

Natuur.focus

Afgiftekantoor
Antwerpen X
P209602

Toelating – gesloten verpakking

Retouradres: Natuurpunt,
Coxiestraat 11,
2800 Mechelen

VLAAMS DRIEMAANDELIJKS TIJDSCHRIFT OVER NATUURSTUDIE & -BEHEER – JUNI 2009 – JAARGANG 8 – NUMMER 2
VERSCHIJNT IN MAART, JUNI, SEPTEMBER EN DECEMBER



Themanummer: Vleermuizen in Vlaanderen



natuurpunt 
Studie

Determinatie van *Myotis*-soorten op basis van geluidsanalyse

Marc Van De Sijpe

Bat detectoren brachten de determinatie van vleermuizen in het vrije veld in een stroomversnelling. Door het analyseren van digitale geluidsopnames krijgen onderzoekers steeds meer zicht op soortspecifieke verschillen. Hieronder lees je aan de hand van welke kenmerken *Myotis*-soorten kunnen onderscheiden worden.

Inleiding

De determinatie van vleermuizen in het vrije veld heeft een grote sprong voorwaarts genomen met het gebruik van ultrasoon-detectoren ('bat detectors'). Er bestaat een uitgebreide vakliteratuur die uitvoerig de mogelijkheden en de beperkingen van ultrasoon-detectoren uitspit. Veel soorten van het geslacht *Myotis* worden doorgaans beschouwd als moeilijk te determineren aangezien zij meestal echolocatiepulsen gebruiken met gelijkaardige kenmerken: naar beneden frequentie-gemoduleerd (FM), een grote bandbreedte en een korte pulsduur.

Recent publiceerde Boonman (2007) een overzicht van echolocatiepulsen waaruit bleek dat soortdeterminaties binnen het geslacht *Myotis* niet altijd even problematisch zijn als werd gedacht. Boonman (2007) vestigde de aandacht op details in de puls vorm (type kromming, al dan niet voorkomen van haak of staf, lineair verloop) en op de beginfrequentie van de fundamentele puls, een kenmerk waarin meerdere West-Europese *Myotis*-soorten onderling verschillen.

Het valt op dat tot voor kort voor de meeste vleermuissoorten lagere beginfrequenties beschreven worden in de literatuur, dan



Vale vleermuis (foto: Vilda/Rollin Verlinde)

Soort		Aantal opnamen
Watervleermuis	<i>Myotis daubentonii</i>	627
Meervleermuis	<i>Myotis dasycneme</i>	982
Franjestaart	<i>Myotis nattereri</i>	469
Ingekorven vleermuis	<i>Myotis emarginatus</i>	382
Vale vleermuis	<i>Myotis myotis</i>	577
Gewone baardvleermuis	<i>Myotis mystacinus</i>	27
Brandt's vleermuis	<i>Myotis brandtii</i>	15
Baard-/Brandt's vleermuis	<i>Myotis mystacinus/brandtii</i>	513
Bechsteins vleermuis	<i>Myotis bechsteinii</i>	104
Totaal		3.696

Tabel 1. Overzicht van het aantal geluidsopnamen per soort in deze studie

deze beschreven door Boonman (2007). Allicht is dit een gevolg van technische beperkingen van oudere apparatuur. Hoe hoger de frequentie van het geluid, hoe sterker de demping in de atmosfeer. Recente modellen, zoals Pettersson D980 en D1000x, werken efficiënter in het hogere bereik van het ultrasone spectrum dan vroegere modellen.

Toch moet men ook met nieuwste toestellen proberen om opnamen te maken met de vleermuizen zo dicht mogelijk bij de microfoon. Alleen zo kan men de invloed van de atmosferische uitdoving en de sferische spreiding beperken en veronderstellen dat het opgenomen signaal vrij goed het origineel benadert. Men moet ook rekening houden met de mogelijkheid tot het verschuiven van frequenties door het Doppler-effect met maximum enkele kHz, al is het effect bij langzaam vliegende vleermuizen (waaronder vele *Myotis*-soorten) minder uitgesproken dan bij snelvliegende soorten.

Dit artikel beschrijft op systematische wijze enkele sleutelkenmerken van de echolocatiepulsen van alle in België voorkomende *Myotis*-soorten.

