

HOOFDSTUK 5 ECOLOGIE EN LEVENSWIJZE

Amfibieën en reptielen zijn koudbloedige dieren. In vergelijking met vogels en zoogdieren hebben ze een veel langere evolutionaire voorgeschiedenis. Amfibieën waren de eerste gewervelde dieren die het land veroverden, ze bleven echter voor hun voortplanting nog grotendeels aangewezen op water. Reptielen hebben hun voortplanting losgekoppeld van het water en kunnen daardoor ook in heel droge gebieden voorkomen. Deze koudbloedige diergroepen gaan efficiënt met energie om. Door hun verhoudingsgewijs geringe voedselbehoefte, kunnen ze succesvol perioden met een gering voedselaanbod overleven, zonder dat ze hoeven te migreren. De levenswijze staat voor een belangrijk deel in het teken van temperatuur- en vochtregulatie. Als relatief kleine dieren staan ze daarnaast bloot aan een groot aantal predatoren, waartegen ze bijzondere afweermechanismen hebben ontwikkeld.

LICHAAMSBOW EN VOORTBEWEGING

Voor een beter begrip van de levenswijze is enige kennis over de lichaamsbouw van amfibieën en reptielen onontbeerlijk. Speciale aandacht gaat daarbij uit naar de huid. Deze speelt namelijk een belangrijke rol in veel facetten van het leven van deze dieren. De huid beschermt tegen uitdroging, speelt bij amfibieën een rol bij de zuurstofopname, kan een pantser vormen tegen predatoren en allerlei infecties en bevat de kleurstoffen die een rol spelen bij camouflage, of juist bij het opvallen voor partners en het waarschuwen van predatoren. Bij beide diergroepen is sprake van een cloaca (Latijn voor riool). Dit is een opening in het lichaam van dieren waardoor zowel ontlasting en urine als eieren en sperma worden uitgescheiden.



Amfibieën

Op basis van hun lichaamsbouw onderscheiden we binnen de Nederlandse amfibieën twee hoofdgroepen: de salamanders en de kikkers en padden. De salamanders hebben een langgerekt lichaam met een staart. Aan de voorpoten zitten vier tenen, aan de achterpoten vijf. De kikkers en padden hebben een gedrongen lichaamsbouw en een staart ontbreekt. Ook bij kikkers en padden zitten aan de voorpoten vier en aan de achterpoten vijf tenen.

De huid van amfibieën is dun en weinig verhoornd. In de huid zijn veel klieren aanwezig die voor bevochtiging van de huid zorgen en gif of geurstoffen kunnen uitscheiden. Concentraties van gifklieren zijn bij een aantal soorten aanwezig



Figuur 2

Ongekielde schubben van een gladde slang.

Unkeeled scales of a smooth snake.



Figuur 3

Gekielde schubben van een ringslang.

Keeled scales of a grass snake.

in de vorm van parotoïden op de bovenkant van de kop. De huid van amfibieën is zo dun dat er zuurstofopname door kan plaatsvinden. Bij onder water overwinterende soorten volstaat dit om de winter door te komen.

De voortbeweging is verschillend bij de verschillende groepen amfibieën. Salamanders bewegen zich op het land kruipend voort, waarbij bijvoorbeeld de rechter voorpoot en linker achterpoot gelijktijdig naar voren worden bewogen. Het lichaam gaat daarbij zijdelings heen en weer. In het water maken salamanders slingerbewegingen met hun lichaam. De staart dient daarbij voor de voortbeweging maar ook om te sturen. De poten worden naar achteren langs het lichaam gehouden. De larven zwemmen op een overeenkomstige manier. Kikkers en padden lopen, kruipen of springen op het land. De rugstreeppad kan lopend hoge snelheden bereiken, waardoor het kan lijken of er een muis rent. Kikkers bewegen zich op het land voornamelijk springend voort. Daartoe hebben ze lange, gespierde achterpoten. In een sprong zijn deze naar achteren gestrekt, terwijl de voorpoten naar achteren langs het lichaam liggen. In het water zwemmen kikkers voornamelijk met hun gespierde achterpoten. Hiermee maken ze een soort 'schoolslag'. De zwemvliezen tussen de tenen zijn hierbij van groot belang. Padden zijn met hun korte poten tamelijk onbeholpen zwemmers.

Reptielen

De lichaamsbouw van de Nederlandse reptielen is eveneens in twee hoofdvormen op te delen. Een zeer langgerekte lichaamsbouw zonder poten komt voor bij de drie slangensoorten en de hazelworm. Deze hebben alle een staart, maar die valt door het ontbreken van poten niet bijzonder op. De overige drie hagedissensoorten hebben een cilindervormig lichaam, vier poten met elk vijf tenen en een opvallende, lange staart. Aan de tenen van hagedissen zit een klauwtje.



Figuur 1

Parotoïden op de kop van een vuursalamander.

Parotoid glands on the head of a fire salamander.

► **Figuur 4**
Gekielde schubben van een
adder.
Keeled scales of an adder.



►► **Figuur 5**
Hemipenes van een adder.
Hemipenes of an adder.



▼ **Figuur 6**
Lumbaire amplex
(geelbuikvuurpad).
Lumbar amplexus
(yellow-bellied toad).

▼▼ **Figuur 7**
Axillaire amplex (bruine kikker).
Axillary amplexus (common frog).



De huid van reptielen is meer verhoornd met keratine dan die van amfibieën. Daardoor is de huid veel beter waterdicht en mede daardoor kunnen reptielen in drogere habitats overleven. Vooral opvallend is dat de huid bedekt is met schubben. Die zijn door de dikke laag keratine weinig flexibel, maar ertussen bevindt zich dunnere huid, waardoor de reptielenhuid als geheel toch flexibel en rekbaar is. In tegenstelling tot vissenschubben zijn schubben van reptielen dus geen losse elementen, maar maken ze deel uit van een aangesloten huid, wat ook duidelijk zichtbaar is wanneer een slang vervelt. Bij de hazelworm liggen onder de huid, ter bescherming, nog benige plaatjes, waardoor deze soort stijver aanvoelt dan onze andere hagedissen en zich ook veel stijver voortbeweegt dan slangen.

De schubben op de rug zijn klein. Ze kunnen voorzien zijn

van een in de lengte verlopend opstaand randje, de kiel, of geheel glad zijn. Gekielde schubben komen onder meer voor bij de levendbarende hagedis en de adder, terwijl de hazelworm en de gladde slang ongekielde schubben hebben. Op de kop liggen grotere schubben: de kopschilden.

In de huid van reptielen zijn veel minder klieren aanwezig dan bij amfibieën. Wel zijn op de dijen van de hagedissen, uiteraard met uitzondering van de hazelworm, gaatjes zichtbaar; de femoraalporiën. Deze zijn bij mannetjes groter dan bij vrouwtjes en spelen een rol in de communicatie door middel van feromonen (geurstoffen).

Hagedissen hebben gewone oogleden. Bij slangen zijn deze doorzichtig en met elkaar vergroeid, zodat ze als een gesloten venster permanent voor de ogen liggen. Ze zijn dan ook in vervellingshuiden terug te zien. De buik van hagedissen is bedekt met meerdere lengterijen van schubben, terwijl bij de Nederlandse slangen slechts één enkele lengterij van brede buikschubben aanwezig is. Het uiterlijk en de plaatsing van schubben bij reptielen speelt een belangrijke rol in de taxonomie en is zeer bruikbaar bij het determineren van dieren en hun vervellingshuiden (VAN DIEPENBEEK & CREEMERS 2006).

Reptielen hebben, net als amfibieën, een cloaca. Reptielen hebben echter sterker gespecialiseerde voortplantingsorganen. Hagedissen en slangen hebben gepaarde geslachtsorganen, hemipenes genoemd. Bij vrouwtjes kunnen ook hemiclitores voorkomen. Deze organen kunnen door de cloaca worden uitgestulpt. Slechts één hemipenis gaat bij de paring in de cloaca van het vrouwtje. Voor een goed houvast is de hemipenis voorzien van stekels en haakjes. Het uiterlijk van de geslachtsorganen is soortspecifiek (ZIEGLER & BÖHME 1997).

Hagedissen verplaatsen zich lopend, waarbij het lichaam in een S-vorm beweegt. Bij slangen komt dit type beweging ook het meest voor. Het lichaam zet zich daarbij af tegen kleine oneffenheden op de grond. Ook de brede buikschubben kunnen een rol spelen bij de voortbeweging van slangen. Zowel hagedissen als slangen kunnen zwemmen, de ringslang is zelfs een zeer goede zwemmer.

VOORTPLANTING

Amfibieën

Voortplantingstrek, balts- en paringsgedrag

Bijna alle amfibieën zijn voor ten minste een deel van hun reproductie van water afhankelijk. Hun eieren zijn omhuld door gelei en hebben geen leerachtige of kalkrijke schaal zoals bij reptielen en vogels. Daardoor zijn ze zeer gevoelig voor uitdroging. Omdat volwassen amfibieën een belangrijk deel van hun leven op het land doorbrengen, maakt de eiafzet een trek naar water noodzakelijk.

Plaatselijk gebeurt de trek zelfs in stedelijk gebied, waar dan

grote aantallen dieren door het verkeer overreden kunnen worden. De trek komt goed op gang bij temperaturen boven 7°C en een luchtvochtigheid van meer dan 80% (STAAL 1982). In korte tijd kan een groot deel van een populatie naar het water trekken.

Op weg naar of in het voortplantingswater omklemmen de mannetjes van de meeste kikker- en paddensoorten het vrouwtje met hun voorpoten. Ze vormen zo een zogenaamde amplex of amplexus. Er wordt onderscheid gemaakt tussen een lumbaire amplexus en een axillaire amplexus. Bij de lumbaire amplexus wordt het vrouwtje in de lendenen vastgegrepen. Deze vorm komt voor bij enkele evolutionair oude amfibieënsoorten, te weten vroedmeesterpad, geelbuikvuurpad en knoflookpad. Bij de axillaire amplexus wordt het vrouwtje onder haar oksels door gegrepen. Dit komt voor bij de echte padden, de echte kikkers en de boomkikker. De amplexus is bijzonder stevig, wat mogelijk is door de sterke voorpoten van mannelijke amfibieën. Tijdens de paartijd hebben zij bovendien speciale eeltachtige structuren aan hun vingers, duimen of boven- en onderarmen, de zogenaamde paarborstels of -kussentjes. Deze vergemakkelijken het vasthouden van het vrouwtje onder water. Tijdens de voortplantingstijd kunnen mannetjes zo'n sterke drang tot paren hebben dat ze ook exemplaren van andere amfibieën-

soorten omklemmen, of zelfs vissen of de vinger van een herpetoloog.

De bevruchting van de eieren gebeurt bij kikkers en padden uitwendig. Het mannetje stort zijn sperma over de eieren uit op het moment dat het vrouwtje deze afzet.

Bij mannelijke kikkers en padden is doorgaans niet zo'n duidelijk zichtbaar paarkleed aanwezig als bij de watersalamanders. Uitzonderingen zijn de heikikker, waarbij het mannetje korte tijd intens blauw kan kleuren, en de poelkikker, waarbij het mannetje vooral aan de voorzijde geel wordt.

Het paringsgedrag van alle vier de Nederlandse watersalamanders vindt volledig in het water plaats. Het bestaat uit een reeks vaststaande gedragingen waarbij zowel visuele, fysieke als chemische prikkels worden uitgewisseld. Bij alle watersalamanders is de balts in drie hoofdfasen in te delen. In de eerste, oriënterende fase trekt het mannetje de aandacht van het vrouwtje door haar te benaderen, aan haar cloaca te ruiken en door voor haar te gaan staan. Als het vrouwtje interesse heeft en niet wegzweemt gaat het mannetje beginnen met de feitelijke balts. Hij voert dan een soortspecifieke dans op. Daarbij worden de secundaire geslachtskenmerken, die de mannetjes in het voortplantingswater ontwikkelen, getoond. Het gaat daarbij om de rug- en staartkam, de heldere kleuren op de flanken en staart en bij de vinpootsalamander en kleine watersalamander om de vliezen rond de tenen van de achterpoten. De bewegingen van lichaam en staart zijn voor de Europese watersalamanders in 16 stadia op te delen, met fraaie Engelse namen als 'wiggle tail bent', 'push back', 'creep' en 'touch tail' (ARNTZEN & SPARREBOOM 1989).

Als het dansen haar aandacht blijvend heeft kunnen trekken gaat hij over tot de laatste fase, de overdracht van de spermatofoor. Bij salamanders vindt de bevruchting inwendig plaats, maar het sperma wordt niet actief bij het vrouwtje naar binnen gebracht, zoals dat bij de reptielen gebeurt. Salamandermannetjes zetten een spermatofoor af,



Figuur 8

Paarborstel op de duim van een bruine kikker.

Nuptial pad on the thumb of a common frog.



Figuur 9

Bruine kikker in amplex met een gewone pad.

Common frog in amplexus with a common toad.



Figuur 10

Bruine kikker in amplex met een groene kikker.

Common frog in amplexus with a water frog.



Figuur 11

Mannelijke gewone padden in amplex met een groene kikker.

Males of common toad in amplexus with a water frog.

Figuur 12a-d

De balts (a, b) en het afzetten (c) en opnemen (d) van de spermatofoor bij de Alpenwatersalamander.

Courtship display (a, b), spermatophore deposition (c) and spermatophore uptake (d) in Alpine newt.

**Figuur 13**

Detail van ventrale amplex (vuursalamander). Het mannetje (onder!) slaat zijn poot om die van het vrouwtje en wrijft met zijn kop over haar keel.

