

# De samenhang tussen aantallen overwinterende gewone grootoorvleermuizen (*Plecotus auritus*) en weersomstandigheden (temperaturen en neerslag)

Jan Piet Bekker

Zwanenlaan 10, NL-4351 RX Veere, the Netherlands, e-mail: jpbekker@zeelandnet.nl

**Samenvatting:** Grootoorvleermuizen bezitten enkele karakteristieke fysieke aanpassingen aan koude omstandigheden. In deze studie wordt de samenhang onderzocht tussen buitentemperaturen en periodes met langdurige neerslag en de aantallen grootoorvleermuizen in winterverblijven. Hiertoe is gebruik gemaakt van de telgegevens uit de jaarlijkse vleermuisencensus van drie complexen waarin over een periode van 25 jaar gemiddeld meer dan tien vleermuizen per winter aanwezig waren. Hiervoor werden geselecteerd de winterverblijven in de Amsterdamse Waterleidingduinen, Kop van Schouwen en Klein Heidekamp. Van steeds negen periodes (resp. 42, 35, 28, 21, 14, 7, 5, 3 dagen en 1 dag) voorafgaand aan de dag van de telling zijn weerindices, afkomstig van nabijgelegen KNMI-weerstations, berekend: de gemiddelde temperatuur (TG), het aantal (aangepaste) vorstdagen en de som van de negatieve minimumtemperaturen (TN). Daarnaast is per jaar, voor alle 25 jaren, de duur (DR) en het volume van de neerslag (RH) gesummeerd voor de negen periodes. Voor het berekenen van de mate van samenhang tussen reeksen van aantallen grootoorvleermuizen per winterverblijf en weerindices is gebruik gemaakt van de Pearson correlatietest. Een periode van 21 tot 42 dagen voorafgaand aan de telling met een toenemend aantal vorstdagen en een hoger koudegetal gaat gepaard met een toenemend aantal grootoorvleermuizen in de onderzochte winterverblijven. Omgekeerd werd bij dezelfde periodes een negatieve samenhang vastgesteld tussen gemiddelde buitentemperaturen en aantallen grootoorvleermuizen. Voor geen van de bunkercomplexen, voor geen enkele periode voorafgaand aan de teldatum, is er een significante samenhang gevonden tussen de neerslagindices en de aantallen grootoorvleermuizen. De betekenis van enkele ecologische aanpassingen aan koude omstandigheden van de grootoorvleermuis worden bediscussieerd.

*Trefwoorden / keywords:* grootoorvleermuis, *Plecotus auritus*, winterverblijf, gemiddelde temperatuur (TG), vorstgrens, vorstdagen, duur van neerslag, hoeveelheid neerslag, bunker.

## Inleiding

De gewone grootoorvleermuis (*Plecotus auritus*) (hierna grootoorvleermuis) staat bekend als een koudebestendige vleermuissoort die in winterverblijfplaatsen meestal verblijft bij een omgevingstemperatuur van 2-5 °C en zelfs enkele dagen temperaturen tot -3,5 °C kan verdragen (Braun & Häussler 2003). De

grootoorvleermuis neemt in Europa onder de vleermuizen een bijzondere plaats in. Ook als de ondersoort *P. a. begognae* van het Iberisch schiereiland buiten beschouwing wordt gelaten, heeft *P. auritus* sensu stricto van de Europese vleermuizen een van de meest uitgebreide Noord-Zuid-verspreidingen, zich over het westen van het continent uitstrekkend van midden-Noorwegen (63-64 °N) (Entwistle 1999) tot net over de Pyreneeën (30 °N) (Horáček & Đulić 2004, Juste et al. 2004). Anderzijds is van grootoorvleermuizen juist

---

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



Figuur 1. Grootoorvleermuis met de oren gevouwen onder de onderarmen, alleen de oordeksels steken uit. Ook de lange dekhamen zijn goed te zien. Foto: Ben Verboom.

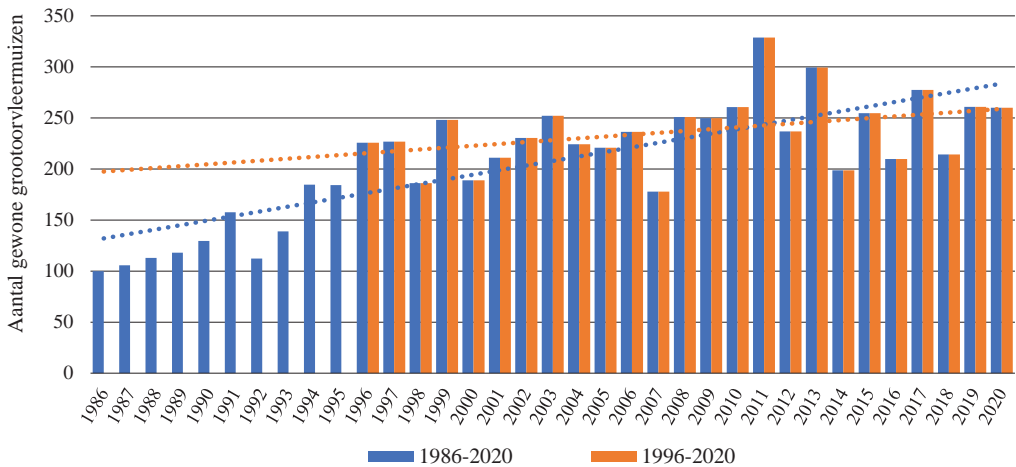
bekend dat ze sterk plaatsgebonden zijn, in de regel met vliegafstanden van minder dan tien km en verdere omzwervingen die nauwelijks boven de 30 km uit komen (Dietz et al. 2007). Horáček & Đulić (2004) noemen verplaatsingen boven 15 km ongebruikelijk, met maxima van 66 en 88 km. Om omstandigheden met lage buitentemperaturen, tot enkele graden onder het vriespunt, te overleven, hebben grootoorvleermuizen de beschikking over enkele bijzondere eigenschappen. Zo behoren de zogenoemde GH2 dekhamen (dekhamen met een hoek tussen schacht en schild) in de vacht tot de langste van de West-Europese vleermuizen en ook hebben grootoorvleermuizen de meeste golven in deze GH2 dekhamen (Teerink 1991): door deze eigenschappen isoleert de vacht relatief goed. Daarnaast vouwen grootoorvleermuizen in rust bijna altijd de lange oren onder de voorarmen (figuur 1).



