

Wat horen vleermuizen van door mensen geproduceerde geluiden?

Reinier G. Meijer¹, Jacob P. Dwarshuis² & Klaas R. Piening³

¹ VecoRO Vespertilionidae ecologie & Ruimtelijke Ontwikkeling, Zwartwatersweg 103, NL-9402 SM Assen, the Netherlands, e-mail: r.g.meijer@vecoro.nl

² NAA Noordelijk Akoestisch Adviesburo BV, Postbus 339, NL-9400 AH Assen, the Netherlands

³ voormalig NAA Noordelijk Akoestisch Adviesburo BV, Postbus 339, NL-9400 AH Assen, the Netherlands

Abstract: *What do bats hear of human-generated sounds?*

In the Netherlands common species of Vespertilionid bats (such as species of *Myotis*, *Eptesicus* and *Plecotus*) are considered to be sensitive to sound because they navigate and localise their prey by using sonar. Since all species of bat are legally protected (Habitats Directive 92/43/EEC & derived Dutch law), this combination often requires predictive research into the effects of human-generated sounds on bats. Based on a review of the available literature including audiograms, combined with measurements of sound sources such as road traffic, pile driving and music festivals we show that bats' hearing differ from that of humans. Although we share our environment with bats, they hardly hear anything of us. This is due to anatomical and physiological differences between species of bats and humans. We suggest this to be an adaptation to basic physical properties of sound and the conditions of the environment. Apart from additional measurements of sound sources none of this is new, but the combination of data leads us to understand that bats are probably less easily disturbed by sounds like human speech or sounding church bells than generally assumed. All bats common in the Netherlands possess a hearing threshold for frequencies under 10 kHz so that these low-frequency sounds are often not observed nor disruptive to lethargic, hibernating or foraging bats. Understanding this is important for the protection of bats and when investigating the effects of activities and spatial projects on bats. In this paper we argue that in many cases protecting bats against sound may not be necessary.

Trefwoorden / Keywords: vleermuis, Vespertilionidae, ultrasoon, horen, audiogram, spraak, kerkklokken, verkeerslawaai, heien, muziekfestival.

Inleiding

Bij ruimtelijke ontwikkelingen wordt de grootst mogelijke voorzichtigheid betracht bij nieuwe, geluidveroorzakende activiteiten in de buurt van natuurwaarden. Dit gebeurt onder meer omdat alle soorten vleermuizen streng beschermd zijn en die bescherming zich uitstrekt over verblijfplaatsen, vliegroutes en foerageergebied. Die bescher-

ming van gebiedsfuncties kent wel nuances, maar ogenschijnlijk zijn er overal vleermuisbelangen. Daarbij heeft de beschermende wet, de Wet natuurbescherming van 1 januari 2017, als uitgangspunt het voorzorgprincipe, dat is vastgelegd in artikel 1.11: "Een ieder neemt voldoende zorg in acht voor Natura 2000-gebieden, bijzondere nationale natuurgebieden en voor in het wild levende dieren en planten en hun directe leefomgeving". Daarnaast kent de wet specifieke soorten vleermuizen nog extra bescherming toe. Voor de soort ingekorven vleermuis (*Myotis*

© 2018 Zoogdiervereniging. Lutra articles also on the internet: <http://www.zoogdiervereniging.nl>

emarginatus) zijn zelfs gebouwencomplexen als Natura 2000-gebied aangewezen (Abdij Lilbosch & voormalig Klooster Mariahoop, provincie Limburg). Maar een vraag die in vooronderzoeken en passende beoordelingen nooit wordt uitgewerkt is of vleermuizen eigenlijk wel iets horen van de geluidsbronnen waartegen ze volgens de wet beschermd moeten worden.

Voor verschillende categorieën vogels zijn in vooronderzoeken (voorheen: Flora en faunawet, Natuurbeschermingswet 1998), nadere onderzoeken (voorheen: Flora en faunawet), milieueffectrapportages (Wet milieubeheer) en passende beoordelingen (voorheen: Natuurbeschermingswet 1998) altijd normen van 42 en 45 dB(A) ten opzichte van 20 μ Pa geaccepteerd bij broeden, foerageren en rusten in gebieden die verschillen in openheid. De geluidsterkte of het geluidsniveau is de grootte van de luchtdrukverandering en wordt aangegeven in een logaritmische maat: de decibel (dB). Dat is een tiende bel, ten opzichte van een referentiewaarde (20 micro-Pascal of μ Pa). Gebruik van deze logaritmische schaal betekent dat bij, bijvoorbeeld, 40 dB sprake is van tien keer zo grote drukveranderingen als bij 20 dB.

Provincies hebben in het Natuurnetwerk Nederland (voorheen Ecologische Hoofdstructuur) stiltegebieden aangewezen. Bij de eerste aanwijzing werd 40 dB(A) aangegeven als streefniveau voor het geluid veroorzaakt door niet-natuurlijke activiteiten. Ofschoon inmiddels meestal geen norm meer wordt genoemd, blijft het de vraag of deze 40 dB(A) bij voor mensen hoorbare geluiden wel een veilige grens is voor vleermuizen of andere natuurwaarden. Koolstra et al. (2002) concludeerden ten aanzien van vleermuizen: 'Uit de beschikbare informatie blijkt dat de frequentie-range waarin dieren het meest gevoelig zijn, sterk kan verschillen tussen soorten. Om bovengenoemde redenen is het helaas niet mogelijk om een algemeen geldend geluidbelastingniveau aan te geven waarboven verstoring op zal treden'. Het lijkt daarom nodig

naar soorten en daarmee naar afzonderlijke soorten vleermuizen te kijken.

Hoe luid is geluid?

We kennen in Nederland de Wet geluidhinder die voor allerlei maatschappelijke functies normen oplegt over hoeveel geluid acceptabel is over drie perioden van het etmaal: dag, avond en nacht. Gespecialiseerde adviesbureaus kunnen geluid of lawaai meten en aan de hand van de plannen voor de inrichting en processen of met een modelberekening voorspellen welk geluidsniveau er wordt veroorzaakt. Die modellen zijn echter gemaakt voor de menselijke beleving. Geluidsmetingen en berekeningen worden daarom meestal uitgevoerd over een frequentiebereik tot ten hoogste 10 kHz. De resulterende geluidsniveaus worden uitgedrukt in dB(A).

Het gehoor (van de mens) werkt niet-lineair, waardoor de gevoeligheidsspectra afhangen van de geluidsterkte. Dit is een gevolg van onder meer de visco-elastische eigenschappen van het middenoor. Bij lage intensiteiten is de gevoeligheid voor lage frequenties veel lager, en de 'drempel' dus veel hoger, dan bij middenfrequenties van een paar kHz. Bij oplopende intensiteit wordt die curve vlakker, zodat we voor zeer luide geluiden met lage frequenties bijna even gevoelig zijn als voor de genoemde middenfrequenties. Overigens is 'drempel' niet helemaal een absolute waarde, maar kan deze per individu en situatie wat verschillen. Het kan hier begrepen worden als de mediaan (50%) uit een redelijke steekproef, tussen nooit waarnemen en altijd waarnemen van een bepaalde stimulussterkte. Het is een populatiebiologisch principe dat elke eigenschap, zoals gehoordrempel per frequentie, een spreiding heeft, milieuafhankelijk is en met de leeftijd van het individu kan veranderen.

Om niet voor elke decibel een ander filter te moeten kiezen is het hele bereik opgedeeld in vier filterkarakteristieken, genaamd A tot en met D. In de praktijk worden alleen de A- en

de C-kromme gebruikt. Geluidmeters hebben twee filters waartussen gekozen kan worden bij een meting. De A-kromme geldt dan globaal voor waarden van 0-60 dB, de C-kromme voor hogere. Daarin geeft de A aan dat een frequentieweging is gebruikt die overeenkomt met de gevoeligheid van het menselijk oor voor relatief lage niveaus (antropogeen of menselijk). Maar de meeste dieren horen wat anders. Voor vleermuizen zou gebruik van een aparte schaal dB(V-A tot D) voor de *Vespertilioniformes* en/of dB(P-A tot D) voor de (uitsluitend buiten Nederland voorkomende) *Pteropodiformes*, wenselijk zijn. Dit refererend aan de twee onderorden van de vleermuizen (*Chiroptera*), die duidelijk kunnen verschillen in frequentiebereik en type echolocatie. Daarbij lijkt juist het frequentiebereik boven 10 kHz voor vleermuizen van belang. Bij onderzoek ten behoeve van ruimtelijke ontwikkelingen is het daarom de vraag hoe een geschikte maat valt af te leiden uit de gebruikelijke metingen en berekeningen.

Lastig hierbij is dat geluidrukniveaus in het ultrasonische gebied eigenlijk nooit worden gemeten. In de eerste plaats omdat er geen 'vraag' is naar deze meetwaarden, in de tweede plaats doordat meet- en analyseapparatuur die wordt gebruikt voor de meeste akoestische onderzoeken er niet geschikt voor is.

Uit onderzoek van de laatste 50 jaar aan vele vleermuissoorten zijn echter wel normen af te leiden die meer recht doen aan het gegeven dat effectgerichte natuuronderzoeken een compromis zijn tussen een goede bescherming van de natuurwaarden en de maatschappelijke aanvaardbaarheid van tijd en kosten voor verder onderzoek en ingrepen. Wanneer de in Nederland voorkomende soorten vleermuizen niet echt nadelige gevolgen ondervinden van een activiteit, is het naar onze mening niet zinvol en niet aanvaardbaar om kosten te maken om dat uit te zoeken en vervolgens mitigerende en/of compenserende maatregelen te treffen. Er zijn uit onderzoeken naar het gehoor van een aantal soorten vleermuizen veel gegevens bekend die voor onze wet-

telijk verplichte rapportages bruikbaar zijn te maken. Daarnaast zijn er over de eigenschappen van geluid een aantal zaken op te merken die effecten onwaarschijnlijk maken.

Het is daarbij goed om onderscheid te maken tussen het kunnen waarnemen van een geluid en de vraag of een geluid hinderlijk kan zijn. Het waarnemen van geluid wordt hier gebruikt in de zin van 'horen'. Bijvoorbeeld aan de randen van het gehoorbereik van een soort of zelfs een individu zijn er frequenties die alleen waargenomen worden als ze met een grote geluidsterkte klinken. Ook als hard geluid zal een dergelijke toon niet als hinderlijk of storend worden ervaren. Omgekeerd geldt voor elke soort of individu dat een goed hoorbare frequentie zo zacht kan klinken dat die nauwelijks waargenomen wordt. Denk aan een uitdovend geluid in de verte. Ook dan zal een geluid in elk geval niet hinderen of overstemmen en vaak ook niet storen. Voor een effectbepaling is alleen een hinderlijk of storend geluid van belang.

Vleermuizen horen veel

Er zijn wereldwijd meer dan 1.200 soorten vleermuizen (Dietz & Kiefer 2016) waarvan er 16 zeker in Nederland voorkomen (Vleermuisvakberaad 2017) en een onzeker aantal van een handvol andere soorten soms in Nederland wordt waargenomen (Zoogdiervereniging VZZ 2008). Alle vleermuissoorten die in Nederland zijn gevestigd behoren tot de familie van de Gladneuzen (*Vespertilionidae*) en leven van insecten en andere geleedpotigen. Deze soorten gebruiken sonar (of echolocatie) voor hun oriëntatie en navigatie in het landschap en voor het lokaliseren van hun prooien. Hierbij wordt ultrasoon geluid uitgestoten en de reflectie daarvan levert ruimtelijke informatie op over de omgeving en de eventuele prooien. Vleermuizen kunnen bovendien actief vliegen en zijn daardoor in combinatie met hun sonargebruik in staat te foerageren in het nachtelijk luchtruim. De

soorten verschillen in aspecten zoals morfologie, jachttechniek, prooikeuze, niveau en spectrum van het echolocatiegeluid, habitatkeuze en type verblijfplaats.

Sommige soorten hebben het vermogen prooien te vangen zonder daarbij echolocatiegeluiden te gebruiken. Zij horen insecten lopen tussen ritselende bladeren (vale vleermuis (*Myotis myotis*), Bechstein's vleermuis (*Myotis bechsteinii*), grijze grootoorvleermuis (*Plecotus austriacus*)) of horen ze vliegen (gewone grootoorvleermuis (*Plecotus auritus*)) ('passive listening') (Siemers & Schnitzler 2004, Dietz et al. 2007). Daarnaast hebben vleermuizen uitstekend nachtzicht en kunnen zij overdag of in de schemering of in een bekende omgeving vliegen zonder van hun sonar gebruik te maken.

