

Groene kikkers in Vlaanderen en het Brusselse Hoofdstedelijk Gewest

Groene kikkers in Vlaanderen en het Brussels Hoofdstedelijk Gewest

Robert Jooris (*) en Griet Holsbeek (**)

(*) Natuurpunt Studie, Coxiestraat 11, 2800 Mechelen

(**) Katholieke Universiteit Leuven, Faculteit Wetenschappen, Departement Biologie, Laboratorium Aquatische Ecologie en Evolutiebiologie, Laboratorium Diversiteit en Systematiek der Dieren



© 2010 Natuurpunt Studie

Verantwoordelijke Uitgever:

Lectoren:

Vormgeving:

Afbeeldingen cover:

Druk:

Willy Ibens

Karin Gielen, Pieter Van Dorsselaer,
Dominique Verbelen, Marc Herremans

Pieter Van Dorsselaer

Sigrid Verhaeghe (foto Poelkikker), Hugo Willocx (foto
Bastaardkikker), H.R. Schinz (tekening amplexus bij
groene kikkers)

Silhouet, Maldegem op Evolve Office Blue Angel
gerecycleerd papier

Uitgeverij ASP nv (Academic and Scientific Publishers nv)

Ravensteingalerij 28

Tel. + 32 (0)2 289 26 50

B-1000 Brussel

Fax + 32 (0)2 289 26 59

info@aspeditions.be

www.aspeditions.be

ISBN 978 90 5487 747 9

NUR 944

Wettelijk depot D/2010/11.161/071

Wijze van citeren: Jooris R. & Holsbeek G., 2010. Groene kikkers in Vlaanderen en het Brussels Hoofdstedelijk Gewest. Rapport Natuur.studie 2010/2 Mechelen.

Inhoudsopgave

1	Inleiding: publicaties over groene kikker in België	2
2	Systematiek en nomenclatuur van groene kikkers: supra- en subgenerieke classificatie	4
2.1	Etymologie	5
2.2	Kenmerken van <i>Pelophylax</i>	5
3	De groene kikkercomplexen van Europa	6
4	Voortplanting bij groene kikkers: het mechanisme van hybridogenese	9
5	Levenscyclus van de groene kikkers	12
6	Methode: veldonderzoek naar de verspreiding van groene kikkers in Vlaanderen en het Brussels Hoofdstedelijk Gewest	16
6.1	Veldinventarisaties	16
6.2	Soortbepaling aan de hand van moleculaire analyses	16
6.3	Morfologie en morfometrie van groene kikkers in Vlaanderen	17
6.4	Determinatie van groene kikkers op basis van de paringsroep en andere roepen	18
6.5	Resultaten	19
7	Historiek, morfologie, biologie en verspreiding van de in Vlaanderen en het Brussels Hoofdstedelijk Gewest levende groene kikkers	28
8	Populatiestructuren van groene kikkers in Vlaanderen	55
8.1	Mengpopulaties van Bastaardkikker en Poelkikker (<i>esculentus-lessonae</i> -populaties of e-l-P)	55
8.2	Zuivere bastaardkikkerpopulaties (<i>esculentus</i> -populaties of e-P)	57
8.3	Mengpopulaties van Bastaardkikker en Meerkikker (<i>esculentus-ridibundus</i> -populaties of e-r-P)	58
8.4	Mengpopulaties van Bastaardkikker, Poelkikker en Meerkikker (<i>esculentus-lessonae-ridibundus</i> populaties of e-l-r-P)	59
8.5	Populaties met enkel Meerkikkers	60
9	Wettelijke bescherming van groene kikkers	61
10	Dankwoord	62
11	Samenvatting	63
12	Summary	65
13	Verklarende woordenlijst	67
14	Acroniemen musea en andere collecties in synoniemlijst	72
15	Literatuur	73

1 Inleiding: publicaties over groene kikker in België

In tegenstelling tot in onze buurlanden werden in Vlaanderen nog maar weinig verspreidingskaarten gepubliceerd over de drie soorten groene kikkers. In Duitsland (Günther, 1996) en Nederland (Sparreboom, 1981; Bergmans & Zuiderwijk, 1986; van der Coelen, 1992; Creemers & van Delft, 2009) is die verspreiding van de soorten tot op nationaal of regionaal niveau goed gekend maar in België bleef het in hoofdzaak bij wat losse vermeldingen. Een van de eerste auteurs die de aanwezigheid van de Bastaardkikker (*Pelophylax esculentus*) en de Poelkikker (*P. lessonae*) vermeldde, was Boulenger (1921) die waarnemingen citeert van de Poelkikker uit de omgeving van Brussel en Hastière. Volgens Schreitmüller (1923) zouden zowel de Bastaard- als de Poelkikker vrij algemeen zijn in België, in tegenstelling tot de Meerkikker die slechts enkele keren zou zijn waargenomen in het noorden van Frankrijk. Maar Schreitmüller vermeldt ook nog andere bizarre waarnemingen uit die periode, zoals de waarneming van een Groengestipte kikker (*Pelodytes punctatus*) bij Poperinge. Beide auteurs beschouwden de Poelkikker als een ondersoort van de Bastaardkikker. De Witte (1942 en 1948) beschrijft de Bastaardkikker als een algemene soort maar rept met geen woord over de aanwezigheid van de Poelkikker. In zijn inleiding wordt over de Meerkikker (*P. ridibundus*) heel kort vermeld dat deze soort aanwezig is in enkele belangrijke waterlopen als de Schelde, de Maas en de Samber. De Witte baseert zich hiervoor op een in 1935 verschenen artikel van Schreitmüller.