Methode

Alle geluidsopnames die in deze bijdrage geanalyseerd en beschreven worden gebeurden met een Pettersson D1000x detector en werden in 2007 op diverse locaties in Nederland, België en Frankrijk gemaakt. De microfoon is een verder verfijnde versie van het model D980 en is heel gevoelig voor hoge frequenties. De 'sampling rate' kan manueel ingesteld worden. Hoge waarden zijn mogelijk en door een ingebouwde filter zijn aliasing-vrije opnamen mogelijk tot 40% van de sampling rate. In deze studie werden alle opnamen op 500 kHz gesampeld, het frequentiebereik werd daarmee ingesteld op 5-200 kHz. Ten opzichte van vorige modellen beschikt de D1000x over een fijnere analoog-naar-digitaal resolutie (16 bit tegenover 8 bit) en heeft hij de mogelijkheid om lange opnamen direct weg te schrijven naar een interne Compact Flash kaart. Dit laatste elimineert eventuele kwaliteitsverliezen ten gevolge van externe opname apparatuur en kabels. In totaal werden 3.696 pulsen geanalyseerd verdeeld over de acht Belgische *Myotis*-soorten (Tabel 1). Van elke puls werd manueel de pulslengte bepaald (BatSound oscillogram) en werden begin- en eindfrequentie van de fundamentele puls gemeten (BatSound spectrogram). Alle onderzochte soorten gebruikten ook bovenharmonischen, maar die werden niet in detail geanalyseerd. De piekfrequentie, gedefinieerd als de frequentie binnen het signaal waar de amplitude maximaal is, werd automatisch bepaald met de functie 'Pulse characteristics analysis' in het programma BatSound 3.31b.

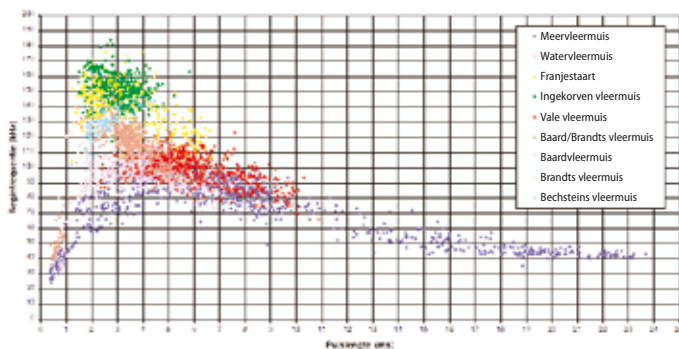
Pulsen met een te hoog opnamevolume ('clipping') werden uitgesloten. Clipping werd zoveel mogelijk vermeden door de 'input gain' van de detector net boven de minimumdrempel in te stellen. Bij dieren die voldoende dicht bij de microfoon vliegen krijgt men nog steeds voldoende hoge opnamevolumes.

Watervleermuis en Meervleermuis

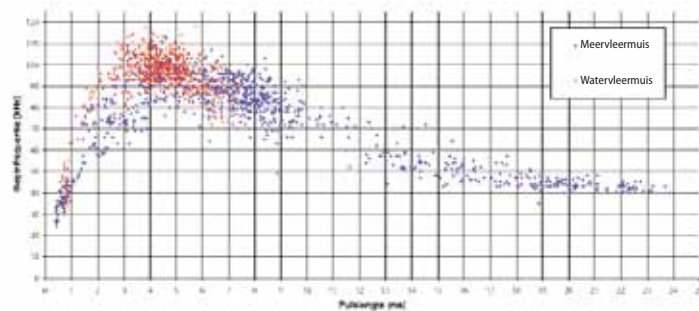
Watervleermuizen *Myotis daubentonii* gebruikten pulslengtes van 0,5 ms (laatste fase van vangstbuzzes) tot 7,8 ms (Figuur 1). De



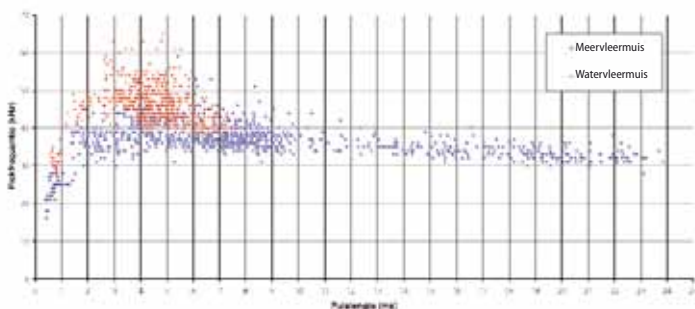
Watervleermuis (foto: Vilda/Rollin Verlinde)



