

ORIGINAL ARTICLE

관박쥐(*Rhinolophus ferrumequinum*)의 먹이포획 과정에 대한 행동 및 반향정위 변화

정철운^{1)*} · 김성철¹⁾ · 전영신^{1,2)} · 한상훈³⁾

¹⁾동국대학교 생명과학과, ²⁾국립공원관리공단, ³⁾국립생물자원관

Variation in Echolocation and Prey-capture Behavior of *Rhinolophus ferrumequinum* during Foraging Flight

Chul Un Chung^{1)*}, Sung Chul Kim¹⁾, Young Shin Jeon^{1,2)}, Sang Hoon Han³⁾

¹⁾Department of Life Science, Dongguk University, Gyeongju 38066, Korea

²⁾Korea National Park, Gyeongju 38127, Korea

³⁾National Institute of Biological Resources, Incheon 22689, Korea

Abstract

In this study, we analyzed the changes in the echolocation and prey-capture behavior of the horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum* from search phase to capture time. The experiment was conducted in an indoor free-flight room fitted with an ultra-high-speed camera. We found that the bats searched for food while hanging from a structure, and capturing was carried out using the flight membrane. In addition, it was confirmed that the mouth and uropatagium were continuously used in tandem during the capturing process. Furthermore, using Constant Frequency (CF), we confirmed that the prey catching method reflected the wing morphology and echolocation pattern of *R. ferrumequinum*. The echolocation analysis revealed that the pulse duration, pulse interval, peak frequency, start-FM-bandwidth, and CF duration decreased as the search phase approached the terminal phase. Detailed analysis of echolocation pulse showed that the end-FM bandwidth, which increases as it gets nearer to the capture time of prey, was closely related to the accurate grasp of the location of an insect. At the final moment of prey capture, the passive listening that stopped the divergence of the echolocation was identified; this was determined to be the process of minimizing the interruption from the echo of the echolocation call emitted from the bat itself and sound waves emitted from the prey.

Key words : Capture behavior, Echolocation variation, FM-CF-FM, Wing morphology

1. 서론

박쥐는 야간 비행 중 자신의 정확한 위치를 파악하고 곤충을 포획하기 위해서 반향정위 시스템을 이용한다(Kalko and Schnitzler, 1993; Zuh et al., 2008). 그리고 그러한 초음파는 주변 환경과 종의 형태적인

특징에 따라서 다양한 모습을 보인다. 박쥐의 비행 기작은 종의 서식지 이용 특성과 밀접한 관련이 있으며(Norberg and Rayner, 1987; Davidson-Watts et al., 2006), 비막의 형태는 비행패턴 뿐만 아니라 그 종의 생태적 차이점과 연관되어 있기 때문에(Norberg and Rayner, 1987) 비막의 형태는 종의 비행 행동을 예측

Received 27 April, 2017; Revised 23 May, 2017;

Accepted 25 May, 2017

*Corresponding author: Chul Un Chung, Department of Life Science, Dongguk University, Gyeongju 38066, Korea
Phone : +82-54-770-2514
E-mail : batman424@naver.com

The Korean Environmental Sciences Society. All rights reserved.
© This is an Open-Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

하는데 이용될 수 있다(Jennings et al., 2004).

일반적으로 길이가 길고 폭이 좁은 협장형의 비막 형태를 가진 박쥐들은 식생주변 상공을 빠르게 비행하고 공중에서 낚아채는 방법으로 사냥한다(Jennings et al., 2004). 반면 길이에 비해서 폭이 넓은 광단형의 비막을 가진 종들은 매우 복잡한 서식지 구조의 공간에서 느린 속도와 기동성 있는 비행형태에 적응되어 있다(Schnitzler and Kalko, 1998).

본 연구에 이용된 관박쥐는 익형율이 약 1.10-1.23 범위로 비막의 길이가 짧고 폭이 넓은 광단형의 특징을 가지는 종으로(Zhu et al., 2008), 주로 복잡한 산림 식생 주변을 비행하며 먹이를 포획하는 방법을 이용한다(Jennings et al., 2004).

일반적으로 박쥐가 발산하는 초음파는 주파수 일정형(Constant Frequency, CF), 주파수 변조형(Frequency Modulated, FM), 또는 FM과 CF 시그널의 혼합음으로 구분되며(Neuweiler, 1989; Kalko and Schnitzler, 1993; Kalko, 1995), 박쥐가 발산하는 초음파 시그널은 종의 형태학적 특징 및 서식지에 따라서 다양한 특징을 보인다(Moss and Surlykke, 2001).

본 연구 대상인 관박쥐(*Rhinolophus ferrumequinum*)는 FM-CF-FM의 세 파트로 구성된 시그널을 발산하며, 복잡한 서식지 공간에서 비행하는 곤충을 확인하기 위하여 긴 CF음과 높은 주파수의 반향정위를 이용하는 것으로 알려져 있다(Zhu et al., 2008). 박쥐의 초음파는 먹이를 포획하는 동안 여러 단계의 특징을 보이는데 이는 목표물의 탐색을 위해 음을 제어하는 결과로써 주로 시그널의 지속시간과 진폭 그리고 에너지 강도에 따라서 탐색단계(search phase), 접근단계(approach phase), 포획단계(terminal phase)로 구분할 수 있다(Waters and Jones, 1995). 탐색단계는 박쥐가 먹이를 찾을 때 이용되는 형태로 반복적이고 일정한 패턴의 음으로 구성되어 있고, 접근단계에서 포획단계에 이르는 과정에서는 음의 반복율은 높아지고 지속시간은 짧아지게 된다(Zhu et al., 2008). 이런 모든 연구에서 공통적으로 나타나는 결과는 일반적으로 탐색단계에서 최종적인 포획단계로 갈수록 음의 지속시간은 감소하고 반복율은 증가하게 되며 진폭은 감소하게 된다는 것이다(Waters and Jones, 1995). 선행된 연구자료에 따르면 박쥐의 반향정위 음성의 차이는

해당 종의 먹이포획 전략을 반영한다고 할 수 있으며, 비록 탐색단계에 국한되긴 하였으나, 관박쥐의 서식지 유형에 따른 초음파 분석 연구가 이루어지기도 하였다(Zhu et al., 2008).