Het gehoor is belangrijk voor vleermuizen. Het zwaartepunt van de gevoeligheid van hun gehoor ligt in het ultrasoon gebied, boven 20 kHz, en daar liggen veel meer frequenties dan in het in verhouding smallere geluidsspectrum tussen 20 Hz en 20 kHz. Mensen horen ultrasoongeluid vrijwel niet en 'heel hoge' tonen tussen 12 en 20 kHz horen mensen zelfs steeds minder goed als gevolg van de natuurlijke veroudering.

Vleermuizen en lawaai

Ondanks de specifieke kwaliteiten van hun gehoor kiezen individuen of kolonies van vleermuizen hun verblijfplaats soms in wat mensen ervaren als een lawaaiige omgeving. Zo zijn er meldingen van vleermuizen die 's zomers (overdag) of 's winters hangen in (bron: www.waarneming.nl):

- kerktorens met luiklokken (gewone dwergvleermuis (*Pipistrellus pipistrellus*), gewone grootoorvleermuis),
- viaducten onder drukke wegen (gewone dwergvleermuis),
- een contragewichtbrugkelder onder een berijdbare aanbrug (watervleermuis (*Myotis daubentonii*)),

- een kolonieboom langs een drukke weg (rosse vleermuis (*Nyctalus noctula*)),
- een gemechaniseerde timmerwerkplaats (gewone grootoorvleermuis).

Vleermuisonderzoekers maken daarnaast geregeld melding van vleermuizen van verschillende soorten die foerageren of vliegen langs lawaaiige bedrijfsterreinen (rosse vleermuis, ruige dwergvleermuis (*Pipistrellus nathusii*)) of autosnelwegen (tweekleurige vleermuis (*Vespertilio murinus*), laatvlieger (*Eptesicus serotinus*)) of die bijvoorbeeld foerageren in het Noorderplantsoen in Groningen tijdens manifestaties als Noorderzon of het bevrijdingsfestival (rosse vleermuis, ruige dwergvleermuis, gewone dwergvleermuis en watervleermuis) (Koelman et al. 1997, Koelman & Modderman 1997). Blijkbaar zijn deze harde geluiden voor de vleermuizen niet of nauwelijks verstoring. De beperkte beschikbaarheid van verblijfplaatsen kan hierbij een rol spelen. Of wellicht treedt er gewenning op. Maar het is ook mogelijk dat vleermuizen de harde geluiden in die verblijfplaatsen niet of nauwelijks kunnen horen.

Ultrasoongeluid en verstoring

Behalve vleermuizen maken bijvoorbeeld ook sommige soorten krekels, sprinkhanen (Orthoptera) en nachtvlinders (Lepidoptera, Heterocera) ultrasoongeluid. Andere voorbeelden van natuurlijke bronnen van ultrasoongeluid, die door vleermuizen worden gemeden, zijn regen, snelstromend water en watervallen (Griffin 1971, Tuttle 2015). In onze gemechaniseerde en elektronisch uitgeruste maatschappij zijn verschillende bronnen van ultrasoongeluid te vinden, zoals dierenverschrikkers voor de tuin en in auto's, rioolwatermeetarmen, fietsderailleurs en slecht onderhouden auto's. Deze bronnen produceren geluiden tussen 20 en 45 kHz, frequenties die voor vleermuizen potentieel verstoring zijn omdat ze overeenkomen met door veel

soorten zelf gebruikte echolocatiegeluiden.

Verstoring door geluid kan betrekking hebben op winterslapende vleermuizen, op vleermuizen in dagrust in de zomerperiode (waarbij zij, tijdens koel weer, ook in een kortdurende lethargische toestand kunnen verkeren) en op vliegende vleermuizen buiten de verblijfplaats.

Speakman et al. (1991) gingen na of het Europese soorten vleermuizen in hun winterslaap stoort wanneer ze aan licht, geluid, verwarmen of aanraken worden blootgesteld. Voor franjestaart (*Myotis nattereri*), watervleermuis, rosse vleermuis, laatvlieger, gewone dwergvleermuis en gewone grootoorvleermuis was alleen aanraken een reden om uit de lethargische toestand (torpor of winterslaap) te komen. Harde geluiden van 90 dB tussen 91 en 30.000 Hz op een meter afstand, gedurende 5 seconden, of stemgeluid (ruwweg 50 tot 500 Hz met 30 tot 70 dB) bleken voor vleermuizen geen reden om uit hun lethargische toestand te ontwaken.

De auteurs geven echter ook aan dat de resultaten met enige voorzichtigheid moeten worden geïnterpreteerd. De experimenten werden namelijk uitgevoerd bij diep slapende vleermuizen, die na een wakkere periode steeds juist in lethargie waren gegaan en daardoor mogelijk relatief weinig verstoorbaar waren. Onder natuurlijke omstandigheden is er naar verwachting meer spreiding in de storingsgevoeligheid van winterslapende dieren (zie ook Thomas 1995). Winterslaap is echter nog wat anders dan dagrust of geluidtolerantie bij nachtelijke activiteiten als het gaat om verstoring door geluid.

Vleermuizen kunnen de frequenties, de duur en de sterkte van geluiden die ze maken aanpassen, onder meer om invloed van omgevingsgeluid te omzeilen (o.a. Miller & Degn 1981, Schmidt & Joermann 1986). Daarmee is het echolocatiesysteem van vleermuizen tot op zekere hoogte bestand tegen zowel natuurlijke als kunstmatige omgevingsgeluiden. Dat zou kunnen verklaren waarom vleermuizen actief kunnen zijn in een lawaaiige omgeving,

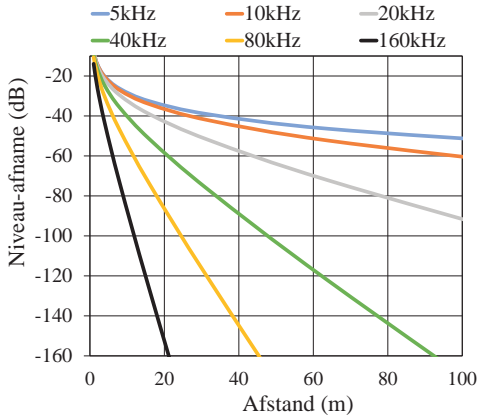
maar nog niet waarom ze in rust accepteren wat mensen ervaren als 'veel geluid'.

De sterkte van de eigen echolocatiegeluiden ligt bij de meeste soorten vleermuizen tussen 80 en 130 dB vlak voor hun snuit (Altringham 1996). Als een vleermuis naar zijn eigen roep zou luisteren zou hij door gewenning (fatigue) of slijtage (afgebroken trilhaartjes in het slakkenhuis) snel doof zijn (Burda & Ulehlova 1983). Het is immers een hoog geluidsniveau op korte afstand. Alle soorten met echolocatie schakelen hun gehoor kortstondig uit op het moment dat ze een puls uitstoten. Mogelijk kunnen vleermuizen dat mechanisme willekeurig inzetten (Suyeon 2010). Dat zou tolerantie voor lawaai in rust kunnen verklaren, maar lijkt door de tijdsfactor, heel kortstondig versus uren of dagen, toch minder waarschijnlijk. Bij mensen bestaat de zogenaamde stapediuserflex. Hierbij spant een spiertje aan de stijgbeugel in het middenoor zich aan bij een plotseling hard geluid, waardoor gehoorschade kan worden voorkomen. Er zijn ons geen onderzoekresultaten bekend, waarbij vleermuizen harde geluiden kunnen mitigeren door de stapediuserflex.

Een reden voor vleermuizen om zo veel decibels te produceren is het verschijnsel dat frequenties in het medium lucht sneller uitdoven naarmate ze hoger zijn. Afstand tot de geluidsbron, temperatuur en vochtigheid zijn hierbij belangrijke parameters (figuur 1). Als gevolg van deze atmosferische uitdoving komt er maar weinig geluid van een ultrasone oriëntatiepuls terug als echo. Dit verschijnsel verklaart ook waarom voor een deel van de sociale roepen voor lagere en vaak zelfs niet-ultrasone frequenties wordt gekozen: die zijn op grotere afstand te horen.

Geluiden van Nederlandse soorten

Vleermuizen gebruiken echolocatiepulsen waarvan de meeste ruim boven het menselijk gehoorbereik liggen. Van de Nederlandse vleermuizen komen alleen individuen van



Figuur 1. Uitdoving van geluid in lucht (niveau-afname bij half-bolvormige geluiduitstraling, $T = 15^{\circ}\text{C}$, $RV = 80\%$). Afhankelijk van afstand (geluid spreidt in alle richtingen en wordt daardoor bolvormig zwakker), luchttemperatuur (T) en relatieve luchtvochtigheid (RV), sterft geluid snel uit in lucht. Daardoor wordt de hoorbaarheid van ultrasoon geluid minder met de afstand.

franjestaart (15 kHz) soms en rosse vleermuis (17 kHz) meestal onder 20 kHz (figuur 2). Met de sociale of contactroepen zitten meer soorten op een ondergrens van 10 of 8 kHz: baardvleermuis (*Myotis mystacinus*), bosvleermuis (*Nyctalus leisleri*) en gewone grootoorvleermuis (figuur 3). Verder komen de sociale roepen van laatvlieger (Meijer & Venema 2013), franjestaart (10 kHz), noordse vleermuis (*Eptesicus nilssonii*) en tweekleurige vleermuis (12 kHz), rosse vleermuis en ruige dwergvleermuis (15 kHz) en watervleermuis (16 kHz) daar in de buurt.

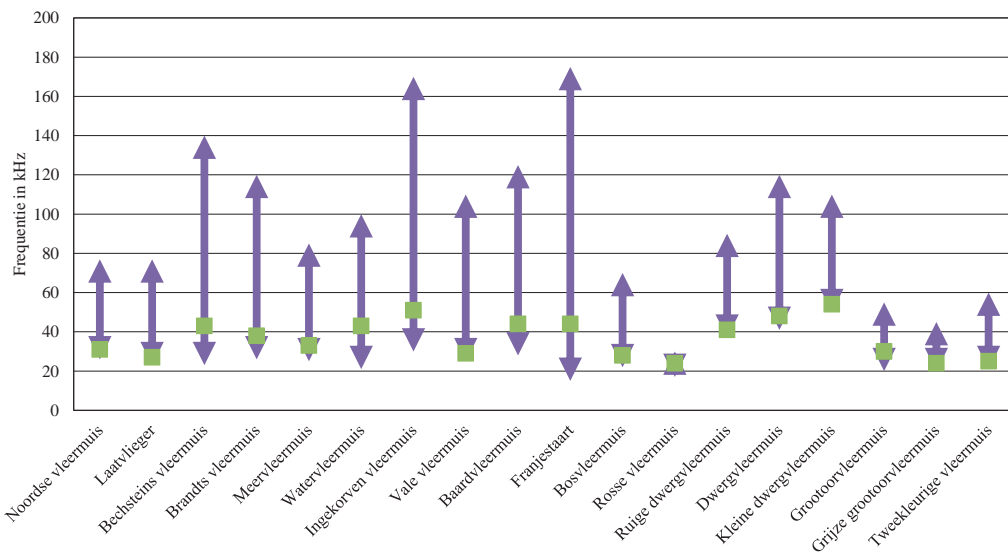
Voor zover bekend, roept geen enkele in Nederland voorkomende vleermuis onder 8 kHz. Dit suggereert dat ze daar ook weinig van zouden horen. Want waarom zou sociale geluiden maken zinvol zijn als het individu zelf of de soortgenoten het niet horen?

