

Een morfologische vergelijking van drie adderpopulaties

Paul van Hoof & Martijn Dorenbosch

Populaties van een soort verschillen vaak van elkaar in ecologisch en morfologisch opzicht in een geografische gradiënt. Deze verschillen worden onder andere veroorzaakt door klimatologische effecten (Lindsey, 1966), dichtheden van predatoren en concurrenten (Wilson, 1975) en dichtheden van prooidieren (Gittleman, 1985). In deze studie zullen morfologische verschillen tussen drie populaties van de adder (*Vipera berus*) in Nederland worden onderzocht. Tevens wordt gekeken naar verschillen in omgevingsvariabelen en het voedselaanbod. Getracht zal worden de gevonden verschillen te verklaren.

De studiegebieden

Het meest intensief onderzochte studiegebied is de Meinweg. Dit studiegebied ligt geheel geïsoleerd van andere adderpopulaties. Het is gelegen in Midden-Limburg en kenmerkt zich door droge heideterreinen, afgewisseld met vochtige delen. Het tweede gebied is het Haaksbergerveen, een hoogveen in het zuidoosten van Overijssel. Het ligt geïsoleerd van andere adderpopulaties. Het derde studiegebied is de Boswachterij Kootwijk-Loobos op de Veluwe in Gelderland. Hier werd onderzoek verricht op twee niet geïsoleerde, droge heideterreinen: het Kootwijksche veld en de Regelbergen.

Onderzoeksmethoden

Het onderzoek vond plaats in de periode maart-september 1999. De adders werden met handschoenen gevangen. Gewicht, kopromp- en staartlengte werden gemeten, evenals de lengte en breedte van de kop. Verder werden geslacht, levensstadium, afwijkingen aan de buikschubben, kleur en gegevens met betrekking tot de vindplaats genoteerd. Individuele herkenning was mogelijk aan de hand van een formule die van de kopschilden werd opgesteld en dia's die van de kop werden gemaakt (Lenders, 2000).

De gemeten omgevingsvariabelen waren de temperatuur en relatieve luchtvochtigheid op zon- en in schuilplaatsen, de vegetatiestructuur en de bodemvochtigheid. De metingen werden eind juli-begin augustus verricht op zonnige dagen, tussen 12 en 16 uur. Het aantal meetpunten bedroeg 39 op de Meinweg, 16 in Haaksbergerveen



en 23 op de Veluwe. Voor het meten van de bodemvochtigheid werden bodemonsters genomen. Deze werden in een laboratorium geanalyseerd, de overige waarden werden in het veld gemeten op de exacte vindplaatsen van adders. De temperatuur en luchtvochtigheid werden met een digitale thermo-hygrometer bepaald. De vegetatiehoogte werd centraal in de vegetatie bepaald en op acht punten daar omheen. Uit deze metingen konden de gemiddelde vegetatiehoogte en het hoogteverschil (max-min) worden bepaald.

Het voedselaanbod in de onderzoeksgebieden werd geanalyseerd aan de hand van gevangen aantallen muizen. Hiertoe werden eind juli-begin augustus Longworth-life-traps in raaien van 5 in verschillende biotopen geplaatst. Op basis van de omvang van de terreinen en de aanwezige variatie aan biotopen, werden op deze manier 16 raaien (80 vallen) in het Meinweggebied geplaatst, 9 (45 vallen) in het Haaksbergerveen en 8 (40 vallen) op de Veluwe. Na een gewenningsperiode (prebaiting) van drie nachten werd drie nachten gevangen. De vallen werden 's morgens en 's avonds gecontroleerd. Van elke gevangen muis werd de soort, het geslacht en het gewicht genoteerd en er werd een merkteken aangebracht.

Addervrouwetje, Veluwe.



Foto: Martijn Dorenbosch
Structuurrijke vegetatie met gagel en pijpenstrootje op de Meinweg.

Vangsten

De gegevens van in totaal 137 adulte adders (84 mannetjes, 53 vrouwtjes) uit de drie gebieden zijn in het onderzoek betrokken. Op de Meinweg zijn de meeste adders gevangen (n=88), dit gebied is ook het meest frequent bezocht. De aantallen gevangen adders in het Haaksbergerveen (n=29) en de Veluwe (n=20) zijn kleiner. De mannetjes uit dit laatste gebied (n=4) zijn uit de dataset weggelaten, omdat dit aantal te laag is voor statistische analyse.