Iets meer dan een halve eeuw later verschijnt een publicatie over de morfologische en morfometrische kenmerken van de drie soorten van het groene kikkercomplex (Hulselmans, 1979). De auteur vermeldt dat er op basis van morfologische kenmerken zoals de vorm van de hielgewrichtsknobbel en door morfometrie (relatieve lengte van hielgewrichtsknobbel tot resp. scheenbeen en eerste teen) geen duidelijke ondergroepen-verdeling is bij de door hem onderzochte museumpreparaten (n=124 kikkers verspreid bemonsterd over heel België). Wel vermeldt hij dat negen kikkers met enige zekerheid als Poelkikker geïdentificeerd kunnen worden en dat één individu binnen de verhoudingen van de Meerkikker valt. Vermoedelijk heeft de publicatie van Hulselmans heel wat herpetologen - zowel professionele als niet professionele - doen geloven dat determinatie van de soorten aan de hand van deze kenmerken niet met zekerheid mogelijk is.

In hetzelfde jaar verschijnt de 'voorlopige atlas' van Parent (1979) waarin de verspreiding van de Poelkikker en de Bastaardkikker samen wordt weergegeven per IFBL uurhok (Instituut voor Floristiek van België en Luxemburg). De Meerkikker wordt enkel in de inleiding besproken en de auteur signaleert dat deze grote groene kikker slechts in drie uurhokken werd vastgesteld. Vermoedelijk kwam de soort er voor als gevolg van introducties door kikkerkwekers. Het jaar daarop wordt een verspreidingsatlas voor België, Nederland en Luxemburg gepubliceerd (Sparreboom, 1981). Hierin wordt de verspreiding in België en Luxemburg voor de drie soorten gezamenlijk behandeld. Voor Nederland wordt de verspreiding per soort weergegeven.

In de tweede helft van de jaren tachtig verschijnen twee publicaties kort op elkaar met voor het eerst verspreidingskaartjes per IFBL uurhok van de drie soorten afzonderlijk (Parent, 1984; Burny & Parent, 1985). De verspreidingskaarten zijn gebaseerd op waarnemingen van de voorgaande twintig jaar en de drie groene kikkertaxa werden op basis van morfometrische kenmerken op soortniveau gedetermineerd. De Meerkikker werd in de tussenliggende periode in geen andere IFBL uurhokken meer gesignaleerd.

In 1996 verschijnt de atlas voor Vlaanderen (Bauwens & Claus, 1996) die de verspreiding van de drie soorten opnieuw gezamenlijk behandelt omdat 'een nauwkeurige determinatie van de drie soorten niet eenvoudig is'. Aan het einde van de vorige eeuw verschijnt een

regionale atlas voor de provincie Limburg (Schops, 1999). Ook hier wordt de verspreiding van de groene kikkers gezamenlijk weergegeven.

Enkele jaren later is er de atlas van het Brussels Hoofdstedelijk Gewest (Weiserbs & Jacob, 2005) met de vermelding dat zowel de Bastaardkikker als de Poelkikker op het grondgebied van het Hoofdstedelijk Gewest zijn uitgestorven en er enkel nog Meerkikkers aanwezig zouden zijn. Tenslotte verschijnt in 2007 de atlas van Wallonië (Jacob *et al.*, 2007) en die geeft de verspreiding van de Bastaardkikker en de Poelkikker gezamenlijk weer. Een afzonderlijk verspreidingskaartje wordt gepubliceerd met waarnemingen van Meerkikkers *sensu lato*. De auteurs beschouwen de Meerkikker in Wallonië als een geïntroduceerde soort.

2 Systematiek en nomenclatuur van groene kikkers: supra- en subgenerieke classificatie

De Palearctische groene kikkers behoren tot de superfamilie van de Ranoidea. De hier gevolgde classificatie is gebaseerd op publicaties van Dubois (1983, 1992), Dubois & Ohler (1994a, b) en Frost (2002, 2006).

Klasse Amphibia Linnaeus, 1758
Subklasse Batrachia Brongniart, 1800
Superorde Salientia Laurenti, 1800
Orde Anura Rafinesque, 1815
Suborde Ranoidei Sokol, 1977
Superfamilie Ranoidea Gray, 1825
Familie Ranidae Rafinesque, 1814
Subfamilie Raninae Rafinesque, 1814
Stam Ranini Rafinesque-Schmaltz, 1814
Genus *Rana* Linnaeus, 1758
Subgenus *Pelophylax* Fitzinger, 1843

Pelophylax als subgenus (Dubois, 1992, 1994a, b) wordt momenteel niet meer weerhouden en meer recente taxonomische literatuur classificeert de Europese bruine en groene kikkers nu in aparte genera (Frost, 2002; Frost *et al.*, 2006).

Rana Linnaeus, 1758

Rana Linnaeus, 1758 (Syst. Nat., Ed. 10, 1: 210). Typesoort: *Rana temporaria* Linnaeus, 1758, later beschreven door Fleming, 1822 (Philos. Zool. 2: 304).

Ranaria Rafinesque-Schmaltz, 1814 (Specchio Sci. 2: 102). Nomen novum voor *Rana* Linnaeus, 1758.

