

Trends van overwinterende vleermuizen in kleine kunstmatige winterverblijfplaatsen in Noord-Limburg en hun populatiedynamica verklaard door klimatologische omstandigheden

Joris J.F. Verhees¹, Jan C. Buys, Paul H. van Hoof, Henk W.G. Heijligers & Willem F. de Boer¹

¹ Wildlife Ecology and Conservation Group, Wageningen University, Droevendaalsesteeg 3a, 6708 PB Wageningen, Nederland, e-mail: jjf.verhees@hotmail.com

Samenvatting: Het gebruik van winterverblijfplaatsen door vleermuizen hangt af van verschillende biologische en fysiologische factoren, microklimatologische omstandigheden en soortspecifieke vereisten. Om succesvol te overwinteren is het efficiënt gebruik van opgeslagen vetreserves cruciaal. Klimaatverandering kan het microklimaat van winterverblijfplaatsen aantasten, stimuleert het ontwaken van vleermuizen in winterslaap en veroorzaakt verschuivingen in het gebruik van typen winterverblijfplaatsen. Om vleermuizen efficiënter te kunnen beschermen is het noodzakelijk om deze effecten beter te begrijpen. In de periode 1986–2020 hebben we jaarlijks overwinterende vleermuizen gemonitord in 18 kleine (gemiddeld 70 m³), kunstmatige winterverblijfplaatsen in Noord-Limburg, hebben we trends berekend, en vervolgens populatiedynamieken geanalyseerd. In deze winterverblijfplaatsen namen watervleermuizen (*Myotis daubentonii*) en franjestaarten (*M. nattereri*) significant toe met een gemiddelde groei van respectievelijk 5,8% en 11,8% per jaar. De trend van gewone grootoorvleermuizen (*Plecotus auritus*) bleef stabiel gedurende de gehele studieperiode. Populatie-dynamische schommelingen van deze soorten konden het beste worden verklaard door klimatologische factoren in termen van de strengheid van winters. Bij franjestaarten en gewone grootoorvleermuizen vertoonden de jaarlijkse populatiegroei een positieve correlatie met het aantal ijsdagen (maximum dagtemperatuur van 0 °C) per winter, maar bij watervleermuizen was dat niet het geval. Voor alle drie de soorten geldt dat temperatuurschommelingen tijdens de winters niet significant van invloed was op de populatiedynamiek. Onze resultaten tonen aan dat de populatietoename van overwinterende franjestaarten en gewone grootoorvleermuizen hoger is tijdens strengere winters. Tijdens relatief zachte winters waren franjestaarten, maar met name gewone grootoorvleermuizen, juist minder talrijk aanwezig in de gemonitorde winterverblijfplaatsen. Aangezien toekomstige winters naar verwachting warmer zullen worden door klimaatverandering, selecteren deze soorten waarschijnlijk andere typen verblijfplaatsen ten behoeve van de overwintering, zoals boomholtes. De beschikbaarheid van verschillende typen winterverblijfplaatsen die tezamen een grote diversiteit aan microklimatologische omstandigheden bieden gedurende de winter zou dan ook kunnen bijdragen aan een betere bescherming van deze vleermuissoorten.

Trefwoorden: Chiroptera, hibernacula, klimaatverandering, populatiedynamica, populatiegroei, thermoregulatie, torpor, TRIM, winterslaap.

Introductie

Vleermuissoorten verschillen in hun strategie om de winter, een periode van lage temperaturen en geringe voedselbeschikbaarheid, te overbruggen. Voor vleermuizen in de gematigde zone is het een gebruikelijke strategie om in lethargie te gaan, een toestand die gekenmerkt wordt door een verlaagde lichaamstemperatuur en een verminderde stofwisseling (Geiser et al. 2004). In de gematigde zone in Europa komen voornamelijk insectenetende vleermuizen voor en gaan alle soorten in winterslaap; in deze periode overleven ze enkel op opgeslagen vetreserves, omdat hun voornaamste voedselbron grotendeels niet beschikbaar is. Om deze vetreserves efficiënt te gebruiken, overwinteren vleermuizen in de gematigde zone op locaties die minder zijn blootgesteld aan barre winterse omstandigheden, zoals in boomholten, bunkers, forten, grotten en kelders (Dietz & Kiefer 2016). Het selecteren van geschikte overwinteringsplaatsen en het gebruik ervan verschilt tussen vleermuissoorten (Altringham 2011) en is afhankelijk van verschillende factoren zoals seizoen (Ransome 1990), microklimatologische omstandigheden (de Boer et al. 2013) en de omgevingstemperatuur (De Bruyn et al. 2021). Het houden van een winterslaap is geen onafgebroken proces; het ontwaken van bijvoorbeeld de grote hoefijzerneus (*Rhinolophus ferrumequinum*) is gesynchroniseerd met de schemering (Park et al. 2000) en is afhankelijk van de omgevingstemperatuur (Ransome 1971). Bovendien is het ontwaken afhankelijk van de lichaamsconditie van een vleermuis (Boyles et al. 2007) en kan ontwaken worden opgewekt ten behoeve van fysiologische processen zoals drinken, urineren en voor de voortplanting, maar het kan ook spontaan gebeuren (Altringham 2011). Vleermuizen die ontwaken gedurende de winterslaapperiode verhuizen vaak naar andere delen van een verblijf of -minder vaak- tussen winterverblijfplaatsen (Daan 1973). Het ontwaken uit een diepe winterslaap en de daaropvolgende verplaatsingen zijn kostbaar voor

een vleermuis: het vraagt namelijk veel energie (Currie et al. 2015). Dit geldt in het bijzonder wanneer het ontwaken wordt veroorzaakt door verstoring, zoals menselijke activiteiten (Speakman et al. 1991).

Onder de huidige voorspelde klimaatverandering zullen de winters naar verwachting milder worden met hogere temperaturen en minder vorstdagen (IPCC 2021). Vleermuissoorten die een voorkeur hebben om bij lage temperaturen te overwinteren, zoals de mopsvleermuis (*Barbastella barbastellus*) en de gewone grootoorvleermuis (*Plecotus auritus*), zullen naar verwachting sterk afnemen in hun verspreidingsgebied (Rebelo et al. 2010). Bij mopsvleermuizen hebben recentelijk warmere winters reeds geleid tot een verschuiving in het gebruik van winterverblijfplaatsen, aangezien deze soort tegenwoordig koudere (Gottfried et al. 2020) en stabielere verblijven selecteert (De Bruyn et al. 2021). Ondanks deze adaptatie wordt verwacht dat veranderende winterse omstandigheden als gevolg van klimaatverandering invloed hebben op de geschiktheid van overwinteringsgebieden voor vleermuizen (Humphries et al. 2002) en daarbij de microklimatologische omstandigheden in winterverblijfplaatsen kan aantasten (Rebelo et al. 2010). Aangezien in de gematigde zone het houden van een winterslaap door vleermuizen nauw samenhangt met de voortplantingscyclus (Racey & Entwistle 2000), zal klimaatverandering naar verwachting invloed hebben op het reproductiesucces (Jones et al. 2009) en de overlevingskansen gedurende de overwintering (Pryde et al. 2005). Omdat temperatuur een van de belangrijkste drijfveren is voor de energiebehoefte van heterotherme vleermuizen in de winter (Humphries et al. 2002), kunnen ook toenemende temperatuurschommelingen een passieve opwarming vergemakkelijken en daardoor resulteren in een energetisch kostbare ontwakking gedurende de winterslaap (Geiser et al. 2004). De invloed van klimaatverandering op de patronen en perioden van winterslaap bij vleermuizen is echter complex (Sherwin et al. 2012) en hierover bestaat thans

nog veel onduidelijkheid. Het beter begrijpen van de effecten van klimaatverandering op de populatiegroottes van vleermuissoorten en het gebruik van zowel verblijf- als soortspecifieke overwinteringsvereisten is daarom dringend nodig (Staswki et al. 2014).

