

# De status van de Heikikker in het Meinweggebied

## GENETISCHE DIVERSITEIT, OORZAKEN VAN ACHTERUITGANG EN AANBEVELINGEN VOOR HET BEHEER

A.J.W. Lenders, Groenstraat 106, 6074 EL Melick, e-mail: tlenders@home.nl

H.J.M. van Buggenum, Rijdtstraat 118, 6114 AM Susteren, e-mail: hvanbuggenum@gmail.com

R.P.G. Geraeds, Bergstraat 70, 6131 AW Sittard, e-mail: rob.geraeds@kpnplanet.nl

In een eerder artikel (VAN BUGGENUM *et al.*, 2012) werd, gebaseerd op registratie van kooractiviteit en tellingen van eiklommen, de huidige status van de Heikikker (*Rana arvalis*) op de Meinweg weergegeven. Aan de hand daarvan werd een actueel beeld van de verspreiding opgesteld en werden aanzetten gegeven voor een verklaring van de al eerder geconstateerde achteruitgang van de populaties (LENDERS, 2005). Op de mogelijke oorzaken van die achteruitgang wordt in dit artikel dieper ingegaan. Een van de verklaringen zou gevonden kunnen worden in isolatie en de daarmee geassocieerde genetische verarming. Ook andere biotische en abiotische factoren kunnen een negatief effect hebben op het voortplantingssucces en de overlevingskansen van de dieren. Er worden voorstellen gedaan voor beheer op maat om een halt toe te roepen aan een verder verval van de voortplantingsplaatsen.

### GENETISCH ONDERZOEK

#### Afstamming

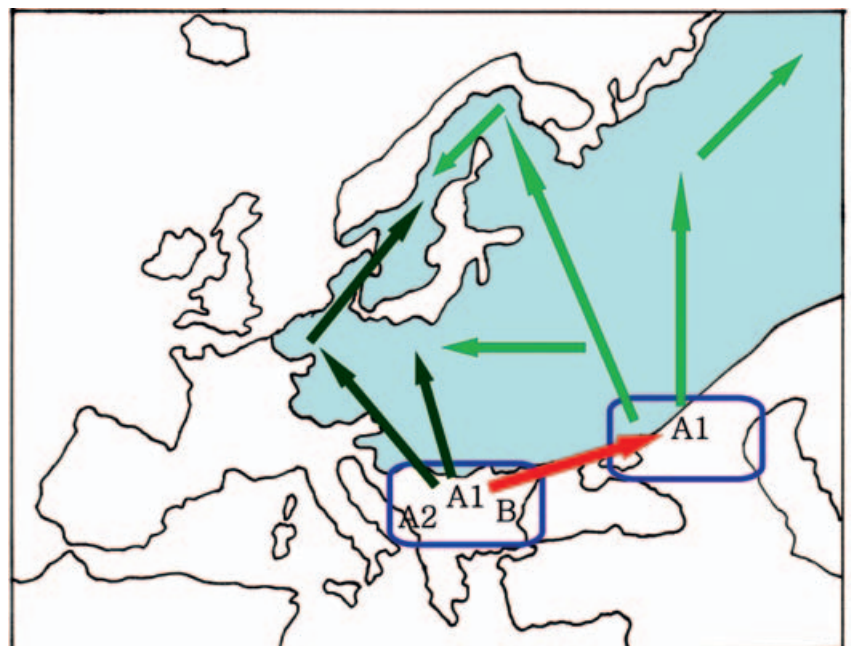
Genetisch onderzoek kan relevant zijn bij de bescherming van amfibieën in relatie tot het vaststellen van de geografische oorsprong van populaties, het bepalen van kritische populatiegroottes in het verleden, het meten van lokaal verminderde genetische diversiteit in samenhang met isolatie en migratie en het vaststellen van heterogeniteit als indicatie voor inteelt (JEHLE & ARNTZEN, 2002).

De refugia van de Heikikker tijdens de ijstijden [figuur 1] lagen in tegenstelling tot veel andere

soorten kikkerachtigen niet op de Europese schiereilanden, maar op hogere geografische breedte. In het Karpatisch Bassin werden twee genetisch verschillende stammen (A en B) vastgesteld, waarvan de eerste kon worden onderverdeeld in twee substammen (A1 en A2). Hiervan hebben de A2- en de B-stam het gebied tussen en na de ijstijden waarschijnlijk nooit verlaten. De A1-stam is echter verantwoordelijk voor de (her-)kolonisatie van grote delen van Europa en Azië (BABIK *et al.*, 2004). Waarschijnlijk heeft deze stam zich vanuit twee refugia, een in het oostelijk Karpatisch Bassin, het andere in Zuid-Rusland, na de laatste ijstijd verspreid. De westelijke lijn heeft vanuit het Karpatisch Bassin vooral West-Europa gekoloniseerd. Ook de Nederlandse Heikikkers [figuur 2] behoren tot deze groep. De oostelijke lijn heeft vanuit Zuid-Rusland grote delen van Midden- en Oost-Europa en Azië bereikt. In Midden-Europa komen beide genetische lijnen samen voor (BABIK *et al.*, 2004), evenals in Scandinavië (KNOPP & MERILÄ, 2009a).

#### Isolatie

Het genetisch onderzoek aan de Heikikker in Nederland heeft zich vooral gericht op de isolatie van Heikikkerpopulaties. Genetische differentiatie bleek sterk gecorreleerd aan geografische afstand. Zo bleken populaties in Drenthe en Noord-Brabant genetisch meer van elkaar te verschillen naarmate de leefgebieden verder van elkaar verwijderd lagen, wat in verband wordt gebracht met een beperkte verspreidingscapaciteit (VOS *et al.*, 2001, ARENS *et al.*, 2007). Beide studies wezen echter ook uit dat barrières als spoorwegtracés en (auto)wegen de mate van isolatie versterken. Van belang is tevens dat in Noord-Brabant een geringere uitwisseling van genen werd



FIGUUR 1

Kolonisatie door de verschillende genetische stammen van de Heikikker (*Rana arvalis*) van Europa na de laatste ijstijd vanuit de refugia in het Karpatisch Bassin en Zuid-Rusland, naar BABIK *et al.* (2004) en KNOPP & MERILÄ (2009a).



FIGUUR 2

*Veel genetisch onderzoek richt zich op isolatie van populaties van de Heikikker (*Rana arvalis*) in diverse delen van Nederland. Hier een mannelijk exemplaar op weg naar het voortplantingswater (foto: A. Lenders).*

klompen van een vijftal voortplantingsplekken [figuur 3] genetisch materiaal verzameld. Daartoe werden van verschillende eiklompjes ongeveer 20-40 eieren meegenomen, die thuis werden opgekweekt tot larven. De monsters waren afkomstig van het Vlodropperven (n=10, cluster Op den Bosch), het Slenkven (n=16, cluster Oostelijke Slenk), het Elfen-

meertje (n=9, cluster Westelijke Slenk), de Gagelplas (n=8, cluster Westelijke Slenk) en het met elkaar verbonden Rolven-oost en Rolven-west (n=20, cluster Rolvennen). Van ieder monster werden twee of drie ongeveer drie weken oude larven in alcohol geconserveerd. Deze werden voor analyse opgestuurd naar de Plant Breding cluster Biodiversiteit en Genetische variatie van de Wageningen Universiteit.

vastgesteld omdat de populaties daar verder uit elkaar lagen en langer geïsoleerd waren dan in Drenthe (ARENS *et al.*, 2007). In Noord-Brabant bedroeg de gemiddelde afstand tussen de onderzochte vennen 8,6 km, ten opzichte van 4,6 km in Drenthe. De dispersieafstand van individuele Heikikkers wordt geschat op 1-3 km (Vos & CHARDON, 1998), maar het laagste getal lijkt het best aan te sluiten bij de realiteit (GLANDT, 2006).

