

Adders onder het gras



## **Adders onder het gras**

Beschikbaarheid en bruikbaarheid van ecologische en genetische kennis over amfibieën en reptielen en de knelpunten voor beleid en beheer

**H. van Blitterswijk<sup>1</sup>**

**A.H.P. Stumpel<sup>1</sup>**

**P.F.P. Arens<sup>2</sup>**

**F.G.W.A. Ottburg<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Alterra

<sup>2</sup> Plant Research International

**Alterra-rapport 1149**

**Alterra, Wageningen, 2005**

## REFERAAT

Blitterswijk, H. van, A.H.P. Stumpel, P.F.P. Arens & F.G.W.A. Ottburg, 2005. *Adders onder bet gras. Beschikbaarheid en bruikbaarheid van ecologische en genetische kennis over amfibieën en reptielen en de knelpunten voor beleid en beheer*. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 1149. 76 blz.; 10 tab.; 202 ref.

Dit rapport beschrijft welke kennis over de ecologie en genetica van de Kamsalamander, Boomkikker, Hazelworm en Zandhagedis beschikbaar is en waar hiaten in die kennis zitten. Het rapport benadrukt de informatie die nodig is voor een juist habitatbeheer en geeft aan of die informatie bekend is bij terreinbeheerders en in welke mate de kennis wordt gebruikt om beheer van die terreinen te richten op ter plaatse voorkomende amfibieën en reptielen. Het rapport doet aanbevelingen om beheer, beleid en onderzoek beter op elkaar af te stemmen.

Trefwoorden: amfibieën, Boomkikker, Hazelworm, Kamsalamander, natuurbeheer, natuurbeleid, reptielen, soortbeschermingsplan, terreinbeheer, Zandhagedis

Foto's: Fabrice Ottburg (voorpagina, Boomkikker, Kamsalamander, Zandhagedis), Ton Stumpel (Hazelworm)

ISSN 1566-7197

Dit rapport kunt u bestellen door € 20,- over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 1149. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2005 Alterra  
Postbus 47; 6700 AA Wageningen; Nederland  
Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: [info.alterra@wur.nl](mailto:info.alterra@wur.nl)

Niets uit deze uitgave mag worden veelevoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Alterra.

Alterra aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

# Inhoud

Woord vooraf	7
Samenvatting	9
1 Inleiding	13
1.1 Aanleiding	13
1.2 Probleem	13
1.3 Doel	13
1.4 Leeswijzer	14
2 Beschrijving onderzoek	15
2.1 Amfibieën en reptielen	15
2.2 Wetgeving	15
2.3 Selectie van soorten	18
2.4 Werkwijze ecologisch onderzoek	19
2.4.1 Literatuuronderzoek	20
2.4.2 Soortprofielen	20
2.4.3 Kennis van en voor terreinbeheerders	20
2.4.4 Onderzoek Hazelworm	21
2.4.5 Modelonderzoek Kamsalamander	21
2.4.6 Genetisch onderzoek	21
3 Resultaten	23
3.1 Algemeen	23
3.2 Ecologische gegevens	24
3.2.1 Verspreidingsgegevens en monitoring	24
3.2.2 Habitatgebruik	25
3.2.3 Populatiedichtheid amfibieën	27
3.2.4 Populatiedichtheid reptielen	29
3.3 Genetische gegevens	31
3.3.1 Algemeen	31
3.3.2 Dispersie	31
3.3.3 Inteelt	32
3.3.4 Herintroducties	32
3.3.5 Diversiteit, kwetsbare populaties en conservering	32
3.4 Modelonderzoek	35
3.5 Ecologische en genetische gegevens: Kamsalamander, Boomkikker, Hazelworm en Zandhagedis	37
3.5.1 Kamsalamander, <i>Triturus cristatus</i>	37
3.5.2 Boomkikker, <i>Hyla arborea</i>	40
3.5.3 Hazelworm, <i>Anguis fragilis</i>	43
3.5.4 Zandhagedis, <i>Lacerta agilis</i>	46

4	Natuurbeheer voor amfibieën en reptielen	49
4.1	Ontsluiting van kennis voor beheerders	49
4.2	Beheer afhankelijk van doelstelling gebied	50
4.3	Maatwerk in het beheer	51
5	Conclusies en aanbevelingen	53
	Literatuur	55
	Bijlage 1 Genetische studies reptielen en amfibieën	69

## Woord vooraf

Dit onderzoek werd uitgevoerd in opdracht van het Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit in het kader van het DWK-programma 383 (Natuurlijke biodiversiteit en soortenbeheer).

Veel collega's hebben op een of andere wijze aan dit onderzoek bijgedragen, waarvoor wij hen hartelijk danken. Wij bedanken Rienk-Jan Bijlsma (Alterra) en René Smulders (PRI) voor het leveren van waardevol commentaar op het conceptrapport.

Veel terreinbeheerders en vrijwilligers zetten zich in voor het behoud en een juist beheer van de terreinen waarin amfibieën en reptielen voorkomen. Wij hopen dat dit rapport zal bijdragen aan een nationale benadering van deze taken en dat het zal resulteren in een effectievere bescherming van deze diergroepen.

Henk van Blitterswijk  
Ton Stumpel  
Paul Arens  
Fabrice Ottburg





## Samenvatting

Sinds de inwerkingtreding van de Europese Habitatrichtlijn, de Vogelrichtlijn en de Flora- en faunawet is de noodzaak toegenomen om adequate maatregelen te treffen voor duurzame instandhouding van soorten die onder die regelingen vallen. Alle in Nederland voorkomende amfibieën en reptielen genieten bescherming onder een of meer van deze regelingen. De situatie van de herpetofauna verslechtert in Nederland echter al jaren achtereen.

Om een goede invulling te kunnen geven aan beleid en beheer moeten overheden en beheerders kunnen beschikken over voldoende kennis en informatie over verspreiding, ecologie en genetica van de betreffende soorten. Het belang van informatie over het voorkomen van de soorten is evident, aangevuld met kennis over de tijd van het jaar dat ze op een plaats voorkomen en de routes die ze afleggen tussen zomer- en winterverblijfplaats. Evenzeer is het belangrijk om te weten waar de kernpopulaties van een soort voorkomen. Ecologische kennis is onmisbaar om te weten welke eisen de verschillende soorten stellen aan hun leefomgeving en om die gebieden goed te kunnen beheren. Genetische kennis geeft inzicht in de onderlinge verbondenheid van populaties en het vermogen om tegenslagen op te vangen, die de levensvatbaarheid van populaties sterk bepalen. Al deze kennis is zowel voor het beleid als het beheer onmisbaar. Dit onderzoek is uitgevoerd om een overzicht te geven van de bestaande kennis en om mogelijke hiaten daarin aan te geven.

Het onderzoek naar amfibieën en reptielen is vooral gericht geweest op verspreiding en monitoring. Ecologisch onderzoek naar belangrijke randvoorwaarden die het succes van een soort bepalen, zoals habitatkwaliteit, is veel minder uitgevoerd. Bij nadere beschouwing blijkt dat van de meeste soorten wel bekend is in welke kilometerhokken ze voorkomen, maar niet welk gewicht aan dit voorkomen kan worden toegekend (van de Hazelworm is geen landsdekkende verspreiding bekend; voor de knoflookpad is de winterhabitat onvoldoende bekend). Dat betekent dat voor veel soorten onbekend is welke gebieden cruciaal zijn voor hun voortbestaan. Informatie over de ecologie van herpetofauna-soorten is veelal beperkt en vaak slecht toegankelijk. Omwille van de overzichtelijkheid is een selectie van vier soorten net een sterk verschillende ecologie gemaakt, aan de hand waarvan de problematiek goed kan worden geschetst.

Bij de Kamsalamander, Boomkikker, Zandhagedis en Hazelworm is in detail uitgezocht welke ecologische informatie er is, met extra aandacht voor de kennis die nodig is om beheer en beleid te ondersteunen. In grote lijnen blijkt onvoldoende bekend over: voorkomen van kernpopulaties, overwintering(splekken), populatiegrootte, dispersiecapaciteit, homerange, minimumareaal en plaatstrouw. Deze punten gelden ook voor de meeste andere Nederlandse amfibieën en reptielen.

De kennis van de ecologie van Kamsalamander, Boomkikker, Hazelworm en Zandhagedis is onvoldoende om hun leefgebieden optimaal te kunnen beheren,

zowel wat betreft de aard van de beheermaatregelen als het tijdstip waarop ze het beste uitgevoerd kunnen worden. De kennis over het voorkomen van kernpopulaties is daarnaast ontoereikend om het relatieve belang van gebieden voor een soort beleidsmatig te kunnen afwegen.

Bij het genetisch onderzoek is de laatste jaren nieuwe kennis verkregen over diverse soorten amfibieën en reptielen, vooral over dispersie, inteelt, herintroductie, diversiteit, kwetsbare populaties en bescherming. Genetisch onderzoek in het buitenland laat zien dat deze soorten door hun relatief geringe dispersievermogen gevoelig zijn voor verlies van habitat. Dit leidt tot verlies van genetische diversiteit en tot inteeltproblemen. Kennis van de genetische diversiteit in kernpopulaties kan dan helpen om aan te wijzen welke populaties het meest waardevol zijn en waar beheermaatregelen de grootste kans bieden op het gewenste effect.

Uit genetisch onderzoek bij de Kamsalamander blijkt dat de soort gevoelig is voor inteeltdepressie. Juist omdat de soort zich over relatief korte afstanden verplaatst is een dicht netwerk van geschikte habitats belangrijk.

Tussen Scandinavische boomkikkerpopulaties zijn grote verschillen gevonden in het niveau van genetische diversiteit. Populaties met een lagere diversiteit lijden onder een verhoogde sterfte van jonge dieren. Vergelijkbaar lage niveau's van genetische diversiteit zijn gevonden in twee onderzochte Nederlandse populaties, waardoor voor de boomkikker in Nederland kan worden verwacht dat deze te lijden heeft van inteelt.

In andere landen is veel genetisch onderzoek aan de Zandhagedis verricht waarbij ook inteeltproblemen naar voren zijn gekomen die populaties beperken in hun groeimogelijkheden door verhoogde sterfte in het nageslacht. Voor deze drie soorten zijn zgn. microsatelliet-loci ontwikkeld die ook in Nederland bruikbaar zijn. Voor de Hazelworm zijn geen genetische eigenschappen bekend; wel zou genetisch onderzoek in korte tijd en met relatief geringe inspanning licht kunnen werpen op zaken als populatiedynamiek. Bijlage 1 geeft een overzicht van het genetisch onderzoek aan de overige amfibieën en reptielen in Nederland.

Bij terreinbeherende organisaties lijkt het beheer meestal door andere factoren te worden gestuurd dan de aanwezigheid van amfibieën en reptielen. Een aantal terreinbeheerders besteedt uit eigen interesse aandacht aan amfibieën en reptielen, maar de landelijke terreinbeherende organisaties hebben hier geen specifiek beleid voor. Bovendien moeten beheerders op zoveel gebieden kennis bijhouden, dat nieuwe onderzoekresultaten over amfibieën en reptielen niet altijd worden opgenomen. Onderzoekers zouden er veel meer rekening mee moeten houden dat ze de resultaten van onderzoek zo formuleren dat beheerders ze kunnen gebruiken. Meer samenwerking tussen beheerders en onderzoekers is dan ook dringend gewenst.

Uit het onderzoek komt naar voren dat met prioriteit landsdekkend moet worden onderzocht waar de belangrijkste kernpopulaties voorkomen van alle Nederlandse soorten. Daarnaast zou met behulp van genetisch onderzoek de gezondheid van die populaties kunnen worden vastgesteld.. De overheid zou op basis van die informatie

vast moeten stellen welke gebieden prioriteit hebben voor het behoud van die soorten en het beheer van hun habitat.

De betrouwbaarheid van modelstudies aan amfibieën en reptielen kan worden vergroot door belangrijke parameters als overwintering(splekken), populatiegrootte, dispersiecapaciteit, homerange, minimumareaal en plaatstrouw nader te onderzoeken.

Het is van groot belang dat resultaten van ecologisch en genetisch onderzoek op de juiste plaats terecht komen, namelijk bij de beheerder die in het veld de juiste maatregelen moet nemen. Daar is maatwerk nodig, dat voortdurend aan nieuwe kennis moet worden aangepast. Het is een gezamenlijke taak van overheid, onderzoekers en beheerders om een structuur te vinden waarin optimaal over dit soort zaken wordt gecommuniceerd.



# **1 Inleiding**

## **1.1 Aanleiding**

De Conventie van Bern (1979) en de Europese Habitatrichtlijn (1992) zijn internationale verdragen, waaronder amfibieën en reptielen en hun leefgebieden bescherming genieten. De Conventie van Bern heeft betrekking op alle Nederlandse soorten en specificiert dit in twee bijlagen: ‘strikt beschermde’ en ‘beschermde’ soorten. De Europese Habitatrichtlijn onderscheidt twee bijlagen, waarin een aantal soorten is beschermd en waarin voor een aantal andere soorten speciale beschermingsgebieden moeten worden aangewezen (Tabel 1). De Nederlandse overheid implementeert deze bepalingen uit de Europese wetgeving onder andere via de Flora- en faunawet (2002).

## **1.2 Probleem**

Voor een duurzame instandhouding van soorten is ecologische kennis onmisbaar. De overheid heeft onvoldoende zicht op de al aanwezige kennis van de soorten die beschermd moeten worden en op lacunes in die kennis. Ook is niet altijd bekend waar de bestaande kennis aanwezig is.

Het is belangrijk om te weten welke eisen de soorten stellen aan hun omgeving. Zo werd bij het opstellen van soortbeschermingsplannen duidelijk dat essentiële gegevens niet altijd voorhanden zijn.

De laatste jaren wordt aanvullend onderzoek uitgevoerd om de kennisleemten op te vullen, bijvoorbeeld voor de Hazelworm, de Knoflookpad, de Geelbuikvuurpad en de Vroedmeesterpad.

Naast ecologisch onderzoek kan ook genetisch onderzoek een bijdrage leveren, vooral naar dispersie en demografisch en/of inteeltgerelateerd onderzoek. Voor moeilijk te observeren soorten zijn genetische analyses de beste of zelfs de enige manier om paringsgedrag en dispersie van individuen te onderzoeken (GIBBS & WEATHERHEAD, 2001). Inteeltgerelateerd onderzoek wordt ook ingezet bij herintroducties. Er ontbreekt een overzicht van wat de genetica momenteel aan mogelijkheden biedt.

## **1.3 Doel**

Het doel van dit onderzoek is om in beeld te brengen welke ecologische en genetische informatie over amfibieën en reptielen bekend is en wat op korte termijn moet gebeuren om leemtes hierin aan te vullen. Met de koppeling tussen bestaande kennis, kennislacunes en het gebruik dat beheerders maken van de kennis, wordt duidelijk welk beleid en welk beheer nodig is om soorten adequaat te beschermen en hun habitat te beheren.

## 1.4 Leeswijzer

Hoofdstuk 2 toont de plaats van amfibieën in de Nederlandse en Europese wetgeving en beschrijft de werkwijze en de bronnen van dit onderzoek.

Hoofdstuk 3 beschrijft welke ecologische en genetische informatie bekend is over Nederlandse amfibieën en reptielen. In paragraaf 3.5 wordt voor vier geselecteerde soorten beschreven over welke ecologische en genetische kenmerken wel informatie bekend is en waar hiaten zitten, met speciale aandacht voor die kenmerken die belangrijk zijn voor een juist beheer van habitats.

In hoofdstuk 4 wordt een aantal zaken samengevat die direct te maken hebben met de praktijk van het natuurbeheer.

Hoofdstuk 5 vat de conclusies samen en doet aanbevelingen om de leemten in kennis op te vullen en te zorgen dat de informatie op de juiste plaats terecht komt.

Het rapport besluit met een uitgebreide opsomming van de geciteerde literatuur.

## 2 Beschrijving onderzoek

### 2.1 Amfibieën en reptielen

Nederland kent 16 soorten amfibieën en 7 soorten reptielen. Amfibieën en reptielen worden traditioneel weliswaar vaak in één adem worden genoemd, maar zijn twee aparte en zeer verschillende klassen van gewervelde dieren. Alle soorten genieten bescherming onder de Flora- en faunawet en/of de Europese Habitatrichtlijn en/of de Conventie van Bern. Tabel 1 geeft een overzicht van alle in Nederland voorkomende soorten met hun beschermingsstatus en zeldzaamheid.

### 2.2 Wetgeving

Internationaal gezien zijn voor de bescherming van de Nederlandse amfibieën en reptielen de Conventie van Bern en de Europese Habitatrichtlijn van belang. Nationaal is dat vooral de Flora- en faunawet. De Conventie van Bern is een internationaal verdrag dat zich richt op het behoud van wilde dieren en planten en hun natuurlijke leefmilieu en dan vooral op de bescherming van die soorten waarvoor internationale samenwerking nodig is. De bepalingen in het verdrag besteden bijzondere aandacht aan soorten die met uitsterven worden bedreigd en soorten die kwetsbaar zijn (met inbegrip van trekkende soorten). Alle Nederlandse reptielen en amfibieën staan vermeld in Bijlage II (strikt beschermd) en Bijlage III (Beschermd). Daarnaast is er een aantal Aanbevelingen (“Recommendations”), waarvan enkele ook voor Nederland gelden. De verplichtingen die uit deze Aanbevelingen voortvloeien voor Nederland staan in Box 1.

De Habitatrichtlijn richt zich op het behoud van biodiversiteit door het beschermen van halfnatuurlijke en natuurlijke landschappen en habitats en van soorten die van Europees belang worden geacht. De bepalingen uit de Conventie van Bern zijn grotendeels overgenomen in de Europese Habitatrichtlijn (en de Vogelrichtlijn). De tekst van de Habitatrichtlijn met annexes is beschikbaar op [http://europa.eu.int/eur-lex/nl/consleg/pdf/1992/nl\\_1992L0043\\_do\\_001.pdf](http://europa.eu.int/eur-lex/nl/consleg/pdf/1992/nl_1992L0043_do_001.pdf). De Habitatrichtlijn verplicht Nederland om Speciale Bescherming Zones (SBZ's) aan te wijzen voor onder andere de Geelbuikvuurpad en de Kamsalamander (Annex II). Samen met de gebieden van de Vogelrichtlijn (Richtlijn 79/409/EEG uit 1979), die al eerder van kracht werden ter bescherming van alle in het wild levende vogelsoorten in Europa, wordt dit netwerk van SBZ's aangeduid met 'Natura 2000'. Het beoogde netwerk van de Habitatrichtlijn omvat gebieden waar habitats van Europees belang (Annex I van de Habitatrichtlijn) en/of soorten van Europees belang worden aangetroffen (Annex II van de Habitatrichtlijn). De richtlijn spreekt in dit verband van habitats, soorten en gebieden van communautair belang.

Box 1. Aanbevelingen uit de Bern Conventie voor Zandhagedis (*Lacerta agilis*), Kamsalamander (*Triturus cristatus*), Rugstreeppad (*Bufo calamita*) en Boomkikker (*Hyla arborea*)

**Bern Conventie, Aanbevelingen 26 en 27** (6 december 1991):

selectie van artikelen m.b.t. Nederland:

- 26/34: Prevent inappropriate management and ensure, by adequate habitat management and protection, the survival of key populations of *Lacerta agilis*.
- 27/29: Take appropriate steps to ensure protection and management of the best habitats of *Triturus cristatus* in every province.
- 27/30: Take appropriate steps to ensure protection and special management of habitats of *Bufo calamita* in disused mineral workings.
- 27/31: Take appropriate steps to ensure protection and management of all remaining habitats of *Hyla arborea*, especially in the provinces of Zeeland and North Brabant; implement a pond programme to ensure necessary genetic exchange between populations; restore the terrestrial habitat of the species.

Voor deze gebieden geldt een hoge mate van bescherming. Activiteiten die de gebieden zouden kunnen beïnvloeden, dienen getoetst te worden aan instandhoudingdoelstellingen. Nederland heeft in mei 2003 bij de Europese Commissie een lijst ingediend van 141 natuurgebieden die bescherming behoeven onder de Habitatrictlijn. Dit netwerk van gebieden is door de Europese Commissie als voldoende beoordeeld, waarmee Nederland als eerste EG-lidstaat voldoet aan de verplichte bijdrage aan Natura 2000. Behalve door het aanwijzen van Speciale Beschermingszones biedt de Habitatrictlijn ook op een andere manier bescherming aan een aantal bedreigde planten en dieren (vermeld in Annex IV en Annex V). Dit betreft onder meer een verbod op het verstoren of vernietigen van genoemde soorten en hun leefgebied (Annex IV-soorten) of het reguleren van het in de natuur verzamelen en verhandelen van soorten (Annex V-soorten). De bescherming van Annex IV- en Annex V-soorten is in ons land geregeld in de Flora- en faunawet (JANSSEN & SCHAMINÉE, 2004).

De Flora- en faunawet beschermt in principe alle in het wild voorkomende diersoorten (enkele zeer algemene soorten zoals de Huismuis uitgezonderd). Rode lijsten sommen de soorten op die op basis van zeldzaamheid, bedreigingen en trends in aantalonstwikkelingen extra bescherming en aandacht nodig hebben. Rode lijsten worden regelmatig bijgewerkt, op basis van veldwaarnemingen. 9 amfibieën en 6 reptielen staan op de Rode Lijst. (Zie voor alle rode lijsten [www.minlnv.nl](http://www.minlnv.nl) en zoek op 'besluit rode lijsten flora en fauna'). In de Flora- en faunawet zijn de beschermingsbepalingen uit de Conventie van Bern, de Habitatrictlijn en de Vogelrichtlijn opgenomen en nader uitgewerkt voor Nederland.



Tabel 1. Nationale en internationale wettelijke bescherming, Rode Lijst-status en beleidsaandacht voor alle Nederlandse amfibieën en reptielen. BC: Bern Conventie-Annex; HR: Habitat Richtlijn-Annex; FF: Flora- en Faunawet; RL: nationale Rode Lijst-categorie (EB: ernstig bedreigd; BE: bedreigd; KW: kwetsbaar); DS: doelsoort in het natuurbeleid.

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	BC	HR	FF	RL	DS
AMFIBIEËN						
Vuursalamander	<i>Salamandra salamandra</i>	III	-	●	BE	●
Alpenwatersalamander	<i>Triturus alpestris</i>	III	-	●	-	●
Kamsalamander	<i>Triturus cristatus</i>	II	II & IV	●	KW	●
Vinpootsalamander	<i>Triturus helveticus</i>	III	-	●	KW	●
Kleine watersalamander	<i>Triturus vulgaris</i>	III	-	●	-	-
Vroedmeesterpad	<i>Alytes obstetricans</i>	II	IV	●	KW	●
Geelbuikvuurpad	<i>Bombina variegata</i>	II	II & IV	●	EB	●
Knoflookpad	<i>Pelobates fuscus</i>	II	IV	●	BE	●
Gewone pad	<i>Bufo bufo</i>	III	-	●	-	-
Rugstreeppad	<i>Bufo calamita</i>	II	IV	●	-	●
Boomkikker	<i>Hyla arborea</i>	II	IV	●	BE	●
Heikikker	<i>Rana arvalis</i>	II	IV	●	KW	●
Middelste groene kikker	<i>Rana</i> kl. <i>esculenta</i>	III	-	●	-	-
Poelkikker	<i>Rana lessonae</i>	III	IV	●	KW	●
Meerkikker	<i>Rana ridibunda</i>	III	-	●	-	-
Bruine kikker	<i>Rana temporaria</i>	III	-	●	-	-
REPTIELEN						
Hazelworm	<i>Anguis fragilis</i>	III	-	●	KW	●
Zandhagedis	<i>Lacerta agilis</i>	II	IV	●	KW	●
Muurhagedis	<i>Podarcis muralis</i>	II	IV	●	EB	●
Levendbarende hagedis	<i>Zootoca vivipara</i>	III	-	●	-	-
Gladde slang	<i>Coronella austriaca</i>	II	IV	●	BE	●
Ringslang	<i>Natrix natrix</i>	III	-	●	KW	●
Adder	<i>Vipera berus</i>	III	-	●	KW	●

Kort na de invoering hebben de Habitatrichtlijn, de Vogelrichtlijn en de Flora- en faunawet nogal wat stof doen opwaaien. Berichten in de media benadrukten de beperkingen op economische ontwikkelingen als ergens een beschermd soort werd aangetroffen (Box 2). Uit persberichten in 2003 en 2004 valt af te leiden dat men geleidelijk beter weet hoe men de bepalingen uit de verschillende regelingen moet interpreteren en hoe men te werk moet gaan om ervoor te zorgen dat in een vroeg stadium met de soorten rekening wordt gehouden (Box 3).

Initiatiefnemers van ruimtelijke ingrepen moeten in een vroeg stadium onderzoeken welke soorten in het gebied voorkomen. De aanwezigheid van een beschermd soort leidt niet per definitie tot een stop op de activiteiten. Van groot belang is om te beoordelen welk effect de ingreep op de regionale of lokale populatie zal hebben. Het belang van het gebied voor de soort is daarbij van groot gewicht evenals de zwaarte van de ingreep. Zo kan een gebied voor de instandhouding van de soort van

essentieel belang zijn, maar zal de impact van een nieuw aan te leggen snelweg heel anders zijn dan het effect van de bouw van een schuur.

### 2.3 Selectie van soorten

In paragraaf 3.5 worden achtereenvolgens Kamsalamander, Boomkikker, Hazelworm en Zandhagedis in detail behandeld. De keuze van twee soorten amfibieën (Kamsalamander en Boomkikker) en twee soorten reptielen (Hazelworm en Zandhagedis) is gemaakt omdat het binnen de beschikbare tijd en middelen ondoenlijk bleek om voor alle soorten de ecologische informatie bijeen te brengen. De genetische informatie is ook voor de overige soorten bijeengebracht en opgenomen in Bijlage 1. De selectie van soorten is gedaan op basis van de status van de soorten in de Conventie van Bern, de Habitatrichtlijn (Kamsalamander) en de Nederlandse Rode Lijsten. Een andere reden voor deze keuze is dat de auteurs in het veld waarnemen dat de situatie van deze soorten op dit moment al dringend om aandacht vraagt en in de nabije toekomst bovendien een verdere verslechtering valt te verwachten. Eenzelfde overzicht als voor de geselecteerde soorten zou voor alle soorten amfibieën en reptielen gemaakt moeten worden, te beginnen met de soorten die het meest worden bedreigd.

De Kamsalamander is gekozen omdat het een van de twee ‘annex II’-soorten van de Habitatrichtlijn is. Bovendien is veel belangstelling voor de soort ontstaan doordat enkele bouwprojecten vertraging hebben opgelopen als gevolg van aanwezigheid van de soort (Box 2). De Kamsalamander is in zijn verspreidingsgebied in Nederland (ten oosten van de lijn Vlissingen-Groningen) door zijn fragmentarische verspreiding erg kwetsbaar voor negatieve effecten van isolatie. Deze isolatie kan bijvoorbeeld ontstaan door woningbouw, infrastructuur en veranderend grondgebruik. Aan de andere kant heeft de soort in een aantal gevallen positief gereageerd op aanleg van poelen, verbindingen en verbeteren van de landhabitat.

