



# De Gladde slang (*Coronella austriaca*) in Zuid-Limburg en aangrenzende buitenlandse gebieden

VERSPREIDING, LEEFGEBIED EN POPULATIEGENETICA

**Rob P.W.H. Felix**, Natuurbalans – Limes Divergens BV, Toernooiveld 1, 6525 ED Nijmegen, e-mail: felix@natuurbalans.nl

**Joris J.F. Verhees**, Natuurbalans – Limes Divergens BV, Toernooiveld 1, 6525 ED Nijmegen, e-mail: verhees@natuurbalans.nl

**G. Arjen de Groot**, Wageningen Environmental Research, Droevendaalsesteeg 3, 6708 PB Wageningen, e-mail: g.a.degroot@wur.nl

**Lei C.J. Paulssen**, Palenbergerweg 12, 6374 LS Rimburg, e-mail: l.paulssen@home.nl

FIGUUR 1

Op de Sint-Pietersberg is de Gladde slang (*Coronella austriaca*) een echte 'rotsslang' (foto: Rob Felix).

Het voorkomen van de Gladde slang (*Coronella austriaca*) in Zuid-Limburg is beperkt tot twee grensoverschrijdende leefgebieden: de Sint-Pietersberg in Nederland en België en het gebied Brunsummerheide – Teverenerheide, in respectievelijk Nederland en Duitsland. Van beide populaties bestond de indruk dat ze klein, geïsoleerd en kwetsbaar waren. Als gevolg van de herontdekking van de Gladde slang op de Nederlandse Sint-Pietersberg in 2013 bestond daarnaast onduidelijkheid over de oorsprong van die populatie: is deze autochtoon of uitgezet? Deze twijfel, het geringe aantal waarnemingen en de aanwijzing van de Gladde slang als prioritaire soort in de provinciale Natuurvisie (PROVINCIE LIMBURG, 2017) waren voor de Provincie Limburg

aanleiding voor een onderzoek naar de verspreiding en genetische vitaliteit van beide Zuid-Limburgse populaties. De resultaten van het onderzoek zijn in voorliggend artikel samengevat.

## INLEIDING

De Gladde slang (*Coronella austriaca*) [figuur 1] is wijdverspreid in Europa en vrij algemeen in droge, steenachtige en bergachtige terreinen. In Nederland is de soort zeldzaam en veelal beperkt tot natuurgebieden. Ook in Limburg is dit het geval en is ze te vinden in diverse Peelvenen, in de Maasduinen, op de Meinweg, op de Sint-Pietersberg en in de omgeving van de Brunsummerheide (LENDERS & KEIJSERS, 2009).

De habitat van de Gladde slang kenmerkt zich door een goed ontwikkelde gevarieerde driedimensionale vegetatiestructuur op een klein oppervlak, waardoor verschillende micro-habitats op korte afstand van elkaar aanwezig zijn. Ze moeten kunnen zonnen, schuilen tegen hitte en predatoren, droog kunnen



FIGUUR 2

Gladde slangen (*Coronella austriaca*) zijn individueel herkenbaar aan het vlekkenpatroon op de kop en de bovenste vijf centimeter van het lichaam. Van elke bemonsterde slang is dat gefotografeerd en voor individuele herkenning opgenomen in een database. De foto's tonen alle 20 in 2018 en 2019 waargenomen individuen op de Nederlandse en Belgische Sint-Pietersberg ten noorden van het Albertkanaal (foto's: Rob Felix & Rudi Vanherck).

van het Albertkanaal onderzocht (in de laatste twee jaar alleen ten noorden van het Albertkanaal) met name op Nederlands grondgebied. Het onderzoek in de omgeving van de Brunsummerheide is in 2018 en 2019 uitgevoerd en maakt deel uit van een langlopende studie die de vierde auteur sinds 2010 uitvoert.

De vragen van de voorliggende studie richtten zich op de verspreiding, de genetische diversiteit en de kwaliteit van de leefgebieden: Wat is de actuele verspreiding van de populaties? Hoe groot is hun genetische diversiteit? Wat is hun onderlinge genetische verwantschap en die met de uitgekozen referentiepopulaties? Zijn de populaties authentiek? Zijn de populaties levensvatbaar of is er sprake van genetische verarming en bestaat er risico op lokaal uitsterven? Hoe is de kwaliteit van het leefgebied en welke kansen, knelpunten of bedreigingen zijn er met het oog op een duurzame instandhouding van de soort in beide gebieden?

## METHODIEK

### Archief- en veldwaarnemingen

Van beide populaties zijn historische waarnemingen achterhaald en gevalideerd met uitvoerig archief- en literatuuronderzoek. Tenzij anders vermeld is gebruik gemaakt van waarnemingen uit de Nationale Databank Flora en Fauna (geraadpleegd 1 oktober 2019).

Aan de hand van deze gegevens is het onderzoeksgebied voor veldonderzoek vastgesteld. Verdeeld over beide grensoverschrijdende onderzoeksgebieden zijn ruim 400 reptielenplaten uitgelegd die in 2018 en 2019 in de periode maart-september gecontroleerd zijn [figuur 6]. Tevens zijn diverse veldbezoeken gebracht om zichtwaarnemingen te verzamelen. In 2020 en 2021 is het onderzoek op de Sint-Pietersberg met een beperkt aantal platen voortgezet. Hierbij is dankbaar gebruik gemaakt van de hulp van enkele vrijwilligers van Natuurmonumenten. Van alle waargenomen slangen is het vlekkenpatroon op de kop en de bovenste vijf centimeter van het lichaam gefotografeerd en opgenomen in een database voor individuele herkenning [figuur 2].

### DNA afname en -analyse

Voor de bepaling van de genetische diversiteit en de verwantschap tussen de onderzochte populaties

overwinteren en er dient voldoende voedsel in de vorm van hagedissen en/of kleine zoogdieren aanwezig te zijn. Deze optimale habitats worden in Nederland hoofdzakelijk gevonden op droge heideterreinen en aan de rand van hoogvenen (VAN DELFT & KEIJSERS, 2009). De populatie op de Sint-Pietersberg is uniek omdat de soort er voornamelijk gebonden is aan stenige biotopen.

