

# Het effect van buitentemperatuur en eigenschappen van winterverblijven in de duinen op overwinterende vleermuizen

Annemieke van Zuijlen & Dick Groenendijk

PWN, Zeeweg 12, 2051 EC Overveen, Nederland, e-mail: annemieke.van.zuijlen@pwn.nl

**Samenvatting:** In de Nederlandse duingebieden bevinden zich diverse bouwwerken, zoals bunkers en ijskelders, waarin vleermuizen overwinteren. De vleermuizen in deze objecten worden jaarlijks in de winter geteld. In dit onderzoek is gekeken of de buitentemperatuur en enkele eigenschappen van winterverblijven invloed hebben op het aantal overwinterende vleermuizen in de duinen tussen Zandvoort en Bergen aan Zee. Het verband tussen het aantal getelde vleermuizen (gemiddeld aantal per object) en de buitentemperatuur bleek afhankelijk van de soort. Dit verband was afwezig bij watervleermuizen (*Myotis daubentonii*). De meer koude-tolerante gewone grootoorvleermuis (*Plecotus auritus*) en franjestaart (*M. nattereri*) lieten een negatief verband zien met de buitentemperatuur: hoe warmer, des te minder vleermuizen van deze soorten in de onderzochte objecten werden waargenomen. Dit geldt ook voor de meervleermuis (*M. dasycneme*), die als minder koude-tolerant bekend staat. Het aantal getelde vleermuizen in de onderzochte winterverblijven lijkt vooral samen te hangen met het formaat van het object: hoe groter het volume van het winterverblijf, des te meer vleermuizen er werden aangetroffen. Ook de vochtigheid, verstoringgevoeligheid, het aantal ruimtes en de wegkruipmogelijkheden in de winterverblijven hadden een effect op het aantal vleermuizen. Effecten van deze eigenschappen waren echter minder sterk dan de invloed van het formaat van het object en ze waren niet altijd significant. Deze kennis is van belang om richtlijnen voor beheer te bepalen en de tellingen op waarde te kunnen schatten. Zo kan ervoor worden gezorgd dat er in een gebied voldoende objecten aanwezig zijn die als optimaal winterverblijf kunnen fungeren.

**Kernwoorden:** winterverblijven, buitentemperatuur, formaat, vochtigheid, verstoringgevoeligheid, wegkruipmogelijkheden, meervleermuis, watervleermuis, gewone grootoorvleermuis, franjestaart.

## Inleiding

In Nationaal Park Zuid-Kennemerland (NPZK) en het Noordhollands Duinreservaat (NHD) bevinden zich vele bunkers en andere bouwwerken, zoals ijskelders, waarin vleermuizen overwinteren. Om een duurzame populatie vleermuizen te behouden, is het belangrijk dat alle deelhabitats in optimale staat zijn. Het winterverblijf is daar een belangrijke schakel in. Vanuit het Netwerk

Ecologische Monitoring (NEM) worden jaarlijks de overwinterende vleermuizen geteld. Deze tellingen vinden altijd plaats in de winter, binnen een jaarlijks vastgestelde periode tussen medio december en medio februari. Aangenomen wordt dat zich op dat moment een maximaal aantal vleermuizen in de winterverblijven bevinden. Het is belangrijk te weten of dit ook zo is. Daarom hebben wij in dit onderzoek gekeken naar het verband tussen het aantal vleermuizen in het winterverblijf en de buitentemperatuur. Daarnaast is er behoefte aan duidelijkere richtlijnen voor het beheer van de winterverblijven. We

© 2022 Zoogdiervereniging. Lutra articles also on the internet: <http://www.zoogdiervereniging.nl>

weten welke objecten succesvol zijn, maar er is behoefte aan meer inzicht in welke eigenschappen dit succes veroorzaken. Met die kennis kan worden geïnvesteerd in de verblijven die de hoogste potentie hebben als winterverblijf.

Uit onderzoek blijkt dat het aantal dieren in een verblijf in de loop van een winter sterk kan variëren. Dit komt onder andere doordat sommige individuen, vooral van koude-tolerante soorten zoals franjestaart (*M. nattereri*) en gewone grootovleermuis (*Plecotus auritus*), pas arriveren als het buiten te koud voor ze wordt, en andere overwinteringsplekken, zoals boomholten en slecht geïsoleerde ruimtes in gebouwen, ongeschikt raken. Van meervleermuizen (*M. dasycneme*) en watervleermuizen (*M. daubentonii*) is bekend dat zij relatief vroeg in de winterverblijven aanwezig zijn. Het is niet bekend of dit een gevolg is van de temperatuur, het insectenaanbod of de vroege paartijd bij deze soorten (Haarsma 2013).