박쥐의 반향정위 특징에 관한 자료는 종의 서식지 및 채식지 환경을 추측할 수 있고 이는 곧 종의 보전을 위한 장기적인 서식지 환경보전을 가능하게 한다. 그러나 지금까지 박쥐의 먹이포획에 대한 방법이나 포획과정에 대한 반향정위 변화에 관한 연구는 거의 이루어지지 않은 상태이다(Jones and Rayner, 1989; Kalko, 1995). 국내의 경우도 박쥐의 초음파에 관한 기초 연구는 부분적으로 이루어져 있으나(Chung et al., 2010; Chung and Han, 2015), 먹이의 포획 과정에 따른 행동과 초음파의 변화에 대한 연구는 이루어지지 않았다.

따라서 본 연구에서는 관박쥐를 대상으로 먹이의 탐색에서 포획 순간까지의 과정에 대하여 행동의 변화 및 포획방법 그리고 그에 따른 초음파의 변화상을 파악하여, 관박쥐의 먹이포획 전략에 대한 심도 있는 자료구축을 목적으로 하였다.

2. 재료 및 방법

먹이를 포획하는 과정에 대한 초고속 영상촬영 및 실시간 반향정위 녹음을 위하여 실내 인공 비행공간을 조성하였으며, 개체의 포획은 인공 비행공간 인근의 폐광 내 서식하는 개체를 이용하였다. 실내 공간은 8 m × 4 m × 2 m (L×W×H) 크기로 내부에는 담수 웅덩이, 포획지점 주변의 식생, 하층의 초본층 식재 등으로 최대한 자연상태와 가깝게 조성하였으며, 내부의 벽에는 그물망 커버를 부착하여 박쥐가 쉽게 매달릴 수 있도록 하였다. 일반적으로 관박쥐의 먹이로는 부드러운 나방이 많이 이용된다(Jones, 1990; Waters and Jones, 1995). 그러나 인위적인 공간을 대상으로 이루어진 본 연구에서는 나방, 딱정벌레 종류보다 날개짓의 움직임이 지속적이고 상대적으로 큰 각다귀과(Tipulidae)에 가장 빠른 반응을 보임에 따라서 각다귀과를 이용하여 먹이의 탐지 및 포획과정에 대한 연구를 수행하였다. 모든 녹음시에는 다른 개체와의 초음파 중복을 피하기 위해서 비행공간내 한 개체만을

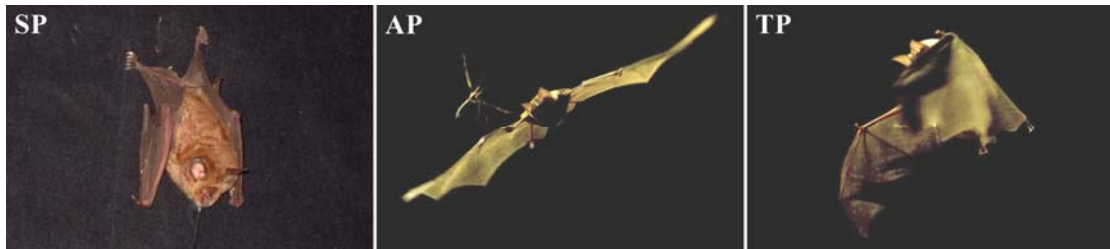


Fig. 1. A typical prey-capture sequence from search to terminal phase by *Rhinolophus ferrumequinum*.

적응시킨 후 분석에 이용하였으며, 1일 야간시간 동안 실험에 이용된 개체는 즉시 포획지점 주변에서 재방사 후 다른 개체를 이용하여 동일한 실험을 반복하였다.

탐색과정부터 포획순간까지의 연속 촬영을 위해서 초고속영상 카메라(Pastcam SA6, FHD 2000 Max, Photron, Japan)를 이용하였으며, 동시에 Nikon mount, Remote control, Waterproof housing을 함께 이용하였다. 조명(Joker light 500 W, HMI IKW, Dedolight 200 W)은 실내 공간 내 기본 3점 조명이론(Key Fill, Black lighting)에 따라 배치하였으며, 상황에 따라서 2개에서 5개를 배치하였다. 모니터는 고속 촬영 특성상 정확한 초점과 카메라 워킹시 피사체 확인을 위하여 고해상도를 지원하는 중형모니터(TV logic 17 inch)를 이용하였다.

박쥐가 발산하는 반향정위의 녹음은 초음파 감지기(D1000x, Pettersson Elektronik AB, Uppsala, Sweden; sampling frequency = 384 kHz, resolution = 12 bits)를 이용하였으며, 분석은 개체별로 가장 정확하게 녹음된 부분에 대하여 분석 프로그램(BatSound v.4.0, Pettersson Elektronik AB, Uppsala, Sweden, sampling rate of 44.1 kHz, with 16-bit resolution)을 이용하여 수행하였다. 분석에는 펄스의 지속시간(Pulse Duration, PD), 펄스의 간격(Pulse Interval, PI), 피크 주파수(Peak Frequency, PF), 반복율(Duty Cycle, DC), FM 시그널의 시작부 대역폭(start FM bandwidth, sFM-bw), CF 시그널의 지속시간(CF duration, CF-d), FM 시그널의 종결부 대역폭(end FM bandwidth, eFM-bw)에 대해서 측정하였다.