Maat geeft beperkingen

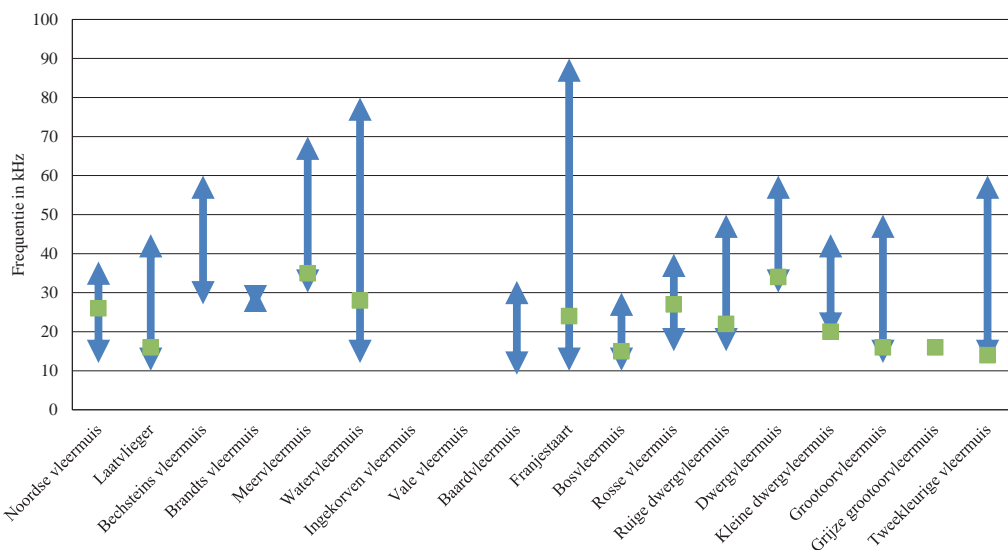
Uit experimentele studies (o.a. Bates et al. 2008) blijkt dat de frequenties van echolocatiesignalen van vleermuizen (17-140 (200

kHz) veel hoger zijn dan de frequenties binnen het bereik van het menselijk gehoor. Grotere soorten maken en horen vaak lagere geluiden dan kleinere, al is er daarbij heel veel variatie. Dat hangt samen met de “drie-eenheid” van de mechanica: massa, veerkracht en weerstand. Een kleine (smalle) basilaire membraan die relatief slap is (kleine massa maar lage stijfheid) kan best gevoelig zijn voor lage tonen, maar zal bij ultrasoon horende vleermuizen zelden voorkomen omdat juist ultrasonische geluiden moeten worden waargenomen. In het algemeen geldt dat kleine dieren met hogere tonen communiceren. Een anatomische verklaring daarvoor is dat voor lage tonen een langere gehoorgang in het binnenoor (slakkenhuis, Orgaan van Corti en de basilaire membraan) nodig is en deze past alleen in een grotere kop (Kooy et al. 1997, Heffner et al. 2013). Verder is ook de omvang van de onderdelen van het oor, zoals trommelvlies (membrana tympani) en slakkenhuis (cochlea), altijd beperkt waardoor geen enkele soort anatomisch een gehoor heeft om alle voorkomende frequenties te kunnen horen (Köppl 2001, Manley et al. 2004, Manley 2012, Tursic et al. 2013). Waar het menselijk gehoor van 20 Hz tot 20 kHz een bereik heeft van tien octaven, kan vergelijkenderwijs worden verondersteld dat ook het gehoor van vleermuizen maximaal een bereik in die orde van grootte kent. 200 Hz - 200 kHz is logaritmisch ook tien octaven en bij een lagere bovengrens is er dus ruimte voor het horen van relatief lagere tonen. Daarbij is het aantal frequenties van minder belang, want de sensorische schaal is door de eigenschappen van de basilaire membraan en de verdeling van binnenste haarcellen daarop ongeveer gelijk. De in Nederland voorkomende vleermuizen hebben echter genoeg aan 10 tot 140 kHz, waardoor er anatomisch wellicht ruimte is voor het per soort meest relevante deel van het spectrum.

Verder is de basilaire membraan van vleermuizen lang in verhouding tot het lichaamsgewicht, ten opzichte van die van de meeste andere zoogdieren. De cochlea van veel



Figuur 2. Frequentiebereik van de echolocatie roep van Nederlandse soorten vleermuizen. Voor elke soort wordt de laagste frequentie van de echolocatiepuls weergegeven (groene vierkanten) (gewijzigd naar: Zoogdiervereniging VZZ 2008, Skiba 2009).



Figuur 3. Frequentiebereik van de sociale roep van Nederlandse soorten vleermuizen. Voor elke soort wordt de laagste frequentie van de sociale roep of contactroep weergegeven (groene vierkanten). Van enkele soorten is de sociale roep niet of onvoldoende bekend (gewijzigd naar: Zoogdiervereniging VZZ 2008, Skiba 2009).

vleermuizen heeft ruim drie windingen. Dat is meer dan de twee-en-een-halve windingen van de mens. Er zou daarom extra zintuigruimte kunnen zijn voor hoog- en laagfrequente geluiden (Kössl & Vater 1995,

Neuweiler 2000, Solntseva 2007).

Het moet echter een voordeel opleveren om in een ander frequentiebereik te kunnen horen (Heffner et al. 2003, Davies et al. 2013). Elke soort gebruikt een niche waarin

zijn eigenschappen het mogelijk maken om te overleven. Zo zijn het aantal en de dichtheid van haarcellen in het slakkenhuis van in lichaamsgrootte vergelijkbare soorten als rosse vleermuis en laatvlieger verschillend, met directe gevolgen voor de capaciteiten en ecologie van de soorten (Burda & Ulehlova 1983) zoals vlieghoogte en oriëntatie.

Het is niet verrassend dat soorten vleermuizen met echolocatie, zoals alle Nederlandse soorten, het beste de frequenties horen die ze zelf het luidst roepen (Neuweiler et al. 1984). Daarin verschillen soorten, bijvoorbeeld laatvlieger (27 kHz) en kleine hoefijzerneus (110 kHz), echter sterk.

Gezien het feit dat, op een enkele uitzondering na, geen enkel echolocatie- of sociaal geluid geproduceerd door Nederlandse vleermuizen onder de 10 kHz komt, lijkt het redelijk te veronderstellen dat frequenties beneden 10 kHz 'slecht passen' bij het de anatomie van het oor van Nederlandse vleermuizen. Met vergelijkend anatomisch onderzoek tussen heel verschillende vleermuissoorten is onder meer aangetoond dat het trommelvlies bij laatvlieger en de in Azië voorkomende hoefijzerneus *Rhinolophus rouxii* effectiever trilt boven 10 kHz (Vater 1988).

Er heerst onder onderzoekers van het gehoor van vleermuizen overeenstemming dat vleermuizen onder 1 kHz waarschijnlijk weinig of niets horen (Esser & Daucher 1996, Fay 1998, Koay et al. 1998, Obrist & Wenstrup 1998, Macías et al. 2009). Alleen Poussin & Simmons (1982) melden dat *Eptesicus fuscus* frequenties vanaf 200 Hz kan horen, zij het vanaf een minimale geluidssterkte van ruim 80 dB. Willen geluiden hoorbaar zijn voor Nederlandse vleermuissoorten of verstorend zijn, dan moet de frequentie dus naar verwachting boven 1 kHz liggen. Uit alle anatomische aspecten samen is het aannemelijk dat de meeste kleine dieren, waaronder vleermuizen, lage tonen in de orde van 1 tot 10 kHz slecht kunnen horen.

Herkenning van geluiden bij omgevingsgeluid

Van veel gewervelden is bekend dat een toon met een bepaalde frequentie slechts wordt herkend wanneer deze een aantal dB's (de kritische ratio) sterker is dan het omgevingsgeluid in een frequentiegebied dat deze toon bevat (de kritieke band) (Manley et al. 2004, Tursic et al. 2013). De kritieke band (aangeduid als Q10dB), het gebied waarin tonen elkaars waarneembaarheid beïnvloeden, bedraagt voor frequenties boven 650 Hz ongeveer 15% rond de frequentie van de toon. Als de inlandse soorten pas geluiden boven 8, 12 of 16 kHz gebruiken, zal geluid met een frequentie van meer dan 15% daaronder dus niet interfereren met, en wellicht dus ook niet verstorend werken op, bijvoorbeeld de oriëntatie, jacht of de onderlinge communicatie.

Er is, voor zover bekend, geen onderzoek gedaan naar de kwantificering van de kritieke band en de kritische ratio bij in Nederland voorkomende soorten vleermuizen. Bij de op het Amerikaanse continent voorkomende *big brown bat* (*Eptesicus fuscus*) zijn neuronen vastgesteld die rond de eigen piekfrequentie (QCF) van 28 kHz een Q10dB van 30 tot 40 hebben maar daaronder of daarboven maar 5 tot 10 (Simmons et al. 2007). Daarmee kunnen deze vleermuizen kleine afwijkingen in de reflectie van hun eigen pulsen goed onderscheiden. Voor vogels is bekend dat de kritische ratio sterk verschilt per frequentiegebied. Voor veel vogels moet een toon van 1 kHz circa 25 dB luider zijn dan de omgevingsruis om te kunnen worden waargenomen (Köppl 2001). Voor elke hogere octaaf wordt de kritische ratio 3 dB hoger, zodat deze voor een frequentie in het ultrasoonegebied van 32 kHz, ongeveer 40 dB zou bedragen. Veel vogelsoorten roepen tussen 5 en 30 kHz, het spectrum waarin ze elkaar daarmee intraspecifiek goed kunnen horen.

Dit sluit aan bij de hypothese dat het gehoor van vleermuizen op overeenkomstige wijze als dat van andere gewervelden zoals vogels

functioneert en dat vleermuizen in elk geval hun eigen geluid goed kunnen horen. Geluiden die verstoring zijn moeten in het gebied van 1 kHz tot de bovengrens van het menselijk gehoor (20 kHz) minder dan 25 tot 38 dB onder het niveau liggen dat een vleermuis bij zijn jacht, oriëntatie of sociale roep wil waarnemen. Daarboven, in het ultrasoon gebied, moeten geluiden nog luider zijn om verstorend te zijn.

Gascompressoren in Noord-Amerika produceren permanent geluid van 65 tot 80 dB(A) tot 24 kHz. In die gaswinningsgebieden bleken vleermuissoorten die zelf pulsen maken tot 35 kHz, zoals de eerder genoemde *E. fuscus*, minder actief. Een groep vleermuizen, waaronder verschillende *Myotis*-soorten, die hogere frequenties gebruiken, werd echter niet significant beïnvloed (Bunkley et al. 2015).

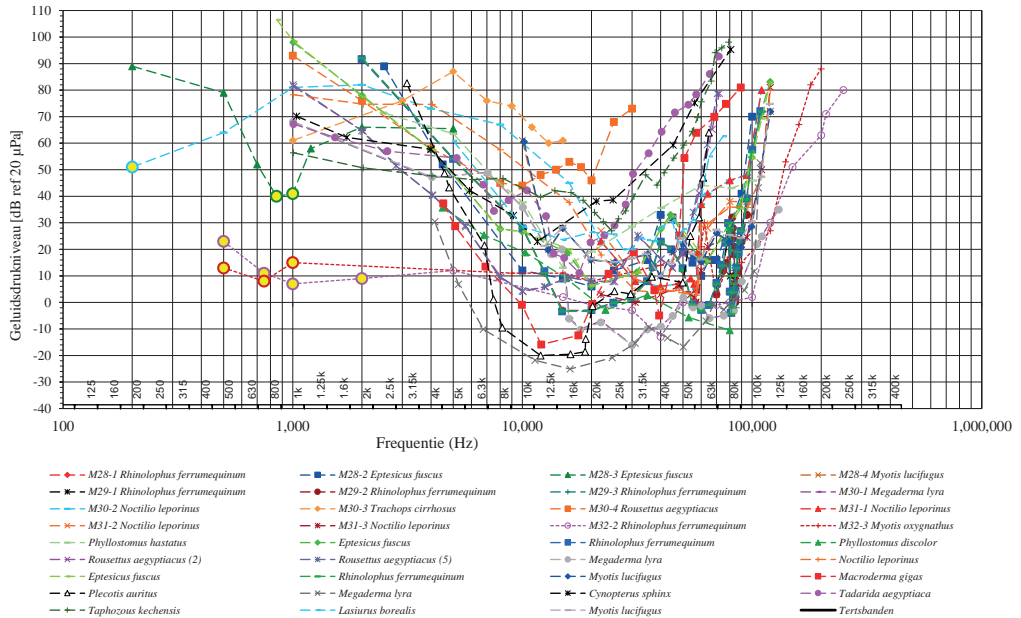
Sterke ultrasone omgevingsgeluiden kunnen het passief luisteren naar prooien en het echolocatiesysteem verstoren (Fullard et al. 1979, 1983), maar actief worden gemeden. Het ritselen van de vegetatie is in het ultrasoon-spectrum maar 12 dB minder luid dan het geluid van verkeer zoals waargenomen naast de weg en doordat zulke natuurlijke geluiden meer lijken op die van prooiinsecten dan verkeerslawaaï, mogelijk ook meer verstorend bij het passief luisteren naar prooien. In de buurt van een drukke weg is vogelzang vaak goed te horen ondanks het hoge geluidniveau van het wegverkeer. Beide soorten geluid hebben een verschillende frequentiekenarakteristiek. Het verhoudingsgewijs laagfrequente verkeersgeluid overstemt het geluid met hogere frequenties van de zangvogels maar ten dele. Insecten maken afhankelijk van de soort of het levensstadium, naast hoorbare ritselgeluiden tussen 3 en 20 kHz, vooral geluiden tussen 30 en 50 kHz met 45 tot 62 dB en uitschieters tot boven 100 kHz (Schaub et al. 2008). Waarbij de meeste energie is geconcentreerd tussen 3 en 30 of 40 kHz (Goerlitz et al. 2008). Zo ritselen meelwormen (de larven van de kever *Tenebrio molitor*) tussen 10 en 30 kHz (Neuweiler

et al. 1984, Neuweiler 1989) en rupsen, nachtvlinders (Lepidoptera), en mei-, juni- en mestkevers (Scarabaeidae) tot 50 kHz (Bohn et al. 2004, 2006, Bohn 2005.). Wanneer valse vleermuizen passief naar kevers op de grond jagen, ligt het dominante geritsel van 12 kHz in hetzelfde geluidsspectrum als naburig verkeer, dat daarmee het vangstsucces met 10% doet afnemen. Die vleermuizen besteden ook een tiende minder tijd nabij wegen (Jones 2008). Nadere metingen aan deze predator-prooi-relatie (Siemers & Schaub 2011) komen uit op ritselgeluiden tussen 3 en 30 kHz voor de grondinsecten en een verviervoudiging van de jaagtijd met halvering van het vangstsucces op 7,5 m van autoweggeluid. Op 50 m van de weg was de benodigde zoektijd nog altijd 1,5 keer die van een controle-experiment. Voor die relatie tussen *passive listener* en prooi is hoorbaar verkeersgeluid dus in bepaalde situaties een wezenlijke factor, maar vormt het ultrasoongeluid van de prooidieren voor valse vleermuis waarschijnlijk (deels) de redding.