Bureau Natuurbalans – Limes Divergens heeft in de periode 2018-2021, deels in samenwerking met Belgische, Duitse en Nederlandse partners, onderzoek uitgevoerd naar het voorkomen van de Gladde slang in de Zuid-Limburgse grensregio's. De studie concentreerde zich in het uiterste zuiden op de Nederlandse en Belgische Sint-Pieterberg en in oostelijk Zuid-Limburg op de Brunsummerheide, de in Duitsland gelegen Teverenerheide en de daar tussen liggende heide- en bosgebieden (FELIX *et al.*, 2020). Tijdens de eerste twee onderzoeksjaren is de Sint-Pietersberg zowel ten noorden als ten zuiden

is van alle aangetroffen individuen DNA materiaal verzameld (uit mondslijm) met behulp van een swab [figuur 3]. In het laboratorium van Wageningen Environmental Research is vervolgens DNA geïsoleerd uit elke swab en van ieder individu een uniek genetisch profiel opgesteld op basis van zeven microsatelliet-merkers (BOND *et al.*, 2005). Op basis van deze profielen is vervolgens per populatie de genetische variatie berekend in termen van allelenrijkdom en heterozygositeit. De allelenrijkdom is een maat voor de variatie tussen individuen in een populatie. De heterozygositeit is de gemiddelde variatie binnen een individu, die een indicatie geeft voor eventuele inteelt. De verwantschap tussen de populaties is op twee manieren onderzocht: 1) op basis van paarsgewijze genetische differentiatie, ofwel de mate waarin twee populaties verschillen in genetische samenstelling, zowel in de aanwezige allelen als de verhoudingen daartussen, en 2) aan de hand van een Bayesiaanse clusteringsmethode met het programma STRUCTURE. Dit programma verdeelt de individuen in genetische clusters ('bloedgroepen') om vervolgens te kijken of individuen die samen een cluster vormen ook daadwerkelijk uit dezelfde populatie komen. Als referentie zijn de populaties van de Deurnsche Peel en de Mariapeel, in het vervolg de Peelvenen genoemd, en van Heiderijk bij Nijmegen meegenomen in de analyse.

### Populatiegrootte

Voor de Sint-Pietersberg is tenslotte op basis van verkregen samples de effectieve populatiegrootte berekend. In een wilde dierpulatie dragen meestal niet alle individuen bij aan de voortplanting. Om die reden wordt vaak een effectieve populatiegrootte berekend, die meer zeggingskracht heeft over de mate waarin de populatieomvang voldoende is voor het behoud van genetische variatie en het voorkomen van inteelt. De effectieve populatiegrootte ( $N_e$ ) is gedefinieerd als de omvang die een ideale populatie (waarin alle individuen even fertiel zijn en allemaal gelijkmatig bijdragen aan de reproductie) zou moeten hebben om dezelfde mate van variatie en inteelt te laten zien als de werkelijke totale populatie. Vrij vertaald betekent dit dat  $N_e$  een maat is voor het aantal individuen in de populatie dat per generatie via voortplanting bijdraagt aan het doorgeven van genen aan een volgende generatie. Belangrijk is dat zij dat niet allemaal gelijktijdig hoeven te doen. Een andere relevante maat is daarom het gemiddeld aantal voortplantende individuen per jaar (number of breeders, ofwel  $N_b$ ).

Voor de populatie Gladde slangen op de Sint Pietersberg zijn  $N_e$  en  $N_b$  berekend op basis van de genetische dataset via het programma  $N_e$  Estimator v2.0 (Do *et al.*, 2014). De gebruikte dataset bevat de genetische profielen van 33 unieke individuen verzameld tussen 2018 en 2021. Dit is de volledige set van 34 verzamelde profielen, minus één



FIGUUR 3  
Ten behoeve van het genetisch onderzoek werd bij de Gladde slangen (*Coronella austriaca*) met swabs mondslijm voor DNA-onderzoek afgenomen (foto: Joris Verhees).

individu dat in 2020 geboren is. Alle andere dieren zijn in 2018 of daarvoor geboren. Dit betekent dat, hoewel de genetische monsters over een periode van vier jaar zijn verzameld, zij alle in 2018 al aanwezig waren, en er dus feitelijk sprake is van één enkele steekproef.

Hoewel deze steekproef relatief robuust van omvang is, is bekend dat schattingen van  $N_e$  en  $N_b$  op basis van genetische data een vrij grote onbetrouwbaarheid hebben. Mede daarom wordt per waarde ook een schatting van de 95% betrouwbaarheidsintervallen gegeven.

### SINT-PIETERSBERG

#### Verspreiding

De Gladde slang is reeds lang bekend van de Sint-Pietersberg. De eerste melding stamt uit 1908 (CREMERS, 1929). Vanaf dat jaar zijn regelmatig vondsten gedaan aan de Coulisse, het deel van de ooststrand van de Sint-Pietersberg waarachter de afgravingen toentertijd schuilgingen [figuur 4]. De Coulisse is in 1948-1949 grotendeels afgegraven. Op Nederlandse grondgebied is nog slechts een klein stukje overgebleven, langs de Lage Kanaaldijk ten zuiden van de ingang van de ENCI-groeve. Voor een overzicht van het (historische) voorkomen van de Gladde slang op

FIGUUR 4  
De ooststrand van de Sint-Pietersberg (de foto dateert uit de jaren veertig van de vorige eeuw) kreeg door de aanleg van het kanaal Luik-Maastricht (1846-1850) een grillig karakter met veel kale rotsparthijen. Deze zogenoemde 'Coulisse' vormt sindsdien het bolwerk van de Gladde slang (*Coronella austriaca*) op de Sint-Pieterberg (foto: Collectie Graatsma).



Populatie	N	A	Ar	He	Ho	MLH
Sint-Pietersberg Noord (NL+B)	34	3.43	3.16	0.44	0.50	0.48
Sint-Pietersberg Zuid (B)	15	3.00	2.97	0.45	0.44	0.43
Brunssum-Teveren	14	2.14	2.14	0.40	0.46	0.49
<b>Referentiepopulaties</b>						
Heiderijk	20	3.57	3.49	0.59	0.64	0.65
Peelvenen	21	5.14	4.91	0.66	0.67	0.67

hoog
redelijk hoog
gemiddeld
redelijk laag
laag

TABEL 1

Populatie-genetische waarden voor de mate van genetische variatie per populatie van de Gladde slang (*Coronella austriaca*). Getallen in rood geven een verarmde situatie weer ten opzichte van de getallen in groen, waarbij per kolom geldt: hoe donkerder de kleur, hoe sterk dit effect. N: aantal monsters per populatie. A: absolute allelenrijkdom; Ar: gecorrigeerde waarde; He: verwachte heterozygositeit (een aanvullende maat voor genetische variatie); Ho: waargenomen heterozygositeit (een indicatiewaarde voor het risico op inteelt-depressie).

TABEL 2

Paarsgewijze waarden voor genetische differentiatie ( $F_{ST}$ ) tussen (deel)populaties van de Gladde slang (*Coronella austriaca*). Hoe hoger de  $F_{ST}$ -waarde hoe donkerder rood dit is weergegeven, duidend op een sterkere differentiatie.

redelijke differentiatie
grote differentiatie
zeer grote differentiatie

de Sint-Pietersberg tot 2014 wordt verwezen naar LENDERS & KRUYNTJENS (2013) en LENDERS (2014). Het onderzoek in 2018–2021 op de Nederlandse en Belgische Sint-Pietersberg heeft geresulteerd in waarnemingen van 55 individuele Gladde slangen waarvan er 34 op Nederlands grondgebied zijn gedaan. Op de Belgische Sint-Pietersberg zijn 21 exemplaren gevonden ten noorden van het Albertkanaal en (in 2018 en 2019) 16 dieren ten zuiden daarvan. Figuur 2 toont een deel van de individuen die zijn aangetroffen op de Sint-Pietersberg ten noorden van het Albertkanaal.