Figuur 1. Relatie tussen de pulslengte en de beginfrequentie bij verschillende *Myotis* soorten. Ingekorven vleermuizen en Franjestaarten gebruiken gemiddeld de hoogste beginfrequenties, gevolgd door Bechsteins vleermuis, Baard- en Brandt's vleermuizen, Vale vleermuizen, Watervleermuizen en tenslotte Meervleermuizen.



Figuur 2. Relatie tussen pulslengte en beginfrequentie bij Water- en Meervleermuis. Meervleermuizen hebben meestal lagere beginfrequenties, maar toch is er een aanzienlijke zone van overlap tussen beide soorten.



Figuur 3: Relatie tussen pulslengte en piekfrequentie bij Water- en Meervleermuis. Meervleermuizen hebben vaak piekfrequenties lager dan 38 kHz, van Watervleermuizen werden alleen piekfrequenties gevonden > 37 kHz. Vanaf 38 kHz en hoger overlappen de piekfrequenties van beide soorten in zekere mate, vooral in de pulslengte range 3-8 ms.

beginfrequentie van de fundamentele puls lag meestal bij 90 tot 100 kHz, maar bereikte in extreme omstandigheden 115-120 kHz (Figuren 1 en 4). De piekfrequentie was steeds groter of gelijk aan 37 kHz (vaak >40 kHz), zelfs in de langste signalen (Figuur 3). Wanneer de watervleermuis boven open water en in halfopen milieu boven land vloog, was de eindfrequentie steeds bij 18-25 kHz. In gesloten milieus boven land (tunnel onder autosnelweg) en bij zwermdende dieren rond koloniebomen lag de eindfrequentie hoger, bij 25-30 kHz.

Van Meervleermuizen *Myotis dasycneme* werden pulslengtes gevonden van 0,5 ms (vangstbuzzes) tot 23 ms. Vanaf pulslengtes van 7-8 ms werd een voor de Meervleermuis kenmerkend QCF-deel(tje) in het signaal waargenomen bij 32-35 kHz. De beginfrequentie was voor de langste pulstypes slechts 40-50 kHz, maar bij de korte FM-types veel hoger, vaak tussen 80-100 kHz (Figuren 1, 2 en 5). Extreme gevallen tot ruim 110 kHz deden zich voor. Zulke hoge beginfrequenties waren bij de Meervleermuis nog niet beschreven (Limpens & Hollander 1992, Kapteyn 1993, Britton et.

al. 1997, Skiba 2003, Siemers & Schnitzler 2004, Boonman 2007). Aangezien deze soort graag in open waterrijke gebieden jaagt, is de afstand van de vleermuis tot de microfoon in veel gevallen zo groot dat de hogere frequenties de microfoon waarschijnlijk niet meer bereiken als gevolg van atmosferische demping. Bovendien is de Meervleermuis in grote delen van Europa afwezig of erg zeldzaam, waardoor er slechts een beperkt aantal studies naar deze soort gevoerd werden, de meeste in Nederland.

Voor deze studie werd een deel van de opnamen gemaakt in de buurt van een grote Friese kolonie, waarbij sommige dieren op amper een halve meter van de microfoon passeerden. Sommige dieren vlogen ook zeer dicht langs achtergrondobstakels (dakgoot kerk, boomkruinen op een kerkhof, boven een straat op ongeveer 1 meter hoogte) en gebruikten daarbij erg korte, steile pulsen.