In het ultrasoon-spectrum is 30 tot 62 dB een hoog geluidsniveau om te overstemmen met een andere geluidsbron op enige afstand gezien de demping van die bron in lucht en de kritische ratio, zoals hiervoor besproken. Daarom zal natuurlijk of kunstmatig ultrasoongeluid zelden het actieve gedrag van vleermuizen verstoren en naar verwachting ook hun slaappleaats niet bereiken.

Daarom is de kans klein dat natuurlijk of kunstmatig ultrasoongeluid door insecten geproduceerde geluiden zal overstemmen en daarmee de *passive listeners* onder de vleermuizen zal verstoren of hun dagverblijfplaats zal bereiken.

Vleermuizen die op vliegende prooien jagen gebruiken op grotere afstand van vegetatie, relatief lagere tonen dan dichtbij of in de begroeiing (Neuweiler 1984). Van de *Myotis*-soorten hebben franjestaart, ingekorven vleermuis, baardvleermuis, watervleermuis en meervleermuis afnemend succes met het vangen van een prooi op korte afstand (0 tot 30 cm) van de begroeiing (Siemers & Schnit-



Figuur 4. Audiogrammen van op gehoor onderzochte soorten vleermuizen uit de beschikbare literatuur. Tien meetpunten (gemarkeerd 'o') zijn niet relevant (zie toelichting in de tekst). (Bronnen: M-gemarkeerde soorten uit Fay 1988; andere soorten: Ayrapet'yants & Konstantinov 1974, Poussin & Simmons 1982, Wenstrup 1984, Obrist & Wenstrup 1998, Koay et al. 1998, 2002, Esser & Daucher 1996, Borina 2008, Macías et al. 2009).

zler 2004). Deze verwante soorten gebruiken, respectievelijk, dan ook steeds lagere piekfrequenties (quasi constante frequentie of QCF) in de pulsen. Daarmee is hun roep afgestemd op of bepalend voor hun jachtbiotoop.

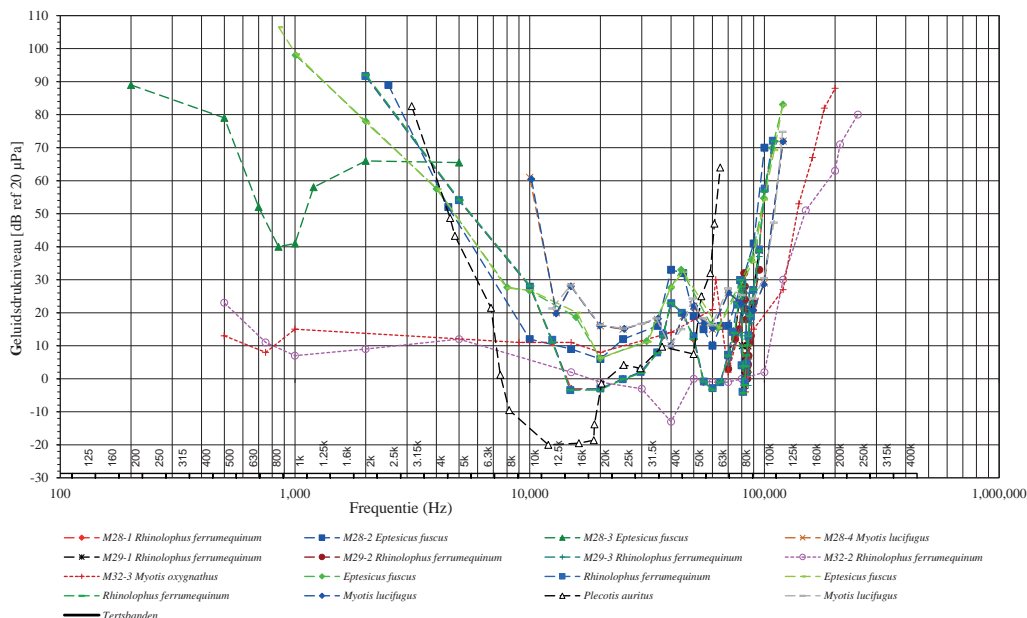
Sommige soorten blijken in staat te zijn ultrasoon geluid, zoals geruis van bladeren, te filteren, waardoor ze hun echolocatie kunnen blijven gebruiken bij het jagen in een lawaaige omgeving, of wanneer ze passief luisteren naar geluiden van de prooien zelf (Neuweiler 1990). Individuen van laatvlieger hebben een signaalruisverhouding van 36 tot 49 dB nodig om met ten minste 5% succes prooien te vangen bij achtergrondgeluid (Troest & Møhl 1986). Doordat die vleermuizen relatief hard roepen, slagen ze daarin. Voor andere soorten is echolocatie nog bruikbaar indien de echo 10% is van het totale geluid van de verstoring. Dat is een signaalruisverhouding van 20 dB.

Het beeld over alle Nederlandse soorten vleermuizen is daarom dat ze door het soort-

eigen geluidsvolume en de specifieke sterkste frequenties van hun roep succesvol zijn in de jachtbiotoop die we van ze kennen. In dat gebied zijn ze nauwelijks door ultrasoongeluid te storen. Aangezien het voor ons hoorbare geluidsspectrum met de laagfrequente, menselijke geluiden ver beneden het voor echolocatie relevante frequentiegebied ligt, zal het voor de in Nederland voorkomende soorten naar verwachting niet verstorend zijn bij het foerageren.

Gehoorstudies

Of een geluidsfrequentie gehoord wordt hangt af van of het onderzochte gehoor gevoelig is voor die frequentie en of de gevoeligheidsdrempel voor die frequentie wordt overschreden, dat wil zeggen of het geluid luid genoeg is. Een audiogram is een grafische weergave van het gehoorbereik, waarbij de minimale



Figuur 5. Audiogrammen van voor dit artikel relevante soorten vleermuizen uit de beschikbare literatuur (X-as gewijzigd t.o.v. figuur 4; bronnen: M-gemarkeerde soorten uit Fay 1988, andere soorten: Ayrapet'yants & Konstantinov 1974, Poussin & Simmons 1982, Wenstrup 1984, Obrist & Wenstrup 1998, Koay et al. 1998, 2002, Esser & Daucher 1996, Borina 2008, Maciasa et al. 2009).

waarneembare geluidsterkte in dB is uitgezet ten opzichte van de frequentie in Hertz (Hz). Audiogrammen zijn over het algemeen uitgerekt U- of V-vormig, maar soms ongelijk W-vormig (Richardson et al. 1995). Daarbij vertegenwoordigen de lage punten in deze grafische weergave de frequenties die gehoord worden als ze zacht klinken.

Voor dit onderzoek zijn vrij beschikbare publicaties met een audiogram van een vleermuissoort verzameld. Er zijn, voor zover ons bekend, de laatste halve eeuw ongeveer 20 soorten vleermuizen onderzocht op hun gehoor (figuur 4). Audiogrammen van in Nederland voorkomende soorten zijn maar zeer beperkt bepaald. Alleen gewone grootvleermuis en grote hoefijzerneus (*Rhinolophus ferrumequinum*) zijn vertegenwoordigd. Daarbij gelden hoefijzerneuzen sinds de jaren 1970 in Nederland als uitgestorven (Limpens et al. 1997). Wel zijn een paar nauwe verwanten van onze Nederlandse soorten aan gehoortesten onder-

worpen. Het meeste onderzoek is gedaan aan de *little brown bat* (*Myotis lucifugus*) en de *big brown bat* (*Eptesicus fuscus*), Amerikaanse soorten die met een QCF van respectievelijk 45 en 28 kHz erg veel lijken op hun Nederlandse verwanten als watervleermuis (en andere *Myotis*-soorten) en laatvlieger. Er is daarnaast recentelijk ook veel onderzoek gedaan aan de Japanse huisvleermuis (*Pipistrellus abramus*), die met een QCF van 40 kHz sterk lijkt op West-Europese dwergvleermuizen (Kondo & Riquimaroux 2011, Boku et al. 2015) (ontbreekt in de figuren 4 en 5).

Er zijn verschillende methoden gebruikt om audiogrammen op te stellen: met behulp van gedragsexperimenten, geïmplanteerde elektrodes (Auditory Brainstem Response) in het binnenoor, metingen aan de ideale trilling van het trommelvlies of door elektrofyysiologisch onderzoek aan zenuwen en hersenscans (Esser & Daucher 1996, Koay et al. 1998, Obrist & Wenstrup 1998, Maciasa et al. 2009).

In deze studies blijken grote verschillen tussen individuen van een soort te worden gemeten. De methode is daarbij echter niet bepalend (Koay et al. 2002, Borina 2008, Macías et al. 2009). Gehoorverschillen tussen individuen, die in een studie uiteenliepen van 3 tot 29 dB, waren het hoogst bij de frequentie van de eigen roep. Tussen 5 en 20 kHz zijn de individuele verschillen hooguit 8 dB (Borina 2008). Ook opvallend is dat individuele vleermuizen bij de gedragsexperimenten volgens de onderzoekers beter worden in het herkennen van voor hen slecht hoorbare geluiden door te oefenen. Bij de *greater spear-nosed bat* (*Phyllostomus hastatus*) uit Midden-Amerika bleek door oefenen zelfs een verbetering van 40 dB haalbaar (Koay et al. 2002); de mate waarin die soort door herhaling beter scoort vormt echter een uitzondering, blijkt uit alle proeven samen. Zoals uit het overzicht van de audiogrammen (figuren 4 en 5) blijkt is dit leereffect niet van belang voor het overkoepelende beeld.

In verschillende experimenten gaan de uitvoerende onderzoekers er van uit dat de vleermuis die meer dan 60 dB van een bepaalde frequentie nodig heeft, deze frequentie niet hoort en dat het daarom niet zinvol is om onder 10 kHz, maar zeker onder 5 kHz, te meten. Daarop zijn twee groepen van uitzonderingen:

1. gewone vampiervleermuizen (*Desmodus rotundus*) uit Zuid-Amerika die er baat bij hebben om prooien zoals vogels en zoogdieren te kunnen horen ademen en roepen (*D. rotundus* komt niet voor in de figuren 4 en 5) en andere soorten die zich oriënteren op de geluiden van hun gewervelde prooien, zoals de in Azië voorkomende lierneusvleermuis (*Megaderma lyra*), die onder meer jaagt op kleine zoogdieren;
2. fruitetende vleermuizen, zoals de Jamaica-vruchtenvampier (*Artibeus jamaicensis*) uit Midden- en Zuid-Amerika en de Nijlrousette (*Rousettus aegyptiacus*) met een eigen roep van 21 kHz, die wellicht lage frequenties gebruiken vanwege de grote

vruchten die ze zoeken (*A. jamaicensis* niet in figuur 4 of 5). Hoge frequenties zijn immers alleen van belang als een korte golf-lengte nodig is voor het onderscheiden van kleine prooien.

Geen van deze soorten of geslachten komt echter op het Europese vasteland voor. Het lijkt daarom voor de Nederlandse situatie niet nodig om met deze soorten rekening te houden.