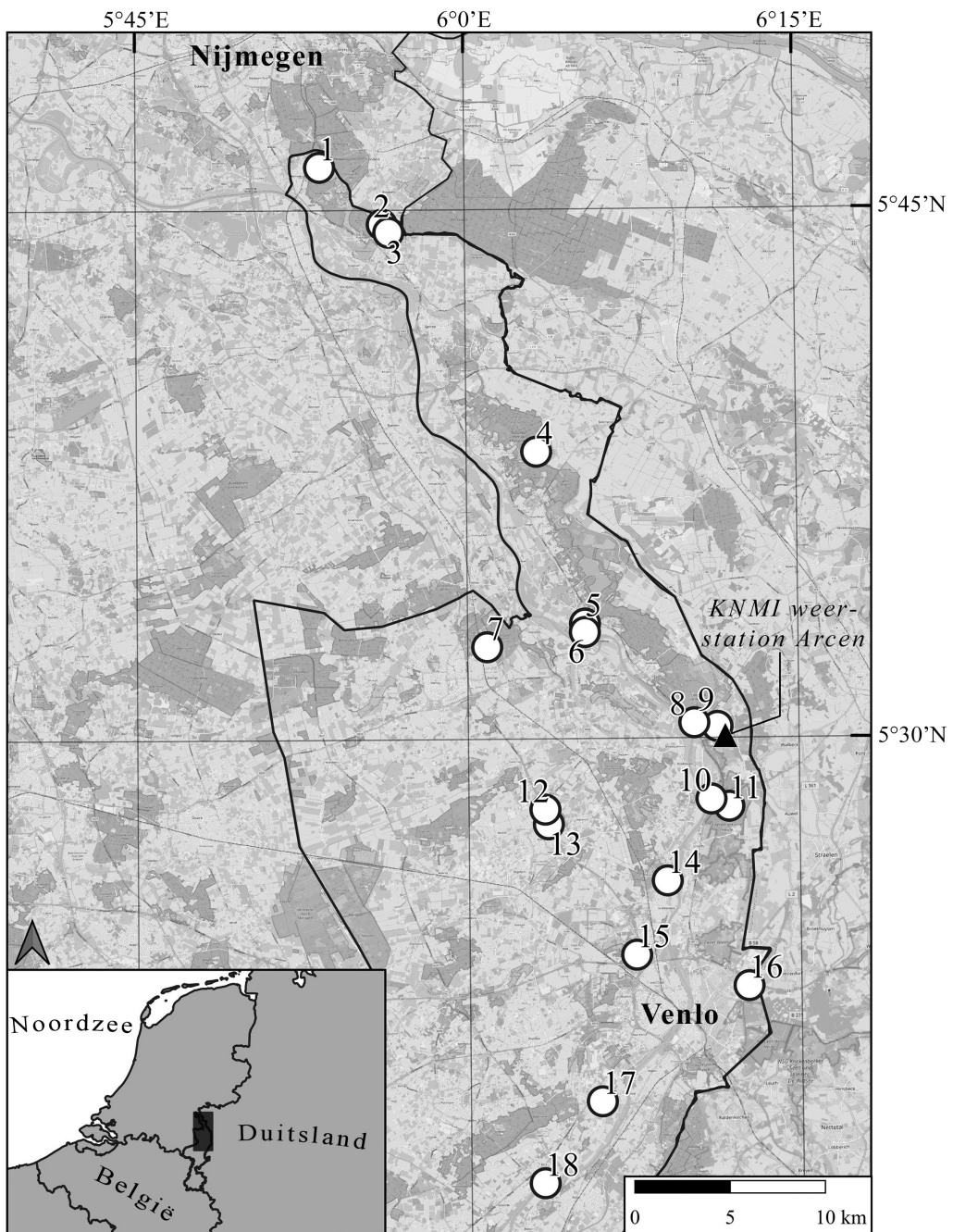
Wij verwachten dat de jaarlijkse populatiegroei van vleermuizen die in kleine kunstmatige verblijfplaatsen overwinteren afhankelijk is van winterse klimatologische omstandigheden. Hierbij definiëren we *populatiegroei* als de jaarlijkse verandering in het totale aantal overwinterende vleermuizen in deze verblijfplaatsen en gaan er vanuit dat deze veranderingen enkel het gevolg zijn van winterse klimatologische omstandigheden. Demografische schommelingen, zoals veranderingen in geboorte- of sterftcijfers, konden niet worden gekwantificeerd, omdat we geen informatie hadden over het aantal vleermuizen buiten de winterverblijfplaatsen. Wij veronderstellen dat de populatiegroei van overwinterende vleermuizen toeneemt tijdens strenge winters, zoals bijvoorbeeld is vastgesteld bij de kleine hoefijzerneus (*R. hipposideros*) in één groot winterverblijf (Martínková et al. 2020). Koudeminnende vleermuissoorten die overwinteren in meer aan het buitenklimaat blootgestelde verblijfplaatsen, zoals de mopsvleermuis (Gottfried et al. 2020) en de gewone grootoorvleermuis (Altringham 2011), zullen naar verwachting uitwijken naar winterverblijfplaatsen met een stabiel binnenklimaat tijdens strenge winters (Swift 1998, De Bruyn et al. 2021). Daarentegen zijn winterverblijfplaatsen door mildere winters meer onderhevig aan opwarming, en aangezien het houden van een winterslaap bij hogere temperaturen meer energie kost (Boyles et al. 2007, Geiser et al. 2014), wordt verwacht dat dit de populatiegroei negatief beïnvloedt. Bovendien wordt verondersteld dat de populatiegroei afneemt tijdens winters die onderhevig zijn aan grotere temperatuurschommelingen, omdat dit activiteit tijdens de winterslaap verhoogt door een verhoogde frequentie van ontwaken (Berková & Zúkal 2010). We verwachten dat vleermuizen, na ontwaken ver-

oorzaakt door temperatuurschommelingen, en afhankelijk van omgevingstemperatuur en seizoen, zich verplaatsen naar andere typen winterverblijfplaatsen om hiervoor te compenseren (Ransome 1971), en dat dit leidt tot een negatieve populatiegroei. Aangezien de gewone grootoorvleermuis, in vergelijking met twee andere gemonitorde soorten uit het geslacht *Myotis*, meer koudeminnend is (Swift 1998), bediscussiëren we dat de onderzochte winterverblijfplaatsen in de nabije toekomst minder geschikt raken en dat andere beschikbare typen winterverblijfplaatsen belangrijker worden voor de gewone grootoorvleermuis. Om deze hypothesen te testen analyseerden we een 35-jarige database van vleermuizen die overwinteren in kleine kunstmatige winterverblijfplaatsen in Noord-Limburg, in de periode 1986–2020.

Materiaal en methode

Onderzoeksgebied

Monitoring in verblijfplaatsen van vleermuizen waarbij het aantal overwinterende individuen wordt geteld is een betrouwbare methode waarmee populatietrends van soorten en hun staat van instandhouding kunnen worden bepaald (van der Meij et al. 2015). In Nederland hebben jaarlijkse inventarisaties van winterverblijfplaatsen gereputeerd in langlopende datasets (Weinreich & Oude Voshaar 1992, Dijkstra et al. 2006). Dit geldt in het bijzonder voor de monitoring van vleermuizen in de mergelgroeven in Zuid-Limburg, die reeds meer dan 80 jaar wordt uitgevoerd (Daan 1980, Akkermans et al. 2016, Weinreich & Verheggen 2022, in dit nummer). Naast deze mergelgroeven zijn er verspreid in de provincie Limburg nog ongeveer 60 winterverblijfplaatsen bekend van een ander type (Verboom 2006). De monitoring van 18 van deze overwinteringslocaties, die alle in het noorden van de provincie Limburg liggen (figuur 1), wordt sinds 1986 jaarlijks



Figuur 1. Locaties van de 18 gemonitorde winterverblijfplaatsen in Noord-Limburg en het weerstation van het Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut (KNMI) in Arcen (driehoek). De zwarte lijn geeft de provincie Limburg weer. Voor nummers van verblijfplaatsen: zie tabel 1.

Tabel 1. Karakteristieken van de winterverblijfplaatsen (type verblijf, volume en aantal ruimten), het jaar dat de verblijfplaats voor het eerst toegankelijk is voor vleermuizen, het startjaar van de monitoring en het aantal jaren dat de monitoring heeft plaatsgevonden. Nummers van verblijfplaatsen corresponderen met deze in figuur 1.

