

관박쥐 (*Rhinolophus ferrumequinum*)의 지역개체군 간 반향정위 (Echolocation)의 차이

장둘리[†] · 김선숙^{1,†} · 유정철*

경희대학교 대학원, ¹국립생태원 생태연구본부 생태기반연구실

Echolocation Call Differences among Local Populations of Greater Horseshoe Bats (*Rhinolophus ferrumequinum*). Jang, Dooly[†] (0000-0003-4086-3620), Sun-Sook Kim^{1,†} (0000-0003-4197-4250) and Jeong-Chil Yoo* (0000-0003-0173-3516) (Department of Biology, Graduate School, Kyung Hee University; ¹Division of Basic Research, Bureau of Ecological Research, National Institute of Ecology, Seocheon 33657, Korea)

Abstract Geographical isolation may lead to the populations having different ecological characteristics. Geographic isolation have been known to cause echolocation call differences in bats. In order to look at geographic differences of echolocation calls of Great Horseshoe Bats (*Rhinolophus ferrumequinum*), populations of inland and Jeju island habitats were examined in Korea. The study areas were some abandoned mines in the inland and caves of Jeju island, which were known as rest sites of Great Horseshoe Bats during the active season. Recording was done in two ways: Hand-held, Free-flying. Recording pulse was analyzed into five parameters: Maximum Frequency (FMAX), Minimum Frequency (FMIN), Peak Frequency (PF), Duration (D), Inter pulse Interval (IPI). Interestingly, The present study shows that the difference in echolocation between the inland and island populations. The PF of bats inhabited inland was 69 kHz. but, the PF of bats inhabited island (Jeju) was 71 kHz. There was a difference between regions. Discriminant analyses also showed clear difference between the inland and the island populations. Especially, PF of Korea population is lower than that of Europe (82 kHz) and higher than that of Japan (65 kHz).

Key words: geographic isolation, Great Horseshoe Bats, echolocation, hand-held, free-flying

서론

박쥐는 포유류 중 유일하게 자유롭게 비행할 수 있고 초음파(반향정위, Echolocation)를 사용하여 주위 환경을 감지함으로써 어둠에 적응하였다(Griffin, 1958; Thomas, 2004). 반향정위는 방향을 탐지하고, 어둠 속에서도 장애물을 피해 자유로운 비행이 가능하며 목적한 물체의 정보

(먹이의 크기, 움직임, 거리, 속도)를 이용하여 먹이를 포획할 수 있기 때문에 박쥐의 적합도를 높여 준다(Griffin, 1958; Griffin *et al.*, 1960; Fenton *et al.*, 1979; Jones and Holderied, 2007).

박쥐의 반향정위(echolocation)의 형태, 주기, 진폭 등은 종에 따라 다르며 소리 구조의 차이는 박쥐의 서식환경과 밀접하게 연관된다(Jones and Teeling, 2006). 식충성 박쥐의 반향정위는 서식환경과 밀접하게 연관되기 때문에 종간-종 내 차이가 난다(Jones and Teeling, 2006). 또한 서식환경 특성을 반영한 반향정위의 구조적인 특성은 상황에 따라 유연하게 변화한다(Neuweiler, 1989; Schnitzler *et al.*,

[†]이 연구는 2명의 1저자가 동일하게 기여하였음.
Manuscript received 28 October 2016, revised 26 December 2016, revision accepted 28 December 2016
* Corresponding author: Tel: +82-10-3712-0849, E-mail: jcyoo@khu.ac.kr

2003). 반향정위의 물리적 구조 및 특성은 종 간 차이가 뚜렷하게 나타나기 때문에 (Pye, 1980) 박쥐 종 동정을 위한 방법으로 이용되어 지기도 한다 (Taniguchi, 1985; Parsons and Jones, 2000; Fukui *et al.*, 2001; Russo and Jones, 2002).

박쥐의 반향정위 (Thomas *et al.*, 1987)에 대한 종 간 차이와 개체군 간 차이에 대한 연구는 다양한 종을 대상으로 수행되어 왔다 (Brigham *et al.*, 1989; Barclay *et al.*, 1999). 하지만, 반향정위의 개체군 간 차이에 대한 원인은 아직 잘 알려져 있지 않기 때문에 반향정위에 대한 종 내 변이와 지역개체군 간 특성에 대한 후속 연구와 다양한 논의가 요구된다 (Barclay *et al.*, 1999; O'Farrell *et al.*, 2000). Schnitzler and Kalko (1998)에 의하면 박쥐의 반향정위는 서식지에 특성에 따라 차이를 나타내며, 특히 서식지 환경특성에 따라서 소리구조의 차이가 난다 (Obrist, 1995). 이는 박쥐의 반향정위가 환경 적응의 결과임을 반증한다. O'Farrell and Corben *et al.* (2000)이 긴 날개박쥐 (*Miniopterus schreibersii*)와 Hoery bat (*Lasiurus cinereus*)을 대상으로 지역개체군 간 반향정위의 차이의 원인에 관해 연구했으나, 궁극적인 원인에 대하여는 유전적 원인, 환경 특성, 먹이자원 등 다양한 원인에 대한 종합적인 논의에 대한 필요성을 제안하였다.