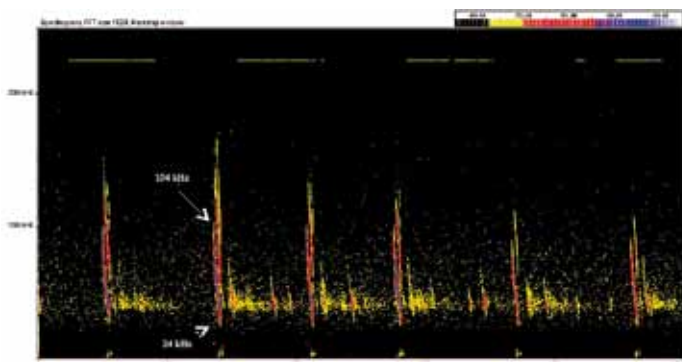
De piekfrequentie van de Meervleermuis lag meestal tussen 32 en 38 kHz, maar bij kortere pulsen werden soms piekfrequenties genoteerd van 40 kHz of hoger (Figuur 3). Men moet eveneens opletten met interpretatie van piekfrequenties van pulsen met geringe signaal/ruis verhouding (vleermuis ver van microfoon, veel atmosferische uitdoving). Zo kan men bij zwakke signalen van Watervleermuizen soms een piekfrequentie van 35 kHz of lager vinden. Hier speelt het effect van atmosferische uitdoving waardoor de hoge frequenties minder goed doorkomen dan de lage en de piekfrequentie abnormaal naar beneden getrokken wordt. Dergelijke afwijkingen werden in deze studie vermeden door enkel pulsen van hoge signaal-ruis verhouding te selecteren. Uitzondering vormden de lange pulstypes van de Meervleermuis die noodgedwongen vanaf de oevers werden opgenomen en waarbij de dieren boven open water vlogen op meer dan 10 meter van de oever.

De eindfrequentie van de Meervleermuis bevond zich meestal rond 25 kHz. In de range van korte pulslengtes (3 tot 6 ms) lijkt er dus een aanzienlijke mate van overlap tussen Watervleermuizen en Meervleermuizen te bestaan voor wat betreft begin-, eind- en piekfrequentie (Figuren 2 en 3). Als men zich voor determinatie enkel op dergelijke korte pulsen zou baseren, en geen langere pulsen of zichtwaarnemingen erbij betreft, dan bestaat enig gevaar voor verwarring.

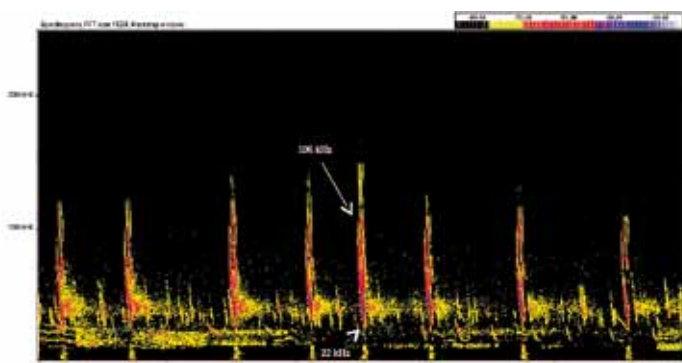
Franjestaart en Ingekorven vleermuis

Bij de Franjestaart *Myotis nattereri* werden pulslengtes van 1,2 tot 6,7 ms waargenomen (Figuur 1). Voor deze studie konden geen vangstbuzzes van de 'aerial hawking' jachtwijze worden opgenomen, dus de kortste types ontbreken nog. De opnamen zijn enerzijds van in de hand gedetermineerde individuen die werden losgelaten in een kamer van een mergelgroeve, en anderzijds van dieren die in bossen jaagden. Zo werden opnamen gemaakt van een Franjestaart die erg laag boven een perceel met varens vloog en vervolgens in een golvende, langzame vlucht dicht rond de basis van boomstammen cirkelde. Zowel in de groeve als in het vrije veld werden zeer hoge beginfrequenties waargenomen, tot maximaal 176 kHz. Bij dieren die dicht bij obstakels vlogen en waarvan opnamen gemaakt werden van dicht bij de vleermuizen, lag de beginfrequentie meestal hoger dan 140 kHz (Figuur 6). Bij dieren in meer open omgeving (langere pulsen) was de beginfrequentie wat lager, bij 110-130 kHz. De eindfrequenties lagen steeds bij 8 tot 20 kHz, en daarbij lager dan bij de andere West-Europese *Myotis*-soorten (Figuur 6).