Nr.	Naam winterverblijfplaats	Type verblijf	Volume (m ³)	Aantal ruimten	Toegankelijk voor vleermuizen sinds	Gemonitord sinds	Aantal jaren gemonitord
1	Wildkelder Bethanië	Kelder	30	1	<1986	1992	29
2	Ijskelder Sint-Jansberg	Kelder	20	1	<1986	1986	34
3	Waterkelder Sint-Jansberg	Kelder	5	1	<1986	1991	30
4	Ruïne Bleijenbeek	Kelder	125	4	<1986	1986	34
5	Kruitkelder kasteel Well	Kelder	100	1	<1986	1988	33
6	Tunnel kasteel Well	Kelder	20	1	<1986	1989	32
7	Waterreservoir Boshuizerbergen	Water-reservoir	5000	1	2017	2017	4
8	Keldertje De Hamert	Kelder	10	1	<1986	1987	15
9	Vleermuiskelder Walbeckerheide	Kelder	20	1	2017	2017	4
10	Keldertje Oranjerie Arcen	Kelder	300	1	<1986	1988	30
11	Ijskelder Arcen	Kelder	20	1	<1986	1987	34
12	Kasteel Huys ter Horst	Kelder	250	5	<1986	1986	34
13	Vleermuiskelder A73 Horst	Kelder	40	1	1996	1996	24
14	Bakoven Kaldenbroek	Bakoven	15	1	<1986	1986	32
15	Vleermuiskelder A73 Zaarderheiken	Kelder	40	1	1996	1996	25
16	Bunkertje Herungerberg III	Bunker	20	1	<1986	1987	11
17	Kelder kasteel d'Erp Baarlo ^a	Kelder	20	1	<1986	1986	7
18	Kelder kasteel Keverborg Kessel ^b	Kelder	50	5	<1986	1986	8

^aToegankelijk voor vleermuizen tot 2005.

^bToegankelijk voor vleermuizen tot 1994.

uitgevoerd (Buys 1991). Dit heeft geresulteerd in een grote dataset met jaarlijkse aantallen vleermuizen die in kleine winterverblijfplaatsen overwinteren. De 18 onderzochte overwinteringslocaties bestaan voornamelijk uit relatief kleine, en uit één ruimte bestaande kelders ($n=15$) met een gemiddelde volume van 70 (sd $\pm$ 90) m³. Andere onderzochte typen overwinteringslocaties zijn één voormalige bakoven, één bunker, en één waterreservoir (tabel 1). Het menselijk gebruik van de locaties verschilt; sommige vervullen enkel een functie voor vleermuizen terwijl andere verblijfplaatsen delen van het jaar in gebruik zijn voor recreatieve doeleinden (bijv. Verhees

et al. 2019). De onderzochte winterverblijfplaatsen zijn omgeven door een landschap dat voornamelijk bestaat uit landbouwgronden, versnipperde bossen en verspreid gelegen dorpen (Schmitz 2010).

Data verzameling

Alle winterverblijfplaatsen zijn nagenoeg jaarlijks onderzocht vanaf 1986, of later vanaf het jaar waarin een verblijfplaats beschikbaar werd voor vleermuizen (tabel 1). De inventarisaties vonden jaarlijks plaats tussen 25 december en 13 februari. Vanaf 1992 is de monitoring

meer gestandaardiseerd uitgevoerd door jaarlijks alle locaties gedurende één dag in januari te monitoren door dezelfde personen. Tijdens elke telling zijn winterverblijfplaatsen systematisch doorzocht op de aanwezigheid van overwinterende vleermuizen. Hierbij zijn de vleermuizen in winterslaap, van afstand en zonder deze te hanteren, gedetermineerd. Wanneer onvoldoende kenmerken werden waargenomen of wanneer de waarnemers het niet unaniem eens werden, dan zijn de vleermuizen als ‘soort onbekend’ genoteerd. Er werd geen onderscheid gemaakt tussen Brandts vleermuis (*M. brandtii*) en de baardvleermuis (*M. mystacinus*), omdat determinatie tot op soortniveau niet mogelijk is zonder hantering (Dietz & Kiefer 2016). De inventarisaties zijn uitgevoerd in het kader van een landelijk monitoringsprogramma (NEM) (La Haye et al. 2020) en onder verstrekking van een jaarlijkse vergunning door de Zoogdiervereniging.

Trendanalyse van overwinterende vleermuizen

Onze dataset bevat tellingen van overwinterende vleermuizen op 18 locaties over een periode van 35 jaar (1986–2020). Veranderingen in aantallen overwinterende vleermuizen gedurende deze periode zijn geanalyseerd met *rtrim* v2.1.1 (Bogaart et al. 2020). Dit pakket is een implementatie van de software TRIM (Trends and Indices for Monitoring Data), oorspronkelijk ontwikkeld om temporele variatie in monitoringgegevens te analyseren (Pannekoek & van Strien 2005). Met behulp van loglineaire Poisson-regressie schat *rtrim* de populatietrends op basis van onvolledige telgegevens (slechts 11,2% van de gegevens, d.w.z. combinaties van locaties en jaren ontbraken). De analyses zijn uitgevoerd met ‘model 2’, ervan uitgaande dat populaties variëren tussen locaties maar overal een vergelijkbare groei vertonen (Bogaart et al. 2020). Modellen zijn toegepast met een stapsgewijze selectie van breekpunten en met een correctie voor zowel overdispersie

als seriële correlatie. De trend van de gewone grootoorvleermuis werd verbeterd door een binaire covariaat toe te voegen voor verblijfplaatsen die uit één ruimte bestaan of voor relatief grote locaties ($>50 \text{ m}^3$) die uit meerdere afzonderlijke ruimtes bestaan. Door het ontbreken van positieve tellingen in enkele locatie/jaar combinaties, kon deze covariaat niet worden meegenomen om trends van franje-staarten en watervleermuizen te modelleren. Voor andere vleermuissoorten konden geen trends worden berekend vanwege de lage aantallen. De berekende trends zijn ingedeeld in één van de zes mogelijke categorieën, afhankelijk van het jaarlijkse veranderingspercentage. Een jaarlijkse significante verandering van $>5\%$ staat voor een sterke toe- of afname; $<5\%$ voor een matige toe- of afname, en niet-significante veranderingen van $<5\%$ worden beschouwd als stabiel (Bogaart et al. 2020). Alle andere gevallen zijn geclassificeerd als een onzekere trend.

Klimatologische data

Temperatuurgegevens van 1990–2020 zijn verkregen van het Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut (KNMI) in Arcen (WGS coördinaten 51.501, 6.191), gelegen op een gemiddelde afstand van 14,6 (sd $\pm$ 10,8) km tot de winterverblijfplaatsen. Het daggemiddelde en de minimum- en maximumtemperatuur zijn bepaald op basis van 24-uursmetingen (KNMI 2021). Aangezien dit station operationeel is sinds 1990, waren er geen temperatuurgegevens beschikbaar gedurende de eerste vier jaar van de studieperiode (1986–1989). Als maat voor de strengheid van winters zijn op basis van de temperatuurgegevens vier parameters berekend tussen 1 november en de jaarlijkse teldatum, gemiddeld na 76 (sd $\pm$ 7,5) dagen. Deze parameters zijn: 1. Gemiddelde wintertemperatuur. 2. Gemiddelde minimum wintertemperatuur. 3. Aantal vorstdagen (dagen met een minimumtemperatuur onder 0°C). 4. Het aantal ijsdagen (dagen met een maximumtempera-

tuur onder 0 °C). Als vijfde parameter werd de standaarddeviatie (sd) van de dagelijkse gemiddelde wintertemperatuur berekend als maat voor de temperatuurschommeling.

Effecten op soortspecifieke populatiegroei

Om de populatiedynamiek te analyseren is de jaarlijkse populatiegroei per soort berekend op basis van de vergelijking: $\lambda = (N_{t+1} - N_t) / N_t * 100$, waarbij 'N' staat voor de populatiegrootte in jaar 't'. Vervolgens werd λ opgenomen als responsvariabele in General Linear Models (GLM's). Aangezien alle parameters voor de strengheid van winters onderling sterk correleerde (Pearson's r (29) >0,823; $P < 0,001$), werd slechts één van elk als verklarende variabele opgenomen, samen met de sd van de gemiddelde wintertemperatuur. Een interactie tussen de parameter voor de strengheid van winters en de sd van de gemiddelde wintertemperatuur werd eveneens opgenomen. Vóór de analyse werden alle verklarende variabelen log+1 getransformeerd. De modelselectie vond plaats op basis van Akaike's Information Criterion (AIC), waarbij modellen significant beter werden geacht met een AIC-waarde van twee of meer eenheden lager. Alle analyses zijn uitgevoerd in R v4.0.3 (R Core Team 2020).