Crotaphitis Schulze, 1890 (Jahrb. Naturwiss. Ver. Magdeburg 1890: 176). Typesoort: *Rana arvalis* Nilsson, 1907, latere aanduiding door Dubois & Ohler, 1994 (Zool. Polon. 39: 183). Eerder werd *Rana temporaria* Linnaeus, 1758, door Stejneger, 1907 (Bull. U.S. Natl. Mus. 58: 93), als typesoort voor *Crotaphitis* Schulze, 1890 aangeduid, maar volgens Dubois & Ohler werd *Rana temporaria* niet geciteerd bij de originele soorten van het subgenus *Crotaphitis* Schulze, 1890.

Pelophylax Fitzinger, 1843

'*Palmirana*' Ritgen, 1828 (Nova Acta Phys. Med. Acad. Caesar. Leopold. Carol. 14: 278). Een nomen nudum volgens Dubois, 1981 (Monit. Zool. Ital., N.S., 15(Suppl.): 249-250).

Pelophylax Fitzinger, 1843 (Syst. Rept. 31). Typesoort: *Rana esculenta* Linnaeus, 1758, door originele aanduiding. Door Dubois, 1992 (Bull. mens. Soc. linn. Lyon 61: 332) als een subgenus beschouwd van *Rana* Linnaeus, 1758.

Baliopygus Schulze, 1890 (Jahrb. Naturwiss. Ver. Magdeburg 1890: 177). Typesoort: *Rana ridibunda* Pallas, 1771, latere aanduiding door Dubois & Ohler, 1994 (Zool. Polon. 39: 183). De door Stejneger, 1907 (Bull. U.S. Natl. Mus. 58: 93), aangeduide typesoort *Rana esculenta* Linnaeus, 1758, is foutief aangezien *Rana esculenta* niet tot de nominale soortenlijst van Schulze behoorde.

2.1 Etymologie

Pelophylax is afgeleid van het Griekse 'pelos' (= modder) en 'phylax' (= iemand die iets bewaakt) en betekent dus letterlijk 'iemand die modderige gebieden bewaakt'. Het is mogelijk dat Fitzinger die naam koos omwille van het gedrag en het geluid dat groene kikkers maken wanneer ze verstoord worden. De wegspringende kikkers zouden hiermee andere bewoners in hun biotoop waarschuwen.

2.2 Kenmerken van *Pelophylax*

- eerste vinger veel langer dan de tweede; externe metatarsusknobbel aanwezig of niet
- aanwezigheid van dorsolaterale huidplooien
- de mannetjes hebben al dan niet interne of externe kwaakblazen
- bij beide seksen is de diameter van het trommelvlies kleiner dan die van het oog
- middelmatige grootte bij adulten
- donkere rugvlekken doorgaans aanwezig
- geen zwarte streep op het midden van de rug

Pelophylax onderscheidt zich van de Europese 'bruine kikkers' door het aantal rijen liptandjes op de lippen van de larven: 1-3 reeksen op de bovenlip, 2-3 op de onderlip tegenover resp. 2-6 en 3-5 bij *Rana* (Dubois, 1992).

3 De groene kikkercomplexen van Europa

In West- tot Oost-Europa leven drie soorten groene kikkers: de Poelkikker, de Europese meerkikker en de Bastaardkikker. De Poelkikker en de Meerkikker zijn de normale biologische soorten met een Mendeliaanse overerving. De Bastaardkikker daarentegen is een hybride tussen Poelkikker en Meerkikker die zich hybridogenetisch voortplant (zie volgend hoofdstuk). De drie soorten groene kikkers vormen samen het meest bekende en verspreide groene kikkercomplex van Europa, het *Pelophylax esculentus*-synklepton (Berger, 1988). De Bastaardkikker fungeert in dit groene kikkercomplex als klepton (zie verder in dit hoofdstuk).

Het ontstaan van dit groene kikkercomplex dateert meer dan waarschijnlijk uit het einde van de Riss II-glaciatie, ongeveer 200.000 tot 250.000 jaar geleden, toen twee gedivergeerde vormen van een gemeenschappelijke voorouder opnieuw samen (sympatrisch en syntoop) zijn gaan leven. De divergentie uit de oorspronkelijke voorouder, die geleid heeft tot het ontstaan van de Europese meerkikker en de Poelkikker, zou twaalf miljoen jaar geleden begonnen zijn (Uzzell, 1982). Uit het huidige verspreidingspatroon valt af te leiden dat de Meerkikker zijn bakermat had in het Pontomediterrane en Kaspische gebied en de Poelkikker op het Apennijnse schiereiland (Günther, 1974; Uzzell, 1982; Berger, 1988). Men mag met grote waarschijnlijkheid aannemen dat zowel de Meerkikker als de Poelkikker tijdens de afwisselende warme en koude perioden van het Pleistoceen herhaaldelijk noord- en zuidwaarts migreerden. Omdat het Pleistoceen refugium van de Poelkikker dicht bij de terugtrekkende Pleistocene ijskap lag, is deze soort aan koelere regionen aangepast. Er wordt verondersteld dat de Poelkikker daarom als eerste Centraal-Europa heeft gekoloniseerd, later gevolgd door de meer warmteminnende Meerkikker (Günther, 1974; Berger, 1988). In elk geval hebben zich daarna in Centraal-Europa gemeenschappelijke populaties gevormd. In deze gemeenschappelijke populaties is door oerkruisingen de hybride Bastaardkikker ontstaan (fig. 1). Omwille van het voortplantingsgedrag eigen aan palearctische groene kikkers, waarbij de kleinere mannetjes doorgaans grotere wijfjes kiezen om te paren, en omdat omgekeerde situaties in de natuur zich zelden voordoen (Berger, 1988), geldt de hypothese dat de eerste oerkruisingen plaats hadden tussen een vrouwtje Meerkikker en een mannetje Poelkikker. Mannetjes Poelkikker zijn immers aanzienlijk kleiner dan vrouwtjes Meerkikker. Dat de oorspronkelijke hybridisaties minstens een paar honderdduizend jaar oud zijn, wordt bewezen door het huidige verspreidingsgebied van de hybriden. Het eiland Sicilië bijvoorbeeld is van het Italiaanse schiereiland geïsoleerd sinds het einde van de Riss II-glaciatie (Berger, 1988). De Meerkikker ontbreekt dan wel op Sicilië en is zelfs in heel Italië afwezig, maar zijn genoom is wel in Sicilië te vinden, nl. in de aldaar levende Italiaanse Bastaardkikker (*P. hispanicus*) die op het einde van deze ijstijd het eiland heeft gekoloniseerd.