Figuur 2: Grootoorvleermuis in winterslaap: de vlieghuid bedekt voor een deel het lichaam. Foto: Stefan Jerzykowski.

In die houding wordt niet alleen warmteverlies via het oor aan de omgeving beperkt, ook wordt een extra isolerende luchtlaag rondom de romp gelegd. De neiging om in hangende positie de vleugels gedeeltelijk om het lichaam te draperen, draagt bij aan isolatie van de romp (figuur 2).

Verplaatsingen van grootoorvleermuizen tussen zomerverblijven, zoals (verlaten) gebouwen, boomholten of -spleten, vleermuiskasten en winterverblijven vormen een onderdeel van hun fenologie. In Duitsland vermelden Heise & Schmidt (1988) de eerste vondst van grootoorvleermuizen in winterobjecten begin november. Als meer algemene winterslaapfase vermelden Braun & Häussler (2003) de periode tussen oktober/november en eind maart/begin april. Gedurende de herfst van 2020 tot en met de lente van 2021 werden 50 vleermuiskasten in het Veenbos elke week vanaf de grond gecontroleerd. Gedurende die winter vermindert het aantal grootoorvleermuizen vanaf oktober geleidelijk van ca. 30-34 exemplaren tot



Figuur 3. Trends van overwinterende grootoorvleermuizen in Nederland.

7-10 dieren. Bij deze wekelijkse controles werden elke keer grootoorvleermuizen in de kasten vastgesteld, behalve in de week van 7 tot en met 12 februari 2021, toen de maximumtemperatuur niet boven de 0 °C kwam. De week erna waren weer tien grootoren aanwezig (voor een uitgebreide beschrijving zie Bekker 2022). De waarnemingen dat grootoorvleermuizen geleidelijk vertrekken uit vleermuiskasten roept de vraag op waar ze naar toe zijn gegaan: naar een meer temperatuur-gebufferde boomholte in het bos, een nabij gelegen gebouw of een al dan niet bekend winterverblijf.

Lichačev (1980 in: Horáček & Đulić 2004) noemt ook langdurige neerslagperiodes die in combinatie met koudeperiodes in het najaar een rol zouden kunnen spelen bij het moment dat grootoorvleermuizen vertrekken uit de zomerverblijven. De in de herfst geleidelijk teruglopende aantallen grootoorvleermuizen in vleermuiskasten zou onder invloed kunnen staan van de gemiddelde lagere buitentemperatuur of periodes met al dan niet veel neerslag. Omgekeerd zou het aantal getelde grootoren in winterverblijven mogelijk direct samen kunnen hangen met weersomstandigheden (kou, neerslag) tijdens een voorafgaande periode. Daarom wordt allereerst de hypothese getoetst dat bij een gemiddeld lagere buitentemperatuur voorafgaand aan de telling, er

meer grootoorvleermuizen in winterverblijven worden geteld. Daarnaast werd de hypothese opgesteld dat grootoorvleermuizen juist reageren op voorafgaande vorstperiodes door zich in grotere aantallen te verzamelen in winterverblijven dan in voorafgaande periodes zonder lagere temperaturen. Op soortgelijke wijze is de derde hypothese opgesteld dat grootoorvleermuizen zich in grotere aantallen in winterverblijven verzamelen na veel en langdurige neerslag dan na periodes met minder neerslag of neerslag van kortere duur.

## Materiaal en Methoden

### Stabiele populatie

Om de hypothesen over meer jaren te kunnen toetsen is het van belang uit te kunnen gaan van een min of meer stabiele populatie grootoorvleermuizen. Uit de landelijke trend van grootoorvleermuizen in Nederland blijkt dat er in de periode 1986 tot en met 2020 een gemiddelde toename van tweeëneuhalf tot drie keer was (bron NEM, La Haye & van der Meij 2022, in dit nummer) (figuur 3). De trend over 25 jaar, van 1996 tot 2020 verloopt aanmerkelijk vlakker, zoals ook blijkt uit een vergelijking van de trendlijnen van de periodes

Tabel 1. Kenmerken van geselecteerde winterverblijven. KVS: bunkers Kop van Schouwen, AWD: bunkers Amsterdamse Waterleidingduinen en KHK: kelders Klein Heidekamp. \*: in de directe omgeving, buiten Klein Heidekamp, liggen ca. 30 objecten.

	Aantal objecten	Vroegste-mediaan-laatste teldatum (telperiode)	Gemiddeld aantal grootoorvleermuizen
AWD	70	10-jan.-16 jan.-25 jan. (16 dagen)	22,4
KVS	58	19 dec.-27-dec.-30 dec. (12 dagen)	32,5
KHK	4 (+30*)	13 jan.-22 jan.-30 jan. (18 dagen)	14,6

1986-2020 ( $y=4,46x + 127,54$ ) en 1996-2020 ( $y=1,80x + 195,72$ ). Daarom wordt in deze studie de samenhang bestudeerd over een periode van 25 jaar.

## Winterverblijven

Winterverblijven werden geselecteerd op basis van de aanwezigheid van gemiddeld tenminste tien grootoorvleermuizen per winter over een periode van 25 jaar, waarbij in elk van deze jaren een telling plaatsvond, met voor elk jaar een bekende teldatum. Aan de hand van deze criteria werden drie complexen van winterverblijven geselecteerd met de vermelde bijbehorende kenmerken (tabel 1).

De mediaan van de teldata ligt voor de Amsterdamse Waterleidingduinen en Klein Heidekamp 20 resp. 22 dagen later in de winter dan die van de Kop van Schouwen. Van de tellders van deze winterverblijven is toestemming verkregen de telgegevens te gebruiken voor deze studie. Voor een uitgebreide rapportage over het keldercomplex Klein Heidekamp, zie Glas & Kaal (2022, in dit nummer). Het bunkercomplex Amsterdamse Waterleidingduinen wordt nader toegelicht in de studie van Lange et al. (2022, in dit nummer) en dat van het bunkercomplex Kop van Schouwen door Mostert et al. (2022, in dit nummer).