De Boomkikker is geselecteerd omdat al veel goede resultaten zijn geboekt met behoud en bescherming, hoewel de achteruitgang niet overal tot staan is gebracht. Langdurig onderzoek in Zeeuws-Vlaanderen (STUMPEL, 1987A) en in de Achterhoek (STRONKS, 1999) heeft veel bruikbare gegevens voor het beleid en het beheer opgeleverd. Vanuit het Soortbeschermingsplan Boomkikker zijn de genetische aspecten in de Achterhoek en de mogelijkheden om de Limburgse populatie te versterken onderzocht (VOS ET AL., 2005).

De Hazelworm is geselecteerd omdat het een van de minst bekende soorten is. Om meer te weten te komen over deze soort is in het kader van dit project een veldstudie uitgevoerd (VAN DER SLUIJS, 2004; HOPMAN & TIJDINK, 2005). Deze veldstudies hebben veel bruikbare informatie opgeleverd en geven een idee van de inspanning die nodig is voor dierecologisch onderzoek.

De Zandhagedis is opgenomen omdat het slecht gaat met het habitattypen ‘Noordwest-Europese droge heidegebieden’. Omdat veel van deze heideterreinen

binnen haar landsgrenzen liggen heeft Nederland een grote verantwoordelijkheid voor dit leefgebied van de Zandhagedis. Tevens zijn er tekenen dat lokale populaties van deze soort inteeltverschijnselen vertonen en laat het beheer van de heideterreinen te wensen over (STUMPEL, 2004). Deze informatie is wel bij onderzoekers bekend, maar de terreinbeherende organisaties zijn onvoldoende op de hoogte van de consequenties voor het beheer (meer hierover in hoofdstuk 4).

*Box 2. Voorbeelden van krantenkoppen met amfibieën en reptielen in de hoofdrol.*

Brabants Dagblad 06-11-2002  
"Keuze tussen Kamsalamander en boterham"

Brabants Dagblad 01-10-2001  
"Ongedierte en de vooruitgang"

Brabants Dagblad 24-07-2001  
"Kamsalamander houdt het nog vol in Vught"

De Telegraaf, 25-11-2004  
"Bouw IJburg zeker een jaar vertraagd"

*Box 3. Voorbeeld van verandering in omgaan met natuurwetgeving.*

Cobouw 09-12-2004  
"Europese regels voor beschermde diersoorten vaak onjuist gebruikt"

**"Het is vaak onnodig dat een bouwproject struikelt over beschermde diersoorten."**

Dit zegt mr. M. van Geilswijk, advocaat bij AKD Prinsen Van Wijmen in Rotterdam. Problemen zoals die zijn opgetreden bij IJburg, de Westerschelde-containerterminal, de N201 en het grensoverschrijdende bedrijventerrein Heerlen-Aachen hadden volgens hem in veel gevallen kunnen worden voorkomen.

Van Geilswijk meent dat daarvoor slechts kennis van de natuurbeschermingsregelgeving en het tijdig betrekken van deze regelgeving bij de planvorming noodzakelijk is. In zoverre lijkt het allemaal wel mee te vallen met de invloed van de drieteenstrandloper, de rugstreepad, de korenwolf en de driehoeksmossel op bouwprojecten.

Van Geilswijk geeft aan dat het probleem veel meer ligt in een onjuist gebruik van twee richtlijnen van de Europese Commissie, te weten de Vogel- en Habitatrichtlijn.

## 2.4 Werkwijze ecologisch onderzoek

Voor het bijeen brengen van de beschikbare kennis is gebruik gemaakt van veel verschillende bronnen. De resultaten zijn afkomstig uit

- literatuuronderzoek (onderzoeksrapporten, voorlichtingsmaterialen, websites)
- zogenoemde soortprofielen van Alterra
- gesprekken met terreinbeheerders, medewerkers van RAVON (Reptielen, Amfibieën en Vissen Onderzoek Nederland) en coördinatoren van de soortbeschermingsplannen
- promotieonderzoek naar effecten van natuurbeheermaatregelen
- onderzoek aan de Hazelworm in het kader van dit project
- modelonderzoek aan de Kamsalamander

De volgende paragrafen beschrijven kort de informatiebronnen. De resultaten van de studie worden gegeven in hoofdstuk 3.

#### **2.4.1 Literatuuronderzoek**

Voorals in het buitenland is veel onderzoek gedaan aan amfibieën en reptielen. Deze gegevens zijn echter niet zonder meer toepasbaar in de Nederlandse situatie.

Voor ecologisch veldonderzoek aan amfibieën en reptielen is nauwelijks geld beschikbaar zodat het verzamelen van nieuwe informatie nog altijd en vooral neerkomt op enthousiaste vrijwilligers en oplettende terreinbeheerders. Daarnaast voeren ook ecologische adviesbureaus veldwerk uit, maar vaak blijft dit type werk beperkt tot het in beeld brengen van verspreidingsgegevens die initiatiefnemers van ruimtelijke ingrepen voor de Flora- en faunawet moeten uitvoeren (Natuurtoets).

De beschikbare literatuur is bijeen gebracht en de relevante gegevens zijn voor dit onderzoek gebruikt. Beperkingen zijn dat door de hiervoor geschetste situatie veel literatuur weinig toegankelijk is en dat de kwaliteit van de informatie onbekend is.

Aan het einde van dit rapport is een uitgebreide literatuurlijst opgenomen.

#### **2.4.2 Soortprofielen**

Onderzoekers van Alterra hebben tijdens andere onderzoekprojecten en uit literatuur informatie verzameld over in Nederland voorkomende soorten amfibieën en reptielen. Deze informatie is –voor zover te controleren en betrouwbaar geacht– samengevoegd in zogenoemde soortprofielen: lijsten met ecologische kenmerken. Soms is daarbij een interpretatie gemaakt voor de Nederlandse situatie van buitenlandse onderzoeksresultaten.

Voor dit onderzoek is gebruik gemaakt van de soortprofielen van Kamsalamander, Boomkikker en Zandhagedis. Het soortprofiel van de Kamsalamander is voor het grootste deel ingevuld, hoewel ook bij deze soort hiaten in kennis zijn aan te wijzen. Van de Hazelworm is weinig ecologische informatie voorhanden, waardoor het soortprofiel niet aan de orde was. De soortprofielen van Boomkikker en Zandhagedis zijn tijdens dit onderzoek verder aangevuld met verzamelde informatie.

#### **2.4.3 Kennis van en voor terreinbeheerders**

Leefgebieden moeten niet alleen worden beschermd, maar ook adequaat worden beheerd ten einde ze in goede staat te houden voor de doelsoort(en). Dat vraagt om kennis van de ecologie van die soorten. In dit onderzoek is gekeken welke ecologische informatie speciaal voor het beheer relevant is en in hoeverre deze informatie er is. Daarnaast is door middel van interviews nagegaan in hoeverre beheerders over kennis beschikken die nodig is voor een juist beheer van de terreinen voor amfibieën en reptielen. Tegelijkertijd is gevraagd of er bij de landelijke terreinbeherende organisaties een beleid of een protocol bestaat om in het

terreinbeheer rekening te houden met de eisen die amfibieën en reptielen aan hun leefgebied stellen.

#### **2.4.4 Onderzoek Hazelworm**

Zoals eerder vastgesteld moeten beslissingen over het beheer van gebieden en soorten gebaseerd zijn op ecologische informatie. Vaak is deze informatie onvoldoende beschikbaar. Van alle reptielen is het minst bekend over de ecologie van de Hazelworm (DELY, 1981; GÜNTHER EN VÖLKL, 1996; PETZOLD, 1971; STUMPEL, 1985, 1990B). Om meer te weten te komen over de habitateisen van de Hazelworm en om de benodigde onderzoeksinspanning in te kunnen schatten is in 2003 en 2004 in het kader van dit project veldecologisch onderzoek uitgevoerd in Wageningen (VAN DER SLUIJS, 2003; HOPMAN & TIJDINK, 2005).

Het doel van dit onderzoek was om inzicht te krijgen in een aantal aspecten van het habitatgebruik en de populatiestructuur van Hazelwormen. Hiervoor is een vangst-terugvangst experiment gedaan waarbij gebruik werd gemaakt van kunstmatige schuilgelegenheden. Dit onderzoek wordt verder toegelicht in paragraaf 3.5.3.

#### **2.4.5 Modelonderzoek Kamsalamander**

In 2003 en 2004 heeft Alterra verkennend onderzoek uitgevoerd naar de effectiviteit van faunamaatregelen op populatieniveau. Dit project, SNIP-EVALPOP, wilde een antwoord geven op de vraag in welke mate maatregelen tegen versnippering bij rijkswegen kunnen bijdragen aan het duurzaam voorkomen van diersoorten. Vanwege het verkennende karakter is dit beperkt gebleven tot onderzoekslocaties voor de soorten Kamsalamander, Das en Edelhert. Het project laat zien hoe de effectiviteit van faunamaatregelen kan worden vergroot en hoe dit kan worden gemeten. Het onderzoek neemt de (bestaande) meetnetten als uitgangspunt en richt zich vooral op de verspreiding en aantalontwikkelingen van diersoorten. In de studie is voor het eerst onderzocht of op basis van duurzaamheidsanalyses locaties kunnen worden gevonden waar de werking van ontsnipperende maatregelen kan worden gevolgd. Ook de resultaten van deze studie zijn voor dit onderzoek gebruikt.

#### **2.4.6 Genetisch onderzoek**

Genetisch onderzoek wordt verhoudingsgewijs vaker in internationale tijdschriften gepubliceerd. Omdat het deels mogelijk is om genetische parameters van populaties uit verschillende gebieden te vergelijken is zowel Nederlandse als buitenlandse literatuur onderzocht. Het literatuuronderzoek op genetische aspecten plaatsgevonden voor alle in Nederland voorkomende reptielen en amfibieën. De genetische kennis is van de vier geselecteerde soorten opgenomen in paragraaf 3.5 en voor de overige soorten amfibieën en reptielen in Bijlage 1. Een volledig overzicht van de gevonden genetische literatuur staat in de literatuurlijst. Voor dit onderzoek is de database Biological Abstracts (1989-2003) gescreend op literatuur voor de vier

modelsoorten. Ook alle nieuwe literatuur die tot januari 2005 beschikbaar is gekomen, is meegenomen. Bij het verzamelen van literatuur lag de nadruk op populatiegenetische studies. Fylogenetische studies (zie voor verklaring van de termen Box 4) zijn alleen in aanmerking genomen als binnen de studie ook populaties zijn vergeleken of relevante gegevens over soortspecifieke demografische kenmerken staan beschreven. De database is ook gescreend op de aanwezigheid van bruikbare genetische merkers.

Naast wetenschappelijke literatuur zijn ook DNA-databanken gescreend op sequenties van de soorten in kwestie om na te gaan of deze in potentie bruikbaar zijn als merker. Alleen zogenaamde hoog polymorfe en co-dominant scorebare merkers zijn in beschouwing genomen (hoofdzakelijk microsattelieten). De afwezigheid van bruikbare merkers hoeft overigens geen belemmering te zijn voor genetisch onderzoek omdat gespecialiseerde onderzoekers binnen een redelijk tijdbestek nieuwe merkers kunnen ontwikkelen. De aan- of afwezigheid van merkers is vooral gegeven omdat de kosten van ontwikkeling niet hoeven te worden gemaakt als merkers al beschikbaar zijn.

Voor de Boomkikker is ook gebruik gemaakt van de gegevens uit onderzoek dat in het kader van het Onderzoeksprogramma LNV-383 'Biodiversiteit' heeft plaatsgevonden binnen het project "Ruimtelijke samenhang en genetische variatie van boomkikkerpopulaties in Nederland" (VOS *ET AL.*, 2005). Dit onderzoek draagt bij aan het beantwoorden van een aantal kennisvragen die in het Beschermingsplan Boomkikker zijn genoemd.

## 3 Resultaten

### 3.1 Algemeen

In de paragrafen 3.2 en 3.3 wordt voor enkele sleutelfactoren beschreven welke ecologische en genetische informatie uit literatuur en uit eerder veldonderzoek beschikbaar is en welke informatie ontbreekt. Voor de Boomkikker, Kamsalamander, Hazelworm en Zandhagedis wordt dit nader uitgewerkt in paragraaf 3.5. De auteurs geven een inschatting of die kennis voldoende of onvoldoende is, gerelateerd aan het beheer van de leefgebieden. Nieuwe ecologische informatie kan alleen door grondig veldwerk worden verkregen.

Naast ecologische informatie kan ook genetische informatie aanwijzingen geven over de levensvatbaarheid en weerbaarheid van populaties. Voor enkele soorten is hierover inmiddels meer bekend geworden. Algemene genetische informatie over amfibieën en reptielen wordt gegeven in paragraaf 2.4.6. Voor de soorten wordt apart aangegeven welke genetische informatie beschikbaar is.

Soorten komen binnen een gebied in verschillende dichtheden voor en de grootste dichtheden indiceren meestal de beste habitats. De kwaliteitseisen die aan de habitat worden gesteld, zijn per soort verschillend, maar de beheermaatregelen die de kwaliteit in stand houden of verbeteren kunnen voor meer soorten tegelijk werken.. Een voorbeeld is het beheer van de droge heide voor reptielen, dat grotendeels op het habitatgebruik van de Zandhagedis kan worden afgestemd (MOULTON & CORBETT, 1999). Daarvan kan de beheerder dankbaar gebruik maken.

Vaak is een habitat samengesteld uit ruimtelijk van elkaar gescheiden componenten, bijvoorbeeld zomer- en winterhabitat, water- en landhabitat, verbindingroutes. De mogelijkheden tot uitwisseling van dieren tussen dergelijke componenten dienen te worden gewaarborgd. Daarom is het nodig deze afzonderlijke componenten te kennen en het beheer daarop af te stemmen (bijvoorbeeld een reproductiewater van een kikker of een hibernaculum van een Adder). Met enige beperkingen ten aanzien van bepaalde soorten (zoals de Poelkikker), moet in het algemeen versnippering van de habitat worden voorkomen en verbindingen hersteld.

Om de levensvatbaarheid van een populatie te kunnen beoordelen is veel actuele ecologische informatie nodig. De belangrijkste factoren daarbij zijn het reproductievermogen van een soort, de reproductiefrequentie, het aantal jaren dat een individu aan de reproductie deelneemt, de genetische variatie binnen de populatie, de populatieopbouw en nog meer populatiedynamische zaken. Ook de kwaliteit en afmetingen van de habitat kunnen aanwijzingen geven over de levensvatbaarheid.

Er zijn diverse voorbeelden van situaties, waarin het recent is misgegaan met de bescherming en het beheer van kwetsbare of bedreigde dierpopulaties; hierover wordt meestal niet gerapporteerd. Zo lijkt de boomkikkerpopulatie van de Waterster bij Borculo te zijn verdwenen door het toepassen van standaard beheermaatregelen die in andere situaties goed zijn, maar daar juist niet. Er was sprake van een afwijkende landhabitat (boomkruinen in plaats van mantelvegetaties), die door de ingreep juist werd verwijderd. Er zal een inhaalslag moeten worden gemaakt om onderzoekers en beheerders dichter bij elkaar te brengen. Ook hebben zulke projecten geleerd dat maatregelen voorzichtig moeten worden uitgevoerd, bijvoorbeeld gefaseerd, of eerst een nieuw milieu creëren en zich nieuwe habitat laten ontwikkelen en dan pas het oude opschonen.

## **3.2 Ecologische gegevens**

### **3.2.1 Verspreidingsgegevens en monitoring**

Reeds gedurende vele jaren zijn vooral vrijwilligers bezig met het verzamelen van verspreidingsgegevens over amfibieën en reptielen in Nederland. Veel van deze gegevens komen terecht bij Particuliere Gegevensbeherende Organisaties (PGO's). Voor amfibieën en reptielen is dat RAVON. Naast vrijwilligers hebben ook diverse ecologische adviesbureaus zich de afgelopen jaren bezig gehouden met het inventariseren van amfibieën en reptielen.

Sinds 1994 bestaat onder auspiciën van RAVON het Meetnet reptielen en sinds april 1997 het Meetnet amfibieën. Zowel de gegevensverzameling als de gegevensverwerking is gestandaardiseerd, en door het Centraal Bureau voor de Statistiek worden op grond van de dataset trends berekend. Dat neemt niet weg dat nog steeds veel waarnemingsgegevens niet zijn gepubliceerd, waardoor de kennis van de verspreiding van amfibieën en reptielen hiaten vertoont. Ook de schaal waarop de gegevens worden geregistreerd, varieert. De gegevens zijn hoofdzakelijk kwalitatief en geven aan of een soort wel of niet aanwezig is. De informatie over aantallen en populatiegrootte is uiterst summier (STUMPEL, 2004; vgl. ook 3.2.3 en 3.2.4).

Grofweg is voor geheel Nederland bekend in welke kilometer- of uurhokken de verschillende soorten voorkomen. Bij ruimtelijke ingrepen zal echter bijna altijd toch nog aanvullend veldwerk nodig zijn om de exacte plaats vast te stellen waar de individuen zich ophouden, wat belangrijke (kern)gebieden zijn voor een soort en hoe het populatienetwerk is opgebouwd.

De werkgroep Monitoring van RAVON heeft in overleg met diverse andere deskundigen voor de Meetnetten amfibieën en reptielen een instructie gemaakt voor monitoring. Hierdoor wordt het veldwerk systematisch en uniform uitgevoerd (SMIT & ZUIDERWIJK, 1997; GROENVELD & SMIT 2001). De Werkgroep Monitoring van RAVON coördineert veel van de gegevensverzameling.

#### Verspreiding in Nederland

Van een aantal soorten met een verborgen leefwijze, zoals de Knoflookpad en de Hazelworm, is de verspreiding onvoldoende bekend. Inventarisaties zijn nodig om



vast te stellen waar de dieren voorkomen, zodat daarmee in het beheer rekening kan worden gehouden.

### Kernpopulaties

Van de meeste soorten is onbekend waar in Nederland kernpopulaties voorkomen; er zou een “top-tien” van habitats van Rode Lijstsoorten gemaakt moeten worden. Een voorbeeld is de verspreidingskaart van de Kamsalamander in het rapport van ZOLLINGER *ET AL.* (2003). Weliswaar geeft deze kaart een fraai beeld van de verspreiding van deze soort in Nederland en is af te lezen waar concentraties van waarnemingen liggen, maar het gewicht van elke stip, de populatiegrootte, speelt niet mee. Er zijn kwantitatieve gegevens nodig om prioriteiten te kunnen stellen als kernpopulaties moeten worden veiliggesteld, als habitats moeten worden beschermd, en als ontheffingen van de Flora- en faunawet moeten worden verleend. Voor de aanwijzing van Natura 2000-gebieden zijn momenteel de beste populaties vastgesteld op grond van aanwezigheid en dichtheid van de stippen op de kaart. De grootste populaties dienen onvoorwaardelijk te worden veiliggesteld en de habitat adequaat duurzaam te worden beheerd.

### Overwintering

Dieren verblijven langdurig op hun overwinteringsplaatsen. Vaak zijn dit speciale structuren in een terrein, die met zorg zijn gekozen en/of traditioneel gebruikt worden. Doordat de dieren in winterslaap zijn kunnen ze niet wegvlugten bij verstoring. Het is van essentieel belang dat op deze plaatsen geen beheermaatregelen worden uitgevoerd die de dieren tijdens hun winterslaap kunnen verstoren. Indien het traditionele plekken betreft dan dient de structuur daarvan ook in de zomer intact te blijven (b.v. bij hibernacula voor Adders). Soms overwinteren dieren in concentraties, waardoor een fout uitgevoerde beheermaatregel desastreus kan zijn voor een populatie.

Lang niet altijd zijn beheerders op de hoogte van de aanwezigheid en de preciese plek van dergelijke overwinteringsplaatsen. Onderzoekers en vrijwilligers zouden beheerders moeten informeren over de aanwezigheid ervan.

### Populatiegrootte en –dynamiek

De plaatstrouw van de dieren (relatief groot bij reptielen en amfibieën), het vermogen om zich te verspreiden (de dispersiecapaciteit), de benodigde gebiedsgrootte voor een populatie (het minimumareaal), de precieze locaties waar de dieren zich tijdens de verschillende seizoenen ophouden, de afmetingen daarvan (home range) en de tijdsperiode dat zij daar aanwezig zijn, zijn alle belangrijke aspecten om in het beheer rekening mee te houden. Deze informatie blijkt echter meestal niet bekend.

## **3.2.2 Habitatgebruik**

### **3.2.2.1 Habitatgebruik amfibieën**

Amfibieën komen op meer plaatsen voor en worden vaker buiten beschermde gebieden aangetroffen dan reptielen. Alle inheemse soorten amfibieën hebben water

nodig voor hun reproductie en sommige soorten blijven ook de rest van het jaar in het water en overwinteren daar. De meeste soorten verblijven buiten het reproductieseizoen op het land. Sommige soorten zijn bijzonder plaatstrouw en keren elk jaar naar dezelfde poel terug, andere zijn zwervers.

Amfibieën stellen speciale eisen aan de plaatsen waar ze paren en eieren afzetten, overzomeren en overwinteren. Deze drie deelhabitats kunnen binnen hetzelfde gebied liggen, maar ook van elkaar gescheiden zijn. Uiteraard moeten die deelgebieden voor de soort bereikbaar zijn.

In het cultuurland is bij amfibieën vaak sprake van een metapopulatie-structuur. Een netwerk van geschikte gebieden is dan een vereiste voor het duurzame voortbestaan van amfibieënpopulaties.

De aanwezigheid van kwalitatief goede waterhabitat is van groot belang voor het overleven van een amfibieënpopulatie. De eisen waaraan deze moet voldoen zijn over het algemeen wel bekend. Veel minder is echter bekend over de eisen waaraan de landhabitat moet voldoen. Juist doordat de dieren buiten het voortplantingseizoen zo verspreid voorkomen is het moeilijk om de kritische factoren te bepalen waaraan de landhabitat moet voldoen (STUMPEL, 2004).

Voor de Kamsalamander en de Boomkikker worden de meer specifieke eisen die zij aan hun water- en landhabitat stellen genoemd in tabel 6 en tabel 7.

### **3.2.2.2 Habitatgebruik reptielen**

Reptielen zijn niet het hele jaar in de gehele habitat aanwezig. Binnen de habitat komen ze ongelijkmatig verspreid voor, met de grootste dichtheden op plekken met optimale voorwaarden. Vaak worden deze plekken gekenmerkt door een complexe vegetatiestructuur. Ook andere plekken kunnen tijdelijk een vitale rol spelen voor de populatie, zoals plekken waar Zandhagedissen eieren leggen. Sommige soorten laten een grote plaatstrouw zien, bijvoorbeeld op de overwinteringplaatsen of op plekken om te zonnen. Hierdoor worden ze extra kwetsbaar: de dieren gaan verloren als die plekken worden vernield.

Plaatsen waar reptielen overwinteren, paren, eieren leggen of hun jongen krijgen en de zomer doorbrengen kunnen dus op verschillende plekken liggen binnen de habitat en op flinke afstand van elkaar. Een habitat voor reptielen bestaat uit het totaal van al deze plekken en de omvang van de habitat kan alleen worden bepaald na een gedetailleerde populatiestudie, waarbij zowel de homerange als de ligging van overwintering- en eiafzetplekken daarbuiten worden vastgesteld. Alleen als de totale habitat aanwezig is, kan sprake zijn van duurzaam voortbestaan van de soort.

De vegetatiestructuur en het microklimaat moeten een goede temperatuur- en vochtregeling mogelijk maken. Dat wil zeggen dat er bij voorkeur op het zuiden gerichte hellingen zijn en zongerichte randen die beschermt worden door hoger opgaande vegetatie. Bovendien moet de vegetatie bescherming bieden tegen de zon

bij heet weer, beschutting tegen predatoren en voldoende voedsel herbergen gedurende het actieve seizoen.

Het belangrijkste habitattype voor reptielen in Nederland bestaat uit heidevegetaties. Hier kunnen, met uitzondering van de Muurhagedis, alle inheemse reptielen voorkomen en vaak in grotere dichtheden dan in andere habitattypen. Vooral in oude en structuurrijke heidevegetaties met een afwisseling van hoge en lage en van open en dichte vegetatie zijn optimale voorwaarden voor reptielen aanwezig (STUMPEL, 2004). De meer specifieke eisen die de Hazelworm en de Zandhagedis stellen aan hun habitat worden genoemd in tabel 8 en tabel 9.

### **3.2.3 Populatie-dichtheid amfibieën**

Het is moeilijk om bij amfibieën populatie-dichtheden te bepalen. Vaak is het zelfs onmogelijk om vast te stellen welk gebied door een amfibieënpopulatie is bezet. De vraag of verbindingzones tussen ruimtelijk gescheiden gebieden al dan niet tot de totale oppervlakte gerekend moeten worden is moeilijk te beantwoorden. Amfibieën verspreiden zich bovendien over hun habitat of concentreren zich daarin, afhankelijk van het seizoen.

De reproductiestrategie van amfibieën is aangepast aan tijdelijk ongunstige omstandigheden. Amfibieën spreiden het risico door grote aantallen eieren te leggen (Tabel 2) en mede daardoor zijn grote fluctuaties in aantallen een normaal verschijnsel. Grote variaties in aantallen eieren worden waargenomen tussen verschillende populaties, geografische regio's en verschillende soorten habitat; leeftijd en conditie van de vrouwtjes blijken ook een rol te spelen. Amfibieën hebben de mogelijkheid om zelfs na een aantal onsuccesvolle jaren in korte tijd weer een sterke populatie op te bouwen. Dat betekent dat beheermaatregelen voor amfibieën ook na jaren van bijna gehele afwezigheid van belang kunnen zijn. Het betekent ook dat eenmalige aantalschattingen beperkte waarde hebben, ze moeten in reeksen van jaren worden uitgevoerd.

In Nederland zijn nauwkeurige schattingen van populaties slechts beperkt beschikbaar (Tabel 3). Met het bijeenbrengen van tot dusver verzamelde waarnemingen wordt dit gat in kennis maar deels gedicht.

Populatiegroottes van padden en kikkers worden vaak uitgedrukt in aantallen roepende mannetjes. Deze aantallen geven een indruk van de aanwezigheid in een gebied, maar voor een nauwkeurige schatting is grondig populatieonderzoek vereist (STUMPEL, 1987A). In Nederland zijn slechts enkele van deze studies naar populatiedynamica uitgevoerd. De meeste gegevens betreffen alleen aan- of afwezigheid van een soort. Tabel 3 geeft een samenvatting van kwantitatieve gegevens over amfibieën. Deze tabellen zijn zo volledig mogelijk, maar niet compleet omdat gegevens soms in onbekende tijdschriften worden gepubliceerd en moeilijk te achterhalen zijn.