Het *Pelophylax esculentus*-synklepton omvat drie populatiestructuren: poelkikker-bastaardkikkerpopulaties die in een zeer groot gebied leven dat zich uitstrekt van de Lage Landen, noordwaarts tot het zuiden van Zweden, oostwaarts door Centraal-Europa tot de laagvlakte van de Oeral in Rusland. De zuidgrens wordt voornamelijk gevormd door het midden van Frankrijk, de Po-vlakte in het noorden van Italië, het noordwesten van de Balkan, Roemenië, Moldavië en Oekraïne. In Centraal-Europa is er een tweede populatiestructuur van Meerkikker-Bastaardkikker. Het natuurlijke areaal van deze populatie strekt zich uit over het noorden van Nederland (boven de grote rivieren), via Denemarken oostwaarts tot de Oekraïne en Roemenië in het oosten (Berger, 1988). Sinds de tweede helft van de vorige eeuw en als gevolg van de introductie van Meerkikkers door de mens, leven meerkikker-bastaardkikkerpopulaties nu ook in veel gebieden in West-Europa. De derde populatiestructuur zijn de zuivere bastaardkikkerpopulaties die in het hele areaal van het *P. esculentus*-synklepton leven in die regio's waar de Poelkikker en de Meerkikker ontbreken.

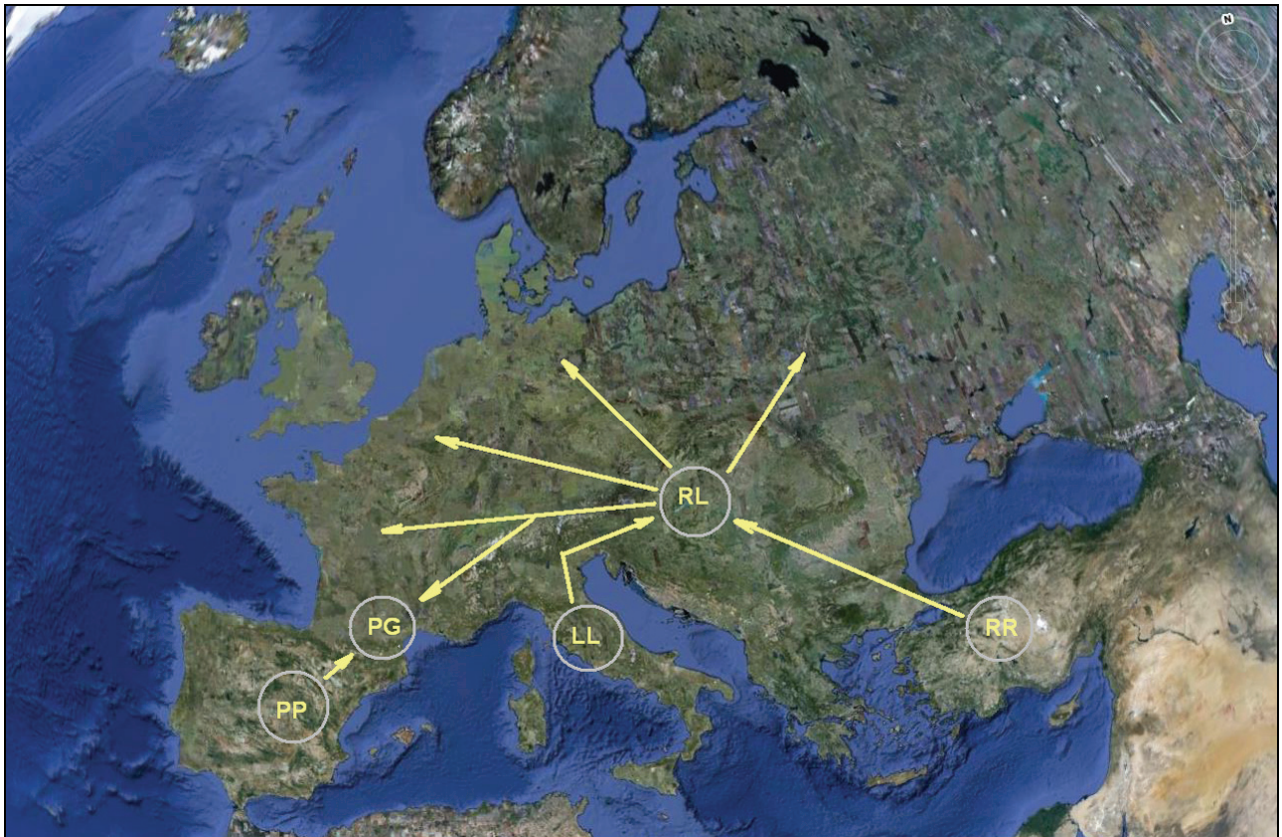


Fig. 1. Schematische voorstelling van het ontstaan van de groene kikkercomplexen in Europa (kaart: gewijzigd naar Google Earth) . Migraties en oorspronkelijk hybridisaties. LL: Poelkikker, RR: Meerkikker, RL: Bastaardkikker, PP: Iberische Groene Kikker, PG: Graf's Bastaardkikker