In het Meinweggebied is recentelijk een verdergaande isolatie van deelpopulaties van de Heikikker vastgesteld (VAN BUGGENUM *et al.*, 2012). In feite wordt de soort nog maar in drie deelgebieden gevonden, te weten de omgeving van de Rolvennen, de Slenk (verdeeld in een oostelijk en westelijk deel) en het gebied Op den Bosch. De afstand tussen bezette voortplantingswateren van Rolvennen-Slenk bedraagt 1,5 km, van Rolvennen-Op den Bosch 2,5 km en van Slenk-Op den Bosch 3 km.

#### Genetische analyse van deelpopulaties op de Meinweg

Op 26 maart 2010 en 19 maart 2011 werd tijdens tellingen van ei-

meertje (n=9, cluster Westelijke Slenk), de Gagelplas (n=8, cluster Westelijke Slenk) en het met elkaar verbonden Rolven-oost en Rolven-west (n=20, cluster Rolvennen). Van ieder monster werden twee of drie ongeveer drie weken oude larven in alcohol geconserveerd. Deze werden voor analyse opgestuurd naar de Plant Breding cluster Biodiversiteit en Genetische variatie van de Wageningen Universiteit.

#### Genetische diversiteit

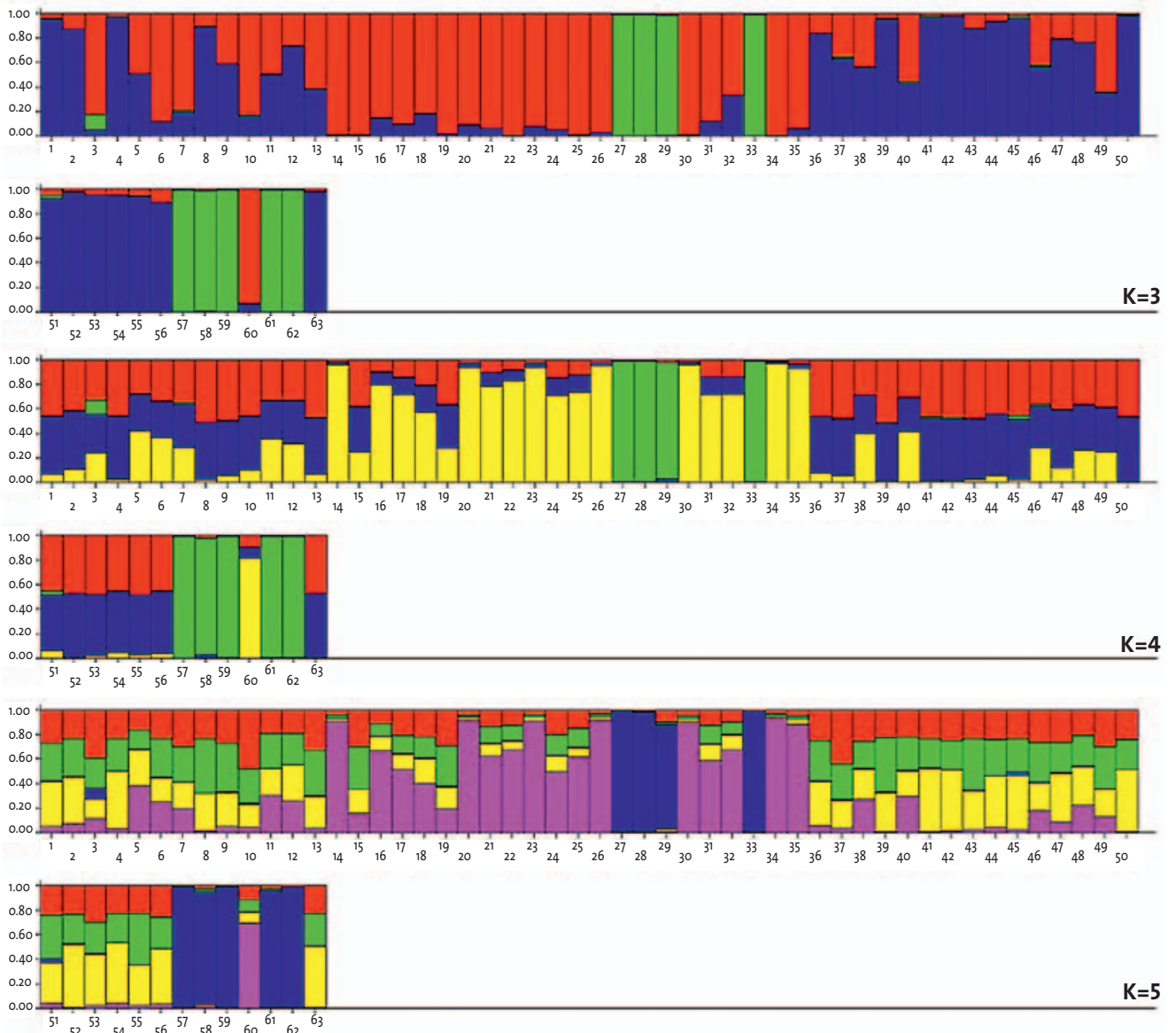
De analyse leverde verrassende resultaten op (ARENS & VAN 'T WESTENDE, 2012). Populaties die geïsoleerd raken verliezen vaak genetische diversiteit. De genetische diversiteit wordt bepaald door de aantallen allelen (de varianten van een gen) in de populatie en de heterogeniteit (de ongelijkheid van allelen) van de individuen. De allelische diversiteit is in de Rolvennen het laagst, in de Westelijke Slenk het hoogst. Omdat een vergelijkbare onderzoeksmethodiek is toegepast als in Noord-Brabant (ARENS *et al.*, 2007) kan de situatie op de Meinweg daarmee worden vergeleken. Het blijkt dat de allelische diversiteit in Noord-Brabant significant hoger is dan in de Meinweg. Of het verlies aan allelen directe invloed heeft op de reproductiefitness in de Meinweg is niet met zekerheid te zeggen. Dat wordt in hoge mate bepaald door de aard van de allelen die daadwerkelijk verdwenen zijn. Tevens is vastgesteld (wel afwijkend, maar niet significant) dat de heterogeniteit voor sommige onderzochte genen erg laag is. Deze inteeltparameter is op de Meinweg hoger dan in Noord-Brabant.



FIGUUR 3

*Eiklompjes van de Heikikker (*Rana arvalis*) in de ondiepe delen van het Slenkven (foto: A. Lenders).*





FIGUUR 4

Zonder te letten op de plaats van bemonstering kan bij de Heikikker (*Rana arvalis*) een indeling van populaties worden gemaakt op grond van genetische samenhang van individuen. Daarbij wordt een schatting van het aantal populaties ( $K$ ) gemaakt door individuen te clusteren die genetisch dicht bij elkaar staan. Individuen worden afgebeeld als staven, waarbij individuen die grotendeels uit één kleur zijn opgebouwd en dezelfde kleur hebben tot eenzelfde genetische cluster behoren. In de figuur worden drie aannames uitgewerkt ( $K=3$ ,  $K=4$  en  $K=5$ ). Rekening houdend met de in het veld geconstateerde fysieke verspreiding is het aantal verschillende populaties op de Meinweg drie (meest waarschijnlijk) of vier (ARENS & VAN 'T WESTENDE, 2012). De individuen zijn gegroepeerd per monsterpunt: de nummers 1 tot en met 10 zijn afkomstig van het Vlodropperven, de nummers 11 tot en met 26 van het Slenkven, 27 tot en met 35 van het Elfenmeertje, 36 tot en met 55 van de Rolvennen en 56 tot en met 63 van de Gagelplas.