## Weersomstandigheden

Hoe snel grootoorvleermuizen reageren op veranderende weersomstandigheden en hoe

lang het duurt voordat een grootoorvleermuis, komend vanuit een zomer- of herfstverblijf, een winterverblijf betreft, is niet bekend. Daarom is het aantal dagen voorafgaand aan de telling, waarover de weersomstandigheden worden berekend, met behulp van verschillende periodes benaderd. In deze studie zijn steeds negen periodes van verschillende duur, voorafgaand aan de dag van de telling, onderzocht: 42 dagen, 35 dagen, 28 dagen, 14 dagen, 7 dagen, 5 dagen, 3 dagen en 1 dag. Om de samenhang tussen het aantal getelde grootoorvleermuizen en de weersomstandigheden in de omgeving van de overwinteringsverblijven te bestuderen, zijn de waarnemingen van temperaturen en neerslag gebruikt van de meest nabijgelegen KNMI-stations: Schiphol (nr. 240) voor de Amsterdamse Waterleidingduinen, Vlissingen (nr. 310) voor de Kop van Schouwen en Deelen (nr. 275) voor Klein Heidekamp.

Voor een volledige lijst van klimaatvariabelen, en de ook hier gebruikte internationale afkortingen en hun definitie: zie KNMI-website. Er zijn drie methoden toegepast om een koude winter over een bepaalde periode te kwantificeren: ten eerste door de gemiddelde temperatuur (TG) over een periode voorafgaand aan de dag van de telling te bepalen. Ten tweede door het bepalen van het aantal dagen waarop de minimumtemperatuur (TN) beneden de vorstgrens (0 °C) komt in de verschillende periodes, hier aangeduid als het aantal (aangepaste) vorstdagen. Een afgeleide, derde manier is door niet het aantal dagen met, maar de som van de negatieve minimumtemperaturen (TN) te bepalen over de aangegeven periode. Deze som, onder weglating van het min-

teken, wordt hier het (aangepaste) koudegetal ( $\Sigma$ TN) genoemd. In deze studie wijkt de definitie van de begrippen vorstdagen en het koudegetal enigszins af van de standaard: allereerst wordt de duur, waarover de aantallen vorstdagen en het koudegetal worden berekend, beperkt tot aan de dag van de telling en niet tot aan het eind van de (meteorologische) winter. Verder wordt bij de  $\Sigma$ TN berekening, niet de gemiddelde temperatuur (TG) per etmaal als uitgangspunt genomen maar de minimumtemperatuur (TN). Voor de kwantificering van periodes met 'langdurige neerslag' is gebruik gemaakt van de variabelen duur (DR) en hoeveelheid van de neerslag (RH). De duur van de neerslag (DR), weergegeven in eenheden van 6 minuten per etmaal, en de hoeveelheid neerslag (RH), weergegeven als etmaalsom van de neerslag, werden jaarlijks en per periode opgeteld.

## Statistiek

Voor het berekenen van de mate van samenhang tussen reeksen van aantallen grootoorvleermuizen per winterverblijf en koudegetallen of neerslagwaarden is gebruik gemaakt van de Pearson correlatietest. De uitkomst, de  $r$ -waarde, is een variabele die kan variëren tussen 1 (positief, complete samenhang) en -1 (negatief, volledig tegengestelde samenhang). Als aanduiding van de correlatiesterkte is de terminologie van Van Heijst (2022) gebruikt: zeer laag of nauwelijks aanwezig ( $r=0-0,3$ ), laag of zwak ( $r=0,3-0,5$ ), middelmatig ( $r=0,5-0,7$ ), hoog of sterk ( $r=0,7-0,9$ ) of zeer hoog of zeer sterk ( $r=0,9-1,0$ ). Naast de  $r$ -waarden zijn de  $P$ -waarden, behorend bij de specifieke correlatie, berekend in Excel®, met behulp van de Student T-toets (tweezijdig). Hiermee kan een uitspraak worden gedaan of de bepaalde correlatiewaarde al dan niet op toeval berust. De resultaten (de  $r$ -waarden) voor de verschillende weersindices worden gepresenteerd in figuren met alle beschikbare uitkomsten van de Pearson correlatietests voor de winterver-

blijfplaatsen. De figuren zijn steeds vergelijkbaar, met op de  $x$ -as de periodes waarover de relaties zijn berekend (42 dagen, 35 dagen, etc. tot en met een dag voorafgaand aan de telling) en op de  $y$ -as de uiterste waarden waarbinnen  $r$  zich kan begeven (van -1 tot en met +1).