Soortensamenstelling

Om verschuivingen in de soortensamenstelling van overwinterende vleermuizen tussen verblijfplaatsen weer te geven gedurende de studieperiode zijn twee principale componenten analyses (PCA) uitgevoerd. Op basis van het splitsen van de dataset in twee ongeveer gelijke periodes, werd het gemiddelde aantal overwinterende vleermuizen per locatie en per soort van 1986–2004 gebruikt als responsvariabele voor de eerste PCA, terwijl de tweede PCA deze gegevens gebruikte voor de periode 2005–2020. In de berekening van het gemiddeld aantal overwinterende vleermui-

zen per verblijf werden alleen de jaren dat het toegankelijk was voor vleermuizen meegenomen. In het geval van ontbrekende gegevens werden de geïmputeerde waarden, berekend met *rtrim*, gebruikt voor dat jaar. Vóór de analyse werd een log+1 transformatie toegepast op de responsvariabelen, werden de soorten gecentreerd en gestandaardiseerd, en werden de plots gestandaardiseerd naar norm. Beide PCA's zijn uitgevoerd met Canoco5 v5.12 (ter Braak & Šmilauer 2018).

Resultaten

Algemene resultaten en trends

Gedurende de studieperiode van 35 jaar (1986–2020) werden in 17 van de 18 gemonitorde verblijven (94,4%; bijlage tabel S1¹) overwinterende vleermuizen aangetroffen. In totaal werden 2372 vleermuiswaarnemingen verricht, verdeeld over vijf soorten en één verzamelsoort (Brandts/baardvleermuis). In afnemende volgorde van aantal waarnemingen waren dit: franjestaart ($n=920$), gewone grootoorvleermuis ($n=818$), watervleermuis ($n=561$), Brandts/baardvleermuis ($n=3$), grijze grootoorvleermuis (*P. austriacus*; $n=2$) en laatvlieger (*Eptesicus serotinus*; $n=1$). Vijfenzestig keer werd een vleermuiswaarneming genoteerd als 'soort onbekend', en twee keer als *Plecotus* sp. (bijlage tabel S1¹). Het totale aantal overwinterende vleermuizen per jaar varieerde tussen 13–138 individuen, waarbij de grote spreiding veroorzaakt wordt door een relatief recente toename van watervleermuizen (figuur 2a) en franjestaarten (figuur 2b). In de periode 1986–2020 vertoonde de algemene trend van de watervleermuis een significante gematigde toename met een gemiddelde groei van 5,8% per jaar (tabel 2). Watervleermuizen werden waargenomen in de helft van alle winterverblijfplaatsen, waar-

¹ <https://www.zoogdiervereniging.nl/publicaties/2022/lutra-65-1-2022>

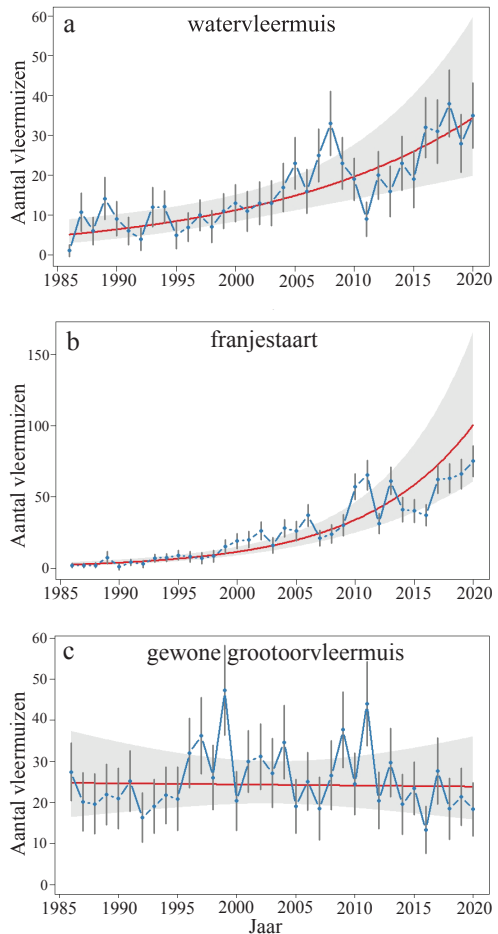
Tabel 2. Schatting van de vermenigvuldigingsfactor van de trendhellingsgraad en standaardfouten ($\pm$ S.E.) van het aantal overwinterende watervleermuizen, franjestaarten en gewone grootoorvleermuizen in Noord-Limburg in de periode 1986–2020. De waarde van de trendhellingsgraad weergeeft de gemiddelde jaarlijkse verandering, bijvoorbeeld een waarde van 0,997 impliceert een gemiddelde afname van 0,3% terwijl een waarde van 1,118 een gemiddelde toename betekent van 11,8%. Classificaties van trends zijn gebaseerd op Bogaart et al. (2020).

Soort	Vermenigvuldigingsfactor trendhellingsgraad	$\pm$ S.E.	Classificatie trend	AIC
Watervleermuis	1,058	0,016	Matige toename ($P<0,001$)	-12,20
Franjestaart	1,118	0,018	Sterke toename ($P<0,001$)	-133,84
Gewone grootoorvleermuis	0,997	0,009	Stabiel ($P=0,782$)	2,63

van 44,4% vanaf 2000 werd bezet (bijlage tabel S1¹). De trend van de franjestaart nam significant sterk toe met gemiddeld 11,8% per jaar (tabel 2). Ook deze soort werd op de helft van alle locaties aangetroffen (bijlage tabel S1¹). De gewone grootoorvleermuis werd in de meeste winterverblijfplaatsen waargenomen, in totaal in 17 van alle onderzochte locaties (bijlage tabel S1¹). De trend van de gewone grootoorvleermuis werd als stabiel geclassificeerd, maar over de gehele studieperiode nam deze soort met gemiddeld 0,25% per jaar licht af (figuur 2c; tabel 2).

Klimatologische omstandigheden en soortspecifieke populatiegroei

Bij watervleermuizen werd geen verband vastgesteld tussen de jaarlijkse populatiegroei en elk van de vier parameters voor de strengheid van winters, de sd van de gemiddelde wintertemperatuur, noch hun interactie (tabel 3). Het model met de laagste AIC betreft deze met het aantal vorstdagen, maar dit correleerde niet significant met de populatiegroei (GLM, $t=-1,423$, $P=0,166$; figuur 3a). Bij franjestaarten werd een significante en positieve correlatie vastgesteld tussen de jaarlijkse populatiegroei en het aantal ijsdagen (GLM, $t=2,435$, $P<0,05$; figuur 3b), maar niet wanneer de sd van de gemiddelde wintertemperatuur of hun interactie werden meegerekend. De jaarlijkse populatiegroei van de gewone grootoorvleermuis correleerde significant met alle vier de parameters voor de strengheid van de winter. Het model



Figuur 2. Trends van overwinterende watervleermuizen (a), franjestaarten (b) en gewone grootoorvleermuizen (c) in de periode 1986–2020. Verticale lijnen geven de $\pm$ standaardfouten weer en het grijze vlak de 95% betrouwbaarheidsintervallen. Let op de verschillen in y-assen.

Tabel 3. Definitieve parameters, coëfficiënten plus standaardfouten ($\pm$ S.E) en daarbij behorende *t*-, *P*- en AIC-waarden van de soortspecifieke modellen met jaarlijkse populatiegroei in relatie tot klimatologische omstandigheden. *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$.

Soort	Parameters model	Coëfficiënten $\pm$ S.E.		<i>t</i> -waarde	<i>P</i> -waarde	AIC
Watervleermuis	Intercept	107,19	62,47	1,716	0,079	350,18
	Aantal vorstdagen (log+1 getransformeerd)	-28,39	19,95	-1,423	0,166	
Franjestaart	Intercept	-27,47	24,26	-1,133	0,267	350,13
	Aantal ijsdagen (log+1 getransformeerd)	26,0	10,68	2,435	0,021*	
Gewone groot- oorvleermuis	Intercept	-29,907	13,864	-2,516	0,039*	315,45
	Aantal ijsdagen (log+1 getransformeerd)	18,894	6,102	3,096	0,004**	

met de laagste AIC betreft deze met het aantal ijsdagen en correleerde significant en positief met de jaarlijkse populatiegroei (GLM, $t=3.096$, $P<0.01$; figuur 3c). Geen enkele parameter correleerde significant met de jaarlijkse populatiegroei wanneer de sd van de gemiddelde wintertemperatuur of hun interactie in deze modellen werden meegerekend. De jaarlijkse populatiegroei van vleermuizen die overwinteren in de gemonitorde winterverblijfplaatsen wordt dus niet significant beïnvloed door temperatuurschommelingen.