**Populatiedifferentiatie**

Naast de genetische diversiteit is de populatiedifferentiatie (een maat voor de genetische verschillen) onderzocht. De Meinweg vertoont tussen de drie populaties een hogere genetische differentiatie dan het onderzochte gebied in Noord-Brabant. Dit duidt op een geringe uitwisseling van individuen. Dit is bijzonder omdat de afstanden op de Meinweg tussen de onderzochte voortplantingsplekken aanzienlijk kleiner zijn. De Heikikkers uit één van de Meinweg-populaties, namelijk de Slenk (Slenkven, Gagelplas en Elfenmeertje) vertonen in de analyse geen significante populatieverschillen. De voortplantingsplekken waarvan eieren zijn verzameld liggen maximaal 750 m uit elkaar (westpunt

Elfenmeertje tot oostpunt Slenkven). Over de hele lengte van de Slenk worden op diverse plekken eieren afgezet (VAN BUGGENUM *et al.*, 2012). In de Slenk is dus sprake van één samengestelde populatie. In de uitwerking van de resultaten van het genetisch onderzoek is hiermee verder gerekend. De populaties van de Slenk, de Rolvennen en Op den Bosch zijn in de differentiatietest significant verschillend van elkaar. De verschillen tussen de Rolvennen en de Slenk zijn het grootst, wat wederom opmerkelijk is omdat de afstand tussen deze populaties het kleinste is en het tussenliggende gebied voor een belangrijk deel uit open, vochtige heide bestaat dat voor de Heikikker in principe gemakkelijk overbrugbaar zou moeten zijn.

Locatie Jaar	Melickerven		Rolvennen		Elfenmeertje		Slenkven		Vlodropperven	
	Ra	Rt	Ra	Rt	Ra	Rt	Ra	Rt	Ra	Rt
1988			15	10	30	20				
1989										
1990									1100	1000
1991										
1992										
1993	25	5							100	200
1994			25	40						
1995			50	50					370	2080
1996			30	100					50	190
1997	40	5	70	105	20	50	Aangelegd in 1997		10	200
1998										
1999									75	210
2000			85	850	15	15			75	2180
2001										
2002										
2003	25	205			30	220	5	15		
2004	20	190	20	250						
2005										
2006										
2007										
2008			85	800			20	85		
2009							140	370		
2010	0	1070	140	715	55	505	625	530	35	390
2011			170	130	70	115	1360	495	5	165
2012									2	300
Gemiddeld	22	295	69	305	37	154	430	299	182	692
Gemodelleerde trend per jaar (TRIM)	-6%	+36%	+8%	+12%	+5%	+12%	+136%	+55%	-22%	-4%
p-TRIM	n.s.	<0,01	<0,01	n.s.	<0,05	n.s.	<0,01	n.s.	<0,01	n.s.
Trend over onderzoeksperiode	onduidelijk	sterk stijgend	matig stijgend	onduidelijk	matig stijgend	onduidelijk	sterk stijgend	onduidelijk	sterk afnemend	onduidelijk

TABEL 1

Het aantal gevonden eiklopren en de gemodelleerde trend van de Heikikker (*Rana arvalis*) en de Bruine kikker (*Rana temporaria*) in een vijftal vennen op basis van een volledige inventarisatie (groen) of een minder volledige inventarisatie (geel).

### Genetische clusters

Tenslotte is gekeken naar een genetische samenhang tussen individuen onafhankelijk van de monsterplek. Daarbij wordt een schatting gemaakt van het aantal populaties wanneer wordt geordend op individuen die genetisch dicht bij elkaar staan. Het meest waarschijnlijke aantal genetische clusters (verschillende deelpopulaties) op de Meinweg is drie of vier [figuur 4]. Een aantal monsters van het Elfenmeertje en de Gagelplas wijkt sterk af van de overige individuen. Op grond daarvan zou kunnen worden aangenomen dat de Westelijke en de Oostelijke Slenk aparte clusters vormen. Andere individuen van deze beide locaties vertonen echter weer grote overeenkomsten. Een eenvoudige biologische verklaring voor de afwijkende individuen is niet te geven. Even werd gedacht dat de afwijkende monsters betrekking zouden kunnen hebben op Bruine kikkers (*Rana temporaria*), omdat de eiklopren van deze soort in het veld niet altijd even goed zijn te onderscheiden van die van de Heikikker. Deze, ook elders geconstateerde problematiek, maakt het gebruik van soortspecifiek indicerende markers noodzakelijk (SNELL & EVANS, 2006). De markers voor het Meinwegonderzoek zijn daarom specifiek geselecteerd voor genetische analyses van heikikker-DNA en geven bij alle monsters goed resultaat. Bovendien zijn de genoemde monsters verzameld in twee opeenvolgende jaren. In zowel 2010 als 2011 zijn de 'ongewone' individuen op dezelfde plekken vastgesteld. De meest waarschijnlijke verklaring is dat het genetisch afwijkende, aan het Elfenmeertje en de Gagelplas gebonden, Heikikkers betreft. Een

introductie van individuen uit andere (niet-Meinweg) populaties lijkt ons, gezien de isolatie van de Meinweg niet voor de hand liggend.

Op grond van de resultaten van dit deelonderzoek kan worden geconcludeerd dat er uitgaande van de verspreide ligging van de deelgebieden, met de meeste waarschijnlijkheid drie (en geen vier) genetische clusters bestaan. De clusters van de Rolvennen en de Slenk lijken het meest van elkaar af te wijken en de dieren uit het Vlodropperven lijken in samenstelling van erfelijk materiaal tussen deze gebieden in te zitten.

Samenvattend leidt dit tot de volgende bevindingen. In het Meinweggebied komen drie gescheiden subpopulaties van Heikikkers voor, namelijk een grote subpopulatie in de Westelijke en Oostelijke slenk, een subpopulatie bij de Rolvennen en een kleine subpopulatie in het Vlodropperven. Tussen deze subpopulaties vindt geen uitwisseling van genetisch materiaal plaats. De dispersieafstand van dieren in het gebied is derhalve minder dan 1,5 kilometer. Er is duidelijk verlies opgetreden in genetische diversiteit en heterogeniteit. De studie heeft echter ook aangetoond dat er over kleine afstand een grote populatiedifferentiatie aanwezig is, zelfs in relatief zeer recent (minder dan een eeuw?) geïsoleerde subpopulaties (zie ook KNOPP & MERILÄ, 2009b). Daarmee is nog niet gezegd, ook niet direct voor de hand liggend, dat inteeltverschijnselen als oorzaak aangewezen kunnen worden voor de afname van de soort in het gebied. Daar liggen waarschijnlijk andere redenen aan ten grondslag.

FIGUUR 5

De eerste dag van de koorroep van de Bruine kikker (*Rana temporaria*) en de Heikikker (*Rana arvalis*), uitgezet per voortplantingswater (bolletje). Uit de grafiek blijkt dat Bruine kikkers in de Meinweg bijna altijd eerder aan de voortplanting beginnen dan de Heikikkers.