초음파를 사용하는 박쥐 가운데 관박쥐과 (Rhinolophidae) 박쥐는 일정한 주파수 (Constant Frequency, CF)의 소리를 사용한다 (Griffin, 1958). 관박쥐의 반향정위는 일정한 주파수 (CF)를 사용함으로써 삼림과 같은 복잡한 서식지에서 먹이를 탐색하는 데 최적화 되었으며 움직이는 물체를 탐색하여 포획하는 데 특화되었다 (Neuweiler, 1989; Schnitzler *et al.*, 2004; Jones and Teeling, 2006). 관박쥐는 일정한 주파수 (Constant Frequency, CF)를 사용하여 장애물 등을 피하거나 먹이를 찾으며 위치를 감지하고 식별한다 (Grinnell and Schnitzler, 1977). Möhres (1953)에 의해 관박쥐과 내 다양한 종의 음향 패턴이 상당한 차이가 있음이 처음 보고된 이후, 지리적 격리에 의한 관박쥐 반향정위의 지역개체군 간 차이에 대한 연구가 수행되었으며 (Guillén *et al.*, 2000), 관박쥐가 반향정위를 집단 내 개체 간 소통을 위하여 이용한다는 (social call) 등 관박쥐 반향정위에 대한 다양한 연구가 진행되고 있다 (Kingston *et al.*, 2001; Andrews and Andrews, 2003; Ma *et al.*, 2006).

관박쥐는 유럽에서부터 동아시아를 거쳐 우리나라와 일본에 분포한다 (Stebbing and Griffith, 1986). Russo *et al.* (2007)은 관박쥐과 박쥐 3종을 대상으로 섬과 내륙 간의 주파수 차이가 있음을 보고하였다. 관박쥐의 반향정위는 지역 간에 차이는 지리적 격리에 의한 것으로 추론되고 있

다 (Taniguchi, 1985; Heller and Helversen, 1989; Huihua *et al.*, 2003). 관박쥐의 반향정위 (Echolocation)에 대한 국내 연구는 Chung *et al.* (2010)과 Fukui *et al.* (2015)에 의해 수행 되었으나 지역개체군 간 차이와 그 원인에 관한 연구는 미비한 실정이다.

박쥐의 소리의 차이를 나타내는 원인으로는 지리적 차이와 지리적 장벽과 같은 다양한 요소에 영향을 받을 수 있으며 (Jang *et al.*, 2011; Puechmaile *et al.*, 2011), 지리적 차이는 지역 외부 환경과 밀접하게 연관된다 (O'Farrell *et al.*, 2000). 본 연구에서는 국내에 서식하고 있는 관박쥐의 반향정위에 대한 지역 간 차이를 알아보고 차이에 대한 연구를 수행하였고, Heller and Helversen (1989)가 제안한 지역개체군 간 반향정위의 차이에 대한 경향성에 대해 논의 하려 한다.

연구 방법

1. 조사지역

본 연구는 강원도 일대와 춘천시, 경기도 안성시, 전남 함평군, 제주도 제주 김령 일대의 관박쥐 서식지에서 2015년 4~8월과 2016년 4~6월에 수행 되었다 (Fig. 1). 동굴성 박쥐는 종 간 선호되는 온도가 뚜렷하기 때문에 동굴 내 박쥐 종의 출현은 동굴의 환경과 밀접하게 연관된다 (Kim *et al.*, 2014). 동굴성 박쥐는 종 간 온도 선호도가 뚜렷하고 서식지 충실도 (site fidelity)가 높기 때문에 Kim *et al.* (2009, 2014)의 선행조사를 수행한 곳에서 연구를 수행하였다.

1) 녹음 방법

관박쥐는 잠자리 장소에서 Hand-net 등을 사용하여 포획하였다. 포획된 박쥐의 성별을 구분하고 각 개체의 팔길이 (Forearm), 몸무게 (Body mass) 등 외부형태를 측정하였다. 측정 후에는 개체표식 (금속가락지, 35mm)를 부착하여 자료 수집의 중복성을 방지하였다 (금속가락지 제공: 생물자원관).