Lichaamskenmerken

Bij vergelijking van de gemiddelde lichaamslengtes en gewichten blijken de vrouwtjes in het Meinweggebied groter en zwaarder te zijn dan in de andere gebieden (figuur 1). De mannetjes uit het Meinweggebied zijn significant langer dan in de beide andere gebieden, maar niet zwaarder. Er is geen verschil in lengte en gewicht tussen de dieren uit het Haaksbergerveen en de Veluwe.

Omdat een groter dier normaal gesproken altijd een grotere kop heeft dan een kleiner dier, is het interessanter om naar de relatieve maten (deel van kopromp-lengte) te kijken dan naar de absolute maten (figuur 2). Vrouwtjes in het Haaksbergerveen blijken een relatief langere kop te hebben dan in de andere gebieden. De kopbreedte is alleen groter ten opzichte van dieren van het Meinweggebied. Bij de mannetjes is er geen verschil in koplengte tussen de gebieden, alleen de kopbreedte blijkt bij dieren op de Meinweg het grootst te zijn.

De relatieve staartlengte van vrouwtjes in het Meinweggebied is kleiner dan in de andere gebieden. Bij mannetjes is er geen verschil.

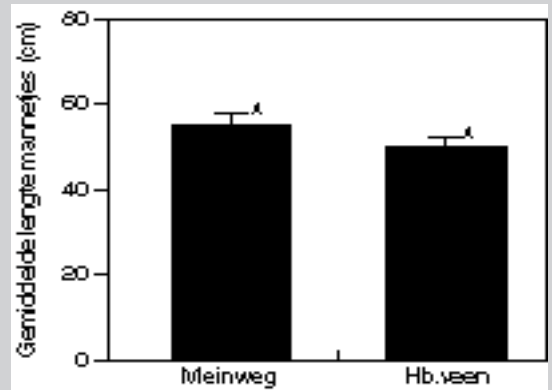
Afwijkingen en kopschilden

Het aantal intercanthalia, een groep kopschilden, bleek tussen de drie populaties (mannetjes en vrouwtjes) significant te verschillen. Het aantal was gemiddeld 6 in het Meinweggebied, 8 op de Veluwe en 10 in Haaksbergerveen.

Afwijkingen aan de buikschubben uiten zich meestal als halve buikschubben, gelegen tussen twee normale buikschubben. Bij de adders in de onderzochte populaties varieerde het aantal afwijkingen van één tot zes. De populatie op de Meinweg vertoonde met 63% het grootste aandeel dieren met dergelijke afwijkingen. De adders op de Veluwe vertoonde met 29% het kleinste aantal afwijkingen. In het Haaksbergerveen had 55% van de dieren een afwijking aan de buikschubben.

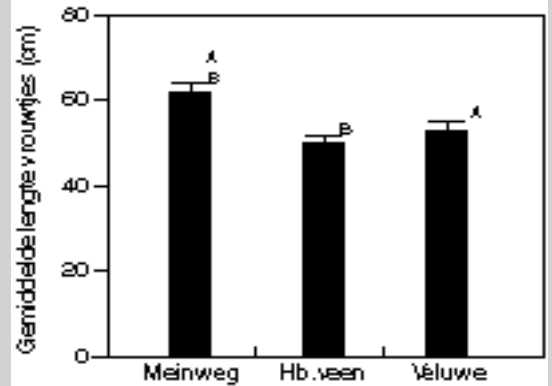
Enkele andere verschillen tussen de populaties kwamen tot uiting in de kleur van de dieren. In het Haaksbergerveen hadden alle dieren, in tegenstelling tot die van de andere populaties, een geel ventraal staartuiteinde. Verder

Figuur 1. Gemiddelde lengte (kopromp + staartlengte) en gewicht van adders.