## TELLINGEN

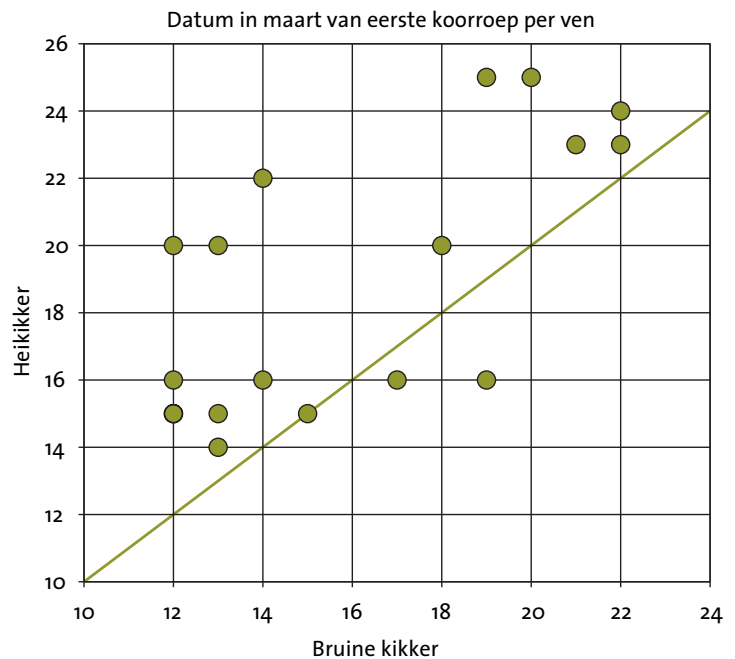
In de periode 1988-2012 zijn bij een aantal vennen op de Meinweg verschillende tellingen van eiklommen van de Heikikker en de Bruine kikker uitgevoerd. De onderzoeksintensiteit is jaarlijks niet even groot geweest, de in tabel 1 vermelde aantallen moeten worden gezien als de best beschikbare benaderingen van de daadwerkelijke aantallen. Met behulp van het programma TRIM (PANNEKOEK & VAN STRIEN, 2001) is een schatting berekend van de (gemodelleerde) lineaire trend per jaar tussen het eerste en laatste waarnemingsjaar. Door het ontbreken van veel waarnemingen is het niet mogelijk om tussentijdse trendbreuken te berekenen. De analyse laat wel voor de verschillende vennen en soorten een wisselend beeld zien.

Het destijds sterk verzuurde en regelmatig (bijna) droogvallende Melickerven is in 1994 grootschalig opgeschoond. De Heikikker was hier in relatief lage aantallen aanwezig. Op basis van de beschikbare gegevens is geen duidelijke trend aangetoond. Na 2005 is hier geen enkele Heikikker meer waargenomen, de soort is hier naar alle waarschijnlijkheid verdwenen. De Bruine kikker vertoont een sterk stijgende trend en is de laatste jaren in grotere aantallen aangetroffen. Het zeer hoge aantal eiklommen van de Bruine kikker in 2010 is mogelijk deels te verklaren door de aanleg van een aantal ondiepe plassen ten zuiden van het Melickerven. Voor de aanleg was dit een zeer nat weiland waarin Pitrus (*Juncus effusus*) domineerde. Het ondiepe water tussen de pitruspollen vormde lange tijd een belangrijke voortplantingsplaats voor de Bruine kikker. Met de realisatie van de nieuwe wateren is dit gebied in 2010 tijdelijk minder geschikt geweest en zijn de dieren waarschijnlijk naar het Melickerven uitgeweken.

In de Rolvennen was de Heikikker aanvankelijk ook in relatief lage aantallen aanwezig. De aantallen eiklommen nemen in de periode 1988-2011 matig toe. In de laatste onderzoekjaren zijn ongeveer 150 eiklommen geteld. De stijging is waarschijnlijk toe te schrijven aan de verbetering van de zuurgraad van het water (VAN BUGGENUM *et al.*, 2012). De Bruine kikker heeft in deze heidevennen in de eerste tien jaar tot ongeveer 100 eiklommen afgezet. De soort vertoont hierna nog steeds een positieve trend, maar de totale ontwikkeling over de hele periode is onduidelijk.

In het Elfenmeertje zijn van de Heikikker jaarlijks aanvankelijk enkele tientallen eiklommen geteld. Er is een matige stijging te zien tot ongeveer 50-75 eiklommen. De populatie blijft dus op een relatief laag aantal steken. De Bruine kikker vertoont ook een gemiddelde stijging, maar fluctueert te sterk voor een duidelijke trend.

In het in 1997 aangelegde Slenkven laten de Heikikkers een spectaculaire toename zien van meer dan 100% per jaar. In de laatste jaren wordt hier de grootste populatie van de Meinweg gevonden. Ook de Bruine kikker neemt hier tussen de onderzoekjaren sterk toe, maar door de lichte achteruitgang in het laatste onderzoekjaar is dit modelmatig statistisch net niet significant. De gemiddelde grootte van de Bruine kikkerpopulatie komt ongeveer overeen met die van de voorgaande vennen.



Het Vlodropperven is de enige locatie waar voor de Heikikker een sterk afnemende trend is aangetoond van meer dan 20% per jaar. In het begin van de onderzoeksperiode (begin jaren negentig van de vorige eeuw) lagen de aantallen nog ruim hoger dan bij de andere vennen. Het ven had een hogere PH ten opzichte van de andere onderzochte, destijds verzuurde vennen (VAN BUGGENUM *et al.*, 2012). Na 2010 is het aantal eiklommen van de Heikikker uitermate laag. De Bruine kikker heeft zich zonder duidelijke trend in de onderzochte periode wel op een hoog niveau van vele honderden eiklommen kunnen handhaven.

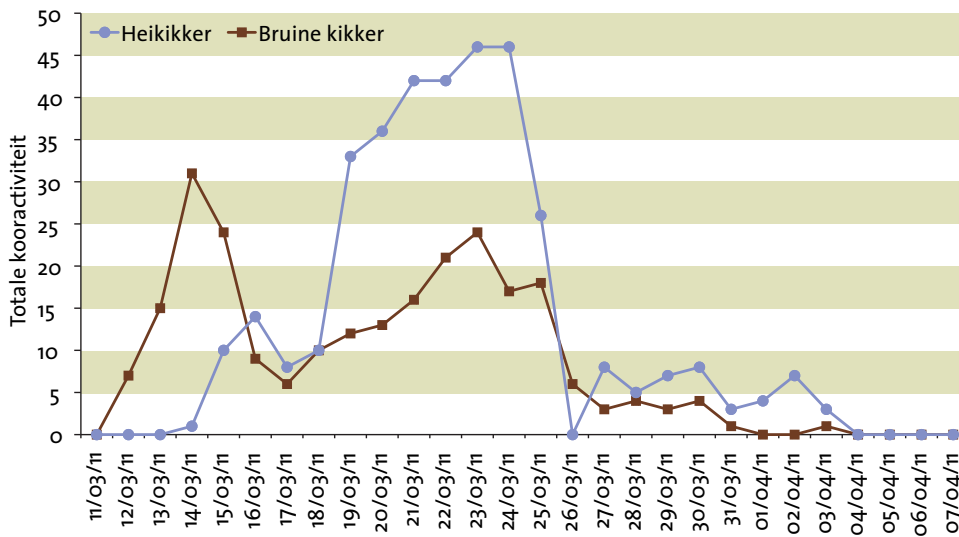
## MOGELIJKE OORZAKEN VAN ACHTERUITGANG

De Heikikker is op een groot aantal plekken in het Meinweggebied verdwenen, terwijl de waterkwaliteit, vooral de zuurgraad, ten opzichte van de zeventiger jaren van de vorige eeuw in veel van de destijds verzuurde wateren alleen maar is verbeterd. De gemiddelde voorjaarstemperatuur van het water is de laatste decennia in veel vennen ook hoger geworden (VAN BUGGENUM *et al.*, 2012). Hiermee lijkt beter te worden voldaan aan twee belangrijke abiotische factoren voor de ontwikkeling van de eieren van de soort.