## Resultaten

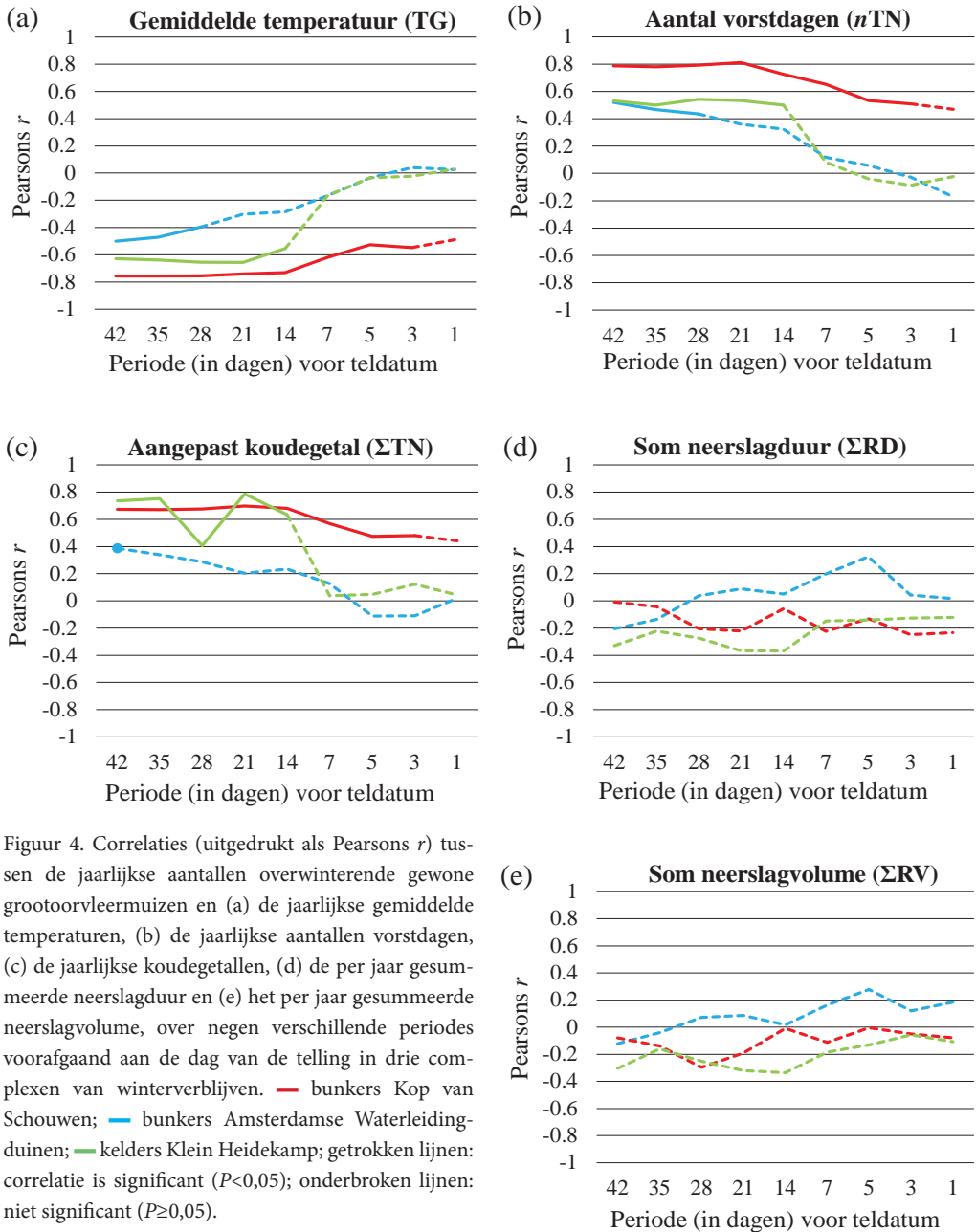
De samenhang tussen aantallen overwinterende grootoorvleermuizen en de weersindices over de negen verschillende periodes voorafgaand aan de teldatum in de jaren 1996-2020, staat voor de bunkercomplexen in de Amsterdamse Waterleidingduinen, die van de Kop van Schouwen en die van het complex Klein Heidekamp samengevat in tabel 2. Hieronder worden per weersvariabele de significante verschillen toegelicht.

### Gemiddelde temperatuur

Uit de resultaten blijkt dat een hogere gemiddelde temperatuur voorafgaand aan de teldatum gepaard gaat met lagere aantallen grootoorvleermuizen en omgekeerd (figuur 4a, details in tabel 2). Het effect van deze samenhang is te zien in alle drie de complexen maar is het meest uitgesproken in de Kop van Schouwen, waar voor alle periodes, behalve 1 dag voorafgaand aan de telling, een uitgesproken negatieve samenhang werd gevonden tussen de gemiddelde temperatuur en de aantallen overwinterende grootoorvleermuizen. Een (significante) samenhang in de complexen van Klein Heidekamp en in de Amsterdamse Waterleidingduinen is vastgesteld voor periodes van 14 dagen resp. 28 dagen en langer. De correlaties zijn sterker voor een langere periode dan voor kortere periodes voor de teldatum (figuur 4a).

### Aantal vorstdagen

De samenhang tussen de jaarlijkse aantallen



Figuur 4. Correlaties (uitgedrukt als Pearsons  $r$ ) tussen de jaarlijkse aantallen overwinterende gewone grootoorvleermuizen en (a) de jaarlijkse gemiddelde temperaturen, (b) de jaarlijkse aantallen vorstdagen, (c) de jaarlijkse koudegetallen, (d) de per jaar gesummeerde neerslagduur en (e) het per jaar gesummeerde neerslagvolume, over negen verschillende periodes voorafgaand aan de dag van de telling in drie complexen van winterverblijven. — bunkers Kop van Schouwen; — bunkers Amsterdamse Waterleidingduinen; — kelders Klein Heidekamp; getrokken lijnen: correlatie is significant ( $P < 0,05$ ); onderbroken lijnen: correlatie is niet significant ( $P \geq 0,05$ ).

vorstdagen en de jaarlijkse aantallen overwinterende grootoorvleermuizen is voor alle drie complexen positief voor periodes van 42 tot en met 28 dagen voor de teldatum (figuur 4b). Voor de bunkers van de Kop van Schouwen is de samenhang bij 42 dagen het hoogst ( $r=0,79$ ,

$P < 0,01$ ) en vermindert geleidelijk tot en met 3 dagen voor de teldatum ( $r=0,51$ ,  $P < 0,01$ ). Bij 42 dagen is de samenhang voor de complexen Amsterdamse Waterleidingduinen ( $r=0,52$ ,  $P < 0,01$ ) en Klein Heidekamp ( $r=0,53$ ,  $p < 0,01$ ) ongeveer gelijk, en in beide gevallen signi-

ficant; voor deze laatste complexen vermindert de samenhang geleidelijk tot en met 28 dagen ( $r=0,44$ ,  $P<0,05$ ) resp. 14 dagen ( $r=0,50$ ,  $P<0,01$ ). De correlaties zijn sterker bij toenemende periodeduur voor de teldatum.

## Aangepast koudegetal

De jaarlijkse koudegetallen voorafgaand aan de dag van de telling en de jaarlijkse aantallen overwinterende grootoorvleermuizen vertonen voor de bunkers van Klein Heidekamp en de Kop van Schouwen de hoogste samenhang bij 42 dagen ( $r=0,74$  resp.  $0,67$ , beide  $P<0,01$ ) (figuur 4c). Voor de bunkers van de Amsterdamse Waterleidingduinen bleek bij een periode van 42 dagen de samenhang het laagst te zijn ( $r=0,39$ ,  $P<0,05$ ). In het algemeen zijn de correlaties voor langere periode sterker dan voor kortere perioden voor de teldatum.