De weersomstandigheden tijdens de winter telling kunnen dus van invloed zijn op de keuze van winterverblijven en op de getelde aantallen per verblijf. Dit kan ervoor zorgen dat de aantallen bij warme weersomstandigheden onderschat worden omdat nog niet alle dieren zich in de onderzochte winterverblijven bevinden. Bij het bepalen van trends wordt aangenomen dat op de datum van de telling maximale aantallen vleermuizen in de winterverblijven aanwezig zijn. Om de juistheid van tellingen te kunnen beoordelen is het belangrijk om te weten wat de invloed van de buitentemperatuur is op het aantal getelde vleermuizen.

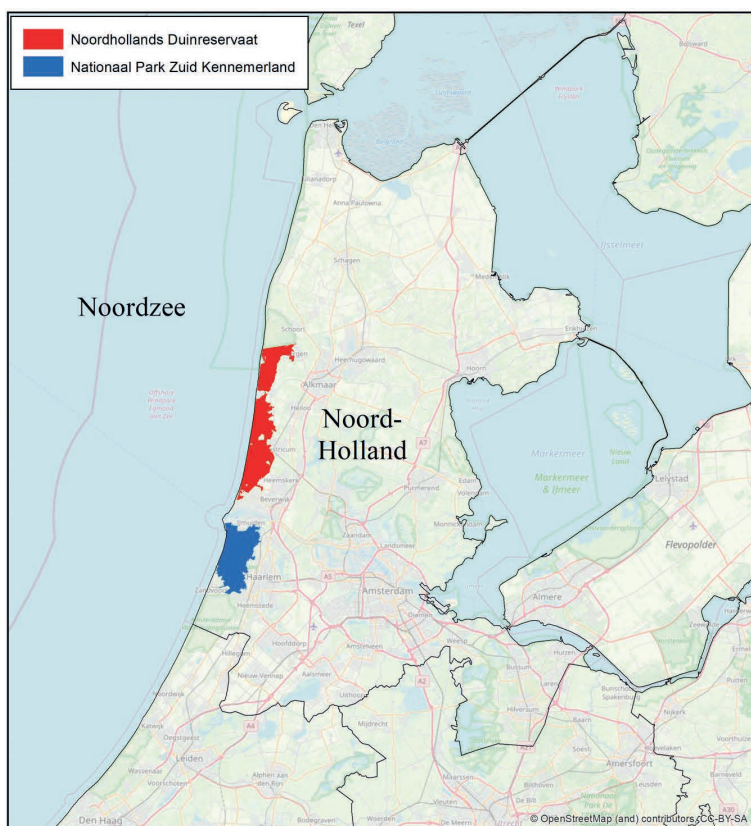
Belangrijke condities in de verblijven zijn met name: temperatuur, vochtigheid, rust en duisternis (Limpens et al. 1999, Haarsma 2018). De temperatuur in de objecten moet niet onder het vriespunt komen en niet aan grote schommelingen onderhevig zijn en er moet niet te veel licht binnenkomen. Het formaat, het aantal ruimtes en het aantal openingen naar buiten zouden hierop van invloed kunnen zijn. De luchtvochtigheid moet hoog zijn en de wanden ruw genoeg om aan te kunnen hangen. Het belang van eigenschappen in winter-

verblijven verschilt per soort (Siivonen & Wermdsén 2008). Sommige soorten kruipen het liefst weg in spleten, barsten en andere holtes in de muren terwijl andere open en bloot aan de muren hangen. Daarom moeten er voldoende geschikte wegkruipmogelijkheden en hangplekken zijn. Het formaat, het aantal ruimtes en inrichting van de objecten, zijn hiervoor van belang. Verstoring is ongunstig omdat hierdoor de lucht in beweging komt en de temperatuur in het verblijf zou kunnen stijgen. Dit kan de vleermuizen uit hun winterslaap halen waardoor ze extra energie verliezen. Dit verlaagt hun kans op reproductie en overleven van de winterperiode (Haarsma & de Hullu 2012). Verstoring wordt voorkomen door een afgelegen en beschutte ligging of een fysieke afsluiting van het object. Tenslotte moeten de vleermuizen de winterverblijven ook goed kunnen vinden en benaderen. De ligging in het terrein, de oriëntatie en beschutting van de ingang en de ligging ten opzichte van andere objecten (in een cluster of alleen) kunnen hierop van invloed zijn.