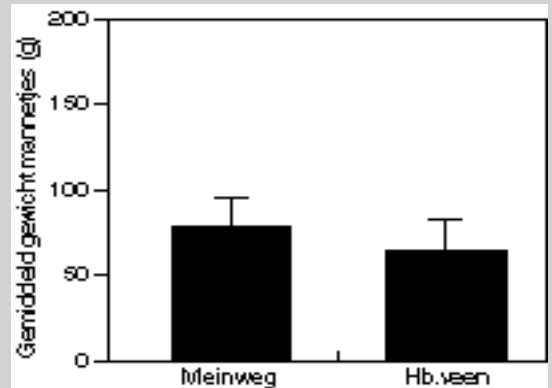
Mannetjes

Letters geven significante verschillen aan. A: $p < 0,01$; equal variance t-test



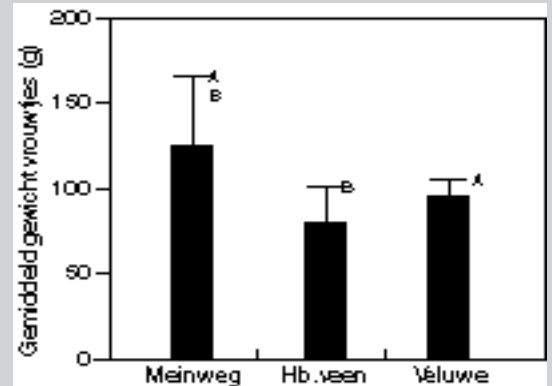
Vrouwtjes

Letters geven significante verschillen aan. A: $p < 0,05$; unequal variance t-test B: $p < 0,0001$; equal variance t-test



Mannetjes

Geen significante verschillen.



Vrouwtjes

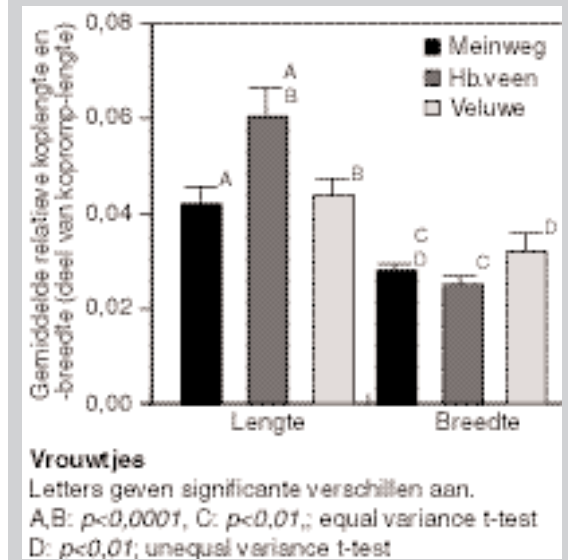
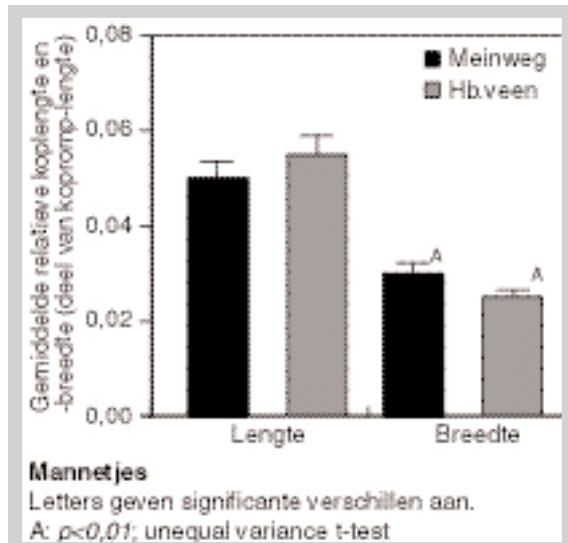
Letters geven significante verschillen aan. A: $p < 0,001$, B: $p < 0,01$; equal variance t-test

verschilde de lichaamskleur per populatie. Op de Meinweg waren de mannetjes bruinachtig en de vrouwtjes roodachtig. In het Haaksbergerveen varieerde de kleur van mannetjes tussen vrijwel zwart en zilvergrijs, de vrouwtjes waren erg bruin. Op de Veluwe waren beide geslachten geelbruin van kleur.

