

DISPERSIE VAN WATERSALAMANDERS TIJDENS DE VOORJAARSTREK

A.J.W. Lenders, Groenstraat 106, 6074 EL Melick

In 1987 werd een inventarisatie uitgevoerd naar de kolonisatie van zeven nieuwe poelen bij Vlodrop-Station. De poelen waren aangelegd in het najaar van 1986 en bleken in het voorjaar van 1987 al door acht soorten amfibieën te worden gebruikt (LENDERS, 1992). Bij het onderzoek werd tevens aandacht geschonken aan het migratiegedrag van vier soorten watersalamanders, te weten de Kamsalamander (*Triturus cristatus* Laurenti, 1768), de Alpenwatersalamander (*Triturus alpestris* Laurenti, 1768), de Vinpootsalamander (*Triturus helveticus* Razoumowski, 1789) en de Kleine watersalamander (*Triturus vulgaris* Linnaeus, 1758).

den gegraven. Daarnaast waren drie "oude poelen" bij het onderzoek betrokken. Poel 1 is aangelegd in 1983 door een stuk sloot in het midden van een weiland te verbreden en uit te diepen. Poel 3 is ontstaan ten gevolge van een bominslag in de Tweede Wereldoorlog. En poel 6 is waarschijnlijk al aan het begin van deze eeuw door kloosterlingen gegraven als drinkpoel voor het vee.

METHODE

De inventarisatie werd uitgevoerd met speciale amfibieënfuiken die veel voor inventarisatieonderzoek worden gebruikt (figuur 2). De bouw en de werking van de fuiken is reeds eerder beschreven (LENDERS, 1982).

Na de strenge winter van 1986-1987 was op alle poelen een dikke laag ijs aanwezig. Zodra de omstandigheden dat toelieten werd het ijs opgekapst en werd in iedere poel één fuik geplaatst. Fuik 1 tot en met 6 zijn uitgezet op 16 maart, fuik 8 en 9 op 23 maart, fuik 7 en 10 op 30 maart. Alle fuiken werden met de ingang in het open water gezet, zodat er geen belemmeringen waren voor een vrije toegang tot de fuik. Hiermee werd de invloed van de watervegetatie op de vangkans in oude en nieuwe poelen zoveel mogelijk geneutraliseerd.

Gedurende het onderzoek werden de fuiken tweemaal per week op maandag en vrijdag gelegegd. Vanaf half mei vond nog slechts één wekelijkse controle plaats. Alle fuiken zijn op 6 juli weer uit het water verwijderd.

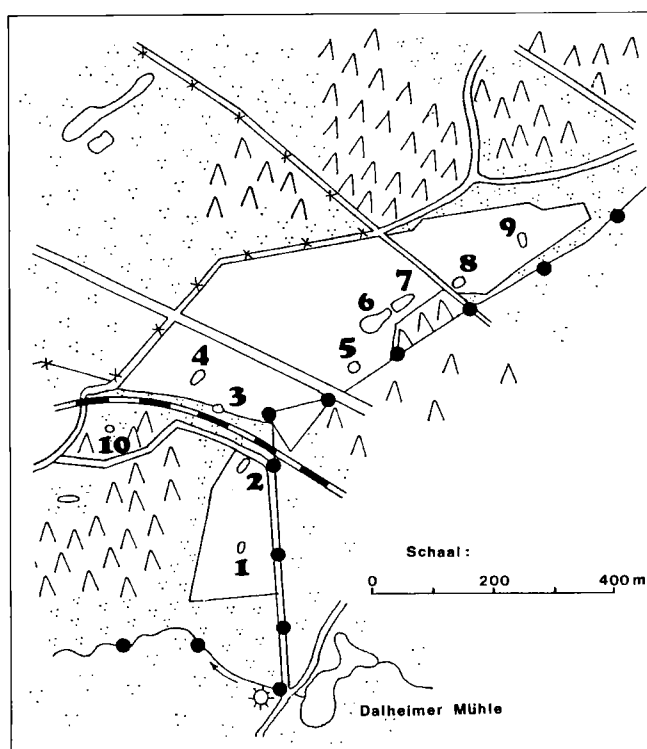
Om de populatiegrootte te kunnen vaststellen en om een indruk te krijgen van de migratie tussen de diverse poelen zijn de dieren gemerkt door middel van een teencodering. Deze methodiek berust op het afknippen van één of meerdere teenkootjes, waardoor de dieren of individueel of als groep van een merk worden voorzien (STORTELE, 1970; VAN GELDER, 1973; VON LINDEINER, 1992). Uit jarenlang onderzoek aan amfibieën in het

ONDERZOEKSGBIED

LENDERS (1992) geeft een uitgebreide beschrijving van de land- en waterbiotopen in het onderzoeksgebied. In figuur 1 is de ligging aangegeven van de poelen waaraan het onderzoek werd verricht. Uit de figuur blijkt dat

alle poelen met uitzondering van poel 3 en 10 zijn gelegen in een viertal weilanden die aan alle zijden zijn omgeven door naald- of loofbos. Poel 3 ligt naast een spoordijk in een brede houtwal, poel 10 ligt in een stukje sterk vergraste heide in het bos.

Het onderzoek had betrekking op zeven nieuwe poelen die in september 1986 wer-



FIGUUR 1.
Een overzicht van het onderzoeksgebied met de nummering van de poelen. De landsgrens is aangegeven met bolletjes.
Poel 1, 3 en 6 zijn de zogenaamde oude poelen, de overige poelen zijn in 1986 aangelegd (zogenaamde nieuwe poelen).

natuureservaat De Hamert is gebleken dat deze manier van merken goede resultaten oplevert en dat de dieren er zelf nauwelijks hinder van ondervinden. Het regeneratievermogen van amfibieën is daarbij zo groot dat de merktekens, zeker bij salamanders, na één seizoen vaak al niet meer afleesbaar zijn omdat de tenen zeer snel aangroeien.

De hier beschreven methode is in het onderzoek alleen toegepast bij watersalamanders die met fuiken zijn gevangen. De dieren zijn niet individueel gemerkt, maar kregen een zogenaamd poelnummer. Hierdoor hoefde slechts één teen gedeeltelijk te worden geamputeerd en bleef de kwetsuur bij de dieren tot een minimum beperkt. Figuur 3 geeft aan op welke wijze de poelen en de teencodering met elkaar corresponderen.