Verschuivingen in soortensamenstellingen

De PCA van de soortensamenstelling in de eerste studieperiode (1986–2004) was vergelijkbaar met die van 2005–2020 (figuur 4). Op één na werden alle toegankelijke winterverblijfplaatsen gebruikt door de gewone grootoorvleermuis, en in zes verblijven was dit de enige aanwezige soort. Vandaar dat de gewone grootoorvleermuis het sterkst correleert met de eerste as. In de eerste periode bedroeg de totale verklaarde variatie door de PCA 42,0%. De eerste PCA-as verklaarde 81,0% van die variatie, de tweede as 17,8%. In de periode 2005–2020 werden meer verblijven gebruikt door zowel franjestaarten als watervleermuizen (figuur 4). In winterverblijfplaatsen waar deze soorten reeds aanwezig waren, namen hun aantallen toe en werden locaties

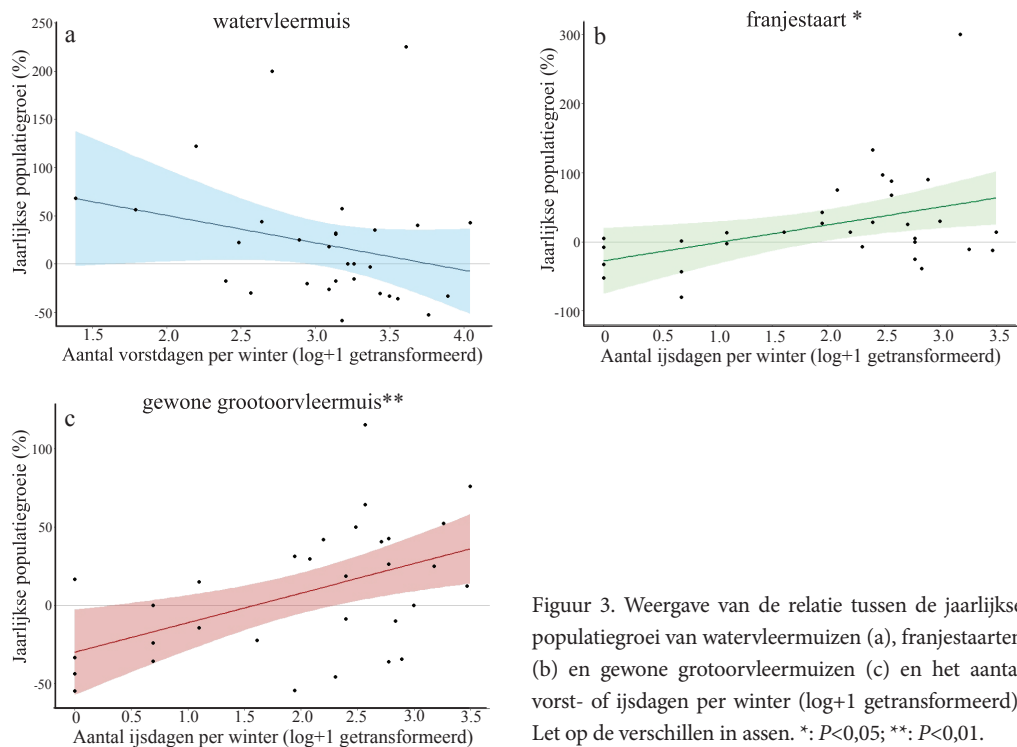
relatief belangrijker voor deze soorten, terwijl de abundantie van de gewone grootoorvleermuis ongeveer gelijk bleef. De totale variatie in de PCA in de periode 2005–2020 bedroeg 28,97%, waarbij de eerste as 81,9% van die variatie verklaarde en de tweede as 17,4%.

Conclusie en discussie

Algemeen

Om langetermijntrends en de populatiedynamica van vleermuizen te analyseren, onderzochten we 18 kunstmatige winterverblijfplaatsen in Noord-Limburg door het jaarlijks tellen van individuele overwinterende vleermuizen in de periode 1986–2020. Hoewel deze methode veel wordt toegepast om overwinterende vleermuizen te monitoren (Haysom et al. 2013), is dit ook onderhevig aan vertekening omdat onderschattingen vaak voorkomen (Kugelschafter 2009). We verwachten echter dat afwijkingen van het daadwerkelijke aantal overwinterende vleermuizen tijdens ons onderzoek klein of zelfs verwaarloosbaar zijn. Hoewel trends van overwinterende vleermuizen kunnen afwijken van die in de zomer (La Haye et al. 2020), gaan we er vanuit dat onze schattingen representatief zijn voor de regionale populatietrends van de franjestaart, gewone grootoorvleermuis en watervleermuis in Noord-Limburg.

In de onderzochte winterverblijfplaatsen



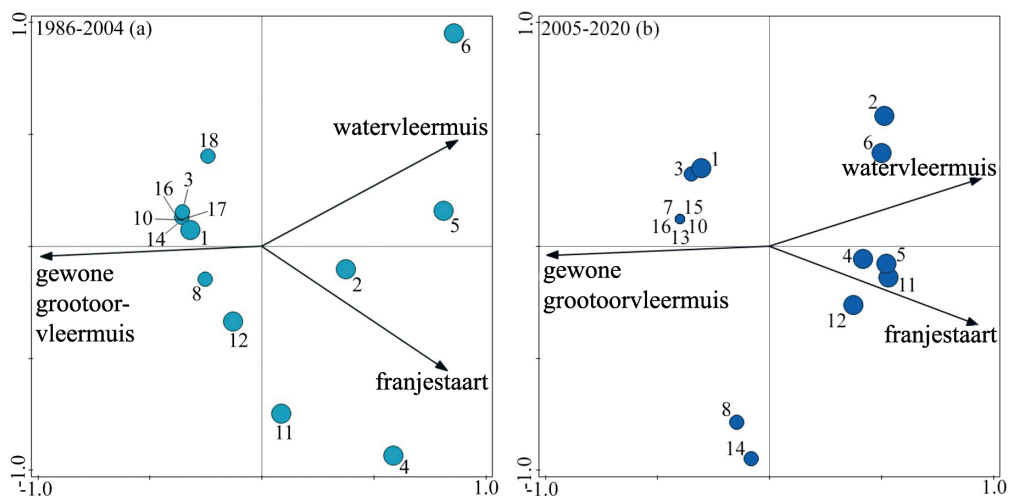
Figuur 3. Weergave van de relatie tussen de jaarlijkse populatiegroei van watervleermuizen (a), franjestaarten (b) en gewone grootoorvleermuizen (c) en het aantal vorst- of ijsdagen per winter (log+1 getransformeerd). Let op de verschillen in assen. *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$.

overwinterden in totaal vijf verschillende vleermuissoorten en één verzamelsoort. De laatstgenoemde heeft betrekking op drie waarnemingen van Brandts/baardvleermuis. Hoewel deze verzamelsoort vaak gebruik maakt van vergelijkbare Nederlandse winterverblijfplaatsen die eenzelfde soortensamenstelling herbergen (La Haye & van der Meij 2022, in dit nummer), is het nagenoeg afwezig zijn ervan enigszins opmerkelijk. Ondanks het feit dat de habitat in de omgeving geschikt lijkt en de winterverblijfplaatsen tezamen een grote variatie aan microklimatologische omstandigheden herbergen, is het onduidelijk waarom Brandts/baardvleermuizen nauwelijks gebruik maken van de gemonitorde winterverblijfplaatsen in Noord-Limburg.