Het kernleefgebied ten noorden van het Albertkanaal wordt gevormd door de oosthelling van de Sint-Pietersberg. Een tweede deelgebied waar een klein aantal dieren voorkomt is de ENCI-weide met aangrenzende open bosranden en bermen op de rand van D'n Observant.

Ook op de Belgische Sint-Pietersberg ten zuiden van het Albertkanaal komt de Gladde slang vooral voor op de flanken van het plateau, zowel op de oostflank (zoals op de Thier de Lanaye) als in Heyoule op de westflank.

### Kwaliteit leefgebied

De optimale habitat van de Gladde slang op de Nederlandse Sint-Pietersberg is momenteel het best vertegenwoordigd in de particuliere tuinen aan de Lage Kanaaldijk. De tuinen liggen tegen een grillige rotswand die goed opwarmt en vol spleten zit. Ze worden door particuliere eigenaren actief en handmatig open gehouden. De tuinen groeien niet dicht met struweel en bos en worden niet begraaft. Begrazingsbeheer is in de praktijk minder gunstig voor reptielen omdat het vaak te intensief wordt uitgevoerd, waardoor de vereiste structuurvariatie van de vegetatie verdwijnt (STUMPEL, 2004; LENDERS & KEIJSERS, 2009; READING & JOFRÉ, 2015; VAN RIJSEWIJK *et al.*, 2019; GRAITSON *et al.*, 2020). Vooral schrale, extensief beheerde en enigszins verwaarloosde graslanden die doorspekt zijn met structuren zoals steen- en takkenhopen herbergen optimale habitats voor de Gladde slang (GRAITSON *et al.*, 2020).

In en om de ENCI-weide komt de Gladde slang sporadisch voor in grasland, langs open bosranden

en in de bermen op D'n Observant.

Geschikt habitat is hier plaatselijk aanwezig op open, zongeëxponeerde stenige plaatsen met een ijlere vegetatie.

Het grootste deel van de Sint-Pietersberg is echter veel minder geschikt als leefgebied voor de Gladde slang. Grote delen zijn de afgelopen decennia bebost ge-

raakt. De meeste graslanden zijn lange tijd intensief agrarisch gebruikt. Ze liggen soms op de voedselrijke toplaag die vrijkwam tijdens de mergelwinning. Het beheer is daarom lange tijd gericht geweest op verschralling middels drukkbe grazing. De voor reptielen essentiële structuurvariatie en verscheidenheid aan microhabitats zijn op die plekken daarom waarschijnlijk lange tijd schaars geweest.

### VOORKOMEN OP DE BRUNSSUMMERHEIDE-TEVERENERHEIDE

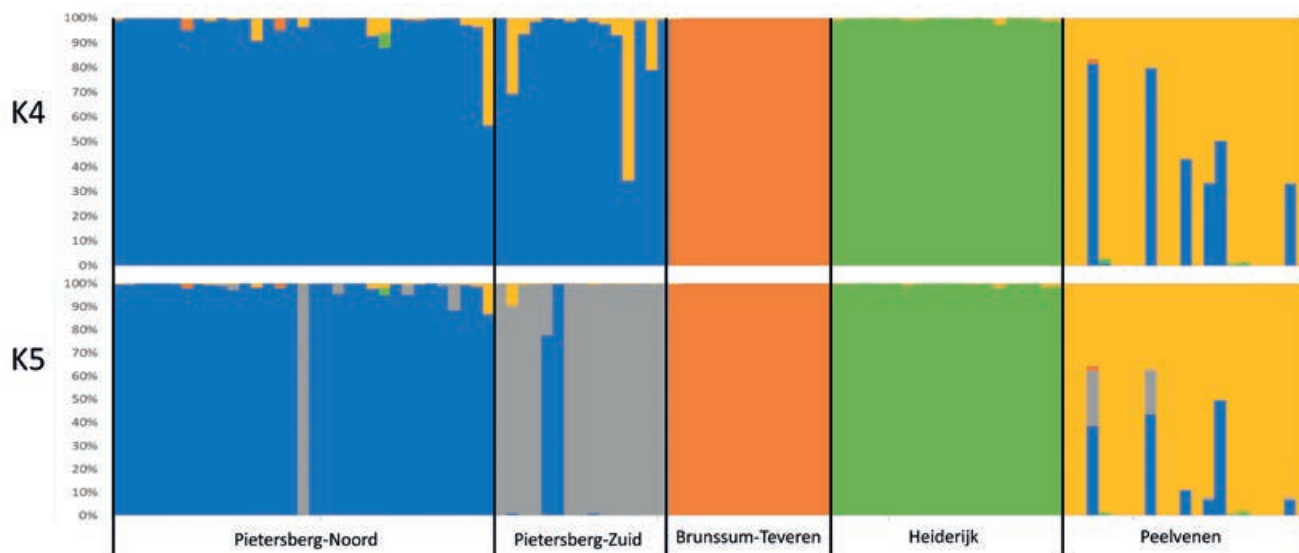
#### Verspreiding

De eerste geregistreerde waarneming van de Gladde slang op de Brunsummerheide stamt uit 1913 (WILLEMSE, 1916). Tot halverwege de jaren zestig van de vorige eeuw werden tijdens de jaarvergaderingen van het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg regelmatig waarnemingen uit het gebied onder de leden gedeeld. Als gevolg van het sindsdien ontbreken van gedocumenteerde waarnemingen uit de Brunsummerheide wordt geconcludeerd dat de soort er tegenwoordig zeer schaars is of er zelfs al lange tijd niet meer voorkomt. Tot die conclusie zijn reeds meerdere auteurs gekomen (LENDERS, 1992; LENDERS & KEIJSERS, 2009; DORENBOSCH & KREKELS, 2009; DORENBOSCH *et al.*, 2010).

In juli 2012 is er een gewonde Gladde slang gevonden in de wijk Schutterspark in Brunssum. Onbekend is waar deze slang vandaan kwam. Op 19 september 2012 is het dier losgelaten op de Brunsummerheide (bron: NDFF).

In het Nederlandse deel van het gebied Brunsummerheide-Teverenerheide komt de Gladde slang alleen voor op een niet nader te noemen terrein in de omgeving van de Brunsummerheide. De eerste waarneming van de Gladde slang in deze omgeving is gedaan in 2010. Tijdens het onderzoek in 2018 en 2019 zijn hier 26 verschillende exemplaren waargenomen. Hiermee komt het aantal individuen dat in de periode 2010–2019 op het 'Brunsummerterreintje' door de vierde auteur is vastgesteld op 91. Van de Teverenerheide in Duitsland is de soort sinds 2004 bekend. Daar komt ze in zeer lage dichtheden voor (persoonlijke mededeling A. Terstegge).