De zuidelijke helft van Frankrijk en het noordoosten van het Iberische Schiereiland is het areaal van het Iberische groene kikker-Graf's bastaardkikker-synklepton (*perezi-grafi*-synklepton of p-g-synklepton) (Berger, 1988). Dit groene kikkercomplex bezit het kleinste areaal. In dit systeem wordt de Iberische groene kikker (*P. perezi*) eerder als een recente inwijking beschouwd, die na de Würm-ijstijd de Pyreneeën is overgestoken om zo het zuidoosten van Frankrijk te koloniseren. Gedurende deze noordelijke expansie kwam de Iberische groene kikker in contact met het genoom van de Meerkikker of met het R-genoom uit de zuidelijkste populaties van de Bastaardkikker (fig. 1). Deze laatste hypothese zou trouwens de meest geloofwaardige zijn aangezien in historische tijden de Europese meerkikkers niet zo'n zuidelijke verspreiding hadden. Uit beide genomen ontstond dan een ander klepton, Graf's bastaardkikker (*P. grafi*), de meest recente en tweede belangrijkste hybridogenetische hybride. De noordelijke grens van het p-g-synklepton wordt momenteel gevormd door de Charente, de vallei van de Rhône en het zuiden van het Centraal Massief.

Het derde groene kikkercomplex is het Italiaanse poelkikker-Italiaanse bastaardkikker-synklepton (*bergeri-hispanicus*-synklepton) (Berger, 1988). Dit synklepton bezet het grootste deel van Italië en Sicilië. De Italiaanse Poelkikker (*P. bergeri*) is de biologische soort en de Italiaanse Bastaardkikker (*P. hispanicus*) is de hybridogenetische hybride. Beide taxa zijn nauw verwant met de Poelkikker en de Bastaardkikker uit Centraal- en West-Europa. De Italiaanse Poelkikker wordt nu door sommige auteurs (Santucci *et al.*, 1996; Crochet & Dubois, 2004; Canestrelli & Nascetti, 2008) als een ondersoort van de Poelkikker beschouwd.

In de wetenschappelijke naam van de hybridogenetische hybriden of kleptons wordt dikwijls de afkorting 'kl.' gebruikt tussen de genus- en de soortnaam. Deze afkorting staat voor klepton en betekent letterlijk 'dief', wat slaat op het stelen van een genoom van een andere

oudersoort. De afkorting wordt in het binomen niet cursief geplaatst tussen de genusnaam en de soortnaam. Het complex der soorten van het hybridogenetisch voortplantingsproces noemt men synklepton. Een klepton is volgens het Biologisch Klepton Concept (Polls-Pelaz, 1994) een systematisch evolutionaire categorie die populaties omvat met hybride genoom van gemeenschappelijke soorten die zich voortplanten door hybridogenese of gynogenese. Kleptons moeten alle regels conform de zoölogische nomenclatuur volgen en, net als andere soorten, beschreven worden op basis van type-species (holotypen, syntypen, lectotypen en neotypen). Wel moet worden opgemerkt dat de afkorting 'kl.', niet weerhouden werd in art. 5.3 van de laatste editie van de 'International Code of Zoological Nomenclature'.

De eeuwenlange aanwezigheid van het meerkikker-genoom, in de Bastaardkikker over grote delen van Frankrijk, Zwitserland, België, Luxemburg en het zuiden van Nederland, in de Italiaanse bastaardkikker op het Apennijns schiereiland en in de Graf's bastaardkikker in het noorden van het Iberische schiereiland en in mediterraan Frankrijk, wijst erop dat we hier te doen hebben met een bijzondere voortplantingsbiologie. Dit zijn alle regio's waar de Meerkikker normaal niet aanwezig was, maar waar hij relatief recent door de mens werd geïntroduceerd.

4 Voortplanting bij groene kikkers: het mechanisme van hybridogenese

De Bastaardkikker bevat een set erfelijke eigenschappen (genomen) van beide oudersoorten, het Poelkikker-genoom (L-genoom) en het Meerkikker-genoom (R-genoom). Bij de vorming van de gameten wordt doorgaans het L-genoom (fig. 2) voor de meiose (Graf *et al.*, 1977; Uzzell *et al.*, 1980; Heppich *et al.*, 1982; Berger, 1988b) of kort na de aanvang ervan (Tunner & Heppich-Tunner, 1991) geïnactiveerd en geëlimineerd. De eliminatie van het L-genoom komt voornamelijk daar voor waar de Poelkikker en de Bastaardkikker samenleven (l-e-populaties), en dus in het grootste deel van hun areaal, ook in België. Hoe de eliminatie van het genoom van één van de oorspronkelijke ouderparen gebeurt, is bij de groene kikkers nog niet exact bekend. De premeiotische inactivatie en eliminatie van het L-genoom zou mogelijk te wijten zijn aan een moleculair proces dat onder genoomcontrole staat van allelen op het R-genoom (Holsbeek & Jooris, 2009 en de hierin vermelde referenties).