PD와 PI는 오실로그래프(oscillogram)과 소나그램

(sonagram)을 연결하여 측정하였으며, PF는 파워스펙트럼(Power Spectrum)을 그리고 DC, sFM-bw, CF-d, eFM-bw는 오실로그래프와 스펙트로그램(spectrogram, 1024-point FFT in conjunction with a Hamming window)을 연결하여 측정하였다.

포획과정에 따른 초음파 변화는 탐색단계, 접근단계, 포획단계에 대해서 분석하였고, 포획방법에 따른 분석을 위해서는 포획 직전의 순간부터 리플레이 화면을 기록하여 분석하였다. 본 연구에서는 박쥐가 발산하는 반향정위의 단계별 변화상을 비교하기 위하여 Kruskal-Wallis test를 이용하였으며, 각각의 단계별 상호비교를 위해서 Mann-Whitney test를 수행하였다. 분석에는 SPSS 18.0(SPSS Inc., Chicago, IL, USA)을 이용하였다.

3. 결과 및 고찰

3.1. 관박쥐의 먹이포획 과정과 행동변화

관박쥐의 먹이포획 행동은 구조물에 매달린 상태로 머리를 좌우로 움직이며 반향정위를 발산하는 탐색 행동에서 먹이의 움직임을 감지한 후 접근하는 비행행동 그리고 먹이를 비막으로 포획하는 포획행동으로 이루어졌다(Fig. 1).

탐색행동은 초음파를 발산하여 곤충의 움직임을 파악하는 단계로 먹이를 탐색하는 동안은 계속해서 머리를 좌우 또는 위아래로 움직이며, 연속적으로 반향정위를 발산하였다. 관찰된 모든 개체에서 탐색 행동은 구조물에 매달린 상태로 이루어졌으며, 비행중에 먹이를 탐색하여 접근하는 경우는 확인되지 않았다. 관박쥐는 pouncing, perch feeding 등의 방법을 이용해서 먹이를 포획하며(Briggs and King, 1988),



Fig. 2. A freeze-frame of continuous action of prey capture moment by *Rhinolophus ferrumequinum*. a) spreading bat's wing, b) covering the prey in a wing, and c) biting with the teeth and covering with tail membrane.

특히 perches를 통한 사냥이 주를 이루는데(Jones and Rayner, 1989), 본 연구에서도 실내 비행공간에 매달린 상태에서 곤충을 탐색하는 행동을 보였다.

먹이에 대한 접근은 곤충의 움직임이 감지되는 순간 이루어졌는데, 먹이의 날개짓이 시작되는 동시에 관박쥐의 움직임 감지와 비행이 함께 이루어졌다. Vogler and Neuweiler(1983)의 실험적 연구에 따르면 관박쥐는 먹이를 향해서 초속 2.5 m 속도로 비행하며, 먹이를 포획하는 동안에는 초속 0.5 m의 속도로 비행 속도를 낮추는 결과를 보였다. 그러나 본 연구에서는 공간적 제약에 따라 단계별 속도 변화에 대한 부분은 명확하게 측정되지 않았으며, 초고속 영상자료에 따른 결과에서는 비행이 시작된 이후부터 포획 직전의 단계까지는 비행속도에 대한 차이가 확인되지 않았고, 포획 직전의 경우 비막을 이용한 포획이 이루어짐에 따라서 순간적으로 속도가 급격하게 감소하는 결과를 보였다.

관박쥐의 먹이 포획은 비막과 입 그리고 꼬리막을 이용하는 것으로 확인되었다. 첫 번째 단계로 먹이에 대한 접근 비행 후 비막을 펼쳐서 먹이를 감싸는 방법으로 포획하였으며, 이어서 입으로 먹이를 무는 행동과 동시에 꼬리막을 앞으로 접어서 포획된 먹이가 비막 밖으로 나오지 않도록 하였다(Fig. 2). 먹이원 앞에서 비막을 펼쳐 포획하는 비행 시에는 한쪽 비막만을 이용하여 먹이를 감쌌으며 관찰된 모든 포획행동에 대하여 동일한 패턴의 포획행동이 관찰되었다.

관찰된 대부분의 포획 과정에서 비막으로 포획된 곤충은 입으로 무는 과정이 정상적으로 이루어졌다. 비막은 박쥐와 먹이와의 거리가 비막의 길이와 유사한 범위에 다달아서 펼쳤으며, 관찰 행동가운데 약

20% 가량은 비막의 길이보다 더 먼 거리에서 비막을 펼쳐 감싸는 행동을 함으로써 먹이포획에 실패하는 경우가 확인되었다. 또한 비막 내부로의 확실한 포획이 이루어지지 않고 비막의 끝부분에 대한 터치나 분명하게 비막 안으로 들어오지 않은 경우에는 입으로 무는 행동으로 이어지지 않고 포획된 먹이를 버린채 원래의 자리로 복귀했다. 이는 비막 내부에 확보된 곤충을 입으로 무는 과정동안에는 비행이 이루어지지 않기 때문에 정상적인 비행을 위해서는 최대한 빠른 입으로의 무는 행동이 필요하기 때문으로 보이며, 이러한 과정이 단시간에 이루어지지 않을 경우 더 이상의 먹이포획 행동은 연속되지 않는 것으로 판단된다.