관박쥐의 반향정위 녹음은 초음파 탐지기 (Pettersson D240x, Pettersson Elektronik AB, Uppsala, Sweden)와 녹음기 (R-05, Roland, Shizuoka, Japan)를 연결하여 사용하였다. D240x 디텍터는 Time-expansion 기능을 포함하고 있기 때문에 3.4초간 녹음된 박쥐의 초음파 소리를 낮은 주파수대역으로 변환하여 10배로 연장시켜준다 (<http://www.batsound.com>). 이에 박쥐가 방출한 소리를 본래의 속성을 그대로 유지하여 저장할 수 있어 음향적 특성을 정확하게

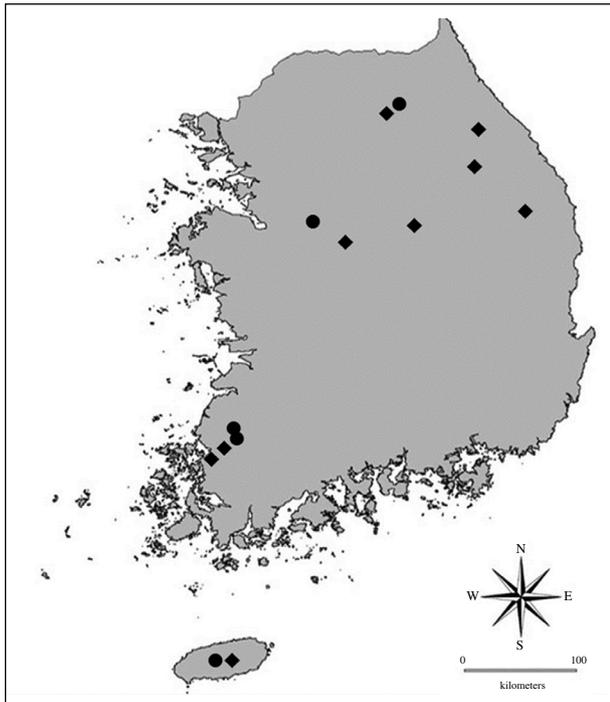


Fig. 1. Location of mine sites and the main roosting places of Greater Horseshoe Bats (*Rhinolophus ferrumequinum*). All study sites are dead mines which are the main roosting places of Greater Horseshoe Bats. The back circle (●) is a hand-held recording site. The black rhombus (◆) is a free-flying recording site. The recording sites are as follows: Hand-held bats - Chuncheon, Ansong, Hampyeong; Free-flying bats - Chuncheon, Chungju, Hampyeong, Jincheon, Pyeongchang, Sinan and Youngwol.

분석할 수 있다(Russo, and Jones, 2002).

관박쥐 반향정위의 녹음 방법은 Fukui *et al.* (2015)의 방법을 따랐으며, 크게 두 가지 방법을 사용하였다. 포획 후 박쥐를 녹음하는 Hand-held 방법과, 동굴 내의 관박쥐의 자유비행(Free-flying) 시 방출되는 반향정위를 녹음하였다. Hand-held 방법으로 녹음할 때 포획한 박쥐를 부드러운 그물주머니(격자 0.1 mm)에 넣은 뒤에 바닥에서 40 cm 높이의 막대에 주머니를 매달아 녹음을 실시하였다. Hand-held 녹음 시 빛에 의한 스트레스를 최소화하고자 어두운 곳에서 녹음을 실시하였으며, 박쥐와 디텍터와의 거리는 30 cm~1 m 이내로 설정하였다. 날아다니면서 방출하는 관박쥐의 반향정위는 관박쥐가 동굴 내에서 자유비행을 할 때 녹음하였다. 포획 시(Hand-held)와 자유비행(Free-flying)의 녹음은 동일하게 모두 1분 30초 동안 녹음하였다. Hand-held 방법은 일정한 높이와 거리에서 녹음하는 방법으로 높은 반복주기의 소리를 내는 관박쥐의 반향정위를 측정 및 분석하는 데 적절하다(Barclay, 1999). 본 연

구에서는 관박쥐의 고유소리 녹음을 위해서는 Hand-held 방법을 사용하였고, 박쥐의 동굴 내 적응된 소리 녹음을 위해서는 Free-flying 방법을 사용하여 박쥐가 자유비행 할 때 내는 소리를 녹음하였다.

2. 조사분석

1) 반향정위 분석

녹음된 반향정위 소리는 44.1 kHz의 비율로 Hanning window를 통하여 Bat Sound 3.1 software (Pettersson Elektronik AB, Uppsala, Sweden)를 사용하여 분석하였다. FFT (Fast Fourier Transform) 사이즈는 소노그램 (Sonogram) 상에서는 512로 설정하였으며, 파워스펙트럼 (Power spectra)은 4096으로 설정하였다. 분석에 사용되는 하나의 반향정위 단편(pulse)은 각 박쥐 개체로부터 최대 20개에서 최소 10개까지 선택되었다. 본 연구에서는 각 반향정위 단편을 Fukui (2015)가 분석한 요인 및 방법을 이용하여 측정하였다. Duration (D), Maximum Frequency (FMAX, 단편의 가장 높은 진동수), Minimum Frequency (FMIN, 단편의 가장 낮은 진동수), Peak Frequency (PF, 단편의 최대 에너지를 가질 시의 진동수) 그리고 Inter-pulse Interval (IPI, 측정이 시작된 단편으로부터 다음 시작되는 단편까지의 소요시간)을 분석하였다. D, FMAX, FMIN 그리고 IPI는 스펙트로그램을 사용하여 측정하였고, PF는 파워스펙트럼으로 측정하였다.