De eliminatie van het genoom heeft vermoedelijk plaats tijdens de mitose als gevolg van een enzymatische degradatie van chromatine die vervolgens uitgestoten wordt via kernlichaampjes ('nucleus-like bodies') die zich van de kern afsplitsen en het geëlimineerde genoom bevatten (Ogielska & Wagner, 1993; Ogielska, 1994b). Kort na de eliminatie van het L-genoom grijpt er in de gameten van de Bastaardkikker een endomitose van het meerkikkerchromosoom plaats (Berger, 1988). In een bepaald ontwikkelingsstadium tijdens de gametogenese zijn er dus diploïde gameten met enkel meerkikkerchromosomen aanwezig. In deze diploïde gameten (eicellen of zaadcellen) volgt dan kort nadien een meiose, die aanleiding geeft tot haploïde gameten. Deze R-gameten worden vervolgens bevrucht met het zaad van homozygote poelkikkermannetjes om terug diploïde Bastaardkikkers te geven. Op die manier ontstaan er in feite telkens hybriden van het eerste generatietype (F1). Dit voortplantingsproces wordt 'R'-hybridogenese genoemd (Polls-Pelaz, 1994) (fig. 3, l-e-P). Uit paringen van twee Bastaardkikkers die beiden een identiek genoom (meestal R-genoom, zeer uitzonderlijk L-genoom) doorgeven,

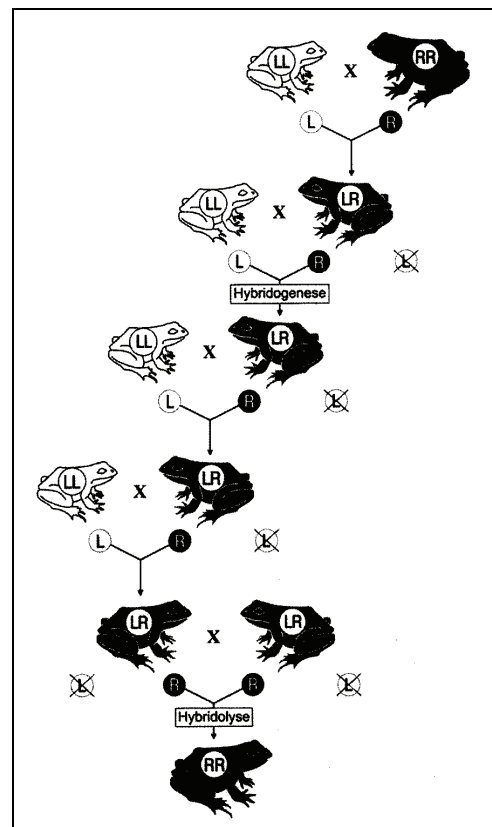
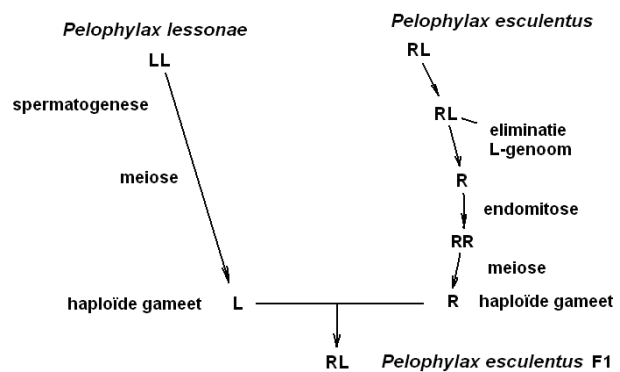


Fig. 2. Gametogenese bij diploïde hybrido-genetische bastaarden in het Poelkikker-Bastaardkikker-systeem (figuur boven) en schematische voorstelling van de hybridogenetische voortplanting bij groene kikkers (figuur onder) (naar Berger 1988b en Plötner, 2005)

ontstaan respectievelijk Meerkickers en Poelkickers maar in de meerderheid (> 97%) van de gevallen zijn die nakomelingen niet levensvatbaar als gevolg van de accumulatie van slechte erfelijke eigenschappen (Mullers-Ratchet-Mechanisme) op het klonaal doorgegeven genoom (Muller, 1964). Het moment waarbij de Bastaardkikker terug een Meerkikker wordt, heet hybridolyse (fig. 2).

In de 'anti-R'-hybridogenese (fig. 3, r-e-P) wordt eerst het R-genoom geëlimineerd. Daarna volgt een endomitose van de overgebleven poelkikkerchromosomen en heeft vervolgens meiose plaats waardoor haploïde gameten met L-genoom geproduceerd worden (Polls-Pelaz, 1994). De 'anti-R'-hybridogenese bij Bastaardkikker grijpt o.a. plaats in sommige streken van Centraal- en Oost-Europa waar de Meerkikker mengpopulaties vormt met de Bastaardkikker.

In de 'poly-R'-hybridogenese (Polls-Pelaz, 1994) is er bij sommige gameten geen genomeliminatie (Günther, 1990), maar wel endomitose wat resulteert in tetraploïde (RRLL) gameten die na de meiose terug diploïde RL-gameten geven en waaruit dan bij de bevruchting met zaad van poelkikkermannetjes triploïde Bastaardkickers (RLL) ontstaan. Paringen van een Bastaardkikker die diploïde RL-gameten produceert met een soortgenoot die een R-gameet produceert, resulteren in triploïde Bastaardkickers met twee R-genomen en een L-genoom (RRL-vormen) (fig. 3, e-P).