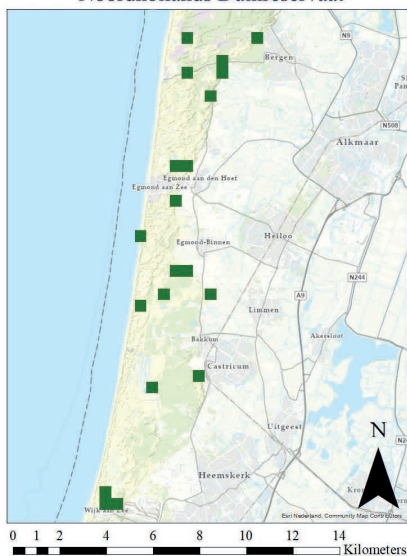
Hoewel bekend is welke objecten het goed doen als winterverblijf, is nog nauwelijks uitgezocht waarom het ene verblijf succesvoller is dan het andere. Het lijkt of de grote, natte objecten (met een zeer hoge luchtvochtigheid en/of water op de bodem en aan de muren en plafonds) het meest succesvol zijn, maar er worden ook regelmatig relatief grote aantallen vleermuizen aangetroffen in kleinere of drogere verblijven. Op dit moment worden objecten veelal ingericht zonder dat daar een onderbouwde visie achter zit. Onderzoek naar de invloed van deze eigenschappen op het aantal overwinterende vleermuizen is daarom waardevol voor het beheer van winterverblijven.

## Materiaal en methoden

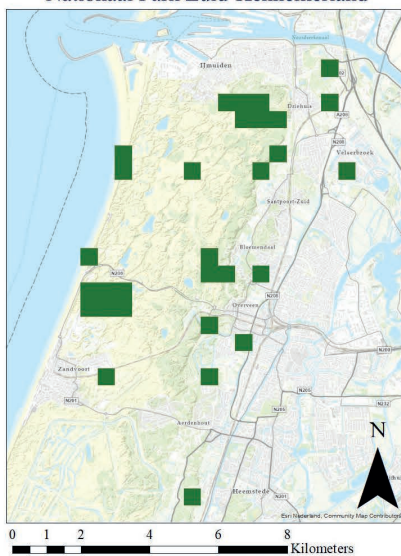
In deze studie zijn 116 objecten gelegen binnen het NPZK en het NHD meegenomen. Hiervan liggen er 71 in het NPZK en 45 in het NHD (figuur 1). Van de vele aanwezige zijn



Noordhollands Duinreservaat



Nationaal Park Zuid-Kennemerland



Figuur 1. Ligging van het Nationaal Park Zuid-Kennemerland en het Noordhollands Duinreservaat. Onder: 500x500 meter-hokken waarin de onderzochte winterverblijven in beide gebieden liggen.

Tabel 1. Overzicht van de onderzochten eigenschappen, de bijbehorende categorieën en hun indeling.

| Eigenschap              | Categorie                         | Indeling                                                                                                |
|-------------------------|-----------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Formaat                 | Klein                             | 0-35 m <sup>3</sup>                                                                                     |
|                         | Middel                            | 36-150 m <sup>3</sup>                                                                                   |
|                         | Groot                             | 151-400 m <sup>3</sup>                                                                                  |
| Landschapszone          | Zeeduin                           | Ligging zoals bepaald in Natura 2000-beheerplannen (Provincie Noord-Holland 2017a, 2017b)               |
|                         | Middenduin                        |                                                                                                         |
|                         | Binnenduin                        |                                                                                                         |
| Verstoringsgevoeligheid | Zeer gevoelig voor verstoring     | Niet afgesloten en makkelijk te vinden                                                                  |
|                         | Redelijk gevoelig voor verstoring | Afgesloten maar makkelijk te vinden of niet afgesloten en relatief moeilijk te vinden.                  |
|                         | Ongevoelig voor verstoring        | Afgesloten en lastig te vinden of niet afgesloten maar in afgesloten terrein/ zeer moeilijk te vinden). |
| Beschutting ingang      | Beschut                           | De ingang is deels of volledig van de omgeving afgeschermd met begroeiing).                             |
|                         | Onbeschut                         | Voor de ingang is geen begroeiing.                                                                      |
| Vochtigheid             | Nat                               | Water op de bodem en aan de muren en plafonds.                                                          |
|                         | Vochtig                           | Water aan de muren en/of plafonds, bodem droog.                                                         |
|                         | Droog                             | De bodem, muren en plafonds zijn droog.                                                                 |
| Stabiliteit klimaat     | Stabiel                           | Weinig tocht, maximaal een opening.                                                                     |
|                         | Vrij stabiel                      | Matige tocht, enkele openingen.                                                                         |
|                         | Onstabiel                         | Veel tocht, vele openingen.                                                                             |
| Wegkruipmogelijkheden   | Geen                              | Zoals gedocumenteerd in het portaal van de Zoogdiervereniging.                                          |
|                         | Kieren, spleten en scheuren       |                                                                                                         |
|                         | Gaten                             |                                                                                                         |
|                         | Ventilatiepijpen                  |                                                                                                         |
|                         | Achter planken/stenen             |                                                                                                         |
|                         | Combinaties van bovenstaande      |                                                                                                         |
|                         |                                   |                                                                                                         |
| Aantal ruimtes          | 1 ruimte                          |                                                                                                         |
|                         | 2 ruimtes                         |                                                                                                         |
|                         | 3 of meer ruimtes                 |                                                                                                         |
| Oriëntatie ingang       | N                                 | Oriëntatie van de opening.                                                                              |
|                         | NO                                |                                                                                                         |
|                         | O                                 |                                                                                                         |
|                         | ZO                                |                                                                                                         |
|                         | Z                                 |                                                                                                         |
|                         | ZW                                |                                                                                                         |
|                         | W                                 |                                                                                                         |
| Ligging in een cluster  | NW                                |                                                                                                         |
|                         | Niet van toepassing               |                                                                                                         |
|                         |                                   | Gemiddelde afstand tot de vier dichtstbijzijnde objecten.                                               |