	Sint-Pietersberg Noord (NL+B)	Sint-Pietersberg Zuid (B)	Brunssum-Teveren	Heiderijk	Peelvenen
Sint-Pietersberg Zuid (B)	0.18				
Brunssum-Teveren	0.31	0.34			
Heiderijk	0.30	0.29	0.31		
Peelvenen	0.14	0.15	0.24	0.16	



FIGUUR 5

Resultaten clusteranalyse in STRUCTURE bij vier (K4) en vijf (K5) genetische clusters. De door het programma herkende genetische clusters krijgen een eigen kleur. Elk individu is daarbij weergegeven als een smalle verticale kolom die met één of meerdere kleuren is ingekleurd, afhankelijk van de verhouding waarin het individu door het programma is toegewezen aan één of meer verschillende clusters. Duidelijk is dat de grootste verschillen al zichtbaar zijn wanneer vier clusters worden gemaakt (K4). Wanneer het programma wordt gevraagd een vijfde cluster toe te voegen, dan wordt de populatie op de Sint-Pietersberg opgesplitst in twee groepen die grotendeels overeenkomen met de positie ten opzichte van het Albertkanaal (Pietersberg-Noord en Pietersberg-Zuid).

### Kwaliteit leefgebied

Op de Brunssummerheide zijn grote oppervlakten met structuurrijke droge heidevegetaties aanwezig. Gezien de goed ontwikkelde driedimensionale vegetatiestructuur zouden grote delen van het gebied moeten voldoen aan de habitateisen van de Gladde slang. De oorzaken die ten grondslag liggen aan de afwezigheid van de soort zijn dan ook onbekend. Ook met het 'Brunssummer terreintje' is iets aan de hand. Sinds 2020 zijn er geen Gladde slangen meer aangetroffen. Levendbarende hagedis (*Zootoca vivipara*) was er al een decennium verdwenen, alsook verschillende insectensoorten zoals de Heidesabelsprinkhaan (*Metrioptera brachyptera*). Hiermee lijkt een deel van het voedselaanbod voor Gladde slangen en haar prooidieren te zijn verdwenen.

De Teverenerheide in Duitsland vormt een actueel leefgebied voor de Gladde slang, maar de dichtheden zijn er laag. Mogelijk is dit een gevolg van gebrek aan structuurrijke heidevegetaties door een te intensieve begrazing en te frequent maaibeheer. De inventarisatie in 2019 heeft slechts vier waarnemingen van Gladde slang opgeleverd. Ook de schaarsheid aan hagedissen speelt ongetwijfeld een rol. De Levendbarende hagedis komt er wel voor, evenals de Hazelworm (*Anguis fragilis*), maar in zeer lage aantallen. De Zandhagedis (*Lacerta agilis*) is er niet of nauwelijks aanwezig (persoonlijke mededeling A. Terstegge). Hiermee is mogelijk ook de voedselbeschikbaarheid voor de Gladde slang op de Teverenerheide een beperkende factor, naast het eerdergenoemd ontbreken van optimaal ontwikkeld habitat.

### RESULTATEN GENETICA

#### Steekproefgrootte

Het aantal individuen per populatie waarvoor een genetisch profiel is verkregen varieert van 14 individuen uit Brunssum-Teveren (slechts enkele exemplaren van de Teverenerheide) tot 34 uit Sint-Pietersberg-Noord [tabel 1]. Dit is voldoende voor een bepaling van de genetische variatie binnen en tussen populaties. Bij grote dierpopulaties (100 of meer individuen) wordt voor dergelijke berekeningen idealiter gebruik gemaakt van tenminste 25 individuen per populatie. Dit betekent dat een deel van de hier verkregen waarden iets kunnen afwijken van een analyse waarin de 'complete' populatie zou zijn meegenomen. Daarbij moet echter in ogenschouw worden genomen dat de populaties met de laagste steekproef in werkelijkheid waarschijnlijk erg klein zijn en er met de gesampelde aantallen toch sprake is van een robuuste steekproef. Voor de zekerheid is echter ook een variant van de allelenrijkdom bepaald waarin is gecorrigeerd voor de steekproefgrootte.

#### Genetische diversiteit en inteeltrisiko's

De totale allelenrijkdom ( $A$ ) en gecorrigeerde allelenrijkdom ( $A_r$ ) zijn zowel in beide populaties op de Sint-Pietersberg (Pietersberg-Noord en Pietersberg-Zuid) als in de Brunssum-Teveren-populatie duidelijk lager dan in de referentiepopulatie in de Peelvenen [tabel 1]. De laagste variatie is aanwezig in de populatie Brunssum-Teveren. De allelenrijkdom bedraagt hier minder dan de helft ten opzichte

## FIGUUR 6

Veldbezoeken leerden dat het zoeken van Gladde slangen (*Coronella austriaca*) onder optimale weersomstandigheden (bewolkt en warm) vaak erg succesvol kan zijn. Van de twintig dieren op de Sint-Pietersberg ten noorden van het Albertkanaal zijn er vijftien vrij liggend gevonden. De andere vijf zijn onder reptieplaten aangetroffen (foto's: Rob Felix).



van die in de Peelvenen, ook na correctie voor het lagere aantal monsters. De mate van diversiteit in beide populaties op de Sint-Pietersberg komt nageen overeen.

De *He*-waarden (verwachte heterozygositeit) van de populatie op de Sint-Pietersberg en bij Brunssum-Teveren bevestigen het patroon van de lage allelenrijkdom. De *He*-waarde is beduidend lager dan die in de Peelvenen waar de hoogste allelenrijkdom is waargenomen [tabel 1].

De lage *He*-waarden betekenen dat relatief veel allelen zeldzaam zijn. Dit toont aan dat de Zuid-Limburgse populaties waarschijnlijk al veel langer beperkt van omvang zijn. Dit komt overeen met het schaarse aantal waarnemingen in de veertiger jaren van de vorige eeuw (WAAGE, 1938; GIJTENBEEK, 1949). Gezien de nu al kleine omvang van de populaties is er een reëel risico op verdere verarming. De waarden *Ho* en *MLH* [zie tabel 1] geven aan in welke mate de twee versies van elk gen die een individu bezit van elkaar verschillen. De gevonden waarden voor heterozygotie laten eenzelfde verschil zien tussen de Zuid-Limburgse en de referentiepopulaties. De eerstgenoemde populaties tonen een vergelijkbaar laag niveau van heterozygotie, terwijl de waarden voor de referentiepopulaties in Heiderijk en de Peelvenen behoorlijk hoger zijn.