De hybridogenetische voortplanting bij triploïde hybriden vertoont een ander mechanisme (Christiansen, 2009). Volgens de huidige kennis elimineren triploïde Bastaardkickers doorgaans nog voor de meiose het haploïde genoom. Bij LLR-individen is dat het R-genoom, bij LRR-individen het L-genoom (Günther *et al.*, 1979; Günther, 1983). De meiose start in cellen met een diploïde chromosomenset (LL of RR). De segregatie van de chromosomen gebeurt volgens de Mendeliaanse overerving, waarna endomitose plaatsvindt zoals bij diploïde Bastaardkickers. Triploïde individuen hebben een grote vitaliteit en versterken de genetische variatie binnen een populatie: hun L- of R-gameten kunnen immers recombinant genoom bevatten met een mogelijk verschillende genetische samenstelling van de homologe chromosomen (Günther *et al.*, 1979; Berger & Günther, 1988; Günther, 1990; Plötner, 2005; Christiansen & Reyer, 2009).

Deze triploïden maken het dan ook mogelijk om zuivere bastaardkikkerpopulaties te vormen. De accumulatie van letale mutaties bij RR-nakomelingen uit kruisingen tussen twee diploïde Bastaardkickers kan worden omzeild door de aanwezigheid van triploïden, die de

leveranciers van het L-genoom zijn. Paringen tussen diploïde (die R- of RL-gameten vormen) en triploïde hybriden (die L-gameten genereren) zullen dus bastaardkikkernakomelingen (RL of RLL) produceren. Dit klassieke overervingmechanisme van de triploïde Bastaardkickers kan echter ook afwijken, zoals vastgesteld in Hongarije, in de streek tussen het Neusiedler meer en de Donau (Tunner & Heppich-Tunner, 1992; Brychta & Tunner, 1994) en in Fontainebleau in Frankrijk (Polls Pelaz, 1994). In Hongarije zijn dat mengpopulaties van mannetjes Bastaardkikker met Meerkikker (r-e-M-populaties), in Frankrijk zuivere populaties van

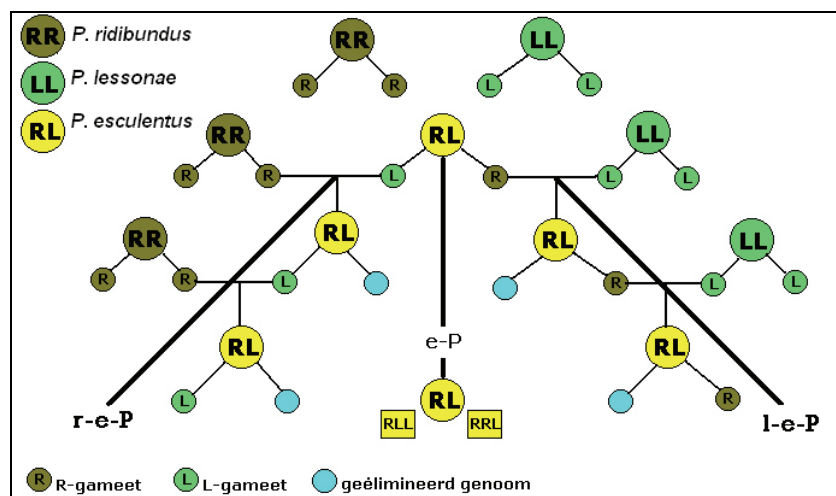


Fig. 3. Voornaamste hybridogenetische voortplantingssytemen bij Europese groene kikkers (naar Berger 1988b)

Bastaardkikker. In beide populaties leven overwegend LLR-mannetjes die het R-genoom nog voor de meiose elimineren ('anti-R'- hybridogenese) en diploïde zaadcellen produceren met twee poelkikkerchromosomen sets (LL-zaadcellen). In het Donaubekken ondergaan de LL-zaadcellen een endomitose waardoor er tetraploïde LLLL-spermatogonia ontstaan, waarna een reductiedeling volgt die resulteert in diploïde LL-zaadcellen. In de populatie van Fontainebleau daarentegen werd er tijdens de spermatogenese noch een endomitose, noch een meiose vastgesteld. Het ontstaan van een volgende generatie LLR-mannetjes is het gevolg van een bevruchting van haploïde R-eicellen met diploïde LL-zaadcellen. In de populatie van Fontainebleau worden de eicellen geleverd door diploïde bastaardkikkervrouwtjes, in de Donau populatie (meerkikker-bastaardkikkermannetjespopulatie) door meerkikkervrouwtjes.

Kruisingen hebben aangetoond dat het geslacht bij de normale biologische soorten van het West- en Centraal-Europees groene kikkercomplex (Poelkikker en Meerkikker) bepaald wordt door een XX-XY-mechanisme waarbij, net zoals bij de mens, de wijfjes homogameet (XX) en de mannetjes heterogameet (XY) zijn (Berger *et al.*, 1988). Aangezien het van generatie naar generatie klonaal doorgegeven R-genoom oorspronkelijk afkomstig is van een wijfje Meerkikker, wordt het geslacht bij de Bastaardkikker doorgaans bepaald door het L-genoom.