Verder laat een aantal audiogrammen afwijkingen zien die niet op grond van soortspecifieke eigenschappen zijn te verklaren (figuur 4). Mogelijk als gevolg van de verschillende meettechnieken die zijn gebruikt in de loop van een halve eeuw zijn er tien meetpunten (gemarkeerd als gele cirkels) die de gedachte 'geen gehoor onder 5 kHz' niet direct bevestigen. Deze punten liggen op de audiogrammen van: *Noctilio leporinus* (Wenstrup 1984), *Eptesicus fuscus* (Poussin & Simmons 1982), *Myotis oxygnathus* en *Rhinolophus ferrumequinum* (Ayrapet'yants & Konstantinov 1974) (alle uit Fay 1988). Bij *E. fuscus* lijkt het om een frequentiebepalingsfout te gaan aangezien de andere audiogrammen van deze soort een heel ander bereik hebben, al claimen de betreffende auteurs dat het gaat om het vermogen om passief te luisteren naar insecten. De geteste soorten insecten veroorzaken echter ook hogere frequenties (Bogdanowicz et al. 1999). Van beide soorten uit het Russische onderzoek valt de herkomst van de afwijking niet na te gaan. Van *Noctilio leporinus*, een soort die vissen vangt, zegt de auteur zelf in het oorspronkelijk artikel (Wenstrup 1984): 'No response was obtained below 1 kHz', zodat de eerste twee meetpunten wellicht aan een overschrijffout zijn te wijten.

Bij geluidsfrequenties onder 4 kHz hebben alle soorten vleermuizen waarvan audiogrammen beschikbaar zijn een gehoordrempel van 60 dB of meer. Van de voor de Nederlandse situatie relevante vleermuissoorten kan worden gesteld dat ze boven 8 tot 10 kHz nog altijd een gehoordrempel hebben

die afloopt van soms 70 naar 30 dB (figuur 5). Uitzondering is de ook in Nederland voorkomende gewone grootoorvleermuis, die met zijn eigen echolocatiegeluid en zijn sociale roep laag komt, maar ook als passieve luisteraar mogelijk deze frequenties nodig heeft. En ook de in Midden- en Zuid-Amerika voorkomende *lesser spear-nosed bat* (*Phyllostomus discolor*), die sociale geluiden maakt met als ondergrens 12 kHz en die bij 10 kHz maar 20 dB nodig heeft om die frequentie te horen.

Toch zijn ons inziens uit de beschikbare audiogrammen wel conclusies te verbinden over de gevoeligheid van geluiden bij de Nederlandse soorten. Voorzichtigheidshalve wijzen wij er op dat het niet te verwachten is dat alle in Nederland voorkomende soorten in voldoende aantallen betrouwbaar worden onderzocht met zowel gedrags-, als inwendig en elektrofysiologisch onderzoek. Daar is het Nederlandse onderzoek niet op gericht, en ook vanuit ethische - en beschermingsmotieven lijkt het niet wenselijk dat daarvoor individuen van streng beschermde soorten worden opgeofferd. Daarom volstaan we voor dit artikel met de voor de Nederlandse situatie gemotiveerde selectie van vier soorten (figuur 5).

Geluidsbronnen

Er zijn uit de wetenschappelijke literatuur nauwelijks studies bekend waarin de effecten van verschillende geluidsbronnen op vleermuizen zijn onderzocht. Schaub et al. (2008) bestudeerden in een laboratoriumopstelling de invloed van onder meer verkeerslawaai op valse vleermuizen. Gemeten werden de geluidspieken van een aantal voertuigen op drie afstanden (7,5, 15 en 25 m) vanaf de weg. De resulterende geluidsniveaus zijn door ons omgezet naar tertsbandwaarden om ze met de gevoeligheid van het oor van vleermuizen te kunnen vergelijken (figuur 6). Uit de vergelijking van deze figuur met de gegeven audiogrammen zou in eerste opzicht kunnen worden afgeleid dat de niveaus van de weg hoger zijn dan de gehoor-

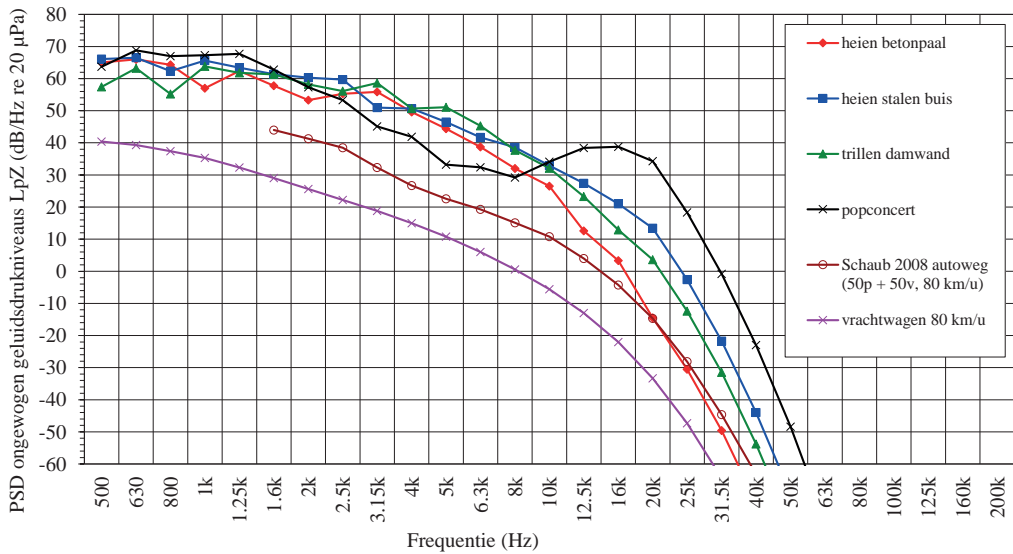
drempel van vleermuizen. Voor een goede vergelijkbaarheid van verschillende metingen is echter een bewerking nodig. Daarbij merken wij op dat de door Schaub et al. (2008) vastgestelde niveaus voor alle frequenties zeer hoog zijn in vergelijking met de in Nederland gebruikelijke metingen aan verkeerslawaai. Verder is de ervaring van geluidstechnici (en ook van ons) dat bij de grootste afstanden (15 en 25 m) de niveaus boven 20 kHz niet meer afnemen met het toenemen van de afstand. Dat kan het gevolg zijn van het wegzinken van het signaal in het ruisniveau van de meetapparatuur of van stoorgeluid zoals bijvoorbeeld het ritselen van naburige vegetatie.

Omdat ons van verschillende geluidsbronnen geen uitgebreide hoogfrequente meetgegevens bekend zijn, is voor het completeren van de metingen voor dit artikel een aanname gedaan voor het bronniveau in de hoge frequenties. Daarvoor is het bekende niveaupercentage van de hoogste beschikbare frequentiebanden geëxtrapoleerd, waarbij een afname van het niveau met 15 dB per verdubbeling van de frequentie is gehanteerd.

Op basis van enkele geluidsemmissiemetingen en bovenbedoelde schatting van het ultrasone bronniveau zijn in figuur 6 de maximale ongewogen geluidsdrukniveaus weergegeven van heien van stalen pijpen, van betonnen palen, van het trillen van een damwand, een popconcert (bij dit popconcert zijn overigens opvallend hoge niveaus in de hoge frequenties vastgesteld), een autoweg en een individuele vrachtwagen.

Aanvullend op de gemeten waarden valt iets te zeggen over luiklokken. Die geluidsbron valt voornamelijk buiten het leesbare bereik van de grafiek (figuren 4, 5, 6 en 7), maar van luiklokken waren ook geen systematische metingen beschikbaar.

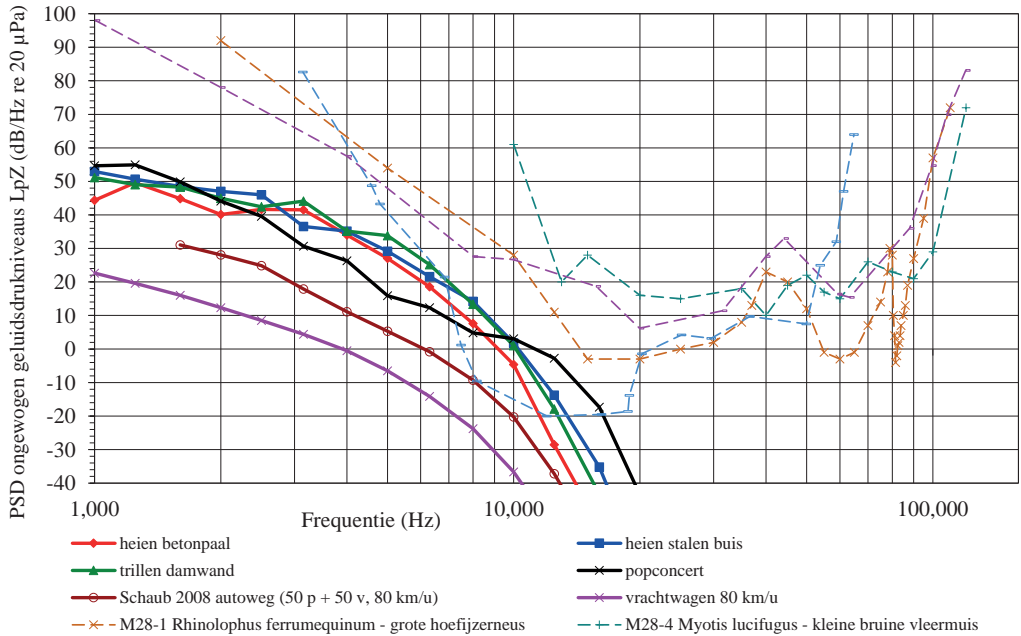
In de figuren 4, 5, 6 en 7 met de audiogrammen en de geluidsbronnen, deze laatste al dan niet gecombineerd met enkele geselecteerde audiogrammen, zijn de niveaus als Power Spectral Density "PSD ongewogen geluidsdrukniveau L_{pZ} " in dB/Hz re 20 μ Pa weergegeven.



Figuur 6. Maximale ongewogen geluidsdruk-niveaus ($R=50$ m, $T=15^{\circ}\text{C}$, $RV=80\%$) van heien van stalen pijpen, heien van betonnen palen, het trillen van een damwand en een popconcert (NAA, niet gepubliceerde gegevens uit 2013) alsmede van een individuele vrachtwagen (op een afstand van 50 m) en een autoweg (op 7,5 m afstand, p =personenwagens, v =vrachtwagens; Schaub et al. 2008).

Bij een PSD worden alle niveaus genormeerd naar een bandbreedte van 1 Hz, waardoor het mogelijk wordt een vergelijking te maken tussen meetresultaten die op verschillende wijzen zijn verkregen. De gehoordrempel wordt gewoonlijk vastgesteld op basis van een enkele toon met een minimale bandbreedte. De metingen aan verkeerslawaaï en popconcerten worden gepresenteerd in octaaf- of tertsbanden die ieder hun eigen bandbreedte hebben. Bij meetwaarden in frequentiebanden is daardoor sprake van de energie-inhoud in een gedefinieerde band. Bij smalbandanalyse (zoals bijvoorbeeld bij het voor sonogram-analyse gebruikelijke FFT) zijn de resulterende niveaus van de grafiek afhankelijk van de analyseparameters zoals frequentiebereik en het aantal spectraallijnen. Hierbij is sprake van de energie-inhoud van een spectraallijn. Het gevolg is dat verdubbelen van het aantal spectraallijnen resulteert in een halvering van de hoeveelheid energie waarop die lijn betrekking heeft. Een betere detaillering of een groter oplossend vermogen in een grafiek

resulteert daardoor tevens in lagere niveaus. Om toch een directe vergelijking tussen verschillende bandbreedtes mogelijk te maken, zijn de verschillende meetresultaten daarom genormeerd naar een bandbreedte van 1 Hz. De grafische weergave is slechts gebaseerd op telkens maar een enkele situatie per geluidsbron en is vanwege twee omrekeningsfactoren experimenteel. Voor zowel het aantal gebruikte intensiteiten per 100-waarden als voor de luidheidssommatie van vleermuisen is een aanname gedaan. Omdat audiogrammen van het gehoor, van in dit geval vleermuissoorten, en geluidsmetingen in verschillende eenheden worden uitgedrukt, worden ze normaalgesproken niet met elkaar vergeleken, waarbij de ene reeks als hoger dan de andere wordt beschouwd. In het gehoororgaan leiden geluiden van meerdere frequenties tot één luidheidssensatie. Zo'n frequentiegebied, overeenkomend met een segment van de basilaire membraan, wordt een kritieke band genoemd. Bij lage tonen zijn de humane kritieke banden ongeveer 100 Hz breed, bij