Opvallend is dat de Bruine kikker geen neerwaartse trend vertoont, maar zelfs qua bezetting van voortplantingswateren iets lijkt toe te nemen (LENDERS, 2005). Dat geldt mogelijk ook voor de absolute aantallen, wat wordt ondersteund door tellingen van eiklommen in diverse vennen [tabel 1]. Interspecifieke concurrentie met de Bruine kikker wordt wel eens genoemd als oorzaak voor de afname van de Heikikker. Maar ook de isolatie van subpopulaties, het optreden van verdroging en het ontbreken van ondiepe overstromde oevers (BLUM & SIMON, 2008) kunnen belangrijke oorzaken zijn voor de achteruitgang van de soort. In de laatste plaats moet er bij amfibieënbescherming daarnaast zeker aandacht zijn voor de landhabitat (LOMAN, 2001).

## Interspecifieke concurrentie

Er wordt aangenomen dat tijdens geen enkele levensfase directe



FIGUUR 6

Kooractiviteit van de Bruine kikker (*Rana temporaria*) en de Heikikker (*Rana arvalis*) tijdens het voorjaar van 2011. De kooractiviteit start bij de Bruine kikker eerder.

concurrentie optreedt tussen Heikikker en Bruine kikker (SEVERTSOV *et al.*, 1998) ondanks dat hun ecologische niches vrijwel gelijk zijn. Onderzoek in Zuid-Zweden in 120 poelen toonde aan dat er van 1989-2005 significante fluctuaties optraden in de grootte van de Heikikker en Bruine kikker populaties, maar dat er geen interspecifiek verband aantoonbaar was (LOMAN & ANDERSON, 2007). Verschillen in niche zouden wel kunnen berusten op een afwijkende voorkeur voor abiotische factoren (pH-tolerantie, vochtigheid van landbiotoop). Een verschillende invloed van andere (omgevings-) variabelen op het reproductiesucces van beide soorten kan niet uitgesloten worden.

Ten aanzien van het voortplantingsgedrag is in 2010 en 2011 gebleken dat de Bruine kikker in het Meinweggebied in de vennen waarin beide soorten voorkomen meestal enkele dagen eerder aan de koorperiode begint dan de Heikikker. Op slechts enkele locaties bleek het omgekeerde het geval. De totale trend is echter duidelijk in het voordeel van de Bruine kikker [figuur 5]. Deze constatering lijkt ook in veel andere gebieden het meest van toepassing te zijn (VON BÜLOW *et al.*, 2011). Het heeft te maken met het feit dat deze soort bij een lagere watertemperatuur koorroep vertoont (SCHNEIDER & GLANDT, 2008). De Bruine kikker kan dan eerder de meest geschikte plekken (ondiepe op het zuiden geëxponeerde oeverzones) innemen (LENDERS, 2005).

Er is tussen beide soorten geen verschil in voorkeur tussen eiafzetplekken vastgesteld. Ze zoeken beide de warmere ondiepe watergedeelten op (GLANDT, 2006). Hoewel op dit punt mogelijk sprake is van enige concurrentie, lijkt dit bij een groot oppervlak aan geschikte oevers niet van toepassing. Er is in dat geval geconstateerd dat Heikikker en Bruine kikker hun eiklommen gewoon door elkaar afzetten. Ook de koorplekken vertonen in die periode een grote overlap (zie ook SEVERTSOV *et al.*, 1998). Uit ons onderzoek van 2011 blijkt bovendien dat de totale kooractiviteit bij beide soorten nagenoeg overeen komt, met een hoofdkoorperiode van ongeveer 10-13 dagen. Beide soorten reageren op de temperatuurdip rond 17 maart [figuur 6].

#### Watertemperatuur

Ten aanzien van de ontwikkeling van de larven blijkt dat de Bruine kikker in vennen waar beide soorten samen aanwezig zijn veel eerder metamorfoseert dan de Heikikker. Dit zou een temperatuureffect kunnen zijn. De eieren en larven van de Heikikker hebben

ei-depositie van zowel Heikikker als Bruine kikker omdat ondiep open water verdwijnt door verlandingsprocessen. Dit is in het verleden (voor de opschoning in 2012) gebeurd bij het Melickerven waarbij vooral oprukkend (wilgen)struweel de oevers ongeschikt heeft gemaakt voor de voortplanting. Maar ook het ontstaan van veenmospakketten waarop oppervlakkig geen water meer stagneert [figuur 7] zorgt voor een ongeschikt voortplantingshabitat (Rolvennen en Vladdropperven). Een andere oorzaak ligt in de seminatuurlijke staat van de vennen. Vennen als Elfenmeertje en Rolvennen zijn ontstaan als gevolg van turfwinning. Hierbij zijn de oevers recht afgestoken en ontbreken ondiepe waterpartijen [figuur 7 en 8]. Door de hogere waterstanden in het verleden stond het water hier in het voorjaar veelal boven maaiveld waardoor er veel zones met ondiep, snel opwarmend water aanwezig waren. De bij de vennen optredende verdroging heeft de overgang van droog naar nat scherper en dus ongunstiger gemaakt. De Bruine kikker heeft minder last van deze problematiek. De eieren kunnen zich, nadat ze zijn afgezet in of afgezak zijn naar dieper en kouder water, toch nog goed ontwikkelen (STUMPTEL & VAN DER VOET, 1995; SCHLÜPMANN *et al.*, 2011).

#### Kwaliteit van waterbiotoop

De watertemperatuur lijkt dus de belangrijkste factor te zijn voor een succesvolle voortplanting van de Heikikker. Ondiepe zonbeschreven watergedeelten zijn voor de voortplanting van de dieren in het voorjaar essentieel. Dit pleit voor het creëren van licht glooiende, op het zuiden geëxponeerde venoevers. Zowel bij de Rolvennen als bij het Slenkven treedt op die plekken massaal voortplanting op. Voorkomen moet worden dat ondiepe plekken langs de oever gedurende het voorjaar droogvallen. Eiklommen kunnen daardoor uitdrogen of de larvensterfte neemt toe ten gevolge van te hoge dichtheden ("crowding") (LOMAN, 2001).

De eieren van de Heikikker blijken ook gevoeliger voor UV-straling te zijn dan die van de Bruine kikker waardoor de overlevingskans van de embryo's (niet de vrijzwemmende larven) bij deze soort kleiner is (HÄKKINEN *et al.*, 2001). De door de Heikikker geprefereerde voortplantingslocaties lijken door hun zonne-expositie garant te staan voor een hoge instraling van UV-licht. Toch kan volgens PAHKALA *et al.* (2001) het effect van UV-straling niet verantwoordelijk worden gesteld voor de geconstateerde afnemende fitness van de heikikkerpopulaties in Noord-Europa.



FIGUUR 7

Verlandingsproces bij de Rolvennen. Oprukkende verlanding zorgt niet voor een beter voortplantingshabitat (foto: A. Lenders).



Door de afgenomen zuurgraad van het water is de reproductie van zowel de Heikikker als de Bruine kikker toegenomen. Omdat de Heikikker toleranter is voor een hoge zuurgraad, profiteert de Bruine kikker hier sterker van (LENDERS, 2005). In het Meinweggebied worden thans nauwelijks nog beschimmelde eiklumpen aangetroffen. De hoge zuurgraad van het water vormt derhalve voor beide soorten geen bedreiging meer (VAN BUGGENUM *et al.*, 2012).

Bij het Vlodropperven wijzen de wateranalyses op periodieke algenbloei als gevolg van een verstoorde balans in de voedingsstoffen van het ven met als mogelijk resultaat een verhoogde sterfte van larven (VAN BUGGENUM *et al.*, 2012). Het aangetoonde verhoogde nitraatgehalte op zich heeft geen aantoonbaar nadelige gevolgen voor de ontwikkeling van de larven (LOMAN & LARDNER, 2006). Waarschijnlijk speelt de waterkwaliteit geen rol bij de geconstateerde afname van de heikikkerpopulaties. Het is opvallend dat er in dit ven de laatste jaren ook minder eiafzet lijkt te zijn van de Bruine kikker [tabel 1]. Waarschijnlijk past deze fluctuatie echter in de normale populatieschommelingen.