dit de objecten die jaarlijks worden geteld. Het merendeel betreft bunkers, maar er zijn ook enkele ijskelders, een waterkelder en een poortgebouw meegenomen. Indien beschik-

baar zijn voor elk object telgegevens uit het NEM vanaf 1990 gebruikt. Om de relatie tussen het aantal vleermuizen en de buitentemperatuur te bepalen, is de gemiddelde dag-

temperatuur over de vijf dagen voorafgaand aan de telling berekend aan de hand van geregistreerde weersgegevens (KNMI, z.d.). Indien mogelijk zijn data van de dichtstbijzijnde KNMI-meetstations IJmuiden en Wijk aan Zee gebruikt. Als voor beide stations geen data beschikbaar waren, zijn data van meetstation Schiphol gebruikt. Er werd gekeken naar het verband tussen deze temperaturen en het gemiddeld aantal vleermuizen per object per teldatum. Dit is gedaan voor de soorten: watervleermuis, meervleermuis, franjestaart en gewone grootoorvleermuis. Data waarop in minder dan vier objecten werd geteld zijn weggelaten.

Van zoveel mogelijk objecten in NPZK en het NHD werd een aantal eigenschappen, verdeeld in een aantal categorieën, in kaart gebracht (tabel 1). Een aantal van deze categorieën zijn gebaseerd op het portaal van de Zoogdiervereniging (stabiliteit klimaat, wegkruipmogelijkheden). De andere zijn bepaald op basis van beschikbare kennis. Vanwege de Covid-19 pandemie kon de wintertelling van 2021 niet doorgaan en konden niet alle eigenschappen van objecten ter plaatse worden gescoord. Daarom is voor een deel van de objecten gewerkt met beschikbare informatie op het portaal van de Zoogdiervereniging, aangevuld met kennis van tellers en beheerders. De objecten waarvan voor een bepaalde variabele geen informatie beschikbaar was werden uit de analyse voor de betreffende variabele weggelaten. Als maat voor het aantal vleermuizen werd per object het gemiddelde aantal overwinterende vleermuizen in de telseizoenen 2016-2020 genomen.

## Statistische analyse

Het verband tussen het aantal vleermuizen en de buitentemperatuur werd bepaald met behulp van enkelvoudige lineaire regressie. Verder werd de invloed van de verschillende eigenschappen op het aantal gevonden vleermuizen bepaald met behulp van de Krus-

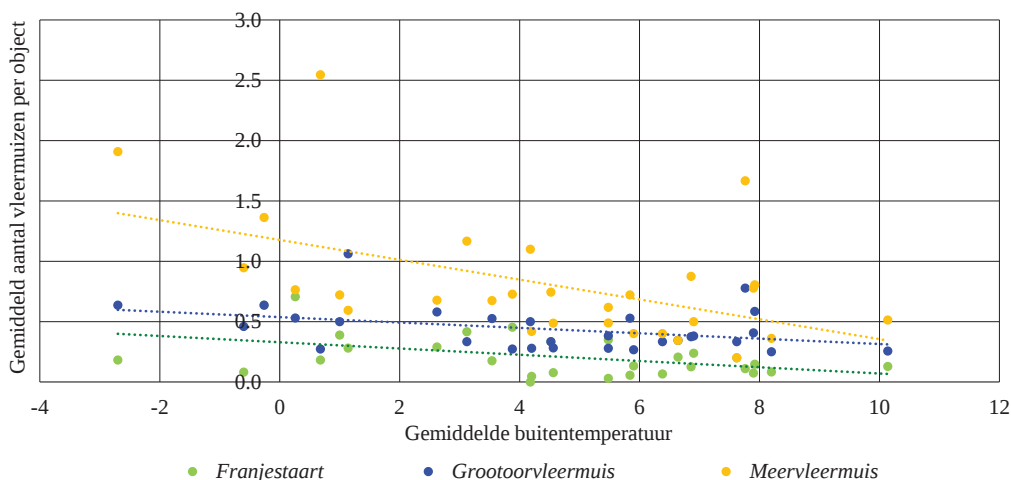
kal-Wallis test. Vervolgens werd een post hoc test, de Dwass-Steel-Critchlow-Fligner pairwise comparison (The jamovi project 2020), uitgevoerd om te bepalen tussen welke categorieën een significant verschil bestaat. Voor de statistische analyses werden de programma's Jamovi, SPSS en Excel gebruikt.