Detail of ventral amplexus (fire salamander). The male (below!) wraps his leg around the female's leg and rubs her throat with his head.

een piramidevormig geleikegeltje waarop zich het sperma bevindt. Het vrouwtje neemt het sperma met haar cloaca op. Vervolgens wordt het opgeslagen in een soort bewaarkamer, de spermatheca, totdat de eieren bevrucht kunnen worden. Anders dan bij kikkers en padden vindt bij salamanders paring, bevruchting en eiafzet op verschillende momenten plaats en is het mannetje niet aanwezig bij de eiafzet. In tegenstelling tot de watersalamanders speelt de voortplanting van de vuursalamander zich op het land af. De balts en spermaoverdracht verlopen anders dan bij de watersalamanders. Het mannetje nadert een vrouwtje en wrijft met de bovenzijde van zijn snuit tegen haar romp. Dit wrijven stimuleert het vrouwtje tot paring. Wanneer het vrouwtje daartoe bereid is, blijft ze stilstaan. Het mannetje kruipt vervolgens langs een van de flanken onder het vrouwtje en slaat zijn voorpoten over die van haar. Er is daarmee sprake van een ventrale amplex. Het mannetje drukt zijn kop tegen de keel van het vrouwtje en stimuleert met zijdelingse

staartbewegingen haar cloaca. Nadat een spermatofoor is afgezet, draait het mannetje zijn lichaam zijdelings naar buiten. Het vrouwtje komt hierdoor met haar cloaca op de spermatofoor terecht en neemt zo het sperma op (HIMSTEDT 1965, JULY 1966).

Geluid

Van salamanders zijn slechts piepgeluiden bekend. Kikkers en padden produceren wel sterk ontwikkelde geluiden. Deze zijn soortspecifiek en dus te gebruiken als determinatiekenmerk. Elke soort kent meerdere soorten roepen. De belangrijkste zijn de paringsroep, territoriumroep, afweer-roep en schrikroep (SCHNEIDER 2005). De bekendste roep bij kikkers en padden is de paringsroep. Deze wordt, met uitzondering van vroedmeesterpad en knoflookpad, alleen door mannetjes voortgebracht. Deze roep dient om vrouwtjes aan te trekken, maar kan ook voor territoriumafbakening dienen. De meeste soorten roepen voornamelijk vanaf de schemering tot in de nacht. De groene kikkers roepen ook vaak overdag. De meeste soorten roepen vanuit het water of de oeverzone, maar de boomkikker roept tevens vanuit struiken en bomen. De vroedmeesterpad roept vanuit schuilplaatsen op het land zoals vanonder stenen en vanuit muurspleten en holletjes. De knoflookpad roept onder water, waardoor het geluid voor de mens slechts op korte afstand hoorbaar is. Het roepen is afhankelijk van de temperatuur. Beneden en boven bepaalde soortspecifieke lucht- of watertemperaturen wordt er niet geroepen. De klank van de paringsroep is afhankelijk van de temperatuur, maar ook van de grootte van het mannetje. Tijdens het roepen zijn mannetjes van veel soorten territoriaal. Dicht naderende mannetjes worden met een territoriumroep op afstand gehouden. Bij onder meer de groene kikkers en de boomkikker zitten roepende mannetjes enkele decimeters van elkaar. De territoriumroep is korter dan de paringsroep en minder complex van structuur.



Veel soorten beschikken over afweerropjes die onder meer te horen zijn wanneer een mannetje per ongeluk door een ander mannetje wordt gegrepen om mee te paren. Ook niet-paringsbereide vrouwtjes en vrouwtjes die na de eiafzet het mannetje van hun rug willen hebben of niet door een ander mannetje gegrepen willen worden, laten deze roep horen. Afweerropjes zijn meestal kort.

Als kikkers worden gevangen kunnen ze een schrikroep uiten. In tegenstelling tot de andere geluiden, worden schrikroepjes met geopende bek gemaakt (SCHNEIDER 2005).

Het geluid wordt versterkt via de kwaakblaas of -blazen. De groene kikkers beschikken over twee uitwendige kwaakblazen die tijdens het roepen als opgeblazen ballonnetjes in de mondhoeken zichtbaar zijn. Bruine kikkers hebben ook gepaarde kwaakblazen, maar die bevinden zich in de keel en puilen veel minder ver uit. Bij boomkikker en rugstreeppad is slechts één kwaakblaas aanwezig in de keel. Deze kan zeer sterk opgeblazen worden. De groene kikkers, boomkikker en rugstreeppad hebben de grootste kwaakblazen en produceren dan ook het hardste geluid.

Veel soorten vormen koren. Dit zijn groepen van roepende mannetjes. Bij de boomkikker roepen naburige mannetjes vaak alternerend. Dit betekent dat de stilte tussen twee roepjes van een boomkikker opgevolgd wordt door het roep-

je van het naburige mannetje. Grote koren van boomkikker en rugstreeppad kunnen tot op wel een kilometer afstand gehoord worden.

De meeste soorten roepen uitsluitend in het voorjaar, al kunnen vooral groene kikkers, rugstreeppadden en boomkikkers ook nog wel tot in de nazomer roepen.

Voortplantingsstrategieën

Kikker- en paddensoorten waarvan in korte tijd, vaak slechts enkele dagen, alle aan de voortplanting deelnemende vrouwtjes eieren afzetten, worden aangeduid als 'explosive breeders'. Deze voortplantingsstrategie komt voor bij de vroeg in het seizoen actieve soorten, namelijk bij bruine kikker, heikikker en gewone pad. Er zijn dan in een kort tijdsbestek veel mannetjes op een relatief klein oppervlak aanwezig en een luide roep is niet nodig. De competitie uit zich door duwen en trekken en de meest succesvolle mannetjes zijn die exemplaren, die op de druk gebruikte eiafzetplekken tijdig een vrouwtje weten te vinden en zich in amplex vast kunnen houden, totdat de eieren bevrucht zijn. Bij 'prolonged breeders' verschijnen de vrouwtjes minder synchroon in het voortplantingswater, zodat het afzetten van eieren over een veel langere periode wordt gespreid. Bij veel van deze soorten kunnen vrouwtjes ook meerdere legfels produceren. Deze worden vaak in verschillende wateren afgezet. Doordat deze dieren niet allemaal tegelijk in een water aanwezig zijn, speelt bij de 'prolonged breeders' de roep een veel belangrijker rol bij het komen tot een paring. Ook de pioniereigenschappen van een groot aantal 'prolonged breeders' maakt de roep belangrijk om contact te houden. De roep van veel 'prolonged breeders', maar zeker niet van alle, is dan ook luid. Ook verdedigen 'prolonged breeders' vaker potentiële eiafzetplekjes, waardoor hun eieren niet zo sterk geclusterd in een water aanwezig zijn als bij de 'explosive breeders'. Rugstreeppad, boomkikker, geelbuikvuurpad, vroedmeesterpad, knoflookpad en de groene kikkers zijn 'prolonged breeders' (DAVIES & HALLIDAY 1979, EGGERT & GUYÉTANT 2003, LUCAS & HOWARD 1995, LUCAS ET AL. 1996, WELLS 1977).

Het verdedigen van territoria kost veel energie. Daarom gebruiken de jongere en kleinere mannetjes onder de 'prolonged breeders' vaak andere technieken om hun kansen op succesvolle voortplanting te vergroten. Een bekend voor-



Figuur 14

Roepende rugstreeppad; één kwaakblaas.

Calling natterjack; one vocal sac.



Figuur 15

Roepende groene kikker; twee kwaakblazen.

Calling water frog; two vocal sacs.



Figuur 16

Roepende bruine kikker; twee interne kwaakblazen.

Calling common frog; two internal vocal sacs.

Figuur 17

De bruine kikker, een typische 'explosive breeder'.

The common frog; a typical 'explosive breeder'.



LEGSELPIRATERIJ: WIE IS DE DADER, WIE IS DE VADER?

Er werd altijd gedacht dat amfibieëneieren in één eiklomp door één mannetje bevrucht werden. In bergmeren in de Pyreneeën is recent bij de bruine kikker een volstrekt nieuwe voortplantingsstrategie ontdekt. Er komen daar ongeveer tien keer zoveel mannetjes als vrouwtjes in de voortplantingswateren voor. Mannetjes die geen vrouwtje kunnen bemachtigen blijken eieren te bevruchten zonder amplexvorming. Zij volgen amplexen en storten hun sperma over de pas gelegde eiklomp uit. Sommige dieren graven zich zelfs in een eiklomp in, waarschijnlijk om de kans te verhogen ook de binnenste eieren te bevruchten. Deze 'piraten' blijken verantwoordelijk voor gemiddeld een kwart van de

bevruchte eieren in de legsels, maar dat kan oplopen tot bijna alle eieren. Door deze strategie bevatten sommige eiklompjes de nakomelingen van meerdere vaders. Het voordeel voor deze 'piraten' is dat zij hun genen toch door kunnen geven. Voor de vrouwtjes zijn er ook voordelen. Ten eerste kan het bevruchttingspercentage van haar legsel oplopen richting 100%, terwijl dat bij door een enkel mannetje bevruchte eiklompjes maar zo'n 70% bedraagt. Er wordt dus meer van haar DNA doorgegeven. Ten tweede komen uit de door meer mannetjes bevruchte legsels genetisch meer gevarieerde jongen, wat de kans op het doorgeven van haar DNA ook verhoogt (VIETES ET AL. 2004).

beeld is dat van satellietmannetjes, die zich aan de rand van een koor ophouden om naderende vrouwtjes te onderscheppen. Dit is onder meer beschreven voor de boomkikker (MORAVEC 1987) en komt ook bij de groene kikkers voor. Het kader laat zien dat ook onder 'explosive breeders' bijzondere voortplantingsstrategieën voorkomen.

Eiafzet en legselgrootte

Het afzetten van de eieren gebeurt voor elke soort op andere plekken, maar vrijwel altijd in het water. Een uitzondering is de vroedmeesterpad, waarbij het afzetten en de bevruchting van de eieren op het land plaatsvindt. Vervolgens draagt

het mannetje de eisnoeren gewonden om zijn achterpoten mee. Pas vlak voor het uitkomen dompelt hij ze onder in water, waarna de larven uitkomen. Deze ontwikkelen zich vervolgens in het water.

Bij de vuursalamander ontwikkelen de eieren zich in het moederlichaam, waarna larven in het water worden afgezet. De vuursalamander kent dus geen 'vrij' eistadium. De tijd die in het water wordt doorgebracht is bij deze soort gereduceerd ten opzichte van de andere Nederlandse amfibieën. De larven die worden geboren zijn weerbaarder tegenover predatoren. Afhankelijk van het type voortplantingswater en het voedselaanbod metamorfoserende (zie hierna) ze in enkele maanden tot soms meer dan een jaar. Bij vuursalamanderpopulaties in onder andere het noorden van Spanje en bij de Noord-Afrikaanse vuursalamander *Salamandra atra* uit het noorden van Marokko worden compleet ontwikkelde jongen afgezet, zonder larvestadium in het water. De jongen zijn niet veel groter, meestal kleiner, dan normaal gemetamorfoseerde larven (DONAIRE BARROSO & BOGAERTS 2001, VELLO-ANTÓN ET AL. 2007). Verwante soorten als Alpenlandsalamander *S. atra* en Lanza's landsalamander *S. lanzai* vertonen een nog verdergaande ontwikkeling. De draagtijd is veel langer (tot zelfs vier jaar) en er worden slechts een tot vier jongen geboren die ook al bijna de helft van de lengte van de moeder bereiken. Dit zijn daarmee volledig terrestrisch levende amfibieën.

Bij de bruine kikker liggen vaak alle legsels in één water op dezelfde plek tegen elkaar aan, terwijl groene kikkers veel verspreider over een water hun eieren afzetten. De gewone pad slingert haar eisnoeren om en tussen de vegetatie, terwijl de verwante rugstreeppad ze vaak op een kale zandbodem afzet. Direct na het afzetten zijn de eiklompjes van kikkers

Figuur 18

Eisnoer van een gewone pad.
Egg string of a common toad.

Figuur 19

Eiklomp van een heikikker.
Egg clump of a moor frog.

Figuur 20

Eieren van kamsalamander, kleine watersalamander en Alpenwatersalamander (v.l.n.r.).
Eggs of northern crested newt, smooth newt and Alpine newt (from left to right).

Figuur 21

Wanneer waterplanten ontbreken, zetten salamanders hun eieren bijvoorbeeld op dood blad af.
In the absence of aquatic plants, newts deposit their eggs on, for example, dead leaves.



nog klein. Om de donkere eieren is dan nog maar een dun laagje gelei zichtbaar. De gelei zwelt in vrij korte tijd op doordat water wordt opgenomen.

Het gemiddeld aantal eieren dat per legsel en per jaar wordt afgezet verschilt sterk tussen de soorten. In de groep die minder dan circa 500 eieren per jaar produceert, vallen alle salamandersoorten, de vroedmeesterpad, geelbuikvuurpad en de boomkikker. De groep die tussen de circa 500 en 4000 eieren per jaar produceert bestaat uit knoflookpad, rugstreeppad, heikikker, bruine kikker en poelkikker. Gewone pad, bastaardkikker en meerkikker kunnen meer dan 4000 eieren per jaar produceren.

Kikkers en padden kennen geen broedzorg, met uitzondering van de eerder genoemde vroedmeesterpad. De zorg voor de eieren resulteert waarschijnlijk in een geringere sterfte van eieren en jonge larvenstadia waardoor vroedmeesterpadden aan weinig eieren voldoende hebben om een populatie op peil te houden. Bij de salamanders is sprake van meer zorg voor het nageslacht dan bij de meeste kikkers en padden, wat zich ook weer vertaalt in minder eieren of larven. Watersalamandervrouwtjes vouwen met hun achterpoten elk individueel ei tussen een blaadje. Indien planten ontbreken worden ze aan afgevallen bladeren of een ander substraat gehecht. Eieren die niet worden ingepakt – in een Frans onderzoek bleek dit 10% van de gelegde eieren te zijn – blijken geen kans op overleving te hebben (MIAUD 1994). Het inpakken maakt eieren minder zichtbaar en slechter toegankelijk voor predatoren. In een experiment werden ingevouwen en niet ingevouwen eieren van de vinpootsalamander en Alpenwatersalamander een dag blootgesteld aan de aanwezigheid van larven van de blauwe glazenmaker *Aeshna cyanea* (een libel), een predator van salamandereieren. De ingevouwen eieren werden niet noemenswaardig belaagd, terwijl 50-70% van de niet-ingevouwen eieren werd opgegeten (ORIZAOLA & BRAÑA 2003).