#### Kwaliteit van landbiotoop

De kwaliteit van de landbiotoop is in het verleden waarschijnlijk voor de Heikikker verslechterd. Het verlies aan structuurrijke heide en toenemende verbossing raken direct de landbiotoop van de Heikikker, maar kan ook leiden tot isolatie, beschaduwing en eutrofiëring van voortplantingswateren (BULTEEL, 2004). Het is essentieel dat geschikt zomerbiotoop in de directe nabijheid van de voortplantingsplaatsen ligt. Hierbij moet primair gedacht worden aan een afwisseling van droge en natte heide. Het leefgebied devalueert bij toenemende vergrassing. Een open structuurrijke heide is voor de voedselvoorziening van de dieren essentieel.

Tot het eind van de vorige eeuw was het beheer in het Meinweggebied weinig gedifferentieerd. Dit resulteerde in het grootschalig afplaggen van vergraste heide, het laten verbossen van open terreingedeelten, de aanplant van uniform (naald)bos en overbegrazing van oude landbouwpercelen en bremstruwelen. Sinds enkele decennia is het beheer weer fijnmaziger en meer gericht op afwisseling in vegetatiestructuur. Dit heeft geresulteerd in meer open, gemengde bossen en een gevarieerde heide die meer tegemoet komen aan de habitateisen die de Heikikker stelt.

#### AANBEVELINGEN VOOR HET BEHEER

Tot nu toe richt amfibieënbeheer zich vooral op het verbeteren van de waterhabitat in de vorm van het aanleggen of verbeteren van voortplantingswateren. Voor een soort die de meeste tijd van zijn leven buiten het water doorbrengt is de geschiktheid van landhabitat zeker net zo belangrijk (LOMAN, 2001; LOMAN & LARDNER, 2006).

Het aanleggen van poelen blijkt bovendien nauwelijks effect te sorteren voor de soort (VAN DELFT & CREEMERS, 2008). Dit wordt bevestigd door de grootschalige amfibieëninventarisatie in het Nationaal Park De Meinweg gedurende de jaren 2010-2012, waar de Heikikker in geen enkele poel maar wel in vennen werd aangetroffen (VAN BUGGENUM *et al.*, 2012; PUTS *et al.*, 2012).

#### Kappen van bos

Door het omvormen van bos naar heide kan de landbiotoop voor de Heikikker aanzienlijk worden verbeterd (GLANDT, 2008). Hoewel de migratieafstanden van de Heikikker beperkt zijn, dient ingezet te worden op het ontwikkelen van verbindingzones door grote aaneengesloten bosgebieden zoals die ook voor de Adder (*Vipera berus*) zijn gecreëerd (LENDERS *et al.*, 2002). In deze zones dienen in een mozaïek delen afgeplagd te worden tot op het minerale zand of de bovenste strooisellaag en periodiek pleks- of strooksgewijs te worden gemaaid om heideontwikkeling te stimuleren. Het meeste effect hebben verbindingzones die vennen met elkaar verbinden.

De oevers van de vennen waarin de Heikikker zich thans nog voortplant of die in aanmerking komen als potentiële voortplantingsplaatsen dienen tot 30 meter van het water (deels) vrijgesteld te worden van boom- en struikopslag. Dit enerzijds om landbiotoop te ontwikkelen, anderzijds om de zon- en windinval te vergroten. Dit specifiek voor de Heikikker belangrijk beheer dient op korte termijn ingezet te worden bij het Vlodropperven en het Bakven (WATERSCHAP ROER EN OVERMAAS, 2012). Soortgelijke maatregelen zijn inmiddels genomen bij het Melickerven (VAN MAANEN, 2012). Het effect van deze maatregelen moet afgewacht worden.

#### Afschrappen oevers van vennen

Het is voor de Heikikker essentieel dat er in het voorjaar ondiep water aanwezig is voor het afzetten van de eieren. In een natuurlijke situatie zorgen in het rivierenlandschap winter- en voorjaarsoverstromingen voor deze voorwaarden. In moerasgebieden en natte heiden zijn het vaak de hoge grondwaterstanden na de winter die deze condities tot stand brengen. Daar waar deze natuurlijke processen ontbreken of onvoldoende aanwezig zijn, zoals de laatste decennia in het Meinweggebied, zal met kunstmatig beheer aan de



FIGUUR 8

*Door het steken van turf zijn de venranden van de Rolvennen steil en ontbreken ondiepe waterpartijen voor het afzetten van de eieren (foto: A. Lenders).*

voortplantingseisen van de Heikikker moeten worden voldaan. Als specifieke beheersmaatregel moet gedacht worden aan het relatief grootschalig afschrappen van venoevers waardoor de natuurlijke dynamiek wordt gekopieerd (BOBBE, 2008). Hierbij dient uiteraard rekening te worden gehouden met bestaande waardevolle vegetaties (VAN MAANEN, 2012; WATERSCHAP ROER EN OVERMAAS, 2012). De oevers die geëxponereerd zijn op het zuiden en oosten bieden de meeste kansen op (voortplantings-)succes. Primair moeten deze maatregelen worden opgepakt voor het Vlodropperven en het Bakven. Ook de op het zuiden geëxponeerde oevers van het Elfenmeertje en de Rolvennen zouden zo pleksgewijs aangepakt kunnen worden. Het afschrappen van de bodem heeft bij het Slenkven [figuur 9] niet alleen geresulteerd in goede voortplantingsplekken voor de Heikikker, maar ook geleid tot de ontwikkeling van waardevolle oevervegetaties [figuur 10].

#### Aanleggen nieuwe voortplantingswateren

Het aanleggen van nieuwe voortplantingswateren voor de Heikikker in de vorm van poelen levert niet altijd het gewenste resultaat op. Veel meer moet worden gedacht aan het opschonen van oevers



van bestaande vennen of het oppervlakig uitdiepen van natte plekken in de heide, waardoor in het voorjaar ondiep voortplantingswater aanwezig is. Een mogelijk goede locatie voor een dergelijke maatregel is het Gagelveld, waar op sommige plekken nog kwelwater aan de oppervlakte treedt.

Verdroging als gevolg van verlaging van de grondwaterstand is een groot probleem bij de instandhouding van heikikkerpopulaties (VAN DELFT & CREEMERS, 2008). Daar waar mogelijk zou de waterstand in het gebied opgezet moeten worden door afwateringsloten te dempen of het waterpeil met

kunstwerken (stuwijtjes) te verhogen (GLANDT, 2008). Dit heeft in de Slenk voor de Heikikker inmiddels het beoogde succes gebracht.

Een sprekend voorbeeld van goed venherstel is de Beegderheide. Dit gebied herbergt na het uitschrappen van vennen en het glooiend maken en versralen van oevers nog steeds een van de grootste heikikkerpopulaties van Limburg (HEIJLIGERS, 2003).

#### CONCLUSIE

Interspecieke concurrentie met de Bruine kikker en inteeltverschijnselen als gevolg van isolatie worden in dit artikel niet als hoofdoorzaak voor de achteruitgang van de Heikikker aangegeven. De toename van de Bruine kikker moet waarschijnlijk in hoge mate toegeschreven worden aan de afnemende verzuring van de voortplantingswateren, maar heeft geen enkele relatie met een mogelijk optredende concurrentie tussen beide soorten. De isolatie van heikikkerpopulaties heeft evenmin direct aantoonbaar effect op de fitness van deze soort, maar verhindert wel in hoge mate een herkolonisatie van leefgebieden.