Tabel 2. Gegevens over de eiafzetting bij amfibieën in Nederland (naar STUMPEL, 2004).

Soortnaam	Wetenschappelijke naam	Periode van eiafzetting	Soort legsel	Aantal eieren per vrouwtje
Vuursalamander	<i>Salamandra salamandra</i>	voorjaar, soms herfst	geen eieren (larven)	geen (20-40 larven)
Alpenwatersalamander	<i>Triturus alpestris</i>	mei	Losse eieren	100-200
Kamsalamander	<i>Triturus cristatus</i>	mei-juni (-juli)	Losse eieren	200-400
Vinpootsalamander	<i>Triturus helveticus</i>	mei-juni	Losse eieren	100-500
Kleine watersalamander	<i>Triturus vulgaris</i>	mei-juni	Losse eieren	100-350
Vroedmeesterpad	<i>Alytes obstetricans</i>	mei-augustus	eisnoeren	30-60
Geelbuikvuurpad	<i>Bombina variegata</i>	mei-juli	eiklumpen	40-150
Knoflookpad	<i>Pelobates fuscus</i>	april	eisnoeren	700-3000
Gewone pad	<i>Bufo bufo</i>	april	eisnoeren	800-3000
Rugstreeppad	<i>Bufo calamita</i>	mei-juni	eisnoeren	2000-4000
Boomkikker	<i>Hyla arborea</i>	mei-juni	eiklumpen	150-300
Heikikker	<i>Rana arvalis</i>	maart-april	eiklumpen	800-1200
Middelste groene kikker	<i>Rana kl. esculenta</i>	mei-juni	eiklumpen	2000-10000
Poelkikker	<i>Rana lessonae</i>	mei-juni	eiklumpen	600-3000
Meerkikker	<i>Rana ridibunda</i>	mei-juni	eiklumpen	5000-10000
Bruine kikker	<i>Rana temporaria</i>	maart-april	eiklumpen	800-2500

Tabel 3. Populatiegrootte bij amfibieën (alleen adulte individuen); bij de kikkers en padden meestal uitgedrukt in het aantal roepende mannetjes (naar STUMPEL, 2004).

Soortnaam	Wetenschappelijke naam	Plaats	Habitatype	Populatiegrootte	Jaar
Vuursalamander	<i>Salamandra salamandra</i>	Bunderbos, Elsloo	bos met bronnen en stroompjes	400 adulten op 0.5 ha	1990
Alpenwatersalamander	<i>Triturus alpestris</i>	Meinweg, Herkenbosch	heide met bos en vennen	> 4860 ♂♂+♀♀	1977
Kamsalamander	<i>Triturus cristatus</i>	Meinweg, Herkenbosch	heide met bos en vennen	135 ♂♂+♀♀	1977
Vinpootsalamander	<i>Triturus helveticus</i>	Heerenven, Bergen (L)	Ven	> 2300 ♂♂+♀♀	1969
		Meinweg, Herkenbosch	heide met bos en vennen	> 920 ♂♂+♀♀	1977
Kleine watersalamander	<i>Triturus vulgaris</i>	Ketelven, Overasselt	Ven	> 800 ♂♂+♀♀	1975
Vroedmeesterpad	<i>Alytes obstetricans</i>	Roothergroeve, Bemelen	mergelgroeve	180 ♂♂	2002
		Meertensgroeve, Vilt	zand- en grintgroeve	1400 ♂♂	1984
Geelbuikvuurpad	<i>Bombina variegata</i>	Roothergroeve, Bemelen	mergelgroeve	230 ♂♂+♀♀	2002
Knoflookpad	<i>Pelobates fuscus</i>	Hondsven, Gastel	poel	> 10 ♂♂	1981
				75 ♂♂	2001
		Ewijk	poel	30 ♂♂	2002
		Bentincksbosch, Ommen	bos langs uiterwaard	> 15 ♂♂	2000
		Voorstonden, Brummen	landgoed met grachten	21 ♂♂	1988
Gewone pad	<i>Bufo bufo</i>	Overasseltse en Hatertse vennen, Heumen	3 vennen	280 ♀♀	1971
			ven (Roelofsven)	4000 ♂♂+♀♀	1977
		Drie Meertjes, Milsbeek	bospoelen	1500 ♂♂+♀♀	1975
		Heerenven, Bergen (L)	Ven	580 ♂♂	1978
		Meinweg, Herkenbosch	heide met bos en vennen	> 600 ♂♂+♀♀	1977

Soortnaam	Wetenschappelijke naam	Plaats	Habitatype	Populatiegrootte	Jaar
Rugstreeppad	<i>Bufo calamita</i>	Jezuïtenwaay, Duiven	doorbraakpoel	1000 ♂♂	1974
		Heerenven, Bergen (L)	Ven	1000 ♂♂+♀♀	1978
Boomkikker	<i>Hyla arborea</i>	Retranchement	dorp met poelen en tuinen	130 ♂♂	1983
		Aardenburg	stadsje met poelen en tuinen	100 ♂♂	1994
		Brand, Udenhout	veedrinkpoelen	125 ♂♂	1994
		Vildersveen, Halle	veenmoeras	100 ♂♂	1993
		Tilligte	ijsbaan	100 ♂♂	1994
		Zuid-Eschmarke, Enschede	weilanden met poelen	280 ♂♂	1998
Heikikker	<i>Rana arvalis</i>	Heerenven, Bergen (L)	ven	600 ♂♂+♀♀	1968
		Hoekenbrink, Smilde	ven	1000 ♂♂	2003
		Bokkenleegte, Diever	ven	275 ♂♂	1999
		Meinweg, Herkenbosch	heide met bos en vennen	> 3400 ♂♂+♀♀	1977
Groene kikker-complex	<i>Rana</i> synkl. <i>esculenta</i>	Meinweg, Herkenbosch	3 vennen	> 870 ♂♂+♀♀	1977
Middelste groene kikker	<i>Rana</i> kl. <i>esculenta</i>			-	
Poelkikker	<i>Rana lessonae</i>			-	
Meerkikker	<i>Rana ridibunda</i>			-	
Bruine kikker	<i>Rana temporaria</i>	Eerselen, Echt	sloten	250 eiklommen	1989
		Haeselaarsbroek, Susteren	poelen en sloten	> 400 ♀♀	1994
		Meinweg, Herkenbosch	heide met bos en vennen	> 1540 ♂♂+♀♀	1977

### 3.2.4 Populatie-dichtheid reptielen

Het is bekend dat dichtheden van reptielpopulaties sterk kunnen variëren, zowel tussen leefgebieden als in de tijd. Er zijn echter onvoldoende gegevens om dit goed te kwantificeren. De weinige studies naar populatiedynamica van reptielen in Nederland hebben voor de meeste habitats vooral kwalitatieve gegevens opgeleverd. Uitzondering hierop vormen de studies in de natuurreservaten “de Hamert” en “de Hatertse en Overasseltse Vennen” waar de Universiteit van Nijmegen meerjarig onderzoek heeft uitgevoerd (VAN NIJLAND & STRIJBOSCH, 1981; STRIJBOSCH & CREEMERS, 1988), evenals die in het duingebied langs de kust, waar de relatieve abundantie in alle bekende leefgebieden van de Zandhagedis is vastgesteld (OVERLEG DUINHAGEDIS, 1999).

Tabel 4 toont de kwantitatieve gegevens die beschikbaar zijn van reptielen in Nederland. Er zijn weliswaar grote verschillen in aantallen, maar deze aantallen mogen niet zomaar met elkaar worden vergeleken. De getallen worden beïnvloed door verschillen in grootte en kwaliteit van de habitat, door het jaar van onderzoek, door de onderzoeksmethode en door verschillen in nauwkeurigheid. Wel is de conclusie gerechtvaardigd dat populatie-dichtheden verschillen tussen populaties en dat de aantallen binnen een populatie variëren van jaar tot jaar.

Uit Tabel 4 kan worden geconcludeerd dat de informatie over populatiedichtheden van reptielen nog van onvoldoende nut is voor het natuurbeheer, omdat niet duidelijk is aan welke factoren deze zijn gerelateerd. Betreft het goede of marginale habitat, en een goed of juist een slecht jaar? Daarnaast hebben sommige soorten, zoals de Hazelworm en de Gladde slang, een dusdanig verborgen leefwijze dat het bijzonder moeilijk is om nauwkeurige schattingen van populatiedichtheden te verkrijgen. Maar ook voor een soort als de Ringslang die zich snel en gemakkelijk over grote afstanden verplaatst, is dergelijk onderzoek niet eenvoudig.

Als we de effecten van beheermaatregelen op de grootte en dichtheid van reptielenpopulaties willen beoordelen moet altijd een nulmeting worden uitgevoerd voordat de maatregelen starten en dat betekent tijdrovend en soms moeilijk populatieonderzoek. Meer informatie over de soorten is belangrijk, zowel voor het juiste beheer van habitats als voor de instandhouding van de soorten. Er is duidelijk meer tijd en geld nodig voor deze vorm van onderzoek.

Tabel 4 Populatiedichtheden van reptielen in Nederland (naar STUMPEL, 2004).

Nederlandse en wetenschappelijke soortnaam	Plaats	Habitatype of landschapelement	Populatie-dichtheid (adulten/ha)	Home range (m <sup>2</sup> ) per sexe	Jaar	
Hazelworm <i>Anguis fragilis</i>	Onderlangs, Wageningen	bosrand	714	♂ 43-816 ♀ 2-1115	2003	
Zandhagedis <i>Lacerta agilis</i>	Hamert, Bergen (L)	heide	95	♂ 550 ♀ 250	1976-1982	
		(noordhelling)	69		1976-1982	
		(zuidhelling)	119			
		vergraste heide	29-46		1976-1982	
	Amsterdamse Waterleidingduinen	duin		7.4		1995
				11		1998
	Voornes Duin, Oostvoorne	duin		16-24		1975
			in <i>Calamagrostis epigejos</i>		♂ 20 ♀ 21	
			in <i>Hippophae rhamnoides</i>		♂ 37 ♀ 32	
in <i>Salix repens</i>				♂ 72 ♀ 47		
Vlieland	duin		10		2000	
Muurhagedis <i>Podarcis muralis</i>	Hoge Fronten, Maastricht	stenen muren van vestingwerk	6.5	♂ 5-63 ♀ 2-55	1978	
			20.8		2002	
Levendbarende hagedis <i>Zootoca vivipara</i>	Hamert, Bergen (L)	heide (noordhelling) (zuidhelling)	130		1976-1982	
			156		1976-1982	
			41			
			33-62		1976-1982	
Gladde slang <i>Coronella austriaca</i>	Meinweg, Herkenbosch	spoorberm		(een ♂) 3400 (twee ♀♀) 200-1800	1978	
	Hamert, Bergen (L)	heide		80 000 – 100 000 (drachtig ♀) 5 000	1982	
Ringslang <i>Natrix natrix</i>	Broekhuizen, Leersum	landgoed	4		1975	
		landgoed	8		1976	
	Noorderhout, Gouda	park	2		1988	

Nederlandse en wetenschappelijke soortnaam	Plaats	Habitatype of landschapelement	Populatie-dichtheid (adulten/ha)	Home range (m <sup>2</sup> ) per sexe	Jaar	
Adder <i>Vipera berus</i>	Wolfhezer Heide	heide	3-4		1955	
	Speulder- en Sprielderbos	gemengd bos	0.1		1958	
	Meinweg, Herkenbosch	heide	1-6	♂ 0-496 ♀ 8-171		1977
		heide	10-16	♂ 9-27628 ♀ 0-28541		1978-1980
		heide	10			1978
		open plek in bos	16			1978
	Boswachterij Smilde	dennenbos	0.4			1904

### 3.3 Genetische gegevens

#### 3.3.1 Algemeen

Deze paragraaf beschrijft de kennis die door genetisch onderzoek aan amfibieën en reptielen is verkregen, vooral over dispersie, inteelt, herintroductie, diversiteit, kwetsbare populaties en bescherming. Een aantal van de specifiek in het genetisch onderzoek gehanteerde begrippen worden in Box 4, aan het einde van dit hoofdstuk, verklaard.

#### 3.3.2 Dispersie

Bij dispersieonderzoek wordt gebruik gemaakt van het feit dat populaties in hun genetische samenstelling van elkaar gaan verschillen wanneer migratie beperkt wordt door de afstand tussen die populaties en de weerstand van het tussenliggende landschap. Ook de historie van de populaties speelt hierin een rol. De interpretatie van genetische differentiatie is relatief eenvoudig bij een serie metingen in de tijd (of ten opzichte van een nulmeting). Eenmalige studies komen momenteel echter het meest voor; de interpretatie hiervan gebeurt bij voorkeur in combinatie met ecologisch onderzoek waarbij dieren worden teruggevangen. Daarmee kan een inschatting worden gemaakt van de barrièrewerking die landschapselementen en infrastructuur hebben.

Recent zijn populatiegenetische modellen ontwikkeld waarmee binnen een aantal randvoorwaarden dispersie op nauwkeuriger wijze kan worden gesimuleerd en/of de richting kan worden bepaald. Deze methoden vereisen minimaal 10 microsatelliet loci en 30 bemonsterde individuen per populatie, afhankelijk van het gewenste niveau van nauwkeurigheid (zie verklarende woordenlijst in Box 4). Aangezien hiervoor beduidend minder veldwerk nodig is dan voor traditionele vangst-terugvangst-methoden (BERRY ET AL., 2004) kunnen ze zeer bruikbaar zijn voor het meten van dispersie.

### 3.3.3 Inteelt

Inteeltproblemen zijn nauw gerelateerd aan soortspecifieke demografische eigenschappen en de hoeveelheid uitwisseling tussen populaties. Bij veel soorten van de Habitatrichtlijn hebben individuen of ouderparen een sterk variabele bijdrage aan het nageslacht. Dit vermindert de effectieve populatiegrootte. In combinatie met versnippering van de habitat en isolatie van populaties kan dit tot inteeltproblemen leiden. Ook demografisch stabiele populaties kunnen door een gebrek aan genetische diversiteit beperkt zijn in hun groeisnelheid waardoor habitatverbetering of -vergroting minder effectief is dan vooraf gehoopt (VILÀ *ET AL.*, 2003). Op grond van vergelijking van de genetische diversiteit in verschillende populaties kunnen bedreigde populaties worden aangeduid en prioriteiten voor bescherming worden vastgesteld.

Met behulp van genetische technieken kunnen ook belangrijke demografische kenmerken worden vastgesteld zoals de sex-ratio, het aantal broedparen en de effectieve populatiegrootte, waarmee ontwikkelingen in genetische diversiteit en demografie beter kunnen worden voorspeld. In combinatie met ruimtelijke gegevens kunnen hiermee minimale randvoorwaarden voor duurzaamheid worden gemodelleerd op basis van metapopulatiemodellen.

### 3.3.4 Herintroducties

Bij herintroducties en fokprogramma's voor herintroducties is genetisch onderzoek altijd vereist. Hiermee kan de optimale genetische diversiteit worden vastgesteld om de kans op een succesvolle herintroductie te vergroten. Zowel bij herintroducties en fokprogramma's als bij het in stand houden van (kleine) geïsoleerde populaties is onderzoek naar de relatie tussen genetische diversiteit en fitness van groot belang (o.a. IUCN richtlijnen).

### 3.3.5 Diversiteit, kwetsbare populaties en conservering

Ecologische kennis van de reproductiestrategie, het dispersievermogen en de populatiedynamiek kan aanwijzingen geven of er een risico is voor genetische verarming. Waar dat risico bestaat is nader onderzoek wenselijk. Kennis van de genetische diversiteit in kernpopulaties kan dan helpen om aan te wijzen welke populaties het meest waardevol zijn en waar beheermaatregelen de grootste kans bieden op het gewenste effect.

Veel amfibieën en reptielen hebben een sex-ratio die sterk van 1 afwijkt of zij vertonen paringsgedrag dat de effectieve populatiegrootte verkleint en de kans op inteelt doet toenemen. De genetische diversiteit die aanwezig is in soorten, neemt vaak van zuid naar noord af door "foundereffecten"; doordat de migratie van soorten na de laatste ijstijd vanuit het zuiden naar midden- en Noord-Europa is gebeurd door een beperkt aantal dieren, zodat nieuwe populaties zijn ontstaan uit een klein aantal stichters. Aangezien veel soorten in Nederland ook aan de rand van hun verspreidingsgebied voorkomen kan de genetische diversiteit lager zijn dan in



kerngebieden. Een lage diversiteit hoeft echter niet per definitie een bezwaar te zijn. Soms zijn genetisch gezien ongunstige allelen in het langdurige proces van uitbreiding naar het noorden uit de populaties weggeselecteerd (“purging of the genetic load”). Dit lijkt bijvoorbeeld het geval bij de Rugstreeppad in Engeland (HITCHINGS & BEEBEE, 1996) en de Boomkikker in Zweden (EDENHAMN *ET AL.*, 2000). Een lage genetische variatie maakt het echter wel waarschijnlijker dat populaties minder goed met veranderende condities zullen kunnen omgaan. Populaties waar de genetische diversiteit sterk is afgenomen door versnippering van de habitat kunnen hier sterk onder lijden omdat in deze populaties ongunstige allelen en mutaties niet zijn weggeselecteerd. Het weer aanvullen van de diversiteit (c.q. nieuwe allelen toevoegen) door het tijdelijk of permanent toevoegen van individuen van elders (“re-stocken”) kan deze negatieve effecten weer wegnemen. Experimenten hebben laten zien dat dit soms leidt tot spectaculaire populatiegroei (VILÀ *ET AL.*, 2003; MADSEN *ET AL.*, 1999).

*Box 4 Enkele begrippen uit de populatie-genetica*

Heterozygoot en allel

Individuen hebben twee kopieën van elke eigenschap, een van elke ouder. Wanneer deze kopieën verschillen (*polymorf* zijn) noemen we het individu heterozygoot voor die eigenschap. We noemen de kopieën allelen.

Adaptatie

In een populatie kunnen verscheidene allelen voorkomen. Nieuwe allelen ontstaan in de loop van vele generaties door mutatie. De meeste nieuwe allelen gaan weer snel verloren, maar als ze geen nadelige gevolgen hebben, of zelfs (soms) een klein voordeel bieden, kunnen ze in frequentie toenemen en behouden blijven. Het proces van selectie van geschikte allelen en combinaties van allelen noemen we adaptatie.

Genetic drift

Populaties kunnen ook nieuwe allelen verkrijgen via immigratie van dieren die zulke allelen meebrengen uit andere populaties. In een populatie zullen allelen weer verloren gaan wanneer de dragers toevallig niet meer bijdragen aan de volgende generatie (wat men name in kleine populaties voorkomt): genetic drift. Veel diversiteit in allelen zal ook verdwijnen als individuen die verwant zijn, en dus grotendeels dezelfde allelen hebben geërfd, met elkaar paren: in-teelt. Door in-teelt kunnen ook goed aangepaste allelen verdwijnen, de individuen kunnen dan gaan lijden aan in-teeltdepressie. Soms is dat meteen duidelijk, maar vaak uit het zicht alleen onder bepaalde omstandigheden. Zo hoeft verlies in diversiteit in genen betrokken bij de reactie van het immuunsysteem op ziektes geen probleem te zijn zolang er geen ziekte heerst.

Effectieve populatiegrootte

Hoeveel allelen een populatie kan vasthouden wordt bepaald door de effectieve populatiegrootte  $N_e$ . Dit is het theoretisch aantal individuen dat zou leiden tot de gevonden diversiteit, gegeven dat elk individu in dezelfde mate paart en nakomelingen verwekt. De effectieve populatiegrootte is in de praktijk bijna altijd lager dan de waargenomen populatiegrootte in het veld. Een duidelijk voorbeeld hiervan zijn kuddedieren, waarbij één of enkele mannetjes alle vrouwtjes bevruchten. De mannelijke lijn geeft dan slechts weinig allelen door. De effectieve populatiegrootte van een kudde van één dominant mannetje, 10 vrouwtjes en 20 jonge dieren is ongeveer 4. Maar ook bij amfibieën met een sterk van 1 afwijkende seks-ratio is de effectieve populatiegrootte soms een stuk lager dan de census populatiegrootte (bijv.  $\leq 0.01$  bij de Gewone pad !).

Als diversiteit verloren is gegaan, kun je dan willekeurig nieuwe individuen inbrengen? Dat hangt er van af. De kans bestaat dat geïntroduceerde individuen andere allelen meebrengen, optimaal voor heel andere omstandigheden. De nakomelingen kunnen dan lijden onder outbreeding depression. Dit is echter moeilijk te voorspellen. De richtlijnen van IUCN voor ‘restocking’ blijven daarom aan de veilige kant, en bevelen aan om dieren te nemen uit populaties die in de buurt of onder vergelijkbare condities voorkomen.

Populatie-differentiatie:

De populatie-differentiatie ( $F_{st}$ ) is de relatieve mate van differentiatie tussen populaties, die varieert tussen 0 (populaties zijn niet onderscheidbaar, elk genotype kan in elke populatie voorkomen) en 1 (populaties zijn volledig verschillend). Omdat in gewervelde dieren bijna altijd een zekere mate van genetische verschillen tussen dieren van dezelfde populatie aanwezig is, zijn in de praktijk waarden rond  $F_{st}=0.2$  al zeer hoog. Overigens is de absolute waarde van  $F_{st}$  onder meer afhankelijk van de mate van polymorfisme van de gebruikte merkers, en daarom niet zomaar te vergelijken tussen studies aan dezelfde soort met verschillende merkers. De significantie van populatie-differentiatie kan met statistische technieken worden vastgesteld. Populatie-differentiatie wordt beïnvloed door migratie, immers door migratie tussen twee populaties gaan deze meer op elkaar lijken. Populatie-differentiatie is dus een indirecte maat voor de uitwisseling tussen populaties. Omdat de populatie-genetische processen (drift, mutatie en migratie) tijd (aantallen generaties) nodig hebben, heeft ook de historie van populaties effect op de genetische diversiteit. Samengevat: het verloop van de demografische opbouw van een populatie (zijn er periodes van zeer lage aantallen individuen geweest = "bottleneck") en factoren die migratie hebben beïnvloed (duur en mate van isolatie en de ontwikkeling hierin maar ook soortspecifieke kenmerken als honkvastheid en assortieve paring) spelen een rol in de hoogte van de gemeten populatie-differentiatie tussen populaties en de genetische diversiteit binnen populaties.

Fylogenetisch onderzoek

Met het fylogenetisch onderzoek wordt geprobeerd een indeling te maken van dieren op basis van evolutionaire verwantschappen. De meest verwante groepen worden bij elkaar geplaatst en alle afstammelingen van een vooroudergroep worden in één groep geplaatst. Het doel is om een indeling te maken die de evolutie van de groep weerspiegelt en de onderlinge verhouding van soorten daarbinnen weergeeft.

Sequentie

DNA is opgebouwd uit de nucleotiden Adenine (A), Cytosine (C), Thymin (T) en Guanine (G).

Microsatellieten

Microsatellieten zijn stukken DNA waarin combinaties van baseparen (2 tot 8 basen) repeterend voorkomen. Door mutatie kan het aantal herhalingen gaan verschillen, en zo ontstaan nieuwe allelen. Door middel van unieke stukjes DNA (primers) aan weerszijde van een microsatelliet kan een stuk DNA met de microsatelliet erin worden vermeerderd (PCR) en vervolgens zichtbaar gemaakt. De lengteverschillen in het repeterend stuk leiden tot lengteverschillen in het hele fragment. Zo kan de combinatie van allelen voor een individu worden vastgesteld (bij voorbeeld individu 1:  $GA_{10}$  en  $GA_{10}$ , individu 2:  $GA_{10}$  en  $GA_{12}$ ).

### 3.4 Modelonderzoek

Binnen Alterra is op verschillende manieren modelonderzoek verricht aan amfibieën en reptielen (Tabel 5). Onder de tabel staat een korte beschrijving van de modellen die beschikbaar zijn. De uitkomsten van modelstudies worden voor elk van de vier geselecteerde soorten gegeven in paragraaf 3.5. Uit de tabellen van de ecologische kenmerken van de vier soorten (Tabel 6-9) blijkt dat belangrijke ecologische informatie niet bekend is. Dat houdt in dat er aannames moeten worden gedaan. Voor model LARCH bijvoorbeeld zijn dispersie en homerange belangrijk en deze gegevens zijn lang niet voor alle soorten beschikbaar. De voorspellende waarde van modellen zal aanzienlijk toenemen wanneer ook deze gegevens kunnen worden ingevoerd.

Tabel 5 Overzicht van verrichte modelstudies aan de vier geselecteerde soorten

Auteurs	Natuurbalans	Kamsalamander	Boomkikker	Hazelworm	Zandhagedis
Rijksinstituut enz. <i>et al.</i> 2000	Natuurbalans 2000				+
Pouwels <i>et al.</i> 2002a, RIVM 2002	Natuurverkenningen 2002				+
SC-DLO <i>et al.</i> 1999	NBL 21				+
Broekmeyer <i>et al.</i> 2000	VIJNO 1				+
Hoogeveen <i>et al.</i> 2001	VIJNO 3				+
van der Sluis 2000	Natuur over de grens				+
Reijnen <i>et al.</i> 2000	Schetsboek ontsnippering				+
van Rooij <i>et al.</i> 2000	Grensmaas		+		
Buit <i>et al.</i> 1999	Maasplassen		+		
Buit <i>et al.</i> 1998	Delta-econet	+			
Foppen <i>et al.</i> 1996	Zandmaas		+		
Reijnen & Koolstra 1998	Verbindingszone Gelderland	+	+		+
Wiemman <i>et al.</i> 2000	IJzeren Rijn				+
van der Grift & Koolstra 2001	Crailo	+			+
van der Grift <i>et al.</i> 2003	Meerjarenprogramma ontsnippering			+	+
Pouwels <i>et al.</i> 2003	Analyse Veluwe				+
van der Sluis <i>et al.</i> 2003a	Chishire	+			
van Rooij <i>et al.</i> 2003	Persicetano Emilia-Romagna	+			

### Box 5 Modellen

#### LARCH-classic

Het het door Alterra ontwikkelde expertsysteem LARCH (Landschapsecologische Analyse en Richtlijnen voor de Configuratie van Habitats) beoordeelt de overlevingskans van een soort in een landschap. Met LARCH wordt bepaald waar de geschikte leefgebieden van een soort liggen in een landschap. Het hart van LARCH is het samenvoegen van de aparte leefgebieden tot ecologische netwerken en het aanwijzen van grote, stabiele, leefgebieden (sleutelgebieden) in deze netwerken. Op basis van de gevormde netwerken kan beoordeeld worden wat de overlevingskans van een soort is in het landschap. Deze beoordeling wordt weergegeven in de duurzaamheid van het ecologische netwerk.