De relatieve invloed van de onderzochte eigenschappen is bepaald met behulp van meervoudige lineaire regressie. Hierbij werden de gescoorde variabelen samengevoegd zodat hun relatieve invloed op het aantal getelde vleermuizen bepaald kon worden. Alleen de statistisch significante variabelen werden toegevoegd aan het model. Van tevoren werd de multicollineariteit onderzocht om te bepalen of eigenschappen in de regressieanalyse onderling niet te sterk gecorreleerd waren om te kunnen worden meegenomen in de analyse. Aanvullend werd nog een verdere verkenning uitgevoerd, waarbij de modellen op meerdere manieren waren opgebouwd (de Vocht 2012). Dit heeft niet geleid tot afwijkende resultaten.

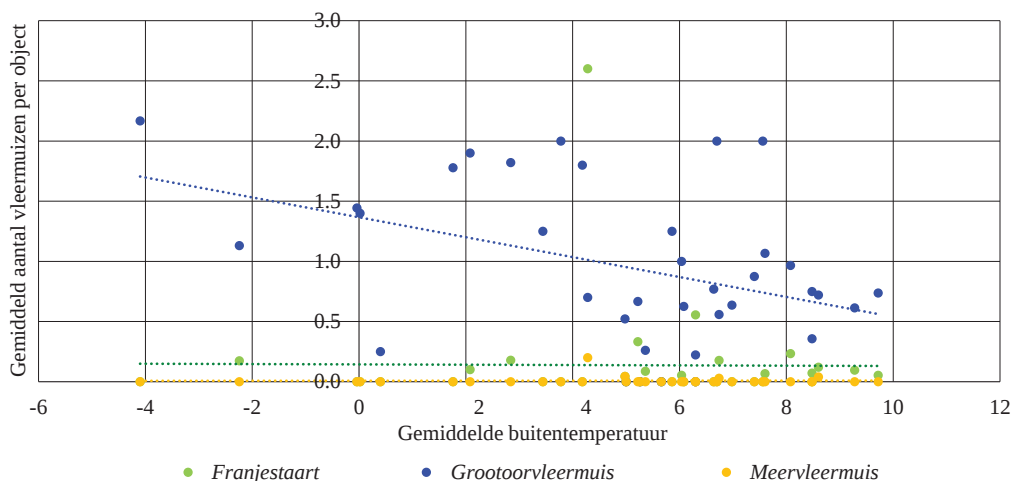
## Resultaten

### Invloed van de buitentemperatuur op het aantal getelde vleermuizen

Zowel in het NPZK als in het NHD zijn geen verbanden gevonden tussen het aantal getelde watervleermuizen en de buitentemperatuur (Lineaire regressie NPZK:  $F(1,27)=1,15$ ,  $P=0,29$ ; NHD:  $F(1,34)=1,4$ ,  $P=0,25$ ). Er was wel een duidelijk negatief verband tussen het aantal getelde gewone grootoorvleermuizen en de buitentemperatuur. Hoe hoger de gemiddelde dagtemperatuur gemeten over de vijf dagen voorafgaand aan de telling, des te minder overwinterende grootoorvleermuizen werden aangetroffen (NPZK:  $F(1,27)=4,6$ ,  $P<0,05$ ; NHD:  $F(1,34)=6,7$ ,  $P<0,05$ ). Franjestaart ( $F(1,27)=7,5$ ,  $P<0,05$ ) en meervleermuis ( $F(1,27)=9,3$ ,  $P<0,01$ ) vertoonden ditzelfde verband in het NPZK (figuur 2 en figuur 3). In het NHD waren er te



Figuur 2. Het verband tussen de buitentemperatuur en het gemiddeld aantal vleermuizen per object in het Nationaal Park Zuid-Kennemerland.