Larvale ontwikkeling

Het nageslacht van amfibieën lijkt direct na het uitkomen van de eieren meestal totaal niet op de volwassen dieren, zoals dat bij reptielen wel het geval is. Pas nadat de metamorfose of gedaanteverwisseling is voltooid, lijken de juvenielen op volwassen exemplaren van de soort. Deze metamorfose is een bijzonder aspect van het leven van amfibieën. Het woord wordt vaak ten onrechte gebruikt voor het moment waarop de jonge amfibieën het water verlaten en aan hun landleven beginnen. Metamorfose is echter geen momentopname, maar een langdurig proces, waaronder de gehele ontwikkeling wordt verstaan, vanaf de prilste larvale stadia tot aan het moment dat de juvenielen aan land kruipen.

De larven van watersalamanders hebben na het uit het ei komen al direct kleine voorpoten. Daarnaast vallen vooral de uitwendige kieuwen op, drie aan elke zijde van de kop. Na verloop van tijd ontwikkelen zich de achterpoten. De larven van kikkers en padden zijn direct na het uitkomen nog pootloos. Ze hebben korte, uitwendige kieuwen, die vrij duidelijk achter de kop zichtbaar zijn. Na het uitkomen hangen de larven, met behulp van hechtorganen aan de onderzijde van de kop, nog enige tijd aan hun oude geleiomhulsel of naburig ander substraat. De mond is nog niet ontwikkeld en de jonge larve teert op de dooierzak. Binnen enkele dagen wor-

den ze vrijzwemmend. Hun ogen en mond zijn dan functioneel en ze vergaren hun eigen voedsel. Wanneer de larven rondzwemmen is ook het karakteristieke mondveld aanwezig, met liptandjes en de papillen aan de randen ervan. In het midden is de verhoornde bek aanwezig. De uitwendige kieuwen verdwijnen onder een huidplooi, maar blijven via een kleine opening (spiraculum of ademopening) in contact staan met het water. Deze ademopening zit bij de meeste soorten aan de linker zijkant van de kop, maar bij de vroedmeesterpad en geelbuikvuurpad aan de onderzijde van de kop. Bij de larven van kikkers en padden worden de achterpoten eerst zichtbaar. De voorpoten ontwikkelen zich echter tegelijkertijd in de ruimte met kieuwen, maar zijn daardoor niet zichtbaar. Vanaf het moment dat de voorpoten doorbreken, verloopt de ontwikkeling naar een op het land levend amfibie snel. De staart wordt geresorbeerd (niet afgeworpen!), de bek verandert, het spijsverteringsstelsel, de ogen, het skelet en het gehoor veranderen of ontwikkelen zich. De kieuwen degenereren, er ontstaan longen, de huid verandert en wordt beter droogteresistent.

Figuur 22

Ontwikkeling van ei tot volgroeide larve bij de bruine kikker.

Development of egg to full-grown larva in the common frog.



Figuur 23

Liptanden bij een larve van de bruine kikker.
Labial teeth of a common frog larva.

**Figuur 24**

Larve van de kamsalamander.
Larva of a northern crested newt.



Reptielen

Balts- en paringsgedrag

Onze inheemse reptielen kennen doorgaans een minder uitgesproken baltsritueel dan amfibieën. Bij de hagedissen (met uitzondering van de hazelworm) neemt het mannetje, vaak met nauwelijks enige inleiding, het vrouwtje tussen zijn kaken. Als het verzet niet te groot is, of als het vrouwtje vooraf te kennen heeft gegeven paringsbereid te zijn, verplaatst hij zijn beet naar een plek vlak voor de achterpoten. Vervolgens krult het mannetje zijn lichaam onder dat van haar, zodat de cloacaopeningen tegen elkaar komen te liggen en brengt dan een van zijn hemipenes in. Het mannetje van de hazelworm bijt tijdens de paring in de nek van het vrouwtje. De tanden van mannelijke hagedissen laten vooral op de buikzijde van de vrouwtjes 'paringslittekens' achter, die nog enige dagen tot weken zichtbaar blijven.

Bij slangen is er sprake van een doorgaans meer voorzichtige en langdurige inleiding op de paring. Geur speelt een belangrijke rol bij het vinden van het vrouwtje en bij de eigenlijke paring, getuige het frequente tongelen van de mannetjes. Het benaderen kan heel omzichtig verlopen. Zo kruipt de gladde slang voorafgaand aan de paring 10 tot 25 minuten om een vrouwtje heen. Mannetjes van de Nederlandse slangen maken onder meer contact met een vrouwtje door schokkend langs haar te kruipen en knikjes met de kop te maken. Slangen bijten het vrouwtje tijdens de paring niet.

Bij diverse reptielensoorten, waaronder de zandhagedis, levendbarende hagedis en adder, paren beide geslachten met meerdere partners en de jongen uit één legsel komen vaak van verschillende mannetjes. Bij vrouwtjes die met meer mannetjes hebben gepaard, is de levensvatbaarheid van de

NEOTENIE

Een bijzonder verschijnsel dat voorkomt bij salamanders, is neotenie. Hierbij voltooien de larven de metamorfose niet, maar blijven wel groeien en worden uiteindelijk geslachtsrijp. De sterkste vorm is absolute neotenie. Hierbij kunnen dieren op geen enkele manier tot een voltooiing van de metamorfose worden aangezet. Alle individuen van de soort zijn neoteen. In Europa komt dat alleen voor bij de olm *Proteus anguinus*.

Bij totale neotenie wordt de metamorfose niet voltooid, maar worden de dieren wel geslachtsrijp. In Nederland komt dit uitsluitend, maar slechts incidenteel, bij de watersalamanders voor. De dieren worden groter dan normale larven en ontwikkelen geslachtsorganen. Ook hebben ze uiterlijke kenmerken van normale mannetjes of vrouwtjes. De

kieuwen blijven echter aanwezig en de dieren gaan niet aan land. Totaal neotene dieren kunnen later alsnog de metamorfose voltooien en aan land gaan. Wanneer de metamorfose niet wordt voltooid en larven overwinteren, terwijl dat bij die soort niet gebruikelijk is, zoals bij salamanders en groene kikkers, wordt dat wel aangeduid met 'partiële neotenie'. Het is feitelijk slechts een vertraagde metamorfose. Omdat deze dieren niet, met behoud van larvale kenmerken, geslachtsrijp worden, valt dit niet onder neotenie.

Neotene salamanders hebben ook vaak kleurafwijkingen. Zowel metamorfose als pigmentatie staan onder invloed van de hypofyse. Een gestoorde hypofyse is dan ook mogelijk een van de oorzaken van neotenie. Er zijn in Europa echter ook popu-

laties van salamanders bekend waar de omgeving van wateren zo vijandig is, dat een strikt aquatische leefwijze de meeste voordelen met zich meebrengt. Wateren kunnen mogelijk ook zo koud of arm aan bepaalde stoffen zijn, dat de metamorfose niet kan worden voltooid. In Europa komt neotenie in afnemende talrijkheid voor bij Alpenwatersalamander, kleine watersalamander, vinpootsalamander en kamsalamander (GRIFFITHS 1996). In Nederland is neotenie bij de Alpenwatersalamander zeldzaam en wordt het vaker bij vinpootsalamander en kleine watersalamander aangetroffen (VAN GAMEREN 1991, JANSEN & JANSEN 1990, LENDERS 1989C, D). Meer bijzonderheden over neotenie zijn in de soortbeschrijvingen van de watersalamanders opgenomen.

Figuur 25

Eiafzettende neotene kleine watersalamander.
Neotenous smooth newt laying eggs.

**Figuur 26**

De absoluut neotene olm *Proteus anguinus*.
The absolutely neotenous olm Proteus anguinus.





Figuur 27
Parende zandhagedissen.
Mating sand lizards.



Figuur 28
De adderdans.
Adder dance.

nakomelingen hoger. Waarschijnlijk speelt zogenaamde spermacompetitie hierbij een rol. Door de intensere rivaliteit tussen zaadcellen wordt een hoger aantal eicellen bevrucht door genetisch sterke mannetjes (LALOI ET AL. 2004, MADSEN ET AL. 1992, OLSSON 2001).

De agressie ten opzichte van andere mannetjes kan tijdens de paartijd bij hagedissen groot zijn. Van de slangen is de gladde slang het agressiefst tegen andere mannetjes, waarbij ook stevig gebeten wordt. Bij de adder is deze agressiviteit geritualiseerd. Tijdens de zogenaamde adderdans tussen twee mannetjes, die aan de paring voorafgaat, bijten de dieren elkaar nooit. Ringslangmannetjes zijn in de paartijd niet agressief tegenover elkaar en er vinden geen gevechten plaats zoals bij de adder en gladde slang. Bij de ringslang komt het zelfs regelmatig voor dat meerdere mannetjes tegelijk met een vrouwtje proberen te paren. Er ontstaat dan een kluwen van slangen die wel paringsbal wordt genoemd. Deze kan bestaan uit enkele tientallen mannetjes rond één vrouwtje.

Eiafzet en legselgrootte

Reptielen hebben zich voor hun voortplanting verder van water los kunnen maken dan amfibieën. Ze zetten hun eieren af op het land. Levendbarende hagedis, zandhagedis en muurhagedis planten zich in Nederland, na het bereiken van de geslachtsrijpheid, in de regel jaarlijks voort. Waarschijnlijk geldt dat ook voor de ringslang. De muurhagedis kan incidenteel mogelijk zelfs twee legfels per jaar produceren. Hazelworm, gladde slang en adder kennen een tweejaarlijkse cyclus. In koelere delen van Europa komen bij sommige soorten grotere intervallen tussen twee

voortplantingsperioden voor, terwijl in warmere streken soms frequenter voortplanting plaatsvindt.

De eieren van de Nederlandse soorten hebben een ondoorzichtige, meestal witte, leerachtige schaal. Er zijn ook reptielen die de eieren in het moederlichaam laten ontwikkelen. De jongen zijn dan omhuld door een doorzichtig vlies. Deze eieren komen direct na het leggen uit, of in uitzonderlijke gevallen binnen maximaal enkele dagen. De soorten die eieren leggen, worden aangeduid met de term ovipaar. De soorten die de eieren in het moederlichaam laten ontwikkelen, totdat ze bijna uitkomen, worden ovovivipaar of twel eierlevendbarend genoemd. In Nederland zijn drie soorten ovipaar en vier soorten ovovivipaar. Op hazelworm en ringslang na hebben alle soorten ten hoogste 15 eieren per legsel (tabel 1).

Voor het openen van de eischal gebruiken de jongen een scherpe structuur op de neuspunt, de eitand. Deze valt kort na het uitkomen af. Bij de Nederlandse soorten hebben jonge dieren (juvenielen) geen sterk afwijkende kleuren ten opzichte van volwassen dieren, zoals dat bij sommige Zuid-Europese slangen en hagedissen wel voorkomt. De juvenielen zijn direct zelfstandig.

VOEDSEL

Veel amfibieën en reptielen kunnen tot de opportunistische foerageerders worden gerekend. Voor veel soorten geldt dat zo'n beetje alles wat in de bek past wordt gegeten. Er zijn desondanks belangrijke verschillen tussen beide diergroepen, maar ook tussen soorten. De voedselkeuze en wijze van vergaren worden dan ook voor beide groepen apart besproken.

PARTHENOGENESE

Een heel bijzonder voortplantingsmechanisme komt voor bij enkele vertegenwoordigers uit de groep van de Kaukasische rotshagedissen (genus *Darevskia*, voorheen *Lacerta*). Van een aantal soorten uit dit genus zijn uitsluitend vrouwtjes bekend. Zij planten zich voort zonder tussenkomst van een mannetje. Dit wordt parthenogenese genoemd. Het is een zeldzaam voortplantingsmechanisme onder gewervelde dieren en komt, buiten dit deels Europese genus, onder andere ook nog voor bij het Noord-Amerikaanse hagedissengeslacht *Cnemidophorus* (DAREVSKY 1958, MURPHY ET AL. 2000).



Figuur 29

Vrouwtje zandhagedis bij het graven van een holletje voor de eieren.
Female sand lizard digging a hole for her eggs.

Soort	Voortplantingswijze	Meest voorkomend aantal eieren per legsel	Minimum en maximum aantal eieren per legsel
hazelworm	ovovipaar	6-15	3-26
zandhagedis	ovipaar	6	3-12
levendbarende hagedis	ovovipaar	6	3-8
muurhagedis	ovipaar		max. 6
gladde slang	ovovipaar	6-8	2-13
ringslang	ovipaar		5-30
adder	ovovipaar		4-15

Tabel 1

Voortplantingswijze en legselgrootte van reptielen.
Voor referenties en details zie soortteksten.

Amfibieën*Voedselkeuze*

Het eerste voedsel dat larven van kikkers en padden tot zich nemen is meestal de gelei die de eieren omhulde. De larven van salamanders eten voornamelijk dierlijke organismen zoals watervlooien. De larven van padden en kikkers schrapen met hun liptandjes plantaardig materiaal af. Ze eten soms ook aas en zijn zeker niet strikt herbivoor. Oudere larven eten steeds meer dierlijk voedsel.