선행된 관박쥐의 먹이포획 행동에 관한 보고에 따르면 전체 관찰기록의 2% 만이 꼬리막을 이용하여 포획행동을 보였으며, 9% 정도만이 비막이 아닌 입을 통한 먹이의 포획이 확인되었다(Vogler and Neuweiler, 1983). 관박쥐가 입을 이용해서 먹이를 포획하게 되는 조건은 현재까지 명확하게 확인된 것은 없으며, 본 조사에서는 먹이포획 과정에서 비행중 직접적으로 입으로 포획하는 경우는 확인되지 않았다. 일반적으로 관박쥐가 이용하는 긴 CF 시그널은 곤충의 미세한 반향을 감지하는데는 유리하지만 정확한 위치를 파악하는데는 덜 적응되어 있는 시그널 형태이다. 관박쥐가 비막을 이용해서 곤충을 포획할 경우 비막의 범위내에 곤충이 들어오게 되면 포획이 용이하게 된다. 또한 이런 과정을 거치는 동안에는 곤충의 정확한 위치정보보다는 움직임에 대한 반향만을 지속적으로 추적하면 되는 이점을 가지게 된다. 따라서 본 연구에서 확인된 결과는 관박쥐의 먹이포획은 입보다 비막을 이용하는 데 최적화 되어 있다고 예측할 수 있으며, 복잡한 서식

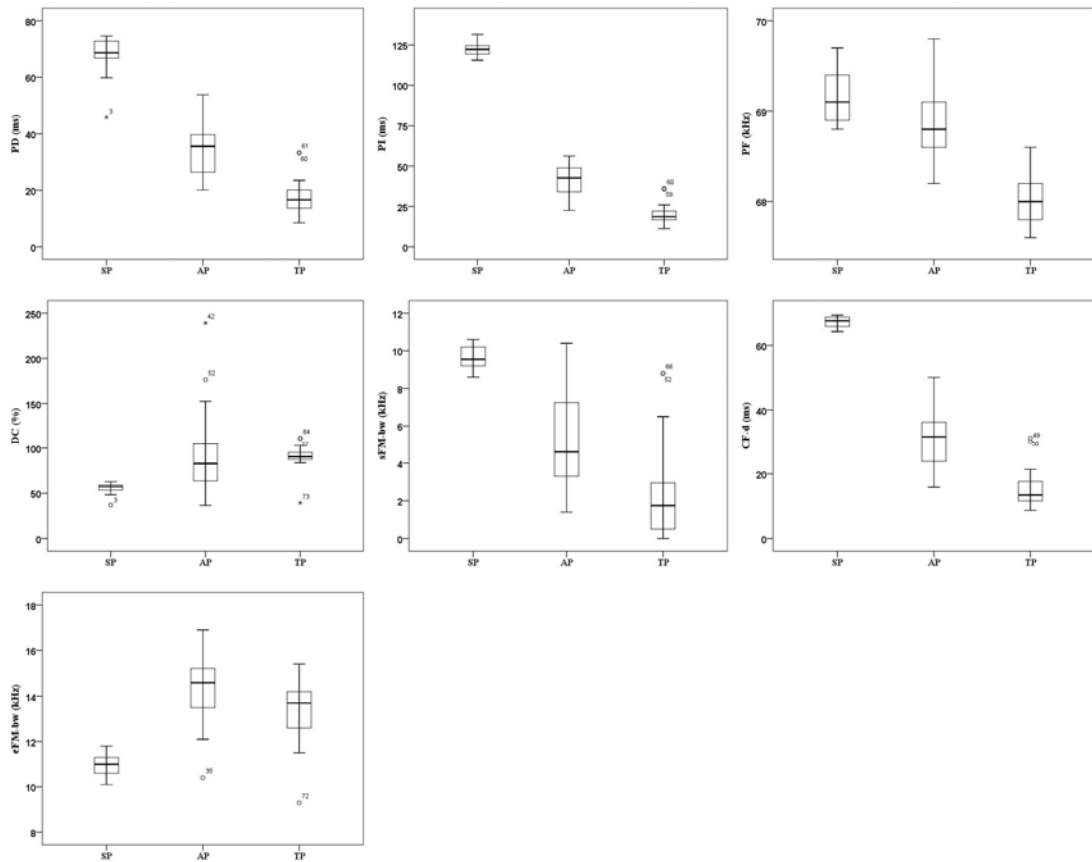


Fig. 3. Changes in the PD, PI, PF, DC, sFM-bw, CF-d, and eFM-bw of spontaneous calls emitted by *Rhinolophus ferrumequinum* during foraging flight in the free flight room. Abbreviations as in Table 1.

공간에서 채식활동을 하는 관박쥐의 채식행동 및 종 특유의 비막 형태 그리고 긴 CF 시그널을 이용하는 반향정위 패턴을 반영한 포획전략을 대변하는 것으로 판단된다.

3.2. 반향정위 변화

관박쥐의 대표적인 반향정위 시그널은 FM-CF-FM 으로 구성되어 있으며, 높은 주파수를 이용하는 특징을 가진다(Zhu et al., 2008). 관박쥐의 특징적인 펄스 형태는 짧은 FM 시그널로 시작해서 긴 CF 시그널 그리고 다시 짧은 FM 시그널로 이어지는 형태를 보이는데 관박쥐의 펄스 파트 가운데 긴 CF 시그널은 주로 관박쥐가 이용하는 패턴으로 알려져 있다. 이러한 관

박쥐의 반향정위 메카니즘은 대상물에 대한 피치의 증감에 따른 도플러 효과(Doppler shift)로 관박쥐는 이러한 정보를 이용하여 목표물을 판단할 수 있고 되 돌아오는 초음파를 가장 민감하게 파악할 수 있도록 음성의 진동수를 변화시킬 수 있다(Davidson-Watts and Jones, 2006). 관박쥐를 포함하여 많은 박쥐에 의해서 이용되는 이러한 다양한 시그널 형태는 주파수, 대역폭, 하모니의 구조, 음의 지속시간과 강도 등에 있어서 다른 특징을 가지고 있다(Neuweiler, 1989; Schnitzler and Kalko, 2001).