#### LARCH-Scan

Het model LARCH-Scan wordt gebruikt om via een quick-scan inzicht te geven in de ruimtelijke samenhang in een landschap. Met LARCH-SCAN wordt bepaald waar de geschikte leefgebieden van een soort zijn. Via een quick scan wordt de ruimtelijke samenhang in een relatieve maat weergegeven. Met name op landelijke en Europese schaal kunnen soortexperts deze resultaten goed gebruiken bij het zoeken naar kansrijke gebieden voor soorten en bij het zoeken naar mogelijke verbindingen tussen deze kansrijke gebieden. Voor een aantal soorten is het mogelijk de relatieve maat om te zetten naar een absolute schaal; waar is de ruimtelijke samenhang goed, matig en slecht. Met deze resultaten kunnen opdrachtgevers zelf nagaan waar kansrijke gebieden liggen.

#### METAPHOR

Het model METAPHOR simuleert de ontwikkeling in de tijd van een ruimtelijk gestructureerde populatie (een metapopulatie) in een habitatnetwerk. Het model kan vragen beantwoorden bijvoorbeeld over de effectiviteit van maatregelen die de sterfte verlagen, maatregelen die de reproductie verhogen, of maatregelen die uitwisseling tussen leefgebieden bevorderen. Ook kan het model uitzoeken of het effectiever is om natuurgebieden te vergroten, te verbinden, nieuwe te ontwikkelen, of om juist de habitatkwaliteit aan te pakken. METAPHOR is met name geschikt als niet alleen de **patronen** van het landschap veranderen door inrichting of beheer, maar ook de **processen** in de populatie of metapopulatie.

#### SMALL STEPS

Small Steps is een bewegingsmodel dat de beweging van individuen simuleert in een complex, heterogeen landschap. De resultaten geven inzicht in de verspreiding van populaties in het landschap en in mogelijkheden van vestiging van individuen. Het model kan aanwijzingen geven of het landschap voor soorten toegankelijk is en of er sprake is van landschappelijke barrières of juist doorgangen. Daarnaast is het model bruikbaar bij onderzoek aan metapopulaties waarbij de mogelijkheid dat een soort een geïsoleerde habitat koloniseert een kritische factor is.

### 3.5 Ecologische en genetische gegevens: Kamsalamander, Boomkikker, Hazelworm en Zandhagedis

De geselecteerde soorten Kamsalamander, Boomkikker, Hazelworm en Zandhagedis, worden hieronder in detail behandeld. De tabellen 6-9 geven een inschatting van de hoeveelheid kennis en de relevantie voor het natuurbeheer van een aantal ecologische kenmerken. Het betreft hier een globale inschatting van de auteurs van de hoeveelheid informatie die over bepaalde aspecten van de ecologie van de betreffende soort bekend is; dit is dus geen wetenschappelijke analyse van de gegevens maar een *expert judgement*. Er is vooral gekeken of de bekende informatie voldoende is om het beheer van de gebieden goed te kunnen invullen.

Vooraf die aspecten waarbij de kennis onvoldoende scoort (O) en die tevens van belang zijn voor het beheer, verdienen een toelichting. Deze gelden voor alle vier de soorten en worden per onderwerp behandeld. Indien die kennis met een V ('voldoende' of 'vrij veel') wordt aangeduid betekent dit dat die kennis meestal voldoende is voor het uitvoeren van algemene maatregelen, maar die hoeft niet altijd genoeg te zijn als het gaat om plaatsgebonden maatwerk.

#### 3.5.1 Kamsalamander, *Triturus cristatus*



Box 6 Karakteristiek van de situatie van de Kamsalamander

#### **Kamsalamander**

**Verspreiding mondiaal:** Westelijk Palearctisch gebied. Van Wales tot de Russische Kurgan-provincie en van Zuid-Skandinavië tot Servië.

**Verspreiding in Nederland:** Ten oosten van de lijn Vlissingen - Groningen.

**Ondersoorten:** Geen.

**Habitat:** Poelen, moerassen, rivierarmen, groeven.

**Status:** Kwetsbaar.

**Bedreigingen:** o.a. verlies van voortplantingswater; ontwatering; landinrichting.

**Bescherming:** Ontsnippering, Verbinden, Veiligstellen van voortplantingswateren en het correcte beheer daarvan.

## Ecologische kenmerken

Tabel 6 Overzicht van een aantal ecologische kenmerken van de Kamsalamander en beoordeling van de kennis daarvan (Score). V: voldoende vastgesteld door onderzoek; O: anekdotische informatie gebaseerd op geen of slechts enkele onderzoeken. ●: relevantie van het kenmerk voor het natuurbeheer.

SOORT: Kamsalamander ( <i>Triturus cristatus</i> )			
Kenmerk	Informatie	Score	Beheer
verspreiding in NL	ten zuiden van de lijn Vlissingen-Groningen	V	●
voorkomen kernpopulaties	beste populaties onbekend	O	●
waterhabitat	poelen, moerassen, rivierarmen, groeven	V	●
landhabitat	bossen, houtwallen, ruigte in buurt van water	V	●
gevoeligheid voor waterkwaliteit	pH, EGV, helderheid	O	●
actief seizoen	februari-november	V	●
voortplantingscyclus	jaarlijks	V	
bevruchting	inwendig	V	
geslachtsrijpheid	na 3 jaar	V	
reproductiewijze	oviparie	V	
eilegperiode	april-juni	V	●
aantal eieren	200-400	V	
broedzorg	nee	V	
overleving larven	< 5%	O	
overleving juvenielen	22-75%	O	
overleving adulten per jaar	31-100% (gemiddeld 66%)	O	
duur larvale periode	3 maanden	V	●
generatieduur	2,5 jaar	O	
overwintering	op land	O	●
ouderdom	13-18 jaar (wild); 25-28 jaar (gevangenschap)	V	
sex ratio (M/V)	± 1	O	
populatiegrootte	grootste: 135 adulten (Meinweg, 1977)	O	●
dispersiecapaciteit	1000 m per jaar	O	●
home range	onbekend	O	●
minimumareaal	onbekend	O	●
plaatstrouw	onbekend	O	●
territoriaal gedrag	geen	V	
verdediging	afweeroepen, schrikhouding, bijten	V	
communicatie	visueel, via reuk, via aanraking, geluid	V	
voedsel-strategie	larven en adulten: carnivorie	V	
voedsel	regenwormen, naaktslakken, insecten en hun larven, eieren en larven van amfibieën, aas	V	
vijanden	Algemeen: vissen (o.a. Baars, Snoek), vogels (o.a. eenden, ganzen, meeuwen, Ooievaar, reigers, Bosuil, IJsvogel), zoogdieren. Larven: larven van waterkevers en libellen, Driedoornige stekelbaars, Goudvis. Juvenielen en adulten: Ringslang, Bunzing, spitsmuizen.	V	●
gemeenschappelijk voorkomen	andere watersalamanders, Boomkikker, Knoflookpad, Gewone pad, groene kikkers, Bruine kikker	V	●
bijzonderheden	neotenie komt voor; larven kunnen overwinteren	-	●

### Populatiedynamiek Kamsalamander

JEHLE *ET AL.* (2001) hebben schattingen van het jaarlijkse aantal reproducerende adulten ( $N_b$ ) en de effectieve populatie grootte ( $N_e$ ) gemaakt.  $N_b$  varieerde van 10.6 tot 101.8 individuen terwijl de effectieve populatiegrootte  $N_e$  varieerde van 9.6 tot 13.4 individuen ( $N_e/N$  tussen 0.09 en 0.16). Gezien de over het algemeen relatief lage schattingen van het totale aantal volwassen individuen zullen effectieve populatiegroottes bij deze salamanders meestal erg laag zijn. Doordat in veel

gebieden poelen verloren zijn gegaan en afstanden tussen poelen groter zijn geworden, vormen de kleine effectieve populatiegrootte en het relatief lage dispersievermogen risico's voor het optreden van inteelt. Populaties van de Kamsalamander ondervinden inderdaad een sterker effect van habitatfragmentatie dan bijvoorbeeld de Gewone pad. De Gewone pad heeft waarschijnlijk een vergelijkbare effectieve populatiegrootte maar vertoont een grotere dispersie.

### **Genetische informatie**

KRUPA *ET AL.* (2002) beschrijven 8 polymorfe microsatelliet merkers waarvan één niet in Hardy-Weinberg evenwicht was (zie verklarende woordenlijst). Zeven andere loci staan vermeld die niet polymorf waren in de onderzochte monsters. Verdere gegevens van deze loci zijn in de DNA database vermeld. Een aantal van deze loci vertoont polymorfismes tussen monsters uit andere delen van Europa (R. JEHL, *mond. med.*). Verschillende populatie-genetische studies met deze merkers zijn in uitvoering, maar er is nog niets over gepubliceerd.

### **Informatie uit modelonderzoek**

De Kamsalamander is vaak gebruikt in rivierstudies en op internationaal niveau. Op nationaal niveau is de Kamsalamander niet vaak gebruikt in modelanalyses, omdat het ontbreekt aan landsdekkende kaarten waarop alle voortplantingswateren zijn aangegeven die tevens zijn onderscheiden naar verschillen in watertype.

Met het model LARCH (Landschapsecologische Analyse en Richtlijnen voor de Configuratie van Habitats) is geanalyseerd waar verkeerswegen een groot effect op de duurzaamheid van populaties van de Kamsalamander hebben en waar mitigerende maatregelen naar verwachting effectief kunnen zijn bij het verhogen van die duurzaamheid. Voor de Kamsalamander is in kaart- en tabelvorm een overzicht gemaakt van locaties die kansrijk zijn om vast te stellen welke effecten ontsnipperende maatregelen hebben op populatieniveau; Hierbij wordt onderscheid gemaakt in locaties waar reeds ontsnipperende maatregelen bij rijkswegen zijn uitgevoerd, en locaties waar die maatregelen nog niet zijn getroffen, dus tussen locaties waar respectievelijk op korte termijn en op lange termijn effecten kunnen worden gemeten. Twee rijkswegtrajecten in Twente zijn voor de Kamsalamander als meest kansrijke onderzoeklocaties aangewezen en 9 andere trajecten als kansrijk. "kansrijk" wil in dit geval zeggen dat nader onderzoek naar de exacte verspreiding van Kamsalamanders en hun habitat ter plekke noodzakelijk is alvorens kan worden gesteld of deze trajecten eveneens in aanmerking komen. Het modelonderzoek kan niet zonder ecologisch veldwerk om vast te stellen of zich ter plaatse ook werkelijk populaties bevinden.

Belangrijk voor het vervolgonderzoek is of er bij het betreffende wegvak een nulmeting kan worden gedaan (zonder faunapassages). Dan wordt het mogelijk de situatie voor en na de aanleg van mitigerende maatregelen met elkaar te vergelijken.

De resultaten van de LARCH-studie vormen het uitgangspunt voor de evaluatie van de geschiktheid van bestaande meetnetten om in een volgende fase van het project (monitoring)gegevens te leveren, en voor het uitwerken van een concreet monitoringsplan voor de Kamsalamander.

## Conclusie

De Kamsalamander is een relatief goed onderzochte soort, maar desondanks is van deze soort nog veel onbekend. Voor een goed beheer (en goede bescherming) is meer kennis nodig over het voorkomen van kernpopulaties, overwinteringplekken, duur van de larvale periode, homerange, dispersie, populatiegrootte en minimum-areaal. Voor modelonderzoek moeten in ieder geval homerange, populatiegrootte en dispersie nog nader worden onderzocht.

Over water- en landhabitat is voldoende bekend en is geen extra onderzoek nodig; deze kennis moet (beter) ontsloten worden voor de beheerders.

### 3.5.2 Boomkikker, *Hyla arborea*



Box 7 Karakteristiek van de situatie van de Boomkikker

#### **Boomkikker**

**Verspreiding mondiaal:** Westelijk Palearctisch gebied.

Van Portugal tot de Caucasus en van Zweden naar het zuiden over heel Europa, behalve Zuid-Frankrijk en Zuidoost Spanje. Ontbreekt ook op de Britse eilanden.

**Verspreiding in Nederland:** West Zeeuws-Vlaanderen, Midden Noord-Brabant, Midden-Limburg, Achterhoek, Twente, Zuid-Drenthe.

**Ondersoorten:** 4. In Nederland: *Hyla arborea arborea*.

**Habitat:** Moerassen en poelen met struikgewas en hoge kruiden.

**Status:** Bedreigd.

**Bedreigingen:** Verlies van poelen, isolatie, intensief landgebruik.

**Bescherming:** Aanleg en herstel van poelen en moerassen. Verbinding van habitats. Correct beheer van de landhabitat.



## Ecologische kenmerken

In het kader van het soortbeschermingsplan Boomkikker is ecologisch onderzoek uitgevoerd. Daaruit blijkt dat het behoud en nieuwe aanleg van voortplantingswater belangrijk is maar dat ook het verbinden van de gebieden een zeer belangrijke rol speelt.

Tabel 7 *Overzicht van een aantal ecologische kenmerken van de Boomkikker en beoordeling van de kennis daarvan (Score). V: voldoende vastgesteld door onderzoek; O: anekdotische informatie gebaseerd op geen of slechts enkele onderzoeken. ●: relevantie van het kenmerk voor het natuurbeheer.*

SOORT: Boomkikker ( <i>Hyla arborea</i> )			
Kenmerk	Informatie	Score	Beheer
verspreiding in NL	West Zeeuws-Vlaanderen, midden Noord-Brabant, midden-Limburg, Achterhoek, Twente, Zuid-Drenthe	V	●
voorkomen kernpopulaties	beste populaties bekend	V	●
waterhabitat	moerassen en poelen	V	●
landhabitat	struikgewas en hoge kruiden	O	●
gevoeligheid voor waterkwaliteit	pH, EGV, helderheid	O	●
actief seizoen	april-oktober	V	●
voortplantingscyclus	jaarlijks	V	
bevruchting	uitwendig	V	
geslachtsrijpheid	na 2-3 jaar	V	
reproductiewijze	oviparie	V	
eilegperiode	april-juni	V	●
aantal eieren	150-300	V	
broedzorg	nec	V	
overleving larven	5%	O	
overleving juvenielen	24%	O	
overleving adulten per jaar	30-50%	O	
duur larvale periode	50-70 dagen	V	●
generatieduur	3 jaar	O	
overwintering	op land	V	●
ouderdom	3-6 jaar (wild); 14-20 jaar (gevangenschap)	V	
sex ratio (M/V)	1,67	O	
populatiegrootte	wisselend; grootste: 280 ♂♂ (Zuid-Eschmarke, 1998)	O	●
dispersiecapaciteit	12 km per jaar	V	●
home range	afhankelijk van kwaliteit habitat; 10-1000 m <sup>2</sup>	O	●
minimumareaal	onbekend	O	●
plaatstrouw	bekend uit Zeeuws-Vlaanderen	S	●
territoriaal gedrag	geen	O	
verdediging	afweerrhouding	O	
communicatie	geluid	V	
voedsel-strategie	larven: herbivorie, aaseter; adulten: carnivorie	V	
voedsel	een grote variatie aan ongewervelde dieren	V	
vijanden	eieren en larven: larven van waterinsecten, vissen, amfibieën; juvenielen en adulten: vogels, zoogdieren	V	●
gemeenschappelijk voorkomen	watersalamanders, Knoflookpad, Gewone pad, groene kikkers, Bruine kikker	V	●
bijzonderheden	soms na 1 jaar al deelname aan voortplanting	-	●

### **Genetische informatie**

EDENHAMN *ET AL.* (2000) hebben in Zweedse Boomkikkerpopulaties een zeer lage genetische diversiteit gevonden. Voor een deel kan dit samenhangen met postglaciale kolonisatie (foundereffect). Ze vonden echter ook een verband tussen isolatie en levensvatbaarheid van larven in geïsoleerde Boomkikkerpopulaties, wat kan wijzen op inteeltdepressie in kleine, geïsoleerde populaties als gevolg van habitatfragmentatie.

Populatiegenetisch onderzoek aan Boomkikkers in de Achterhoek laat aanzienlijke populatiedifferentiatie zien tussen populaties die gemiddeld 10 km van elkaar liggen. De genetische diversiteit is lager dan die in goed gedijende Deense populaties en vergelijkbaar met de diversiteit van populaties waarvoor in Denemarken een verlaging in de fitness door verminderde overlevingspercentages voor larven is gevonden (ANDERSEN *ET AL.*, 2004). Ditzelfde geldt voor de genetische diversiteit in een boomkikker populatie in de Doort (Limburg). In beide gebieden is het mogelijk dat inteeltproblemen een negatief effect hebben op de groeipotentie van de populaties. In hoeverre verminderde fitness door inteeltdepressie een rol speelt in Nederlandse Boomkikkerpopulaties (vooral in Zeeuws-Vlaanderen en Noord-Brabant, waar populaties niet groeien en geen of nauwelijks kolonisaties plaats vinden) verdient nader onderzoek.

#### *Merkers*

ARENS *ET AL.* (2000) beschreven 15 microsatteliet loci, waarvan er acht gebruikt zijn voor een populatiegenetische studie van Boomkikkers in de Achterhoek (rond Borculo). De merkers zijn ook gebruikt in de Deense studie (ANDERSEN *ET AL.*, 2004). Loci voor *Hyla regilla* (CALL & HALLETT, 1998) bleken niet te werken bij *Hyla arborea*, op één locus na.

### **Informatie uit modelonderzoek**

De Boomkikker is alleen gebruikt voor rivierstudies in de modellen LARCH, Methaphor en Small Steps.

### **Conclusies**

Hoewel er veel over de boomkikker bekend is, is er onvoldoende informatie om vast te stellen wanneer een gebied voldoende kwaliteit heeft voor de boomkikker. Vaak is sprake van een 'best professional guess' die onvoldoende kan worden onderbouwd. Vooral de kwaliteit van de landhabitat verdient nader onderzoek.

### 3.5.3 Hazelworm, *Anguis fragilis*



Box 8 Karakteristiek van de situatie van de Hazelworm

#### **Hazelworm**

**Verspreiding mondiaal:** Westelijk Palaearctisch gebied. Vrijwel het hele continent van Europa en naar het oosten tot West-Siberië en Noordwest-Iran. Ontbreekt in Ierland en op de grote eilanden in de Middellandse Zee.

**Verspreiding in Nederland:** Het Pleistocene deel van het land (oosten en zuiden). De authenticiteit van de populaties uit de duinen is onduidelijk.

**Ondersoorten:** 3. In Nederland: *Anguis fragilis fragilis*.

**Habitat:** Halfopen begroeiingen op warme plaatsen met een vochtige bodem, vooral in bosranden, open plekken in bossen, oude heide-vegetaties, kalkgraslanden; soms in tuinen, parken, weg- en spoorbermen.

**Status:** Kwetsbaar.

**Bedreigingen:** Dichtgroei van bossen; isolatie; machinaal maaien.

**Bescherming:** Correct beheer van de habitat; zorgvuldig beheer van randen van paden en wegen.

## Ecologische kenmerken

Tabel 8 Overzicht van een aantal ecologische kenmerken van de Hazelworm en beoordeling van de kennis daarvan (Score). V: voldoende vastgesteld door onderzoek; O: anekdotische informatie gebaseerd op geen of slechts enkele onderzoeken. ●: relevantie van het kenmerk voor het natuurbeheer.

SOORT: Hazelworm ( <i>Anguis fragilis</i> )			
Kenmerk	Informatie	Score	Beheer
verspreiding in NL	oosten en zuiden; oorsprong van de duinpopulaties onduidelijk	O	●
voorkomen kernpopulaties	onbekend	O	●
Habitat	open plekken in en langs bossen, oude heide, kalkgraslanden, weg- en spoorbermen	V	●
actief seizoen	maart-oktober	V	●
Paartijd	april-mei	V	●
voortplantingscyclus	tweejaarlijks	V	
bevruchting	inwendig	V	
geslachtsrijpheid	onbekend	O	
reproductiewijze	ovoviviparie	V	
geboorteperiode	augustus-oktober	V	●
aantal jongen	7-9 (5-26; 6-18)	O	
broedzorg	nee	V	
overleving juvenielen	onbekend	O	
overleving adulten per jaar	onbekend	O	
generatieduur	onbekend	O	
overwinteringsplaatsen	onbekend	O	●
Ouderdom	maximaal 15 jaar (wild); 30 jaar (gevangenschap)	V	
Sex ratio (M/V)	1; mogelijk iets meer vrouwtjes	O	
populatie-dichtheid	714/ha (Wageningse Berg, 2003)	O	●
dagactiviteit	van 8 tot 20 uur	O	●
dispersiecapaciteit	0-46 m per uur	O	●
home range	2-1115 m <sup>2</sup>	O	●
minimumareaal	onbekend	O	●
plaatstrouw	wisselend	O	●
territoriaal gedrag	onbekend	O	
verdediging	zelden; soms aposematisch gedrag	O	
communicatie	via reuk en smaak	O	
Voedsel	naaktslakken, regenwormen	O	
Vijanden	vogels, reptielen	V	●
gemeenschappelijk voorkomen	Levendbarende hagedis, Adder, Gladde slang, Ringslang, Zandhagedis	V	●
bijzonderheden	zeer verborgen levenswijze; geslachtsonderscheid soms moeilijk	-	●

## Ecologisch onderzoek aan de Hazelworm

De ecologie van de Hazelworm is nog slecht bekend (DELY, 1981; STUMPEL, 1990B). Aan het eind van de jaren zeventig is een meerjarig onderzoek verricht in het Amerongse Bos (STUMPEL, 1985) en recent zijn in Engeland (PLATENBERG, 1999) en in Duitsland (ALFERMANN & VÖLKL, 2004) populaties in detail bestudeerd. In het kader van het onderhavige onderzoek is een veldstudie opgezet op de Wageningse Berg met het tweeledige doel om aanvullende ecologische informatie te verzamelen over deze soort en om een indruk te geven van de inspanning die nodig is om de ecologie op te helderen. Dit laatste is van belang omdat algemeen ernstig wordt onderschat hoeveel inspanning dierecologisch onderzoek vergt. Het onderzoek op de

Wageningse Berg duurt nog voort, maar heeft inmiddels waardevolle nieuwe informatie opgeleverd (VAN DER SLUIJS, 2003; HOPMAN & TIJDINK, 2005). In het Wapserveld (Drenthe) is in 2004 een meerjarig veldonderzoek gestart.

Tijdens de seizoenen 2003 en 2004 werden in een transect langs de bosrand in totaal 621 vangsten van Hazelwormen gedaan. Deze hadden betrekking op 278 gemerkte individuen, die een of meer keren werden teruggevangen. De terugvangsten gaven informatie over hun activiteit, verplaatsingen, home range en terreinkeuze en gaven inzicht in de populatiesamenstelling en –dynamiek. De resultaten van eerder vermelde onderzoeken werden deels bevestigd, maar het onderzoek wierp soms ook een ander licht op de kenmerken van de soort. Zo bleek de Hazelworm veel mobieler te kunnen zijn dan op grond van bestaande informatie bekend was: er werden verplaatsingen van ruim 45 m per uur vastgesteld, terwijl dieren ook langdurig plaatstrouw konden zijn. Verder onderzoek is nodig om de verplaatsingspatronen beter in beeld te krijgen en de homerange nader te specificeren.

Bevestigd werd het bestaan van een tweejarige reproductiecyclus en de geringe invloed van staartbreuk op het reproductiesucces. Onopgehelderd bleef de conditie van de populatie, waar het aandeel oude dieren veel lager was dan verwacht werd op basis van de relatief hoge leeftijd die de dieren kunnen bereiken. Het geeft aanleiding de hypothese te stellen dat de populatie negatieve gevolgen ondervindt van isolatie.

Een apart probleem bij de Hazelworm is het geslachtsonderscheid. Dit geschiedt meestal op grond van het kleurpatroon en de tekening op de rug, flanken en buik, maar deze methode is niet volledig betrouwbaar. Uit het onderzoek bleek dat een index van kopbreedte en kopromplengte de betrouwbaarheid sterk verhoogde. Beide sexen hebben de neiging om bij stress (zoals vastpakken) hun gepaarde geslachtsorganen uit te stulpen. Voorheen meende men dat alleen mannetjes dit deden, maar nu is aangetoond dat ook vrouwtjes dat doen en dat de morfologische verschillen tussen de verschillende geslachtsorganen heel klein zijn. Een onderwerp dat nodig diepgaander moet worden bestudeerd (cf., ZIEGLER & BÖHME, 1997).

De veldwaarnemingen maakten duidelijk dat de populatie zich ophoudt in een smalle overgangsstrook tussen het bos en de grasberm. Deze strook vertoonde een grote variatie in de structuur van de vegetatie, die werd gedomineerd door hoge grassen en bramen. De vergaarde kennis is nog onvoldoende om in de lengte van het transect specificaties van voorkeuren voor bepaalde structuurtypen te kunnen geven. Wel is een directe relatie gevonden met het beheer van de berm en bosrand. De gangbare maatregelen zijn schadelijk en dienen te worden aangepast in timing, intensiteit en plaats van uitvoering.

Het onderzoek toonde eens te meer aan dat ecologische informatie onontbeerlijk is bij het nemen van de juiste beslissingen over het beheer van gebieden waar reptielen voorkomen.

### **Genetische informatie**

Er is geen literatuur bekend over genetische studies aan de Hazelworm. Er zijn dus ook geen bruikbare merkers beschikbaar. Juist omdat de soort zo teruggetrokken leeft zou genetisch onderzoek kunnen bijdragen aan demografisch onderzoek en onderzoek naar dispersie.

### De Hazelworm in modelonderzoek

Voor zover bekend heeft de Hazelworm slechts éénmaal een rol gespeeld in een modelanalyse, namelijk in het Meer Jaren Programma Ontsnippering (MJPO), maar gezien de gebrekkige ecologische kennis die daaraan ten grondslag moet hebben gelegen, wordt die informatie als weinig relevant geschat.

### Conclusie

Het onderzoek op de Wageningse Berg laat zien dat dat veldecologisch onderzoek, hoe tijdrovend dat ook is, al op korte termijn informatie kan opleveren die direct toepasbaar is in de praktijk van het natuurbeheer. Aanvullend onderzoek is noodzakelijk omdat veel kennis over de Hazelworm nog ontbreekt.

### 3.5.4 Zandhagedis, *Lacerta agilis*



Box 9 Karakteristiek van de situatie van de Zandhagedis

#### **Zandhagedis**

**Verspreiding mondiaal:** Palaearctisch gebied. Van Zuid-England naar het oosten tot het Baikalmeer en Noordwest-China. In Europa van Zuid-Zweden tot de Pyreneeën en Noord-Griekenland; ontbreekt in Italië.

**Verspreiding in Nederland:** Zandgronden in het Pleistocene deel van het land en in de duinen, inclusief die van enkele Waddeneilanden.

**Ondersoorten:** 9. In Nederland: *Lacerta agilis agilis*.

**Habitat:** Open begroeiingen op zandgronden. Heidevelden, duinen, weg- en spoorbermen.

**Status:** Kwetsbaar.

**Bedreigingen:** Verlies van habitat; onjuist beheer van de heide.

**Bescherming:** Veiligstellen van de beste habitats; verbetering van het beheer van de heide; vergroting van de oppervlakte aan heide.