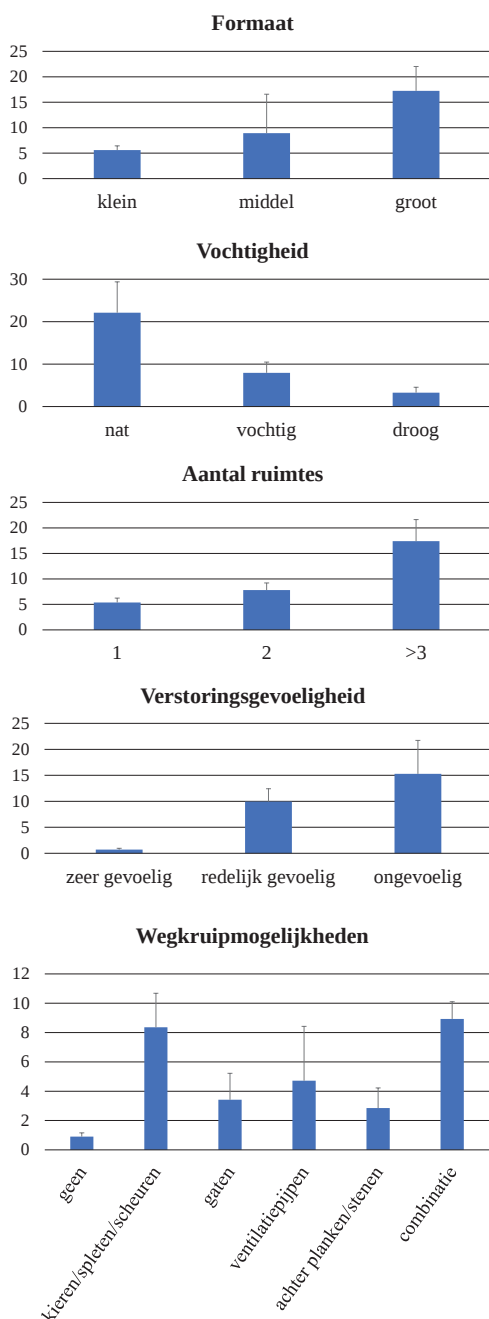
Figuur 3. Het verband tussen de buitentemperatuur en het gemiddeld aantal vleermuizen per object in het Noordhollands Duinreservaat.

weinig waarnemingen van deze twee soorten om hier iets over te kunnen zeggen.

### Invloed van objecteigenschappen

Uit de variantieanalyse op de verschillende objecteigenschappen bleek dat een groot formaat ( $\chi^2(3)=12,5$ ,  $P<0,01$ ) en een groot aantal verschillende ruimtes ( $\chi^2(2)=7,1$ ,  $P<0,05$ ) een positief effect hadden op het aantal over-

winterende vleermuizen in de onderzochte verblijven. Een hoge vochtigheid ( $\chi^2(2)=6,9$ ,  $P<0,05$ ) lijkt hieraan ook bij te dragen gezien de bijna significante relatie (post hoc, natdroog:  $P=0,06$ ). Een hoge verstoring gevoeligheid ( $\chi^2(2)=20,9$ ,  $P<0,001$ ) en de afwezigheid van wegkruipmogelijkheden ( $\chi^2(7)=15,3$ ,  $P<0,05$ ) hebben een negatief effect op het aantal overwinterende vleermuizen (figuur 4). De meervoudige lineaire regressie resulteerde in een statistisch significant model



Figuur 4. invloed van onderzochte eigenschappen met een significante invloed op het gemiddeld aantal getelde vleermuizen per object in de jaren 2016-2020. Foutbalken geven de standaardfout weer.

( $F(3,30)=19,4$ ,  $R^2=0,66$ ,  $P<0,001$ ). Het model laat zien dat 66% van de variantie in het aantal getelde vleermuizen te herleiden is naar de categorieën 'groot', 'droog' en 'kieren/spleten/scheuren', waarbij 'groot' het grootste effect heeft ('groot':  $\beta=26,6$ ,  $P<0,001$ ; 'droog':  $\beta=-5,6$ ,  $P<0,05$ ; 'kieren/spleten/scheuren':  $\beta=8,5$ ,  $P<0,05$ ). De ligging in het terrein, beschutting, ligging in een cluster en oriëntatie van de ingang hadden geen aantoonbare invloed op het aantal vleermuizen, of er waren niet voldoende data beschikbaar om eventuele verbanden aan te kunnen tonen.

## Discussie

### Temperatuur

In verschillende studies wordt een verband gesuggereerd of aangetoond tussen buitentemperatuur en aantallen overwinterende vleermuizen (Haarsma 2013; zie ook de bijdragen van Bekker en Verhees et al., elders in dit nummer). In klimaatzones met strenge winters hebben vleermuizen mogelijk profijt van de aanhoudende lage wintertemperaturen omdat ze dan dieper in winterslaap zitten, minder makkelijk wakker worden en daardoor minder energie verliezen (Haarsma & Kaal 2016). In dit onderzoek is bij sommige soorten vleermuizen een verband zichtbaar tussen de buitentemperatuur en de aantallen getelde exemplaren. Dit verband ontbreekt bij watervleermuizen. Maar de meer koude-tolerante soorten, gewone grootoorvleermuis en franjestaart, laten een negatief verband zien met de buitentemperatuur. Hoe hoger de temperatuur, hoe minder vleermuizen van deze soorten in de objecten overwinteren. Wellicht kiezen deze koude-tolerante tijdens relatief warme winters soorten andere, minder temperatuur-gebufferde, overwinteringsplaatsen in holle bomen en gebouwen. De meer vleermuizen laten hetzelfde verband zien. Meervleermuizen staan niet bekend als uitgesproken koude-tolerant, maar worden des-

ondanks vaak op relatief koude plaatsen binnen de bunkercomplexen gevonden (Batweter 2021). Een toename van de wintertemperatuur, als gevolg van klimaatverandering, zou wellicht in de toekomst kunnen leiden tot een afname van aantallen overwinterende vleermuizen, gewone grootoorvleermuizen en franjestaarten in de winterverblijven waar vleermuizen worden geteld.