2) 통계분석

Hand-held 및 Free-Flying 녹음 결과에 대하여 지역 간에 반향정위의 차이가 있는지 보기 위하여 Kruskal-Wallis test를 실시하였으며, 사후검증으로는 Mann-Whitney U test 또는 Tukey and Kramer (Nemenyi) test를 실시하여 나타내었다. Bonferroni correction을 통하여 통계결과 값을 보정해주었다. 추가적으로, 관박쥐 반향정위의 특성이 지역 간의 구별이 가능한지 분석하기 위해서는 Discriminant function analysis (DFA)를 실시하였다. 모든 통계분석 및 그래프는 R프로그램 (R Development Core Team, 2014)을 사용하였다.

결과 및 고찰

1. Hand-held 녹음방법을 이용한 관박쥐의 반향정위 차이

제주도를 포함하여 14개 장소 (내륙-12, 제주도-2)에서 관박쥐의 반향정위를 녹음하였다 (Fig. 1). Hand-held 방법

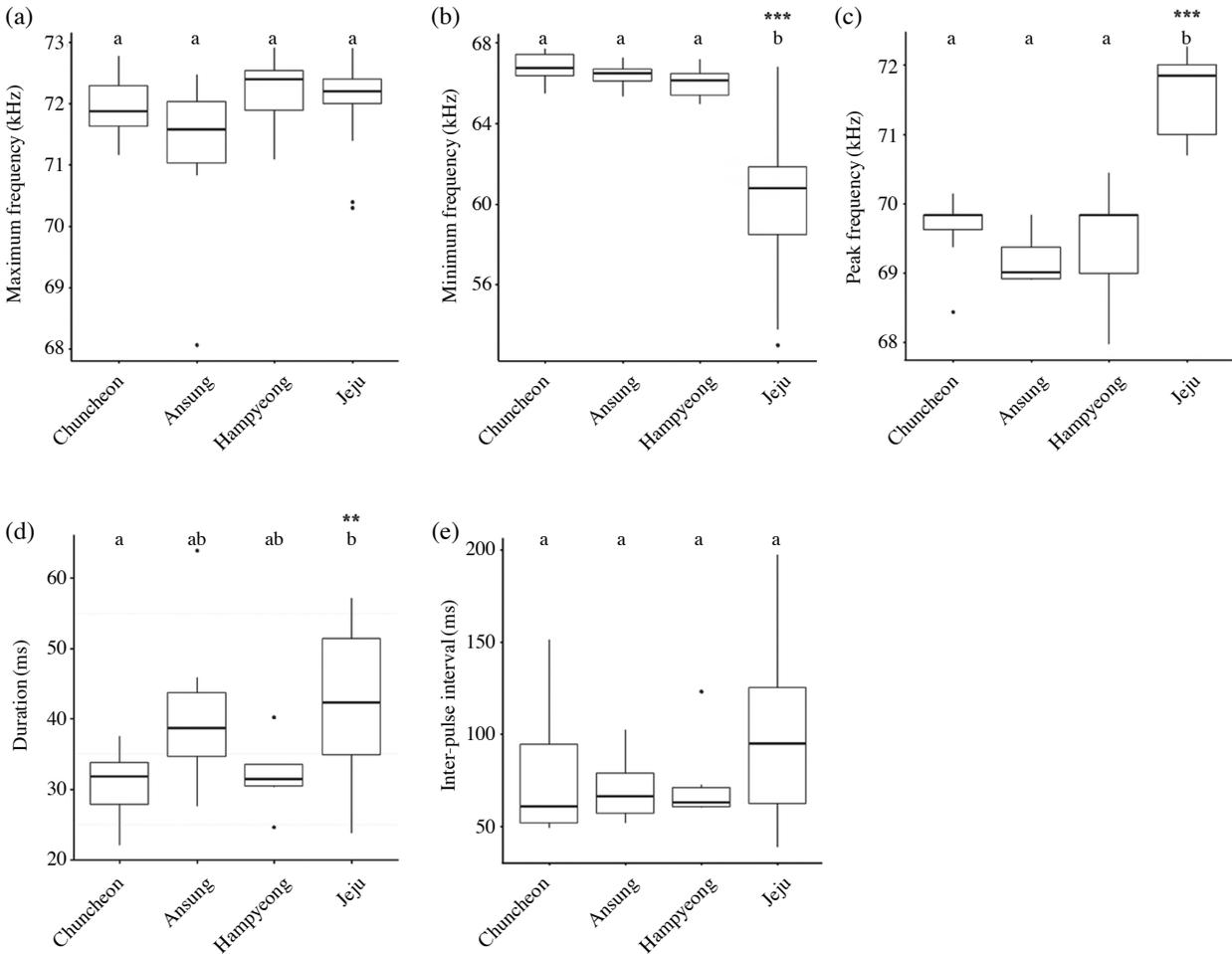


Fig. 2. Hand-held echolocation call differences among local populations of Greater horseshoe bats (*Rhinolophus ferrumequinum*). (a) Minimum frequency. (b) Maximum frequency. (c) Peak Frequency. (d) Duration. (e) Inter pulse interval. Different letters above each box plot indicate significant differences among study areas base on Kruskal-Wallis tests with post hoc tests, adjusted with the Bonferroni correction. Statistical significance was evaluated at $\alpha=0.05$, ** indicates $p < 0.01$, and *** indicates $p < 0.001$.