### Paarsgewijze genetische differentiatie

De analyse van de paarsgewijze genetische differentiatie ( $F_{ST}$ ) laat zien dat de meeste populaties duidelijk van elkaar verschillen in hun genetische samenstelling [tabel 2]. HARTL & CLARK (1997) hanteren de volgende vuistregel voor interpretatie van  $F_{ST}$ -waarden: 0-0,05: geringe differentiatie;

0,05-0,15: redelijke differentiatie; 0,15-0,25: grote differentiatie en > 0,25: zeer grote differentiatie. De populaties op de Sint-Pietersberg vertonen een zeer sterke differentiatie ten opzichte van de populaties van Heiderijk en Brunssum-Teveren ( $F_{ST}$ -waarden tussen 0,29 en 0,34). Heiderijk en Brunssum-Teveren verschillen eveneens sterk van elkaar ( $F_{ST}$ -waarde 0,31). De populatie in de Peelvenen verschilt minder sterk van de overige populaties en lijkt behoorlijk op de populaties op de Sint-Pietersberg [tabel 2].

### Clusteranalyse

Op basis van een aanvullende clusteranalyse in het programma STRUCTURE zijn de individuele Gladde slangen van de Sint-Pietersberg, Brunssum-Teveren, Heiderijk en de Peelvenen elk aan duidelijk verschillende genetische clusters toe te wijzen [figuur 5]. De clusteranalyse geeft aanvullende informatie ten opzichte van de  $F_{ST}$ -waarde omdat nu een toewijzing op individueel niveau wordt uitgevoerd in plaats van op populatieniveau. De resultaten bevestigen de bevindingen van de berekening van de paarsgewijze genetische differentiatie [tabel 2]. Daarnaast wordt zichtbaar dat op de Sint-Pietersberg twee genetische clusters te onderscheiden zijn, waarvan het onderscheid grotendeels, maar niet geheel, samenvalt met het onderscheid tussen de populaties ten noorden en ten zuiden van het Albertkanaal. Er is dus sprake van enig verschil in genetische samenstelling tussen de populaties Pietersberg-Noord en Pietersberg-Zuid. Dit wordt bevestigd door de  $F_{ST}$ -waarde van 0,18, ofwel een duidelijke differentiatie. Een verklaring voor het aangetroffen patroon is dat de verschillen tussen de noordelijke en zuidelijke individuen pas in

de laatste paar generaties zijn ontstaan. Waarschijnlijk valt dit samen met de aanleg van het Albertkanaal in de dertiger jaren en de daaropvolgende verbreding in de zeventiger jaren van de vorige eeuw. Door de aanleg van dit kanaal vond er geen uitwisseling meer plaats tussen de twee deelpopulaties en is in beide de diversiteit afgenomen, waarbij enkele allelen die ten noorden van het Albertkanaal algemeen zijn, in het zuiden nog maar sporadisch voorkomen en vice versa. Feitelijk komen vrijwel alle allelen die in de totale dataset zijn waargenomen ook voor binnen de populatie in de Peelvenen. Een hypothese die dit patroon kan verklaren is dat in het verleden sprake was van een relatief sterke uitwisseling tussen populaties in Nederland en België door veel minder ruimtelijke barrières. De genetische verschillen tussen de huidige populaties en de lagere diversiteit in de kleine populaties, zoals die van de Sint-Pietersberg en Brunssum-Teveren, zijn dan het gevolg van een relatief recente fragmentatie van leefgebieden. In de Peelvenen is waarschijnlijk een groot deel van de genen behouden gedurende de afgelopen decennia. Zowel de omvang van het leefgebied als van de populaties zijn hier dan ook aanzienlijk groter.

### Effectieve populatiegrootte

Op basis van de gebruikte dataset is voor de Sint-Pietersberg-Noord een  $N_e$  geschat van 50 individuen, met een 95% betrouwbaarheidsinterval van 6 individuen. Anders gezegd, het aantal individuen dat per generatie bijdraagt aan de voortplanting ligt met 95% zekerheid tussen de 44 en 56 individuen. De totale populatieomvang is vermoedelijk iets groter. Dit is geen onverwacht resultaat, gezien het feit dat gedurende de studierperiode jaarlijks nieuwe adulte individuen werden waargenomen die nog niet eerder waren bemonsterd maar blijkbaar al wel aanwezig waren. Het gemiddeld aantal individuen dat jaarlijks bijdraagt aan een nieuw cohort nakomelingen is aanzienlijk lager:  $N_b$  wordt geschat op 10 (95% CI  $\pm 4$  individuen), kortom tussen de 6 en de 14 individuen.

## DISCUSSIE EN CONCLUSIES

### Verwantschap

Het genetisch onderzoek heeft duidelijk gemaakt dat beide populaties op de Sint-Pietersberg zeer nauw verwant aan elkaar zijn en sterk verschillen van de overige onderzochte populaties. De Gladde slangen op de Nederlandse Sint-Pietersberg zijn dus authentiek en nauw verwant aan de Gladde slangen van de Sint-Pietersberg in België. De resultaten geven geen aanleiding te veronderstellen dat er recent dieren uit andere populaties zijn bijgezet.

### Genetische diversiteit

De gevonden waarden van de allelenrijkdom en de heterozygotie leiden tot de conclusie dat beide



populaties op de Sint-Pietersberg en de populatie Brunssum-Teveren: 1) duidelijk armer zijn in genetische variatie dan de gezonde referentiepopulaties in de Peelvenen en bij Heiderijk; 2) door toevallige gebeurtenissen een hoger risico lopen op verdere genetische verarming dan de referentiepopulaties; 3) een hoger inteeltniveau dan de referentiepopulaties kennen en als gevolg daarvan een groter risico lopen op verminderde vitaliteit.

Het onderzoek naar de genetische diversiteit onderschrijft de stelling dat het op de Sint-Pietersberg om twee kleine gescheiden populaties gaat. Beide vormen reeds decennialang relictpopulaties uit de tijd dat grotere delen van de Sint-Pietersberg geschikt waren als leefgebied.

Voor Brunssum-Teveren geldt dat het waarschijnlijk om een populatie gaat die zijn oorsprong heeft in een kleine relictpopulatie op Vliegbasis Geilenkirchen, ten noorden van de Teverenerheide. Als gevolg van het beschikbaar komen van meer geschikt biotoop na heideherstel op de Teverenerheide kon de populatie groeien en uitbreiden. De erfenis van de relictpopulatie met een lage allelenrijkdom en een lage heterozygotie is gebleven en maakt de populatie nog altijd kwetsbaar voor negatieve gebeurtenissen in het leefgebied en het optreden van inteelt.