## Ecologische informatie

Tabel 9 Overzicht van een aantal ecologische kenmerken van de Zandhagedis en beoordeling van de kennis daarvan (Score). V: voldoende vastgesteld door onderzoek; O: anekdotische informatie gebaseerd op geen of slechts enkele onderzoeken. ●: relevantie van het kenmerk voor het natuurbeheer.

SOORT: Zandhagedis ( <i>Lacerta agilis</i> )		Score	Beheer
Kenmerk	Informatie		
verspreiding in NL	oosten en zuiden, kustduinen, enkele Waddeneilanden	V	●
voorkomen kernpopulaties	een aantal relatief grote populaties is bekend	O	●
habitat	heide, kustduinen, weg- en spoorbermen	V	●
actief seizoen	april-september (juvenielen t/m oktober)	V	●
paartijd	april - begin mei	V	●
voortplantingscyclus	jaarlijks	V	
bevruchting	inwendig	V	
geslachtsrijpheid	in derde jaar	V	
reproductiewijze	oviparie	V	
plaats van eiafzetting	open zandplekken	V	●
periode van eiafzetting	eind mei - begin juli	V	●
uitkomen van eieren	augustus - oktober	V	●
aantal eieren	gemiddeld 6,2 per vrouwtje per jaar (1-17)	V	
broedzorg	alleen tijdens het leggen van eieren	V	
eisterfte	<i>onbekend</i>	O	
overleving juvenielen	slechts van 1 populatie bekend	O	
overleving adulten per jaar	slechts van 1 populatie bekend	O	
generatieduur	gemiddeld 4,83 jaar	O	
overwinteringsplaatsen	anekdotische informatie	O	
ouderdom	maximaal 12 jaar (wild)	V	
sex ratio (M/V)	< 1	O	
populatie dichtheid	100 per ha (Hamert, 1976-1982)	O	●
dagactiviteit	van 8 tot 20 uur	V	●
dispersiecapaciteit	tot 1200 m in een jaar	O	●
home range	250-1350 m <sup>2</sup>	O	●
minimumareaal	<i>onbekend</i>	O	●
plaatstrouw	groot	O	●
territoriaal gedrag	mannelijks verjagen rivalen	V	
verdediging	bijten	V	
communicatie	via zicht, reuk en smaak	V	
voedsel	hoofdzakelijk Geleedpotigen	V	●
vijanden	vooral vogels, ook reptielen en zoogdieren	V	●
gemeenschappelijk voorkomen	Levendbarende hagedis, Adder, Gladde slang, Ringslang, Hazelworm	V	●
bijzonderheden	-	-	

## Genetische informatie

In Zweden is vrij veel genetisch onderzoek verricht aan de Zandhagedis. Men vond als algemene soortkenmerken een gemiddelde leeftijd van 5-6 jaar (maximaal 10 jaar of meer). Dieren zijn volwassen na ca. 3 jaar voor mannetjes en 4 jaar voor vrouwtjes. Overlap in generaties is mogelijk. Grote mannetjes hebben een grotere bijdrage in nakomelingschap en zodoende is de effectieve populatiegrootte lager. OLSSON *ET AL.* (1994) hebben spermacompetitie bekeken waaruit bleek dat meervoudige ouderschap mogelijk is. Het vaderschap hing niet af van volgorde of tijd tussen paringen.

OLSSON *ET AL.* (1996A) hebben vastgesteld dat er een significante relatie bestaat tussen het genotype en fenotype van de nakomeling. Zij vonden een paternaal effect op fitnessparameters en genetische verschillen hierin in een Zweedse populatie wat mogelijk berust op diversifiërende selectie door klimaatomstandigheden in noordelijke populaties. OLSSON *ET AL.* (1996B) hebben inteelt bestudeerd in een natuurlijke populatie waarin ca. 10% van de pas uitgekomen individuen misvormd was. Misvormingen hadden een genetische basis en waren het gevolg van inteelt. Inteeltvermijding was indirect doordat mannetjes verder migreren dan vrouwtjes. Er was een sterke selectie tegen inteelt, en minder dan 3% van de normaal uitzijende jongen van nakomelingschappen met misvormingen overleefde het eerste jaar. Tevens waren er aanwijzingen dat minder verwante vaders een grotere bijdrage leveren aan de nakomelingschap van een broedsel in gevallen van paringen met verschillende vaders (OLSSON *ET AL.*, 1996c). Nakomelingen van ouders die genetisch meer dan gemiddeld van elkaar verschilden, hadden een hogere overlevingskans.

Twee studies waarin populatiedifferentiatie is bekeken (GULLBERG *ET AL.*, 1998, 1999) laten een sterke populatiedifferentiatie zien tussen populaties verspreid over Zuid- en Midden-Zweden ( $F_{ST} = 0.30$ ). Heterozygotie (in microsatelliet loci en minisatelliet fingerprints) in geïsoleerde 'relict'populaties in Midden Zweden was verrassend hoog terwijl de meer continue geachte populaties in het zuiden veel lagere waarden gaven. In tegenspraak hiermee correleerde de diversiteit in MHC polymorfismen (gerelateerd aan het functioneren van het immuunsysteem) wel met de populatie-demografische schattingen (MADSEN *ET AL.*, 2000). Dit is een indicatie dat de huidige populatie-demografische parameters (grootte en isolatie van populaties) van zeer recente datum zijn en de nog bestaande genetische variatie in deze Zweedse populaties slecht kunnen voorspellen.

#### *Merkers*

Er zijn negen microsatelliet loci ontwikkeld waarvan 3 nul-allelen lijken te bevatten en de resterende zes in Hardy-Weinberg (HW) evenwicht zijn en voor genetisch onderzoek bruikbaar zijn. Vier van deze microsatellieten geven ook producten bij de Levendbarende hagedis (GULLBERG *ET AL.*, 1997). Door de redelijk brede toepasbaarheid van microsatellieten tussen andere verwante soorten is het aannemelijk dat een aantal van de microsatelliet loci ontwikkeld voor de Muurhagedis (NEMBRINI & OPPLIGER, 2003) en Levendbarende hagedis (BOUDJEMADI *ET AL.*, 1999) ook bruikbaar zullen zijn in de Zandhagedis.

#### **Zandhagedis in modelonderzoek**

Voor de Zandhagedis is alleen het model LARCH gebruikt. Er is een verspreidingskaartbeeld gemaakt door middel van koppeling met de begroeiingstypekaarten. De Zandhagedis is ook regelmatig meegenomen in nationale natuurevaluaties (Natuurbalans en Natuurverkenning). Daarnaast is de Zandhagedis opgenomen in regionale studies als de "Ijzeren Rijn" en "Natuurontwikkelingsplan en natuurbrug Zanderij Crailo".



## 4 Natuurbeheer voor amfibieën en reptielen

### 4.1 Ontsluiting van kennis voor beheerders

Om een soort adequaat te kunnen beschermen en zijn habitat optimaal te beheren is kennis nodig over de ecologische en genetische karakteristieken van die soort. Ondanks dat deze kennis bijna altijd beperkt is moet ze toegankelijk zijn en moet er iets mee worden gedaan. Wat dat betreft opereren onderzoekers en beheerders vaak op verschillende

fronten. Onderzoekers publiceren veel in vaktijdschriften en vaak in een andere taal, waardoor de informatie niet door beheerders wordt gelezen (b.v. STUMPEL, 2004). De communicatie tussen onderzoekers en beheerders zou aanzienlijk moeten verbeteren..

Soortbeschermingsplannen (SBP's) kunnen een goed middel zijn in de bundeling van kennis en de vertaling naar de praktijk, maar ze zijn (nog) niet altijd even goed onderbouwd. Zo is er een SBP voor de Knoflookpad (CROMBAGHS & CREEMERS, 2001), maar het is onvoldoende bekend hoe de landhabitat er uitziet en hoe de soort daar gebruik van maakt. Ook de prioriteitstelling voor SBP's is niet altijd even duidelijk. Er bestaat wel een SBP voor de Adder in Limburg (LENDERS *ET AL.*, 2002), maar de zeldzamere en meer bedreigde Gladde slang ontbeert een dergelijk plan.

Veel informatie voor beheerders is gepubliceerd in de nieuwsbrieven behorend bij de landelijke soortbeschermingsplannen, nieuwsbrieven van de Werkgroep Monitoring van RAVON, het blad van deze stichting, en tijdschriften als De Levende Natuur, Natura, het Natuurhistorisch Maandblad en het Vakblad Natuurbeheer. Enkele provincies kennen eigen beschermingsplannen, waarin een grote hoeveelheid informatie voor beheerders te vinden is (bijvoorbeeld het soortbeschermingsplan voor de Ringslang van de Provincie Utrecht en de poelenbrochure van de Provincie Gelderland). Daarnaast wordt -vaak lokaal of regionaal- onderzoek uitgevoerd door diverse ecologische adviesbureaus (veel van deze bureaus zijn verenigd in het Netwerk Groene Bureaus, [www.natuurnet.nl/ngb](http://www.natuurnet.nl/ngb)) en onderzoekinstellingen. Deze hebben alle hun eigen archieven die slechts beperkt toegankelijk zijn en waar vaak moet worden betaald voor gegevens. Mede omdat er tegenwoordig weinig geld beschikbaar is voor nieuw ecologisch onderzoek, zou het breed verspreiden van goede onderzoeksresultaten aanzienlijk kunnen bijdragen aan het vergroten en beter ontsluiten van de kennis ten behoeve van een juist beheer van habitats voor amfibieën en reptielen in het algemene belang van natuurbescherming.

Het is gebleken dat het natuurbeheer voor amfibieën en reptielen niet is ingebed in een structuur, maar dat de uitvoering daarvan afhankelijk is van het enthousiasme en de kennis van individuele beheerders. Een betere organisatie zou op zijn plaats zijn. Er kan ook niet van beheerders worden verlangd dat ze allen individueel alle nieuwe kennis volgen die uit onderzoek beschikbaar komt.

Tabel 10. *Overzicht van recente publicaties waaruit de ontsluiting van kennis naar de praktijk blijkt.*

1.	Nieuwsbrieven van de Werkgroep Monitoring voor het Meetnet amfibieën en reptielen. Uitgave van stichting RAVON (werkgroep monitoring aan de Universiteit van Amsterdam (UVA) te Amsterdam).
2.	Soortbeschermingsplannen (SBP) m.b.t. amfibieën en reptielen: Soortbeschermingsplan Boomkikker, Soortbeschermingsplan Geelbuikvuurpad & Vroedmeesterpad, Soortbeschermingsplan Knoflookpad
3.	RAVON blad in het algemeen. Uitgave: stichting RAVON (Reptielen Amfibieën en Vissen Onderzoek Nederland).
4.	CD-Rom Poelen en amfibieën/ Ponds and amphibians. Alterra, Wageningen. 2000.
5.	“Amfibieën en de ringslang terug in de Gelderse Vallei”. Uitgave Bureau Natuurbalans, gemaakt in opdracht van Stichting Vernieuwing Gelderse Vallei, 1994.
6.	“Zandhagedissen in de provincie Utrecht – inrichting en beheer”. Uitgave: Provincie Utrecht en stichting RAVON, 2000.
7.	“Poelen in Gelderland – aanleg en onderhoud van poelen”. Uitgave: Landschapsbeheer Gelderland i.s.m. provincie Gelderland, Dienst Landelijk Gebied en stichting RAVON, 2001.
8.	“CD rekening houden met habitatrictlijnsoorten in Noord-Brabant”. Uitgave: provincie Noord-Brabant i.s.m. stichting RAVON, 2002.
9.	“Soortbeschermingsplan Kamsalamander provincie Utrecht”. Uitgave: provincie Utrecht i.s.m. ecologisch adviesbureau Viridis en stichting RAVON, 2003.
10.	“Soortbeschermingsplan Ringslang provincie Utrecht”. Uitgave: provincie Utrecht i.s.m. ecologisch adviesbureau Viridis en stichting RAVON, 2003.
11.	Nieuwsbrieven “Geelbuikvuurpad en vroedmeesterpad 2000 – 2004”. Uitgave: platform geelbuikvuurpad en vroedmeesterpad i.s.m. provincie Limburg en het Ministerie van Landbouw Natuur en Voedselkwaliteit.

## 4.2 Beheer afhankelijk van doelstelling gebied

Vaak doen zich in het beheer conflicten voor wanneer belangen vanuit ecosystemen of soorten met elkaar strijdig zijn of lijken te zijn. De beheerder maakt dan zelf keuzes welke zaken de hoogste prioriteit krijgen. Dit probleem kan worden vermeden wanneer vooraf de hoofddoelstelling van een beheereenheid wordt vastgesteld. Daartoe is het nodig dat van alle soorten die apart beschermd en beheerd moeten worden, wordt bepaald welke gebieden in Nederland voor hen het belangrijkste zijn. Indien deze gebieden de hoofddoelstelling krijgen om het voor de betreffende soort te beheren, hoeven en mogen geen concessies worden gedaan aan andere (neven-)doelstellingen en kan het beheer voor die soort optimaal worden uitgevoerd. Het is nog steeds gebruikelijk dat botanische en landschappelijke belangen prevaleren boven die van diersoorten. De bedreigde en wettelijk beschermde status van de meeste amfibieën en reptielen dwingen om deze houding te veranderen.

### 4.3 Maatwerk in het beheer

Bij het beheer dient speciale aandacht te zijn voor de keuze van de eventuele ingreep, de intensiteit en de frequentie daarvan, de timing en de schaal waarop die wordt uitgevoerd. Het beheer van de populatie moet daarbij centraal staan en niet dat van individuen. De beheerder dient zich van te voren op de hoogte te stellen van de bestaande informatie over de ecologie en het beheer van de soort of soortgroep. Indien onvoldoende bekend is dient volgens het principe van 'best professional judgement' te worden gewerkt en moet eventueel onmiddellijk worden bijgestuurd wanneer nieuwe informatie beschikbaar komt. Het blijft een leerproces, waarbij het van het grootste belang is dat de effecten van het beheer worden gemeten en dat daarover wordt gerapporteerd. Algemene beheermaatregelen kunnen een gunstige uitgangssituatie voor een diergroep opleveren, maar het is niet mogelijk om bij het terreinbeheer maatwerk voor amfibieën en reptielen in het algemeen te leveren, evenmin als dat mogelijk is voor vogels in het algemeen. Het is wel mogelijk om een terrein optimaal te beheren voor een soort, bijvoorbeeld de Kamsalamander.

In navolging van Engeland (DORSET HEATHLAND FORUM, z.j.; MOULTON & CORBETT, 1999) is het sterk aan te bevelen om voor habitats een beheerkalender te maken, waarin gedetailleerd staat wanneer welke maatregelen kunnen of moeten worden uitgevoerd en wanneer niet. In Engeland deed men dit bij wijze van vertaalslag, omdat men van beheerders niet verwachtte dat ze alle literatuur over een grote verscheidenheid aan soorten in hun gebieden zouden kunnen bijhouden.

Vaak wordt het beheer voor amfibieën en reptielen gebaseerd op onderzoek door vrijwilligers. Deze inspanningen zijn heel nuttig als ze op verantwoorde wijze gebeuren. Voor iedereen die zich met onderzoek bezighoudt zou moeten gelden dat de onderzochte populatie geen schade mag ondervinden van het onderzoek. Indien dierproeven nodig zijn geven zowel de Flora- en Faunawet als de Wet op het Dierenwelzijn (WOD) duidelijke richtlijnen hoe men daarmee dient om te gaan.



## 5 Conclusies en aanbevelingen

Ondanks de regelgeving en ondanks het feit dat velen zich inspinnen voor beheer, behoud en bescherming, verslechtert de situatie van amfibieën en reptielen in Nederland. Dit geeft aan dat de maatregelen onvoldoende effectief zijn.

Van veel soorten is al de nodige ecologische en genetische informatie bekend. De aspecten waarover we bij alle soorten amfibieën en reptielen het minste weten zijn: voorkomen van kernpopulaties, overwintering(splekken), populatiegrootte, dispersiecapaciteit, homerange, minimumareaal en plaatstrouw.

**Aanbeveling:** Maak een top-10 van gebieden die essentieel zijn, omdat ze de belangrijkste kernpopulaties omvatten. Stel daarbij prioriteiten en zorg voor adequate bescherming en beheer van de belangrijkste gebieden. Baken af welk areaal daarbij voor die soort specifiek per gebied moet worden beheerd en zorg dat deze informatie bij alle terreinbeheerders bekend wordt.

Beheerders van terreinen zijn niet altijd op de hoogte van de aanwezigheid van bepaalde soorten, de exacte plaatsen waar ze voorkomen en de periode waarin verstoring desastreus kan uitpakken voor een populatie.

**Aanbeveling:** Verzamel zoveel mogelijk informatie over seizoensactiviteiten, belangrijke habitats en bijvoorbeeld bekende overwinteringsplekken en maak die informatie bekend bij beheerders.

Er blijkt te weinig bekend te zijn over het voorkomen van de Hazelworm en de winterverblijfplaatsen van Knoflookpad en Kamsalamander.

**Aanbeveling:** Verzamel zoveel mogelijk waarnemingen van genoemde soorten en voer een inventarisatie uit. Onderzoek ook de genetische eigenschappen van de genoemde soorten.

Het beheer van gebieden waar amfibieën en reptielen voorkomen kan beter en effectiever. Voor een adequate bescherming van amfibieën en reptielen is zowel ecologische als genetische kennis vereist evenals kennis van de habitatkwaliteit (welke kenmerken en dimensies maken een gebied bij uitstek geschikt voor een bepaalde soort).

**Aanbeveling:** Onderzoek hoe bepaalde kennislacunes kunnen worden opgevuld en geef daarin een prioritering aan van soorten waarvoor dat het meest dringend is.

**Aanbeveling:** Vertaal kennis in gefundeerde maatregelen, en geef aan wat goede combinaties zijn, wat een goede volgorde van maatregelen is, en in welke tijd van het jaar ze mogen worden uitgevoerd (beheerkalender).

**Aanbeveling:** In bepaalde gebieden die voor amfibieën en reptielen van bijzonder groot belang zijn, moet het beheer in de eerste plaats worden afgestemd op de aanwezige soorten van deze diergroepen.

Beheerders moeten in de dagelijkse praktijk rekening houden met veel soorten.

**Aanbeveling:** Onderzoek hoe het beheer van de overige gebieden zodanig kan worden ingericht dat een zo groot mogelijk aantal soorten (soortgroepen) hiervan profiteert.

Wanneer op zich voldoende bekend is over ecologische kenmerken om een goed beheer van de habitat en metapopulaties mogelijk te maken, blijkt dat deze kennis vaak niet voldoende ontsloten is of in onvoldoende mate in de praktijk wordt toegepast.

**Aanbeveling:** Verbeter de kennisontsluiting door publicaties mogelijk te maken waarin onderzoekers de kennis publiceren die beheerders ondersteunt bij het beheer.

**Aanbeveling:** Stimuleer discussies tussen onderzoekers, terreinbeherende organisaties en beleidsmedewerkers over soortenbeheer, bijvoorbeeld door het organiseren van themadagen en het geven van lezingen.

Het is noodzakelijk om een kritische analyse uit te voeren van beheermaatregelen die zijn uitgevoerd en van de effecten die die maatregelen op de populaties amfibieën en reptielen hebben gehad.

**Aanbeveling:** Maak een lijst van maatregelen waarvan bewezen is dat ze effectief zijn. Dit zou een waardevolle en kosteneffectieve benadering kunnen zijn waarbij niet alle ecologische en genetische aspecten nieuw onderzocht hoeven worden, maar waarbij praktijkervaring de basis vormt. De methode zou 'evidence-based ecology' kunnen heten.

Onderzoekers moeten, waar mogelijk, hun onderzoeksresultaten en rapporten zo inrichten dat beheerders ze kunnen gebruiken.

**Aanbeveling:** Maak op basis van dit rapport een brochure waarin beheerders van natuurterreinen een handreiking krijgen voor een amfibie- en reptielvriendelijk terreinbeheer.

## Literatuur

- ALCOBENDAS, M., H. DOPAZO & P. ALBERCH (1996): Geographic variation in allozymes of populations of *Salamandra salamandra* (Amphibia: Urodela) exhibiting distinct reproductive modes. *Journal of Evolutionary Biology* 9: 83-102.
- ALFERMANN, D. & W. VÖLKL (2004): Zur Fortpflanzungsbiologie der Blindschleiche (*Anguis fragilis* L., 1758) im Lechtal. *Salamandra* 40(1): 25-36.
- ARENS, P., W. VAN 'T WESTENDE, R. BUGTER, M.J.M. SMULDERS & B. VOSMAN (2000): Microsatellite markers for the European tree frog *Hyla arborea*. *Molecular Ecology* 9: 1944-1946.
- ARNTZEN, J.W. (2003): *Triturus cristatus* Superspecies – Kammolch-Artenkreis. In K. GROSSENBACHER & B. THIESMEIER (EDS.): Schwanzlurche (Urodela) IIA. Salamandridae II: *Triturus* 1, pp. 421-514. *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*, Band 4/IIA. Aula-Verlag, Wiebelsheim.
- ARNTZEN, J. W. & P.M. GARCIA (1995): Morphological and allozyme studies of midwife toads (genus *Alytes*), including the description of two new taxa from Spain. *Contributions to Zoology* 65: 5-34.
- BABIK, W., J. M. SZYMURA AND J. RAFINSKI (2003): Nuclear markers, mitochondrial DNA and male secondary sexual traits variation in a newt hybrid zone (*Triturus vulgaris* x *T. montandoni*). *Molecular Ecology* 12: 1913-1930.
- BEEBEE, T.J.C. & R.A. GRIFFITHS (2000): *Amphibians and Reptiles*. HarperCollins Publishers, London. 270 pp.
- BEEBEE, T.J.C. & G. ROWE (2000): Microsatellite analysis of natterjack toad *Bufo calamita* Laurenti populations: Consequences of dispersal from a Pleistocene refugium. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 367-381.
- BEEBEE, T.J.C. & G. ROWE (2001): Application of genetic bottleneck testing to the investigation of amphibian declines: A case study with natterjack toads. *Conservation Biology* 15: 266-270.
- BEKHUIS, R. (2003): Terrestrische bewegingen van de Kamsalamander (*Triturus cristatus*) in een agrarisch landschap. Een radiotracking experiment voor metapopulatie onderzoek binnen het Greenveins project. Intern rapport, Alterra, Wageningen. 47 pp. + bijl.
- BERLIN, S., J. MERILÄ & H. ELLEGREN (2000): Isolation and characterization of polymorphic microsatellite loci in the common frog, *Rana temporaria*. *Molecular Ecology* 9: 1938-1939.
- BERRY, O., M.D. TOCHER & S.D. SARRE (2004): Can assignment tests measure dispersal? *Molecular Ecology*. 13: 551-561.
- BISCHOFF, W. (1984): *Lacerta agilis* Linnaeus 1758 - Zauneidechse. In W. BÖHME (ED): *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Vol. 2(1): 23-68. Aula Verlag, Wiesbaden.
- BLANKE, I. (2004): Die Zauneidechse - zwischen Licht und Schatten. *Zeitschrift für Feldherpetologie*, Beiheft 7. Laurenti Verlag, Bielefeld. 160 pp.

- BLOUIN, D.G. & H.L. GIBBS (2003): Isolation and characterization of microsatellite loci in the black rat snake (*Elaphe obsoleta*). *Molecular Ecology Notes* 3: 98-99.
- BOUDJEMADI, K., O. MARTIN, J.C. SIMON & A. ESTOUP (1999): Development and cross-species comparison of microsatellite markers in two lizard species, *Lacerta vivipara* and *Podarcis muralis*. *Molecular Ecology* 8: 518-520.
- BREDE, E.G., G. ROWE, J. TROJANOWSKI & T.J.C. BEEBEE (2001): Polymerase chain reaction primers for microsatellite loci in the Common Toad *Bufo bufo*. *Molecular Ecology Notes* 1: 308-310.
- BREDE, E.G. & T.J.C. BEEBEE (2004): Contrasting population structures in two sympatric anurans: implications for species conservation. *Heredity* 92: 110-117.
- BROEKMEYER, M., H. DIJKSTRA, H. FARJON, M. GOOSSEN, R. REIJNEN, J. ROOS-KLEIN LANKHORST, S. DE VRIES, R. ALKEMADE & F. BETHE (2000): Effecten van ongewijzigd ruimtelijk beleid op natuur, landschap en recreatie 1995-2020: Achtergrond document methode VIJNO toets fase 1. Alterra-rapport 047. Alterra, Wageningen.
- BUIT, A.M.C.F., H. BUSSINK, J. DIRKSEN, R.P.H. SNEP & N. GEILEN (1998): Delta-Econet, Ecologische netwerkstudie van het benedenrivierengebied. Alterra, Wageningen en RIZA, Arnhem.
- BUIT, A.M.C.F., H. BUSSINK, J. DIRKSEN, R.P.H. SNEP, J. SIMONS & W.M. LIEFVELD (1999): Maasplassen-econet: Ecologische netwerkstudie van het Maasplassen-gebied. Intern rapport IBN-DLO, Wageningen en RIZA, Arnhem.
- BUSCHMANN, H. (2002): Fecundity of yellow-bellied toads *Bombina variegata* under free-range conditions: An indication of risk-spreading strategy. *Amphibia Reptilia* 23: 362-369.
- CALL, D.R., J.G. HALLETT, S.G. MECH & M. EVANS (1998): Considerations for measuring genetic variation and population structure with multilocus fingerprinting. *Molecular Ecology* 7: 1337-1346.
- CAPPELLE, H.M.P. & A.H.P. STUMPEL (2003): Ecologie op de weegschaal. Verkenning van de raak- en snijvlakken tussen juridisch-bestuurlijke en ecologische principes en uitgangspunten. Alterra, Wageningen. 53 pp.
- CAPULA, M. (1997): High genetic variability in insular populations of the lacertid lizard, *Podarcis muralis*. *Biochemical Systematics and Ecology* 25: 411-417.
- CAPULA, M. & L. LUISELLI (1994): Reproductive strategies in alpine adders, *Vipera berus*. The black females bear more often. *Acta Oecologica* 15: 207-214.
- CARLSSON, M., M. ISAKSSON, M. HOGGREN & H. TEGELSTRÖM (2003): Characterization of polymorphic microsatellite markers in the adder, *Vipera berus*. *Molecular Ecology Notes* 3: 73-75.
- CORBETT, K.F. & D.L. TAMARIND (1979): Conservation of the Sand Lizard, *Lacerta agilis*, by habitat management. *British Journal of Herpetology* 5(12): 799-823.
- CROMBAGHS, B.H.J.M. & R.C.M. CREEMERS (2001): Beschermingsplan knoflookpad. Rapport Directie Natuurbeheer nr. 2001/019. Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, Wageningen. 82 pp.
- CROMBAGHS, B.H.J.M. & H.J.R. LENDERS (2001): Beschermingsplan boomkikker 2001-2005. Rapport Directie Natuurbeheer nr. 42. Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, Wageningen. 50 pp.