Juveniele en volwassen amfibieën zijn carnivoor. Ongewervelde dieren behoren tot hun belangrijkste prooien, maar soms worden ook gewervelde dieren gegeten. Zo is bekend dat meerkikkers wel eens een salamander of vogel verschalken (BLOMMERS-SCHLOSSER 1992, VAN DER WINDEN 1995). Veel amfi-

bieën eten niet in de tijd voorafgaand aan de voortplanting, maar ook dit is niet absoluut (BOSMAN ET AL. 2003). Amfibieën eten ook wel hun eigen vervellingshuid op en kannibalisme komt eveneens voor.

Tussen soorten bestaan aanzienlijke verschillen in voedselkeuze. Bij gewone pad en rugstreeppad zijn mieren getalsmatig vier keer zo belangrijk als de daaropvolgende prooi-soorten insectenlarven en kevers (onderzoek in de Hatertse en Overasseltse Vennen; BOSMAN ET AL. 2003). Bij knoflookpad en heikikker zijn kevers de belangrijkste voedselbron, maar de knoflookpad eet ook veel mieren. In de maag van de heikikker zijn vrijwel geen mieren aangetroffen. De bruine kikker was in dit onderzoek de enige soort waarbij slakken de belangrijkste voedselbron vormden. Bij de groene kikkers bleken insectenlarven en cicadeachtigen favoriet en zij waren de enige soorten met een aanzienlijke hoeveelheid andere amfibieën in het menu. Van deze amfibieën betrof het merendeel larven van de gewone pad, evenals een juveniel van deze soort. Dat is opmerkelijk, omdat deze soort vanwege zijn giftigheid door veel predatoren niet gegeten wordt. Ook van de kamsalamander is bekend dat deze soms larven van de gewone pad (en rugstreeppad) eet (COOKE 1974, HEUSSER 1971A).

Bij maagonderzoek worden soms ook, waarschijnlijk onbewust meegepakte 'prooien' aangetroffen, zoals zand en plantendelen. Het is niet uit te sluiten dat door de wind bewogene plantendelen soms een toehapreactie opwekken.

Figuur 30

Boomkikker met prooi.
Common tree frog with prey.

**Figuur 31**

Watersalamanders, zoals deze Alpenwatersalamander, zijn belangrijke predatoren van kikkereieren.

Newts, like this Alpine newt, are important predators of frog eggs.

Figuur 32

Een bruine kikker eet een jonge ringslang.
A common frog eating a young grass snake.



Foerageerstrategieën, voedselopname en nichesegregatie

Er zijn tussen soorten verschillen in de mate waarin actief naar voedsel wordt gezocht. De rugstreeppad zoekt actief naar voedsel. Dit in tegenstelling tot bijvoorbeeld de gewone pad, die vanaf een vaste positie op passerende prooien jaagt (zit-en-wachtstrategie).

Prooien van amfibieën moeten over het algemeen bewegen om te worden waargenomen. Vervolgens fixeert de predator zich op zijn prooi. Hierbij zijn soms trillende of trekkende bewegingen van de tenen waarneembaar. Als de afstand te groot is om toe te kunnen slaan, wordt de prooi eerst heel langzaam en voorzichtig beslopen. Veel soorten, zoals de meeste padden en kikkers, vangen de prooi vervolgens door het uitklappen van de lange tong. Grotere prooien worden eenvoudigweg met de kaken gegrepen. In de familie van de schijftongkikkers (*Discoglossidae*), waaronder vroedmeesterpad en geelbuikvuurpad, is de tong met de mondbodem vergroeid en wordt deze niet actief gebruikt voor het vangen van prooien. De prooi wordt besprongen en door de pad met de kaken gevangen. Door meerdere malen de mond te openen en te sluiten wordt de prooi doorgeslikt. Grotere prooien worden met behulp van de voorpoten naar binnen gewerkt. Amfibieën vermalen hun prooien niet door te kauwen. Het intrekken van de ogen tijdens het slikken geeft druk aan de bovenzijde van de bek en helpt zo mee bij het doorslikken van de prooi. Hoewel amfibieën in korte tijd grote hoeveelheden voedsel tot zich kunnen nemen, kunnen ze ook langere tijd zonder voedsel. In een omvangrijk onderzoek van Bosman et al. (2003) in de Overasseltse en Hatertse Vennen ontstond zowel bij de padden als bij de kikkers het beeld dat soorten die de kleinste prooien eten, de meeste individuen eten en het minst vaak een lege maag hebben. Soorten die grote prooien eten, verorberen minder

prooien en hebben vaker een lege maag. Dat in korte tijd extreem grote hoeveelheden prooien gegeten kunnen worden, blijkt wel uit de vondst van 596 en 530 mieren in de magen van twee gewone padden. Beide dieren hadden ook nog eens 26 respectievelijk 124 andere prooien in hun maag (BOSMAN ET AL. 2003). De verblijftijd van voedsel in de maag van amfibieën bedraagt zo'n 48 uur, maar na circa zes uur treden de eerste verschijnselen van aantasting door vertering op (GEELLEN ET AL. 1970, LOMAN 1979).

Voedselconcurrentie tussen verschillende soorten wordt deels vermeden door het foerageren op verschillende momenten van de dag (temporele nichesegregatie), een verschillende voedselkeuze (trofische nichesegregatie) en op een verschillende plaats in het horizontale en verticale vlak (spatiële nichesegregatie). Zo foerageren veel soorten in of vlakbij het water, terwijl bijvoorbeeld de knoflookpad en rugstreeppad vooral op drogere plekken, verder van water vandaan, foerageren. Boomkikkers foerageren in de kruid- en struiklaag, de andere soorten vooral op de bodem. Ook in wateren zijn verschillende strategieën waarneembaar. Zo foerageren volwassen kamsalamanders vooral op en nabij de bodem, terwijl de larven van deze soort zich in de waterkolom of tussen de vegetatie ophouden (BOSMAN ET AL. 1988A, BRAZ & JULY 1994, DOLMEN 1983, GRIFFITHS & MYLOTTE 1987, STRIJBOSSCH 1980A).

Reptielen*Voedselkeuze*

In de voedselkeuze van de Nederlandse hagedissen is een duidelijke tweedeling aan te brengen. De hazelworm eet voornamelijk naaktslakken en regenwormen. De drie andere hagedissensoorten eten voornamelijk geleedpotigen. Bij de slangen is er ook een duidelijk verschil in prooikeuze. De adder en gladde slang leven voornamelijk van kleine zoogdieren en ook hagedissen. De ringslang eet vooral amfibieën. Kannibalisme komt bij zowel slangen als hagedissen voor.

Foerageerstrategieën en voedselopname

Het vangen van prooien kan zowel actief als meer passief gebeuren. Ringslangen jagen vaak actief in oeverzones en in het water op amfibieën. Voedselschaarste kan de oorzaak zijn van gemiddeld kleinere ringslangen. Dit is vastgesteld op een eiland waar wel watersalamanders maar geen padden en kikkers voorkomen (MADSEN & SHINE 1993B). Gladde slangen zoeken actief aan de hand van hun geur nestjonge muizen in hun holen op. Op reptielen jagen ze daarentegen op zicht (STEWART 1958). Adders zijn doorgaans juist passieve jagers. Ze gebruiken de zit-en-wachtstrategie. Liggend in de vegetatie wachten ze tot een prooi binnen bereik komt. Deze wordt gebeten, waarbij gif wordt geïnjecteerd. De prooi wordt losgelaten, het prooidier loopt vaak nog een stukje, maar de adder volgt het geurspoor. Daarna wordt de bezweken prooi in zijn geheel verzwolgen. Adders jagen incidenteel actief, waarbij ze hun prooi achtervolgen. Evenals amfibieën, kauwen ook reptielen niet op hun prooi, maar slikken deze in zijn geheel door. Vanwege de bijzondere bouw van hun kaken kunnen slangen aanzienlijk grotere prooien verzwelgen dan men op grond van de grootte van hun bek zou verwachten. De kaken scharnieren namelijk niet zoals bij zoogdieren, maar kunnen los van elkaar en uit elkaar bewegen.



Figuur 33
Muurhagedis met prooi.
Common wall lizard
with prey.

ORGAAN VAN JACOBSON

Slangen en ook de meeste hagedissen hebben een gevorkte tong. Deze wordt gebruikt om als het ware de omgeving te proeven. Dat wordt mogelijk gemaakt door een bijzonder orgaan, het orgaan van Jacobson, dat zich in het verhemelte bevindt. Dit zintuig is vooral goed ontwikkeld bij slangen. Zij steken regelmatig hun lange tong door de speciaal daarvoor be-



Figuur 34
Tongelende
ringslang.
*Tongue-flicking
grass snake.*

stemde groef in de bovenlip. Tijdens dit zogenaamde 'tongelen' worden met de punten van de op en neer bewegende tong moleculen opgepikt uit de lucht en vanaf aangeraakte voorwerpen. Door de tong in het orgaan van Jacobson te leggen, kunnen de moleculen worden herkend. Verschillen in concentratie van de moleculen op beide punten van de tong maken het ook mogelijk om informatie te krijgen over de richting waaruit de moleculen komen. Op deze manier kunnen slangen hun prooi volgen, maar ook waarnemen of zich vrouwtjes, concurrerende mannetjes of predatoren in de nabijheid ophouden. Van dichtbij gefotografeerde slangen tongelen vaak op de foto. Zij 'proeven' wie hen zo dicht benadert.

Als het orgaan van Jacobson wordt verdoofd, zijn adders niet in staat om het geslacht en de paringsbereidheid van soortgenoten te bepalen. Er vindt dan geen benadering van een vrouwtje plaats en geen ritueel gevecht tussen mannetjes (ANDRÉN 1982). Hoewel hagedissen, vanwege hun veel kortere tong, minder opvallend tongelen dan slangen, spelen geurstoffen ook bij hen een belangrijke rol bij het herkennen van prooien, partners en predatoren.

Onze inheemse hagedissen zijn actieve jagers. De zandhagedis bijvoorbeeld gaat op jacht nadat hij zich 's ochtends in de zon heeft opgewarmd. Tijdens het jagen zoekt hij zijn leefgebied af, waarbij elke pluk vegetatie wordt onderzocht. Hij reageert daarbij sterk op lichte bewegingen in de vegetatie. Wanneer hij een prooi heeft gevonden, sluipt hij voorzichtig naderbij om vervolgens snel toe te schieten. Vlak voor het toeslaan maakt hij vaak schoksgewijze korte kronkelende bewegingen met zijn staart. Als de zandhagedis zijn prooi te pakken heeft, wordt deze tegen de grond gedrukt en kapot gebeten. Grotere insecten worden eerst in de bek gepakt en heftig heen en weer geschud. Vervolgens worden vleugels en poten afgebeten, door deze bij de basis beet te pakken en de prooi heen en weer te schudden. Kleine prooien worden na enkele kauwbewegingen geheel doorgeslikt (VAN DE BUND 1955).

De efficiëntie wat betreft energieverbruik van deze koudbloedige dieren komt tot uitdrukking in de geringe voedselbehoefte. Volwassen adders eten bijvoorbeeld slechts zes tot tien prooien per jaar en drachtige vrouwtjes nog veel minder. In de Meinweg is vastgesteld dat er geen direct verband is tussen de dichtheid aan adders en de dichtheid aan muizen (LENDERS ET AL. 2006). Voor de ringslang zijn er schattingen dat vrouwtjes gemiddeld acht padden per jaar eten en mannetjes bijna zes (READING & DAVIES 1996).

NATUURLIJKE VIJANDEN

Amfibieën en reptielen vormen voedsel voor tal van predatoren en parasieten. In ons land zijn echter weinig predatoren op een van beide diergroepen gespecialiseerd. Vanwege de hoge dichtheden waarin amfibieën en reptielen kunnen voorkomen, kunnen ze toch een belangrijk onderdeel uitmaken van het menu van vooral een groot aantal zoogdier- en vogelsoorten.

Predatoren

Amfibieën

Amfibieën worden in diverse levensstadia gegeten door een groot aantal diersoorten. Er zijn nauwelijks predatoren die volledig op amfibieën zijn gespecialiseerd. Ongewervelde

dieren zijn belangrijke consumenten van de larvenstadia. Het gaat daarbij om bijvoorbeeld waterkevers en hun larven, waterwantsen en de larven van grote libellensoorten. Er bestaat een negatief verband tussen het aantal volgroeide larven van de bruine kikker en het aantal larven van de blauwe glazenmaker in een water (KNEITZ 1998). Kokerjuffers en waterslakken eten van de eieren van amfibieën.

Veel vissen eten eieren en larven van amfibieën. Grote soorten, zoals snoek en meerval, kunnen ook volwassen amfibieën verorberen. Vissen kunnen voor amfibieën zelfs een bedreiging voor het duurzaam voortbestaan vormen. Op diverse plaatsen in ons land zijn geïntroduceerde vissen verantwoordelijk voor het verdwijnen van amfibieënpopulaties. Een bekend voorbeeld is de Amerikaanse zonnebaars



Figuur 35

Een grote gerande oeverspin
Dolomedes plantarius met een
kleine watersalamander als prooi.
A raft spider Dolomedes planta-
rius with its prey, a smooth newt.



Figuur 36

Blaauwe reiger met kikker.
Grey heron with frog.



die het uitsterven van de knoflookpad in het Brabantse Rauwven veroorzaakte (BOSMAN 2005). In enkele Duitse amfibieënpopulaties waren salamanders echter veel belangrijke predatoren van amfibieëneieren dan de aanwezige vissen (voornamelijk karperachtigen). Onder andere de Alpenwatersalamander at massaal van kikkereieren en pas uitgekomen larven (FELDMANN 1981, HEUSSER 1971, KÜHLHORN 1959, KWET 1996A, SATTMANN 1989). Watersalamanders beperken zich echter tot de eieren en larven van andere amfibieën. Volwassen kikkers en padden eten ook juvenielen en subadulten van andere soorten en niet zelden ook van de eigen soort (kannibalisme). Met name groene kikkers worden in veel onderzoeken genoemd als belangrijke predatoren van juveniele amfibieën. Voor de ringslang vormen amfibieën het belangrijkste onderdeel van het menu en het is dan ook wellicht de meest gespecialiseerde predator. Zelfs de door veel predatoren gemeden gewone pad wordt door deze slang gegeten. Adders, in het bijzonder de jongen, eten ook wel amfibieën.