Populatietrends

Onze bevindingen komen sterk overeen met eerder gepubliceerde trends van de franje-

staart, gewone grootoorvleermuis en watervleermuis in Midden- en West-Europa (Uhrin et al. 2010, Haysom et al. 2013, van der Meij et al. 2015, Bernard et al. 2019). In de periode 1986–2020 werden dezelfde algemene populatietrends van de franjestaart en watervleermuis ook in Nederland waargenomen (van der Meij et al. 2015). Ongeveer vanaf 2010 is de landelijke trend van de laatstgenoemde soort echter afgevlakt (La Haye et al. 2020) en wijkt daarmee af van de continue groeiende populatietrend van de watervleermuis in ons onderzoeksgebied. Ook de stabiele trend van de gewone grootoorvleermuis wijkt af van de over het algemeen toenemende trend in Nederland (La Haye et al. 2020), maar recentelijk vertoont deze soort ook landelijk een matige afname. De exacte oorzaken voor de waargenomen populatietoenames van de franjestaart en de watervleermuis zijn moeilijk te bepalen en worden waarschijnlijk door verschillende factoren beïnvloed. Verschillende vleermuissoorten, waaronder de franje-



Figuur 4. Visuele weergave van de twee PCA's voor de perioden 1986–2004 (a) en 2005–2020 (b). De stipgrootte geeft het aantal aanwezige soorten weer in het verblijf (1–3). Voor nummers van verblijfplaatsen: zie tabel 1.

staart zijn mogelijk nog herstellende van een dramatische achteruitgang tussen 1940–1980 (Daan 1980), een gevolg van negatieve effecten veroorzaakt door het intensief ringen van vleermuizen met ernstige verstoringen tijdens de winterslaap (Akkermans et al. 2016). Verder heeft het verbod op bepaalde bestrijdingsmiddelen en houtverduurzamingsmiddelen zeer waarschijnlijk bijgedragen aan populatieherstel vanaf deze periode en daarna voor verschillende vleermuissoorten in Nederland, zoals bij franjestaarten en watervleermuizen (Weinreich & Oude Voshaar 1992, Akkermans et al. 2016). Daarnaast is in Nederland en elders in Europa een plausibele theorie van Kokurewicz (1995) dat de toename van watervleermuizen een gevolg is van een hogere prooibeschikbaarheid, veroorzaakt door eutrofiëring van oppervlaktewateren. Boonman et al. (1998) stelden echter vast dat eutrofiëring juist de foerageermogelijkheden van deze soort kan verminderen, wat mogelijk resulteert in negatieve effecten op populatieontwikkelingen van watervleermuizen. Aangezien de huidige waterbeheerstrategieën gericht zijn op minder eutrofiëring van oppervlaktewateren door verbetering van de waterkwaliteit, is het onwaarschijnlijk dat dit

tegenwoordig nog een belangrijke factor is. Franjestaarten en watervleermuizen hebben waarschijnlijk ook geprofiteerd van een verbeterd bosbeheer, aangezien er een verschuiving plaatsvond van bossen die voornamelijk voor productie werden onderhouden naar meer natuurlijke bossen (Limpens et al. 1997). Een beheerstrategie gericht op oude bossen, een diverse samenstelling en structuur van het bos, het behoud van dode bomen en een overvloed aan boomholten en losse schors resulteert in geschiktere foerageermogelijkheden en meer verblijfplaatsen voor alle bosbewonende vleermuissoorten.

Tenslotte hebben zowel franjestaarten als watervleermuizen in ons onderzoeksgebied vermoedelijk ook geprofiteerd van optimalisatie van de winterverblijfplaatsen, zoals minimalisatie van menselijke verstoringen, verbeteringen van microklimatologische omstandigheden en toegenomen schuilmogelijkheden (o.a. Buys 1991, Verhees et al. 2019). Een combinatie van deze factoren vergrootte waarschijnlijk het aanbod aan geschikte winterverblijfplaatsen tijdens de studieperiode en het gebruik ervan, en droeg daardoor bij aan de populatiegroei van franjestaarten en watervleermuizen.

Jaarlijkse populatiegroei en klimatologische omstandigheden

Bij watervleermuizen werd geen significant verband gevonden tussen de jaarlijkse populatiegroei en klimatologische factoren, aangezien geen enkele parameter voor de strengheid van winters en/of de sd van de gemiddelde winter-temperatuur met de populatiegroei correleerde. Deze resultaten zijn vergelijkbaar met die van Fuszara et al. (2010), die ook geen verband vonden tussen de omgevingstemperatuur en het aantal overwinterende watervleermuizen tijdens een vergelijkbare meerjarige studie. Onze resultaten laten echter wel een patroon zien van een lagere populatiegroei tijdens strenge winters. Tijdens dergelijke strenge winters kruipen watervleermuizen mogelijk dieper weg in spleten, waardoor ze minder blootgesteld aan omgevingsfactoren in de verblijfplaatsen kunnen overwinteren en dus minder snel worden waargenomen tijdens de monitoring.

Bij franjestaarten was de jaarlijkse populatiegroei positief gecorreleerd met het aantal ijsdagen per winter. Ondanks het feit dat alle vier de parameters voor de strengheid van winters sterk aan elkaar correleerden, was enkel het aantal ijsdagen per winter significant gecorreleerd met de jaarlijkse populatiegroei van deze soort. Dit wijst erop dat de aanwezigheid van hogere aantallen franjestaarten slechts een gevolg is van de klimatologische omstandigheden tijdens relatief strenge winters (met veel ijsdagen), en dat andere factoren waarschijnlijk van invloed zijn op de jaarlijkse populatiegroei van deze soort tijdens mildere winters. Een lagere populatiegroei tijdens relatief milde winters wordt mogelijk veroorzaakt doordat de foerageeromstandigheden thans nog geschikt zijn (Hope et al. 2014) en het ten behoeve van optimale thermoregulatie efficiënter is om overdag te verblijven in andere typen verblijven. Het winterdieet van franjestaarten in Engeland bestaat overwegend uit nachtvinderrupsen, hetgeen erop wijst dat deze winterse prooi wordt gevangen door middel van een 'gleaning' foerageer-

strategie, complementair aan hun manier van foerageren ('aerial hawking'/gleaning) in de zomer (Hope et al. 2014). Aangezien watervleermuizen, een vleermuissoort die foerageert middels een 'trawling' strategie (Boonman et al. 1998), wellicht niet in staat zijn om 's winter middels een andere foerageerstrategie hun prooien te vangen, verklaart dit mogelijk de tegenstrijdige patronen in populatiegroei van beide *Myotis*-soorten in relatie tot de strengheid van winters.

Bij de gewone grootoorvleermuis correleerde de populatiegroei significant met alle vier de parameters voor de strengheid van winters, maar het sterkst, en positief, met het aantal ijsdagen. Een significant verband tussen de aantallen overwinterende gewone grootoorvleermuizen en de omgevingstemperatuur werd eerder beschreven door o.a. Klys & Woloszyn (2005) en is ook vastgesteld door Bekker (2022, in dit nummer) en van Zuijlen & Groenendijk (2022, in dit nummer) in winterverblijven van vergelijkbare grootte. Na het ontwaken in reactie op veranderde omgevingstemperaturen (Bezem et al. 1964), verlaten gewone grootoorvleermuizen waarschijnlijk hun winterverblijfplaats om te foerageren (Hays et al. 1992, Blomberg et al. 2021) en om (tijdelijk) elders te verblijven onder geschiktere omstandigheden voor een efficiënte thermoregulatie (Swift 1998). Deze plasticiteit toont aan dat gewone grootoorvleermuizen tijdens strenge winters stabiele winterverblijfplaatsen selecteren die een verminderde blootstelling hebben aan omgevingsfactoren (Bezem et al. 1964). Voornamelijk in dergelijke winters lijken de door ons onderzochte winterverblijfplaatsen aan deze eisen te voldoen, maar met name tijdens zachte winters bestaat een voorkeur voor andere (typen) winterverblijfplaatsen.