De lichaamslengte van alle salamanders is met een schuifmaat opgemeten. De staartpunt van de Vinpootsalamander is afzonderlijk bepaald omdat dit secundaire geslachtskenmerk variabel is. Bij de berekening van de gemiddelde lichaamslengte is de staartpunt niet meegenomen. De afwijking bij de lengtebepaling bedraagt ongeveer 2 mm.

De lengtemetingen werden verricht om verschillen te kunnen aantonen tussen dieren afkomstig uit nieuwe en uit oude poelen. Ze hebben als bijkomstig voordeel dat hieruit binnen beperkte grenzen eventueel herhaalde terugvangsten kunnen worden afgeleid. Salamanders die naar een andere poel migreerden zijn in datzelfde voortplantingswater weer in vrijheid gesteld. Ze zijn niet teruggebracht naar de oorspronkelijke poel. Het is dus mogelijk dat deze dieren meermaals in de tweede poel werden gevangen.

RESULTATEN

AANTALLEN

In totaal zijn 1985 dieren gemerkt. Tabel I geeft een overzicht van de verdeling tussen mannetjes en vrouwtjes van de verschillende soorten. De sexratio voor alle salamanders is groter dan 1. Er zijn dus aanzienlijk meer mannelijke dan vrouwelijke dieren gevangen.

Het totaal aantal salamandervangsten over de onderzoeksperiode bedraagt 2454. Dit betekent dat in totaal 469 dieren (= 23,6%) één of meerdere malen zijn teruggevangen. Het betreft 65 Kleine watersalamanders (47 mannetjes en 18 vrouwtjes), 99 Vinpootsa-

FIGUUR 2.
Amfibieënfuik in het water. Het verzamelcompartment is gecamoufleerd met gras.



lamanders (71 mannetjes en 28 vrouwtjes), 288 Alpenwatersalamanders (208 mannetjes en 80 vrouwtjes) en 17 Kamsalamanders (11 mannetjes en 6 vrouwtjes).

Op grond van vangst/terugvangst gegevens is volgens de Begon's Weighted Mean-methode (BEGON, 1979) tevens geprobeerd om een indruk te krijgen van de populatiegrootte. Op grond van die berekeningen komen in het totale studiegebied 3394 ± 1880 Kleine watersalamanders, 2203 ± 846 Vinpootsalamanders en 73 ± 41 Kamsalamanders voor.

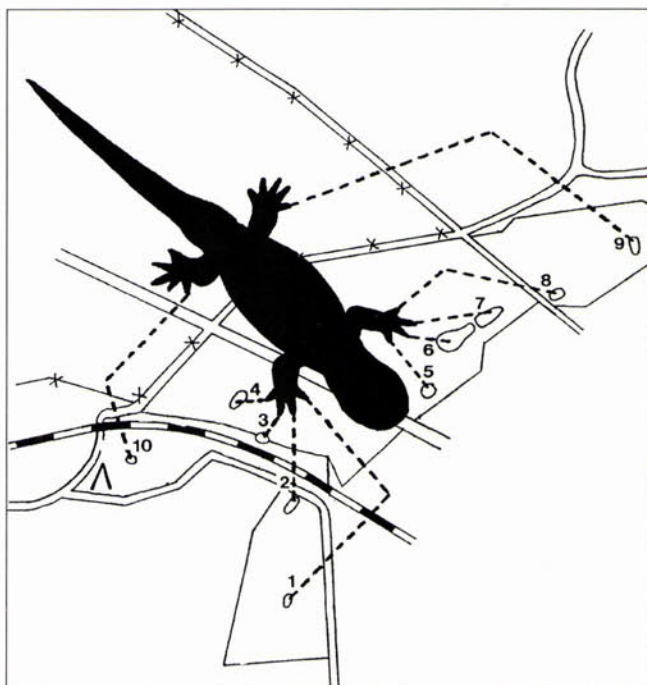
De salamandersamenstelling van de diverse poelen verschilt nogal. De tabellen II t/m V geven aan dat de Alpenwatersalamander in de meeste poelen domineert. In poel 1 en 6 is de Kleine watersalamander, in poel 4 de Vinpootsalamander het meest aanwezig. De Kamsalamander is in alle poelen het minst

frequent of helemaal niet aangetroffen. In poel 10 werd gedurende het gehele onderzoek geen enkele salamander gevangen.

Ook het aantal salamanders dat in de diverse poelen is gemerkt en teruggevangen varieert sterk. De vangkans wordt o.a. bepaald door het oppervlak en de diepte van de poel. Daarnaast speelt uiteraard ook de ouderdom van de voortplantingsplaats een essentiële rol. De tabellen II t/m V geven tevens een vergelijking van de vangsten in oude en nieuwe

TABEL I. Aantal gemerkte dieren.

	tot.	♂	♀	sexratio
<i>T. vulgaris</i>	479	304	175	1,74
<i>T. helveticus</i>	412	249	163	1,53
<i>T. alpestris</i>	1047	642	405	1,59
<i>T. cristatus</i>	47	29	18	1,61



FIGUUR 3.
Teencoderingen van salamanders, corresponderend met de diverse poelen.

TABEL II. Bezetting van de poelen door de Kleine watersalamander (*T.vulgaris*).

	Gemerkte dieren			Terugvangsten *			Geschatte populatiegrootte	
	male	female	s.r.	male	female	s.r.		
Poel 1	61	43		27	12		185 ±	30
Poel 3	3	0		0	0		no *	
Poel 6	144	88		9	2		2246 ±	712
Oude lokaties	208	131	1,59	36	14	2,57	2431 ±	742
Poel 2	22	9		4	2		78 ±	35
Poel 4	6	2		2	0		11 ±	10
Poel 5	13	12		0	2		108 ±	95
Poel 7	39	18		1	0		746 ±	987 (n<1733)
Poel 8	10	2		4	0		20 ±	11
Poel 9	6	1		0	0		no *	
Poel 10	0	0		0	0		(0)	
Nieuwe lokaties	96	44	2,18	11	4	2,75	963 ±	1138

TABEL III. Bezetting van de poelen door de Vinpootsalamander (*T.helveticus*).