### **Formaat, aanwezigheid structuren en luchtvochtigheid**

Uit de analyse blijkt dat een toenemend formaat van de overwinteringsverblijven en een toenemend aantal verschillende ruimtes een positief effect hebben op het aantal overwinterende vleermuizen in de onderzochte bunkers. Het ontbreken van wegkruipmogelijkheden is van negatieve invloed op de aantallen overwinterende vleermuizen. Een hoge vochtigheid lijkt sterk bij te dragen aan hoge aantallen overwinterende vleermuizen. Met name de grootte van het winterverblijf in combinatie met het aantal en de diversiteit van wegkruipmogelijkheden blijken ook in andere studies van belang te zijn bij de keuze van winterverblijven (Haarsma 2011, de Boer et al. 2013). Ook in grotten is een positief verband aangetoond tussen formaat van de grot en de populatiegrootte en soortenrijkdom. Beide bleken daarnaast samen te hangen met de diversiteit in wegkruipmogelijkheden (Furey & Racey 2016). Hoewel luchtvochtigheid in het winterverblijf in eerdere studies niet als doorslaggevende factor wordt aangemerkt (Haarsma 2011, de Boer et al. 2013), is voor overwinterende vleermuizen de factor vocht wel van belang. Het aanvullen van vochtverlies is namelijk een van de redenen dat vleermuizen hun winterslaap moeten onderbreken. Deze momenten van ontwaken kosten een vleermuis veel energie, het is dus van belang om tussentijds ontwaken te beperken (Ben-Hamo et al. 2013).

### **Verstoringsgevoeligheid**

Uit dit onderzoek is gebleken dat in verblijven waar de kans op verstoring groot is, minder vleermuizen overwinteren. Wellicht anticiperen vleermuizen hierop door deze verblijven niet te kiezen als winterverblijf, of te verhuizen naar rustiger plekken. Het is niet bekend of in deze verstoringsgevoelige verblijven ook daadwerkelijk verstoring heeft plaatsgevonden.

Uit meerdere bronnen blijkt dat verstoring van vleermuizen tijdens de winterslaap een negatief effect heeft op hun kans de winter te overleven (Speakman et al. 1991, Thomas 1995, Haarsma 2011, Furey & Racey 2016). Slapende vleermuizen reageren op prikkels zoals licht, geluid, temperatuurverschillen, tocht en aanraking. Na een verstorings prikkel wordt een vleermuis vaak wakker. Dit dier kan vervolgens weer andere vleermuizen wakker maken. Hierdoor duurt de uiteindelijke verstoring veel langer dan het daadwerkelijke bezoek. Bij het ontwaken verbranden de vleermuizen een extra gedeelte van hun vetvoorraad. Deze extra vetverbranding kan bij vrouwelijke vleermuizen tot gevolg hebben dat zij niet zwanger worden. Jonge dieren met een relatief kleine vetvoorraad lopen het grootste risico te overlijden.

### **Conclusie**

Uit deze studie komt naar voren welke aspecten van belang zijn voor vleermuizen bij het kiezen van geschikte winterverblijven. Met name het formaat en de aanwezigheid van voldoende wegkruipmogelijkheden zijn belangrijk. Een hoge luchtvochtigheid lijkt eveneens positief. Voor een beheerder is het verder belangrijk om objecten dusdanig te beveiligen dat er weinig verstoring mogelijk is en ze zo nodig af te sluiten voor ongewenste bezoekers. Deze bevindingen kunnen helpen de objecten te optimaliseren als winterverblijf voor vleermuizen, waardoor deze maximaal bijdragen aan het herbergen van een gezonde

populatie vleermuizen. Daarnaast kan het gevonden verband tussen vleermuizen en buitentemperatuur worden gebruikt om kritisch te kijken naar trends van bepaalde soorten en om de optimale telperiode te bepalen.

**Dankwoord:** Een onderzoek doe je nooit alleen, we willen alle vleermuisexperts bedanken die ons hebben geholpen bij het opzetten van dit onderzoek. De collega's van PWN, Natuurmonumenten en Staatsbosbeheer voor de input over de winterverblijven. En natuurlijk alle tellers die zich al jaren belangeloos inzetten voor de bescherming van vleermuizen. Met name Jan Boshamer, die deze tellingen jarenlang heeft gecoördineerd en ervoor heeft gezorgd dat alles zo goed is vastgelegd. Ook dank aan de Zoogdiervereniging voor het verzamelen en delen van deze informatie. Zonder jullie was dit onderzoek niet mogelijk geweest. Dank tenslotte aan Nick Parrott voor de waardevolle suggesties ter verbetering van het Engels van het manuscript.