Omgevingsvariabelen

Tussen de gemiddelde vegetatiehoogten en hoogteverschillen bleken geen significante verschillen te bestaan. Er werden geen significante verschillen gevonden in de vegetatiestructuur. Hoewel de samenstelling van plantensoorten in elk gebied anders was, verschilde de aanwezigheid van schuilmogelijkheden niet. De adders werden vaak bij pijpenstrootje en dode takken aangetroffen, welke beide volop aanwezig waren in de gebieden. Op grotere schaal was de vegetatie in Haaksbergerveen het meest ontwikkeld. De andere twee gebieden hadden een meer open structuur. De Meinweg werd daarnaast vooral gekenmerkt door gaelstruwelen (*Myrica gale*) en de Veluwe door goed ontwikkelde bosbesheide (*Calluna vulgaris* & *Vaccinium myrtillus*). De vegetatiestructuur vormde in geen van de studiegebieden een beperkende factor, omdat er in alle gebieden voldoende zon- en schuilmogelijkheden aanwezig waren.

De bodemvochtigheid verschilde significant tussen de gebieden. In het Haaksbergerveen werd de hoogste bodemvochtigheid gemeten (27,5%). De bodem in de



andere gebieden was aanzienlijk droger met 16,5% voor de Meinweg en 11,7% voor de Veluwe. Het verschil in bodemvochtigheid tussen het Haaksbergerveen en de Meinweg (11,0%) is veel hoger dan het verschil tussen de Veluwe en de Meinweg (4,8%). Dit wordt veroorzaakt door het droge karakter van de Veluwe en de Meinweg, waarbij in het laatste gebied natte plekken aanwezig zijn, die lokaal voor vochtige omstandigheden zorgen.

De gemiddelde temperaturen van zowel zon- als schuilplaatsen verschilden niet significant van elkaar. Het Haaks-

Addermannetje, Haaksbergerveen.

Addervindplaats in het Haaksbergerveen.

Figuur 2. Relatieve koplengte en -breedte van mannelijke en vrouwelijke adders.

Fotos: Paul van Hoof

Figuur 3. Verschil in temperatuur (a) en relatieve luchtvochtigheid (b) tussen schuil- en zonplaatsen van adders.

bergerveen vertoende echter wel het hoogste temperatuurverschil tussen zon- en schuilplaatsen (figuur 3a). De relatieve luchtvochtigheid toonde veel meer verschillen. De luchtvochtigheid was het hoogst in schuilplaatsen in het Haaksbergerveen en het laagst op zonplaatsen in hetzelfde gebied. Daarmee was het verschil in relatieve luchtvochtigheid tussen deze twee plaatsen hier het grootst (figuur 3b).

Deze resultaten hangen samen met de hoge vochtigheid van het Haaksbergerveen. In de vegetatie wordt de vochtige lucht vastgehouden, terwijl deze op de open plekken kan diffunderen. Het verschil in luchtvochtigheid zal dus hoog zijn. Daarbij warmt vochtige lucht minder snel op dan droge. De lucht in de vegetatie warmt dus minder snel op dan op de open plekken. In vochtige gebieden als het Haaksbergerveen zal het temperatuurverschil tussen zon- en schuilplekken dus groter zijn dan in droge gebieden.

Voedselaanbod

De resultaten van het prooidieronderzoek zijn samengevat in tabel 1. Met afstand was de bosmuis (*Apodemus sylvaticus*) de meest dominante soort in de drie gebieden. Hiermee vormt deze soort waarschijnlijk het hoofdvoedsel in de onderzoeksgebieden. Daarnaast werden enkele aardmuizen (*Microtus agrestis*) gevangen. Spitsmuizen zijn alleen in de Meinweg en het Haaksbergerveen aangetroffen. De dichtheden varieerden tussen 0,40 en 0,56 individuen per val. Het gemiddelde gewicht van de bosmuizen was het hoogst in het Meinweggebied (21,5 g) en het laagst op de Veluwe (18,6 g) en verschilde alleen significant tussen deze twee gebieden.

Verklaringen

Tussen de drie onderzochte populaties zijn duidelijke morfologische verschillen aanwezig. Deze uiten zich voornamelijk in verschillen in lichaams- en kopgrootte, gewicht, aantal intercanthaalschilden, aantal afwijkingen aan de buikschubben en de kleur.