## Duur en hoeveelheid neerslag

Een samenhang tussen de, voor de verschillende periodes voorafgaand aan de dag van de telling, per jaar gesummeerde duur van de neerslag en de aantallen overwinterende grootoorvleermuizen is nauwelijks aanwezig, de  $r$ -waarden zijn rondom de nul of licht negatief, en in geen geval significant. De sterkste samenhang is gevonden voor het keldercomplex van Klein Heidekamp, met licht negatieve waarden ( $r=0,32$ ,  $P>0,1$ ) voor de periode van 14 dagen voor de teldatum (figuur 4d). Bij 42 dagen voor de teldatum varieert de mate van samenhang van de neerslaghoeveelheid voor de drie complexen van  $-0,01$  tot  $-0,33$  ( $P>0,1$ ).

In geen van de complexen is, voor geen enkele periode voorafgaand aan de teldatum, een significante samenhang gevonden tussen de hoeveelheid neerslag en de aantallen overwinterende grootoorvleermuizen. De sterkste samenhang is gevonden voor het keldercomplex van Klein Heidekamp, met licht negatieve waarden ( $r=-0,34$ ,  $P>0,05$ ) voor de peri-

ode van 14 dagen voor de teldatum (figuur 4e). Ook is er nauwelijks samenhang gevonden tussen de hoeveelheid neerslag en de aantallen overwinterende grootoorvleermuizen voor de periode van 42 dagen voor de teldatum: de  $r$ -waarde varieert van  $-0,08$  ( $P>0,1$ ) tot  $-0,30$  ( $P>0,1$ ) (figuur 4e, tabel 2). Op de vijfde dag is het verschil tussen alle complexen het grootst: van bijna  $-0,4$  ( $P>0,1$ ) tot  $0,3$  ( $P>0,1$ ).

## Discussie

De Pearson correlatietoetsen laten een duidelijke positieve samenhang zien tussen zowel het aantal vorstdagen als het koudegetal en het aantal grootoorvleermuizen in de onderzochte winterverblijven. Dit is vooral het geval bij periodes van 21 tot 42 dagen voorafgaand aan de telling. Bij een kortere periode is deze samenhang niet in alle complexen aan te tonen. Omgekeerd werd bij dezelfde periodes een negatieve samenhang vastgesteld tussen gemiddelde buitentemperaturen en aantallen grootoorvleermuizen.

Een significant verband tussen de duur of de hoeveelheid neerslag en de aantallen overwinterende grootoorvleermuizen werd niet gevonden. Het verschil tussen de uitkomst van de neerslagindices in deze studie en het verband dat Lichačev (1980) voor de omgeving van Moskou vermeldt, kan verklaard worden door een sterkere invloed van het landklimaat in de omgeving van Moskou, vrijwel zeker in de vroege herfst leidend tot perioden van neerslag die dan vergezeld zijn van vorstdagen waardoor de zomerrustplaatsen permanent worden verlaten. In de herfst (gerekend van begin oktober tot eind december), de periode dat grootoorvleermuizen uit zomerverblijven vertrekken naar winterverblijven, is in Nederland de temperatuur kennelijk hoog genoeg, waardoor grootoorvleermuizen nog wekenlang in minder temperatuur-gebufferde verblijven, zoals boomholten, worden gevonden en daarnaast buiten de neerslagperiodes wellicht voldoende mogelijkheid hebben

Tabel 2. Uitkomsten van Pearsons correlatietests (P. corr. (*r*)) met bijbehorende significantiewaarden: P<0,01, P<0,05 en niet significante waarden: n.s. en 0,05>P<0,1), per 42 dagen, 35 dagen, 28 dagen, 14 dagen, 7 dagen, 5 dagen, 3 dagen en 1 dag voorafgaand aan de dag van de telling, voor de complexen Amsterdamse Waterleidingduinen (AWD), Kop van Schouwen (KVS) en Klein Heidekamp (KHK) van de gemiddelde temperatuur ( $\bar{x}TG$ ), aantal vorstdagen (*n*TN), som koudegetal ( $\Sigma$ TN), som neerslagduur ( $\Sigma$ RD), som neerslag volume ( $\Sigma$ RV).