Een groot aantal vogelsoorten eet amfibieën. Daarbij gaat het onder meer om eenden, reigers, ooievaars, futen, roofvogels, meeuwen, uilen en kraaien, maar ook om kleinere zangvogels zoals lijsterachtigen en de grauwe klauwier. Ook onder de zoogdieren bevinden zich veel en belangrijke predatoren. Het betreft de egel, (water)spitsmuizen, vos, grote en kleine marterachtigen, wild zwijn en bruine rat.

Een bijzonder spoor dat achterblijft na predatie van een vrouwelijke kikker of pad door onder meer een bunzing, blauwe reiger of buizerd, is 'sterrenschot'. Het zijn de zweleiwitten, die de eieren normaal gesproken omgeven. Soms laten predatoren deze liggen bij het eten van een vrouwtje. Na het eten van vrouwtjes met eieren, braken predatoren de in hun spijsverteringskanaal opzwellende eiwitten uit. Het zijn witte of transparante geleiklonten, waarin soms zwarte clusters van eieren zichtbaar zijn. Dit laatste is het geval wanneer de klomp de eileider reeds is gepasseerd, op het moment dat het vrouwtje gegeten werd (VAN DIEPENBEEK 1999, 2000).

Reptielen

Strijbosch (1981a, 1981b) geeft een uitvoerig overzicht van de predatoren van de inheemse hagedissen en slangen. Ze spelen in onze omgeving slechts in uitzonderingsgevallen een belangrijke rol als voedsel voor andere organismen. Dat heeft waarschijnlijk te maken met de geringe dichtheden van reptielen in Noord-Europa. Bij slechts enkele vogels en zoogdieren en bij twee Nederlandse slangensoorten kunnen



ze een belangrijk deel van het voedselpakket vormen.

Reptielen vallen vooral ten prooi aan vogels en zoogdieren. Onder de broedvogels zijn het met name de fazant, reigers, roofvogels, uilen, kraaien en de grauwe klauwier die reptielen op het menu hebben staan. In tuinen en op erven kunnen vooral hazelworm en ringslang ten prooi vallen aan kippen. Een groot aantal zoogdieren, zoals egel, vos, marterachtigen, wild zwijn en bruine rat en de huisdieren hond en kat eten reptielen.

Kannibalisme en het eten van andere reptielensoorten komt voor. De gladde slang is hier het enige reptiel dat wel eens adders eet. Vooral juveniele reptielen vallen wel ten prooi aan allerlei zangvogels, spitsmuizen, kikkers en padden, roofvissen en zelfs grote loopkeversoorten. Juveniele levendbarende hagedissen kunnen zelfs ten prooi vallen aan zonnedaauw.

De slangenarend is een reptielspecialist bij uitstek. De afgelopen jaren hebben zich in enkele goede Nederlandse reptielengebieden, zoals de Hoge Veluwe, het Fochteloërveen en de Hamert, langdurig meerdere slangenarenden opgehouden. Zij eten zowel slangen als hagedissen (GROENEN-DIJK 2005, MULDER 2002).

Ander ongemak

Naast predatoren zijn er ook parasieten, schimmels en infectieziekten die hun tol kunnen eisen onder amfibieën en reptielen.

Amfibieën

De zeer zeldzame medicinale bloedzuiger *Hirudo medicinalis* is in staat om tijdens het parasiteren op (kam)salamanders, zoveel bloed op te zuigen dat de salamander eraan sterft. De typische afdruk van hun Y-vormige monddelen waren aanwezig op de staart bij vier dode kamsalamanders die nabij Fort Sint-Andries werden gevonden (CREEMERS 2000). Hetzelfde verschijnsel komt ook voor bij kikkers en padden, waarbij ook de paardenbloedzuiger *Haemopsis sanguisuga* 'de dader' kan zijn (Henk Strijbosch pers. med.).

Voornamelijk bij de gewone pad komt parasitisme door de vlieg *Lucilia bufonivora* (paddenbromvlieg en soms goudvlieg genoemd) voor (HUIJBREGTS 2008). Deze vlieg is door heel Europa bekend als parasiet bij de gewone pad en incidenteel



Figuur 37
Ooievaar met bruine kikker.
White stork with common frog.



Figuur 38
Sterrenschot.
Star jelly.

Figuur 39

Een gewone pad geïnfecteerd door de paddenbromvlieg *Lucilia bufonivora*.
A common toad infected by the fly *Lucilia bufonivora*.

**Figuur 40**

Eiklomp van heikikker aangetast door de schimmel *Saprolegnia* sp.
Egg clumps of moor frog infested by the mould *Saprolegnia* sp.



ook bij een aantal andere amfibieënsoorten. De vlieg legt witte eieren op de pad, vaak op de rug of flanken. De maden kruipen naar de neusgaten en ontwikkelen zich daar. Ze leven er van slijm, dat door hun aanwezigheid in verhoogde mate wordt afgescheiden. Vervolgens eten ze van het slijmvlies. Daarna vreten ze zich in in het kraakbeen- en beenweefsel. Vlak voordat ze verpoppen, bereiken ze de oogholte en hersenen en sterft de pad. Tijdens een studie in de Overasseltse en Hatertse Vennen in 1972 en 1973 (STRIJ-BOSCH 1980B), bleek de infectiegraad het ene jaar 15% te zijn, het andere jaar 5%. Geïnfecteerde padden werden gedurende het hele onderzoek (21 juni tot 1 september) aangetroffen. Geen enkel juveniel dier bleek geïnfecteerd. De infectiegraad beek toe te nemen met een toenemende lengte van de padden. Kennelijk heeft *L. bufonivora* een voorkeur voor grote gastheren. Infecties bleken in alle habitattypen binnen het studiegebied voor te komen. Zavadil (1997) komt tot vergelijkbare conclusies waar het gaat om een absolute voorkeur voor de gewone pad en een duidelijke voorkeur voor volgroeide gastheren.

Ook bruine kikkers staan bloot aan infectieziekten. Een opvallend voorbeeld is de zogenaamde 'red leg disease', waarbij de dieren opgezwollen rode poten krijgen als gevolg van bloedingen en oedeemvorming. Het betreft een vaak dodelijke infectie door de bacterie *Aeromonas hydrophila* (GROENVELD 1999).

Een aanzienlijk deel van de eieren van amfibieën kan worden aangetast door schimmels. Infecties treden vooral op in het vroege voorjaar. Bij een zeer slechte of geen ontwikkeling van de eieren als gevolg van een lage pH (<6) of een lage watertemperatuur wordt het verlies van eieren voornamelijk veroorzaakt door infectie met de schimmel *Saprolegnia* sp. (BANKS & BEEBEE 1988, SINSCH 1998). Waarschijnlijk zijn de eieren in een vroeg ontwikkelingsstadium, voordat de staartgroei begint, gevoeliger voor infectie (LINNENBACH & GEBHARDT 1987, ROBINSON ET AL. 2003).

De heikikker is bijzonder gevoelig voor deze schimmel-infectie, omdat de soort zich in een groot deel van zijn Nederlandse verspreidingsgebied voortplant in wateren die van nature al een lage pH hebben. Door de verzuring, die vooral in de jaren 70 en 80 een hoogtepunt kende, daalde de pH nog verder, waardoor in bepaalde wateren soms vrijwel alle eiklompjes beschimmeld waren. Een lage pH werkt op diverse manieren in op amfibieëneieren. Zo wordt het opzwellen van de gelei beïnvloed, verandert de vitelline-membraan die om het embryo zit van omvang en structuur en worden de productie van enzymen die bij het uitkomen actief zijn, de ionenregulatie en de beweeglijkheid van het embryo beperkt. Ook komen onder zure omstandigheden meer misvormingen voor. Deze effecten kunnen, naast het afsterven van embryo's, er ook voor zorgen dat nog levende embryo's niet meer in staat zijn om het omhulsel te doorbreken (CARROLL & HEDRICK 1974, DUNSON & CONNELL 1982, FREDA & DUNSON 1984, 1985, PIERCE 1985, 1993). Ook in veel niet-beschimmelde eiklompjes in zuur water zijn de embryo's afgestorven. Verzuring werkt ook in op allerlei andere processen in een water. Zo worden aluminiumionen gemobiliseerd, wat de gevoeligheid van embryo's voor lage pH-waarden verhoogt (ANDRÉN & NILSON 1987).

Een schimmel die de laatste jaren sterk in de belangstelling staat is *Batrachochytrium dendrobatidis* die de infectie chytridiomycosis bij amfibieën veroorzaakt. Deze besmettelijke infectie kan in korte tijd veel slachtoffers maken. Buiten Europa zijn diverse uitbraken vastgesteld (DASZAK ET AL. 1999). In Europa is de schimmel aangetroffen bij amfibieën in gevangenschap, maar inmiddels ook in de vrije natuur (België, Duitsland, Frankrijk, Groot-Brittannië, Italië, Portugal, Spanje, Zwitserland). De eerste uitbraak in de vrije natuur vond plaats in Spanje (BOSCH ET AL. 2001, BOSCH & MARTÍNEZ-SOLANO 2006), waar vooral de vroedmeesterpad sterk werd getroffen. De soort verdween in een nationaal park uit 87% van de aanwezige wateren. De Amerikaanse brulkikker *Rana catesbeiana* is waarschijnlijk een vector voor deze schimmel; hij draagt hem vaak bij zich, maar raakt zelf niet aangetast. Op diverse plaatsen in Europa zijn Amerikaanse brulkikkers met deze schimmel aangetroffen. Het introduceren van deze soort brengt dus mogelijk de schimmel in inheemse amfibieënpopulaties (DASZAK ET AL. 2004, GARNER ET AL. 2005, 2006).

Reptielen

Veel hagedissen zijn geïnfecteerd met teken. Het betreft meestal larven en nimfen van de soort *Ixodes ricinus*. Deze bevinden zich voornamelijk in de oksels van de voorpoten, met een opmerkelijke voorkeur voor de linkeroksel (BAUWENS ET AL. 1983). Als gevolg van de geringe hoeveelheid bloed die teken opzuigen is het erg onwaarschijnlijk dat de hagedissen veel te lijden hebben van deze parasieten (BAUWENS ET AL. 1983). Er is nog weinig bekend over de effecten van eventuele infectieziekten op hagedissen die door een tekenbeet veroorzaakt zouden kunnen worden.

Mijten kunnen schade aanrichten bij onder meer adders. Ze nestelen zich meestal achter schubben of rondom de ogen en zuigen daar bloed. Gevaar voor volwassen adders leveren ze nauwelijks op. Juvenielen daarentegen kunnen als gevolg van het bloedverlies dusdanig verzwakt raken, dat ze uiteindelijk sterven. Het merendeel van de adders in na-



tuurlijke populaties is besmet met endoparasieten, variërend van eencelligen tot wormen. Dieren met een verzwakte weerstand en/of ondervoeding kunnen hieraan sterven (BRODMANN 1987, PREST 1971, SCHIEMENZ 1985, SCHIEMENZ ET AL. 1996).

AFWEERMECHANISMEN

Tegen predatoren hebben amfibieën en reptielen diverse afweermechanismen ontwikkeld. De meest basale is de schutkleur waarover de meeste soorten beschikken. In hun natuurlijke omgeving vallen ze daardoor nauwelijks op. Doordat ze bij benadering vaak lang stil blijven zitten (bijvoorbeeld een groene kikker aan de slootkant) wordt het effect van de schutkleur nog versterkt. Een andere eenvoudige, maar effectieve manier om aan een predator te ontkomen, is vluchten.

Amfibieën

Amfibieën ontwijken potentiële predatoren op verschillende manieren. Door hun nachtelijke levenswijze ontkomen veel soorten een groot aantal dagactieve predatoren. Een bijzondere manier waarop eieren worden beschermd, is het meedragen van het eisnoer door het mannetje van de vroedmeesterpad en het invouwen van eieren tussen bladeren door salamandervrouwtjes. De keuze van met name geelbuikvuurpadden en rugstreeppadden voor tijdelijke voortplantingswateren, maakt dat zij een groot aantal predatoren van meer stabiele milieus ontkomen.

Vluchten

Als de schutkleur en het stil blijven zitten of liggen niet meer helpt, vluchten amfibieën. Door zijn korte poten is de rugstreeppad niet in staat te springen. Deze soort kan over korte afstanden hard weggrennen, waarbij het kan lijken of er een muis wegloopt. Groene kikkers vluchten met één of enkele grote sprongen in het water. In het water duiken ze onder en verschuilen zich tussen planten of in de modder. Ook veel andere amfibieënsoorten en hun larven verschuilen zich op dergelijke plekken.

Gif

Onder meer volwassen gewone padden hebben relatief weinig last van predatoren, omdat ze beschikken over een sterk huidgif. Dit huidgif wordt vooral afgescheiden wanneer de pad grote stress ervaart. Het is samengesteld uit een aantal verschillende stoffen, o.a. bufogenine, bufotenine en bufotoxine (NÖLLERT & NÖLLERT 1992) en dient in de eerste plaats om te voorkomen dat schimmels en bacteriën ongeremd op de zachte, vochtige huid groeien. Overigens beschikken alle

soorten amfibieën in meer of mindere mate over huidgif. Paddeneieren bevatten eveneens dergelijke stoffen en worden daardoor minder gegeten door vissen. Zodoende kunnen padden zich ook voortplanten in wateren met vis. De sterkte van huidgif kent zeer grote verschillen tussen soorten. In Zuid-Amerika komen kikkersoorten voor met zulk sterk huidgif, dat dit door de lokale bevolking bij de jacht wordt gebruikt op pijlpunten. Bij mensen irriteert het gif van de Nederlandse soorten, wanneer het op de slijmvlies van mond of neus of in de ogen komt. De gifklieren kunnen geconcentreerd achter de ogen liggen (de zogenaamde parotoïden), zoals bij gewone pad, rugstreeppad en vuursalamander, maar ook verspreid op de rug en staart. Volwassen vuursalamanders buigen bij bedreiging hun kop als afweer richting de aanval, zodat de gif bevattende parotoïden gepresenteerd worden. Dit gedrag komt ook voor bij de gewone pad en zelfs bij de groene kikkers.