- DE BADTS, E. (2003): The influence of terrestrial habitat on occurrence and colonisation of ponds by the Crested Newt *Triturus cristatus* in Twente, the Netherlands. Intern rapport, Alterra, Wageningen. 13 pp.
- DELY, O.G. (1981): *Anguis fragilis* Linnaeus 1758 - Blindschleiche. In W. BÖHME (HRSG.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Band 1, pp. 241-258. Wiesbaden.
- DORBOSCH, M. & P.H. VAN HOOFF (2000): De adder in het Meinweggebied, een morfologische vergelijking met twee andere Nederlandse populaties. Stichting Natuurpublicaties Limburg, Maastricht.
- DORSET HEATHLAND FORUM (z.j.): Heathland Management Calendar. Dorset County Council. Bournemouth.
- EDENHAMN, P. (1996): Spatial dynamics of the European tree frog (*Hyla arborea* L.) in a heterogeneous landscape. Proefschrift Universiteit Uppsala, Uppsala. 129 pp.
- EDENHAMN, P., M. HOGGREN & A. CARLSON (2000): Genetic diversity and fitness in peripheral and central populations of the European tree frog *Hyla arborea*. *Hereditas* 133: 115-122.
- FOPPEN, R.P.B., T. VAN DER SLUIS, P. VERDONSCHOT & T.H. VAN DEN HOEK (1996): Netwerkevaluatie in riviersystemen: Netwerkmodellen voor de doelsoorten van de Zandmaas en procedure voor het bepalen van vuistregels voor ruimtelijke inrichting. Werkrapport Maas 962. IBN-DLO, Wageningen en RIZA, Arnhem.
- FORSMAN, A., J. MERILÄ & L.E. LINDELL (1994): Do scale anomalies cause differential survival in *Vipera berus*? *Journal of Herpetology* 28: 435-440.
- FRIGGE, P., V. KOBUSSEN, K. MUSTERS & G. VAN WERSCH (1978): Inventarisatie Herpetofauna Meynweggebied. Rapport Nr.141, Afdeling Dieroecologie, Katholieke Universiteit, Nijmegen. 109 pp.
- GARNER, T.W.J., B. GAUTSCHI, S. ROTHLISBERGER & H.U. REYER (2000): A set of CA repeat microsatellite markers derived from the pool frog, *Rana lessonae*. *Molecular Ecology* 9: 2173-2175.
- GARNER, T.W.J. & B.R. SCHMIDT (2003): Relatedness, body size and paternity in the alpine newt, *Triturus alpestris*. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B* 270: 619-624.
- GARNER, T.W.J., B.R. SCHMIDT, P. HOECK & B.J. VAN (2003): Di- and tetranucleotide microsatellite markers for the Alpine newt (*Triturus alpestris*): characterization and cross-priming in five congeners. *Molecular Ecology Notes* 3: 186-188.
- GAUTSCHI, B., A. WIDMER & J.C. KOELLA (2000): Isolation and characterization of microsatellite loci in the dice snake (*Natrix tessellata*). *Molecular Ecology* 9: 2191-2193.
- GAUTSCHI, B., A. WIDMER, J. JOSHI & J.C. KOELLA (2002): Increased frequency of scale anomalies and loss of genetic variation in serially bottlenecked populations of the dice snake, *Natrix tessellata*. *Conservation Genetics* 3: 235-245.
- GIBBS, H.L. & P.J. WEATHERHEAD (2001): Insights into population ecology and sexual selection in snakes through the application of DNA-based genetic markers. *Journal of Heredity* 92: 173-179.

- GODINHO, R., O.S. PAULO, N. FERRAND, C. LUIS, H.D., ROSA *ET AL.* (2003): Major patterns of population differentiation in the Iberian Schreiber's green lizard (*Lacerta schreiberi*) inferred from protein polymorphism. *Herpetological Journal* 13: 35-42.
- GOLDBERG, C.S., T. EDWARDS, M.E. KAPLAN & M. GOODE (2003): PCR primers for microsatellite loci in the tiger rattlesnake (*Crotalus tigris*, Viperidae). *Molecular Ecology Notes* 3: 539-541.
- GORMAN, G.C., M. SOULE, S.Y. YANG & E. NEVO (1975): Evolutionary Genetics of Insular Adriatic Lizards. *Evolution* 29: 52-71.
- GRAF, J.D. & M. POLLS PELAZ (1989): Evolutionary genetics of the *Rana esculenta* complex. In: R.M. DAWLEY & J.P. BOGART (EDS): *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*, pp. 289-301. New York State Museum, New York.
- GROENVELD, A. & G.F.J. SMIT (2001): Handleiding voor het monitoren van amfibieën in Nederland. RAVON Werkgroep Monitoring, Amsterdam.
- GROSSE, W.-R. (1994): *Der Laubfrosch: Hyla arborea*. Die Neue Brehm-Bücherei, Band 615. Westarp Wissenschaften, Magdeburg. 211 pp.
- GULLBERG, A., M. OLSSON & H. TEGELSTRÖM (1997): Male mating success, reproductive success and multiple paternity in a natural population of sand lizards: Behavioural and molecular genetics data. *Molecular Ecology* 6: 105-112.
- GULLBERG, A., H. TEGELSTRÖM & M. OLSSON (1997): Microsatellites in the sand lizard (*Lacerta agilis*): Description, variation, inheritance, and applicability. *Biochemical Genetics* 35: 281-295.
- GULLBERG, A., M. OLSSON & H. TEGELSTRÖM (1998): Colonization, genetic diversity, and evolution in the Swedish sand lizard, *Lacerta agilis* (Reptilia, Squamata). *Biological Journal of the Linnean Society* 65: 257-277.
- GULLBERG, A., M. OLSSON AND H. TEGELSTRÖM (1999): Evolution in populations of Swedish sand lizards: Genetic differentiation and loss of variability revealed by multilocus DNA fingerprinting. *Journal of Evolutionary Biology* 12: 17-26.
- GÜNTHER, R. (HRSG.) (1996): *Die Amphibien und Reptilien Deutschlands*. Gustav Fischer Verlag, Jena. 825 pp.
- HELLRIEGEL, B. & H.U. REYER (2000): Factors influencing the composition of mixed populations of a hemiclinal hybrid and its sexual host. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 906-918.
- HELMS, T. (2002): Population dynamics in a Danish metapopulation of spadefoot toads *Pelobates fuscus*. *Ecography* 25: 303-313.
- HELMS, T. & G. NACHMAN (2002): Simulating viability of a spadefoot toad *Pelobates fuscus* metapopulation in a landscape fragmented by a road. *Ecography* 25: 730-744.
- HILLE, A., I.A.W. JANSSEN, S.B.J. MENKEN M. SCHLEGEL & R.S. THORPE (2002): Heterologous amplification of microsatellite markers from colubrid snakes in European natricines (Serpentes: Natricinae). *Journal of Heredity* 93: 63-66.
- HITCHINGS, S.P. & T.J.C. BEEBEE (1996): Persistence of British natterjack toad *Bufo calamita* Laurenti (Anura: Bufonidae) populations despite low genetic diversity. *Biological Journal of the Linnean Society* 57: 69-80.

- HITCHINGS, S.P. & T.J.C. BEEBEE (1997): Genetic substructuring as a result of barriers to gene flow in urban *Rana temporaria* (common frog) populations: implications for biodiversity conservation. *Heredity* 2: 117-127.
- HITCHINGS, S.P. & T.J.C. BEEBEE (1998): Loss of genetic diversity and fitness in common toad (*Bufo bufo*) populations isolated by inimical habitat. *Journal of Evolutionary Biology* 11: 269-283.
- HÖGGREN, M. & H. TEGELSTRÖM (1995): DNA fingerprinting shows within-season multiple paternity in the Adder (*Vipera berus*). *Copeia* 1995: 271-277.
- HOLDER, L.A. & A.D'A. BELLAIRS (1963): Litter records for common lizard and slow worm. *British Journal of Herpetology* 3: 133.
- HOOGVEEN, Y.R. (2001): Analyse ruimtelijke samenhang natuurgebieden: scenariostudie ex-ante toets VIJNO. Intern rapport, Alterra, Wageningen.
- HOPMAN, J. & M. TIJDINK (2005): Ecology of a Slow Worm population at the Wageningse Berg in the Netherlands. Intern rapport Alterra, Wageningen. 41 pp.
- HOTZ, H., P. BEERLI & C. SPOLSKY (1992): Mitochondrial DNA reveals formation of nonhybrid frogs by natural matings between hemiclinal hybrids. *Molecular Biology and Evolution* 9: 610-620.
- JAGGI, C., T. WIRTH & B. BAUR (2000): Genetic variability in subpopulations of the asp viper (*Vipera aspis*) in the Swiss Jura mountains: Implications for a conservation strategy. *Biological Conservation* 94: 69-77.
- JANSSEN, J.A.M. & J.H.J. SCHAMINÉE (RED.) (2004): Europese natuur in Nederland. Soorten van de habitatrictlijn. KNNV Uitgeverij, Utrecht. 112 pp.
- JEHLE, R., J.W. ARNTZEN, T. BURKE, A.P. KRUPA & W. HOEDL (2001): The annual number of breeding adults and the effective population size of syntopic newts (*Triturus cristatus*, *T. marmoratus*). *Molecular Ecology* 10: 839-850.
- KABISCH, K. & H. BELTER (1968): Das verzehren von Amphibien und Reptilien durch Vögel. *Zoologische Abhandlungen: Abhandlungen und Berichte aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde in Dresden* 29(15): 191-227.
- KRAAIJEVELD, S.F.J.L., G. ROWE, T.J.C. BEEBEE & R.A. GRIFFITHS (2003): Microsatellite markers for the Mallorcan midwife toad *Alytes muletensis*. *Molecular Ecology Notes* 3: 152-154.
- KRUPA, A.P., R. JEHL, D.A. DAWSON, L.K. GENTLE, M. GIBBS ET AL. (2002): Microsatellite loci in the crested newt (*Triturus cristatus*) and their utility in other newt taxa. *Conservation Genetics* 3: 87-89.
- KRUUK, L.E.B., B.C. SHELDON & J. MERILÄ (2002): Severe inbreeding depression in collared flycatchers (*Ficedula albicollis*). *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B* 269: 1581-1589.
- LANGTON, T.E.S., C.L. BECKETT & J.P. FOSTER (2001): Great Crested Newt Conservation Handbook. Froglife, Halesworth. 55 pp.
- LAUGEN, A.T., A. LAURILA & J. MERILÄ (2003): Latitudinal and temperature-dependent variation in embryonic development and growth in *Rana temporaria*. *Oecologia* 135: 548-554.
- LAUGEN, A.T., A. LAURILA, K. RASANEN & J. MERILÄ (2003): Latitudinal countergradient variation in the common frog (*Rana temporaria*) development rates: Evidence for local adaptation. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 996-1005.

- LAURILA, A. & P. SEPPA (1998): Multiple paternity in the common frog (*Rana temporaria*): genetic evidence from tadpole kin groups. *Biological Journal of the Linnean Society* 63: 221-232.
- LAURILA, A., S. KARTTUNEN & J. MERILÄ (2002): Adaptive phenotypic plasticity and genetics of larval life histories in two *Rana temporaria* populations. *Evolution* 56: 617-627.
- LENDERS, A.J.W. (2000): Beschermingsplan vroedmeesterpad en geelbuikvuurpad 2000-2004. Rapport Directie Natuurbeheer nr. 38, Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, Wageningen. 61 pp.
- LENDERS, A.J.W., M. DORENBOSCH & P. JANSSEN (2002): Beschermingsplan Adder Limburg. Adviesbureau Natuurbalans-Limes Divergens, Nijmegen en Natuurhistorisch Genootschap in Limburg, Roermond. 81 pp.
- LOMAN, J. (2002): Temperature, genetic and hydroperiod effects on metamorphosis of brown frogs *Rana arvalis* and *R. temporaria* in the field. *Journal of Zoology* 258: 115-129.
- LUISELLI, L. (1996): Individual success in mating balls of the grass snake, *Natrix natrix*: Size is important. *Journal of Zoology* 239: 731-740.
- LUSCHER, B., K. GROSSENBACHER & A. SCHOLL (2001): Genetic differentiation of the common toad (*Bufo bufo*) in the Swiss Alps. *Amphibia Reptilia* 22: 141-154.
- MACCULOCH, R.D., R.W. MURPHY, J. FU, I.S. DAREVSKY & F. DANIELYAN (1997): Disjunct habitats as islands: Genetic variability in the Caucasian rock lizard *Lacerta portschinskii*. *Genetica* 101: 41-45.
- MADSEN, T., R. SHINE, J. LOMAN & T. HAKANSSON (1992): Why do female adders copulate so frequently? *Nature* 355: 440-441.
- MADSEN, T., B. STILLE & R. SHINE (1996): Inbreeding depression in an isolated population of adders *Vipera berus*. *Biological Conservation* 75: 113-118.
- MADSEN, T., R. SHINE, M. OLSSON & H. WITZELL (1999): Restoration of an inbred adder population. *Nature* 402: 34-35.
- MADSEN, T., M. OLSSON, H. WITZELL, B. STILLE, A. GULLBERG ET AL. (2000): Population size and genetic diversity in sand lizards (*Lacerta agilis*) and adders (*Vipera berus*). *Biological Conservation* 94: 257-262.
- MASSOT, M. & J. CLOBERT (2000): Processes at the origin of similarities in dispersal behaviour among siblings. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 707-719.
- MERILÄ, J., A. FORSMAN & L.-E. LINDELL (1992): High frequency of ventral scale anomalies in *Vipera berus* populations. *Copeia* 1992: 1127-1130.
- MÖLLER, S. (1996): Nahrungsökologische Untersuchungen an *Lacerta agilis* und *Lacerta vivipara*. Proefschrift Universiteit van Jena, Jena.
- MONTFOORT, D. & J.W. VAN VEEN (1986): Activiteitspatronen van de Boomkikker (*Hyla arborea*). Rapport Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem/Leersum/Texel. 79 pp.
- MOULTON, N. & K. CORBETT (1999): The Sand Lizard Conservation Handbook. Rapport English Nature, Peterborough. 24 pp.
- NEMBRINI, M. & A. OPPLIGER (2003): Characterization of microsatellite loci in the wall lizard *Podarcis muralis* (Sauria: Lacertidae). *Molecular Ecology Notes* 3: 123-124.
- NICHOLSON, A.M. & I.F. SPELLERBERG (1989): Activity and home range of the lizard *Lacerta agilis*. *Herpetological Journal* 1(8): 362-365.

- NURNBERGER, B., S. HOFMAN, B.B. FORG, G. PRAETZEL, A. MACLEAN *ET AL.* (2003): A linkage map for the hybridising toads *Bombina bombina* and *B. variegata* (Anura : Discoglossidae). *Heredity* 91: 136-142.
- OLSSON, M. (1993): Male preference for large females and assortative mating for body size in the sand lizard (*Lacerta agilis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32: 337-341.
- OLSSON, M., A. GULLBERG & H. TEGELSTRÖM (1994): Sperm competition in the sand lizard, *Lacerta agilis*. *Animal Behaviour* 48: 193-200.
- OLSSON, M., A. GULLBERG, R. SHINE, T. MADSEN & H. TEGELSTRÖM (1996): Paternal genotype influences incubation period, offspring size, and offspring shape in an oviparous reptile. *Evolution* 50: 1328-1333.
- OLSSON, M., A. GULLBERG & H. TEGELSTRÖM (1996): Malformed offspring, sibling matings, and selection against inbreeding in the sand lizard (*Lacerta agilis*). *Journal of Evolutionary Biology* 9: 229-242.
- OLSSON, M. & R. SHINE (1996): Does reproductive success increase with age or with size in species with indeterminate growth? A case study using sand lizards (*Lacerta agilis*). *Oecologia* 105: 175-178.
- OLSSON, M. & T. MADSEN (2001): Promiscuity in sand lizards (*Lacerta agilis*) and adder snakes (*Vipera berus*): Causes and consequences. *Journal of Heredity* 92: 190-197.
- OLSSON, M. & T. ULLER (2002): Developmental stability and genetic architecture: A comparison within and across thermal regimes in tadpoles. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 625-633.
- OLSSON, M., T. MADSEN, J. NORDBY, E. WAPSTRA, B. UJVARI *ET AL.* (2003): Major histocompatibility complex and mate choice in sand lizards. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* 7: 254-256.
- OVERLEG DUINHAGEDIS (1999): De duinhagedis voor de toekomst behouden; over beheer, versnippering en monitoring. Verslagen en Technische Gegevens No.79, Instituut voor Systematiek en Populatiebiologie (Zoölogisch Museum), Universiteit van Amsterdam. 83 pp.
- PAHKALA, M., A. LAURILA & J. MERILÄ (2002): Effects of ultraviolet-B radiation on common frog *Rana temporaria* embryos from along a latitudinal gradient. *Oecologia* 133: 458-465.
- PAKKASMAA, S., J. MERILÄ & R.B. O'HARA (2003): Genetic and maternal effect influences on viability of common frog tadpoles under different environmental conditions. *Heredity* 91: 117-124.
- PALO, J.U., R.B. O'HARA, A.T. LAUGEN, A. LAURILA, C.R. PRIMMER *ET AL.* (2003): Latitudinal divergence of common frog (*Rana temporaria*) life history traits by natural selection: Evidence from a comparison of molecular and quantitative genetic data. *Molecular Ecology* 12: 1963-1978.
- PETZOLD, H.-G. (1971): Blindschleiche und Scheltopusik. Die Neue Brehm.Bücherei Nr. 448. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt. 102 pp.
- PIDANCIER, N., P. GAUTHIER, C. MIQUEL & F. POMPANON (2002): Polymorphic microsatellite DNA loci identified in the common frog (*Rana temporaria*, Amphibia, Ranidae). *Molecular Ecology Notes* 2: 304-305.

- PINHO, C., F. SEQUEIRA, R. GODINHO, D.J. HARRIS & N. FERRAND (2004): Isolation and characterization of nine microsatellite loci in *Podarcis bocagei* (Squamata: Lacertidae). *Molecular Ecology Notes* 4: 286-288.
- PLATENBERG, R.J. (1999): Population ecology and conservation of the slow worm *Anguis fragilis* in Kent. Proefschrift Universiteit van Kent, Canterbury. 175 pp.
- PLÖTNER, J. (1998): Genetic diversity in mitochondrial 12S rDNA of western Palearctic water frogs (Anura, Ranidae) and implications for their systematics. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 36: 191-201.
- POUWELS, R., M.J.S.M. REIJNEN, J.T.R. KALKHOVEN & J. DIRKSEN (2002): Ecoprofielen voor soortanalyses van ruimtelijke samenhang met LARCH. Alterra-rapport 493. Alterra, Wageningen.
- POUWELS, R., G.W.T.A. GROOT BRUINDERINK & H. KUIPERS (2003): Ecologisch rendement van ontsnippering: de casestudie edelhert en wild zwijn Veluwe. Alterra-rapport 533. Alterra, Wageningen.
- PRIMMER, C.R. & J. MERILÄ (2002): A low rate of cross-species microsatellite amplification success in Ranid frogs. *Conservation Genetics* 3: 445-449.
- RAFINSKI, J. & W. BABIK (2000): Genetic differentiation among northern and southern populations of the moor frog *Rana arvalis* Nilsson in central Europe. *Heredity* 84: 610-618.
- RAHMEL, U. & S. MEYER (1988): Populationsökologische Daten von *Lacerta agilis* argus (Laurenti, 1768) aus Niederösterreich. In D. GLANDT & W. BISCHOFF (EDS.): *Biology and conservation of the Sand lizard (Lacerta agilis)*. Mertensiella, Bonn 1: 220-234.
- RASANEN, K., A. LAURILA & J. MERILÄ (2003): Geographic variation in acid stress tolerance of the moor frog, *Rana arvalis*. I. Local adaptation. *Evolution* 57: 352-362.
- RASANEN, K., A. LAURILA & J. MERILÄ (2003): Geographic variation in acid stress tolerance of the moor frog, *Rana arvalis*. II. Adaptive maternal effects. *Evolution* 57: 363-371.
- REH, W. & A. SEITZ (1990): The influence of land use on the genetic structure of populations of the common frog *Rana temporaria*. *Biological Conservation* 54: 239-249.
- REIJNEN R. & B. KOOLSTRA (1998): Evaluatie van de ecologische verbindingzones in de provincie Gelderland. IBN-rapport nr. 372. IBN-DLO, Wageningen.
- REIJNEN, R., E. VAN DER GRIFT, M. VAN DER VEEN, M. PELK, A. LÜCHTENBORG & D. BAL (2000): De weg mét de minste weerstand: opgave ontsnippering. Alterra, Wageningen en Expertisecentrum LNV, Wageningen.
- RIJKSINSTITUUT VOOR VOLKSGEZONDHEID EN MILIEU, ALTERRA & LANDBOUW ECONOMISCH INSTITUUT (2000): *Natuurbalans 2000*. Samsom, Alphen aan den Rijn. 148 pp.
- ROWE, G., T.J.C. BEEBEE & T. BURKE (1997): PCR primers for polymorphic microsatellite loci in the anuran amphibian *Bufo calamita*. *Molecular Ecology* 6: 401-402.
- ROWE, G., T.J.C. BEEBEE & T. BURKE (1998): Phylogeography of the natterjack toad *Bufo calamita* in Britain: Genetic differentiation of native and translocated populations. *Molecular Ecology* 7: 751-760.

- ROWE, G., T.J.C. BEEBEE & T. BURKE (1999): Microsatellite heterozygosity, fitness and demography in natterjack toads *Bufo calamita*. *Animal Conservation* 2: 85-92.
- ROWE, G., T.J.C. BEEBEE & T. BURKE (2000): A microsatellite analysis of natterjack toad, *Bufo calamita*, metapopulations. *Oikos* 88: 641-651.
- ROWE, G., T.J.C. BEEBEE & T. BURKE (2000): A further four polymorphic microsatellite loci in the natterjack toad *Bufo calamita*. *Conservation Genetics* 1: 371-372.
- ROWE, G., T.J.C. BEEBEE (2001): Fitness and microsatellite diversity estimates were not correlated in two outbred anuran populations. *Heredity* 87: 558-565.
- ROWE, G., T.J.C. BEEBEE (2001): Polymerase chain reaction primers for microsatellite loci in the common frog *Rana temporaria*. *Molecular Ecology Notes* 1: 6-7.
- ROWE, G., T.J.C. BEEBEE (2003): Population on the verge of a mutational meltdown? Fitness costs of genetic load for an amphibian in the wild. *Evolution* 57: 177-181.
- SCHMIDT, B.R., H. HOTZ, B.R. ANHOLT, G.D. GUEX & R.D. SEMLITSCH (1998): Factors contributing to the maintenance of the genetic polymorphism at the locus LDH-B in the pool frog, *Rana lessonae*. *Canadian Journal Of Zoology* 76: 795-804.
- SCOTT, I.A.W., C.M. HAYES, J.S. KEOGH & J.K. WEBB (2001): Isolation and characterization of novel microsatellite markers from the Australian tiger snakes (Elapidae: *Notechis*) and amplification in the closely related genus *Hoplocephalus*. *Molecular Ecology Notes* 1: 117-119.
- SCRIBNER, K.T., J.W. ARNTZEN & T. BURKE (1994): Comparative analysis of intra- and interpopulation genetic diversity in *Bufo bufo*, using allozyme, single-locus microsatellite, minisatellite, and multilocus minisatellite data. *Molecular Biology and Evolution* 11: 737-748.
- SCRIBNER, K.T., J.W. ARNTZEN & T. BURKE (1997): Effective number of breeding adults in *Bufo bufo* estimated from age-specific variation at minisatellite loci. *Molecular Ecology* 6: 701-712.
- SCRIBNER, K.T., J.W. ARNTZEN, N. CRUDDACE, R.S. OLDHAM & T. BURKE (2001): Environmental correlates of toad abundance and population genetic diversity. *Biological Conservation* 98: 201-210.
- SEMLITSCH, R.D. (1993): Asymmetric competition in mixed populations of tadpoles of the hybridogenetic *Rana esculenta* complex. *Evolution* 47: 510-519.
- SEMLITSCH, R.D. (1993): Effects of different predators on the survival and development of tadpoles from the hybridogenetic *Rana esculenta* complex. *Oikos* 67: 40-46.
- SEMLITSCH, R.D., S. SCHMIEDEHAUSEN, H. HOTZ & P. BEERLI (1996): Genetic compatibility between sexual and clonal genomes in local populations of the hybridogenetic *Rana esculenta* complex. *Evolutionary Ecology* 10: 531-543.
- SEMLITSCH, R.D., H. HOTZ & G.D. CUEx (1997): Competition among tadpoles of coexisting hemiclones of hybridogenetic *Rana esculenta*: Support for the frozen niche variation model. *Evolution* 51: 1249-1261.
- Seppa, P. & A. Laurila (1999): Genetic structure of island populations of the anurans *Rana temporaria* and *Bufo bufo*. *Heredity* 82: 309-317.

- Sjögren, G.P. & L.M. Berg (1999): Allozyme variation as a demographic predictor at high latitudes: The moor frog and the pool frog at 60degreeN. *Hereditas* 130: 317-323.
- SMIT, G.F.J., A. ZUIDERWIJK & R.P.W.H. FELIX (1997): Handleiding voor monitoring van reptielen in Nederland. Tweede druk. RAVON Werkgroep Monitoring, Amsterdam. 36 pp.
- SMITH, N.D. (1999): Reproduction of the Slow-worm, (*Anguis fragilis*), in relation to climate and distribution. In C. MIAUD & R. GUYÉTANT (EDS): *Current studies in herpetology*, pp. 403-411. Societas Europaea Herpetologica, Le Bourget du Lac. 478 pp.
- SOM, C., B.R. ANHOLT & H.U. REYER (2000): The effect of assortative mating on the coexistence of a hybridogenetic waterfrog and its sexual host. *American Naturalist* 156: 34-46.
- SOMMER, S. & P.B. PEARMAN (2003): Quantitative genetic analysis of larval life history traits in two alpine populations of *Rana temporaria*. *Genetica* 118: 1-10.
- STAHLBERG, F., M. OLSSON & T. ULLER (2001): Population divergence of developmental thermal optima in Swedish common frogs, *Rana temporaria*. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 755-762.
- STARING CENTRUM, INSTITUUT VOOR BOS- EN NATUURONDERZOEK & INFORMATIE- EN KENNISCENTRUM NATUURBEHEER (1999): Schetsboek, Nederland vanuit drie invalshoeken: biodiversiteit, mensen-wensen en kenmerkendheid-identiteit. Van Eck & Oosterink, Kesteren.
- STRIJBOSCH, H. (1981): Inheemse hagedissen als prooi voor andere organismen. *De Levende Natuur* 83(3): 89-102.
- STRIJBOSCH, H. (1986): Niche segregation in sympatric *Lacerta agilis* and *L.vivipara*. In Z.ROČEK (ED.): *Studies in Herpetology*, p. 449-453. Charles University, Prague. 754 pp.
- STRIJBOSCH, H. (1987): Nest site selection of *Lacerta agilis* in the Netherlands. In J.J. VAN GELDER, H. STRIJBOSCH & P.J.M. BERGERS (EDS.): *Proceedings of the 4th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*, Nijmegen, 17-21 August 1987, p. 375-378. Faculty of Sciences, Nijmegen.
- STRIJBOSCH, H. (1988): Reproductive biology and conservation of the Sand lizard. In D. GLANDT & W. BISCHOFF (EDS.): *Biology and conservation of the Sand lizard (Lacerta agilis)*. Mertensiella, Bonn 1: 132-145.
- STRIJBOSCH, H. & R.C.M. CREEMERS (1988): Comparative demography of sympatric populations of *Lacerta vivipara* and *Lacerta agilis*. *Oecologia* 76(1): 20-26.
- STRIJBOSCH, H. & J.J. VAN GELDER (1996): Brutpflege bei *Lacerta agilis* und *Lacerta vivipara*. *Die Eidechse*, Bonn/Bremen 7(17): 24-29.
- STRIJBOSCH, H. & J.J. VAN GELDER (1997): Population structure of lizards in fragmented landscapes and causes of their decline. In W. BÖHME, W. BISCHOFF & T. ZIEGLER (EDS.): *Herpetologia Bonnensis; Proceedings of the 8th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*, 23-27 August 1995, pp. 347-351. Museum Alexander Koenig, Bonn. 416 pp.
- STRONKS, D.J. (1999): Boomkickers in Gelderland. Evaluatie Monitoringsprogramma 1993-1997 & Herziening Boomkikkerbeschermingsplan Achterhoek. Rapport Buro Veldbiologisch Onderzoek J. Stronks, Winterswijk. 68 pp. + 7 app.