Dagen voor teldatum	42	35	28	21	14	7	5	3	1
AWD $\bar{x}TG$	$\bar{x}TG-42$	$\bar{x}TG-35$	$\bar{x}TG-28$	$\bar{x}TG-21$	$\bar{x}TG-14$	$\bar{x}TG-7$	$\bar{x}TG-5$	$\bar{x}TG-3$	$\bar{x}TG-1$
P. corr. ( <i>r</i> )	-0,5	-0,47	-0,4	-0,3	-0,29	-0,17	-0,03	0,04	0,02
waarde <i>P</i>	P<0,01	P<0,05	P<0,05	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
AWD <i>n</i> TN	<i>n</i> TN-42	<i>n</i> TN-35	<i>n</i> TN-28	<i>n</i> TN-21	<i>n</i> TN-14	<i>n</i> TN-7	<i>n</i> TN-5	<i>n</i> TN-3	<i>n</i> TN-1
P. corr. ( <i>r</i> )	0,52	0,47	0,44	0,36	0,33	0,12	0,06	-0,03	-0,17
waarde <i>P</i>	P<0,01	P<0,05	P<0,05	0,05>P<0,1	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
AWD $\Sigma$ TN	$\Sigma$ TN-42	$\Sigma$ TN-35	$\Sigma$ TN-28	$\Sigma$ TN-21	$\Sigma$ TN-14	$\Sigma$ TN-7	$\Sigma$ TN-5	$\Sigma$ TN-3	$\Sigma$ TN-1
P. corr. ( <i>r</i> )	0,39	0,34	0,29	0,2	0,24	0,13	-0,11	-0,11	0,02
waarde <i>P</i>	P<0,05	0,05>P<0,1	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
AWD $\Sigma$ RD	$\Sigma$ RD-42	$\Sigma$ RD-35	$\Sigma$ RD-28	$\Sigma$ RD-21	$\Sigma$ RD-14	$\Sigma$ RD-7	$\Sigma$ RD-5	$\Sigma$ RD-3	$\Sigma$ RD-1
P. corr. ( <i>r</i> )	-0,21	-0,14	0,04	0,09	0,05	0,2	0,32	0,04	0,02
waarde <i>P</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
AWD $\Sigma$ RV	$\Sigma$ RV-42	$\Sigma$ RV-35	$\Sigma$ RV-28	$\Sigma$ RV-21	$\Sigma$ RV-14	$\Sigma$ RV-7	$\Sigma$ RV-5	$\Sigma$ RV-3	$\Sigma$ RV-1
P. corr. ( <i>r</i> )	-0,12	-0,04	0,07	0,09	0,02	0,16	0,28	0,12	0,19
waarde <i>P</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
KVS $\bar{x}TG$	$\bar{x}TG-42$	$\bar{x}TG-35$	$\bar{x}TG-28$	$\bar{x}TG-21$	$\bar{x}TG-14$	$\bar{x}TG-7$	$\bar{x}TG-5$	$\bar{x}TG-3$	$\bar{x}TG-1$
P. corr. ( <i>r</i> )	-0,76	-0,76	-0,76	-0,74	-0,73	-0,62	-0,53	-0,55	-0,49
waarde <i>P</i>	P<0,01	P<0,01	P<0,01	P<0,01	P<0,01	P<0,01	P<0,01	P<0,01	0,05>P<0,1
KVS <i>n</i> TN	<i>n</i> TN-42	<i>n</i> TN-35	<i>n</i> TN-28	<i>n</i> TN-21	<i>n</i> TN-14	<i>n</i> TN-7	<i>n</i> TN-5	<i>n</i> TN-3	<i>n</i> TN-1
P. corr. ( <i>r</i> )	0,79	0,78	0,79	0,81	0,73	0,65	0,53	0,51	0,47
waarde <i>P</i>	P<0,01	P<0,01	P<0,01	P<0,01	P<0,01	P<0,01	P<0,01	P<0,01	0,05>P<0,1
KVS $\Sigma$ TN	$\Sigma$ TN-42	$\Sigma$ TN-35	$\Sigma$ TN-28	$\Sigma$ TN-21	$\Sigma$ TN-14	$\Sigma$ TN-7	$\Sigma$ TN-5	$\Sigma$ TN-3	$\Sigma$ TN-1
P. corr. ( <i>r</i> )	0,67	0,67	0,68	0,7	0,68	0,57	0,47	0,48	0,44
waarde <i>P</i>	P<0,01	P<0,01	P<0,01	P<0,01	P<0,01	P<0,01	P<0,05	P<0,05	P<0,05
KVS $\Sigma$ RD	$\Sigma$ RD-42	$\Sigma$ RD-35	$\Sigma$ RD-28	$\Sigma$ RD-21	$\Sigma$ RD-14	$\Sigma$ RD-7	$\Sigma$ RD-5	$\Sigma$ RD-3	$\Sigma$ RD-1
P. corr. ( <i>r</i> )	-0,01	-0,04	-0,21	-0,22	-0,06	-0,22	-0,13	-0,25	-0,23
waarde <i>P</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
KVS $\Sigma$ RV	$\Sigma$ RV-42	$\Sigma$ RV-35	$\Sigma$ RV-28	$\Sigma$ RV-21	$\Sigma$ RV-14	$\Sigma$ RV-7	$\Sigma$ RV-5	$\Sigma$ RV-3	$\Sigma$ RV-1
P. corr. ( <i>r</i> )	-0,08	-0,14	-0,3	-0,19	-0,01	-0,11	0	-0,05	-0,08
waarde <i>P</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
KHK $\bar{x}TG$	$\bar{x}TG-42$	$\bar{x}TG-35$	$\bar{x}TG-28$	$\bar{x}TG-21$	$\bar{x}TG-14$	$\bar{x}TG-7$	$\bar{x}TG-5$	$\bar{x}TG-3$	$\bar{x}TG-1$
P. corr. ( <i>r</i> )	-0,63	-0,64	-0,66	-0,66	-0,55	-0,17	-0,03	-0,02	0,03
waarde <i>P</i>	P<0,01	P<0,01	P<0,01	P<0,01	P<0,01	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
KHK <i>n</i> TN	<i>n</i> TN-42	<i>n</i> TN-35	<i>n</i> TN-28	<i>n</i> TN-21	<i>n</i> TN-14	<i>n</i> TN-7	<i>n</i> TN-5	<i>n</i> TN-3	<i>n</i> TN-1
P. corr. ( <i>r</i> )	0,53	0,5	0,54	0,53	0,5	0,08	-0,04	-0,09	-0,02
waarde <i>P</i>	P<0,01	P<0,01	P<0,01	P<0,01	P<0,01	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
KHK $\Sigma$ TN	$\Sigma$ TN-42	$\Sigma$ TN-35	$\Sigma$ TN-28	$\Sigma$ TN-21	$\Sigma$ TN-14	$\Sigma$ TN-7	$\Sigma$ TN-5	$\Sigma$ TN-3	$\Sigma$ TN-1
P. corr. ( <i>r</i> )	0,74	0,75	0,41	0,79	0,63	0,04	0,05	0,12	0,04
waarde <i>P</i>	P<0,01	P<0,01	P<0,05	P<0,01	P<0,01	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
KHK $\Sigma$ RD	$\Sigma$ RD-42	$\Sigma$ RD-35	$\Sigma$ RD-28	$\Sigma$ RD-21	$\Sigma$ RD-14	$\Sigma$ RD-7	$\Sigma$ RD-5	$\Sigma$ RD-3	$\Sigma$ RD-1
P. corr. ( <i>r</i> )	-0,33	-0,22	-0,28	-0,37	-0,37	-0,15	-0,14	-0,13	-0,12



waarde <i>P</i>	n.s.	n.s.	n.s.	0,05> <i>P</i> <0,10,05> <i>P</i> <0,1	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
KHK ΣRV	ΣRV-42	ΣRV-35	ΣRV-28	ΣRV-21	ΣRV-14	ΣRV-7	ΣRV-5	ΣRV-3	ΣRV-1
<i>P. corr. (r)</i>	-0,3	-0,16	-0,25	-0,32	-0,34	-0,18	-0,13	-0,06	-0,11
waarde <i>P</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0,05> <i>P</i> <0,1	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

om te foerageren. Dat zou kunnen verklaren waarom een deel van de populatie grootoorvleermuizen pas in een later stadium van de herfst of na het begin van de winter naar de ondergrondse winterverblijfplaatsen, zoals bunkers, vertrekt. Bij uitblijvende lage temperaturen in de winterperiode trekt een deel van de populatie mogelijk zelfs in het geheel niet naar de gekende winterverblijven.