Actief verweer

Pas als dieren in het nauw komen, vertonen ze actiever afweergedrag. De gewone pad maakt zich groot wanneer hij bijvoorbeeld door een ringslang wordt benaderd. De pad gaat dan hoog op de poten staan en blaast zijn lichaam op. Daardoor lijkt hij te groot om als prooi voor de slang te



Figuur 42

De zogenaamde unkenreflex van een geelbuikvuurpad.
The so-called unken reflex of a yellow-bellied toad.



Figuur 43

Afweershouding van een bruine kikker.
Defensive posture of a common frog.



Figuur 44

Afweershouding van een Alpenwatersalamander.
Defensive posture of an Alpine newt.

dienen. Ook wanneer padden worden opgepakt blazen ze dikwijls het lichaam op.

Wanneer padden worden opgepakt en zich bedreigd voelen, spuiten ze ook vaak de watervoorraad uit hun blaas naar buiten. Dit vocht is onschadelijk voor de mens, hoewel volksgeloof beweert dat het wratten veroorzaakt. De knoflookpad kan bij bedreiging een geur afscheiden die wat weg heeft van knoflook. Ze richten zich soms ook op, blazen hun lichaam op en zetten soms zelfs de aanval in. Daarbij kunnen ze kreten slaken en zelfs bijten.

Een vorm van afweer die vooral van de vuurbuikpadden bekend is, en ook naar hun Duitse naam is vernoemd, is de unkenreflex. Bij bedreiging trekken de dieren hun rug hol en hun poten omhoog en vouwen die boven hun kop en rug. Daardoor wordt de geel-zwart gevlekte buik, keel en onderzijde van de poten deels zichtbaar. Een zelfde reactie is ook van de bruine kikker bekend, maar komt bij die soort slechts zelden voor. De bruine kikker heeft geen afweerkleuren op zijn buik.

Kupfer (1995) beschrijft een type afweergedrag van de Alpenwatersalamander dat enigszins lijkt op de unkenreflex. Het bestaat uit het zijwaarts krommen van het lichaam en de staart. De salamanders spreiden hun achterpoten en richten zich met de voorpoten op, waardoor de oranje onderzijde zichtbaar wordt. Bij heftige reacties wordt het lichaam sterk zijwaarts gekromd, waarbij ze soms met de neuspunt hun cloaca raken. De staart wordt bij een heftige reactie zelfs opgetild, zodat ook de oranje onderzijde van de staart zichtbaar wordt. De dieren kunnen een melkachtig vocht over de huid uitscheiden. Een vergelijkbare houding en het afscheiden van een schuimige, witte en onwelriekende substantie door de huid is ook van de kamsalamander bekend (DENTON 1990A, GRILLITSCH 1984).

Reptielen

Vluchten

Het vluchtgedrag verschilt sterk tussen soorten. Zo verdwijnt de ringslang vaak al wanneer de belager op meerdere meters afstand is, terwijl de gladde slang gewoonlijk blijft liggen, zelfs als de belager ernaast staat. De adder, de enige Nederlandse gifslang, gaat normaliter niet in de aanval, zoals wel wordt gedacht, maar vlucht doorgaans wanneer hij wordt benaderd. Muurhagedissen verdwijnen mees-

tal razendsnel in nauwe muurspleten waar de meeste predatoren hen niet kunnen volgen. De over het algemeen traag bewegende hazelworm kan tijdens het vluchten opvallend snel zijn. De levendbarende hagedis vlucht soms het water in en kan zich daar enige tijd op de bodem ophouden (ZEKHUIS 2004).

Kleur

Zandhagedissen uit heidegebieden zijn vaak sterk gevlekt, terwijl exemplaren uit de duinen wat bleker kunnen zijn met een meer streperige tekening. De vlekkerige dieren vallen weg in de donkere heidevegetaties met de vele kleine bloemen en blaadjes, terwijl de gestreepte duindieren beter zijn aangepast aan de grazige vegetaties van de duinen (CORBETT 1988). Reptielen blijven vaak lang stil liggen als een waarnemer dichterbij komt. Aan de attentie blik, het meedraaien van de kop en het tongelen bij met name de slangen, is vaak wel zichtbaar dat ze de situatie goed in de gaten houden.

Actief verweer

Slangen rollen zich bij bedreiging vaak op, waarna ze kunnen sissen en hun kop afplatten. Dat laatste wordt ook door de beide niet giftige slangen gedaan, waardoor ze dan meer op een adder lijken. Als de vijand dan nog dichterbij komt, wordt snel toegestoten, overigens vaak met gesloten bek. Ringslangen bijten vrijwel nooit, gladde slangen en adders wel. Over adderbeten is een aparte kadertekst opgenomen in de soortbeschrijving.

Als een slang wordt gevangen, worden vaak de darmen en anaalklieren gelegeerd, waarna door heftig gekronkel, de stinkende substantie over de belager wordt uitgesmeerd. Ook komt het voor dat slangen een prooi uitbraken.

Een bijzondere manier van het misleiden van een belager is het zich dood houden zoals ringslangen wel doen. Een ringslang draait zich daarbij ineengekronkeld op de rug, waarbij het contrastrijke buikpatroon zichtbaar wordt. Vaak hangt de bek open met de tong eruit en er kan zelfs een druppel bloed uit het mondslijmvlies worden afgescheiden en de ogen kunnen wegdraaien. Het dier lijkt dan volkomen levenloos. Vermoedelijk voorkomt dit gedrag predatie door predatoren die sterk reageren op beweging. De mate waarin dit gedrag optreedt kan tussen po-



Figuur 45

Een zich dood houdende ringslang.

Grass snake feigning death.



Figuur 46

Een zandhagedis waarbij na een staartbreuk een vorkstaart is ontstaan. Let op de afwijkende kleur van de secundaire staart.

A sand lizard with autotomized tail which regenerated into a forked tail. Note the different colour of the secondary tail.



pulaties verschillen (ARNOLD & OVENDEN 2002, BEEBEE & GRIFFITHS 2000, GREGORY ET AL. 2007, MALKMUS 1984). In het nauw gedreven hagedissen sperren soms hun bek open en kunnen zelfs bijten.

Autotomie

De Nederlandse hagedissen kunnen als bijzonder afweermechanisme hun staart afbreken. Dit wordt autotomie genoemd. Elders in Europa komen twee salamanders voor die dit ook kunnen: goudstreepsalamander *Chioglossa lusitanica* en Egeïsche landsalamander *Mertensiella luschani*. Het afbreken van de staart gebeurt gewoonlijk als gevolg van intensief contact tussen predator (of herpetologisch geïnteresseerde!) en hagedis. De breuk vindt plaats op een reeds aanwezig breukvlak, dat in elke staartwervel (niet ertussen!) aanwezig is. Behalve de botten zijn ook de spieren in de staart aangepast om gemakkelijk te breken. De breuk van een staart vindt plaats door spiersamentrekkingen, die door het dier zelf onder controle worden gehouden. Speciale aanpassingen aan de bloedvaten zorgen ervoor dat er na een staartbreuk nauwelijks bloedverlies plaatsvindt. De afgebroken staart blijft door spiersamentrekkingen minutenlang heftig bewegen. Dat leidt de belager sterk af, zodat de hagedis meestal kan ontkomen. De predator heeft dan overigens nog altijd een aardige buit, want de vetreserves van een hagedis kunnen tot wel voor de helft in de staart zijn opgeslagen. In de Spaanse Pyreneeën is waargenomen hoe een westelijke smaragdhagedis *Lacerta bilineata* enkele minuten na het afbreken van de staart terugkwam om deze zelf op te eten (Henk Strijbosch pers. med.).

Korte tijd na een breuk ontwikkelt zich een donker kegeltje op het breukvlak en groeit de staart weer aan. De aangegroeide of secundaire staart (de originele staart heet primaire staart) zal nooit de volledige oorspronkelijke lengte krijgen. Bij hazelwormen bestaat een secundaire staart vaak

zelfs uit niet meer dan een stomp van enkele millimeters (STUMPEL 1985). Ook kleur en tekening van een secundaire staart zijn minder uitgesproken. De secundaire staart bevat geen benige wervels meer, maar een kraakbenig centrum. Hoewel de staart weer opnieuw aangroeit en de hagedis voordeel heeft bij het verlies ervan (ontsnappen aan predator), heeft het verlies ook aanzienlijk negatieve consequenties, bijvoorbeeld wat betreft voortbeweging, sociale status en kansen om aan een volgende predator te ontsnappen. (ARNOLD 1988, CHAPLE & SWAIN 2002, DOWNES & SHINE 2001, GROENVELD 1994, WILSON 1992).



Figuur 47
Vervellende vinpootsalamander.
Palmate newt shedding its skin.



Figuur 48
De melkachtige kleur van het oog van deze adder wijst op de naderende vervelling.
The milky colour of the eye of this adder indicates the upcoming moult.



Figuur 49
Vervellende Girondische gladde slang *Coronella girondica* (een Zuidwest-Europese soort).
Southern smooth snake Coronella girondica shedding its skin (a species occurring in south-western Europe).



Figuur 50
Huidflard van zandhagedis met de karakteristieke tekening.
Piece of shed skin of sand lizard showing characteristic markings.

Figuur 51
Vervellingshuid van een gladde slang.
Shed skin of a smooth snake.

Figuur 52
Een Alpenwatersalamander eet zijn vervellingshuid op.
An Alpine newt eating its shed skin.

KLEURVARIATIES EN KLEURAFWIJKINGEN

In de soortbeschrijvingen zijn van alle soorten de gebruikelijke kleuren en patronen beschreven. Af en toe worden echter dieren aangetroffen waarbij afwijkingen in kleuren of patronen buiten de normale variatie vallen. Zo worden er wel eens groene kikkers gezien met een blauwe kleur, zeer bleekgekleurde bruine kikkers of groenig gekleurde levendbarende hagedissen. Zulke afwijkingen kunnen aanleiding geven tot verwarring bij de determinatie. Los van dit soort ongewone variaties zijn er ook zeldzame gevallen van sterke kleurafwijkingen bekend. De bekendste zijn melanisme en albinisme.

Melanisme – een teveel aan melanine (zwarte, bruine of okerkleurige pigmenten) in de huid. De dieren zijn zeer donker of zwart gekleurd, waardoor de gebruikelijke kleurpatronen niet of slechts vaag zichtbaar zijn. Melanisme komt met enige regelmaat voor bij adders, maar er worden ook wel eens zeer donkere tot zwarte kikkers en hagedissen gevonden.

Albinisme – het geheel ontbreken van melanine in de huid en ogen. Albino's zijn geheel wit of gelig van kleur en hebben rode ogen. Bij salamanders gaat neotenie soms samen met albinisme, maar er worden ook wel eens adulte albino kikkers gevonden. De term 'partieel albinisme', die in diverse Nederlandse artikelen wordt gebruikt om gedeeltelijk wit of zeer licht gekleurde dieren aan te duiden en waarnaar ook in de soortbeschrijvingen wordt verwezen, is per definitie niet correct. Bij een albino ontbreekt melanine geheel, in alle delen van het lichaam. Een dier kan dus niet 'deels albino' zijn (VAN GROUW 2006). Het betreft dan een andere kleurafwijking.

Daarnaast komen andere afwijkingen voor zoals leucisme, flavisme, cyanisme en uniform gekleurde dieren waarbij het gebruikelijke kleurpatroon ontbreekt. Bogaerts (1993) geeft infor-

matie over melanisme bij Europese hagedissen. In de soortbeschrijvingen zijn meer details en referenties met betrekking tot kleurafwijkingen te vinden.



Enkele voorbeelden van zeldzame kleurafwijkingen. *Some examples of rare anomalies.*

Figuur 53

Een jonge melanistische zandhagedis.

A young melanistic sand lizard.



Figuur 54

Een zwarte adder.

A black adder.



Figuur 55

Een uniform gekleurde zandhagedis.

A uniformly coloured sand lizard.



Figuur 56

Albino bruine kikkers in amplex.

Albino common frogs in amplexus.

VERVELLEN

Een opvallend aspect van de huid van amfibieën en reptielen is dat deze meerdere keren per jaar in zijn geheel of in grote stukken wordt afgestoten tijdens een vervelling. De meeste vervellingen treden bij jonge dieren op.

Bij amfibieën vindt er onder meer een vervelling plaats zo gauw de soort in het voorjaar overgaat van het land naar het water en later in het jaar wanneer de dieren weer het land opzoeken. Jonge slangen en hagedissen vervellen kort na hun geboorte voor de eerste keer. Bij veel reptielensoorten vinden vervellingen kort voor de voortplantingsactiviteit plaats of er kort na.

Bij de watersalamanders scheurt de huid bij de kop open en wordt deze in één stuk afgestroopt. Salamanders eten vaak hun oude huid op. Kikkers en padden maken een soort gaapbewegingen en krommen hun lichaam om het vervellen op gang te brengen. De huid scheurt op de rug en wordt door middel van bewegingen met de poten naar de mond gebracht en opgegeten.