- STUMPEL, A.H.P. (1985): Biometrical and ecological data from a Netherlands population of *Anguis fragilis* (Reptilia, Sauria, Anguillidae). *Amphibia-Reptilia* 6(2): 181-194.
- STUMPEL, A.H.P. (1987A): Distribution and present numbers of the Tree frog *Hyla arborea* in Zeeland Flanders, The Netherlands (Amphibia, Hylidae). *Bijdragen tot de Dierkunde* 57(2): 151-163.
- STUMPEL, A.H.P. (1987B): Features of the aquatic habitat of the Tree frog *Hyla arborea*. In J.J. VAN GELDER, H. STRIJBOSCH & P.J.M. BERGERS (EDS.): Proceedings of the 4th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica, Nijmegen, 17-21 August 1987, p. 379-384. Faculty of Sciences, Nijmegen. 473 pp.
- STUMPEL, A.H.P. (1988): Habitat selection and management of the Sand lizard, *Lacerta agilis* L., at the Utrechtse Heuvelrug, Central Netherlands. In D. GLANDT & W. BISCHOFF (EDS.): Biology and conservation of the Sand lizard (*Lacerta agilis*). *Mertensiella*, Bonn 1: 122-131.
- STUMPEL, A.H.P. (1990A): On hibernation sites in the tree frog *Hyla arborea*. *Amphibia-Reptilia* 11(3): 304-306.
- STUMPEL, A.H.P. (1990B): De geheimzinnige hazelworm. In J.J. VAN GELDER & A.H.P. STUMPEL (RED.): Van waarneming tot beleid; verslag van de zevende studiedag van de WARN op 7 oktober 1989 te Nijmegen, pp. 37-51. Rapport Nr. 6, Werkgroep Amfibieën en Reptielen Nederland (WARN), Amsterdam. 82 pp.
- STUMPEL, A.H.P. (1990C): Kunstmatige biotopen kunnen zandhagedissen aantrekken. *Bosbouwvoorlichting* 29(1/2): 6.
- STUMPEL, A.H.P. (2004): Reptiles and amphibians as targets for nature management. *Alterra Scientific Contributions* 13. Alterra, Wageningen. 210 pp.
- STUMPEL, A.H.P. & G. HANEKAMP (1986): Habitat and ecology of *Hyla arborea* in The Netherlands. In: Z. ROČEK (ED.): *Studies in Herpetology*, p. 409-411. Charles Universiteit, Praag. 754 pp.
- STUMPEL, A.H.P. & C.F. VAN DE BUND (1991): Zandhagedissen (*Lacerta agilis*) in het nationale park De Hoge Veluwe; een oriënterend onderzoek naar hun terreingebruik en eiafzetting met behulp van transecten. Intern rapport 91/21, Rijksinstituut voor Natuurbeheer. Arnhem, Leersum en Texel. 39 pp.
- STUMPEL, A.H.P. & H. SIEPEL (1993): Naar meetnetten voor reptielen en amfibieën. Rapport 033, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen. 116 pp.
- STUMPEL, A.H.P. & U. TESTER (EDS.) (1993): Ecology and conservation of the European tree frog; proceedings of the 1st international workshop on *Hyla arborea*, 13-14 February 1992, Potsdam, Germany. DLO-Institute for Forestry and Nature Research, Wageningen. 105 pp.
- STUMPEL, A.H.P. & B.H.J.M. CROMBAGHS (1995): Verbreitung und Situation des Laubfrosches (*Hyla arborea* L.) in den Niederlanden. In A. GEIGER (HRSG.): *Der Laubfrosch (Hyla arborea L.) - Ökologie und Artenschutz*. *Mertensiella* (Bonn) 6: 41-56.
- STUMPEL, A.H.P. & B. WEZEMAN (2000): Poelen en amfibieën/Ponds and amphibians. CD-ROM. Alterra, Wageningen en KipCDi-producties, Westerbork.
- TESTER, U. (1990): Artenschützerisch relevante Aspekte zur Ökologie des Laubfrosches (*Hyla arborea* L.). Proefschrift Universiteit Basel, Basel. 291 pp.

- THIESMEIER, B. & A. KUPFER (2000): Der Kammolch: eine Wasserdrache in Gefahr. Zeitschrift für Feldherpetologie, Beiheft 1. Laurenti, Bochum. 158 pp.
- TUNNER, H.G. (2000): Evidence for genomic imprinting in unisexual triploid hybrid frogs. *Amphibia Reptilia* 21: 135-141.
- UJVARI, B., T. MADSEN, T. KOTENKO, M. OLSSON, R. SHINE *ET AL.* (2002): Low genetic diversity threatens imminent extinction for the Hungarian meadow viper (*Vipera ursinii rakosiensis*). *Biological Conservation* 105: 127-130.
- ULLER, T., M. OLSSON & F. STAHLBERG (2002): Variation in heritability of tadpole growth: An experimental analysis. *Heredity* 88: 480-484.
- ULLER, T., M. OLSSON & T. MADSEN (2003): Family and population effects on disease resistance in a reptile. *Heredity* 91: 112-116.
- ULLER, T. & M. OLSSON (2003): Life in the land of the midnight sun: Are northern lizards adapted to longer days? *Oikos* 101: 317-322.
- VAN DER GRIFT, E.A. & B.J.H. KOOLSTRA (2001): Toets natuurontwikkelingsplan en natuurbrug Zanderij Crailo: Nut en noodzaak van de ecologische verbinding, effectiviteit van de natuurbrug en toetsing herinrichting sportpark. Alterra-rapport 168. Alterra, Wageningen.
- VAN DER GRIFT, E.A., R.P.H. SNEP & J. VERBOOM (2002): Het effect van faunapassages bij rijkswegen op de levensvatbaarheid van dierpopulaties – potentiële onderzoeklocaties. DWW-Ontsnipperingssreeks deel 41. Rapport DWW-2002-086, Rijkswaterstaat, Delft en rapport 611, Alterra, Wageningen. 76 pp.
- VAN DER GRIFT, E.A., R. POWELS & R. REIJNEN (2003): Meerjarenprogramma Ontsnippering; Knelpuntenanalyse. Alterra-rapport 768. Alterra, Wageningen.
- VAN DER SLUIJS, A. (2003): Ecology of a Slow worm population in a forest edge in the Netherlands. Intern rapport Alterra, Wageningen. 68 pp.
- VAN DER SLUIS, T. (2000): Natuur over de grens. Werkdocument Natuurplanbureau 2000/01. Alterra, Wageningen.
- VAN DER SLUIS, T., H. KUIPERS, J. DIRKSEN & R.G.H. BUNCE (2003): Networks for life. Ecological network analysis for Cheshire County (UK). Alterra rapport nr. 698. Alterra, Wageningen.
- VAN NULAND, G.J. & H. STRIJBOSCH (1981): Annual rhythmicity of *Lacerta vivipara* Jacquin and *Lacerta agilis agilis* L. (Sauria, Lacertidae) in the Netherlands. *Amphibia-Reptilia* 2(1): 83-95.
- VAN ROOIJ, S.A.M., H. BUSSINK & J. DIRKSEN (2000): Ecologische netwerkanalyse Grensmaas op basis van het Ruw Ontwerp. Alterra rapport 017. Alterra, Wageningen.
- VAN ROOIJ, S.A.M., T. VAN DER SLUIS & E.G. STEINGRÖVER (2003): Networks for life. Development of an ecological network for Persiceto (Emilia-Romagna, Italy). Alterra rapport nr. 729. Alterra, Wageningen.
- VILÀ, C., A.-K. SUNDQVIST, Ø. FLAGSTAD, J. SEDDON, S. BJÖRNERFELDT, I. KOJOLA, A. CASULLI, H. SAND, P. WABAKKEN & H. ELLEGREN (2003): Rescue of a severely bottlenecked wolf (*Canis lupus*) population by a single immigrant. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 91–97.
- VORBURGER, C. (2001A): Fixation of deleterious mutations in clonal lineages: Evidence from hybridogenetic frogs. *Evolution* 55: 2319-2332.

- VORBURGER, C. (2001B): Non-hybrid offspring from matings between hemiclinal hybrid waterfrogs suggest occasional recombination between clonal genomes. *Ecology Letters* 4: 628-636.
- VORBURGER, C. & H.U. REYER (2003): A genetic mechanism of species replacement in European waterfrogs? *Conservation Genetics* 4: 141-155.
- VOS, C.C. & A.H.P. STUMPEL (1996): Comparison of habitat-isolation parameters in relation to fragmented distribution patterns in the tree frog (*Hyla arborea*). *Landscape Ecology* 11(4): 203-214.
- VOS, C.C., P. ARENS, H. BAVECO, R. BUGTER, H. KUIPERS & R. SMULDERS (2005): Ruimtelijke samenhang en genetische diversiteit van boomkikkerpopulaties in Nederland. Alterra-rapport. Alterra, Wageningen. [in voorbereiding].
- WIEMAN, E.A.P., R.J.F. BUGTER, E.A. VAN DER GRIFT, A.G.M. SCHOTMAN, C.C. VOS & S.S.H. LIGTHART (2000): Beoordeling ecologische effecten reactivering 'Ijzeren Rijn' op het gebied de Meinweg: een toetsing in het kader van de EU-Vogelrichtlijn en EU-Habitatrichtlijn. Alterra, Wageningen.
- WITZELL, H., T. MADSEN, H. WESTERDAHL, R. SHINE & S.T. VON (1998): MHC variation in birds and reptiles. *Genetica* 104: 301-309.
- ZEISSET, I., G. ROWE & T.J.C. BEEBEE (2000): Polymerase chain reaction primers for microsatellite loci in the north European water frogs *Rana ridibunda* and *R. lessonae*. *Molecular Ecology* 9: 1173-1174.
- ZEISSET, I. & T.J.C. BEEBEE (2001): Determination of biogeographical range: An application of molecular phylogeography to the European pool frog *Rana lessonae*. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B* 268: 933-938.
- ZEISSET, I. & T.J.C. BEEBEE (2003): Population genetics of a successful invader: The marsh frog *Rana ridibunda* in Britain. *Molecular Ecology* 12: 639-646.
- ZIEGLER, T. & W. BÖHME (1997): Genitalstrukturen und Paarungsbiologie bei squamaten Reptilien, speziell den Platynota, mit Bemerkungen zur Systematik. *Mertensiella, Rheinbach* 8: 1-207.
- ZOLLINGER, R., R. CREEMERS & F. SPIKMANS (2003): Gegevensvoorziening vis- en amfibiesoorten Annex II Habitatrichtlijn. Overzicht beste leefgebieden Kamsalamander, Grote modderkruiper, Kleine modderkruiper, Bittervoorn en Rivierdonderpad. Rapport Stichting RAVON, Nijmegen. 69 pp.



## Bijlage 1 Genetische studies reptielen en amfibieën

### Hagedissen

Literatuur algemeen - Bij hagedissen zijn zeer hoge waarden voor populatiedifferentiatie gevonden in verschillende *Lacerta* soorten met allozymen merkers.  $F_{st} = 0.06 - 0.723$  werd gevonden tussen populaties van *Lacerta schreiberi* over een afstand van maximaal 700 km (Godinho et al., 2003).  $F_{st} = 0.123 - 0.313$  tussen populaties van *Lacerta portschinskii* die tot 70 km van elkaar lagen (MacCulloch et al., 1997).

### ***Podarcis muralis* – Muurhagedis**

Literatuur – Er zijn twee populatie-genetische studies gevonden. Capula (1997) vergeleek de genetische diversiteit van eilandpopulaties met die van populaties op het vasteland. De genetische variatie in drie eilandpopulaties was hoger dan in acht ver van elkaar gelegen vastelandpopulaties. Dit wordt door de auteur verklaard doordat eilandpopulaties in marginaal habitat zitten die ecologisch gezien niet stabiel zijn. Door de wisselende ecologische condities zal geen enkel genotype gedurende langere tijd een selectief voordeel kunnen hebben en zal de genetische variatie groter zijn dan in stabiele habitats. De studie is in tegenspraak tot een eerdere studie (Gorman et al., 1975) waar variatie in vastelandpopulaties groter was dan op eilanden in de Adriatische zee en waarin de grootte van het eiland correleerde met de omvang van de genetische variatie. Deze situatie wordt als meer algemeen gezien, en is tevens in Kaukasische *Lacerta* soorten gevonden (e.g. MacCulloch et al., 1997)

Merkers – Negen microsatelliet loci (Nembrini & Oppliger 2003) waarvan er twee niet in HW evenwicht lijken. Het totaal aantal bruikbare microsatelliet loci uit Nembrini & Oppliger (2003) en Boudjemadi et al. (1999) is tien; hiermee zijn genoeg merkers beschikbaar voor populatie-genetische studies. Ook zijn er negen microsatelliet merkers beschreven voor *Podarcis bocagei* (Pinho et al. 2004) die mogelijk ook in *P. muralis* te gebruiken zijn.

### ***Lacerta (Zootoca) vivipara* – Levendbarende hagedis**

Literatuur – Uller en Olsson (2003) vonden verschillen tussen populaties in de reactiemogelijkheden voor thermoregulatie, en ze toonden aan dat deze verschillen een genetische basis hadden. Dit is een indicatie dat met lokale adaptatie voor thermoregulatie in reptielen rekening gehouden moet worden bij (her)introductieplannen, met name omdat deze een significante invloed op groeisnelheid heeft. De studie van Uller, Olssen en Madsen (2003) gaf aan dat ziekteresistentie berust op genetische variatie en dat biogeografische verschillen bestaan door verschillen in selectiedruk. Dit heeft vergelijkbare consequenties voor (her)introducties. Massot en Clobert (2000) vonden dat dispersie van juvenielen verschilde tussen de seksen afhankelijk van de sex-ratio, maar konden voornamelijk geen genetische basis vinden voor verschillen in dispersie.

Merkers – Zeven microsatellieten zijn beschreven (Boudjemadi et al., 1999) waarvan één op een sex chromosoom ligt (en daardoor een volledig afwijkende dynamiek heeft). Vier microsatellieten zijn polymorf in *P. muralis* (waarvan één niet in HW evenwicht). Vier *L. agilis* microsatellieten geven product in *Lacerta vivipara* (Gullberg et al 1997).

### Slangen

Literatuur algemeen – Een review over genetische studies in vier ecologisch duidelijk verschillende slangensoorten (Gibbs & Weatherhead 2001) laat zien dat bij alle vier soorten populaties al over kleine afstanden (2-15 km) genetisch verschilden. Terwijl in vogels en zoogdieren genetische studies vaak laten zien dat de frequentie van lange afstand dispersie tussen populaties groter is dan op grond van gedragsonderzoek (bijv. vangst-terugvangst onderzoek) wordt geschat, is dat in slangen omgekeerd: er wordt genetische differentiatie gevonden over afstanden die individuen wel kunnen afleggen (Gibbs & Weatherhead 2001). Mogelijk geven de afstanden die gedurende het actieve seizoen worden afgelegd bij het zoeken naar voedsel, geen goede indicatie van de mate van 'gene flow' tussen nabijgelegen populaties tijdens het paringsseizoen.

Merkers algemeen – Heterologe amplificatie van microsatelliet loci (waardoor een merker in verschillende soorten te gebruiken is, Hille et al., 2002) geeft goede resultaten in slangen. Primers uit andere soorten (onder andere beschreven in Scott et al., 2001; Blouin-Demers & Gibbs, 2003; Goldberg et al., 2003) kunnen nog uitgetest worden in vooral *Coronella austriaca* en *Vipera berus*.

### ***Coronella austriaca* – Gladde slang**

Literatuur – Geen genetische studies.

Merkers – Microsatelliet loci uit andere soorten (Hille et al., 2002) gaven een product te zien dat verder uitgetest zal moeten worden om te zien of de betreffende 10 loci bruikbaar zijn.

### ***Natrix natrix* – Ringslang**

Literatuur – Luiselli (1996) vond dat grootte bij mannetjes een belangrijke factor was voor de paringskans. Dit kan betekenen dat de effectieve populatiegrootte klein is, maar er zijn geen genetische studies gedaan. In de verwante soort *Natrix tessellata* is onderzoek gedaan naar de effecten van bottlenecks op morfologische afwijkingen en genetische variatie. Gautschi et al. (2002) stelden vast dat twee onderzochte geïntroduceerde populaties een duidelijk lagere allelische diversiteit en heterozygositeit hadden in vergelijking met natuurlijke populaties, dit ondanks het feit dat de huidige populatieomvang groot was. Dit wees op bottlenecks, en het oorspronkelijk aantal geïntroduceerde dieren kon worden geschat voor beide populaties. Schubafwijkingen zijn in verscheidene studies aan slangen gecorreleerd met fitness. In de twee geïntroduceerde populaties vonden Gautschi et al. (2002) dat schubafwijkingen significant vaker voorkwamen. De frequentie van de afwijking was gecorreleerd met de omvang van de bottleneck in populatieomvang, en zelfs met de mate van heterozygotie van individuele dieren. De populatie die de laagste genetische diversiteit heeft, neemt de laatste jaren dramatisch in omvang af, waarschijnlijk door een ziekte.

Merkers – Er zijn 8 microsatelliet loci beschreven voor *Natrix tessellata* (Gautschi et al., 2000). Twee hiervan bevatten mogelijk nul-allelen. Gezien de nauwe verwantschap met *Natrix natrix* en de goede resultaten met heterologe amplificatie (Hille et al., 2002) lijkt het zeer aannemelijk dat deze primers bruikbaar zijn voor *Natrix natrix*. In Hille et al. (2002) zijn vijf heterologe microsatelliet loci beschreven die alle vijf bruikbaar lijken te zijn in *Natrix natrix*.

### ***Vipera berus* - Adder**

Literatuur – Merilä et al. (1992) heeft een relatie gevonden tussen het percentage schubafwijkingen in adderpopulaties op eilanden en hun afstand tot het vaste land. Deze schubafwijkingen kunnen de overlevingskansen van adders negatief beïnvloeden doordat ze voortbewegingsprestaties verminderen (Forsman et al., 1994). Madsen et al. (1992) hebben het paringsgedrag van adders bestudeerd in een kleine ingeteelde populatie en vonden een hoog percentage doodgeborenen. Het paringsgedrag leidt tot tegengestelde populatiegenetische effecten. Vrouwelijke adders paren herhaaldelijk met verschillende mannetjes en herhaaldelijk paren reduceert het aantal doodgeborenen sterk. Aan de andere kant hebben grote mannetjes meer kans om te paren met verschillende vrouwtjes en hierdoor wordt de effectieve populatiegrootte verlaagd en neemt de kans op inteeltdepressie toe. Hoggren en Tegelstrom (1995) vonden dat meervoudige paringen ook tot meervoudig vaderschap leiden. Uit het onderzoek van Capula en Luiselli (1994) blijkt dat dit niet voor alle adderpopulaties opgaat en het paringsgedrag mogelijk adaptief is. In hun studie paarde slechts een deel van de vrouwtjes meerdere malen, en dat deden ze vaak met dezelfde mannetjes. Vervolgonderzoek van Madsen et al. (1996, 1999) toonde aan dat de in Madsen et al. (1992) onderzochte kleine en geïsoleerde populaties kleine legsels hadden in verhouding tot de lichaamsgrootte, een hoger percentage misvormde en doodgeboren nakomelingen (31.6% ten opzichte van normale waarden van 5-9%), een lagere genetische diversiteit door fixatie of bijna fixatie van allelen, en een hogere genetische gelijkheid tussen individuen, in vergelijking met niet-geïsoleerde adderpopulaties. Dit was zeer waarschijnlijk het gevolg van een inteeltdepressie. Introductie van nieuw genetisch materiaal door het gedurende een paar seizoenen loslaten van mannelijke adders uit een andere populatie gaf een drastische toename van de populatieomvang te zien (Madsen et al., 1999) en een scherpe afname van het percentage doodgeborenen. Jonge volwassen adders vertonen nu een hogere (MHC) genetische variatie wat bevestigt dat ze afstammen van een van de geïntroduceerde mannetjes.

In Madsen et al. (2000) wordt voor adders dezelfde discrepantie tussen gelijkheid in minisatelliet merkers en populatieparameters (grootte, mate van isolatie) gevonden als bij de zandhagedis, terwijl de mate van MHC-variatie hier wel mee correleerde. Ook studies in andere addersoorten, *Vipera aspis* (Jäggi et al. 2000) en *Vipera ursinii* (Ujvari et al. 2002), laten effecten zien van fragmentatie op genetische variatie.

Dorenbosch en Van Hoof (2000) hebben de verspreiding van adders in het Meinweggebied bekeken en een morfologische vergelijking gedaan met populaties in de Veluwe en Haaksbergerveen. De meeste deelpopulaties die uit eerder onderzoek bekend waren in de Meinweg, waren nog steeds aanwezig maar de adderdichtheden zijn lager geworden. Tevens lijken de deelpopulaties van elkaar geïsoleerd geraakt. In de morfologische vergelijking met de andere twee populaties komt naar voren dat de lichaamsgrootte van adders in het Meinweg gebied gemiddeld groter is. De verklaring hiervoor die door de auteurs het meest plausibel werd gevonden, is dat de Meinweg populatie 'verouderd' als gevolg van habitat fragmentatie. Door de lagere dichtheden en het ontbreken van dispersiemogelijkheden kan de reproductie verminderen en wordt er meer energie gealloceerd in overleven waardoor individuen groter worden. In overeenstemming met deze theorie is dat er een sterk verhoogde frequentie schubafwijkingen werd gevonden in de Meinweg populatie (62.5%, n=88) wat kan duiden op inteelt effecten.

Merkers – Zes dinucleotide microsatelliet loci zijn beschreven (Carlsson et al., 2003) waarvan er twee 1 bp verschuivingen laten zien en dus minder bruikbaar zijn voor een aantal toepassingen. Negen microsatelliet loci uit

andere soorten (Hille et al., 2002) geven een produkt te zien dat verder uitgetest zal moeten worden om te zien of de betreffende loci bruikbaar zijn.

Morfologisch en genetisch onderzoek van verschillende adderpopulaties in Noordoost Nederland en op de Veluwe is nodig om de effecten van isolatie en omgevingsfactoren op de populaties in de Meinweg beter te kunnen schatten en adequate maatregelen te kunnen nemen.

## **Salamanders**

### ***Salamandra salamandra* – Vuursalamander**

Literatuur – Alcobendas et al. (1996) hebben populaties langs een 1000 km lange Oost-West gradiënt in Noord Spanje bemonsterd. Zij vonden met isozymen lagere heterozygotie waarden dan mocht worden verwacht op grond van HW evenwicht in de meeste populaties (dat leidde tot vrij hoge  $F_{IS}$  waarden (gemiddeld 0.388) als parameter van het niveau van inteelt in populaties). Of lokale habitatfragmentatie een reden is voor het gevonden patroon lag buiten de opzet van deze biogeografische studie.

Merkers – Geen bruikbare merkers beschikbaar.

### ***Triturus alpestris* – Alpenwatersalamander**

Literatuur – Garner & Schmidt (2003) hebben de partnerkeuze van vrouwelijke Alpenwatersalamanders bestudeerd en gevonden dat het reproductief succes van mannetjes sterk werd beïnvloed door de ouderlijke genetische gelijkheid: mannetjes die genetisch sterker afwijken van een vrouwtje waren significant meer reproductief. Lichaamsgrootte speelde geen rol.

Merkers - Garner et al. (2003) beschrijven 7 microsatelliet loci waarvan er één in die studie niet in HW evenwicht was. De merkers werkten niet in *T. helveticus* en *T. vulgaris*.

### ***Triturus helveticus* – Vinpootsalamander**

Literatuur – Geen literatuur over genetische studies

Merkers – Geen bruikbare merkers beschikbaar.

### ***Triturus vulgaris* – Kleine watersalamander**

Literatuur – Babik et al. (2003) heeft zowel lage als zeer hoge  $F_{ST}$  –waarden gevonden tussen dichtbij elkaar gelegen populaties. Zij verklaarden dat patroon met een combinatie van trouw aan het voortplantingswater en zeldzame gevallen van (lange afstand) dispersie en kolonisatie.

Merkers – Merkers zijn aanwezig maar nog niet beschreven: 12 microsatelliet merkers (Babik et al. in prep) waarvan 1 locus is gebruikt in Babik et al. (2003), waar het diagnostisch was voor *T. vulgaris* ten opzichte van *T. montandoni*. In de DNA databank staan 11 microsatelliet sequenties van Jehle et al. (unpublished).

## **Kikkers en padden**

### ***Alytes obstetricans* – Vroedmeesterpad**

Literatuur - Genetische studies in het genus *Alytes* zijn zeer beperkt. Studies naar het voortplantingssysteem zijn redelijk voorhanden en wijzen naar mogelijk grote verschillen in paringssucces tussen mannetjes. Hierdoor kan de effectieve populatiegrootte mogelijk klein zijn waardoor inteelt sneller kan optreden. Uit de studie van Arntzen & Garcia-Paris (1995) kwam naar voren dat de heterozygotie waarden in onderzochte *A. obstetricans* populaties lager zijn dan die van verschillende andere amphibieënsoorten.