	Gemerkte dieren			Terugvangsten *			Geschatte populatiegrootte	
	male	female	s.r.	male	female	s.r.		
Poel 1	18	9		31	8		29 ±	5
Poel 3	3	5		1	0		12 ±	16 (n<28)
Poel 6	117	95		8	9		1296 ±	325
Oude lokaties	138	109	1,27	40	17	2,35	1337 ±	346
Poel 2	23	8		20	9		37 ±	7
Poel 4	12	5		3	0		39 ±	27
Poel 5	8	8		2	0		43 ±	38
Poel 7	59	28		3	1		733 ±	420
Poel 8	5	5		3	1		14 ±	8
Poel 9	4	0		0	0		no *	
Poel 10	0	0		0	0		(0)	
Nieuwe lokaties	111	54	2,06	31	11	2,89	866 ±	500

TABEL IV. Bezetting van de poelen door de Alpenwatersalamander (*T.alpestris*).

	Gemerkte dieren			Terugvangsten *			Geschatte populatiegrootte	
	male	female	s.r.	male	female	s.r.		
Poel 1	23	30		98	38		49 ±	4
Poel 3	18	17		6	3		79 ±	28
Poel 6	159	98		24	11		995 ±	171
Oude lokaties	200	145	1,40	128	52	2,46	1123 ±	203
Poel 2	48	16		19	4		119 ±	25
Poel 4	7	3		3	1		14 ±	8
Poel 5	134	83		21	9		823 ±	153
Poel 7	173	98		13	6		1801 ±	425
Poel 8	40	28		13	4		167 ±	42
Poel 9	40	32		11	4		195 ±	52
Poel 10	0	0		0	0		(0)	
Nieuwe lokaties	442	260	1,70	80	28	2,86	3119 ±	705

TABEL V. Bezetting van de poelen door de Kamsalamander (*T.cristatus*).

	Gemerkte dieren			Terugvangsten *			Geschatte populatiegrootte	
	male	female	s.r.	male	female	s.r.		
Poel 1	0	0		0	0		(0)	
Poel 3	0	0		0	0		(0)	
Poel 6	13	8		4	4		35 ±	13
Oude lokaties	13	8	1,63	4	4	1,00	35 ±	13
Poel 2	4	1		2	1		6 ±	4
Poel 4	1	0		1	0		1 ±	1
Poel 5	7	4		3	0		18 ±	12
Poel 7	3	5		1	1		13 ±	11
Poel 8	1	0		0	0		no *	
Poel 9	0	0		0	0		(0)	
Poel 10	0	0		0	0		(0)	
Nieuwe lokaties	16	10	1,60	7	2	3,50	38 ±	28

poelen voor de verschillende soorten, waarbij zowel voor de eerste vangsten als de terugvangsten de sex-ratio is bepaald.

Aan de hand van deze gegevens kan worden bekeken op welke wijze oude en nieuwe poelen qua geslachtssamenstelling van elkaar afwijken, zodat mogelijk een verschil in kolonisatie tussen vrouwelijke en mannelijke dieren is te constateren. Toepassing van de χ^2 -toets voor het verschil in sex ratio tussen oude en nieuwe poelen toont aan dat er significant meer mannetjes in nieuwe poelen gevangen zijn voor de Vinpootsalamander ($\chi^2=8,14$; $p<0,005$) en de Alpenwatersalamander ($\chi^2=7,16$; $p<0,01$), terwijl er een sterke aanwijzing voor deze tendens is bij de Kleine watersalamander ($\chi^2=3,08$; $0,1 < p < 0,05$). Bij de Kamsalamander kon geen verschil in kolonisatie worden vastgesteld tussen de geslachten, en is evenwel ook het aantal vangsten beduidend kleiner ($\chi^2=0,0016$; $p>0,95$).

Uitgaande van de geschatte aantallen is het opvallend dat een groot aantal dieren al bij de eerste voortplantingsgelegenheid gebruik maakt van de nieuwe poelen. Van de totale populatie in het gebied worden 28,4% van de Kleine watersalamanders, 39,3% van de Vinpootsalamanders, 73,5% van de Alpenwatersalamanders en 52,1% van de Kamsalamanders in nieuwe voortplantingswateren aangetroffen.

MIGRATIES

Om het trekgedrag van de salamanders in het voorjaar te kunnen vaststellen zijn diverse berekeningen uitgevoerd. Met behulp van de teencoderingen kan worden vastgesteld welke poelen in het voorjaar worden bezocht. De meeste dieren zijn teruggevangen in de poel waarin ze zijn gemerkt (418 dieren = 89,1 %). Een naar verhouding vrij groot percentage (51 dieren = 10,9 %) van de terugvangsten heeft betrekking op een andere lokatie. Wanneer toevallige natuurlijke merktekens worden uitgesloten en tevens wordt gecorrigeerd voor dubbel-terugvangsten (op grond van lengtemetingen) bedraagt het aantal gemigreerde exemplaren nog altijd 40 (= 8,6 %). Figuur 4 geeft een indruk hoe deze migraties hebben plaatsgevonden. In de tabellen VI t/m VIII is de migratie uitgesplitst naar soort en geslacht.

De tabellen geven aan dat vooral mannelijke dieren doortrekken van een nieuwe naar een oude lokatie. Opmerkelijk is bovendien dat

TABEL VI. Migraties van nieuwe naar oude poelen.

Herkomst	Doel	Male	Female
<i>T. vulgaris</i>			
Poel 7	Poel 6	2	-
<i>T. helveticus</i>			
Poel 2	Poel 1	1	-
Poel 4	Poel 3	1	-
Poel 5	Poel 6	1	-
Poel 7	Poel 6	2	-
<i>T. alpestris</i>			
Poel 2	Poel 1	1	-
Poel 4	Poel 3	1	-
Poel 3	Poel 6	1	-
Poel 5	Poel 6	2	2
Poel 7	Poel 6	4	1
Poel 8	Poel 6	3	-
<i>T. cristatus</i>			
Poel 5	Poel 6	2	-
Poel 7	Poel 6	-	1
Totaal		21	4

TABEL VII. Migraties van oude naar nieuwe poelen.