을 이용하여 수집된 반향정위에 대하여 5개의 요인으로 나누어 분석한 결과, 3개의 요인에서 지역 간 차이를 나타냈다(Fig. 2). 각각의 반향정위 요인별로 살펴보면 Maximum Frequency (FMAX)는 개체군 간 유의한 차이를 보이지 않았다[Fig. 2 (a), $df=3$, $p=0.082$, FMAX]. 반면, Minimum Frequency (FMIN)는 춘천, 안성, 함평 개체군 간에는 차이가 없었으나 제주도 개체군과 내륙개체군(춘천, 안성, 함평) 간에는 유의한 차이를 확인하였다. 제주 개체군의 FMIN는 내륙 3곳의 개체군보다 낮았다[Fig. 2 (b), $df=3$, $p < 0.001$, FMIN]. Peak Frequency (PF)는 FMIN처럼 내륙 개체군 간 차이는 없었으나, 제주도 개체군과는 차이를 나타냈다[Fig. 2 (c), $df=3$, $p < 0.001$, PF]. FMIN과 반대로 제주도 개체군의 PF는 내륙개체군에 비해 높았다. Duration은 춘천 개체군과 제주도 개체군 간 유의한 차이가 나타

났으나, 안성 개체군과 함평 개체군은 춘천이나 제주도에 비하여 유의한 차이가 나타나지 않았다[Fig. 2 (d), $df=3$, $p < 0.007$, D]. Inter-pulse Interval (IPI)는 내륙 개체군과 제주도 개체군 사이에 차이는 없었다[Fig. 2 (e), $df=3$, $p=0.233$, IPI].

2. Free-flying 녹음방법을 이용한 관박쥐의 반향정위 차이

Free-flying 방법을 이용한 반향정위 분석에서는 IPI를 제외한 4가지 요인을 사용하였다. IPI는 반향정위의 소리 간 간격을 나타내는 지표인데, 관박쥐가 자유 비행시 동굴 내 환경 차이로 인하여 수치가 안정적이지 않았다. 따라서 IPI 지표는 반향정위 개체군 간 분석에서 제외하였다. Maximum Frequency (FMAX)는 지역간에 차이를 보였다

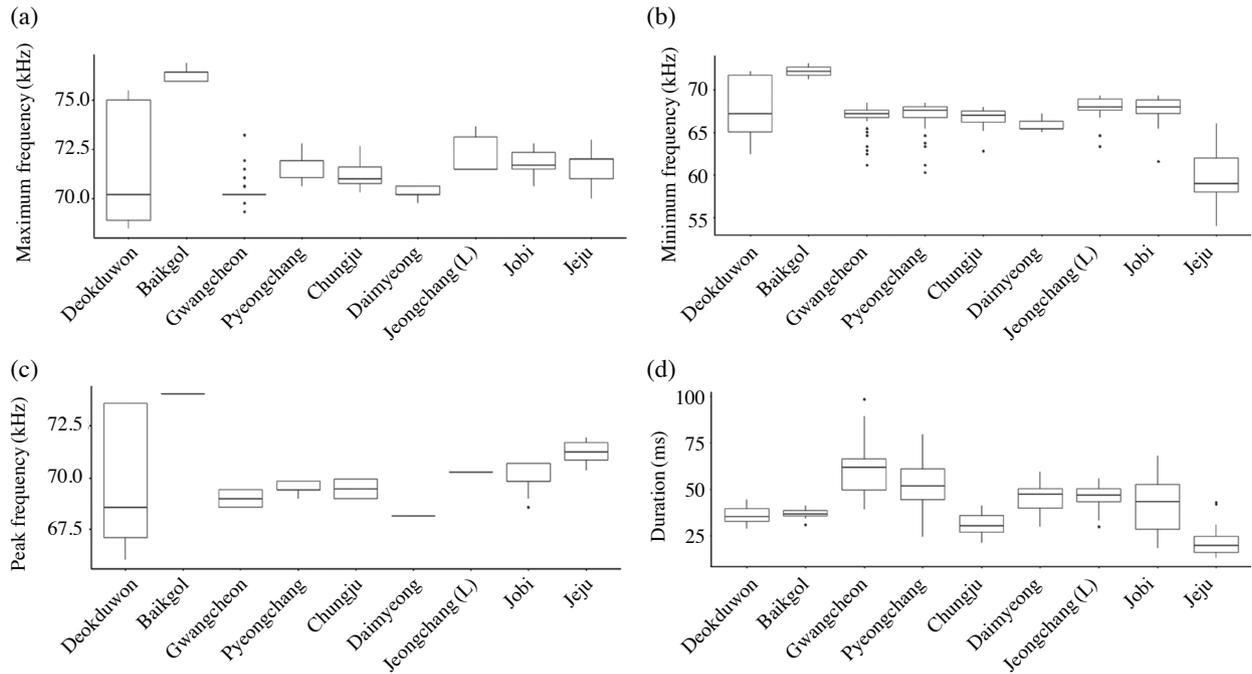


Fig. 3. Free-flying echolocation call differences among local populations of Greater horseshoe bats (*Rhinolophus ferrumequinum*). (a) Minimum frequency. (b) Maximum frequency. (c) Peak Frequency. (d) Duration. Different letters above each box plot indicate significant differences among study areas based on Kruskal-Wallis tests with post hoc tests, adjusted with the Bonferroni correction.