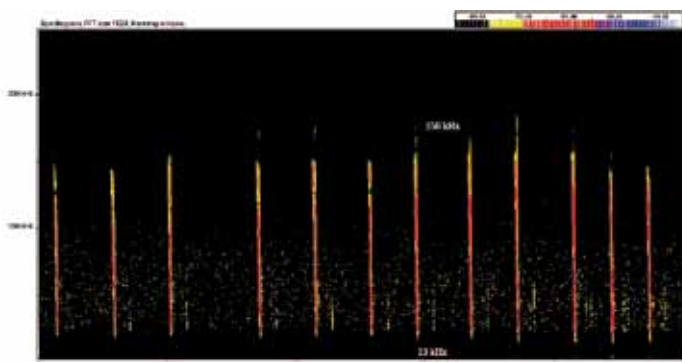
De piekfrequenties varieerden vrij sterk, meestal tussen 40-60 kHz, maar soms nog hoger. Dat de D1000x meer hoge frequenties op-



Figuur 4. Pulsreeks van een Waterflemmuis boven een bospad. Van de luidste pulsen (beste signaal/ruis verhouding) ligt de beginfrequentie van de fundamentele puls net boven 100 kHz en de eindfrequentie rond 25 kHz. Er zijn bovenharmonischen zichtbaar.



Figuur 5. Pulsreeks van een Meervlemmuis dicht langs bomen op een kerkplein. Van de luidste pulsen ligt de beginfrequentie (fundamentele puls) net boven 100 kHz en de eindfrequentie rond 20–25 kHz. Er zijn bovenharmonischen zichtbaar.



Figuur 6. Pulsreeks van een Franjestaart boven een bospad. Van de luidste pulsen ligt de beginfrequentie (fundamentele puls) boven 150 kHz en de eindfrequentie rond 13 kHz. Er zijn zwakke bovenharmonischen zichtbaar.

neemt dan een D240 gekoppeld aan een Minidisc-recorder, was zeer duidelijk te merken bij opnamen van Franjestaarten. Met een D240 vindt men meestal piekfrequenties van 25-30 kHz, terwijl de piekfrequenties geregistreerd met een D1000x zelden lager zijn dan 40-50 kHz. Dus, hoewel de Franjestaart ook veel energie steekt in de frequentieband van 25-30 kHz, bevindt de meeste energie zich toch bij frequenties rond 40-60 kHz. Met een D240 gaat op de middelmatige frequentieband rond 40-60 kHz klaarblijkelijk al veel energie verloren, waardoor de schijnbare piekfrequentie lager komt te liggen.

De Ingekorven vleermuizen *Myotis emarginatus* in deze studie gebruikten pulsen in de range van 1,5 tot 5,8 ms (Figuur 1). Opnamen werden gemaakt van individuen die in een langzame vlucht dicht langs boomkruinen en tussen de takken vlogen van oude bomen op een kerkplein bij een gekende kolonie in het Land van Herve. Daarnaast werden ook opnamen gemaakt van dieren die

in een hellingbos jaagden in de buurt van een gekende kolonie in de Voerstreek. Tenslotte werden ook pulsen opgenomen van in de hand gedetermineerde individuen die werden vrijgelaten in een kleine kamer in een groeve.

De pulsen hadden in al deze omstandigheden gelijkaardige kenmerken: extreme beginfrequenties, meestal 150-170 kHz met een maximum van 184 kHz (Figuren 1 en 7); opvallend hoge eindfrequenties, meestal 40 tot 50 kHz, soms iets lager rond 35 kHz (Figuur 7); en zeer hoge piekfrequenties: 55-60 kHz, soms 70-80 kHz en in uitzonderlijke gevallen zelfs boven 100 kHz (max. 107 kHz).

Baard-, Brandt's en Bechsteins vleermuis

De Baardvleermuis *Myotis mystacinus* en de Brandt's vleermuis *Myotis brandtii* zijn op basis van hun geluid niet van elkaar te onderscheiden. In deze studie worden beide soorten gezamenlijk behandeld (als Baard-/Brandt's vleermuis), behalve in gevallen waarbij dieren in de hand gedetermineerd werden. Van de Baard-/Brandt's vleermuis werden pulsen in de range 0,5 (vangstbuzzes) tot 5,7 ms geregistreerd (Figuur 1). De beginfrequentie lag meestal bij 110-130 kHz (Figuren 1 en 8). In extreme gevallen (manoeuvres dichtbij vegetatie, tijdens het benaderen van prooien) werden frequenties tot 145 kHz genoteerd. Dit zijn echter tijdelijke situaties. Van zodra de dieren terug in het normaal vliegpatroon kwamen, zakte de hoogste frequentie snel. In open habitat gebruikten de dieren langere pulsen, met een lagere beginfrequentie (90-110 kHz). Eindfrequenties lagen meestal bij 20-30 kHz (Figuur 8).