Merkers - Voor *A. muletensis*, een volgens Arntzen & Garcia-Paris (1995) nauw verwante soort, zijn door Kraaijeveld-Smit et al. (2003) 8 microsatelliet markers ontwikkeld (waarvan drie mogelijk met nul-allelen).

### ***Bombina variegata* – Geelbuikvuurpad**

Literatuur - Genetische studies in het genus *Bombina* zijn voornamelijk beperkt tot studies van hybride zones in centraal Europa. De Geelbuikvuurpad heeft een hoge levensverwachting met hoge overlevingskansen en reproductief vermogen tot op hoge leeftijd (Buschmann 2002). Hierdoor ontstaan er overlappende generaties en

is het mogelijk om genetische diversiteit binnen populaties lang vast te houden. Niettemin lijken de populatieaantallen dusdanig klein dat op de langere termijn genetische drift en dus verlies van genetische diversiteit zal optreden.

Merkers – Microsatelliet loci zijn ontwikkeld door Nürnberger et al. (2003) voor het maken van een genetische kaart tussen *B. bombina* en *B. variegata*. In de EMBL database staan 12 microsatellieten vermeld terwijl de studie rept van 8 microsatellieten. Gegevens over polymorfisme en uitsplitsing binnen de soort ontbreken zodat de bruikbaarheid van de loci voor populatie-genetische studies ongewis is.

### ***Bufo bufo* – Gewone pad**

Literatuur – Scribner et al. (1994) vind met allozyden ( $F_{ST}=0.014$ ) en minisatelliet loci ( $F_{ST}=0.099$ ) een lage populatiedifferentiatie tussen drie semi-geïsoleerde grote populaties in een agrarisch gebied (op 5.5 tot 14.5 km van elkaar). Scribner et al. (1997) hebben het effectieve aantal reproducerende volwassen kikkers geschat in een drietal populaties met behulp van drie minisatelliet loci. Het geschatte effectieve aantal reproducerende volwassen padden was dramatisch lager dan het geschatte totale aantal volwassen dieren (respectievelijk 31, 21 en 46 tot 2500, 4000 en 4800). Ze veronderstelden dat het reproductief succes van jaar tot jaar sterk zou kunnen verschillen zodat effectieve populatiegroottes mogelijk iets hoger zijn. Seppä & Laurila (1999) hebben de populatie-genetische structuur van *B. bufo* onderzocht in een archipel voor de kust van Zuid-Finland. De resultaten wezen op aanzienlijke uitwisseling tussen populaties (op afstanden tot 7 km een differentiatie tussen eilandpopulaties van slechts  $F_{ST} = 0.02$ ). Vooral binnen groepen van eilanden ontbrak elke populatiedifferentiatie. Lüscher et al. (2001) hebben isozymen gebruikt om de genetische diversiteit in voornamelijk Zwitserse populaties te bestuderen en vonden lage waarden voor populatiedifferentiatie over een groot gebied. Scribner et al. (2001) hebben de correlatie tussen habitatkarakteristieken en populatie-demografische en -genetische karakteristieken bestudeerd in 20 populaties op afstanden variërend tussen 0.9 en 17.7 km. Populaties verschilden matig van elkaar ( $F_{ST} = 0.045$ ), en een significante ruimtelijke autocorrelatie werd gevonden bij interpoel afstanden  $\leq 2$  km (dit kan worden geïnterpreteerd als frequente dispersie binnen 2 km en minder vaak dispersie over soms lange afstanden daarbuiten). Zij vonden significant meer inteelt (F) bij lagere heterozygositeit ( $H_0$ ). De aanwezigheid van andere poelen in de directe omgeving verklaarde voor twee derde de inteeltoëfficiënt van populaties. Landhabitat variabelen hadden een duidelijke associatie met populatiegrootte en -dichtheid. De directe omgeving van een poel leek minder belangrijk.

Hitchings & Beebe (1998) vonden significant lagere genetische variatie, overlevingskans en ontwikkeling in kleine stedelijke populaties vergeleken met grotere landelijk gelegen populaties. De overlevingskans van larven was positief gecorreleerd met het aantal allelen per locus en het aantal polymorfe loci. Heterozygotie was negatief gecorreleerd met fysieke afwijkingen. Populatiedifferentiatie in de stedelijke populaties was significant hoger (over gemiddeld 2.2 km) dan tussen landelijk gelegen populaties (over gemiddeld 37 km). Een effect tussen genetische afstand en fysieke afstand werd gevonden als gebruik wordt gemaakt van de kaart van 1932 en voor toenmalige bebouwing wordt gecorrigeerd in de afstand. Brede & Beebe (2004) vonden dat de genetische diversiteit in *R. temporaria* populaties hoger was dan die in *B. bufo* populaties in dezelfde habitats ondanks de veel grotere census populatiegroottes van de *B. bufo* populaties. De twee soorten hebben een vergelijkbare biologie maar de grotere genetische verschillen tussen *B. bufo* populaties zouden kunnen wijzen op het meer voorkomen van bottlenecks, wellicht door de grotere selectiviteit van de pad wat betreft voortplantingswateren.

Merkers – Scribner et al. (1994) beschrijven één microsatelliet locus. Brede et al. (2001) beschrijven 15 polymorfe microsatelliet loci waarvan er 10 polymorf waren in een Spaanse populatie en 13 in een populatie in Sussex. Vijf van deze loci vertonen afwijkingen van HW evenwicht in een van de twee populaties.

### ***Bufo calamita* – Rugstreeppad**

Literatuur – Hitchings & Beebe (1996) vonden een zeer lage allozym diversiteit in Engelse rugstreeppadden, wat waarschijnlijk samenhangt met founder effecten kort na de laatste ijstijd. Blijkbaar zijn deze populaties in een verleden hun schadelijke allelen kwijtgeraakt, omdat er geen inteelteffecten te vinden zijn. Rowe et al. (1998) onderzochten de genetische diversiteit in nagenoeg alle populaties in de UK met microsatellieten. Op grond van de genetisch data clusterden de populaties in groepen die overeenkwamen met geografische regio's. Populaties in sommige regio's vertoonden duidelijk meer variatie dan in andere regio's. Populaties in Zuid-Oost Engeland vertoonden een lage differentiatie over grote afstanden wat mogelijk betekent dat het leefgebied pas recent is gefragmenteerd. Rowe et al. (2000a) hebben drie regio's onderzocht op aanwijzingen voor functionerende metapopulaties. Populatiedifferentiatie in deze drie studiegebieden nam toe bij toenemende gemiddelde populatieafstanden ( $F_{ST} = 0.060$  over gemiddeld 2.8 km;  $F_{ST} = 0.111$  over 3.3 km;  $F_{ST} = 0.224$  over 7.1 km). In alle gebieden wezen de genetische patronen op metapopulaties die werden gestabiliseerd door specifieke, grotere, populaties (zoals in het klassieke vasteland-eiland model waarbij eilanden worden gekoloniseerd vanuit grote, stabiele populaties op het vasteland). De aanwezigheid en de relatieve invloed van positieve elementen (poelen) en van barrières voor dispersie (zoals zee, rivier en bebouwing) zijn in kaart gebracht.



Beebe & Rowe (2000) lieten zien dat de genetische variatie in een Zuid-Noord (afstand naar Iberië) gradiënt over Europa afneemt. De twee in Nederland bemonsterde populaties (Ooijpolder en Texel) clusteren met de dichtstbijzijnde populatie in Frankrijk (Boulogne). De populatie in Texel heeft beduidend minder polymorfe loci en allelen per locus dan de populatie in de Ooijpolder. Beebe & Rowe (2001) testten populaties met bekende en onbekende demografische gegevens op de aanwezigheid van genetische aanwijzingen voor populatie bottlenecks. De genetische analyses van populaties met een bekende historie kwamen over het algemeen overeen met bekende demografische data. Dit is een aanwijzing dat genetische testen gebruikt kunnen worden om historische gebeurtenissen (bottlenecks) in kaart te brengen van populaties waarvan geen gegevens bekend zijn. Rowe et al. (1999) en Rowe en Beebe (2003) vonden een sterke correlatie tussen individuele fitness en heterozygotie voor microsatelliet merkers in kleine populaties, een correlatie die niet werd gevonden binnen een grote (meer diverse) populatie (Rowe & Beebe, 2001). Rowe & Beebe (2003) toonden aan lokale adaptatie geen rol speelt bij de verminderde fitness van individuen uit een kleine geïsoleerde populatie.

Merkers – Rowe et al. (1997) beschrijven 8 polymorfe microsatelliet merkers. Gegevens over mogelijke nul-allelen ontbreken. Deze loci werkten niet in *Bufo bufo*. Rowe et al. (2000) beschrijven nog drie bruikbare microsatelliet loci.

#### ***Pelobates fuscus* – Knoflookpad**

Literatuur – Er is geen genetische literatuur gevonden. Twee metapopulatie studies zijn gepubliceerd. Hels (2002) voerde vangst-terugvangst experimenten uit in een kleine metapopulatie met vijf poelen (175 tot 575 meter van elkaar) en vond dat slechts 1.09% van de gemerkte en teruggevangen individuen naar een andere poel was getrokken. Een weg die één van de subpopulaties scheidde van de rest, leidde tot 20% minder immigranten naar die subpopulatie. Modelsimulatie liet zien dat het overleven van subpopulaties vooral samen hangt met het overleven van juvenielen (Hels & Nachman 2002).

Merkers – Geen merkers beschikbaar.

Omdat het moeilijk is om een beeld van de populaties te krijgen, kunnen genetische merkers een nuttige bijdrage leveren omdat ze uit de dieren die worden gevangen, additionele informatie over populatieomvang en dispersie kunnen genereren. Er zijn echter nog geen merkers beschikbaar.

#### **Echte kikkers (*Rana*)**

Merkers - Primmer & Merilä (2002) stelden vast dat slechts 8.3% van de microsatelliet merkers een polymorf produkt in een andere soort gaf. Stumpel en Smulders (ongepubliceerd) konden 4 van de 5 merkers uit *Rana arvalis* (Vos et al. 2001) gebruiken in *R. temporaria*.

#### ***Rana arvalis* - Heikikker**

Literatuur – Rafinski & Babik (2000) onderzochten de genetische variatie van heikikker populaties in Midden-Europa en vinden met allozymen in de Noordelijke populaties meer (!) variatie dan in de Zuidelijke. Dit komt overeen met de resultaten van Sjögren-Gulve & Berg (1999) die in een populatie op de 60ste breedtegraad nog steeds hoge diversiteit in allozymen vonden, en concluderen dat dit samenhangt met de populatiegrootte.

Vos et al. (2001) hebben de genetische diversiteit van populaties in Drenthe (tussen Hoogezand en Assen) in kaart gebracht. Habitatfragmentatie tussen deze populaties is rond 1930 begonnen. Populatie-differentiatie was laag tot matig ( $F_{st} = 0.052$ ) en gaf een significante correlatie met de geografische afstand tussen de populaties – dit ondanks de relatieve recente fragmentatie en de korte afstanden tussen populaties (maximaal 7.6 km). Bovendien bleek dat geografische afstand gecorrigeerd voor negatieve lineaire elementen (wegen en spoorlijnen) beter correleerde met de genetische afstand dan geografische afstand alleen, waarmee de barrièrewerking van wegen als significante factor naar voren kwam.

Heikikkerpopulaties in Noord-Brabant (ten westen van Eindhoven) hebben een langere historie van habitatfragmentatie, die bovendien verder is voortgeschreden. Uit nog niet gepubliceerde genetische data van deze populaties blijkt dat de grotere mate van isolatie tussen deze populaties heeft geleid tot een significante populatie-differentiatie, met een significant lagere genetische diversiteit per populatie ten opzichte van die in Drenthe. Eén van de populaties lijkt effectief geïsoleerd van de rest door de aanwezigheid van het Wilhelmina kanaal en/of de snelwegen A2/A58 (Arens et al., in voorbereiding).

Räsänen et al. (2003a) hebben lokale adaptatie voor verzuring onderzocht. Verzuring bleek de overlevingskans van embryo's tot 30-80% te verminderen bij pH 4.0. Lokale adaptatie bleek duidelijk uit het feit dat embryo's uit zure habitats een hogere overlevingskans hadden, en minder in groei werden vertraagd dan embryo's van dieren uit neutrale milieus. Deze adaptatie moet zijn opgetreden in de loop van 16-40 generaties sinds het begin van de verzuring. De resultaten van Räsänen et al. (2003b) wijzen erop dat variatie in vroege groei en ontwikkeling op zijn minst gedeeltelijk genetisch is bepaald en dat er genetische verschillen tussen populaties bestaan.

Merkers – Vos et al. (2001) beschrijven vijf microsatelliet loci waarvan er één mogelijk niet in HW evenwicht is. Primmer & Merilä (2002) beschrijven twee microsatelliet loci uit *R. esculenta* en *R. lessonae* resp. die polymorf zijn in *R. arvalis*. Arens et al. hebben vier microsatellieten ontwikkeld (Arens et al., in voorbereiding, zie ook EMBL database)

#### ***Rana synkl. esculenta*– Groene kikker-complex**

Aangezien de meeste literatuurgegevens over de twee soorten (*R. lessonae* en *R. ridibunda*) en hun hybride (*R. kl. Esculenta*) gaan en er ook een behoorlijke overlap in relevante uitkomsten is, wordt de literatuur over deze soorten en hun merkers in één paragraaf besproken. Zeer veel literatuur beslaat de factoren die de verhouding van de aantallen voor beide soorten en hun hybride kunnen bepalen.

#### ***Rana kl. esculenta*–Middelste groene kikker**

*R. esculenta* is geen aparte soort maar een hybride die ontstaat is uit een kruising tussen *R. ridibunda* (RR genoom) en *R. lessonae* (LL genoom). De hybride (RL genoom) kan zich alleen reproduceren door een kruising met een van de ouders. In het algemeen is dit *R. lessonae* en wordt het *R. ridibunda* genoom (R) klonaal doorgegeven. Dit gebeurt door uitsluiting van het *R. lessonae* genoom (L) uit de kiemcellen. Dit zogeheten LE complex komt door het hele verspreidingsgebied algemeen voor. Er bestaat een serie afwijkende vormen van reproductie, maar deze zijn zeer zeldzaam en vaak geografisch gelimiteerd (Graf & Polls Pelaz, 1989). In Nederland komt naast de oudersoorten en de hybride (RL) ook een triploïde hybride (LLR) voor.

#### ***Rana lessonae* – Poelkikker (Kleine groene kikker)**

en

#### ***Rana ridibunda* – Meerkikker (Grote groene kikker)**

Literatuur – Graf & Polls Pelaz (1989) geven een overzicht van 20 jaar onderzoek gericht op de genetica, reproductie, populatiestructuur en interacties van de twee soorten en hun hybride. Pure *R. lessonae* populaties zijn zeldzaam en worden alleen gerapporteerd uit het Noordelijke deel van het verspreidingsgebied van het LE complex. De frequentie van hybriden (LE) ten opzichte van de *R. lessonae* is sterk wisselend en lijkt sterk gerelateerd aan ecologische parameters. Hotz et al. (1992) hebben de herkomst van vrouwelijke *R. ridibunda* in een Zwitserse populatie van het LE complex onderzocht met behulp van mitochondriaal DNA. Zij toonden aan dat, bij aanwezigheid van genetische variatie in *ridibunda* haplotypes, paring tussen *R. esculenta* individuen levensvatbare *R. ridibunda* individuen kan opleveren; deze zijn alleen van het vrouwelijke geslacht. Semlitsch (1993a, b) heeft onderzoek gedaan naar competitie tussen kikkervissen in populaties van het LE complex en de genetische variatie daarin. Larvale overleving en prestatie van hybride *R. esculenta* was gelijk of hoger dan voor *R. lessonae* in lab experimenten bij verschillende dichtheden. *R. lessonae* liet een sterke fenotypische reactie zien op voedselaanbod. Verschillende niveau's van adaptieve genetische variatie tussen larvale kenmerken suggereren dat de seksuele soort en de hybride verschillen in hun mogelijkheden om met in tijd en afstand heterogene habitats om te gaan waarbij *R. lessonae* meer beperkt is in zijn reactie op ongunstige omstandigheden door een koppeling van lichaamsgrootte aan larvale periode. De resultaten van Semlitsch et al. (1996) wijzen in de richting van een belangrijke rol van differentiële compatibiliteit van clonale genomen (R) in het succesvol gebruik maken van lokaal aangepaste seksuele genomen (L) in hybriden (LR). Interclonale selectie is waarschijnlijk belangrijk in het bepalen van de verdeling van hemiclonen (R deel van de hybride) tussen lokale populaties. Semlitsch et al. (1997) vinden aanwijzingen dat interclonale selectie tot meerdere hemiclonen (hybride genotypen) leidt die elk relatief specifiek aangepast zijn en verschillend reageren op verschillende habitat en milieufactoren. Oudersoorten en hybriden verschillen in reactie (metamorfose) op larven dichtheden, hierbij kan de rangorde bij hoge en lage dichtheden verschillend zijn. Schmidt et al (1998) hebben onderzocht welke factoren een rol spelen bij het in stand houden van genetische variatie op het LDH-B locus in *R. lessonae*. Resultaten wijzen op een heterozygotenvoordeel hoewel het locus niet altijd onder selectie lijkt te staan en er zijn geen genotype-milieu interacties gevonden. Balancerende selectie kan wellicht verklaard worden door een het omklappen van larvale en adulte prestatie. Fylogenetisch werk van Plötner (1998) wijst op twee verschillende vormen in *R. ridibunda* (Balkan vs Kaukasus). Ook hij vindt introgressie van *R. lessonae* mitochondriaal DNA in *R. ridibunda* individuen. Tunner (2000) heeft triploïde (LLR) *R. esculenta* morfologisch, biologisch en genetisch vergeleken met *R. ridibunda* en *R. lessonae*. De onderzochte triploïde *R. esculenta* lijken in vele opzichten meer op *R. ridibunda* dan op *R. lessonae* hoewel sommige kenmerken een intermediaire vorm aannemen, expressie van kenmerken lijkt dus te variëren van typisch *ridibunda* tot hybride vormen. Ook het elektroforetische patroon van twee polymorfe eiwitten laten verschillende expressie niveau's zien, albumine laat het verwachte patroon op grond van het (LLR) genotype zien. Daarintegen laat glycerol fosfaatdehydrogenase een sterkere expressie van het *ridibunda* allel zien wat duidt op genomic imprinting (onderdrukking van het *lessonae* genoom). De resultaten houden een

waarschuwing in tegen het reconstrueren van het genotype van een triploïde slechts gebaseerd op morfologie en/of één of enkele eiwit patronen. Som et al. (2000) en Hellriegel en Reyer (2000) modelleren de populatie dynamiek van het LE- complex, assortatieve paring lijkt essentieel om stabiele LE populaties te kunnen onderhouden die aangevuld met andere soortspecifieke kenmerken (life history traits) de grote verschillen in verhoudingen tussen *R. lessonae* en de hybride *R. esculenta* kunnen vormen. Vorburger (2001a en b) laat zien dat kruisingen tussen hybriden (LR) levensvatbare nakomelingen kunnen produceren als hun clonale genoom (R) verschillen. Mutaties accumuleren zich in het clonaal doorgegeven genoom, levensvatbare *R. ridibunda* nakomelingen (alle vrouwelijk) van een *R. esculenta* kruising geeft de mogelijkheid tot recombinatie en het ontlopen van verdere accumulatie van mutaties. Zeisset & Beebee (2001) hebben een biogeografische studie aan de poelkikker uitgevoerd. Zij vinden de verwachte Zuid/Noord afname in genetische diversiteit. De bemonsterde Nederlandse populatie in Diever is duidelijk verschillend van de populatie in Frankrijk en Scandinavië. De gevonden heterozygotie is lager dan verwacht in alle populaties ( $H_o = 0.285$ ,  $H_e = 0.380$  voor Diever). In Scandinavië en in museum materiaal uit Engeland is geen genetische diversiteit gevonden. Museum materiaal uit Engeland toont aan dat de soort hier waarschijnlijk oorspronkelijk voorkwam en via Scandinavië Engeland heeft bereikt.

Zeisset & Beebee (2003) hebben de genetische resultaten van een succesvolle introductie van *R. ridibunda* in Engeland bestudeerd en een daarop volgende translocatie binnen Engeland. De introductie met 12 individuen heeft niet geleid tot een verlaagde fitness of merkbare bottleneck effecten waarschijnlijk door de zeer snelle populatie expansie onmiddellijk na de introducties. Vorburger en Reyer (2003) hebben het systeem van verdringing van *R. lessonae* en *R. esculenta* door geïntroduceerde *R. ridibunda* bestudeerd. Soortverhoudingen schuiven op richting *R. ridibunda* door nieuwe hybridisatie (ongeveer 10 % van de hybriden bevat het R genoom van geïntroduceerde *R. ridibunda*), en het levensvatbaar zijn van hybride x hybride kruisingen (door de geïntroduceerde variatie in het clonale R genoom), hoewel deze kruisingen met lage frequentie plaatsvinden. De auteurs melden echter ook dat niet hybridogenetische hybride ontstaan dwz hybriden waarbij niet of slechts ten dele exclusie van het *lessonae* genoom in de gameten plaats vind ook lijken ecologische verschillen in regio's een rol te spelen in de snelheid waarmee verdringing plaats vindt.

Merkers – Merkers die in *Rana lessonae* of *Rana ridibunda* werken zullen, gezien het feit dat *Rana kl. esculenta* een hybride is tussen deze twee soorten, ook in *Rana kl. esculenta* (gedeeltelijk) werkzaam zijn. Hieronder wordt het specifiek aangegeven wanneer het bekend is.

Garner et al. (2000) beschrijven 10 microsatelliet loci ontwikkeld uit *Rana lessonae*. Van deze microsatellieten lijken er 6 *R. lessonae* specifiek (ze geven een bandje in *R. esculenta* maar onderscheiden geen individuen). Vier loci geven een tekort aan heterozygoten (afwijking van HW evenwicht) maar het is onbekend of dit komt door nul-allelen of door preferentiële paring binnen de monsters, wat door de ingewikkelde aard van het soortencomplex niet kan worden uitgesloten.

Zeisset et al. (2000) beschrijven 9 microsatelliet merkers ontwikkeld uit *Rana esculenta*. Hiervan werken 6 loci in *R. ridibunda* waarvan er twee specifiek voor de soort zijn. Vijf loci werken in *R. lessonae* waarvan er één specifiek is. In beide soorten heeft één locus nul-allelen waarbij het betreffende locus in *R. ridibunda* monsters uit populaties uit twee andere landen helemaal niet werkt. Dit en een ander microsatelliet locus vertoonde een sterke afwijking van HW evenwicht.

### ***Rana temporaria* – Bruine kikker**

Literatuur – Hitchings & Beebee (1997) hebben de genetische structuur van stedelijke populaties in Brighton vergeleken met landelijk gelegen populaties. Ondanks een lage gemiddelde afstand tussen poelen (2.3 km) vonden zij aanzienlijke populatiedifferentiatie ( $F_{st} = 0.388$ ). Ook de fitness van populaties in het stedelijke gebied was significant lager dan die van populaties uit het platteland. Genetische afstanden correleerden het best met geografische afstand als deze gecorrigeerd werd voor de verstedelijking die al aanwezig was in 1932 als aanwijzing dat effecten van isolatie en habitat fragmentatie in deze honkvaste soort pas na een flink aantal generaties zichtbaar kan worden.

Laurila & Seppä (1998) stelden vast dat ongeveer de helft van de eiklommen werd bevrucht door meerdere mannetjes. Afhankelijk van het paringssucces van mannetjes kan dit gedrag de effectieve populatiegrootte hoog houden.

Seppä & Laurila (1999) hebben de populatie-genetische structuur van bruine kikkers (en gewone padden) onderzocht in een archipel voor de kust van Zuid-Finland. De resultaten wijzen op aanzienlijke uitwisseling (gene flow) tussen populaties (afstanden tot 8 km,  $F_{st} = 0.054$ ) en vooral binnen groepen van eilanden ontbreekt populatiedifferentiatie. Twee vastelandpopulaties laten veel hogere waarden van populatiedifferentiatie zien. Dispersie en gene flow in brak water is dus gemakkelijker dan door meer onnatuurlijke barrières (Reh & Seitz 1990 en Hitchings & Beebee 1997,1998).

Pahkala et al. (2002) hebben gevonden dat verhoogde UVB straling in combinatie met stress van een lage pH in populaties uit Noord Zweden leidde tot lagere overlevingskansen en een verhoogde frequentie van afwijkingen in de ontwikkeling. In populaties uit Zuid Zweden werd dit effect niet gevonden. Verschillen in de variatie in adaptieve fenotypische plasticiteit en overerving van groei en ontwikkeling van Noordelijke populaties ten

opzichte van Zuidelijke populaties werd ook gevonden in andere studies (Laurila et al. 2002; Uller et al. 2002; Olsson & Uller 2002). Loman (2002) vond ook significante populatie-effecten in de tijd tot metamorfose in een 'common garden' experiment. Sommer & Pearman (2003) vonden wel significante overerving van de tijd tot metamorfose en concludeerden dat de bruine kikker aanzienlijke geografische variatie vertoont in de genetische en plastische componenten van larvale 'life history' kenmerken. Pakkasmaa et al. (2003) hebben vastgesteld dat lage pH een negatief effect heeft op overleving, kans op afwijkingen en lichaamsgrootte, maar alleen het effect op lichaamsgrootte was duidelijk significant. Alle geteste fitness kenmerken hadden een lage heritability (erfelijke component) wat overeenkomt met het algemene patroon bij fitness kenmerken hetgeen suggereert dat deze onder sterke directionele selectie en inteelt depressie staan. Palo et al. (2003) vinden een grote genetische differentiatie tussen zes populaties langs een 1600 km lange latitudinale gradient ( $F_{st} = 0.24$ ). De populatiedifferentiatie in drie overerfbare kwantitatieve kenmerken (leeftijd en grootte bij metamorfose, groeisnelheid) was nog veel groter ( $Q_{st} = 0.81$ ) ten teken dat deze onder sterke directionele selectie staan. Brede & Beebee (2004) vonden dat de genetische diversiteit in *R. temporaria* populaties hoger is dan die in *B. bufo* populaties in dezelfde habitats ondanks de veel grotere census populatie groottes van *B. bufo* populaties. De twee soorten hebben een vergelijkbare biologie maar *B. bufo* populaties zijn veel meer gedifferentieerd en lijken eerder bottlenecks te kunnen ondervinden, wellicht door de grotere selectiviteit van de pad wat betreft voortplantingswateren.

Merkers - Berlin et al. (2000) beschrijven 5 microsatelliet loci waarvan er 1 niet in HW evenwicht is. Rowe & Beebee (2001) beschrijven 10 microsatelliet loci waarvan twee niet in HW evenwicht zijn, twee een onregelmatige reeks allelen hebben, en één primer set twee loci lijkt te amplificeren. Pidancier et al. (2002) beschrijven 7 microsatelliet loci waarvan er 1 niet in HW evenwicht lijkt te zijn.