De belangrijkste componenten voor de afname van de Heikikker zijn primair het ontbreken van geschikte voortplantingswateren, specifiek de afwezigheid van ondiepe waterpartijen langs de venoevers, en in tweede instantie de afname van geschikt landbiotoop. In het beheer dient dan ook vooral op deze componenten ingezet te worden.

FIGUUR 9

*Het Slenkven heeft naar alle zijden zwak glooiende oevers, die door de open ligging ook allemaal gebruikt worden voor de eiafzet van zowel Heikikker (*Rana arvalis*) als Bruine kikker (*Rana temporaria*) (foto: A. Lenders).*



FIGUUR 10

Ontkieming van Moeraswolfsklauw (*Lycopodiella inundata*), Kleine zonnedaaw (*Drosera intermedia*) en Ronde zonnedaaw (*Drosera rotundifolia*) op een afgeschraapte venoever (foto: A. Lenders).



### EFFECT VAN MAATREGELEN OP ANDERE SOORTEN

Van het afvlakken van oevers van poelen en vennen kan naast de Heikikker een groot aantal andere soorten profiteren. Op de vochtige voedselarme zandgrond die in de oeverzones bloot komt te liggen kunnen zich zeldzame pioniervegetaties uit de moeraswolfsklauw-snavelbiesassociatie (*LYCOPODIO-RHYNCHOSPORETUM*) ontwikkelen. Enkele kenmerkende soorten uit dit vegetatietype zijn Moeraswolfsklauw (*Lycopodiella inundata*), Kleine zonnedaaw (*Drosera intermedia*), Witte- en Bruine snavelbies (*Rhynchospora alba* en *Rhynchospora fusca*), Trekrus (*Juncus squarrosus*) en Blauwe zegge (*Carex panicea*) [figuur 10]. Na verloop van tijd verdwijnt dit vegetatietype en ontstaat er een dichtere vegetatie met soorten als Gewone dophei (*Erica tetralix*), Ronde zonnedaaw (*Drosera rotundifolia*) en Veenbies (*Scirpus cespitosus*). Door het afvlakken van oevers gefaseerd in ruimte en tijd uit te voeren kunnen de pioniervegetaties echter wel over lange perioden voor het gebied behouden worden. Typische sprinkhanen die van de pioniersituaties kunnen profiteren zijn het Gewoon doorntje (*Tetrix undulata*) en het Zanddoorntje (*Tetrix ceperoi*). Wanneer de oeverzones dichterbegroeid raken worden ze geschikt voor bijvoorbeeld de Moerassprinkhaan (*Stethophyma grossum*).

De open pioniersituaties met brede zones met ondiep en dus snel opwarmend water zijn aantrekkelijk voor een groot aantal libellensoorten. Naast enkele zeer algemene soorten als Platbuik (*Libellula depressa*) en Bruinrode heidelibel (*Sympetrum striolatum*) kunnen hier ook soorten als Zwervende pantserjuffer (*Lestes barbarus*), Maanwaterjuffer (*Coenagrion lunulatum*), Tengere grasjuffer (*Ischnura pumilio*) en Zwervende heidelibel (*Sympetrum fonscolombii*) van profiteren. Wanneer enige kwel in de oeverzones uittreedt,

kunnen gunstige omstandigheden ontstaan voor de Beekoeverlibel (*Orthetrum coerulescens*) en de Zuidelijke oeverlibel (*Orthetrum brunneum*). Deze situatie doet zich bijvoorbeeld noordwestelijk van het Meinweggebied in het Blankwater voor (GERAEDS & VAN SCHAIK, 2006).

Met de omvorming van bos naar heide ontstaan ondermeer betere omstandigheden voor alle soorten reptielen in het gebied. Ook zal hier een groot aantal broedvogels van profiteren die een voorkeur hebben voor half-open heidegebieden en bosranden. Hierbij kan gedacht worden aan Geelgors (*Emberiza citrinella*), Roodborsttapuit (*Saxicola torquata*), Graspieper (*Anthus pratensis*), Boomleuwerik (*Lullula arborea*) en Nachtzwaluw (*Caprimulgus europaeus*).

### DANKWOORD

We willen Staatsbosbeheer en de Gemeente Roerdalen bedanken voor de verleende ontheffingen en vergunningen. Het heikikkeronderzoek maakt deel uit van de Natuurkwaliteitsimpuls Nationaal Park De Meinweg en is mede gesubsidieerd door de Provincie Limburg.

## Summary

STATUS OF THE MOOR FROG AT THE MEINWEG NATIONAL PARK  
Genetic diversity, causes of population decrease and recommendations for management

In the Meinweg National Park we established the presence of three isolated subpopulations of Moor frog (*Rana arvalis*), with probably little or no exchange of genetic material between them. We found considerably reduced genetic diversity and heterozygosity in the subpopulations. The genetic difference between the three pop-

ulations is surprisingly high, in view of the short distance between the subpopulations and the probably short period of isolation. The very reduced exchange leads us to the conclusion that the geographic dispersal distance in the Meinweg area is probably less than 1.5 kilometres. Yet we are not convinced that inbreeding has been responsible for the current population decline. Two of the subpopulations showed an increase in size, while numbers in the third subpopulation had declined. The isolation seems to have had no effect on the fitness of the frogs in at least two of the localities. Interspecific competition with the Common frog (*Rana temporaria*) was not established,

although the numbers of this closely related species have risen over the last 25 years. We assume that this increase has been caused by improved water quality, particularly the favourable development of the acidity of spawning waters. Moor frog was expected to show the same progress, but this was not found. On the contrary, the number of water bodies in which Moor frogs were found to spawn has decreased in recent decades. The conclusion of this study is that two important biotic factors are responsible for the decline of the Moor frog. The first is the lack of suitable spawning sites and the second is the loss of appropriate land biotope. New spawning sites can be cre-

ated by clearing the shores of the fens and creating gradual slopes between water and land. A southern exposition ensures warm water conditions, which are essential for the reproduction of Moor frog as well as Common frog. Currently, such open slopes are not to be found at any of the fens, mostly due to severe water table drawdown in the national park. The proposed measures will also result in improved biotopes for several endangered plant and animal species. The land biotope of the Moor frog has also deteriorated, as a result of expanding forest and poorer quality of the heathland. Management should therefore focus on creating a great variety of open heather vegetations to improve the land biotope for the Moor frog.