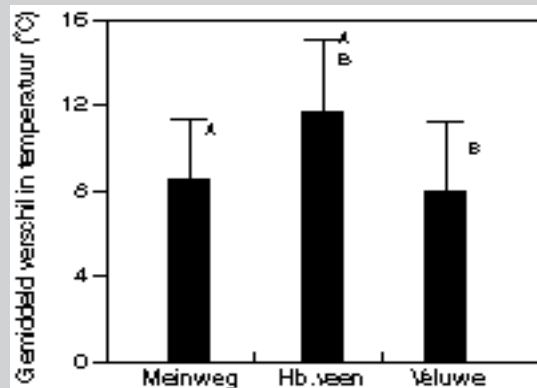
De verschillen in omgevingsvariabelen kunnen op een aantal manieren geralateerd worden aan de gevonden morfologische verschillen.

Verklaring 1

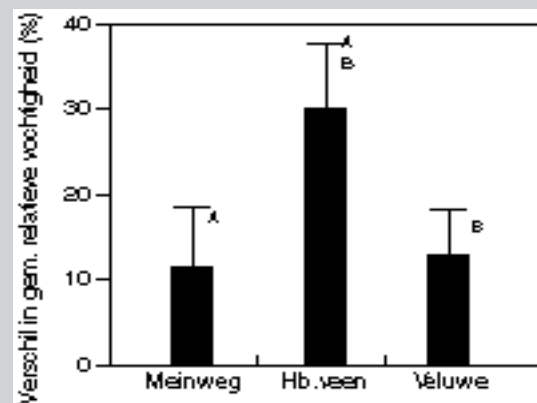
Adders zouden een gunstige volume/oppervlakte verhouding moeten bereiken om te kunnen overleven in ongunstige, droge omstandigheden.

Mulder (1987) onderzocht het pulmo-cutaan waterverlies bij de drie inheemse slangensoorten. Het pulmo-cutaan waterverlies is het verlies door zowel de ademhaling als door de huid. De ringslang (*Natrix natrix*) bleek gedurende zes uur uitdrogings-stress water te verliezen op een vrij constant hoog tempo. Deze soort is dan ook gebonden aan vochtige biotopen. De gladde slang (*Coronella austriaca*) verloor water op een constant laag tempo, in overeenstemming met de vaak wat droge biotopen waarin deze soort voorkomt. De adder daarentegen, begon op een hoog tempo water te verliezen, maar bij aanhoudende stress nam het waterverlies sterk af. De soort bleek in staat het waterverlies aan te kunnen passen.

De adder komt in Nederland in twee verschillende habitattypen voor: droge heideterreinen en natte heideterreinen en hoogvenen. In droge gebieden kan de uitdrogings-stress hoog oplopen, waardoor de adders energie moeten spenderen aan het voorkomen van uitdroging. In dergelijke gebieden zou selectie bijvoorbeeld kunnen leiden tot grotere dieren met een gunstigere oppervlakte/volume verhouding. Grotere dieren hebben een relatief



Letters geven significante verschillen aan. A: $p < 0,0001$, B: $p < 0,01$; equal variance t-test



Letters geven significante verschillen aan. A, B: $p < 0,0001$, B: $p < 0,01$; equal variance t-test

kleine lichaamsoppervlakte en hebben daardoor minder snel last van oververhitting en uitdroging dan dieren met een minder gunstige verhouding. Daardoor zou in droge gebieden selectie op kunnen treden voor grotere dieren.

Deze verklaring voldoet echter niet. Verwacht zou worden dat de adders op de Veluwe het grootst zouden zijn, gezien dit gebied het droogst is. Adders in het Meinweggebied zouden wat kleiner moeten zijn, daar er in dit gebied natte plekken voorkomen. Tenslotte zouden de adders uit het natte Haaksbergerveen het kleinst moeten zijn. Wordt echter naar de resultaten gekeken, dan blijkt dat de adders uit het Meinweggebied het grootst zijn. Tussen het natte Haaksbergerveen en de droge Veluwe is weinig verschil.