Bij twee individuen van de Baardvleermuis, in de hand gedetermineerd en vrijgelaten in een kleine kamer van een groeve, lag de beginfrequentie bij ongeveer 130 kHz terwijl de pulslengte gemiddeld 2,5 ms bedroeg. Bij één Brandt's vleermuis losgelaten in identiek dezelfde kamer, was de beginfrequentie slechts 110 kHz en de gemiddelde pulslengte 1,7 ms.

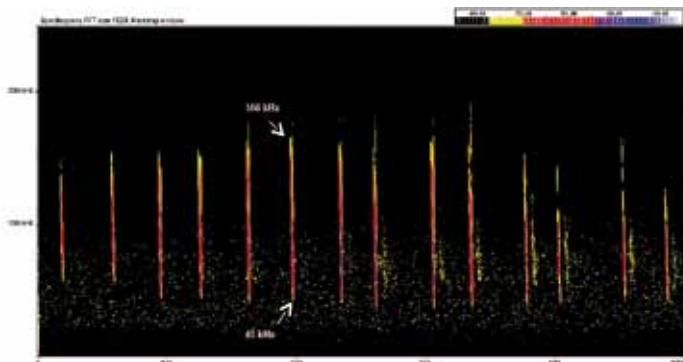
Van Bechsteins vleermuizen *Myotis bechsteini* werden in deze studie alleen korte pulsen van in de hand gedetermineerde dieren gemaakt (vangsten in groeve). De beginfrequentie bevond zich bij 125-150 kHz, de eindfrequentie bij 25-35 kHz en de piekfrequentie meestal bij 42-46 kHz (extreme gevallen tot ruim 80 kHz, Figuur 1).

Vale vleermuis

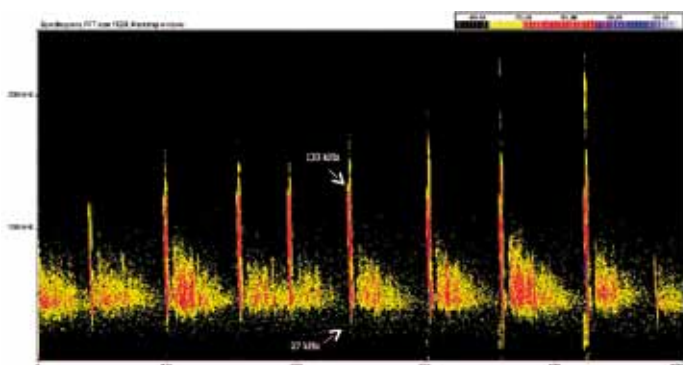
Vale vleermuizen *Myotis myotis* werden bestudeerd in de buurt van twee grote kolonies in respectievelijk de Belgische en Franse Ardennen. Pulslengte-range: 2,3-10,9 ms. Er werden opnamen gemaakt in diverse habitattypes, waaronder gesloten terrein (dicht bos, korte pulstypes van ongeveer 3 ms), halfopen terrein (meer open bos) en open terrein (dieren die op 3 tot 5 meter hoogte een open plek overstaken, lange pulstypes van ongeveer 7-10 ms). De beginfrequentie van korte pulstypes lag meestal tussen 90 en 120 kHz, bij de langste types tussen 75 en 90 kHz (Figuren 1 en 9). Piekfrequenties bij langere pulsen 28-33 kHz, bij korte pulsen 35-40 kHz (soms hoger dan 40 kHz). Samen met de Meervleermuis heeft de Vale vleermuis de laagste piekfrequentie van de West-Europese *Myotis* soorten.