[Fig. 3(a), $df=7$, $p<0.001$, FMAX]. 영월(벽골굴) 개체군에서 가장 높았으며, 평창(광천선굴) 개체군에서 가장 낮았다. Minimum Frequency (FMIN)도 지역 간에 차이를 보였다[Fig. 3(b), $df=7$, $p<0.001$, FMIN]. 영월(벽골굴) 개체군에서 가장 높았으며, 제주 지역에서 가장 낮았다. Peak Frequency (PF)는 지역 간에 차이를 나타냈는데[Fig. 3(c), $df=7$, $p<0.001$, PF]. 영월(벽골굴)이 가장 높았고 진천(대명)에서 가장 낮았다. Duration에서도 지역 간에 차이를 보였다[Fig. 3(d), $df=7$, $p<0.001$, D]. 평창(광천선굴) 개체군이 가장 높았으며, 제주에서 가장 낮았다. Free-flying 시 방출되는 반향정위 분석결과 내륙 간, 제주와 내륙 간 특정한 경향성은 나타나지 않았다.

관박쥐의 반향정위는 녹음방법(Hand-held 방법과 Free-flying 방법)에 의한 차이는 없었다. 하지만, 관박쥐 반향정위의 판별분석(Discriminant Function Analysis) 결과, 지역 간에 차이를 나타냈다. Hand-held 방법과 Free-flying 방법으로 각각 녹음된 관박쥐의 반향정위는 2가지 방법 모두 내륙개체군과 제주도 개체군 간 차이를 나타냈다(Fig. 4).

3. 지역 간 관박쥐 개체군의 반향정위 차이

관박쥐의 반향정위는 일정한 진동수(Constant Fre-

quency, CF)를 가짐으로써 다른 박쥐들에 비하여 상대적으로 정밀하게 방향 및 먹이를 탐지한다(Schnitzler and Grinnell, 1977). 관박쥐의 반향정위는 주위의 환경에 따라 변화되는(Bruns, 1976) 유연함은 지역 간 변이가 다양하게 나타날 수 있음을 시사하며, 본 연구는 우리나라 관박쥐의 반향정위를 대상으로 지리적인 변이가 있는지 확인하고자 수행되었다.

Thomas (1987)는 박쥐에서의 반향정위의 차이는 종 내의 지역개체군 간 차이에 기인한다고 제안하였으며, 인도와 말레이시아 지역에서 *Hipposider fulvus*를 대상으로 개체군 간 비교 연구를 통하여 지역 간 반향정위의 차이는 지리적인 거리와 연관됨을 규명하였다(Jones *et al.*, 1994). 한편 *Vespadelus darlingtoni*의 반향정위는 위도의 증가와 함께 진동수가 감소한다고 보고되었다(Law *et al.*, 2002). Heller and Helversen (1989)는 관박쥐 반향정위가 지역 간에 차이가 있음을 제안하였는데 관박쥐 반향정위는 유럽 개체군에서 PF (Peak Frequency)가 가장 높았으며 유럽대륙에서 유라시아 대륙을 거쳐 아시아에 이르도록 북서쪽에서 남동쪽으로 이동할수록 낮아지는 경향을 보여준다: 영국 82.08 kHz (Parsons and Jones, 2000); 이탈리아 81.3 kHz (Russo and Jones, 2002); 말레이시아 76 kHz (Heller and Helversen, 1989; *Rhinolophus affinis*); 일본 65.5 kHz

차이가 있는지를 알기 위해 우리나라 섬(제주도)과 내륙에서 수행되었다 우리는 내륙과 섬(제주도)에서 관박쥐가 활동기간에 휴식처로 이용하는 것으로 알려진 폐광과 동굴을 연구 지역으로 선정하였다. 관박쥐의 Hand-held call과 Free-flying call을 녹음하였다. 녹음된 펄스(pulse)는 관박쥐의 Hand-held call과 Free-flying call을 녹음하였다. 분석 결과, 내륙에서 서식하는 관박쥐의 PF는 평균 69 kHz로 섬(제주도)에 서식하는 관박쥐의 PF(71 kHz)와 차이가 났다. 판별 분석 결과에서도 내륙과 섬의 반향정위는 차이를 보였다. 우리나라 관박쥐 개체군의 PF는 유럽(82 kHz)보다는 낮고, 일본(65 kHz)보다는 높았다.