Herkomst	Doel	Male	Female
<i>T. vulgaris</i>			
Poel 1	Poel 2	1	-
<i>T. helveticus</i>			
Poel 6	Poel 7	2	-
<i>T. alpestris</i>			
Poel 6	Poel 5	1	2
Poel 6	Poel 7	1	1
Poel 6	Poel 8	-	1
<i>T. cristatus</i>			
Poel 6	Poel 7	1	-
Totaal		6	4

TABEL VIII. Migraties van nieuwe naar nieuwe poelen.

Herkomst	Doel	Male	Female
<i>T. alpestris</i>			
Poel 5	Poel 7	1	-
Poel 8	Poel 7	1	1
Poel 8	Poel 9	1	-
<i>T. cristatus</i>			
Poel 5	Poel 7	-	1
Totaal		3	2

er ook, een weliswaar kleinere, omgekeerde trek plaatsvindt waarbij geen verschil in migratiegedrag tussen de geslachten kan worden geconstateerd. Een nog kleiner percentage van de dieren migreert tussen nieuwe poelen, terwijl helemaal geen verplaatsing is

geconstateerd tussen twee oude poelen.

Over het algemeen vinden migraties plaats tussen poelen die dicht bij elkaar liggen. Verplaatsingen over een afstand van meer dan 100 meter zijn echter geen uitzondering. De grootste verplaatsingsafstand bedraagt ongeveer 350 meter (een mannetje van de Alpenwatersalamander van poel 3 naar poel 6).

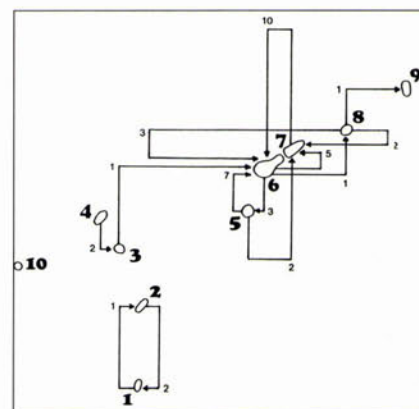
Van salamanders uit zowel oude poelen als nieuwe poelen is de gemiddelde lichaamslengte berekend (tabel IX).

Zowel bij de vrouwtjes van de Kleine watersalamander als bij de vrouwtjes van de Vinpootsalamander kan met behulp van de t-test (tweezijdig) een significant verschil in lengte worden aangetoond ($p < 0,05$). Blijkbaar worden nieuwe poelen eerder gekoloniseerd door grotere vrouwtjes. De mannetjes van deze soorten bleken in oude en nieuwe poelen niet significant in lengte te verschillen. Ditzelfde geldt ook voor de beide geslachten van de grotere soorten, Alpenwatersalamander en Kamsalamander.

DISCUSSIE

OVERWINTERING

In de meeste poelen worden direct nadat de fuiken zijn geplaatst al salamanders gevangen. Uit het werkverslag (LENDERS, 1991) blijkt dat het vooral de kleinere soorten zijn die al vroeg in het voorjaar in het voortplantingswater worden aangetroffen. Van de Vinpootsalamander is bekend dat er een najaarstrek optreedt en dat veel dieren in het water overwinteren (VAN GELDER, 1973). In Duitsland en Wales kon een dergelijke najaarsmigratie niet worden aangetoond (BLAB, 1978; HARRISON *et al.*, 1983). Volgens GLANDT (1986) zou de soort in Nederland alleen in diepe poelen overwinteren om zo de kans op bevriezing te minimaliseren. Een inventarisatie van de ondiepe poel 1 in 1993 heeft evenwel aangetoond dat reeds grote aantallen Vinpootsalamanders in de herfst in het water aanwezig zijn. Voor de Kleine watersalamander bestaan er ook aanwijzingen voor een herfst- en wintertrek (BLAB & BLAB, 1981; GRIFFITHS, 1984). Dit wordt bevestigd door een thans nog lopend onderzoek in de Tuspeel (LENDERS, in prep.). Met name in zachte winters worden al in de maand november geringe aantallen Kleine watersalamanders in het water aangetroffen. Bij datzelfde onderzoek kon eveneens worden aangetoond dat



FIGUUR 4. Migraties van gemerkte salamanders.

TABEL IX. Gemiddelde lengte van mannelijke en vrouwelijke salamanders in oude en nieuwe poelen. (n) = aantal, (mm) = gem. lengte.

Soort/ geslacht	oude poelen (n)	(mm)	nieuwe poelen (n)	(mm)
<i>T. vulgaris</i>				
Mannetjes	207	81,7	96	82,8
Vrouwtjes	131	76,8	44	79,0
<i>T. helveticus</i>				
Mannetjes	137	65,0	111	64,8
Vrouwtjes	108	72,3	54	74,5
<i>T. alpestris</i>				
Mannetjes	200	77,3	442	77,1
Vrouwtjes	145	88,6	260	89,1
<i>T. cristatus</i>				
Mannetjes	13	118,8	16	113,6
Vrouwtjes	8	129,0	10	126,9

ook de Kamsalamander en de Alpenwatersalamander in het water overwinteren (zie ook BLAB, 1978).

Door de opzet van het onderhavige onderzoek kon het overwinteringsgedrag van salamanders niet worden gevolgd. Het is evenwel aannemelijk dat een aantal salamanders in onze streken in het water overwintert. Vooral de Vinpootsalamander lijkt van deze strategie gebruik te maken. Het aantal salamanders dat in de nieuwe poelen heeft overwinterd kan echter niet groot zijn. Argumenten die deze stelling onderbouwen zijn de aan het onderzoek voorafgaande strenge winter, de geringe ouderdom van de poelen en de daarmee samenhangende slecht ontwikkelde watervegetatie en het ontbreken van een sapropelium-laag.