## Literatuur

- Batweter 2021. Meervleermuis informatie. <https://www.batweter.nl/index.php/literatuur-en-data/meervleermuis-informatie>.
- Bekker, J.P. De samenhang tussen aantallen overwinterende gewone grootoorvleermuizen (*Plecotus auritus*) en weersomstandigheden (temperaturen en neerslag). *Lutra* 65 (1): 201-211.
- Ben-Hamo, M., A. Muñoz-Garcia, J.B. Williams, C. Korine & B. Pinshow 2013. Waking to drink: rates of evaporative water loss determine arousal frequency in hibernating bats. *Journal of Experimental Biology* 2016 (4): 573-577. <https://doi.org/10.1242/jeb.078790>
- de Boer, W.F., S. van de Koppel, H.J. de Knecht & J. Dekker 2013. Hibernation site requirements of bats in man-made hibernacula. *Ecological Applications* 23 (2): 502-514. <https://doi.org/10.1890/1051-0761-23.2.502>
- de Vocht, A. 2012. Basishandboek SPSS 20. Bijleveld Press, Utrecht, Nederland.
- Furey, N. & P. Racey 2016. Conservation ecology of cave bats. C. Voigt & T. Kingston (eds). *Bats in the Anthropocene: Conservation of bats in a changing world*: 463-500. Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-25220-9\\_15](https://doi.org/10.1007/978-3-319-25220-9_15)
- Haarsma, A.-J. 2011. Hollandse meervleermuizen in winterslaap. *Holland's Duinen* (58): 3-6.
- Haarsma, A.-J. 2013. Het verloop van het aantal vleermuizen in een winterverblijf. *VLEN Nieuwsbrief* 70. [https://www.batweter.nl/attachments/article/4/2013\\_Haarsma\\_Het%20verlooop%20van%20het%20aantal%20vleermuizen%20in%20een%20winterverblijf.pdf](https://www.batweter.nl/attachments/article/4/2013_Haarsma_Het%20verlooop%20van%20het%20aantal%20vleermuizen%20in%20een%20winterverblijf.pdf)
- Haarsma, A.-J. 2018. Vleermuizen en ecologische verbandingen. *Tussen Duin en Dijk* 17 (3): 38-41.
- Haarsma, A.-J. & E. de Hullu 2012. Keeping bats cool in the winter: hibernating bats and their exposure to 'hot' incandescent lamplight. *Wildlife Biology* 18 (1): 14-23. <https://doi.org/10.2981/10-067>
- Haarsma, A.-J. & R. Kaal 2016. Predation of wood mice (*Apodemus sylvaticus*) on hibernating bats. *Population Ecology* 58: 567-576. <https://doi.org/10.1007/s10144-016-0557-y>
- KNMI. (z.d.). Daggegevens van het weer in Nederland. <https://www.knmi.nl/nederland-nu/klimatologie/daggegevens>
- Limpens, H.J., P.H. Lina & A.M. Hutson 1999. Action plan for the conservation of the pond bat (*M. dasycneme*) in Europe. *Nature and Environment* 108. Council of Europe, Strasbourg, Frankrijk. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.13269.83680>
- Provincie Noord-Holland 2017a. Natura 2000 beheerplan Noordhollands Duinreservaat 2018-2024. Provincie Noord-Holland, Haarlem, Nederland.
- Provincie Noord-Holland 2017b. Natura 2000 beheerplan Kennemerland-Zuid 2016-2022. Provincie Noord-Holland, Haarlem, Nederland.
- Siivonen, Y. & T. Wermundsen 2008. Characteristics of winter roosts of bat species in southern Finland. *Mammalia* 72 (1): 50-56. <https://doi.org/10.1515/MAMM.2008.003>
- Speakman, J.R., P.I. Webb & P.A. Racey 1991. effects of disturbance on the energy expenditure of hibernating bats. *Journal of Applied Ecology* 28: 1087-1104. <https://www.jstor.org/stable/2404227>
- The jamovi project. (2020). Jamovi 1.2.27 [Computer Software].
- Thomas, D.W. 1995. Hibernating bats are sensitive to nontactile human disturbance. *Journal of Mammalogy* 76 (3): 940-964. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-25220-9\\_15](https://doi.org/10.1007/978-3-319-25220-9_15)

org/10.2307/1382764

Verhees, J.J.F., J.C. Buys, P.H. van Hoof, H.W.G. Heijligers & W.F. de Boer 2022. Trends van overwinterende vleermuizen in kleine kunstmatige winterverblijfplaatsen in Noord-Limburg en hun

populatiedynamica verklaard door klimatologische omstandigheden. *Lutra* 65 (1): 127-142.

*Ontvangen: 2 november 2021*

*Geaccepteerd: 24 maart 2022*