Klimaatverandering en gevolgen voor instandhouding

De kwetsbaarheid van soorten voor klimaatverandering hangt af van verschillende fac-

toren, zoals de mate van blootstelling aan weersomstandigheden, gevoeligheid en adaptatievermogen (Aguiar et al. 2016). Zoogdiersoorten die in staat zijn zich (evolutionair) aan te passen om tijdens relatief warmere temperaturen in torpor te blijven, kunnen door natuurlijke selectie worden bevoordeeld (Frank 2012). Bij zich langzaam voortplantende soorten zoals vleermuizen kan het echter lange tijd duren voordat een evolutionaire aanpassing op klimaatverandering plaatsvindt (Sherwin et al. 2012). Door de huidige snelheid van klimaatverandering zullen negatieve effecten naar verwachting veel vleermuissoorten treffen, maar in eerste instantie met name de koudeminnende soorten (Rebello et al. 2010). Om de eerste stadia van klimaatverandering te mitigeren, werd een gedeeltelijke habitatverschuiving vastgesteld van een typische koudeminnende Euraziatische vleermuissoort, de mopsvleermuis, in reactie op warmere winters (De Bruyn et al. 2021). Als gevolg van warmere winters vindt naar verwachting een vergelijkbare adaptatie plaats bij een door ons onderzochte koudeminnende vleermuissoort, de gewone grootoorvleermuis (Swift 1998). Tijdens strenge winters vonden we een significant hogere populatiegroei en waren de aantallen overwinterende individuen, in termen van absolute abundenties, ongeveer vier keer zo hoog als die tijdens relatief milde winters. De gewone grootoorvleermuis is een soort die vergeleken met *Myotis*-soorten overwintert onder lagere temperaturen (Daan 1980, Siivonen & Wermundsen 2008) en over het algemeen op meer blootgestelde plaatsen (Altringham 2011), zoals dicht bij ingangen van winterverblijven en in boomholten (Dietz & Kiefer 2016). Aangezien een succesvolle overwintering afhankelijk is van de lichaamsconditie van een vleermuis (Boyles et al. 2007), maar ook van microklimatologische omstandigheden (de Boer et al. 2013) en omgevingstemperatuur (Blomberg et al. 2021), is de verwachting dat door warmere winters onze gemonitorde verblijven relatief minder belangrijk worden voor deze koude-

minnende vleermuissoort. Thans is er relatief weinig bekend over alternatieve verblijfplaatsen die dan als geschikte winterverblijven kunnen dienen, zoals boomholtes (Cryan & Veilleux 2007), iets dat er waarschijnlijk mee te maken heeft dat inspectie zeer moeilijk is. Het is echter aannemelijk dat tijdens warmere winters deze meer blootgestelde boomholtes in de nabije toekomst steeds belangrijker zullen worden voor dergelijke koudeminnende vleermuissoorten. In bosbeheerplannen dienen bomen en hun belang als winterverblijfplaats voor vleermuizen dan ook geïntegreerd te worden. Voorafgaand aan het rooien van bomen, dat meestal in de winter plaatsvindt, is het van cruciaal belang de (potentiële) aanwezigheid van overwinterende vleermuizen vast te stellen. Ondanks het feit dat het (Nederlands) bosbeheer over het algemeen verschoven is van productiebossen als primaire doelstelling naar meer natuurlijke bossen (Limpens et al. 1997), dient het behoud van hoge aantallen boomholtes in de praktijk beter te worden nagestreefd (Lučan et al. 2009). De beschikbaarheid van verschillende soorten winterverblijfplaatsen, waaronder boomholtes, stelt vleermuizen in staat te reageren op veranderde winterse omstandigheden. De beschikbaarheid faciliteert de mogelijkheid tot het gebruik van verblijfplaatsen die (ook tijdelijk) voldoen aan geschikte microklimatologische vereisten voor thermoregulatie, van vitaal belang voor de overleving gedurende de winterslaap. Verdere optimalisering van deze winterverblijfplaatsen, bijvoorbeeld door het verminderen van menselijke activiteiten die vleermuizen verstoren, zal in de toekomst leiden tot een betere bescherming van deze regionale vleermuispopulaties in Noord-Limburg.

Dankwoord: Wij willen de Zoogdiervereniging bedanken voor het jaarlijks verstrekken van een vergunning om alle verblijfplaatsen te kunnen monitoren. Daarnaast leverden zij ons enkele ontbrekende gegevens over overwinterende vleermuizen in de verblijfplaatsen kasteel d'Erp en bunker Herungerberg III, waarvan de laatste tussen 1999 en 2005 door Jan van de Putt is

geïnterviewd. Eveneens willen we twee redacteuren van Lutra bedanken voor het leveren van constructief commentaar op een eerdere versie van dit manuscript. Tenslotte worden alle beheerders van de onderzochte verblijfplaatsen bedankt voor hun toestemming om de monitoring uit te voeren.

Referenties

- Aguiar, L.M.S., E. Bernard, V. Ribeiro, R.B. Machado & G. Jones 2016. Should I stay or should I go? Climate change effects on the future of Neotropical savannah bats. *Global Ecology and Conservation* 5: 22–33.
- Akkermans, R.W., J.P. Bekker & (H.)G.J. Bekker 2016. Zoogdieren in een veranderend landschap. In: S. Broekhuizen, K. Spoelstra, J.B.M. Thissen, K.J. Canters & J.C. Buys (eds). *De Nederlandse zoogdieren*: 29–68. *Natuur van Nederland 12*. Naturalis Biodiversity Center & EIS Kenniscentrum Insecten en andere ongewervelden, Leiden, Nederland.
- Altringham, J.D. 2011. *Bats: from Evolution to Conservation*. Oxford University Press, Oxford, VK.
- Bekker, J.P. 2022. De samenhang tussen aantallen overwinterende gewone grootoorvleermuizen (*Plecotus auritus*) en weersomstandigheden (temperaturen en neerslag). *Lutra* 65 (1): 201–212.
- Berková, H. & J. Zúkal 2010. Cave visitation by temperate zone bats: effects of climatic factors. *Journal of Zoology* 280: 387–395.
- Bernard, R., R. Jaros, J. Samoląg & J.Z. Kosicki 2019. Long-term monitoring of a winter bat assemblage revealed large fluctuations and trends in species abundance. *European Journal of Ecology* 5 (2): 72–78.
- Bezem, J.J., J.W. Sluiter & P.F. van Heerdt 1964. Some characteristics of the hibernating locations of various species of bats in South Limburg. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 67 (5): 325–350.
- Blomberg, A.S., V. Vasko, M.B. Meierhofer, J.S. Johnson, T. Eeva & T.M. Lilley 2021. Winter activity of boreal bats. *Mammalian Biology* 101: 609–618.
- Bogaart, A.P., M. van der Loo & J. Pannekoek 2020. Rtrim: Trends and Indices for Monitoring Data. R Package Version 2020, 2.1.1. Available online: <https://cran.r-project.org/web/packages/rtrim/index.html>.
- Boonman A.M., M. Boonman, F. Bretschneider & W.A. van de Grind 1998. Prey detection in trawling insectivorous bats: duckweed affects hunting behaviour in Daubenton's bat, *Myotis daubentonii*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 44 (2): 99–107.
- Boyles, J.G., M.B. Dunbar, J.J. Storm & V. Brack 2007. Energy availability influences microclimate selection of hibernating bats. *Journal of Experimental Biology* 210: 4345–4350.
- Buys, J.C. 1991. Overwinterende vleermuizen in Noord-Limburg. *Natuurhistorisch Maandblad* 80 (6): 109–113.
- Cryan, P. & J.P. Veilleux 2007. Migration and use of autumn, winter, and spring roosts by tree bats. In: M.J. Lacki, J.P. Hayes & A. Kurta (eds). *Bats in forests: Conservation and management*: 153–175. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, VS.
- Currie, S.E., K. Noy & F. Geiser 2015. Passive rewarming from torpor in hibernating bats: minimizing metabolic costs and cardiac demands. *American Physiological Society* 308: 34–41.
- Daan, S. 1973. Activity during natural hibernation in three species of Vespertilionid bats. *Netherlands Journal of Zoology* 23 (1): 1–71.
- Daan, S. 1980. Long term changes in bat populations in the Netherlands. *Lutra* 22: 95–105.
- de Boer, W.F., S. van de Koppel, H.J. de Knecht & J.J.A. Dekker 2013. Hibernation site requirements of bats in man-made hibernacula in a spatial context. *Ecological Applications* 23 (2): 502–514. <https://doi.org/10.1890/1051-0761-23.2.502>
- De Bruyn, L., R. Gyselings, L. Kirkpatrick, A. Rachwald, G. Apoznański & T. Kokurewicz 2021. Temperature driven hibernation site use in the Western barbastelle *Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774). *Scientific Reports* 11: 1464. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-80720-4>
- Dietz, C. & A. Kiefer 2016. *Bats of Britain and Europe*. Bloomsbury, London, VK.
- Dijkstra, V.A.A., L.S.G.M. Verheggen, J.A. Weinreich & B. Daemen 2006. Wintertellingen van vleermuizen in Limburg. *Natuurhistorisch Maandblad* 95