박쥐는 탐색단계에서 길고 낮은 반복율의 음을 발산하며, 접근단계에서는 음의 지속시간은 감소하게 되고, 결국에는 천분의 몇 초 단위로 감소하게 된다

Table 1. Sound emission of a horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum* during a catching flight

Flight phase	PD (ms)	PI (ms)	PF (kHz)	DC (%)	sFM-bw	CF-d	eFM-bw
SP	68.4 ± 5.9	122.1 ± 3.5	69.1 ± 0.3	56.1 ± 5.4	9.7 ± 0.6	67.2 ± 1.7	11.0 ± 0.5
AP	34.5 ± 8.8	41.6 ± 10.5	68.9 ± 0.4	90.8 ± 42.3	5.1 ± 2.4	31.3 ± 9.4	14.3 ± 1.5
TP	17.6 ± 5.9	20.0 ± 6.0	68.0 ± 0.3	90.7 ± 12.8	2.3 ± 2.4	15.3 ± 5.7	13.3 ± 1.3
test	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001

SP: Search Phase, AP: Approach Phase, TP: Terminal Phase, PD: Pluse Duration, PI: Pluse Interval, PF: Peak Frequency, DC: Duty Cycle, sFM-bw: bandwidth of start Frequency Modulated section, CF-d: duration of Constant Frequency section, eFM-bw: bandwidth of end Frequency Modulated section, Data are presented as mean±SD. Kruskal-Wallis test was used to compare each flight phase

(Surlykke et al., 1993). 실내 비행공간 내에서의 본 연구결과에서도 관박쥐의 반향정위 시그널은 전형적인 종 특징인 FM-CF-FM 패턴을 보였으며, 곤충의 탐색에서 포획 행동으로 갈수록 PD, PI, PF, sFM-bw, CF-d 항목은 감소하였으며, DC와 eFM-bw는 탐색단계와 접근단계에서 유의적으로 증가하는 결과를 보였다(Fig. 3). 그러나 각각의 단계별 분석결과 관박쥐의 반향정위 시그널은 형태, 진폭, 지속시간, 주파수 등에 있어서 탐색과정에서 먹이에 대한 접근 과정을 거쳐 최종적으로 포획단계에 이르는 과정동안 매우 큰 변화를 보였다.

3.2.1. Pulse 변화 분석

PD는 탐색단계에서 포획단계로 변화하는 동안 평균 68.4 ms에서 17.6 ms로 매우 큰 감소폭을 보였다. 각각의 단계별 감소폭은 탐색단계에서 접근단계로 가는 과정에서 약 50% 감소하였으며, 이어서 접근단계에서 포획단계 과정에서 다시 약 50%가 감소하는 결

과를 보였다(Table 1). PI는 탐색단계에서 포획단계에 이르는 과정동안 122.1 ms에서 20.0 ms로 전체적으로 감소하였으며, 특히 탐색단계에서 접근단계로 변화하는 과정에서 급격히 감소하는 형태를 보였다(Table 2). PF는 탐색단계에서 포획단계로 변화하는 과정에서 평균 69.1 kHz에서 68.0 kHz로 점차 감소하는 결과를 보였다. 단계별로는 탐색단계에서 접근단계로 가면서 평균 69.1 kHz에서 68.9 kHz로 약 0.2 kHz의 유의미한 감소폭을 보였으나, 접근단계에서 포획단계로 가면서 평균 68.9 kHz에서 68.0 kHz로 크게 감소하는 결과를 보였다(Table 1). DC에 대한 단계별 비교결과 탐색단계에서 포획단계에 대하여 변화가 있는 것으로 확인되었다(Table 2). 단계별 상호비교 결과 탐색-접근단계에 대한 변화가 컸는데 먹이를 탐색하는 과정에서 발산되는 반향정위의 DC는 약 56.1%에 반하여 접근하는 과정에서의 DC는 약 90.8%까지 증가하였다. 반면 포획단계에서의 DC는 평균 약 90.7%로 접근단계와 비교하여 감소하였으나 변화폭에

Table 2. Comparison of echolocation calls from search to terminal phase of a horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum* during a catching flight in free flight room. Mann-Whitney test was used to compare each flight phase. Abbreviations as in Table 1

Flight phase	test	PD (ms)	PI (ms)	PF (kHz)	DC (%)	sFM-bw	CF-d	eFM-bw
SP vs. AP	Z	6.552	6.541	2.963	4.388	5.702	5.940	6.095
	p	< 0.001	< 0.001	< 0.05	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
AP vs. TP	Z	5.991	5.919	5.878	1.405	4.095	5.166	2.432
	p	< 0.001	< 0.001	< 0.001	> 0.05	< 0.001	< 0.001	< 0.05

대한 유의성은 확인되지 않았다($Z=1.405, p < 0.05$) (Table 1).

Pulse의 변화에 대한 분석결과 먹이를 탐색하는 과정에서 포획하는 과정에 이르는 동안 PD, PI, PF의 감소가 확인되었으며(Table 1), DC의 경우 탐색단계와 접근단계의 상호비교 결과에서 크게 증가하는 것으로 확인되었다(Table 2). 본 연구에서 확인된 이러한 결과는 선행된 연구에서도 일부 확인된 것으로 Zhu et al.(2008)는 관박쥐를 대상으로 PD와 PI의 감소를 확인하였으며, Schnitzler and Kalko(2001) 또한 식충성 박쥐 일부종에 대해서 유사한 결과를 확인하였다. 그러나 이전의 연구에서는 단계의 흐름에 따른 증가 또는 감소 경향에 대해서 파악하였으나 본 연구에서는 각각의 단계별 상호비교를 통하여 변화의 정도를 측정하였다.