De verschillen tussen de drie complexen in de mate van samenhang tussen de aantallen overwinterende grootoorvleermuizen en de koude-indices zijn waarschijnlijk toe te schrijven aan verschillen in lokale omstandigheden. Zo zou de combinatie van omvangrijke bomen in het Slotbos in Haamstede (met veel potentiële koloniebomen voor grootoorvleermuizen) in de onmiddellijke nabijheid (<500 m) en de relatief geïsoleerde ligging van het bunkercomplex Kop van Schouwen (aan de oostzijde overwegend bestaande uit agrarisch cultuurlandschap, zonder bosbestanden en aan de overige zijden omgeven door het zoute water van de Noordzee, Grevelingen en de Oosterschelde) kunnen verklaren dat ook voor kortere periodes een significante positieve relatie tussen koudweervariabelen en de aantallen overwinterende grootoorvleermuizen is gevonden. Door deze omstandigheden zijn grootoorvleermuizen in het Slotbos van Haamstede wellicht in staat om snel te reageren op veranderende weersomstandigheden, i.c. vorstperiodes, en de bunkers te betrekken. Op minder dan 500 m van het bunkercomplex in de Amsterdamse Waterleidingduinen zijn er weinig dikke bomen met holten of spleten te vinden, terwijl de binnenduïnbossen (Leyduin, Vinkenduïen en Woestduin) op een afstand van meer dan 1,5 km liggen. Het keldercomplex op Klein Heidekamp ligt te midden van een bos dat recent is ontstaan op een heideveld en ook daar zijn weinig oude bomen

met holten of spleten in de directe omgeving. Wel zijn er uitgebreide bosgebieden te vinden in de omgeving, zoals bijvoorbeeld het Deelerwoud, op ca. 1 km afstand.

Grootoorvleermuizen in Nederland vertoeven niet altijd al vanaf half november uitsluitend in ondergrondse winterverblijven; Jansen & Buys (1997) vermelden ook kerktorens als winterverblijf. De aanwezigheid van boomholtes in de omgeving speelt voor grootoorvleermuizen mogelijk een centrale rol in de mate van bezetting van winterverblijven (Dietz et al. 2007). Een reeks incidentele observaties bevestigen dat heel af en toe grootoorvleermuizen 's winters in goed geïsoleerde boomholtes verblijven (Macdonald & Barrett 1993). Aulagnier et al. (2009) vermelden boomholtes als winterverblijven, in gebieden met een gematigd klimaat. Ook in Nederland is vastgesteld dat grootoorvleermuizen 's winters verblijven in spleten in een boom (Mostert 1997). Vanuit België zijn meerdere waarnemingen bekend van grootoorvleermuizen in de winterperiode in boomholtes en boomspleten, ook tijdens lichte nachtvorst en sneeuw (Bob Vandendriessche, Marc Van De Sijpe, mondelinge mededelingen). Waarom juist een deel van een populatie grootoorvleermuizen in het westelijk deel van het verspreidingsgebied, zoals in Nederland en België, geneigd is om tijdens de winterperiode, met uitzondering van strenge vorstperiodes, in boomholten of vleermuiskasten te verblijven, is niet duidelijk. Het zou te maken kunnen hebben met het verkrijgen van een gunstige uitgangspositie voor zwerm-sessies in het voorjaar, dat naast het najaar een belangrijke zwermperiode is voor de soort (Furman-kiewicz & Altringham 2007). Er zijn concrete aanwijzingen dat deze deelpopulatie vooral mannelijke exemplaren betreft: zo werden in de Kop van Noord-Holland tijdens de win-

ters van 2006 tot en met 2020 zeven grootoren, waaronder tenminste zes mannelijke dieren, in vleermuiskasten aangetroffen, zolang het tot tenminste 14 dagen daarvoor niet streng had gevoren (Jan Boshamer, ongepubliceerde gegevens). Horáček & Đulić (2004) noemen rotsspleten als plaatsen die vooral in de herfst, maar ook in het voorjaar door mannelijke grootoorvleermuizen worden bezet en als potentiële paarplaatsen kunnen dienen. Vanuit spleetvormige onderkomens, zoals scheuren in bomen, loszittende, afstaande boomschors en wellicht ook nest- en vleermuiskasten, staan grootoorvleermuizen in direct contact met de buitenwereld en daarmee kunnen ze snel reageren op veranderende omstandigheden.

Hoe verhouden deze uitkomsten zich met de bevindingen in de winterperiode van weliswaar lagere aantallen, maar wel een bijna permanente aanwezigheid van grootoorvleermuizen in vleermuiskasten (zie de Inleiding)? Een mogelijke verklaring is dat in de loop van de weken voorafgaand aan de reguliere vleermuistelling het grootste deel van de grootoorvleermuizen vertrekt uit de vleermuiskasten naar een ondergronds winterverblijf, maar dat een deel achterblijft in deze kasten, (boom) holten of spleten met een relatief goede temperatuurbuffering. Tijdens vorstperiodes van enkele dagen, waarbij de maximum dagtemperatuur niet boven de 0 °C komt, vertrekken ook de laatste grootoorvleermuizen naar het winteronderkomen. Het is goed mogelijk dat de als winterverblijf gebruikte boom-spleten en -holten, vleermuiskasten en mogelijk ook kerkzolders in de directe omgeving van zomerverblijven een rol blijven spelen in zwermssessies in de herfstperiode. Het is in dit verband veelzeggend dat grootoorvleermuizen hoegenaamd ontbreken bij zwermssessies bij de ingangspartijen van winterverblijven zoals mergelgroeven in Zuid-Limburg (van Schaik et al. 2015).