REFERENCES

- Andrews, M.M. and P.T. Andrews. 2003. Ultrasound social calls made by greater horseshoe bats (*Rhinolophus ferrumequinum*) in a nursery roost. *Acta Chiropterologica* **5**(2): 221-234.
- Armstrong, K.N. and R.B. Coles. 2007. Echolocation call frequency differences between geographic isolates of *Rhinonictes aurantia* (Chiroptera: Hipposideridae): implications of nasal chamber size. *Journal of Mammalogy* **88**(1): 94-104.
- Aspetsberger, F., D. Brandsen and D. Jacobs. 2003. Geographic variation in the morphology, echolocation and diet of the little free-tailed bat, *Chaerephon pumilus* (Molossidae). *African Zoology* **38**(2): 245-254.
- Barclay, R.M. 1999. Bats are not birds - a cautionary note on using echolocation calls to identify bats: a comment. *Journal of Mammalogy* **80**(1): 290-296.
- Barclay, R.M., J.H. Fullard and D.S. Jacobs. 1999. Variation in the echolocation calls of the hoary bat (*Lasiurus cinereus*): influence of body size, habitat structure, and geographic location. *Canadian Journal of Zoology* **77**(4): 530-534.
- Brigham, R.M. and J.E. Cebek. 1989. Intraspecific variation in the echolocation calls of two species of insectivorous bats. *Journal of Mammalogy* **70**(2): 426-428.
- Bruns, V. 1976. Peripheral auditory tuning for fine frequency analysis by the CF-FM bat, *Rhinolophus ferrumequinum*. *Journal of Comparative Physiology* **106**(1): 77-86.
- Chung, C.-U., S.-H. Han, C.-W. Lim, S.-C. Kim, H.-J. Lee, Y.-H. Kwon, C.-Y. Kim and C.-I. Lee. 2010. General Patterns in Echolocation Call of Greater Horseshoe Bat *Rhinolophus ferrumequinum*, Japanese Pipistrelle Bat *Pipistrellus abramus* and Large-Footed Bat *Myotis macrodactylus* in Korea. *Journal of Environmental Science International* **19**(1): 61-68.
- Fenton, M.B. and J.H. Fullard. 1979. The influence of moth hearing on bat echolocation strategies. *Journal of Comparative Physiology* **132**(1): 77-86.
- Fukui, D., N. Agetsuma and D.A. Hill. 2004. Acoustic identification of eight species of bat (Mammalia: Chiroptera) inhabiting forests of southern Hokkaido, Japan: potential for conservation monitoring. *Zoological Science* **21**(9): 947-955.
- Fukui, D., D.A. Hill, K. Sun-Sook and S.-H. Han. 2015. Echolocation Call Structure of Fourteen Bat Species in Korea. *Animal Systematics, Evolution and Diversity* **31**(3): 160.
- Fukui, D., T. Ishii, N. Agetsuma and T. Aoi. 2001. Efficiency of harp trap for capturing bats in boreal broad-leaved forest in Japan. *Eurasian Journal of Forest Research-Hokkaido University (Japan)*. **3**: 23-26.
- Gillam, E.H. and G.F. McCracken. 2007. Variability in the echolocation of *Tadarida brasiliensis*: effects of geography and local acoustic environment. *Animal Behaviour* **74**(2): 277-286.
- Griffin, D.R. 1958. Listening in the dark. Yale University Press, New York.
- Griffin, D.R., F.A. Webster and C.R. Michael. 1960. The echolocation of flying insects by bats. *Animal Behaviour* **8**(3): 141-154.
- Grinnell, A. and H.-U. Schnitzler. 1977. Directional sensitivity of echolocation in the Horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* **116**(1): 63-76.
- Guillén, A., J. Juste and C. Ibáñez. 2000. Variation in the frequency of the echolocation calls of *Hipposideros ruber* in the Gulf of Guinea: an exploration of the adaptive meaning of the constant frequency value in rhinolophoid CF bats. *Journal of Evolutionary Biology* **13**: 70-80.
- Heller, K.-G. and O.v. Helversen. 1989. Resource partitioning of sonar frequency bands in rhinolophoid bats. *Oecologia* **80**(2): 178-186.
- Huihua, Z., Z. Shuyi, Z. Mingxue and Z. Jiang. 2003. Correlations between call frequency and ear length in bats belonging to the families Rhinolophidae and Hipposideridae. *Journal of Zoology* **259**(2): 189-195.
- Jang, Y., E.H. Hahm, H.-J. Lee, S. Park, Y.-J. Won and J.C. Choe. 2011. Geographic variation in advertisement calls in a tree frog species: gene flow and selection hypotheses. *PLoS One* **6**(8): e23297.
- Jones, G., D.S. Jacobs, T.H. Kunz, M.R. Willig and P.A. Racey. 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research* **8**(1-2): 93-115.
- Jones, G., K. Sripathi, D. Waters and G. Marimuthu. 1994. Individual variation in the echolocation calls of 3 sympatric INDIAN Hipposiderid bats, and an experimental attempt to jam bat echolocation. *Folia Zoologica* **43**(4): 347-361.
- Jones, G. and E.C. Teeling. 2006. The evolution of echolocation in bats. *Trends in Ecology & Evolution* **21**(3): 149-156.