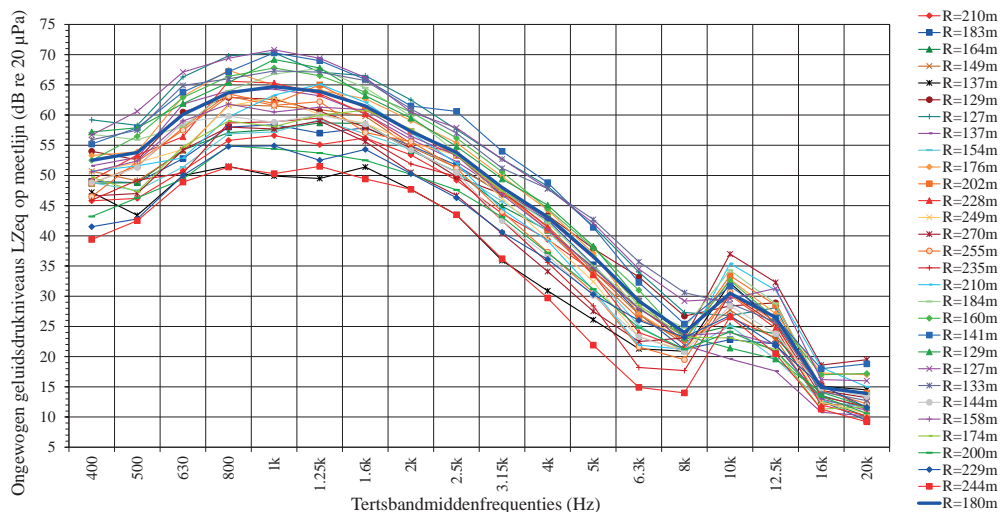
Figuur 7. Audiogrammen van drie voor de Nederlandse situatie best vergelijkbare soorten vleermuizen en de maximale ongewogen geluiddrukniveaus ($R=200$ m, $T=15^{\circ}\text{C}$, $RV=80\%$) van heien van stalen pijpen, heien van betonnen palen, van het trillen van een damwand, een popconcert, een autoweg (op 7,5 m afstand, p =personenwagens, v =vrachtwagens; Schaub et al. 2008) en een individuele vrachtwagen (op 50 m afstand). De verticale ligging van de lawaaispectra ten opzichte van de audiogrammen is indicatief (toelichting in de tekst).

hogere tonen worden ze breder, ongeveer 15% rond de middenfrequenties (bijvoorbeeld 300 Hz rond 2 kHz). De kritieke band speelt ook een rol bij de onderscheiding van toonhoogtes (frequenties). Daartoe zijn 100-waarden opgeteld in de onderliggende intensiteiten “per Hz”-waarden. Daarbij konden echter de in figuur 7 bijeengebrachte spectra van mechanische en andere geluiden uit de menselijke samenleving en audiogrammen van vleermuizen niet worden gecorrigeerd voor de onbekende luidheidssommatiebandbreedte van vleermuizen. Daarom is de verticale ligging van de lawaaispectra ten opzichte van de audiogrammen in figuur 7 slechts indicatief. Voor zover dit tot een onderschatting van de mechanische geluiden leidt, zou in elk geval voor het verkeer de geconstateerde overschatting ten opzichte van metingen aan Nederlands verkeer daarmee ongeveer als gecorrigeerd kunnen worden beschouwd.

Eigen geluidsmetingen

De metingen aan het heien zijn uitgevoerd aan een hydraulisch heiblok voor de heipalen en een hydraulisch trilblok voor het damwandprofiel. De waarden zijn gehaald uit het archief van het adviesbureau waar de tweede en derde auteur werkzaam zijn (niet gepubliceerde gegevens, NAA 1983-2017). Het meetresultaat wordt bepaald door de middelings-tijd. Een meting in de gedefinieerde en in gevolgde milieuvoorschriften voorgeschreven meterstand ‘Fast’ heeft een tijdconstante van $1/8$ s (125 ms). Meetapparatuur kan daarbij zeer grote dynamische amplitudes verwerken. Daarbij past de kanttekening dat de integratietijd van de dB-meter waarschijnlijk langer is dan de heislagen duren, zodat de amplitude daarvan mogelijk wat wordt onderschat.

De metingen aan het popconcert betreffen geluidsmetingen bij het evenement ‘Sweelpop



Figuur 8. Maximale ongewogen geluidsdruk niveaus van tertsbandsmidfrequenties op verschillende afstanden (R) van het podium (NAA, niet gepubliceerde gegevens uit 2013). R=180 m (de blauwe lijn) is gebruikt voor de analyse van effecten op vleermuizen.

2013' (Zweeloo, 23 augustus 2013) tijdens het ten gehore brengen van meerdere nummers door een rockgroep (figuur 5) (NAA, niet gepubliceerde gegevens). Het grote aandeel hoge tonen was waarschijnlijk het gevolg van het extra versterken van de tonen in de 10 kHz en 12.5 kHz tertsbanden (mogelijk vanwege het verminderde gehoor van zowel de uitvoerende artiesten als de technicus). De opname-microfoon is langzaam bewogen langs een traject aan de buitenzijde van het festivalterrein (zie figuur 8 en 9).

Tijdens het optreden is aan de noordzijde buiten het festivalterrein met een continu registrerende geluidmeter langzaam een keer van de noordoosthoek naar de noordwesthoek gelopen en vervolgens weer terug (figuur 9). De geregistreeerde niveaus hebben betrekking op wat op dat moment ten gehore werd gebracht. Het grootste aandeel hoogfrequent geluid is ongeveer recht voor het podium waargenomen.

De temperatuur was tijdens deze manifestatie 22 °C aflopend tot 16 °C. De luchtvochtigheid varieerde tussen 57% en 83%. De oostenwind nam tijdens de meting af van 23 tot 7 km/u.

Omdat de hoogste niveaus in de 10 kHz en

12.5 kHz tertsbandsmidfrequenties op deze positie (afstand 180 m tot het podium) gebruikt voor de verdere analyse van effecten op vleermuizen.

Verkeer

Uit de zo onder eerder omschreven voorbehoud verkregen vergelijking van de geluidsdruk niveaus van verkeer van een 80 km/u-weg in het buitengebied (metingen op 7,5, 15, 25 en 50 m vanaf de weg; Schaub et al. 2008, NAA 2013) en de audiogrammen van een aantal representatieve vleermuissoorten blijkt de weg na tientallen meters voor vleermuizen onhoorbaar (figuur 7). Immers, alle waarden op de kromme die respectievelijk een autoweg en een vrachtwagen op de weg weergeven, liggen onder de audiogrammen van de representatieve vleermuizen.

Heien

Voor frequenties tussen 7 en 12 kHz worden de gehoordrempels door heien en tril-



Figuur 9. Luchtfoto van het voor het festival Sweelpop 2013 gebruikte sportterrein in Zweeloo met de lijn waarlangs de geluidmeter is bewogen en de positie van het podium (rode rechthoek). Kaartgegevens: Google, Aerodata International Surveys / GeoBasis.DE/BKG.

len van fundering of damwandplaten voor gewone grootoortvleermuis met 10 tot 25 dB overschreden onder het zo eerder omschreven voorbehoud. Dat is veelal een geluidsniveau dat binnen de kritische ratio ten opzichte van de achtergrondruis niet waarneembaar is. Voor andere soorten is het heien van funderingen of damwandplaten (binnen de onzekerheid van het voorbehoud) waarschijnlijk onhoorbaar, en naar verwachting niet verstorend (figuur 7). Hierbij is van belang dat heiwerkzaamheden nagenoeg altijd in de dagperiode worden uitgevoerd. Op tijden dat vleermuizen foerageren liggen deze werkzaamheden stil. Daarmee is alleen het slapen overdag hierbij in het geding.

Popconcert

Voor de vergelijking van een popconcert met de audiogrammen zijn de geluidsdruk niveaus op een afstand van 180 m recht voor

het podium gebruikt. Op deze positie was het aandeel in de hoogste frequentiebanden het grootst. Onder het eerder omschreven voorbehoud worden voor frequenties tussen 7 en 16 kHz worden de gehoordrempels door een popconcert voor gewone grootoortvleermuis met 10 tot 25 dB overschreden. Dat is veelal een geluidsniveau dat binnen de kritische ratio ten opzichte van de achtergrondruis niet waarneembaar is. Daarmee zijn manifestaties met geluid in of nabij natuurterreinen of andere gebieden met vleermuizen (wederom onder het eerdergenoemde voorbehoud) niet verstorend. Voor andere soorten vleermuizen is het waarschijnlijk dat wat mensen als muziek beschouwen, niet eens wordt gehoord (figuur 7).

Luiklokken

Dat verschillende soorten vleermuizen een klokkentoren als verblijfplaats kiezen voor

overdag of de winterslaap, waarbij het laten klinken van luiklokken geen relevante verstoring lijkt te geven, kan als volgt worden verklaard.

Luiklokken vertegenwoordigen een aanzienlijke geluidsproductie, waarbij de grootste hoeveelheid energie is geconcentreerd bij een frequentie die een kwint, of $3/2$, hoger is dan de uiterst lage grondtoon. Het frequentiebereik van geluid wordt meestal opgedeeld in frequentiebanden met een constante procentuele bandbreedte: octaaf- of tertsbanden. Het interval in een (diatonische) toonladder tussen een eerste toon en de daarboven liggende achtste, bijvoorbeeld de tonen c en c' , is een octaaf. Een octaaf omvat daarmee zeven toonafstanden. Rekenkundig zijn de bandmiddenfrequenties gerelateerd aan een gestandaardiseerde centrumfrequentie van 1.000 Hz. Iedere hogere octaafband heeft een twee keer zo hoge middenfrequentie (2.000 Hz, 4.000 Hz, enzovoort) en daarmee een verhouding 2:1.

Vanaf de toon bij het eerste kwint van een luiklok verminderen de boventonen met 25-35 dB per octaaf, dat is tot ongeveer zeven keer minder luid. Volgens metingen hebben de tonen bij 6 kHz een 60 dB lager niveau dan de dominante toon (Hibbert 2008), waarmee ze onder de gehoordrempel van de meeste soorten vleermuizen blijven. Bij 12 kHz is dit al 85 tot 95 dB lager en bij 24 kHz 110 tot 130 dB lager, waarmee deze tonen kunnen worden aangemerkt als onhoorbaar voor alle in Nederland voorkomende soorten vleermuizen.

Discussie

Als de verschillen tussen individuen van een vleermuissoort in het frequentiebereik van 5 tot 20 kHz hooguit 8 dB zijn (Borina 2008) kunnen de metingen voor geluid tussen 1 en 10 kHz op zich als betrouwbaar worden gekenschetst om te vergelijken met de geluidsbronnen.

Met het beargumenteerd weglaten van de

meetfouten onder 10 kHz in bepaalde audiogrammen, wordt uit het overzicht van alle audiogrammen samen duidelijk dat alle onderzochte soorten vleermuizen tot 4 kHz een dermate hoge geluidsdrempel hebben dat ze daaronder functioneel niets horen (figuren 4, 5 en 7). Als een individu van een soort al iets zou horen, is het zo zacht dat het naar verwachting geen verstoring geeft. Dat mag ons inziens als representatief voor de vleermuissoorten in Nederland gelden. Dit betekent dat vleermuizen praktisch niets horen in het frequentiegebied waar wij mensen juist veel geluid ervaren en ook maken of met apparaten veroorzaken. Die constatering sluit aan bij het eerder geciteerde uitgangspunt van verschillende onderzoekers uit de ons bekende publicaties over de audiogrammen (Ayrapet'yants & Konstantinov 1974, Poussin & Simmons 1982, Wenstrup 1984, Esser & Daucher 1996, Obrist & Wenstrup 1998, Koay et al. 1998, Koay et al. 2002, Borina 2008, Macías et al. 2009).

De (onder eerder omschreven voorbehoud) verkregen combinatie van de drie voor in Nederland voorkomende vleermuissoorten meest representatieve audiogrammen met de geluidscurves van verkeer, heien en een popconcert leidt tot de veronderstelling dat voor de gewone grootoorvleermuis geluiden tussen 4 en 8 kHz en voor de overige soorten geluiden tot 10 kHz onhoorbaar en in elk geval niet storend zijn door een te hoge gehoordrempel (figuur 7). In dat geval zou ook de onderzochte weg al na tientallen meters voor vleermuizen onhoorbaar zijn geworden (figuur 7). Het is dan aannemelijk dat dit ook voor autowegen en autosnelwegen geldt op een iets grotere afstand van honderden meters, maar daarvoor ontbreken geschikte metingen.