Kort voor het vervellen is bij slangen de huid dof en krijgen de ogen een melkachtige kleur. Dat wordt veroorzaakt door de vloeistof die de oude huid scheidt van de eronder liggende nieuwe huid. Individuen in deze fase worden daarvoor ten onrechte nogal eens voor blind aangezien. Veel

soorten eten in de periode voorafgaand aan de vervelling niet meer. Bij slangen en hagedissen scheurt de huid bij de bek open. Slangen en de hazelworm stropen de huid in één keer af onder invloed van spierbewegingen en door tussen takken of stugge planten door te kruipen. Hagedissen vervellen in flarden. Vaak is de soortspecifieke tekening, zoals de zigzagstreep van een adder of de lengtestrepen en oogvlekken van een zandhagedis, nog zichtbaar op de vervellingshuid.

RITMIEK

Jaarritmiek

De indeling van een jaar komt voor amfibieën en reptielen in Nederland tamelijk overeen. Deze wordt sterk gestuurd door de temperatuur die grofweg tussen oktober en maart voor de meeste soorten te laag is om actief te zijn. Zowel amfibieën als reptielen gaan dan in winterslaap (hibernatie). In delen van Zuid-Europa is het ook 's winters nog warm genoeg om actief te zijn. De winterslaap wordt dan ook niet uitsluitend door een biologische klok geregeld, maar kan, naargelang de temperatuur, korter of langer duren, of tijdelijk worden onderbroken. Zo zijn er uit Nederland waarnemingen bekend van zonnende gladde slangen en muurhagedissen rond de jaarwisseling. Tijdens hun winterslaap verbruiken amfibieën en reptielen, in tegenstelling tot zoogdieren, opvallend weinig van hun vetvoorraad, slechts enkele procenten. Dat is een groot voordeel van de niet-constante lichaamstemperatuur. Gedurende hete en droge perioden komt, vooral in Zuid-Europa, een zomer-rust (aestivatie) voor.

Bij veel soorten komen eerst de mannetjes uit winterslaap, gevolgd door de vrouwtjes en subadulten. De mannetjes hebben dan behoefte aan zonnewarmte voor het rijpen van de zaadcellen. Direct na het ontwaken uit de winterslaap vindt bij veel soorten een trek plaats naar de voortplantingsplaatsen. In het bijzonder bij amfibieën is dat sterk ontwikkeld. Een aantal reptielensoorten paart echter al in of nabij de overwinteringsplekken en verplaatst zich daarna naar een plaats in het terrein waar zij het actieve seizoen doorbrengen. Ook in de maanden waarin amfibieën en reptielen actief zijn, speelt de temperatuur een grote rol.

Bij amfibieën vindt de eiafzet direct tijdens de bevruchting plaats (kikkers en padden) of kort erna (watersalamanders). Bij de vuursalamander zitten er enkele maanden tussen de paring, die in de zomer of het najaar plaatsvindt, en het afzetten van de larven. Bij de meeste amfibieënsoorten wordt het merendeel van de eieren afgezet in de periode maart tot en met juni. Dit geldt ook voor de larven van de vuursalamander. Bij de meeste amfibieën ontwikkelen de larven zich nog in hetzelfde jaar tot juvenielen. Bij enkele soorten komt dikwijls (bijvoorbeeld vroedmeesterpad) of incidenteel (bijvoorbeeld groene kikkers en watersalamanders) ook overwintering van larven voor. Deze beëindigen de metamorfose dan doorgaans een jaar later.

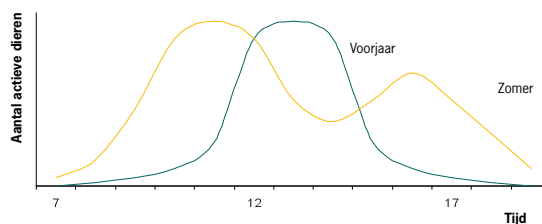
De eierleggende reptielen leggen voornamelijk vanaf mei tot en met juli en in uitzonderlijke gevallen ook nog in augustus. De eierlevendbarende soorten krijgen hun jongen in de maanden augustus en september. Vanaf de tweede helft van september verdwijnen de eerste amfibieën en reptielen naar hun overwinteringsplaatsen.

Dagritmiek

Amfibieën en reptielen hebben ten gevolge van hun grote afhankelijkheid van de omgevingstemperatuur niet alleen een duidelijke jaarritmiek, maar ook een duidelijke dagritmiek. Bij de meeste amfibieënsoorten is er sprake van een piek in de activiteit in de eerste helft van de nacht. De temperatuur is dan nog relatief hoog, maar door de afwezigheid van de zon is het risico op uitdroging en op predatie geringer. De activiteit wordt in sterke mate positief beïnvloed door een hoge luchtvochtigheid en geringe windsnelheid. Bij regenval, vooral na een langere periode van droogte, kunnen amfibieën in de schemering, maar soms ook al overdag, actief worden. Vooral groene kikkers en de geel-buikvuurpad zijn ook overdag zeer actief. Vanwege hun dunne huid zijn amfibieën veel gevoeliger voor uitdroging dan reptielen en zonnen zij doorgaans niet of aanzienlijk minder dan reptielen. De meeste amfibieënsoorten zouden daarbij zeer snel uitdrogen. Zij kunnen daardoor minder goed hun lichaamstemperatuur reguleren en die is dan ook vaak ongeveer gelijk aan die van de omgeving. Amfibieën zijn dus nauwelijks in staat de hoge lichaamstemperaturen, zoals die bij reptielen worden gemeten, te realiseren. Wat betreft lage temperaturen zijn ze echter veel toleranter dan reptielen. Zo zijn er waarnemingen bekend van amfibieën zwemmend onder ijs en vindt er in het voorjaar al activiteit plaats wanneer de temperatuur nog maar enkele graden boven het vriespunt ligt. Dit zou voor een even groot reptiel niet mogelijk zijn.

De dagritmiek van rugstreeppadden is tamelijk goed bekend. Buiten de voortplantingsperiode zijn het vrijwel uitsluitend nachtdieren. Soms worden ze ook overdag waargenomen, maar dan alleen in de namiddag. Ze komen meestal pas na zonsondergang uit hun schuilplaats te voorschijn bij een grondoppervlaktetemperatuur tussen de 6 en 20°C en een relatieve luchtvochtigheid boven de 75%. Regen schijnt bij deze soort geen rol van betekenis te spelen. Het hoogtepunt van de activiteit valt na middernacht en eindigt voor zonsopkomst (BOSMAN ET AL. 1988A, PEEK & WESTPHAL 1985). Tijdens de voortplantingsperiode, als de dieren in en om het water vertoeven, zijn rugstreeppadden minder uitgesproken nachtdieren. Zo nu en dan kan het gekwaak van de dieren overdag worden gehoord, maar dan alleen in de namiddag. De eieren worden vrijwel altijd 's nachts afgezet (BEEBEE 1983, SINSCH 1998). De larven zijn dag- en nachtactief, maar overdag, door de hogere watertemperaturen, wat beweeglijker. Ook de pas gemetamorfoseerde juvenielen zijn nog dagactief en kunnen overdag massaal aan de waterkant gevonden worden. Na enkele dagen tot enige weken veranderen ze echter in nachtdieren (BEEBEE 1983, FRIGGE ET AL. 1978A, PLATEL 1975, SINSCH 1998).

Bij reptielen zien we in Nederland in het voorjaar, maar ook wel in het najaar, een duidelijke activiteitspiek op het mid-



Figuur 57

Dagritmiek van een reptiel in voorjaar en zomer (geschematiseerd naar CREEMERS 1986 en

VAN HEEREVELD & SCHRAVEN 1979).

Schematic daily rhythm of activity in a reptile in spring and summer.

den van de dag, wanneer de temperatuur het hoogst is. In de zomer verschuift de activiteit naar de ochtend en in mindere mate naar de namiddag, omdat het midden van de dag te heet is (fig. 57). Hazelwormen hebben een bredere temperatuurrange waarin ze actief zijn dan andere reptielensoorten (PATTERSON 1990). Ze lijken niet zo veel tijd aan thermoregulatie te hoeven besteden als andere reptielen. Zelfs onder koele, suboptimale condities zijn ze in staat gebieden uit te kiezen waar hun lichaamstemperatuur boven die van hun directe omgeving uitkomt. Dat verklaart mogelijk het veelvuldig aanwezig zijn van hazelwormen in niet te dichte bossen en wat ruiger begroeide terreinen.

Dagritmiek en thermoregulatie van de gladde slang zijn door De Bont et al. (1986) onderzocht. Ook Feenstra (2000, 2001) en Keijsers (2000) verrichtten interessante waarnemingen. De soort blijkt te streven naar een constante lichaamstemperatuur van 29-33°C. Deze temperatuur wordt tijdens het zonnen in de ochtenduren bereikt, waarna de dieren zich in de vegetatie terugtrekken om de temperatuur niet verder te laten oplopen. Wanneer de lichaamstemperatuur onder de 29°C daalt wordt het zonnen hervat. Bij bewolkt weer en circa 18°C blijven gladde slangen zonnen, omdat ze nauwelijks op temperatuur kunnen komen. Ze kunnen in de zomer zelfs tijdens lichte regen of in de ochtendmist worden aangetroffen. Op hete zomerdagen komen ze na een fikse regenbui vaak massaal te voorschijn. De dagritmiek van de gladde slang is sterk seizoensafhankelijk. In voorjaar en najaar wordt vooral midden op de dag gezond om voldoende warmte te kunnen opnemen. In de loop van het seizoen wordt de tijd tussen zonsopgang en het tevoorschijn komen van de slangen

steeds korter. In de zomer is de soort voornamelijk in de vroege ochtend en late middag tot in de avond bovengronds aanwezig. Gladde slangen zijn vaak al tussen 8.00 uur en 9.00 uur aan te treffen. In de zomer worden ze soms al om 5.30 uur gevonden (KEIJSERS & LENDERS 2005) en kunnen ze ook om 22.00 uur nog actief zijn. Bij temperaturen onder de 15°C komen ze veelal pas rond 10.00 uur tevoorschijn. Op zulke koele dagen gaan de slangen 's avonds eerder naar hun schuilplaatsen terug. 's Nachts en overdag bij afwezigheid bovengronds, verblijven gladde slangen op een gemiddelde diepte van zo'n vijf centimeter in de bodem of in graspollen.

THERMOREGULATIE

Amfibieën en reptielen zijn evolutionair gezien oudere diergroepen dan vogels en zoogdieren. Hun energiehuishouding wijkt sterk af van die van deze jongere groepen. Vogels en zoogdieren handhaven een constante hoge lichaamstemperatuur die rond een vergelijkbaar niveau ligt als bij de mens. Op deze manier kunnen zij langdurig en onder zeer uiteenlopende omstandigheden actief zijn. Er kleeft echter ook een belangrijk nadeel aan een constante lichaamstemperatuur en dat is de grote behoefte aan voedsel om de lichaamstemperatuur, ook onder ongunstige weersomstandigheden zoals grote hitte of kou, constant te houden. Veel vogels en zoogdieren kunnen dan ook slechts enkele uren tot dagen zonder eten. Deze wijze van warmtehuishouding heet endothermie (in de volksmond, maar niet correct, ook wel 'warmbloedigheid'). Amfibieën en reptielen hebben geen constante lichaamstemperatuur en hun manier van warmtehuishouding heet ectothermie (in de volksmond, maar niet correct, ook wel 'koudbloedigheid'). Hun lichaamstemperatuur is gelijk aan die van het water of de lucht waarin ze leven, of wordt doelgericht verhoogd of verlaagd door middel van thermoregulatief gedrag, hoewel bij uitzondering ook fysiologische processen een rol kunnen spelen. Het meeste onderzoek aan thermoregulatie is verricht aan reptielen. Elke soort heeft een voorkeurstemperatuur die ideaal is om alle fysiologische processen optimaal te laten verlopen. Soorten streven dan ook gericht naar het handhaven van deze voorkeurstemperatuur (ANGILLETTA ET AL. 2002, BAUWENS ET AL. 1996, HERCZEG ET AL. 2006, HUEY & SLATKIN 1976). Het verhogen van de lichaamstemperatuur kan gedragsmatig plaatsvinden door middel van actief zonnen (heliothermie), of via contact met opgewarmde voorwerpen, zoals stukken hout (thigmothermie). Adder, ringslang en echte hagedissen zijn voornamelijk heliotherm, de hazelworm is thigmotherm. De gladde slang gebruikt beide methodes. Bij beide laatstgenoemde soorten is het aandeel dieren dat gevonden wordt onder kunstmatige schuilplaatsen, zoals uitgelegde golfplaten en dakpannen, dan ook meestal hoger dan bij de andere reptielen (BLANKE 2006). De inheemse hagedissen beïnvloeden hun temperatuur vooral door zich te verplaatsen tussen beschaduwde en zonnige plekje ('shuttling heliotherms'). Slangen bereiken dit effect vooral door verandering in houding of oriëntatie ('posturing heliotherms').

VOCHTREGULATIE

Amfibieën

De afhankelijkheid van water bij amfibieën is evident. Vrijwel alle soorten zetten er hun eieren in af. Daarnaast zijn

Figuur 58

Een zonnende zandhagedis maakt zich plat om een zo groot mogelijk lichaamsoppervlak aan de zon bloot te stellen.

A basking sand lizard flattening its body to maximize the body surface exposed to the sun.



Figuur 59

Zonnende boomkikker.

Basking common tree frog.



alle soorten op het land gevoelig voor uitdroging en daardoor doorgaans in de nabijheid van water of in elk geval vochtige schuilplaatsen te vinden. De huid van amfibieën is dun en laat water gemakkelijk door, wat hun gevoeligheid voor uitdroging verklaart. De echte padden hebben een sterker verhoornde huid dan de meeste andere amfibieën en kunnen daardoor verder van het water en in drogere habitats overleven. De echte padden voelen vanwege hun sterker verhoornde huid droger aan dan kikkers. Amfibieën bevochtigen de huid via de talrijke slijmkiertjes in de huid.