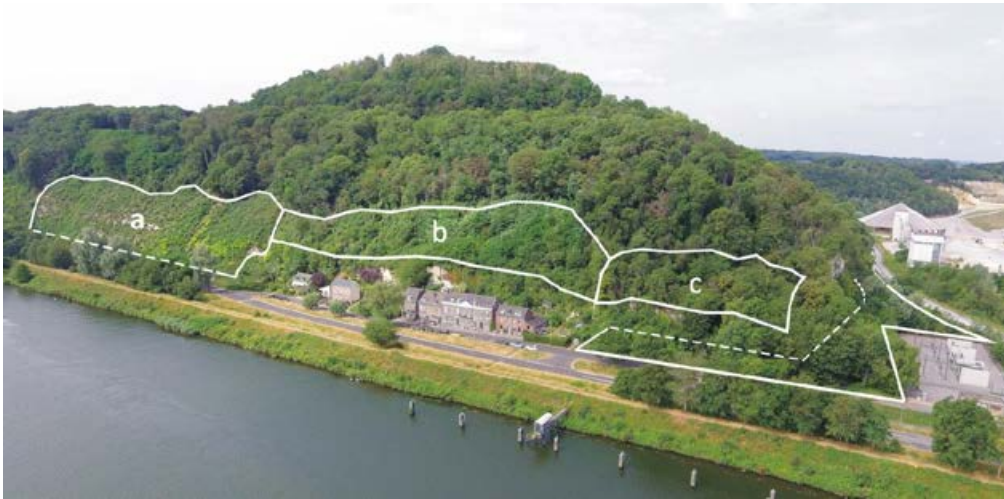
### Populatiegrootte

Een bekende vuistregel is dat de effectieve populatiegrootte tenminste 50 dieren moet bedragen om acuut inteeltgevaar te vermijden, terwijl tenminste 500 dieren nodig zijn om genetische verarming op langere termijn te voorkomen (FRANKLIN, 1980). Recente inzichten suggereren dat wellicht zelfs het dubbele van deze aantallen nodig is (ROSENFELD, 2014).

De voorliggende berekeningen van  $N_e$  en  $N_b$  resulteren in een voorzichtige schatting van het hierboven aangegeven minimum. De populatie is bij de huidige omvang daarom zeer kwetsbaar voor verminderde vitaliteit en toevallige gebeurtenissen in het leefgebied, tenzij periodieke uitwisseling met andere populaties weer mogelijk zou worden.

FIGUUR 7

Situatie op de Lage Kanaaldijk anno 1900 ter hoogte van het voormalige douanekantoor. De hellingen van de berg werden gebruikt voor het verzamelen van hak- en geriefhout en vormden ideale leefgebieden voor de Gladde slang (*Coronella austriaca*). Rechts van het douanekantoor de locatie die in 2021 is vrijgekapt. De overblijfselen van het witte huis tegen de rotswand zijn nog aanwezig en zichtbaar in figuur 9 (foto: Collectie Graatsma).



FIGUUR 8

Werkzaamheden aan het Maasbos (situatie november 2019), uitgevoerd in het kader van het LIFE-project Pays Mosan (2014-2021). Deel a is in september 2018 en nogmaals in 2021 gekapt. Deel b is in 2003 gekapt en weer volledig dichtgegroeid. Zowel de helling als het vlakke deel c zijn in 2021 gekapt met als resultaat de situatie in figuur 9.

### Knelpunten Sint-Pietersberg

De belangrijkste historische en actuele bedreigingen voor het voortbestaan van de Gladde slang op de Sint-Pieterberg zijn de isolatie van het leefgebied en de verbossing van de hellingen. De scheiding tussen de populatie ten noorden van het Albertkanaal en de zuidelijke populatie heeft geleid tot genetische verarming. Willekeurige verliezen van genen door mutaties (*genetic drift*) konden door een gebrek aan uitwisselingsmogelijkheden deze verarming niet teniet doen. Daarmee is er meer kans op lokaal uitsterven van beide populaties door natuurlijke fluctuaties in aantallen of door verminderde vitaliteit als gevolg van inteelt. Verbossing van de hellingen heeft geleid tot het voor de Gladde slang ongeschikt worden van grote delen van de Sint-Pietersberg. Herstel van de situatie van rond bijvoorbeeld 1900, toen de hellingen gebruikt werden als bron van hak- en geriefhout (NATUURMONUMENTEN, 2014) verdient aanbeveling [figuur 7].

### Knelpunten Brunssum-Teveren

Bedreigingen voor het voortbestaan van de Gladde slang in het gebied Brunssum-Teveren zijn het gebrek aan genetische variatie, verbossing en vermossing en de uitspoeling van mineralen uit de heidebodem als gevolg van stikstofdepositie. De beperkte genetische variatie vindt mogelijk zijn oorsprong in een kleine uitgangspopulatie. Hierna zijn willekeurige verliezen van genen uit de populatie door mutaties en een gebrek aan uitwisselingsmogelijkheden gaan meespelen. Door vermossing en verbossing met onder andere Amerikaanse vogelkers (*Prunus serotina*) wordt de biotoop minder geschikt en daalt het aantal slangen verder. Het actuele leefgebied 'Brunsummer terreintje' heeft de laatste jaren ondanks onderhoud te maken met een snel terugkerende houtopslag en de bodem is volledig vermost. Hierdoor is de karakteristieke heidefauna in het gebied onder druk komen te staan. Met de uitspoeling van mineralen als gevolg van verzuring door stikstofdepositie verdwijnen krui-

denrijke en structuurrijke heidevegetaties uit de Nederlandse heidegebieden. Tevens verandert hierdoor de voedselkwaliteit voor herbivore organismen, waardoor uiteindelijk talloze soorten dreigen te verdwijnen (VOGELS *et al.*, 2022). Het is echter de vraag of dit het plotselinge verdwijnen van de Gladde slang van het 'Brunsummer terreintje' volledig kan verklaren. Het is niet uitgesloten dat in deze populatie de risico's van een

lage genetische diversiteit reeds hebben bijgedragen aan een sterke vermindering van het aantal dieren.

### Noodzaak tot maatregelen

De resultaten van voorliggend onderzoek zijn reden tot zorg met betrekking tot de genetische vitaliteit van beide Zuid-Limburgse populaties. Voor beide geldt dat duurzame instandhouding van de populaties enkel mogelijk is door uitvoering van een pakket aan maatregelen, zowel gericht op versterking van de genetische vitaliteit als op herstel van de kwaliteit van het leefgebied en de uitbreiding daarvan. Verdergaande genetische verarming en inteelt is te voorkomen door het opheffen van genetische barrières.

Beheer- en inrichtingsmaatregelen zijn nodig voor behoud, verbetering en uitbreiding van de habitat in de huidige en toekomstige leefgebieden. Zonder deze maatregelen is het onwaarschijnlijk dat beide populaties duurzaam kunnen voortbestaan.