Conclusie: De geconstateerde verschillen in lengte en gewicht zijn blijkbaar geen gevolg van verschillen in omgevingsvariabelen in de onderzochte gebieden.

Verklaring 2

Een tweede mogelijke verklaring hangt samen met het voedselaanbod.

Belangrijk voor groeisnelheid en afmetingen van adders is de dichtheid en de grootte van de prooidieren. Het hoofdvoedsel van adders bestaat uit (spits)muizen (Prestit, 1971; Sebela, 1980). Vaak vormt de talrijkste soort het grootste aandeel in het dieet van de adder (Luiselli & Anibaldi, 1991). Verscheidene studies tonen aan dat de groeisnelheid van adders positief gecorreleerd is met de dichtheid van muizen (Forsman & Lindell, 1997; Lindell, 1997). De adders in een populatie zouden gemiddeld groter worden bij een beter voedselaanbod, doordat de jachthefficientie toeneemt naarmate de grootte van de prooi of de prooidichtheid toeneemt. Gedurende een



seizoen kunnen adders groter worden vergeleken met een populatie met een slechter voedselaanbod.

Ook deze verklaring blijkt niet te voldoen, omdat de voedselsituatie in de gebieden niet wezenlijk van elkaar verschilt. De prooidichtheden en -gewichten verschillen nauwelijks van elkaar. De prooidichtheid in de Meinweg is zelfs het laagst, terwijl de adders hier het grootst zijn. Daarnaast tonen sommige studies een relatie aan tussen de doorslik-capaciteit, uitgedrukt als relatieve koplengte en de prooigrootte in een gebied (o.a. Forsman, 1994). De relatieve koplengte van adders in Haaksbergerveen is groter dan in de andere gebieden. Dit komt niet overeen met de gemiddelde grootte van bosmuizen in de onderzochte gebieden. Deze is namelijk op de Meinweg het grootst. Als alternatief voedsel zouden in Haaksbergerveen amfibieën kunnen dienen. In dit gebied komen namelijk extreem veel kikkers voor. Daar er aan deze dieren geen metingen werden verricht kan er geen uitspraak worden gedaan over de invloed van een door amfibieën gedomineerd dieet op de afmetingen van de adders.

Conclusie: De geconstateerde morfologische verschillen kunnen niet worden verklaard aan de hand van het voedselaanbod in de verschillende gebieden.

Verklaring 3

Wellicht dat de volgende verklaring de gevonden populatieverschillen wel kan verklaren. Hierin zou de gemiddelde grootte van de adders toenemen als gevolg van versnippering. Worden deelpopulaties van elkaar gescheiden door onneembare barrières, dan belemmert dit de migratie. Voor goede reproductie zijn een hoge dichtheid aan addervrouwtjes en hoge mobiliteit van addermantjes nodig (Madsen et al., 1993). Gereduceerde migratiemogelijkheden kunnen leiden tot een verschuiving van energie voor reproductie naar overleving. In dit geval neemt de gemiddelde lengte van de adders toe (Madsen & Stille, 1988; Forsman, 1993). Daarnaast leidt gereduceerde reproductie tot het vergrijzen van de populatie, waarbij het toenemende aandeel oudere dieren leidt tot gemiddeld grotere adders.

Wordt deze verklaring op de drie gebieden toegepast, dan blijkt dat de populatie op de Meinweg het meest geïsoleerde karakter vertoont. Deze ligt totaal geïsoleerd in het zuiden van het land, op grote afstand van andere populaties (Zuidervijk & Smit, 1991; Schiemenz et al., 1996). Daarbij is de populatie verdeeld in een aantal deelpopulaties, al dan niet van elkaar geïsoleerd door bossen en wegen. Wordt de populatie in 1999 vergeleken met de jaren '70, dan lijkt er een achteruitgang op te treden,

Uitgestrekte heide op het Kootwijksche veld. Adders werden hier alleen in de delen pijpestrootje aangetroffen.