In het water compenseren amfibieën het osmotisch binnenstromen van water onder andere door het afscheiden van veel, nauwelijks geconcentreerde urine. Amfibieën hebben nauwelijks aanpassingen in hun huid om waterverlies actief tegen te gaan. Het voorkomen van uitdroging gebeurt vooral door het inactief zijn op de warme en zonnige momenten van de dag, het opzoeken van vochtige vegetaties of schuilplaatsen of een bijna permanent verblijf in het water. Een zonnende boomkikker verkleint zijn verdrogingsgevoelige oppervlakte door de poten dicht tegen en deels onder het lichaam te vouwen (MARIJNISSEN 1993A). Amfibieën drinken niet, maar absorberen water door hun huid en krijgen daarnaast ook een beperkte hoeveelheid vocht via hun prooi binnen. Het absorberen van water door de huid blijkt voornamelijk via de buikzijde van de bekkenstreek te verlopen. De huid is hier sterk doorbloed. Door de verhoogde hartslag bij uitdroging stroomt er in korte tijd veel bloed langs dit deel van het lichaam, waarin water kan worden opgenomen. Vocht-opname kan al vanaf een vochtig oppervlak, dus zonder volledige onderdompeling, plaatsvinden (CHRISTENSEN 1974, CZOPEK 1965). Een sterk uitgedroogde en daardoor zichtbaar 'aangeslagen' boomkikker, kan door wateropname vanaf natte tissues al in 30 minuten herstellen en in minder dan twee uur zijn maximale gewicht bereiken (MARIJNISSEN 1993A).

Als vochtvoorraad op het land dient voornamelijk de blaas. De grote hoeveelheid vocht die daarin kan zitten, blijkt vooral tijdens het hanteren van een gewone pad. Vaak laat deze als afweer zijn blaas leeglopen. De blaas van landsalamanders heeft een veel grotere capaciteit dan die van watersalamanders. Bij de vuursalamander kan deze wel tot 35% van het lichaamsgewicht aan water bevatten, terwijl dat bij watersalamanders maar zo'n 5% bedraagt (BENTLEY 1966). Na de voortplanting gaan salamanders voor een periode van maanden het land op en hun huid wordt dan dikker.

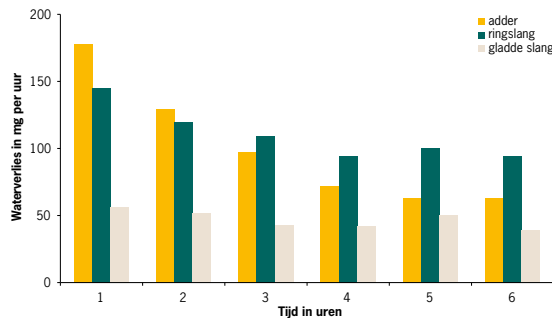
Reptielen

Reptielen hebben door hun schubben veel minder last van uitdroging. De hoornplaatjes voorkomen verdamping zeer efficiënt, maar hun huid is niet volledig ondoorlaatbaar. Reptielen hebben naast hun huid nog enkele aanpassingen die uitdroging helpen te voorkomen. Het tongelen (uitsteken van de tong om hun omgeving te 'proeven') gebeurt niet met geopende bek, maar door een speciale groef in de bovenlip, wat onnodige verdamping van vocht via het mondslijmvlies voorkomt. In plaats van dunne, veel water bevattende ontlasting, zoals bij amfibieën, scheiden ze sterk geconcentreerde halfvaste ontlasting uit, waarin nauwelijks water zit. Reptielen drinken, of likken bijvoorbeeld dauwdruppels op, om vocht aan te vullen.

De mate waarin de dieren waterverlies kunnen beperken,



Figuur 60
Tongelende ringslang.
Tongue-flicking grass snake.



Figuur 61
Verdamping bij slangen in een uitdrogingsexperiment van zes uur. Van elke soort zijn 20 individuen in het onderzoek betrokken (MULDER 1987).
Evaporation in snakes in a dehydration experiment of six hours. Twenty individuals per species were involved.

bepaalt in hoeverre de soort in staat is om ook droge gebieden te bezetten. Zo verdampen zandhagedissen significant minder water dan levendbarende hagedissen. De levendbarende hagedis kan zich daardoor niet goed handhaven in zeer droge gebieden, de zandhagedis wel. De geringere verdamping bij zandhagedissen kan veroorzaakt worden door een geringere doorlaatbaarheid van de huid en een lagere stofwisseling, waardoor er minder waterdamp verdwijnt middels ademhaling. Er zijn echter ook sterke aanwijzingen dat de zandhagedis na het eerste vochtverlies dit verlies actief gaat reguleren, terwijl de levendbarende hagedis dat niet (goed) kan en dus op een tamelijk constant niveau water blijft verliezen (MARIJNISSEN & VERGEER 1986). Bij de drie Nederlandse slangen is een vergelijkbaar onderzoek uitgevoerd (fig. 61) (MULDER 1987). Er blijkt een markante relatie te bestaan tussen de mate van verdamping, de regulering daarvan en de voorkeurs habitat van de soorten. De gladde slang, die doorgaans een droge habitat bezet, verdampt bijzonder weinig en zeer constant. De waterminnende ringslang verliest snel veel water en kan dit niet sterk reguleren (daling waterverlies: circa 35% in zes uur). De adder verliest in het begin weliswaar veel water, maar kan dit verlies snel en veel beter beperken (daling waterverlies: circa 65% in zes uur). Mogelijk is deze soort hierdoor in staat om naast vochtige gebieden ook drogere habitats te bezetten.

Zeeschildpadden hebben in hun zoute milieu nog een ander probleem dat gekoppeld is aan hun waterhuishouding en dat is de uitscheiding van overtollig zout. Dat gebeurt via klieren rondom de ogen. Bij zeeschildpadden op het land zijn vaak een soort dikke tranen zichtbaar. Dit is de zoutafscheiding uit deze klieren.

AFGELEGDE AFSTANDEN EN VERBREIDINGSVERMOGEN

De meeste amfibieën- en reptielensoorten zijn weinig mobiel. Ze leggen in een jaar vaak niet meer dan enkele hon-

HOMING

‘Homing’ is het gedrag dat dieren in staat stelt om op een doelgerichte manier terug te keren naar een specifieke plek. Bij een verplaatsingsexperiment in het rivierduinengebied de Hamert, bleek dat 82% van de zandhagedissen en 50% van de levendbarende hagedissen weer terugkeerde naar hun leefgebied wanneer zij 70 m werden verplaatst en respectievelijk 67% en 29% wanneer ze 100 m werden verplaatst. Bij een verplaatsing van 150 m keerde geen van de dieren terug. Waarschijnlijk zijn hagedissen dus met een groter stuk terrein bekend dan de grootte van hun home range (STRIJBOSCH ET AL. 1983).

derden meters af in een gebied waarbinnen aan al hun levensvoorwaarden wordt voldaan.

Er treden echter ook, maar minder frequent, verplaatsingen buiten het normale leefgebied op. Die kunnen leiden tot de kolonisatie van nieuw leefgebied. Hierin is een grove rangorde aan te brengen. Salamanders leggen maximaal enkele honderden meters in een jaar af en kunnen in uitzonderingsgevallen tot 1,5 km van water vandaan trekken. Kikkers en padden kunnen maximaal één tot enkele kilometers afleggen. Bij reptielen zien we wat grotere maximale verplaatsingen bij slangen (3-5 km) dan bij hagedissen (enkele honderden meters tot incidenteel 4 km). De grote uitzonderingen zijn vooral boomkikker, rugstreeppad en ringslang die zelfs 5 km of meer in een jaar kunnen afleggen. Beide eerstgenoemde soorten hebben een (vrij) sterk ontwikkeld pionierkarakter. De ringslang is een grote, krachtige slang, die zich ook via water verplaatst.

Afgelegde afstanden boven de 3 km in een jaar zijn voor de meeste soorten dus niet weggelegd. Verplaatsingen van tientallen kilometers in een jaar worden nooit gerealiseerd. Dit maakt amfibieën en reptielen erg kwetsbaar voor versnippering van hun leefgebieden. Een gebied waar een soort is uitgestorven, zal tegenwoordig vaak niet meer opnieuw gekoloniseerd kunnen worden.

OPPERVLAKTES EN AANTALLEN

Hoeveel dieren op een bepaalde oppervlakte voor kunnen komen hangt in sterke mate af van de kwaliteit van het gebied en of de dieren territoriaal zijn of niet. In plaats van echte territoria komen vaak zogenaamde ‘home ranges’ voor. Een home range is het gebied waar een dier gedurende een jaar gebruik van maakt. Bepaalde delen kunnen veel frequenter dan andere worden bezocht. Een territorium is vaak kleiner dan de home range en is het gebied dat door een dier actief wordt verdedigd tegen indringers. De oppervlakte van de home range is zeer variabel binnen een soort en tussen individuen en is doorgaans ook afhankelijk van het geslacht. Bij vrijwel alle amfibieën en reptielen overlappen de home ranges aanzienlijk, wat aangeeft dat ze weinig tot niet territoriaal zijn. Van enkele soorten reptielen zijn ook uit Nederlands onderzoek goede gegevens over de home range bekend. Als voorbeeld is informatie over de zandhagedis uitgewerkt. De grootte van de home range is bij zandhagedissen sterk afhankelijk van het type habitat. In voedselrijke habitats met veel structuurvariatie in de vegetatie, zijn ze minder groot dan in voedselarme en monotone vegetaties. In het landgoed de Hamert vond Strijbosch (1986) kleinere home ranges in heide (550 m² voor mannetjes en 250 m² voor vrouwtjes) dan in vergraste heide (1350 m² voor mannetjes en 400 m² voor vrouwtjes). Ook in Engeland blijken home ranges in een meer heterogeen terrein aanzienlijk kleiner te zijn. Uit onderzoek in Zweden, Duitsland en Engeland bleek de grootte van home ranges grofweg in dezelfde orde van grootte te liggen als in de Hamert. Omdat de mannetjes veel minder plaatsgebonden zijn en regelmatig hun activiteitscentrum verplaatsen, hebben zij altijd een veel grotere home range dan vrouwtjes. De home ranges van meerdere volwassen mannetjes kunnen elkaar over-

lappen, terwijl zich hierbinnen ook verschillende vrouwtjes en subadulten kunnen ophouden. (CREEMERS 1986, ELBING 1995, NICHOLSON & SPELLERBERG 1989, OLSSON 1986, 1988).

Amfibieën en vooral reptielen worden vaak in relatief kleine aantallen waargenomen. Het zien van tientallen slangen of salamanders op een dag behoort tot de uitzonderingen. Zijn deze dieren nu echt zo schaars, leven ze verborgen of kijken we niet goed? In Nederland hebben diverse onderzoeken plaatsgevonden waarin naar aantallen dieren is gekeken. Het blijkt dat bepaalde soorten inderdaad in lage dichtheden voorkomen. De drie Nederlandse slangensoorten bereiken doorgaans maximale dichtheden van 7 tot 16 dieren per hectare (BOEKEN 1977, MEEUWISSEN & CHRISTIAANS 1980, STRIJBOSCH 1987 en overzicht in STUMPEL 2004). Tientallen tot meer dan honderd exemplaren per hectare is voor hagedissen (VAN DER SLUIJS 2003, STRIJBOSCH & CREEMERS 1988 en overzicht in STUMPEL 2004) en amfibieën geen uitzondering. Om zo veel dieren waar te nemen is intensief onderzoek of de inzet van speciale vangmiddelen noodzakelijk. Strijbosch (2008) beschrijft een eenvoudige methode om met een geringe inspanning vrij betrouwbare schattingen van een populatiegrootte te maken bij zandhagedis en levendbarende hagedis. Diverse kikker- en paddensoorten kunnen met honderden tot zelfs duizenden exemplaren in een voortplantingswater worden aangetroffen (FRIGGE ET AL. 1978A, HULSWIT & MULDER 1984, LUERMANS & VAN DEIJNEN 1979 en overzicht in STUMPEL 2004). De bruine kikker is een soort waarvan de populatiegrootte goed kan worden geschat door middel van het tellen van eiklommen (HILDMANN & KRONSHAGE 1988, SCHLÜPMANN 1988). In de Noord- en West-Europese literatuur is telkens sprake van een gelijksoortig verdelingspatroon van het aantal aangetroffen eiklommen. De laagste aantalsklasse (1-10 eiklommen) overheerst, waarna bij de volgende aantalsklassen (11-50 eiklommen) een steile daling is te zien. Matig grote populaties (51-150 eiklommen) komen relatief weinig voor, terwijl vindplaatsen met meer dan 300 eiklommen uiterst zeldzaam zijn. De grootste populaties omvatten enkele duizenden dieren (BITZ & REH 1996, CABELA & TIEDEMANN 1985, COOKE 1975, FISCHER 1998, RAHMEL & EIKHORST 1988, SCHLÜPMANN & GÜNTHER 1996).

De voor velen onverwachte talrijkheid van salamanders blijkt uit diverse onderzoeken. Populatieschattingen in vennen en poelen komen uit op honderden tot duizenden dieren per water (FRIGGE ET AL. 1978A, VAN GELDER 1973B, HELMING 1975). In een cluster van tien poelen in een gebied van circa 800 bij 500 m waren enkele duizenden Alpenwatersalamanders, kleine watersalamanders en vinpootsalamanders aanwezig en vele tientallen kamsalamanders (LENDERS 1996). Amfibieënpopulaties kunnen van jaar tot jaar aanzienlijk fluctueren (HELMING 1975, GRIFFITHS 1996). Schommelingen in de populatiegrootte tot een factor tien zijn bij amfibieën niet ongebruikelijk (VAN GAMEREN 1991, KNEITZ 1999).

Bij het vergelijken van onderzoeken met betrekking tot oppervlakten en aantallen dieren, moet men er beducht op zijn dat de methodiek tussen onderzoeken sterk kan verschillen. Dat kan een grote invloed op het resultaat hebben.

Jeroen J.C.W. van Delft