## MAATREGELEN

### Herstel genetische diversiteit en vitaliteit

Verarming en inteelt kan worden voorkomen door periodiek nieuwe genen in te brengen via kunstmatige uitwisseling van juveniele Gladde slangen. Bijplaatsing is het meest urgent voor de Brunssum-Teveren populatie. De populatie van de Meinweg zou wellicht een geschikte bron kunnen zijn, maar voor het selecteren van een geschikte bronpopulatie is aanvullend genetisch onderzoek nodig dat referentieprofielen van alle Nederlandse populaties omvat en liefst ook nabijgelegen populaties in Nederland en Duitsland.

Op de Sint-Pietersberg dient de huidige barrière van het Albertkanaal doorbroken te worden via kunstmatige uitwisseling. Voorgesteld wordt om elke vijf jaar nakomelingen van een zwanger vrouwtje uit de populatie ten noorden van het Albertkanaal over te brengen naar de populatie ten zuiden van het Albertkanaal en vice versa.



## Beheer en inrichting

Op de Sint-Pietersberg zijn maatregelen uitgevoerd ten behoeve van herstel en realisatie van open kalkrotsen, met name op de oostelijke helling. Delen van de oosthelling van de Sint-Pietersberg zijn de afgelopen jaren open gekapt in het kader van het LIFE-project Pays Mosan (2014–2021) met als doel het herstel van droge graslanden en vegetaties van kalkrotsen in het Maasdal [figuur 8 & 9]. Daarmee is de biotoop voor Gladde slang in belangrijke mate hersteld. Vervolgbeheer is nu onontbeerlijk om te garanderen dat het gebied haar openheid behoudt. Dit wordt zoveel mogelijk handmatig of kleinschalig machinaal uitgevoerd. Begrazing wordt extensief toegepast en blijft in speciaal voor de Gladde slang en andere reptielsoorten gereserveerde gebiedsdelen bij voorkeur achterwege.

Gelijkwaardig beheer op de aangrenzende Thier de Caster in België is de belangrijkste maatregel ten behoeve van een verbinding binnen de grensoverschrijdende populatie. Een voorbeeld van het juiste beheer zijn de maatregelen die Natagora heeft uitgevoerd in Wallonië, ten zuiden van het Albertkanaal. Hier is in de periode 2009–2014 meer dan 15 ha kalkgrasland hersteld op voorheen beboste hellingen (VANHERCK & ORY, 2015). Verdere vershraling van graslanden, verhoging van structuurrijkdom en ontwikkeling van structuurrijke randbiotopen, zoals brede bospaden en bermen, zorgen voor optimalisatie van leefgebieden en verbindingen.

Bovenstaande beheeradviezen sluiten aan bij KRUYNTJES (1993) die maatregelen formuleerde ten behoeve van de herbevolking van de Sint-Pietersberg met Muurhagedis (*Podarcis muralis*). Omdat verbeteringen van het leefgebied van de Gladde slang op de Sint-Pietersberg tevens optimaal zijn voor de Muurhagedis sluiten deze goed aan bij de recente plannen tot herintroductie van deze soort op de Sint-Pietersberg in Nederland. Met de herintroductie van de Muurhagedis krijgt de Gladde slang er bovendien een prooi soort bij. Overigens zal de aanwezigheid van de Gladde slang zeker niet ten koste gaan van de Muurhagedissen. Daarvoor is de populatie Gladde slangen te klein en is er ook voldoende aanbod aan andere prooidieren zoals muizen en Hazelwormen.

In de nabije toekomst liggen er unieke kansen voor de ontwikkeling van een optimaal leefgebied in de voormalige ENCI-groeve. Hier dient te worden ingezet op ontwikkeling van grillige rotsbiotopen met een hoge mate van structuurvariatie in de vegetatie en veel kieren en spleten in de rots wanden. Met maximale structuurvariatie en zeer extensief beheer



zijn verlaten kalk- en steengroeves ware eldorado's voor reptielen in het algemeen en Gladde slang in het bijzonder (GRAITSON *et al.*, 2020) en daarvan profiteert ook een scala aan overige karakteristieke warmteminnende fauna.

De belangrijkste beheermaatregelen in het gebied Brunssum-Teveren zijn gericht op het open houden en optimaliseren van structuurrijke heidevegetaties. De recente aanleg van twee ecoducten vormt een goede uitgangssituatie voor verbinding van de Brunssummerheide met de Teverenerheide. Op de middellange termijn kan de Gladde slang daardoor terugkeren in het centrale deel van de Brunssummerheide.

## DANKWOORD

*Bij de uitvoering van voorliggend onderzoek zijn veel mensen betrokken geweest. In willekeurige volgorde: Luis Pereira, Raymond Tilmans, Lilian Keulen, Johan van de Beek, Marc en Sis Lindeboom, Domin Dalessi, Nel Houtenbos, Gaby Bollen, Frenk Janssen, Marianne Pauly, Marjon Savelsberg, Anke Brouns, Jasper Demandt, Aart Smit, Jo Hermans, Mai Arets, Corrie Meijer, Antonie Ausems, Pieter van den Berg, Ronald Smulders, Joep Crombag, Kim Foppen, Alexander Terstege, Rudi, Vanherck, Eric Graitson, Remar Erens, Gabriël Erens, Bert Kruyntjens, Ton Breuls, Ton Lenders, Minne Feenstra, Sjuul Verhaegh, Jeroen van Delft, Ingo Janssen, Raymond Creemers, Ran Schols, René Krekels, Ben Crombaghs, Tariq Stark, Peter Keijsers, Frank Heinen, Angelo Grievink, Jorre Debie, Stefan Graatsma (†), Tivan Martens, Dalio en Zeno Voskamp. De auteurs willen graag iedereen hartelijk danken voor de prettige samenwerking. Tenslotte danken we de Provincie Limburg voor het financieel mogelijk maken van dit onderzoek.*

## FIGUUR 9

Maatregelen in het Maasbos in 2021 (deel c in figuur 8). In 2021 is de houtopslag gekapt en is plaatselijk de toplaag verwijderd. De biotoop voor kalkflora en warmteminnende fauna is hersteld. Toekomstige beheermaatregelen dienen te voorkomen dat de hellingen weer dichtgroeien. Om behoud van structuurvariatie te garanderen is handmatig beheer wenselijk (foto: Rob Felix).

## Summary

### THE SMOOTH SNAKE (*CORONELLA AUSTRICA*) IN SOUTHERN LIMBURG AND NEIGHBOURING AREAS IN BELGIUM AND GERMANY

#### Distribution, habitat and population genetics

The Smooth snake (*Coronella austriaca*) is extremely rare in southern Limburg. It naturally occurs in two cross-border nature reserves, where it is present in low numbers. Both populations are vulnerable because of these low numbers and because of a high degree of spatial isolation. Hence, there is severe risk of extinction or further weakening of the populations, possibly resulting in extinction in the medium term. To determine the current distribution, genetic diversity, vitality and authenticity of the populations, field surveys and genetic analyses were conducted in 2018 and 2019. The genetic analyses showed that the allelic richness of the Smooth snake populations on Sint-Pietersberg hill, both north and south of the Albert Canal, is clearly lower than that of genetically vital reference populations in the Peelvenen area. The allelic richness of

the Smooth snake population in the Brunsummerheide border region is even lower. The degree of heterozygosity in both of the southern Limburg populations is also significantly lower than in the reference populations. Pairwise genetic differentiation shows considerable differences between the populations on Sint-Pietersberg, the Brunsummerheide border region and the reference populations. It can be concluded that the population on the Dutch part of the Sint-Pietersberg hill is authentic and part of a cross-border population on Belgian territory. The results of this study cause concern with regard to the genetic vitality of both populations. Sustainable conservation of both Smooth snake populations is only possible by implementing measures aimed at strengthening the genetic vitality, in combination with habitat restoration.