Samengevat zijn frequenties tot 8 kHz aan te merken als vrijwel niet hoorbaar voor individuen van gewone grootoorvleermuis en tot 10 kHz voor alle andere soorten vleermuizen in Nederland. Doordat natuurlijke en antropogene bronnen van ultrasoongeluid onder natuurlijke omstandigheden snel uitdoven, zullen vleermuizen het mechanisme om omge-

vingslawaai te overstemmen weinig nodig hebben (Miller & Degn 1981, Schmidt & Joermann 1986). Evenmin zullen vleermuizen mechanismen nodig hebben om zich te beschermen tegen geluiden uit de moderne menselijke samenleving (Burda & Ulehlova 1983, Altringham 1996, Suyeon 2010). De conclusie dat de in Nederland voorkomende vleermuizen onder 10 kHz een zodanige gehoordrempel hebben dat ze van deze frequenties vrijwel niets horen sluit aan bij de bevindingen op basis van vergelijkende anatomie en fysiologie tussen vleermuizen en andere gewervelden (Burda & Ulehlova 1983, Vater 1988, Koay et al. 1997, Heffner et al. 2003, 2013, Simmons et al. 2007, Davies et al. 2013).

Spraak

Menselijke spraak blijft zelfs in geanimeerde gesprekken onder de 70 dB, waarbij bovendien frequenties ruim onder 2 kHz blijven. Daar hoort geen enkele in Nederland voorkomende soort vleermuis wat van (figuren 4, 5 en 7). Voor fluisteren bij inspectie van een winterverblijf of bij veldbezoeken met een batdetector lijkt, op basis hiervan, dan ook geen aanleiding. Het stemgeluid van mensen is voor vleermuizen niet hoorbaar. Sis- en slisklanken bij fluisteren zijn wat dat betreft bezwaarlijker, omdat die frequenties boven 10 kHz bevatten. Dit heeft als consequentie dat uit het oogpunt van verstoring bij het betreden van een vleermuisverblijfplaats gewoon blijven praten wellicht minder bezwaarlijk is dan fluisteren. Schurende kunststof kleding, krakend klittenband en rinkelende sleutelbossen kunnen echter aanzienlijk luider hoogfrequent geluid veroorzaken en daarmee mogelijk verstorend zijn.

Heien

Voor frequenties tussen 7 en 12 kHz worden door heien en trillen van fundering of

damwandplaten de gehoordrempels met maximaal 25 dB overschreden voor gewone grootoorvleermuis (figuur 6). Dat is veelal een geluidsniveau dat binnen de kritische ratio ten opzichte van de achtergrondruis niet waarneembaar is. Ook als het in een erg stille omgeving wel hoorbaar is, zou het hooguit licht verstorend zijn voor de echolocatie. Het is waarschijnlijk dat slapen overdag niet door een geluidswaarneming van 10 tot 25 dB wordt verstoord. Daarbij is het vermogen van vleermuizen om het geluidsvolume van de roep aan te passen ruim voldoende om 25 dB van het uiteindelijk toch incidentele geluid van de heiklap, zo nodig te overstemmen.

Verder gebeurt heien voornamelijk overdag, zodat eigenlijk alleen de invloed op een dagverblijfplaats of winterslaapplaats relevant is voor het voorzorgprincipe bij vleermuisbescherming. Dan geeft een overschrijding van de gehoordrempel met 25 dB naar verwachting geen verstoring. Zeker als in aanmerking wordt genomen dat de verblijfplaats zelf, zoals een zolderruimte of een boomholte, ook nog een afschermdende en dempende werking zal hebben.

Wel merken wij op dat afhankelijk van de grondsoorten alle vormen van heien via trillingen effecten op hun omgeving kunnen hebben.

Klokkentorens

Hoewel niet met grafisch weergegeven metingen onderbouwd, is hierboven verklaard waarom klokkentorens met luiklokken een vleermuisverblijfplaats kunnen vormen. Het geluid van luiklokken is op bepaalde lage frequenties wel hard, maar de specifieke eigenschappen van luiklokken als instrument maken dat er weinig energie meer terechtkomt in de hoge boventonen die sommige vleermuizen eventueel kunnen horen. Daarbij komt, dat vleermuizen in klokkentorens nogal eens verscholen zitten in nauwe spleten en gaten. De geluidsoverdracht naar de binnenzijde van

zo'n spleet zal voor hoge frequenties als gevolg van afscherming een aanzienlijke niveau-afname ondervinden, die kan worden geschat op enkele tientallen dB's (Hibbert 2008). Het is daarom aannemelijk dat in de verblijfplaats van de vleermuizen zich nauwelijks hoorbaar hoogfrequent geluid zal voordoen.

Jachtgedrag en piekgeluid

Neuweiler et al. (1984) en Neuweiler (1990) veronderstellen dat de 'aerial hawkers' (vluchtjagers - vleermuizen die in de vlucht hun prooi met behulp van echolocatie in de open lucht bejagen) zoals rosse vleermuis, tweekleurige vleermuis, laatvlieger en de dwergvleermuizen veel belang hebben bij het geluidsspectrum van 10 tot 30 kHz en daarom ook in het hoorbare gebied rond 10 kHz kunnen horen. Voor de groep van de 'gleaners' (oppervlaktejagers), zoals franjestaart, grijze en gewone grootoorvleermuis zou dat niet gelden omdat voor deze soorten het traject 60-80 kHz van belang is (Coles et al. 1989). Ook 'Flutter detectors' (vleermuizen die met lange CF/FM-signalen het gefladder van insecten ontdekken) zoals hoefijzerneuzen die het geluidsspectrum 80-120 kHz gebruiken zouden dan vrijwel geen geluiden onder 10 of 5 kHz kunnen horen. Deze redenatie is echter uitsluitend afgeleid uit het waargenomen gedrag en gaat voorbij aan de soortspecifieke eigenschappen als de luidheid van de roep in de jachtbiotoop waarin deze wordt gebruikt en de sociale roepen die juist deels laagfrequent zijn om ver te kunnen doordringen. Zo maken de mannetjes van franjestaart, gewone grootoorvleermuis, baardvleermuis en water-vleermuis allemaal een bepaalde vergelijkbare roep ('descending FM' en/of 'upward hooked'; Middleton et al. 2014) die eindigt op respectievelijk 8, 12, 15 en 16 kHz (zie ook figuur 3). Ook zijn de soorteigen piekfrequenties (QCF) niet goed samen te nemen tussen 17 en 47 kHz als deze met het voor mensen hoorbare spectrum moeten worden vergeleken. Deze rede-

nering doorkruist daarmee eerder genoemde indelingen en lijkt op geen enkele manier duidelijkheid te geven over welke 'vluchtjagers' tot laag in het hoorbare gebied kunnen horen.

Conclusie

Door het combineren van literatuurgegevens over het gehoor van diverse soorten vleermuizen, met kennis over de natuurkundige aspecten van geluid en metingen aan een aantal belangrijke geluidsbronnen hebben we in dit artikel proberen aannemelijk te maken dat de in Nederland voorkomende vleermuizen, met voor de mens waarneembaar geluid minder gemakkelijk zijn te verstoren dan vaak wordt aangenomen. Het triplet van gehoor, soorteigen echolocatie- en sociale geluiden en leefomgeving is volledig op elkaar afgestemd binnen de beperkingen van de lichaamsgrootte van de organismen en de fysische eigenschappen van geluid. Daarmee verschilt de geluidsomgeving zoals Nederlandse vleermuissoorten die kennen wezenlijk van die van de mens in de moderne maatschappij. Interactie is daarom vrijwel uitgesloten en slechts via een batdetector in één richting mogelijk.

Tevens geldt dat hogere en ultrasone geluiden een sterke uitdoving kennen in lucht. Een storingsbron met dergelijke frequenties is daarom naar verwachting alleen verstorend als deze heel luid is en/of dicht bij de gebiedsfunctie van vleermuizen ligt.

Daarmee wordt ook duidelijk waarom verblijfplaatsen van vleermuizen zich tevens nabij geluidsbronnen kunnen bevinden. Veel van wat wij als geluid horen nemen zij niet waar, of waarschijnlijk als zo zacht dat het niet hinderlijk is, en beïnvloedt daarmee hun keuze niet. Ze horen er weinig of niets van.

Gebiedsfuncties van vleermuizen zullen ons inziens in een aantal gevallen geen of geen echte schade ondervinden van het geluid van nieuwe menselijke activiteiten zoals die in een milieueffectrapportage, vooronderzoek naar natuurwaarden of passende beoordeling

in het kader van de Wet natuurbescherming worden beschreven. Een deel van de geluiden die door mensen worden ervaren als lawaai, wordt door vleermuizen niet of nauwelijks gehoord en is daarom voor vleermuizen naar verwachting ook niet verstorend. Hoewel het meten van dergelijk geluid in dB(A) voor de Wet geluidshinder niets zegt over de gevolgen voor vleermuizen, is verder onderzoek, als dat is vastgesteld, laat staan maatregelen, daarom voor vleermuizen in dergelijke gevallen overbodig en maatschappelijk niet te verdedigen.

Het is bij elk ruimtelijk project waarbij vleermuisbelangen spelen van belang om na te denken over gevolgen van alle afzonderlijke activiteiten in de tijd voor vleermuizen. De aanname dat geluid een groot gevaar is, lijkt op grond van alle overwegingen echter niet altijd terecht. Er moet gericht en genuanceerd naar de aard en de sterkte van geluid worden gekeken. Vaak zullen andere effecten van activiteiten, zoals luchtstroming bij wegen, (bewegende) verlichting en trillingen bij heien, eerder gevolgen hebben voor vleermuizen.

Belangrijk is wel om op te merken dat de conclusies van dit onderzoek beperkt zijn tot de in Nederland voorkomende soorten. Al zullen ze ook gelden voor verschillende vleermuissoorten die buiten Nederland voorkomen. Of dat ergens geldt voor alle soorten in een streek, land of continent valt vanuit het hier gepresenteerde onderzoek niet te overzien.

Acknowledgements: De auteurs bedanken de redactie van Lutra, Franklin Bretschneider en de Zoogdierverseniging voor hun steun om de bevindingen te publiceren en de (anonieme) referenten voor hun aanscherpende en aanvullende commentaar. Wij zijn de directies van BügelHajema Adviseurs en Noordelijk Akoestisch Adviesburo BV dankbaar voor de beschikbaar gestelde tijd en faciliteiten die in het verleden geleid hebben tot dit artikel.

Literatuur

- Altringham, J.D. 1996. *Bats: Biology and Behaviour*. Oxford University Press, New York, VS.
- Ayrapet'yants, E.S. & A.I. Konstantinov 1974. Echolocation in nature. An English translation of the National Technical Information Service. Report no. 63328-1 & 2. JPRS, Springfield, VS.
- Bates, M.E., S.A. Stamper & J.A. Simmons 2008. Jamming avoidance response of big brown bats in target detection. *The Journal of Experimental Biology* 211: 106-113.
- Bogdanowicz, W., M.B. Fenton & K. Daleszczyk 1999. The relationships between echolocation calls, morphology and diet in insectivorous bats. *Journal of Zoology* 247 (3): 381-393.
- Bohn, K.M. 2005. Parent-offspring Recognition and alloparental care in greater spear-nosed bats. Proefschrift. University of Maryland, College Park, VS.
- Bohn, K.M., J.W. Boughman, G.S. Wilkinson & C.F. Moss 2004. Auditory sensitivity and frequency selectivity in greater spear-nosed bats suggest specializations for acoustic communication. *Journal of Comparative Psychology A* 190: 185-192.
- Bohn, K.M., C.F. Moss & G.S. Wilkinson 2006. Correlated evolution between hearing sensitivity and social calls in bats. *Biological Letters of the Royal Society* 2 (4): 561-564.
- Boku, S., H. Riquimaroux, A.M. Simmons & J.A. Simmons 2015. Auditory brainstem response of the Japanese house bat (*Pipistrellus abramus*). *Journal of the Acoustical Society of America* 137 (3): 1063-1068.
- Borina, F. 2008. Processing of pure tones and complex sounds in the bat auditory midbrain. Proefschrift. Ludwig Maximilians Universität, München, Duitsland.
- Bunkley, J.P., C.J.W. McClureb, N.J. Kleist, C.D. Francis & J.R. Barber 2015. Anthropogenic noise alters bat activity levels and echolocation calls. *Global Ecology and Conservation* 3: 62-71.
- Burda, H. & L. Úlehlová 1983. Cochlear hair-cell populations and limits of resolution of hearing in two vespertilionid bats, *Nyctalus noctula* and *Eptesicus serotinus*. *Journal of Morphology* 176: 221-224.
- Coles, R.B., A. Guppy, M.E. Anderson & P. Schlegel