- (1): 36–40.
- Frank, C.L. 2012. The Relationship between climate warming and hibernation in mammals. In: K.B. Storey & K. Tanino (eds). *Temperature adaption in a changing climate: Nature at risk*: 120–230. CPI Group, VK.
- Fuszara, E., M. Fuszara, M. Kowalski, G. Lesiński, J.P. Cygan, T. Nitkiewicz, A. Szarlik & B. Wojtowicz 2010. Population changes in Natterer's bat *Myotis nattereri* and Daubenton's bat *M. daubentonii* in winter roosts of central Poland. *Polish Journal of Ecology* 58: 769–781.
- Geiser, F., R.L. Drury, G. Kortner, C. Turbill, C.R. Pavey & R.M. Brigham 2004. Passive rewarming from torpor in mammals and birds: energetic, ecological and evolutionary implications. In: B.M. Barnes & H.V. Carey (eds). *Life in the cold: evolution, mechanisms, adaptation, and application*: 45–62. Twelfth International Hibernation Symposium, 25 July to 1 August 2004. Institute of Arctic Biology, University of Alaska Fairbanks, VS.
- Gottfried, I., T. Gottfried, G. Lesiński, G. Hebda, M. Ignaczak, G. Wojtaszyn, M. Jurczyszyn, M. Fuszara, E. Fuszara, W. Grzywiński, G. Błachowski, J. Hejduk, R. Jaros & M. Kowalski 2020. Long-term changes in winter abundance of the barbastelle *Barbastella barbastellus* in Poland and the climate change – Are current monitoring schemes still reliable for cryophilic bat species? *PLoS One* 15 (2): e0227912. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227912>
- Hays, G.C., J.R. Speakman & P.I. Webb 1992. Why do brown long-eared bats (*Plecotus auritus*) fly in winter? *Physiological Zoology* 65 (3): 554–567.
- Haysom, K.A., J. Dekker, J. Russ, T. van der Meij & A. van Strien 2013. European bat population trends. A prototype biodiversity indicator. EEA Technical Report No. 19/2013. European Environment Agency, Copenhagen, Denmark.
- Hope, P.R., K. Bohmann, M.T.P. Gilbert, M.L. Zepe-da-Mendoza, O. Razgour & G. Jones 2014. Second generation sequencing and morphological faecal analysis reveal unexpected foraging behaviour by *Myotis nattereri* (Chiroptera, Vespertilionidae) in winter. *Frontiers in Zoology* 11 (39): 1–15.
- Humphries, M.M., D.W. Thomas & J.R. Speakman 2002. Climate-mediated energetic constraints on the distribution of hibernating mammals. *Nature* 418: 313–316.
- IPCC 2021. *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu & B. Zhou (eds)]. Cambridge University Press, Cambridge, VK.
- Jones, G., D.S. Jacobs, T.H. Kunz, M.R. Willig & P.A. Racey 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research* 8: 93–115.
- Klys, G. & B.W. Wołoszyn 2005. The influence of weather and interior microclimate on the hibernation of Common long-eared bats (*Plecotus auritus*). *Opole Scientific Society Nature Journal* 38: 57–68.
- Kokurewicz T. 1995. Increased population of Daubenton's bat (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1819) (Chiroptera: Vespertilionidae) in Poland. *Myotis* 32 (33): 155–161.
- KNMI 2021. Royal Netherlands Meteorological Institute. Daggegevens van het weer in Nederland. <https://www.knmi.nl/nederland-nu/klimatologie/daggegevens>
- Kugelschafter, K. 2009. Fledermauserfassung in vier bayerischen Winterquartieren. Gutachten i. A. des Bayerisches Landes amt für Umwelt, Augsburg, Duitsland.
- La Haye, M., E. Korsten, M. van Oene, J. van Zweden & T. van der Meij 2020. NEM wintertellingen vleermuizen. *Telganger* (2): 20–24.
- La Haye, M. & T. van der Meij 2022. Overwinterende vleermuizen in Nederland in 1986-2020 op basis van het NEM Meetprogramma Wintertellingen Vleermuizen. *Lutra* 65 (1): 7-22.
- Limpens, H.J.G.A., K. Mostert & W. Bongers 1997. Atlas van de Nederlandse vleermuizen. Onderzoek naar verspreiding en ecologie. KNNV Uitgeverij, Utrecht, Nederland.
- Lučan, R.K., V. Hanák & I. Horáček 2009. Long-term re-use of tree roosts by European forest bats. *Forest Ecology and Management* 258 (7): 1301–1306.

- Martínková, N., S.J.E. Baird, V. Káňa & J. Zima 2020. Bat population recoveries give insight into clustering strategies during hibernation. *Frontiers in Ecology* 17 (26): 1–11.
- Pannekoek, J. & A. van Strien 2005. TRIM 3 Manual (Trends and Indices for Monitoring data). CBS Statistics Netherlands, Voorburg, Nederland.
- Park, K.J., G. Jones & R.D. Ransome 2000. Torpor, arousal and activity of hibernating greater horseshoe bats (*Rhinolophus ferrumequinum*). *Functional Ecology* 14: 580–588.
- Pryde, M.A., C.F.J. O'Donnell & R.J. Barker 2005. Factors influencing survival and long-term population viability of New Zealand long-tailed bats (*Chalinolobus tuberculatus*): implications for conservation. *Biological Conservation* 126: 175–185.
- R Core Team 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Racey, P.A. & A.C. Entwistle 2000. Life-history and reproductive strategies of bats. In: E.G. Crichton & P.H. Kruttsch (eds). *Reproductive biology of bats*: 363–414. Academic Press, London, VK.
- Ransome, R.D. 1971. The effect of ambient temperature on the arousal frequency of the greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*, during hibernation, in relation to environmental factors. *Journal of Zoology* 164 (3): 353–371.
- Ransome, R.D. 1990. The natural history of hibernating bats. Christopher Helm, London, VK.
- Rebelo, H., P. Tarroso & G. Jones 2010. Predicted impact of climate change on European bats in relation to their biogeographic patterns. *Global Change Biology* 16: 561–576.
- Schmitz, H.A.J.M. 2010. De landschappen van Limburg. In: C.E. Huizenga, R.W. Akkermans, J.C. Buys, J. van der Coelen, H. Morelissen & L.S.G.M. Verheggen. *Zoogdieren van Limburg, verspreiding en ecologie in de periode 1980–2007*: 16–31. Stichting Natuurpublicaties Limburg, Maastricht, Nederland.
- Sherwin, H.A., W.I. Montgomery & M.G. Lundy 2012. The impact and implications of climate change for bats. *Mammal Review*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2012.00214.x>
- Siivonen, Y. & T. Wermundsen 2008. Characteristics of winter roosts of bat species in southern Finland. *Mammalia* 72: 50–56.
- 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 (3): 1087–1104.
- ter Braak, C.J.F. & P. Šmilauer 2018. Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.10. Microcomputer Power, Ithaca, VS.
- Uhrin, M., P. Benda, J. Obuch & P. Urban 2010. Changes in abundance of hibernating bats in central Slovakia (1992–2009). *Biologia* 65 (2): 349–361.
- van der Meij, T., A.J. van Strien, K.A. Haysom, J. Dekker, J. Russ, K. Biala, Z. Bihari, E. Jansen, S. Langton, A. Kurali, H. Limpens, A. Meschede, G. Peterson, P. Presetnik, J. Pruger, G. Reiter, L. Rodrigues, W. Schorcht, M. Uhrin & V. Vintulis 2015. Return of the bats? A prototype indicator of trends in European bat populations in underground hibernacula. *Mammalian Biology* 80: 170–177.
- van Zuijlen & D. Groenendijk 2022. Het effect van buitentemperatuur en eigenschappen van winterverblijven in de duinen op overwinterende vleermuizen. *Lutra* 65 (1): 163–172.
- Verboom, B. 2006. Winterverblijven voor vleermuizen in Limburg. Rapport 2006.033. Zoogdiervereniging VZZ, Arnhem, Nederland.
- Verhees, J.J.F., P.H. van Hoof, J.C. Buys & H.W.G. Heijligers 2019. Kasteel Huys ter Horst als winterverblijfplaats voor vleermuizen. Aantalsontwikkeling van soorten en veranderingen van de kasteelruïne gedurende de periode 1986–2019. *Natuurhistorisch Maandblad* 108 (12): 357–366.
- Weinreich, J.A. & J.H. Oude Voshaar 1992. Population trends of bats hibernating in marl caves in the Netherlands (1943–1987). *Myotis* 30: 75–84.
- Weinreich, J.A. & L.S.G.M. Verheggen 2022. Monitoring van overwinterende vleermuizen in mergelgroeven in de periode 1979–2020. *Lutra* 65 (1): 23–47.

Ontvangen: 8 januari 2022
Geaccepteerd: 29 maart 2022