## Literatuur

- BOND, J.M., P.S. HUGHES, R.J. MOGG, M.G. GARDNER & C.J. READING, 2005. Polymorphic microsatellite markers, isolated using a simple enrichment procedure, in the threatened smooth snake (*Coronella austriaca*). *Molecular Ecology Notes* 5(1): 42-44.
- CREMERS, J., 1929. Verslag der maandelijksche vergadering van 7 augustus l.l. *Natuurhistorisch Maandblad* 18(7-8): 93-94.
- DELFT, J.J.C.W. VAN & P.L.G. KEIJSERS, 2009. Gladde slang *Coronella austriaca* In: R.C.M. Creemers & J.J.C.W. van Delft (red.), *De amfibieën en reptielen van Nederland*. Nederlandse Fauna 9. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis / European Invertebrate Survey Nederland, Leiden: 291-300.
- DO, C., R.S. WAPLES, D. PEEL, G.M. MACBETH, B.J. TILLET & J.R. OVENDEN, 2014. NeEstimator V2: reimplementation of software for the estimation of contemporary effective population size ( $N_e$ ) from genetic data. *Molecular Ecology Resources* 14(1): 209-214.
- DORENBOSCH, M. & R.F.M. KREKELS, 2009. De Brunsummerheide: een belangrijk kerngebied voor reptielen in Limburg. *Natuurhistorisch Maandblad* 98(12): 256-260.
- DORENBOSCH, M., R.F.M. KREKELS & T. VAN DEN BROEK, 2010. Komt de Gladde slang nog voor op de Brunsummerheide? Mededeling. *Natuurhistorisch Maandblad* 99(6): 132-133.
- FELIX, R.P.W.H., J.J.F. VERHEES & G.A. DE GROOT, 2020. De Gladde slang in Zuid-Limburg. Verspreiding, populatiegenetica en beheer- en inrichtingsplan. Sint-Pietersberg en Brunsummerheide – Tevereenerheide. *Natuurbalans – Limes Divergens BV*, Nijmegen.
- FRANKLIN, I.R., 1980. Evolutionary change in small populations. In: SOULÉ, M.E. & B.A. WILCOX (eds.), *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates Inc., Sunderland: 135-149.
- GIJTENBEEK, A.W., 1949. In: Anonymus, *Verslagen van de maandvergaderingen*. Te Maastricht op woensdag 7 december. *Natuurhistorisch Maandblad* 38(12): 118-119.
- GRAITSON, E., S. URSENBACHER & O. LOURDAIS, 2020. Snake conservation in anthropized landscapes: considering artificial habitats and questioning management of semi-natural habitats. *European Journal of Wildlife Research* 66(39): 1-11.
- HARTL, D. & A.G. CLARK, 1997. *Principles of population genetics*. 3rd edition. Sinauer Associates, Sunderland.
- KRUYNTJENS, B., 1993. De Muurhagedis in het noordwesten van zijn areaal. *Natuurhistorisch Maandblad* 82(4): 70-93.
- LENDERS, A.J.W., 1992. Gladde slang. In: J.E.M. van der Coelen (red.), *Verspreiding en ecologie van amfibieën en reptielen in Limburg*. *Natuurhistorisch Genootschap in Limburg/Stichting RAVON*, Maastricht/Nijmegen: 244-255.
- LENDERS, A.J.W., 2014. Nog meer Gladde slangen op de Sint-Pietersberg (mededeling). *Natuurhistorisch Maandblad* 103(3): 52-53.
- LENDERS, A.J.W. & P. KEIJSERS, 2009. Gladde slang – *Coronella austriaca*. In: H.J.M. van Buggenum, R.P.G. Geraeds & A.J.W. Lenders (red.), *Herpetofauna van Limburg. Verspreiding en ecologie van amfibieën en reptielen in de periode 1980-2008*. Stichting Natuurpublicaties Limburg, Maastricht: 318-331.
- LENDERS, A.J.W. & B. KRUYNTJENS, 2013. De Gladde slang terug op het Nederlandse deel van de Sint-Pietersberg. *Natuurhistorisch Maandblad* 102(11): 325-329.
- NATUURMONUMENTEN, 2014. *Natuurvisie 2014-2015*. Sint-Pietersberg. Hoogtepunt van Maastricht. *Natuurmonumenten*, 's-Graveland.
- PROVINCIE LIMBURG, 2017. *Natuurvisie Limburg 2016*. Provincie Limburg, Maastricht.
- READING, C.J. & G. JOFRE, 2013. Habitat use by grass snakes and three sympatric lizard species on lowland heath managed using "conservation grazing". *Herpetological Journal* 26: 131-138.
- RIJSEWIJK, A. VAN, J. VAN AALST & J.J.C.W. VAN DELFT, 2019. De gladde slang. *Ervaringen met een mysterieus reptiel*. KNNV Uitgeverij, Zeist.
- ROSENFELD, J.S., 2014. 50/500 or 100/1000? Reconciling short- and long-term recovery targets and MVPs. *Biological Conservation* 176: 287-288.
- STUMPEL, A.H.P., 2004. Reptiles and amphibians as targets for nature management. *Alterra Scientific Contributions* 13. Alterra, Wageningen.
- VANHERCK, R. & T. ORY, 2015. Een verjongingskuur voor de Waalse Sint-Pietersberg. *Natuurhistorisch Maandblad* 104(12): 226-230.
- VOGELS, J., D. VAN DER WAAL, A. VAN DEN BURG, M. WALLIS DE VRIES, M. NIJSSEN, & R. BOBBINK, 2022. Stikstofverandert voedselkwaliteit van planten. *De Levende Natuur* 123(6): 217-221.
- WAAGE, G.H., 1938. *De dierenwereld op den Sint-Pietersberg*. In: D.C. van Schaik, J. Heimans, F.H. van Rummelen, H. Schmitz, W. Verster, G.H. Waage & A. de Wever, *De Sint-Pietersberg*. N.V. drukkerij en uitgeverij Leiter-Nypels, Maastricht: 153-186.
- WILLEMSE, C. 1916. *De reptielen van Nederland*. *De Levende Natuur* 21(10): 184-189.