Inventarisaties

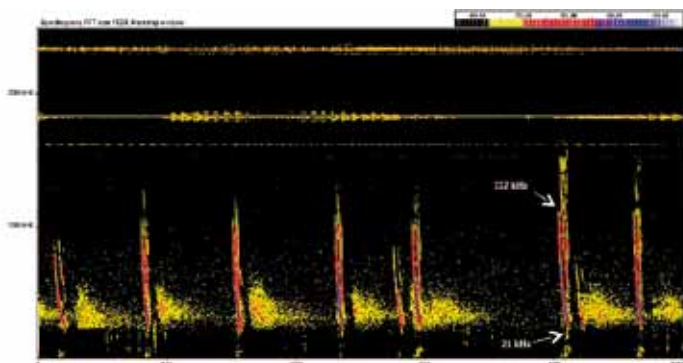
Bij inventarisaties in de regio Ieper bleek het merendeel van vroeger als 'ongedetermineerde *Myotis*' genoteerde dieren te behoren tot de groep Baard-/Brandt's vleermuis. Het gaat onder meer om dieren die dicht langs hoge muren heen en weer vliegen (vestingwallen, sluismuren van een in onbruik geraakt kanaal), dieren die



Figuur 7. Pulsreeks van een Ingekorven vleermuis boven een bospad. Van de luidste pulsen ligt de beginfrequentie (fundamentele puls) boven 160 kHz en de eindfrequentie rond 40 kHz. Er zijn zwakke bovenharmonischen zichtbaar.



Figuur 8. Pulsreeks van een Beard- of Brandt's vleermuis (*Myotis mystacinus/brandtii*) boven een bospad. Van de luidste pulsen ligt de beginfrequentie (fundamentele puls) rond 130 kHz en de eindfrequentie rond 25 kHz. Er zijn bovenharmonischen.



Figuur 9. Pulsreeks van een Vale vleermuis boven een bospad. Van de luidste pulsen ligt de beginfrequentie (fundamentele) rond 110 kHz en de eindfrequentie rond 20 kHz. Bovenharmonischen zichtbaar.

op 2 tot 3 m hoogte boven open water vliegen in de buurt van opgaande oevervegetatie (vestinggrachten, kanalen met beboste oevers, soms is een wat dansende vlucht met buitelingen waarneembaar), exemplaren die boven bospaden vliegen in kleine en geïsoleerde boscomplexen, individuen die boven bosbeekjes jagen (vlieghoogte 1 tot 2 m) en dieren die boven jaagpaden van kanalen of in dreven rond grote vijvers vliegen, net onder de basis van de boomkruinen.

In al deze gevallen werden, voor signalen met hoge signaalruis verhouding, steeds beginfrequenties van ongeveer 130 kHz en eindfrequenties van 20-30 kHz gemeten. Dergelijke beginfrequentie is te hoog voor Watervleermuis, maar te laag voor Franjestaart en Ingekorven vleermuis. Bij opnames van gekende vliegroutes van Watervleermuizen boven bospaden en langs een weidebeek kwamen de beginfrequenties nauwelijks hoger dan

100-110 kHz, zelfs niet bij opnamen waar de dieren vlakbij de microfoon vlogen. In enkele bosgebieden werden ook in bosjagende Watervleermuizen aangetroffen, maar dat gedrag was wel eerder uitzonderlijk. Zeldzamere en meer veeleisende soorten als Franjestaart en Ingekorven vleermuis, die goed herkenbaar zijn aan de hoge beginfrequenties, werden tijdens recente inventarisaties in de regio leper niet aangetroffen.

Bespreking

De hoger beschreven resultaten stemmen goed overeen met de gegevens van Boonman (2007), met dat verschil dat voor de meeste soorten nog iets hogere beginfrequenties werden gevonden. Enkel bij de Meervleermuis werden voor korte pulstypes veel hogere beginfrequenties gevonden. Pettersson (mond. mededeling) beweert dat de waargenomen hogere frequenties allicht het gevolg zijn van het grotere dynamisch bereik van de D1000x en de extra gevoeligheid van de microfoon voor hoge frequenties, vergeleken met andere detectors.

Bijkomend onderzoek is nodig om een beter inzicht te krijgen in de diverse pulskarakteristieken en de graad van overlap, in het bijzonder voor de moeilijke soorten Bechsteins vleermuis, Baardvleermuis, Brandt's vleermuis en Alcatheo baardvleermuis *Myotis alcathoe*. Die laatste soort gebruikt vergelijkbare eindfrequenties als de Ingekorven vleermuis (40-50 kHz), maar het is nog onduidelijk of ook de beginfrequenties even hoog zijn. De weinige beschikbare literatuur vermeldt beginfrequenties van 'slechts' ca 130 kHz voor de Alcatheo baardvleermuis.