Foto: Martijn Dorenbosch

Soort	Meinweg		Haaksbergerveen		Veluwe	
	N_{totaal}	dichtheid (muizen/val)	N_{totaal}	dichtheid (muizen/val)	N_{totaal}	dichtheid (muizen/val)
bosmuis	26	0,31	21	0,47	20	0,50
aardmuis	5	0,06	1	0,02	1	0,03
bosspitsmuis	2	0,03	1	0,02	-	-
waterspitsmuis	-	-	2	0,04	-	-
n (individuen)	33	0,40	25	0,56	21	0,53
n (raaien)	16		9		8	
n (vallen)	80		45		40	
n (valnachten)	240		135		120	

Tabel 1. Aanbod aan (spits)muizen in de drie onderzoeksgebieden.

waarbij de dieren steeds meer zijn teruggedrongen tot de kerngebieden (Dorenbosch & van Hoof, 2000). Tegenwoordig moeten grotere inspanningen verricht worden om toch nog een behoorlijk aantal waarnemingen te verzamelen. De populatie in Haaksbergerveen ligt weliswaar ook geïsoleerd (Zuiderwijk & Smit, 1991), maar de populatie is niet versnipperd. De migratiemogelijkheden zijn hier goed door de aanwezigheid van veendijkjes in het hele gebied. De twee bestudeerde populaties op de Veluwe daarentegen zijn helemaal niet geïsoleerd. Ze maken deel uit van een netwerk van subpopulaties, die met elkaar in verbinding staan. Omdat de Meinweg het meest geïsoleerd is, zouden anders hier het grootst moeten zijn. Dit is in overeenstemming met de gevonden resultaten. De populaties van het Haaksbergerveen en de Veluwe, beide minder of niet geïsoleerd, vertonen geen verschil in gemiddelde grootte.

Naast het toenemen van de grootte kan isolatie ook leiden tot genetische verschillen tussen populaties, door afname van genetische uitwisseling en toename van genetica drift en inteelt. Hierdoor neemt de frequentie van homozygoten in een populatie toe. Afwijkingen aan schubpatronen worden geassocieerd met genetische homozygositeit (o.a. Soulé, 1979). Afwijkingen aan buikschubben zouden samen gaan met verdubbelde of vergroeiende wervels en ribben (Plummer, 1980). Slangen ondervinden hier hinder van door beperkte voortbeweging (Gans, 1962), gereduceerde groeisnelheid (Arnold, 1988) en afgenomen overlevingskans (Jayne & Bennett, 1990). Samengevat kan isolatie van adderpopulaties dus leiden tot een toenemende frequentie van afwijkingen aan de buikschubben.

Wordt het percentage dieren met buikschubafwijkingen in relatie gebracht met de isolatie van de gebieden, dan blijkt dat de meest geïsoleerde populatie (Meinweg) inderdaad het hoogste aantal dieren heeft met afwijkingen, gevolgd door de minder geïsoleerde populatie van het Haaksbergerveen. De niet geïsoleerde populatie van de Veluwe heeft het kleinste percentage dieren met afwijkingen.

Conclusie: De geconstateerde morfologische verschillen worden zeer waarschijnlijk veroorzaakt door de mate van isolatie van de populaties.

Op basis van de resultaten van dit onderzoek kan geconcludeerd worden dat er tussen de Nederlandse adderpopulaties duidelijke morfologische verschillen aanwezig zijn. Deze verschillen kunnen het best worden verklaard door de mate van isolatie van de onderzochte gebieden. Hierbij leidt toenemende isolatie tot een toename van het aantal dieren met afwijkingen en lijkt de grootte van de dieren eveneens toe te nemen. Mogelijk spelen de omgevingsfactoren daarnaast ook een rol. Combinatie van de twee zou de gevonden verschillen wellicht nog beter kunnen verklaren. Verder onderzoek zou hier meer licht op kunnen werpen. Het zou daarbij zeer interessant zijn als het onderzoek over een langere periode zou kunnen worden voortgezet. Tevens zouden meer gebieden bij het onderzoek kunnen worden betrokken. Gedacht kan worden aan het Fochteloërveen, het Bargerveen, de Dwingeloese Heide en andere delen van de Veluwe. Eventueel zouden data met betrekking tot overleving, groei en reproductie bij het onderzoek kunnen worden betrokken.