1989. Frequency sensitivity and directional hearing in the gleaning bat, *Plecotus auritus* (Linnaeus 1758). *Journal of Comparative Physiology A* 165: 269-280.
- Davies, K.T.J., I. Maryanto & S.J. Rossiter 2013. Evolutionary origins of ultrasonic hearing and laryngeal echolocation in bats inferred from morphological analyses of the inner ear. *Frontiers in Zoology* 10: 2.
- Dietz, C., O. von Helversen & D. Nill 2007. *Handbuch der Fledermäuse Europas und Nordwestafrikas. Biologie, Kennzeichen, Gefährdung.* Franckh-Kosmos Verlags - GmbH & Co, Stuttgart, Duitsland.
- Dietz C. & A. Kiefer 2016. *Bats of Britain and Europe.* Bloomsbury, London, VK.
- Esser, K.H. & A. Daucher 1996. Hearing in the FM-bat *Phyllostomus discolor*: a behavioral audiogram. *Journal of Comparative Psychology A* 178 (6): 779-785.
- Fay, R.R. 1988. *Hearing in vertebrates. A psychophysics databook.* Hill-Fay Associates, Winnetka, Illinois, VS.
- Fullard, J.H., M.B. Fenton & J.A. Simmons 1979. Jamming bat echolocation: the clicks of arctiid moths. *Canadian Journal of Zoology* 57: 647-649.
- Fullard, J.H., M.B. Fenton & H.M. Furlonger 1983. Sensory relationships of moths and bats sampled from two near arctic sites. *Canadian Journal of Zoology* 61: 1752-1757.
- Griffin D.R. 1971. The importance of atmospheric attenuation for the echolocation of bats (Chiroptera). *Animal Behaviour* 19: 55-61.
- Heffner, R.S., G. Kaoy & H.E. Heffner 2003. Hearing in American leaf-nosed bats. III: *Artibeus jamaicensis*. *Hearing Research* 184 (1-2): 113-122.
- Heffner, R.S., G. Koay & H.E. Heffner 2013. Hearing in American leaf-nosed bats. IV: the common vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Hearing Research* 296: 42-50.
- Hibbert, W.A. 2008. *The quantification of strike pitch and pitch shifts in church bells.* Proefschrift. Open University, Milton Keynes, VK.
- Jones, G. 2008. Sensory ecology: noise annoys foraging bats. *Current Biology* 18 (23): 1098-1100.
- Koay, G., H.E. Heffner & R.S. Heffner 1997. Audiogram of the big brown bat (*Eptesicus fuscus*). *Hearing Research* 105 (1-2): 202-210.
- Koay, G., R.S. Heffner & H.E. Heffner 1998. Hearing in a megachiropteran fruit bat (*Rousettus aegyptiacus*). *Journal of Comparative Psychology* 112 (4): 371-382.
- Koay, G., K.S. Bitter, H.E. Heffner & R.S. Heffner 2002. Hearing in American leaf-nosed bats. I: *Phyllostomus hastatus*. *Hearing Research* 171 (1-2): 96-102.
- Koelman, R., B. ten Hallers, R. Modderman & J. van Muijlwijk 1997. *Vleermuizen en Noorderzon '97. Een onderzoek naar de effecten op de aantallen in het Noorderplantsoen te Groningen aanwezige vleermuizen t.g.v. de activiteiten tijdens het Noorderzonfestival.* Vleermuiswerkgroep Groningen, Groningen, Nederland.
- Koelman, R. & R. Modderman 1997. *Vleermuizen en het bevrijdingsfestival in het Noorderplantsoen. Een onderzoek naar de effecten op de aantallen in het Noorderplantsoen te Groningen aanwezige vleermuizen t.g.v. de activiteiten tijdens het Bevrijdingsfestival.* Vleermuiswerkgroep Groningen, Groningen, Nederland.
- Kondo, R. & H. Riquimaroux 2011. Construction of audiograms of *Pipistrellus abramus*. Poster presentation. 16th Auditory Research Forum, Kitakomatsu, Shiga, Japan, December 3-4, 2011.
- Koolstra, B.J.H., B. Verboom & J. Dirksen 2002. *Ecologische effecten van het bestemmingsplan Birkhoven-Noord. Beschrijving van de ecologische gevolgen voor vleermuizen en een toets van deze effecten aan de EU-Habitatrichtlijn en Natuurbeschermingswet.* Rapport 339. Alterra, Wageningen, Nederland.
- Köpl, C. 2001. Tonotopic projections of the auditory nerve to the cochlear nucleus angularis in the barn owl. *Journal of the Association for Research in Otolaryngology* 2 (1): 41-53.
- Kössl, M. & M. Vater 1995. Cochlear structure and function in bats. In: A.N. Popper & R.R. Fay (eds). *Springer handbook of auditory research. Vol. 5. Hearing by bats: 191-235.* Springer-Verlag, Berlin, Duitsland.
- Limpens, H., K. Mostert & W. Bongers (red.) 1997. *Atlas van de Nederlandse vleermuizen. Onderzoek naar verspreiding en ecologie.* KNNV Uitgeverij, Utrecht, Nederland.
- Maciasa, S., E.C. Moraa, M. Kössl, C. Abell, E. Foel-

- lerb 2009. The auditory cortex of the bat *Molossus molossus*: disproportionate search call frequency representation. *Hearing Research* 250 (1–2): 19–26.
- Manley, G.A. 2012. Evolutionary paths to mammalian cochleae. *Journal of the Association for Research in Otolaryngology* 13: 733–743.
- Manley, G.A., A.N. Popper & R.R. Fay 2004. *Evolution of the vertebrate auditory system*. Springer-Verlag, New York, VS.
- Meijer, R.G. & D.J. Venema 2013. Een Nederlands accent in de sociale geluiden van laatvlieger. *VLEN-nieuwsbrief* 25 (2) (nr. 71): 16–22.
- Middleton, N., A. Froud & K. French 2014. *Social calls of the bats of Britain and Ireland*. Pelagic Publishing, Exeter, VK.
- Miller, L.E. & H.J. Degn 1981. The acoustic behavior of four species of vespertilionid bats studied in the field. *Journal of Comparative Physiology* 142: 67–74.
- Neuweiler, G. 1989. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Tree* 4 (6): 160–166.
- Neuweiler, G. 1990. Auditory adaptations for prey capture in echolocating bats. *Physiological Reviews* 70 (3): 615–641.
- Neuweiler, G. 2000. *The biology of bats*. Oxford University Press, Oxford, VK.
- Neuweiler, G., Satpal Singh & K. Sripathi 1984. Audiograms of a South Indian bat community. *Journal of Comparative Physiology A* 154 (1): 133–142.
- Obrist, M.K. & J.J. Wenstrup 1998. Hearing and hunting in red bats (*Lasiurus borealis*, Vespertilionidae): audiogram and ear properties. *The Journal of Experimental Biology* 201: 143–154.
- Poussin, C. & J. A. Simmons 1982. Low-frequency hearing sensitivity in the echolocating bat, *Eptesicus fuscus*. *Journal of the Acoustical Society of America* 72 (2): 340–342.
- Schaub, A., J. Ostwald & B.M. Siemers 2008. Foraging bats avoid noise. *Journal of Experimental Biology* 211: 3174–3180.
- Schmidt, U. & G. Joermann 1986. The influence of acoustical interferences on echolocation in bats. *Mammalia* 50: 379–389.
- Siemers, B.M., & A. Schaub. 2011. Hunting at the highway: traffic noise reduces foraging efficiency in acoustic predators. *Proceedings of the Royal Society B* (2011) 278, 1646–1652.
- Siemers, B.M. & H.-U. Schnitzler 2004. Echolocation signals reflect niche differentiation in five sympatric congeneric bat species. *Letters to Nature* 429: 657–661.
- Simmons, J.A., M. Bates & S. Stamper 2007. Jamming avoidance reveals segregation of processing for detection and ranging in echolocating bats. *The Journal of the Acoustical Society of America* 121. <https://asa.scitation.org/doi/10.1121/1.4781697>.
- Skiba, R. 2009. *Europäische Fledermäuse: Kennzeichen, Echoortung und Detektoranwendung*. Die Neue Brehm-Bücherei 648. Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben, Duitsland.
- Solntseva, G. 2007. *Morphology of the auditory and vestibular organs in mammals, with emphasis on marine species*. Pensoft Publishers, Sofia, Bulgaria / Brill Academic, Leiden, the Netherlands.
- 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.
- Suyeon, K. 2010. *Development and application of an echolocation model inspired by bats*. Proefschrift. University of Southampton, Southampton, VK.
- Thomas, D.W. 1995. Hibernating bats are sensitive to nontactile human disturbance. *Journal of Mammalogy* 76 (2): 940–946.
- Troest, N. & B. Møhl 1986. The detection of phantom targets in noise by serotine bats; negative evidence for the coherent receiver. *Journal of Comparative Physiology A* 159 (4): 559–567.
- Tuttle, M.D. 2015. *The secret lives of bats: my adventures with the world's most misunderstood mammals*. Houghton Mifflin Harcourt, Boston, VS.
- Tursic, A. N. Jeurink & J.-P. van Mulken 2013. Nieuwe methode voor effectbepaling van geluid op vogels. *Geluid* 2013 (3): 25–28.
- Vater, M. 1988. Cochlear physiology and anatomy in bats. In: P.E. Nachtigall & P.W.B. Moore (eds). *Animal Sonar*. NATO ASI Science (Series A: Life Sciences) 156: 225–241. Springer, Boston, MA, VS.
- Vleermuisvakberaad 2017. *Vleermuisprotocol* 2017. Netwerk Groene Bureaus / Zoogdiervereniging, maart 2017. www.netwerkgroenebureaus.nl / www.zoogdiervereniging.nl.
- Wenstrup, J.J. 1984. Auditory sensitivity in fish-catching bat, *Noctilio leporinus*. *Journal of Comparative*

tive Physiology A 155 (1): 91-101.
Zoogdiervereniging VZZ [2008]. Grenswaarden echolocatie. http://www.zoogdiervereniging.nl/sites/default/files/imce/nieuwesite/Zoogdiersoorten/Gewone%20dwergvleermuis/downloads/geluidentabel_NL1_0.pdf

Samenvatting

Alle soorten vleermuizen zijn wettelijk streng beschermd. De Wet natuurbescherming schrijft daarom voor dat, in het kader van voorgenomen ruimtelijke activiteiten en projecten die niet-natuurlijk geluid produceren, vooraf een onderzoek naar de te verwachten effecten op vleermuizen wordt uitgevoerd. In de regel wordt er hierbij van uitgegaan dat de in Nederland voorkomende soorten vleermuizen gevoelig zijn voor omgevingsgeluid omdat ze middels echolocatie, op het gehoor, zich oriënteren, navigeren en hun voedsel, insecten en andere geleedpotigen, bejagen. Aan de hand van een literatuuronderzoek en enkele eigen metingen aan geluidsbronnen, zoals wegverkeer, festivals en heien, komen we in dit artikel tot de conclusie dat vleermuizen andere geluiden horen dan mensen. Wij delen weliswaar onze leefomgeving met vlee-

muizen, maar ze horen maar weinig van ons. Dat is te danken aan anatomische en fysiologische verschillen tussen soorten vleermuizen en de mens. We denken in dit artikel aannemelijk te maken dat dit een aanpassing is van elke soort aan elementaire natuurkundige kenmerken van geluid en aan de omstandigheden uit het leefmilieu. Behalve aanvullende metingen aan geluidsbronnen is niets daarvan nieuw, maar de combinatie van gegevens leidt ons tot nieuw inzicht dat vleermuizen minder goed door geluid van genoemde bronnen of bijvoorbeeld spraak of klokgelui zijn te verstoren dan vaak wordt aangenomen. Onder 10 kHz hebben alle in Nederland voorkomende vleermuizen een dermate hoge gehoordrempel dat deze frequenties slechts beperkt, en vaak zelfs niet, worden waargenomen of storend kunnen zijn. Dat inzicht is van belang bij de bescherming van vleermuizen en bij effectenstudies voor activiteiten en projecten. Met dit artikel proberen we een onderbouwing te bieden dat het beschermen van vleermuizen tegen omgevingsgeluid in veel gevallen van minder belang is dan in de huidige praktijk gebruikelijk is.

Received: 31 augustus 2017

Accepted: 1 June 2018