관박쥐의 먹이포획 과정에 따른 반향정위 변화는 탐색단계에서 접근단계로 갈수록 전체적으로 감소 또는 증가하는 결과를 보였다. 특히 PD, PI, DC는 탐색단계에서 접근단계로 갈수록 두드러진 변화를 보였으며, 반면에 PF는 접근단계에서 포획단계에 이르는 동안 큰 변화를 보였다. 박쥐는 먹이를 탐색하는 과정동안 안정적이고 일정한 음을 발산하며 먹이를 탐지한 이후 먹이를 포획하는 순간까지 급격한 변화를 보이게 된다. 따라서 일정하고 반복적인 음을 발산하는 과정중 먹이의 탐지 순간 펄스의 반복율이 높아지게 되며, 그에 따라 PD와 PI의 급격한 감소가 확인된 것으로 볼 수 있다.

DC 또한 접근단계에서 포획단계에 이르는 과정 동안에는 유의미한 변화가 확인되지 않았지만 탐색에서 접근단계에 이르는 동안 급격한 변화를 보였다. 일반적으로 식충성 박쥐의 접근과 포획단계의 시그널은 탐색행동 중에 발산하는 시그널과는 다르게 아주 유사한 패턴을 가지는 특징이 있다(Kalko, 1995). 또한 비행이 시작되기전 탐색과정에 비하여 접근과 포획단계는 먹이를 포획하는 비행의 연속동작 과정으로 볼 수 있다. 따라서 탐색 행동과 접근 이후의 과정에 대한 이러한 차이는 먹이를 포획하기 직전 빠르고 연속적인 음을 발산함으로써 목표물의 정확한 위치에 대한 최대한의 정보수집 과정의 결과로 판단된다(Vogler and Neuweiler, 1983).

반면 펄스의 측정항목 가운데 PF는 펄스의 CF 시그널에서 확인되었으며, 짧은 시간의 연속동작으로 볼 수 있는 접근에서 포획단계에 이르는 동안 유의적인 감소폭을 보였다. 관박쥐를 포함한 박쥐의 먹이포획 과정은 먹이의 감지와 포획과정 까지 반향정위 발산이 이루어지지만 먹이를 포획하는 순간 반향정위의 발산을 멈추거나 감소하는 방법을 이용하게 된다(Russo et al., 2007). 따라서 본 연구에서 확인된 종말상에서의 PF 감소는 먹이포획 순간의 반향정위 발산이 중지되는 과정에 따른 영향으로 판단된다.

3.2.2. FM-CF-FM 시그널 세부 변화

관박쥐의 시그널 형태 가운데, 펄스의 시작부와 마지막에 위치한 FM 시그널은 CF 시그널보다 더 큰 대역폭을 가지는 특징을 보인다. 분석결과 관박쥐의 FM-CF-FM 시그널 가운데 sFM-bw는 먹이포획을 위한 비행 과정동안 약 9.7 kHz에서 약 2.3 kHz로 감소하는 결과를 보였다(Table 1). 탐색에서 접근단계에 이르는 과정($p < 0.001$)과 접근에서 포획단계에 이르는 과정($p < 0.001$)동안에도 단계별로 일정한 감소폭을 보였다(Table 2, Fig. 3). 이는 단계별 대표적 스펙트럼 분석 결과에서도 확인되었는데 탐색단계의 펄스에서는 시작부의 FM 시그널이 명확하게 표현되었으나 접근단계로 갈수록 점차 좁아졌으며, 포획단계에 이르러서는 거의 확인되지 않는 경우가 많았다(Table 4). 펄스의 말단부에 위치한 eFM-bw는 전체적으로는 단계별로 변화하는 결과를 보였다(Table 1, Fig. 3). 특히 탐색에서 접근단계 동안에는 약 11.0 kHz에서 약 14.3 kHz로 증가하는 결과를 보였지만($p < 0.001$), 접근에서 포획단계에 이르는 과정에서는 오히려 약간 감소하였다. 그러나 이러한 차이에 대한 유의성은 확인되지 않았다(Table 2, Fig. 3).

일반적으로 박쥐의 먹이탐지 및 포획의 정확성은 발산되는 음의 지속시간과 진폭에 의존하게 되고 FM 시그널을 이용하는 박쥐 뿐만 아니라 CF음을 이용하는 박쥐 또한 접근과 포획단계에서는 증가된 대역폭을 가진 음을 발산하게 된다(Surlykke et al., 1993). 따라서 본 연구에서 접근과 포획단계에서 명확하게 표현된 eFM-bw 형태로 볼 때 포획순간의 곤충에 대한 정확한 위치파악은 sFM-bw 보다 eFM-bw 부분과

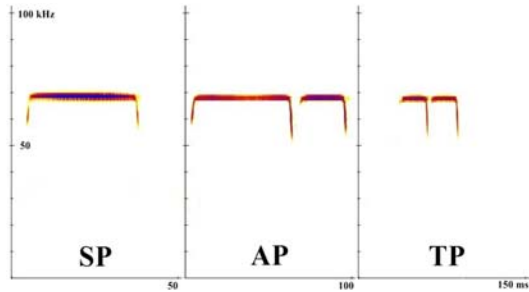


Fig. 4. Representative echolocation signals by *Rhinolophus ferrumequinum* from search to terminal phase during foraging flight in the free flight room.

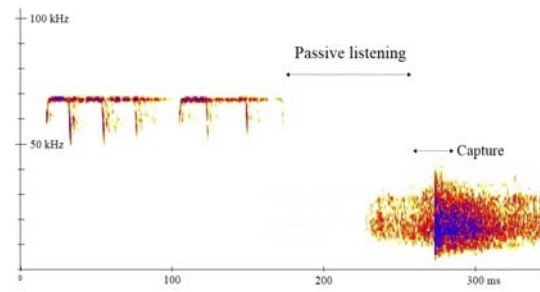


Fig. 5. Spectrogram of passive listening phase by *Rhinolophus ferrumequinum*.