In het onderzoeksgebied is bij alle salamandersoorten een grote voorjaarstrek opge-

treden. Hierbij bereiken de Alpenwatersalamander en de Kamsalamander de voortplantingsplaatsen later in het voorjaar dan de beide kleinere soorten (LENDERS, 1991). Dit komt overeen met het provinciale beeld (VAN DER COELEN, 1992).

Concluderend kan worden gesteld dat de in dit artikel aangetoonde dispersie betrekking heeft op de voorjaarsmigratie van de onderzochte soorten.

SOORTENSAMENSTELLING IN NIEUWE EN OUDE POELN

Uit de populatieschattingen blijkt dat de Alpenwatersalamander en de Kleine watersalamander in het onderzoeksgebied overheersen. De Vinpootsalamander is minder vertegenwoordigd, terwijl de Kamsalamander het minst frequent wordt aangetroffen. Op grond van de berekeningen mag men aannemen dat in totaal ongeveer 10.000 salamanders in het onderzoeksgebied aanwezig waren.

In de oude poelen komt de bezetting overeen met het beeld van de voortplantingsplaatsen dat we van de diverse soorten in Limburg hebben (VANDER COELEN, 1992). In poel 1, een onbeschaduwde poel midden in het grasland, overheerst de Kleine watersalamander. In poel 6 is deze soort eveneens het meest aanwezig, maar ook de andere soorten komen er in grote aantallen voor. Deze diepe poel ligt in een weiland aan de rand van een open naaldbos met als ondergroei vergraste heide. Het land- en waterbiotoop is dus geschikt voor alle in het gebied voorkomende soorten. In poel 3, sterk beschaduwde en gelegen in een houtwal, wordt zoals verwacht de Alpenwatersalamander het meest aangetroffen. Ondanks dat er aanzienlijke migraties hebben plaatsgevonden blijken de oude poelen de verwachte salamandersamenstelling te bezitten.

Opmerkelijk is dat in alle nieuwe poelen, met uitzondering van poel 4, de Alpenwatersalamander het meest frequent aanwezig is. Poel 10 laten we hierbij, gezien het feit dat er in deze poel geen amfibieën zijn gevangen, verder buiten beschouwing. Bijna 75% van de totale populatie van Alpenwatersalamanders is aangetroffen in nieuwe poelen. Alle nieuwe poelen zijn aangelegd in grasland. Dit soort voortplantingsbiotoop wordt normaal gesproken in Midden-Limburg niet primair door de Alpenwatersalamander geprefe-

reerd. Dit duidt erop dat deze soort ook op het oog niet optimale nieuwe voortplantingsbiotopen snel koloniseert.

Van de Kleine watersalamander is bijna 30% van de dieren in nieuwe poelen aanwezig. Volgens literatuuropgaven is deze soort erg honkvast (DOLMEN, 1981; GRIFFITHS, 1984) en gebruikt ze ieder voorjaar dezelfde migratieroute (VERRELL, 1987). De resultaten van dit onderzoek sluiten hier in relatieve zin op aan. Hoewel de nieuwe voortplantingsbiotopen uitermate geschikt lijken voor de Kleine watersalamander (poelen in grasland), bereikt de Kleine watersalamander door zijn gerichte trek naar het bekende voortplantingswater de nieuwe poelen minder dan de andere watersalamanders. In absolute aantallen gezien blijken evenwel toch vrij veel Kleine watersalamanders van nieuwe poelen gebruik te maken.

Ook de beide andere soorten koloniseren de nieuwe poelen in behoorlijke aantallen. Van de Vinpootsalamanders wordt bijna 40%, van de Kamsalamanders ruim 50% in de nieuwe poelen aangetroffen. ARNTZEN & TEUNIS (1993) toonden reeds aan dat de Kamsalamander mag worden beschouwd als een redelijk snelle kolonisator. Een gerichte trek naar het voortplantingsbiotoop kon bij deze soort niet worden aangetoond (VERRELL, 1987).

Uit het onderzoek blijkt dat van de in het gebied aanwezige salamanders grote aantallen al direct gebruik maken van de nieuwe voortplantingsmogelijkheden, dit ondanks het feit dat watersalamanders over het algemeen als "erg honkvast" worden beschouwd (zie ook BLAB, 1978; DOLMEN, 1981; GLANDT, 1985).

Zelfs bij een "slechte" kolonisator als de Kleine watersalamander maakt altijd nog 30% van de populatie direct gebruik van de nieuwe poelen. De conclusie van BLAB (1978) dat naarmate het seizoen vordert en de voortplantingsdrang groter wordt, de salamanders een nieuw voortplantingswater eerder accepteren lijkt in overeenstemming te zijn met dit onderzoek. De relatief late trek naar het water, veroorzaakt door een langdurige vorstperiode in het voorjaar van 1987, kan wel eens de voornaamste reden zijn geweest dat zoveel salamanders direct in nieuwe poelen tot voortplanting kwamen. Dit zou betekenen dat lange en strenge winters de dispersie van watersalamanders bevorderen.

Samenvattend blijkt dat onder die omstandigheden bij de Nederlandse soorten de grootste dispersie optreedt in de volgorde Alpen-

watersalamander, Kamsalamander, Vinpootsalamander, Kleine watersalamander.

SEXRATIO

Bij bestudering van de sexratio's wordt duidelijk dat bij alle soorten de mannelijke exemplaren het meest in de fuiken worden aangetroffen. Een fuik bestrijkt zeker bij grotere poelen slechts een beperkt deel van het waterbiotoop. Zoals bekend zijn mannelijke watersalamanders actiever tijdens de voortplanting en verblijven ze gedurende langere perioden in het water (GROOTEN & VAN GELDER, 1993). De grotere mobiliteit en langere waterfase zijn er de oorzaak van dat bij gefixeerde passieve vangstmethoden (fuiken) een vertekend beeld ontstaat in de verhouding tussen mannelijke en vrouwelijke dieren in het water. Dit is tevens de verklaring voor het gegeven dat bij de terugvangsten een nog grotere afwijking wordt geconstateerd. Zeker als er, zoals bij dit onderzoek, niet kan worden gecorrigeerd voor dubbele terugvangsten. Wordt gewerkt met valkuilen op het land, dan blijkt in de meeste gevallen geen verschil op te treden in het aantal vrouwelijke en mannelijke exemplaren (BLAB & BLAB, 1981; VAN GELDER, 1973) of blijkt zelfs het aantal vrouwelijke dieren te overheersen (HARRISON *et al.*, 1983; GROOTEN & VAN GELDER, 1993). Bepalend bij de vaststelling van de geslachtsverhouding op het land is de afstand tussen de vanginstallaties en het voortplantingsbiotoop. Mannelijke salamanders overwinteren in meerderheid dicht bij (THIELCKE, 1987) of zelfs in het voortplantingswater (GROOTEN, 1989).