Dat aantallen van andere soorten in winterverblijven, zoals bijvoorbeeld watervleermuis (*Myotis daubentonii*) en franjestaart (*M. nat-*

*tereri*), ook een positieve samenhang vertonen met lage buitentemperaturen, wordt elders in dit nummer beschreven door Van Zuijlen en Groenendijk (2022, in dit nummer) en Verhees et al. (2022, in dit nummer). Hoe die relatie van die soorten is met verschillende voorafgaande perioden waarover de temperatuurvariabelen worden gemeten, zal uit verder onderzoek moeten blijken.

**Dankwoord:** Allereerst dank ik de telleiders van de hier onderzochte winterverblijven, met name Rogier Lange en Gerhard Glas en de tellers Floor van der Vliet, Bart Noort, Ruud Kaal, Kees Mostert, Jeroen Willemsen en Jan Alewijn Dijkhuizen voor het delen van hun telresultaten. De persoonlijke mededelingen van Jan Boshamer, Bob Vandendriessche en Marc Van De Sijpe vormden evenzoveel belangrijke bouwstenen voor deze studie. Bij de analyse van de resultaten verschafte Lukas Verboom waardevolle aanwijzingen over hoe de significantie niveaus berekend konden worden van de Pearsons correlatietest. Fotografen Stefan Jerzykowski en Ben Verboom ben ik erkentelijk voor het gebruik van de raak getroffen beelden van grootoorvleermuizen. Tot slot ben ik mijn mederedacteuren, speciaal Hans Weinreich en Ben Verboom, erkentelijk voor de suggesties om de eerdere versie van dit manuscript te verbeteren.

## Literatuur

- Aulagnier, S., P. Haffner, A.J. Mitchell-Jones, F. Moutou & J. Zima 2009. Mammals of Europe, North Africa and the Middle East. A&C Black Publishers Ltd, London, VK.
- Bekker, J.P. 2022. Grootoorvleermuizen tijdens ijs en sneeuw. Zoogdier 33 (1): 7-9.
- Braun, M. & F. Dieterlen 2003. Braunes Langohr *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758). In: M. Braun & F. Dieterlen (eds). Die Säugetiere Baden-Württembergs. Band 1. Allgemeiner Teil, Fledermäuse (Chiroptera): 463-473. Eugen Ulmer GmbH & Co. Stuttgart, Duitsland.
- Dietz, C., O. von Helversen & D. Nill 2007. Handbuch der Fledermäuse Europas und Nordwestafrikas. Franckh-Kosmos Verlags GmbH & Co. KG, Stut-

- tgart, Duitsland.
- Entwistle, A.C. 1990. *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758). In: A.J. Mitchell-Jones, G. Amori, W. Bogdanowicz, B. Kryštufek, P.J.H. Reijnders, F. Spitzenberger, M. Stubbe, J.B.M. Thissen, V. Vohralík & J. Zima (eds). The atlas of the European mammals: 148-149. Academic Press, London, VK.
- Furmankiewicz, J. & J. Altringham 2007. Genetic structure in a swarming brown long-eared bat (*Plecotus auritus*) population: evidence for mating at swarming sites. *Conservation Genetics* 8 (4): 913-923. <https://doi.org/10.1007/s10592-006-9246-2>
- Glas, G. & R. Kaal 2022. Overwinterende vleermuizen op Klein Heidekamp (Schaarsbergen, Arnhem). *Lutra* 65 (1): 173-179.
- Heise, G. & A. Schmidt 1988. Beiträge zur sozialen Organisation und Ökologie des Braunen Langohrs (*Plecotus auritus*). *Nyctalus* 2 (5): 445-465.
- Horáček, I. & B. Ćulić 2004. *Plecotus auritus* Linnaeus, 1758 – Braunes Langohr. In: J. Niethammer & F. Krapp (eds). Handbuch Säugetierkunde Europas. Band 4: Fledertiere, Teil II: Chiroptera II: 953-999. Aula Verlag, Wiesbaden, Duitsland.
- Jansen, E.A. & J.C. Buys 1997. Gewone grootoorvleermuis *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758). In: H. Limpens, K. Mostert & W. Bongers (eds). Atlas van de Nederlandse vleermuizen; onderzoek naar verspreiding en ecologie: 214-223. Stichting Uitgeverij van de Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht.
- Juste, J., C. Ibáñez, J. Muñoz, D. Trujillo, P. Benda, A. Karataş & M. Ruedi 2004. Mitochondrial phylogeography of the long-eared bats (*Plecotus*) in the Mediterranean Palaeartic and Atlantic Islands. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 1114-1126. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.10.005>
- 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.
- Lange, R., F. van der Vliet & B. Noort 2022. Overwinterende vleermuizen in de Amsterdamse Waterleidingduinen. *Lutra* 65 (1): 143-153.
- Lichačev, G.N. 1980. Rukokrylyje Prioksko-Terrasnogo zapovednika. In: *Voprosy teriologii – Rukokrylyje*. Nauka, Moskva: 115-154.
- Macdonald, D.W. & P. Barrett 1993. *Collins field guide mammals of Britain & Europe*. HarperCollins Publishers, London, VK.
- Mostert, K. 1997. Overwinterende grootoorvleermuizen in een boom. *Zoogdier* 8 (4): 27.
- Mostert, K., J.P. Bekker & K. Kapteyn 2022. Overwinterende vleermuizen langs de Nederlandse kust. *Lutra* 65 (1): 87-116.
- Teerink, B.J. 1991. *Hair of West-European mammals*. Cambridge University Press, Cambridge, VK.
- van Heijst, L. 2022. Correlatie begrijpen en berekenen met SPSS en Excel. *Stappenplan*. <https://www.scribbr.nl/statistiek/correlatie/>
- van Schaik, J., R. Janssen, Th. Bosch, A.-J. Haarsma, J.J.A. Dekker & B. Kranstauber 2015. Bats swarm where they hibernate: compositional similarity between autumn swarming and winter hibernation assemblages at five underground sites. *PLoS ONE* 10 (7): e0130850. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130850>
- van Zuijlen, A. & D. Groenendijk 2022. Het effect van buitentemperatuur en eigenschappen van winterverblijven in de duinen op overwinterende vleermuizen. *Lutra* 65 (1): 163-172.
- 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: 30 november 2021*

*Geaccepteerd: 29 maart 2022*