관련이 있을 것으로 판단된다. 왜냐하면 좁은 대역폭의 시그널은 목표물의 확인에는 적합하지만 목표물의 정확한 위치 파악에는 덜 적합하게 되어 있다. 그러나 광대역의 FM 시그널은 목표물의 확인에는 약한 반면 정확한 위치의 감지에는 더 잘 적응되어 있다 (Schnitzler and Kalko, 2001). 따라서 점차 감소 또는 확인되지 않는 sFM-bw와 비교하여 포획순간에 가까워 올수록 증가하는 eFM-bw 부분이 포획순간의 곤충의 정확한 위치파악에 보다 깊은 상관관계가 있을 것으로 판단된다.

관박쥐의 시작부와 끝부분의 FM 시그널 사이에 위치한 CF 시그널의 지속시간은 거의 일정하지만 FM 시그널보다 더 긴 시간동안 지속되는 특징이 있으며, 탐색에서 접근단계로 갈수록 점차 감소하는 결과를 보였다(Table 1, Fig. 3). 탐색단계의 경우 한 개의 단독적인 음절로 이루어져 있으며 평균 67.2 ms의 긴 시간으로 이루어진 반면 접근단계에서의 CF 시그널 평균 지속시간은 31.3 ms로 감소하는 결과를 보였다(Table 1). 이는 긴 CF 시그널로 구성된 관박쥐의 특징적인 반향정위 형태 뿐만 아니라 CF 시그널의 기능적인 특징과 관련지을 수 있다. 관박쥐가 이용하는 이러한 긴 펄스 지속시간은 곤충의 날개짓 음파에 대한 신호를 감지할 수 있는 가능성을 증가시키는 역할을 하며(Surlykke et al., 1993), 탐색의 범위와 소형 곤충을 포획하는 능력을 증가시키게 된다(Zhu et al., 2008). 또한 긴 CF 음성 타입을 이용하는 박쥐는 CF 시그널에 의한 반향을 이용해서 먹이를 탐색하고 먹이의 움직임을 파악할 수 있게 된다(Schnitzler et al.,

2003). 따라서 먹이를 탐색하는 과정에서는 긴 CF 시그널을 발산함으로써 곤충의 움직임에 대한 정보를 파악하게 되며, 이어서 반향을 통한 움직임 간과 보다는 정확한 위치파악을 위하여 eFM-bw의 증가에 따른 시그널 변화로 판단된다.

3.2.3. 반향정위 비발산 단계

연구결과 먹이의 감지 후 포획과정까지 반향정위의 발산은 지속적으로 이루어졌으나, 비막을 펼치는 순간부터는 반향정위의 발산이 이루어지지 않았다(Fig. 5). 박쥐는 먹이를 포획하는 과정에서 반향정위의 사용 외에 먹이의 위치확인 및 탐지를 위해서 비활성 수신(passive listening), 시각, 후각 등 다른 행동 메카니즘을 이용하기도 한다(Swift and Racey, 2002; Jones et al., 2003; Russo et al., 2007). 이중 비활성 수신은 청각신호를 이용해서 먹이를 잡는 방법중의 하나로 박쥐가 먹이를 포획하거나 땅에 착륙하기 전에 음성을 중단하거나 큰폭으로 음의 강도를 감소시키는 방법이다(Russo et al., 2007).

박쥐는 먹이에 접근하는 과정 속에서 자신이 발산한 후 반향되는 음과 먹이가 방출하는 소리의 두가지 중복되는 신호에 대한 분류작업을 거치게 된다(Barber et al., 2003). 이 과정에서 자신의 음성 방출을 중단하는 것은 이러한 두가지 신호를 받아들이고 분류하는데 방해가 되는 것을 방지할 수 있다(Russo et al., 2007). 따라서 먹이를 포획하는 순간 반향정위 발산의 중단은 먹이포획에 따른 입과 머리의 이용을 위한 준비단계에 의한 음성발산 중지 뿐만 아니라 자신이

발산한 반향정위의 반향 및 먹이로부터의 음파로부터의 방해요인을 최소화 하는 과정에 따른 것으로 판단된다.

4. 결론

관박쥐를 대상으로 먹이의 탐색에서 포획 순간까지의 과정에 대하여 행동의 변화 및 포획방법 그리고 그에 따른 초음파의 변화상을 파악하였다. 관박쥐의 먹이포획 행동은 움직임에 대한 탐색행동, 반향 감지 후 접근 및 포획단계로 이루어졌다. 먹이의 탐색은 구조물에 매달린 상태로 이루어졌으며, 먹이의 포획시에는 비막을 이용하여 포획하였다. 또한 비막을 이용한 포획과 동시에 입과 꼬리막을 연속적으로 이용하는 것으로 확인되었다. 본 결과에서 확인된 비막을 이용한 먹이 포획은 복잡한 서식공간에서 채식활동을 하는 관박쥐의 채식행동 및 종 특유의 비막 형태 그리고 긴 CF 시그널을 이용하는 반향정위 패턴을 반영한 포획전략을 대변하는 것으로 판단된다.