In zijn algemeenheid mag worden aangenomen dat er geen redenen zijn om te veronderstellen dat de geslachtsverhouding bij watersalamanders afwijkt van 1. Wanneer er evenwel verschillen in sexratio worden vastgesteld tussen oude en nieuwe poelen bij eenzelfde vangstmethode, mogen we aannemen dat er inderdaad sprake is van een verschil in dispersiegedrag tussen de geslachten. Uit de gegevens blijkt dat de mannetjes van zowel de Alpenwatersalamander als van de Vinpootsalamander nieuwe poelen beter koloniseren dan de vrouwtjes, terwijl er voor de Kleine watersalamander ook duidelijke aanwijzingen voor zo'n gedrag bestaan.

Voor de Kamsalamander kon geen verschil worden aangetoond. Opgemerkt dient te worden dat voor deze soort evenwel slechts één referentiepoel (poel 6) aanwezig is, die

ook in andere opzichten voor wat betreft de Kamsalamander een afwijkend vangpatroon vertoont. Zo is het terugvangstpercentage voor de Kamsalamander in deze poel op onverklaarbare wijze veel groter dan voor de andere soorten.

MIGRATIES

Uit de terugvangstregistraties blijkt dat de meeste salamanders in de poel blijven waarin ze voor het eerst werden aangetroffen. Blijkbaar wordt een eenmaal bereikt voortplantingswater door de meeste dieren geaccepteerd. Toch blijkt nog minimaal 8,6% van de dieren de eerste poel weer te verlaten om vervolgens een andere voortplantingsplek te kiezen. Ditzelfde verschijnsel werd al eerder waargenomen door BLAB (1978), KROESE & VAN LEEUWEN (1979) en GRIFFITHS (1984). Uit de resultaten blijkt dat er vooral trek optreedt van nieuwe naar oude poelen. Of we hier inderdaad te maken hebben met een gerichte trek naar een bekend voortplantingswater is onwaarschijnlijk.

Er zijn twee argumenten die hier tegen spreken. Op de eerste plaats vindt er ook een vrij grote trek plaats in omgekeerde richting (zie tabel VII). Op de tweede plaats blijkt uit het onderzoek van KROESE & VAN LEEUWEN (1979) dat een soortgelijk verschijnsel optreedt in het voorjaar bij poelen die al jaren in het gebied door salamanders gebruikt worden. Poelen die we in dit onderzoek zouden aanduiden als "oude poelen".

Uit tabel VI blijkt dat het vooral de mannetjes van de Alpenwatersalamander zijn die dit gedrag vertonen. Ook dit komt geheel overeen met de resultaten van eerder genoemd onderzoek van KROESE & VAN LEEUWEN (1979). Zij constateren dat watersalamanders gedurende het voorjaar vaak meerdere voortplantingspoelen bezoeken, waarbij de twee kleinere soorten minder migreren dan de twee grote soorten en de mannetjes van de Alpenwatersalamander verreweg het actiefst zijn. Blijkbaar is voorjaarsmigratie tussen verschillende voortplantingswateren bij salamanders een normaal verschijnsel. Dat mannetjes dit trekgedrag meer vertonen dan vrouwtjes onderbouwt in sterke mate het aangetoonde verschil in sexratio tussen oude en nieuwe poelen.

De afstand waarover watersalamanders migreren bedraagt vaak enkele honderden meters (BLAB, 1978; GLANDT, 1986). Tegen deze achtergrond zijn de in dit onderzoek gevon-

den trekafstanden heel normaal. Voor de dispersie van salamanders zijn de fysieke mogelijkheden van de dieren zelf in combinatie met de terreinomstandigheden waarschijnlijk maatgevend. De mate en de snelheid van dispersie zal dus in grote mate afhangen van het voortplantingssucces in nieuwe voortplantingswateren aan de rand van het bestaande biotoop.

LENGTE EN OUDERDOM

Volgens BELL (1977) zou het mogelijk zijn om aan de hand van de lichaamslengte de jaarklasse bij de Kleine watersalamander te bepalen. Onderzoek in de daarop volgende jaren heeft echter de nodige twijfel doen ontstaan over de houdbaarheid van zijn conclusies (HAGSTRÖM, 1977; RATELAND, 1980). Wel is inmiddels duidelijk dat watersalamanders gedurende hun hele leven doorgroeien en dat de lichaamslengte positief gecorreleerd is met ouderdom (BELL, 1977; HAGSTRÖM, 1980; RATELAND, 1980; VERRELL & FRANCILLON; FRANCILLON-VIELLOT *et al.*, 1990). Dit gegeven maakt het mogelijk om de gemiddelde lichaamslengte van twee groepen uit dezelfde populatie te vergelijken en daaruit conclusies te trekken omtrent een verschil in leeftijd.

Door veel auteurs wordt aangenomen dat dispersie vooral toe te schrijven is aan wegtrekkende jonge watersalamanders (BELL, 1977; DOLMEN, 1981; SCHÄFER & KNEITZ, 1993). DOLMEN (1981) refereert in dit kader echter ook aan adulte dieren die de weg naar hun geboortewater zijn kwijtgeraakt. ARNTZEN & TEUNIS (1993) constateerden voor de Kamsalamander dat een nieuwe poel zeker door enkele adulte dieren werd gekoloniseerd.