Franjestaart (foto: Vilda/Rollin Verlinde)



Vliegende Bechsteins vleermuis (foto: Vilda/Rollin Verlinde)

Summary:

VAN DE SIJPE M. 2009. Determination of *Myotis* species through echolocation signal analysis. *Natuur.focus* 8(2): 67-72. [in Dutch]

Thanks to the development of bat detectors, most bat species can nowadays be identified under field conditions by their echolocation sounds. For the genus *Myotis*, identification at species level has until recently remained somewhat problematic and challenging. Boonman (2007) recently described some useful identification criteria for the different *Myotis* species based on the pulse wave and maximum frequen-

cy. This article summarizes the pulse characteristics, based on 3.696 pulses recordings from eight different *Myotis* species (*Myotis daubentonii*, *Myotis dasycneme*, *Myotis nattereri*, *Myotis emarginatus*, *Myotis mystacinus*, *Myotis brandtii*, *Myotis bechsteini* and *Myotis myotis*). All the recordings were made with a Drooox detector and analysed with BatSound Pro version 3.31b. The recordings were made in Belgium, the Netherlands and France.

The identification of the eight *Myotis* species is based upon pulse duration, maximum, minimum and peak frequency of the fundamental pulse.

DANK

Dit onderzoek werd mede mogelijk dankzij vangsten, determinatie en geluidsopnamen in de mergelgroeve Koegat te Zichen-Zussen-Bolder, waarvoor dank aan Alex Lefevre en de Vleermuiswerkgroep Limburg. Daarnaast gaat bijzondere dank uit naar Bob Vandendriessche voor het doorgeven van informatie over een vliegroute watervleermuizen in een tunneltje onder een autosnelweg, Alex Lefevre, Paul Voet en Bob Vandendriessche gaven nuttige tips over gekende *Myotis*-kolonies. Marie-Céline Godin wees me de weg naar een kolonie Ingekorven vleermuizen. Tenslotte wens ik ook Lars Pettersson te bedanken voor zijn vakkundige uitleg over ultrasoon detectors.

AUTEUR:

Marc Van De Sijpe is als vrijwilliger actief bij de Natuurpunt Vleermuiswerkgroep. Hij geniet in Europa ruime erkenning als specialist in de determinatie van vleermuizen aan de hand van geluidsanalyse.

CONTACT:

Marc Van De Sijpe, Kezelberg 23, 8560 Moorsele. E-mail: marc.van.de.sijpe@telenet.be

Referenties

- Ahlén I. 1990. Identification of bats in flight. Swedish Society for Conservation of Nature and the Swedish Youth Association for Environmental Studies and Conservation, Stockholm, Zweden.
- Barataud M. 1996. Ballades dans l'in audible. Editions Sittelle, Mens, Frankrijk.
- Boonman A.M. 2007. Echolocatiepulsen. Zoogmail 2007-07.
- Britton A.R.C., Jones G., Rayner J.M.V., A.M. Boonman A.M. & Verboom B. 1997. Flight performance, echolocation and foraging behaviour in pond bats, *Myotis dasycneme* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Zoology* 241: 503-522.
- Kapteyn K. 1993. Intraspecific variation in echolocation of Vespertilionid bats, and its implications for identification. In: K. Kapteyn (ed.). Proceedings of the first European Bat Detector Workshop: 45-57. Netherlands Bat Research Foundation, Amsterdam, Nederland.
- Limpens H.J.G.A. & Hollander H. 1992. Herkenning van Nederlandse vleermuizen aan hun geluid. Stichting Vleermuis Onderzoek, Nederland.
- Siemers B.M. & Schnitzler H.-U. 2004. Echolocation signals reflect niche differentiation in five sympatric congeneric bat species. *Nature* 429: 657-661.
- Skiba R. 2003. Europäische Fledermäuse. Die Neue Brehm Bücherei. Hohenwarsleben, Duitsland.
- Tupinier Y. European bats, their world of sound. Editions Sittelle, Mens, France.