관박쥐의 반향정위 시그널 분석결과 전형적인 종 특유인 FM-CF-FM 패턴을 보였으며, 곤충의 탐색에서 포획 행동으로 갈수록 PD, PI, PF, sFM-bw, CF-d 항목은 감소하였으며, DC와 eFM-bw는 탐색단계와 접근단계에서 유의적으로 증가하는 결과를 보였다. 펄스의 파트별 세부분석 결과 CF 시그널 다음에 이어지는 eFM 시그널 부분의 대역폭이 컸으며, 단계별 변화폭의 정도 또한 적었다. 또한 sFM-bw는 SP에서 명확하게 표현되지만 접근단계로 갈수록 점차 대역폭이 좁아지며, 포획단계에 이르러서는 거의 확인되지 않는 경향을 보였다. 따라서 점차 감소 또는 확인되지 않는 sFM-bw와 비교하여 포획순간에 가까워 올수록 증가하는 eFM-bw 부분이 포획순간의 곤충의 정확한 위치파악에 보다 깊은 상관관계가 있을 것으로 생각된다. 먹이를 포획하는 최종 순간에는 초음파의 발산을 멈추는 과정이 확인되었으며, 이는 먹이포획에 따른 입과 머리의 이용을 위한 준비단계에 의한 음성발산 중지 뿐만 아니라 자신이 발산한 반향정위의 반향 및 먹이로부터의 음파로부터의 방해요인을 최소화 하는 과정에 따른 것으로 판단된다.

REFERENCES

- Barber, J. R., Razak, K. A., Fuzessery, Z. M., 2003, Can two streams of auditory information be processed simultaneously? Evidence from the gleaning bat *Antrozous pallidus*, *J. Comp. Physiol. A.*, 189, 843-855.
- Briggs, B., King, D., 1998, The bat detective-A Field guide for bat detection, *Batbox Ltd.*, 14-35.
- Chung, C. U., Han, S. H., 2015, Characteristics of echolocation calls of the parti-coloured bat, *Vepertilio sinensis*, in relation to environment type, *J. Environ. Sci. Int.*, 24, 353-358.
- Chung, C. U., Han, S. H., Lim, C. W., Kim, S. C., Lee, H. J., Kwon, Y. H., Kim, C. Y., Lee, C. I., 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, *J. Environ. Sci. Int.*, 19, 61-68.
- Davidson-Watts, I., Jones, G., 2006, Differences in foraging behaviour between *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774) and *Pipistrellus pygmaeus* (Leach, 1825), *J. Zool.*, 268, 55-62.
- Jennings, N. V., Parsons, S., Barlow, E. K., Gannon, M., 2004, Echolocation calls and wing morphology of bats from the West Indies, *Act. Chiro.*, 6, 75-90.
- Jones, G., 1990, Prey selection by the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*): optimal foraging by echolocation?, *J. Ani. Ecol.*, 59, 587-602.
- Jones, G., 1999, Scaling of echolocation call parameters in bats, *J. Expe. biol.*, 202, 3359-3367.
- Jones G., Rayner M. V., 1989, Foraging behavior and echolocation of wild horseshoe bats *Rhinolophus ferrumequinum* and *R. hipposideros* (Chiroptera, Rhinolophidae), *Beha. Ecol. Soci.*, 25, 183-191.
- Jones, G., Webb, P. I., Sedgely, J. A., O'Donnell, C. F. J., 2003, Mysterious mystacina: How the New Zealand short-tailed bat (*Mystacina tuberculata*) locates insect prey, *J. Exp. biol.*, 206, 4209-4216.
- Kalko, E. K. V., 1995, Insect pursuit, prey capture and echolocation in pipistrelle bats (Microchiroptera), *Ani. Beha.*, 50, 861-880.
- Kalko, E. K. V., Schnitzler, H. U., 1993, Plasticity in echolocation signals of European pipistrelle bats in

- search flight: Implications for habitat use and prey detection, *Behav. Ecol. Soci.*, 33, 415-428.
- Moss, C. F., Surlykke, A., 2001, Auditory scene analysis by echolocation in bats, *J. Acoust. Soc. Am.*, 110, 2207-2226.
- Neuweiler, G., 1989, Foraging ecology and audition in echolocating bats, *Tre. Ecol. Evol.*, 4, 160-166.
- Norberg, U., Rayner, J. M. V., 1987, Ecological morphology and flight in bats (Mammalia: Chiroptera): Wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation, *Phil. Trans. R. Soc. Ser. B.*, 316, 335-427.
- Russo, D., Jones, G., Arlettaz, R., 2007, Echolocation and passive listening by foraging mouse-eared bats *Myotis myotis* and *M. blythii*, *J. Expe. biol.*, 210, 166-176.
- Schnitzler, H. U., Kalko, E. K. V., 1998, How echolocating bats search and find food, In: *Bat biology and conservation*, Kunz, T. H., Racey, P. A. (eds.), Washington, Smithsonian Institution Press, 183-196.
- Schnitzler, H. U., Kalko, E. K. V., 2001, Echolocation by insect-eating bats, *Bio. Sci.*, 51, 557-569.
- Schnitzler, H. U., Moss, C. F., Denzinger, A., 2003, From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats, *Trends. Ecol. Evol.*, 18, 386-394.
- Surlykke, A., Miller, L. A., Mohl, B., Andersen, B. B., Christensen-Dalsgaard, J., Jorgensen, M. B., 1993, Echolocation in two very small bats from Thailand: *Craseonycteris thonglongyai* and *Myotis siligorensis*, *Behav. Ecol. Soci.*, 33, 1-12.
- Swift, S. M., Racey, P. A., 2002, Gleaning as a foraging strategy in Natterer's bat, *Myotis nattereri*, *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 52, 408-416.
- Vogler, B., Neuweiler, G., 1983, Echolocation in the noctule (*Nyctalus noctula*) and horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*), *J. Comp. Phy. A.*, 152, 421-432.
- Waters, D. A., Jones, G., 1995, Echolocation call structure and intensity in five species of insectivorous bats, *J. Expe. Biol.*, 198, 475-489.
- Zhu, X., Wang, J., Sun, K., Jiang, T., Jiang, Y., Feng, J., 2008, Echolocation calls of *Rhinolophus ferrumequinum* in relation to habitat type and environmental factors, *Act. Ecol. Sin.*, 28, 5248-5258.