Bij het onderzoek in Vlodrop-Station kon geen verschil in lichaamslengte worden aangetoond tussen salamanders in oude en nieuwe poelen. Dit rechtvaardigt de conclusie dat het blijkbaar helemaal niet de jonge dieren zijn die verantwoordelijk zijn voor de dispersie, maar dat de kolonisatoren een afspiegeling zijn van de aanwezige populatie. Voor zowel de Kleine watersalamander als de Vinpootsalamander kon zelfs worden aangetoond dat de vrouwtjes in de nieuwe poelen significant groter waren. Dit doet een bijzondere koloniestrategie vermoeden die al direct resulteert in een groot aantal nakomelingen. Samenvattend is de conclusie dat Nederlandse watersalamanders opportunisten zijn,

waarbij adulte dieren een belangrijke rol spelen bij de bezetting van nieuwe biotopen.

DISPERSIE

Bij veel diersoorten spelen juveniele en subadulte exemplaren een belangrijke rol bij de kolonisatie van nieuwe gebieden. De oudere dieren vertonen in meer of mindere mate een zekere plaatstrouw aan hun geboorte-grond c.q. -water. Het voordeel van een dergelijke strategie is dat door een constante bezetting van de meest geschikte biotopen de soort is verzekerd van voortplanting en genenbehoud. Een nadeel van dit gedrag is dat nieuwe geschikte gebieden maar langzaam worden bezet, zeker bij minder mobiele soorten als amfibieën. Bij snel wisselende omstandigheden, eigen aan een cultuurlandschap met sterke antropogene invloeden, ontstaan deelpopulaties die vaak geen contact meer met elkaar hebben. Op lokaal niveau kunnen deelpopulaties uitsterven, hetgeen op den duur kritiek kan worden voor de soort in zijn totaliteit.

Watersalamanders zijn zoals gezegd opportunisten. Blijkbaar hebben ze een dispersiestrategie ontwikkeld waarbij adulte dieren een belangrijke rol spelen. Zowel volwassen mannetjes als vrouwtjes nemen in grote aantallen deel aan exploratie van het omringende biotoop. Het lijken vooral de mannetjes te zijn die uitzwermen en nieuwe voortplantingswateren bezetten. Maar ook de vrouwtjes nemen aan deze dispersie deel. Voor de kleinere soorten watersalamanders blijken dat zelfs de grotere en dus oudere vrouwtjes te zijn. Het voordeel van dit dispersiegedrag is dat op nieuwe voortplantingsplaatsen altijd mannetjes aanwezig zijn. Als ook vrouwtjes de nieuwe wateren bereiken is daarmee bevruchting verzekerd. Omdat het volwassen dieren zijn die deelnemen aan de voortplanting is het aantal nakomelingen op een nieuwe lokatie al direct groot en is de kans op blijvende vestiging van de soort bij een geschikt biotoop direct reëel.

DANKWOORD

Aan dit onderzoek hebben de volgende organisaties hun medewerking verleend waarvoor ik hen hartelijk wil bedanken. De terreineigenaar, het Staatsbosbeheer, Regio Peel en Maas, voor vergunningen en andere faciliteiten. Het Ministerie van LNV voor de verleen-de ontheffing in het kader van de Natuurbeschermingswet. De Herpetologische Studiegroep Limburg voor het

beschikbaar stellen van de fuiken. Daarnaast wil ik Dr. Jan van Gelder bedanken voor de hulp bij het analyseren van de gegevens en het opzoeken van relevante literatuur en Dr. Pim Arntzen voor aanvullende literatuur en voor de berekeningen betreffende de populatieschattingen.

SUMMARY

DISPERSAL OF NEWTS DURING SPRING MIGRATION

Near Vlodrop Station, in the Meinweg nature reserve (Province of Limburg), four species of newt were studied in 10 pools, between March 16 and July 6, 1987. The study was carried out with the help of bow nets, which were placed in 3 older pools and in 7 new pools, which had been created in the autumn of 1986.

The Alpine newt (*Triturus alpestris* Laurenti, 1768) was found to show the greatest dispersal rate: 73.5% of the animals were found in the new pools. The dispersal rate of the Warty newt (*T. cristatus* Laurenti, 1768) was 52.1%, that of the Palmate newt (*T. helveticus* Razoumowski, 1789) 39.3% and that of the Smooth newt (*T. vulgaris* Linnaeus, 1758) 28.4%.

The surprisingly high dispersal rate was probably due to the late migration of the animals to their breeding sites, which in turn was caused by the long, severe winter of 1986-87. As the pressure to breed increases, new spawning sites will be accepted more readily (see also BLAB, 1978).

Males of the Alpine newt and the Palmate newt were found to be better colonizers than the females (X^2 test; $p < 0.01$). Indications of similar behaviour were found for the Smooth newt (X^2 test, $0.1 < p < 0.05$). No difference between the sexes could be established for the Warty newt.

Most of the animals accepted the breeding conditions in the first pool they reached. However, 8.6% of the newts left the first pool and were later caught again in another pond. This type of migration was established for all four species, but especially for males of the Alpine newt (see also KROESE & VAN LEEUWEN, 1979).

A significant difference in the body length of females of Smooth and Palmate newts was found between specimens from the old

and new pools (t-test, $p < 0.05$), females in the new pools being larger. This suggests that larger females of these two species make an essential contribution to the dispersal rate.

No other differences in body size were found between animals in the old and new ponds. If we accept that there is a correlation between age and body size, this leads to the conclusion that it is not so much the immature specimens which are responsible for the occupation of new habitats.

Summarizing the results of the present study, it seems that dispersal by newts must be attributed especially to older animals. The physical condition of the newts seems to be very important for their dispersal. The bigger species, i.e. the Alpine and Warty newts, seem to colonize faster. The larger (older) females of the Palmate and Smooth newts show a similar behaviour. This leads to the suggestion that newts have a very extraordinary dispersal strategy. Males reach every new breeding site (within certain limits), as do especially older females. This seems to provide a certain guarantee for fertilization and a large offspring, and thus a better chance of successful colonization.