Dankwoord

Dit onderzoek zou niet mogelijk zijn geweest zonder financiële steun van de Stichting ter Bevordering van de Herpetologie en het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg. Verder willen we de betreffende afdelingen van Staatsbosbeheer bedanken voor de toestemming om het

onderzoek uit te voeren, Ton Lenders en Pedro Janssen voor begeleiding in het veld en Henk Strijbosch voor het doornemen van het concept.

Literatuur

- Arnold, S., 1988. Quantitative genetics and selection in natural populations: microevolution of vertebral numbers in the garter snake *Thamnophis elegans*, p. 619-636. In: Proceedings of the second international conference on quantitative genetics. B.S. Weit, M.M. Goodman, E.J. Eiser, G. Namtung (eds.) Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Dorenbosch, M. & P.H. van Hoof, 2000. De adder in het Meinweggebied: Een morfologische vergelijking met twee andere Nederlandse populaties. Natuurhistorisch Genootschap in Limburg, Maastricht.
- Forsman, A., 1993. Survival in relation to body size and growth rate in the adder, *Vipera berus*. *Journal of Animal Ecology* 62: 647-655.
- Forsman, A., 1994. Growth rate and survival in relation to relative head size in *Vipera berus*. *Journal of Herpetology* 28 (2): 231-238.
- Forsman, A. & L.E. Lindell, 1997. Responses of a predator to variation in prey abundance: survival and emigration of adders in relation to vole density. *Can. J. Zool.* 75: 1099-1108.
- Gans, C., 1962. Terrestrial locomotion without limbs. *Am. Zool.* 2: 167-182.
- Gittleman, L. 1985. Carnivore body size Ecological and taxonomic correlates. *Oecologia* 67: 540-554.
- Jayne, B. & A. Bennett, 1990. Selection on the locomotor performance in a natural population of garter snakes. *Ibid.* 44: 1204-1229.
- Lenders, A.J.W., 2000. Merkmethode bij de herpetofauna. Patronen van kopschilden als individuele herkenning bij de adder. *RAVON* 3(1): 13-18.
- Lindell, L.E., 1997. Annual variation in growth rate and body condition of adders, *Vipera berus*: effects of food availability and weather. *Can. J. Zool.* 75: 261-270.
- Lindsey, 1966. Body sizes of poikilotherm vertebrates at different latitudes. *Evolution* 20: 414-429.
- Luiselli, L. & C. Anibaldi, 1991. The diet of the adder (*Vipera berus*) in two different alpine environments. *Amphibia-Reptilia* 12: 137-144.
- Madsen, T., & B. Stille, 1988. The effect of size dependant mortality on colour morphs in male adders, *Vipera berus*. *Oikos* 52: 73-78.
- Madsen, T., R. Shine, J. Loman & T. Håkansson, 1993. Determinants of mating success in male adder, *Vipera berus*. *Anim. Behav.* 45: 491-499.
- Mulder, J., 1987. Pulmo-cutaan waterverlies bij de inheemse slangen. Verslag nr. 275. Afd. Dieroecologie, K.U. Nijmegen.
- Plummer, M., 1980. Ventral scute anomalies in a population of *Ophiodrys aestivus*. *J. Herpetol.* 14: 199.
- Prent, I., 1971. An ecological study of the viper *Vipera berus* in southern Britain. *J. Zool.* 164: 373-418.
- Schiemenz, H., H. Biella, R. Günther & W. Völkl, 1996. Kreuzotter. In: R. Günther (red.). *Die Amphibien und Reptilien Deutschlands*. Gustav Fisher Verlag, Jena.
- Sebela, M., 1980. The diet of the common viper (*Vipera berus*) in the area of Mt. Králický sněžník. *Foolia Zoologica* 29: 117-123.
- Soulé, M., 1979. Heterozygosity and developmental stability: another look. *Evolution* 33: 396-401.
- Wilson, D.S., 1975. The adequacy of body size as a niche difference. *American Naturalist* 109: 769-784.
- Zuiderwijk, A. & G. Smit, 1991. De Nederlandse slangen in de jaren tachtig. *Lacerta* 49(2): 43-60.

Paul van Hoof

Bergweg 21
5801 EG Venray
0478-583878

Martijn Dorenbosch

Geysterse weg 25
5807 AT Oostrum
0478-585377