- Jones, G. and M.W. Holderied. 2007. Bat echolocation calls: adaptation and convergent evolution. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **274**(1612): 905-912.
- Kim, S.-S., Y.-S. Choi and J.-C. Yoo. 2009. Winter Activity of Greater Horseshoe Bats *Rhinolophus ferrumequinum*. *Korean Journal of Environment and Ecology* **19**(1): 47-50.
- Kim, S.-S., Y.-S. Choi and J.-C. Yoo. 2014. The Thermal Preference and the Selection of Hibernacula in Seven Cave-dwelling Bats. *Korean Journal of Environment and Ecology* **47**(4): 258-272.
- Kingston, T., M.C. Lara, G. Jones, Z. Akbar, T.H. Kunz and C.J. Schneider. 2001. Acoustic divergence in two cryptic *Hipposideros* species: a role for social selection?. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **268**(1474): 1381-1386.
- Law, B.S., L. Reinhold and M. Pennay. 2002. Geographic variation in the echolocation calls of *Vespertilio* spp. (Vespertilionidae) from New South Wales and Queensland, Australia. *Acta Chiropterologica* **4**(2): 201-215.
- Ma, J., K. Kobayashi, S. Zhang and W. Metzner. 2006. Vocal communication in adult greater horseshoe bats, *Rhinolophus ferrumequinum*. *Journal of Comparative Physiology A* **192**(5): 535-550.
- Möhres, F.P. 1953. Über die Ultraschallorientierung der Hu-feisennasen (Chiroptera-Rhinolophinae). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* **34**(6): 547-588.
- Murray, K.L., E.R. Britzke and L.W. Robbins. 2001. Variation in search-phase calls of bats. *Journal of Mammalogy* **82**(3): 728-737.
- Neuweiler, G. 1989. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Trends in Ecology & Evolution* **4**(6): 160-166.
- O'farrell, M.J., C. Corben and W. L. Gannon. 2000. Geographic variation in the echolocation calls of the hoary bat (*Lasiurus cinereus*). *Acta Chiropterologica* **2**(2): 185-196.
- Obrist, M.K. 1995. Flexible bat echolocation: the influence of individual, habitat and conspecifics on sonar signal design. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **36**(3): 207-219.
- Parsons, S. and G. Jones. 2000. Acoustic identification of twelve species of echolocating bat by discriminant function analysis and artificial neural networks. *Journal of Experimental Biology* **203**(17): 2641-2656.
- Puechmaille, S.J., M.A. Gouilh, P. Piyapan, M. Yokubol, K.M. Mie, P.J. Bates, C. Satasook, T. Nwe, S.S. H. Bu and I.J. Mackie. 2011. The evolution of sensory divergence in the context of limited gene flow in the bumblebee bat. *Nature Communications* **2**: 573.
- Pye, D. 1980. Adaptiveness of echolocation signals in bats. *Trends Neuro Sci* **3**:232-235.
- Russo, D. and G. Jones. 2002. Identification of twenty-two bat species (Mammalia: Chiroptera) from Italy by analysis of time-expanded recordings of echolocation calls. *Journal of Zoology* **258**(01): 91-103.
- Russo, D., M. Mucedda, M. Bello, S. Biscardi, E. Pidinchedda and G. Jones. 2007. Divergent echolocation call frequencies in insular rhinolophids (Chiroptera): a case of character displacement? *Journal of Biogeography* **34**(12): 2129-2138.
- Schnitzler, H.-U. and A. Grinnell. 1977. Directional sensitivity of echolocation in the horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*. *Journal of Comparative Physiology* **116**(1): 51-61.
- Schnitzler, H.-U., C.F. Moss and A. Denzinger. 2003. From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. *Trends in Ecology & Evolution* **18**(8): 386-394.
- Schnitzler, H., E. Kalko and A. Denzinger. 2004. Evolution of echolocation and foraging behavior in bats. Echolocation in bats and dolphins: 331-339.
- Schnitzler, H. and E.K. Kalko. 1998. How echolocating bats search and find food. *Bat biology and conservation* (Kunz, T.H. and P.A. Racey, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, DC: 183-196.
- Stebbing, R.E. and F. Griffith. 1986. Distribution and status of bats in Europe, Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon, UK.
- Taniguchi, I. 1985. Echolocation sounds and hearing of the greater Japanese horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum nippon*). *Journal of Comparative Physiology A* **156**(2): 185-188.
- Team, R.C. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2012, ISBN 3-900051-07-0.
- Thomas, D.W., G.P. Bell and M.B. Fenton. 1987. Variation in echolocation call frequencies recorded from North American vespertilionid bats: a cautionary note. *Journal of Mammalogy* **68**(4): 842-847.
- Thomas, J.A. 2004. Echolocation in bats and dolphins, University of Chicago Press.