LITERATUUR

- ARNTZEN, J.W. & S.F.M. TEUNIS, 1993. A six year study on the population dynamics of the crested newt (*Triturus cristatus*) following the colonization of a newly created pond. *Herpetological Journal* 3: 99-110.
- BEGON, M., 1979. Investigating Animal Abundance - Capture - Recapture for Biologists. Edward Arnold Publ.
- BELL, G., 1977. The life of the smooth newt (*Triturus vulgaris*) after metamorphosis. *Ecological Monographs* 47: 279-299.
- BLAB, J., 1978. Untersuchungen zur Ökologie, Raum-Zeit-Einbindung und Funktion von Amphibienpopulationen. Ein Beitrag zum Artenschutzprogramm. Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 18: 3-141.
- BLAB, J. & L. BLAB, 1981. Quantitative Analysen zur Phänologie, Erfassbarkeit und Populationsdynamik von Molchbeständen des Kottenforstes bei Bonn (Amphibia: Caudata: Salamandridae). *Salamandra* 17: 147-172.
- COELEN, J.E.M. VAN DER (red.), 1992. Verspreiding en ecologie van amfibieën en reptielen in Limburg, Maastricht/Nijmegen, Natuurhistorisch Genootschap in Limburg / Stichting RAVON.
- DOLMEN, D., 1981. Local migration, rheotaxis, and philopatry by *Triturus vulgaris* within a locality in Central Norway. *British Journal of Herpetology* 6: 151-158.
- FRANCILLON-VEILLOT, H., J.W. ARNTZEN & J. GÉRAUDIE, 1990. Age, Growth and Longevity of Sympatric *Triturus cristatus*, *T. marmoratus* and Their Hybrids (Amphibia, Urodela): A Skeletochronological Comparison. *Journal of Herpetology* 24: 13-22.
- GELDER, J.J. VAN, 1973. Ecological observations on amphibians in the Netherlands II. *Triturus helveticus* Razoumowski: migration, hibernation and neoteny. *Netherlands Journal of Zoology* 23: 86-108.
- GLANDT, D., 1985. Verhaltensreaktion und Reproduktion adulter Molche, Gattung *Triturus* (Amphibia, Urodela), nach Langstreckenverfrachtung. *Bonn. zool. Beitr.* 36: 69-79.
- GLANDT, D., 1986. Die saisonalen Wanderungen der mitteleuropäischen Amphibien. *Bonn. zool. Beitr.* 37: 211-228.
- GRIFFITHS, R.A., 1984. Seasonal behaviour and intrahabitat movements in an urban population of Smooth newts, *Triturus vulgaris* (Amphibia: Salamandridae). *Journal of Zoology, London* 203: 241-251.
- GROOTEN, P.H.A., 1989. Kleine landschapselementen als landbiotoop voor salamanders. Doctoraalscriptie nr. 292 van de Vakgroep Experimentele Zoölogie, afdeling Dieroecologie. Nijmegen, Katholieke Universiteit.
- GROOTEN, P. & J. VAN GELDER, 1993. Kleine landschapselementen en salamanders. *De Levende Natuur* 94: 100-105.
- HAGSTRÖM, T., 1977. Growth studies and ageing methods for adult *Triturus vulgaris* L. and *T. cristatus* Laurenti (Urodela, Salamandridae). *Zoologica Scripta* 6: 61-68.
- HAGSTRÖM, T., 1980. Growth of newts (*Triturus cristatus* and *Triturus vulgaris*) at various ages. *Salamandra* 16: 248-251.
- HARRISON, J.D., S.P. GITTINS & F.M. SLATER, 1983. The breeding migrations of Smooth and Palmate newts (*Triturus vulgaris* and *T. helveticus*) at a pond in mid Wales. *Journal of Zoology, London* 199: 249-258.
- KROESE, J. & F. VAN LEEUWEN, 1979. Amfibieën rond Ambleteuse 1977. Doctoraalscriptie nr. 19 van het Instituut voor Taxonomische Zoölogie, afdeling Herpetologie. Amsterdam, Universiteit van Amsterdam.
- LENDERS, A.J.W., 1982. Een inventarisatie van amfibieën in het staatsnatuurservaat "De Zoom". *Natuurhistorisch Maandblad* 71: 191-194.
- LENDERS, A.J.W., 1991. Nieuwe poelen bij Vlodrop-Station (Meinweg). Een onderzoek naar de bezetting van nieuw gegraven poelen door amfibieën met nadruk op migratie-aspecten van watersalamanders. Roermond, Staatsbosbeheer Regio Peel & Maas.
- LENDERS, A.J.W., 1992. Evaluatie van een poelenproject bij Vlodrop-Station. *Natuurhistorisch Maandblad* 81: 51-60.
- LINDEINER, A. VON, 1992. Untersuchungen zur Populationsökologie von Berg-, Faden- und Teichmolch (*Triturus alpestris* L., *T. helveticus* Razoumowski, *T. vulgaris* L.) an ausgewählten Gewässern im Naturpark Schönbuch (Tübingen). *Jahrbuch für Feldherpetologie*, Beiheft 3. Duisburg, Verlag für Ökologie und Faunistik.
- RATELAND, A.S.M., 1980. Lengte en leeftijd bij *Triturus*. Doctoraalscriptie nr. 185 van het Zoologisch Laboratorium, afdeling Dieroecologie. Nijmegen, Katholieke Universiteit.
- SCHÄFER, H.-J. & G. KNEITZ, 1993. Entwicklung und Ausbreitung von Amphibien-Populationen in der Agrarlandschaft - ein E+E-Vorhaben. *Natur und Landschaft* 68: 376-385.
- STORTELIER, H., 1970. Migratie, voortplanting en ontwikkeling van de amfibieën rond en in het Heerenven. Doctoraalscriptie nr. 19 van het Zoologisch Laboratorium, afdeling Dieroecologie. Nijmegen, Katholieke Universiteit.
- THIELCKE, G., 1987. Bestand, Wanderverhalten und Gewichte der Amphibien in zwei für den Naturschutz wiederhergestellten Teichen im Naturschutzgebiet Mindelsee. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* 41: 235-262.
- VERRELL, P.A., 1987. The directionality of migrations of amphibians to and from a pond in southern England, with particular reference to the smooth newt, *Triturus vulgaris*. *Amphibia-Reptilia* 8: 93-100.
- VERRELL, P.A. & H. FRANCILLON, 1986. Body size, age and reproduction in the Smooth newt, *Triturus vulgaris*. *Journal of Zoology, London* 210: 89-100.