## Literatuur

- ARENS, P., T. VAN DER SLUIS, W. P.C. VAN 'T WESTENDE, B. VOSMAN, C.C. VOS & M.J.M. SMULDERS, 2007. Genetic population differentiation and connectivity among fragmented Moor frog (*Rana arvalis*) populations in The Netherlands. *Landscape Ecology* 22 (10):1489-1500.
- ARENS, P. & W. VAN 'T WESTENDE, 2012. Genetische Analyse Heikikker populaties Meinweg. Plant Breding cluster Biodiversiteit en Genetische variatie. Wageningen UR, Wageningen.
- BABIK, W., W. BRANICKI, M. SANDERA, S. LITVINCHUK, L. J. BORKIN, J. T. IRWIN & J. RAFIŃSKI, 2004. Mitochondrial phylogeography of the moor frog, *Rana arvalis*. *Molecular Ecology* 13 (6):1469-1480.
- BLUM, S. & L. SIMON, 2008. Die Situation des Moorfrosches (*Rana arvalis*) in Rheinland-Pfalz: Artenschutzkonzept und Maßnahmen für eine akut vom Aussterben bedrohte Art. *Zeitschrift für Feldherpetologie. Supplement* 13:367-376.
- BOBBE, T., 2008. Erfahrungen und praktische Hinweise zur Pflege eines von Sukzession und Wasserstandsschwankungen bedrohten Moorfrosch-Habitats (*Rana arvalis*) in Südhessen. *Zeitschrift für Feldherpetologie. Supplement* 13:377-386.
- BUGGENUM, H.J.M. VAN, R.P.G. GERAEDS & A.J.W. LENDERS, 2012. De status van de Heikikker in het Meinweggebied. Een actueel overzicht van verspreiding, populatieomvang en koorperiode. *Natuurhistorisch Maandblad* 101 (10):173-181.
- BÜLOW, B. VON, A. GEIGER & M. SCHLÜPMANN, 2011. Moorfrosch – *Rana arvalis*. In: M. Hachtel, M. Schlüpmann, K. Weddelling, B. Thiesmeier, A. Geiger & C. Willigalla (red.). *Handbuch der Amphibien und Reptilien Nordrhein-Westfalens. Band 1. Supplement der Zeitschrift für Feldherpetologie* 16(1):725-762.
- BULTEEL, G., 2004. Paaiplaatsen van heikikkers (*Rana arvalis*) op de schietvelden van de Antwerpse Noorderkempen. *Ankora Jaarboek* 2003:27-47.
- DELFT, J. VAN & R. CREEMERS, 2008. Distribution, status and conservation of the moor frog (*Rana arvalis*) in the Netherlands. *Zeitschrift für Feldherpetologie. Supplement* 13:255-268.
- GERAEDS, R.P.G. & V.A. VAN SCHAİK, 2006. De oeverlibellen van het Blankwater. Een onderzoek naar het uitsluipen van drie Nederlandse soorten oeverlibellen. *Natuurhistorisch Maandblad* 95 (6):141-146.
- GLANDT, D., 2006. Der Moorfrosch. Einheit und Vielfalt einer Braunfroschart. Beiheft der Zeitschrift für Feldherpetologie 10. Laurenti-Verlag, Bielefeld.
- GLANDT, D., 2008. Praktische Schutzmaßnahmen für den Moorfrosch (*Rana arvalis*) und Effizienzkontrolle im Naturschutzgebiet »Fürstenuhle«. Nordwestdeutschland. *Zeitschrift für Feldherpetologie. Supplement* 13:411-430.
- HÄKKINEN, J., S. PASSANEN & J.V.K. KUKKONEN, 2001. The effects of solar UV-B radiation on embryonic mortality and development in three boreal anurans (*Rana temporaria*, *Rana arvalis* and *Bufo bufo*). *Chemosphere* 44 (3):441-446.
- HEULIGERS, H.W.G., 2003. Amfibieën en reptielen van de Beegderheide. Een vergelijking van het voorkomen van voor en na de uitvoering van de herstelmaatregelen. *Natuurhistorisch Maandblad* 92(5):107-111.
- JEHLE, R. & J.W. ARNTZEN, 2002. Review: Microsatellite markers in amphibian conservation genetics. *Herpetological Journal* 12 (1):1-9.
- KNOPP, T. & J. MERILÄ, 2009a. The postglacial recolonization of Northern Europe by *Rana arvalis* as revealed by microsatellite and mitochondrial DNA analyses. *Heredity* 102 (2):174-181.
- KNOPP, T. & J. MERILÄ, 2009b. Microsatellite variation and population structure of the moor frog (*Rana arvalis*) in Scandinavia. *Molecular Ecology* 18 (14):2996-3005.
- LENDERS, A.J.W., 2005. Habitatbeheer voor amfibieën in Nationaal Park De Meinweg. Deel IV: De echte kikkers. *Natuurhistorisch Maandblad* 94 (7):133-140.
- LENDERS, A.J.W., M. DORENBOSCH & P. JANSSEN, 2002. Beschermingsplan adder Limburg. Bureau Natuurbalans-Limes Divergens/ Natuurhistorisch Genootschap in Limburg; Nijmegen/ Roermond.
- LOMAN, J., 2001. Intraspecific competition in tadpoles of *Rana arvalis*: does it matter in nature? A field experiment. *Population Ecology* 43 (3):253-263.
- LOMAN, J., 2002. Temperature, genetic and hydroperiod effects on metamorphosis of brown frogs *Rana arvalis* and *R. temporaria* in the field. *Journal of Zoology London* 258 (1):115-129.
- LOMAN, J. & G. ANDERSON, 2007. Monitoring brown frogs *Rana arvalis* and *Rana temporaria* in 120 south Swedish ponds 1989-2005. Mixed trends in different habitats. *Biological Conservation* 135 (1):46-56.
- LOMAN, J. & B. LARDNER, 2006. Does pond quality limit frogs *Rana arvalis* and *Rana temporaria* in agricultural landscapes? A field experiment. *Journal of Applied Ecology* 43 (4):690-700.
- MAANEN, B. VAN, 2012. Advies Aanvullende herstelmaatregelen Melickerven westoever. Waterschap Roer en Overmaas, Sittard.
- PAHKALA, M., A. LAURILA, L.O. BJÖRN & J. MERILÄ, 2001. Effects of ultraviolet-B radiation and pH on early development of the moor frog *Rana arvalis*. *Journal of Applied Ecology* 38 (3):628-636.
- PANNEKOEK, J. & A. VAN STRIEN, 2001. TRIM 3. Manual (TRends and Indices for Monitoring data). Research paper no. 0102. Statistics Netherlands, Voorburg.
- PUTS, P.C.J., S.J.P. VAN DER LINDEN & A.J.W. LENDERS, 2012. Poelenherstelplan Nationaal Park De Meinweg. OmniVerde, Echt.
- SCHLÜPMANN, M., A. GEIGER & K. WEDDELLING, 2011. Grassfrosch - *Rana temporaria*. In: M. Hachtel, M. Schlüpmann, K. Weddelling, B. Thiesmeier, A. Geiger & C. Willigalla (red.), *Handbuch der Amphibien und Reptilien Nordrhein-Westfalens. Band 1. Supplement der Zeitschrift für Feldherpetologie* 16/1:787-840.
- SCHNEIDER, H. & D. GLANDT, 2008. Beitrag zur Kenntnis der Rufe des Moorfrosches (*Rana arvalis*). *Zeitschrift für Feldherpetologie. Supplement* 13:159-166.
- SEVERTSOV, A.S., S.M. LIAOKOV & G.S. SUROVA, 1998. The correlation of the ecological niches of the common (*Rana temporaria* L.) and the moor (*Rana arvalis* Nilss.) frogs (Anura, Amphibia). *Zhurnal Obshchei Biologii* 59 (3):279-301.
- SNELL, C. & I.H. EVANS, 2006. Discrimination of moor frog (*Rana arvalis*) and common frog (*Rana temporaria*) individuals using a RAPD technique. *The Herpetological Journal* 16 (4):363-369.
- STUMPEL, A.H.P. & H. VAN DER VOET, 1995. Nieuwe poelen nuttig? Een oriënterend onderzoek naar de kolonisatie door kikkers, padden en salamanders. Rapport 198. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- VOS, C.C., A.G. ANTONISSE-DE JONG, P.W. GOEDHART & M.J.M. SMULDERS, 2001. Genetic similarity as a measure for connectivity between fragmented populations of the moor frog (*Rana arvalis*). *Heredity* 86 (5):598-608.
- VOS, C.C. & J.P. CHARDON, 1998. Effects of habitat fragmentation and road density on the distribution of the Moor frog *Rana arvalis*. *Journal of Applied Biology* 35 (1):44-56.
- WATERSCHAP ROER EN OVERMAAS, 2012. Venherstel Vlodroppersven (Elversmersven), Trilven (Sphagnumven) en Bakken. Advies. Maatregelen voor drie vennen in Nationaal Park de Meinweg. Intern rapport nr. 2012-06. Waterschap Roer en Overmaas, Sittard.