Beide geslachten van de Bastaardkikker elimineren dus een genoom van een van de oudersoorten en produceren meestal haploïde gameten met een niet-gerecombineerd genoom van de tweede oudersoort. Het eigenaardige aan het hybridogenetische voortplantingsproces van het groene kikkercomplex is dat de vorming van de klonale gameten bij de Bastaardkikker geografisch varieert. In gebieden waar de Bastaardkikker samenleeft met de Poelkikker (België, het grootste deel van Nederland, Frankrijk en grote gebieden in Centraal-Europa) is dit voortplantingsproces zeer stabiel wat de vorming van de gameten betreft en wordt doorgaans het L-genoom geëlimineerd en het R-genoom doorgegeven. In meer oostelijke gebieden van het areaal, waar de Bastaardkikker sympatrisch leeft met de Meerkikker (r-e-systeem), geeft de Bastaardkikker vooral het L-genoom ('anti-R'-hybridogenese) door, maar vrij frequent ook het R-genoom, en dit in een ratio van ongeveer 3:1 (Uzzell *et al.*, 1977). In sommige populaties van het r-e-systeem is de situatie nog complexer en geven sommige diploïde mannetjes van de Bastaardkikker het L-genoom door, andere het R-genoom en nog andere afwisselend één van beide genomen. Kikkers die afwisselend gameten met R- of L-genoom doorgeven hebben een 'R'- en anti-R'-hybridogenese (Polls-Pelaz, 1994). Het klonaal doorgeven van genomen blijkt gefixeerd te zijn in de meeste populaties.

5 Levenscyclus van de groene kikkers

De levenscyclus van de groene kikkers bestaat uit een aquatische en een terrestische fase: ze beginnen hun leven in het water als larven, ondergaan een gedaanteverwisseling (metamorfose) en gaan aan land waar ze tot volwassen dieren uitgroeien. De daaropvolgende voortplantingscyclus vangt dan opnieuw aan in het water: copulatie, bevruchting, afzetten en ontwikkeling van eieren en larven. Dit 'dubbelleven', dat ook eigen is aan de meeste andere nu levende amfibieën, differentieert amfibieën niet enkel van alle andere gewervelden, maar maakt hen ook kwetsbaarder. Deze complexe levenscyclus vereist immers dat de levensvoorwaarden gunstig zijn, zowel in het water (waar ze hun eieren leggen en hun larven ontwikkelen) als op het land (waar ze foerageren en migreren).

Bij de groene kikkers gebeurt de bevruchting uitwendig. Het mannetje stort zijn zaad over de eieren op het moment dat die door het wijfje afgezet worden. Er is dus geen inwendig contact tussen de beide partners (fig. 4). Bij de amfibieën onderscheidt men drie types van voortplanting: soorten waarvan de mannetjes een continue, een discontinue en een potentieel continue spermatogenese bezitten. Het eerste komt meer voor in de tropen, het laatste in gematigde streken. Dit proces vangt aan met de vorming van primaire spermatogonia (protogonia). Dit zijn weinig gedifferentieerde cellen aan de basis van het epitheel van de kleine bomvormige zakjes (ampullae) in de testes. Elk van de primaire spermatogonia is omgeven door een blaasje of follikel. Door deling van de primaire spermatogonia ontstaan nieuwe primaire spermatogonia of secundaire spermatogonia. Laatstgenoemde ontstaan wanneer de dochtercellen samenblijven en omgeven zijn door de oorspronkelijke follikelcellen. Nieuwe spermatogonia daarentegen ontstaan wanneer de dochtercellen gescheiden worden en elk omgeven worden door follikelcellen. Tijdens het verdere verloop van de spermatogenese zal het aantal secundaire spermatogonia toenemen. In deze spermatogonia heeft bij de *esculenta*-hybride de genomeliminatie en endomitose plaats. De secundaire spermatogonia nemen steeds in grootte toe en ontwikkelen zich vervolgens tot primaire spermatocyten. Tijdens de rijping van de primaire spermatocyt grijpen de eerste fasen van de reductiedeling (meiose) plaats. De primaire spermatocyten delen zich achtereenvolgens in secundaire spermatocyten en spermatiden. De aanvankelijk bolronde spermatiden worden langwerpig en transformeren tenslotte in spermatozoa.

De mannetjes van groene kikkers hebben een potentieel continue spermatogenese, in tegenstelling tot meer noordelijke soorten zoals bv. de Bruine kikker (*Rana temporaria*), die een discontinue type heeft en waarbij de vorming van de zaadcellen beperkt is vanaf het midden van de lente tot een periode kort voor de hibernatie (Van Oordt 1960; Lofts *et al.* 1972). De evolutie van de omgevingstemperatuur doorheen het jaar beïnvloedt uiteraard het verloop van de spermatogenese. Gedurende de wintermaanden is die sterk vertraagd en de productie van spermatozoa wordt dan zelfs onderbroken. Primaire spermatogonia worden wel gevormd bij zeer lage temperaturen maar voor het activeren van de spermatogenese en



Fig. 4. Amplexus bij groene kikkers (uit H.R. Schinz. *Naturgeschichte und Abbildungen der Reptilien*, 1833-1835)

de productie van secundaire spermatogonia en primaire en secundaire spermatocyten is een optimale fotoperiode en een graduele stijging van de temperatuur van groot belang (Rastogi *et al.* 1976, 1978).

De mannetjes verzamelen zich in de lente in roepkoren (fig. 38), die zich vooral vormen op plaatsen met veel watervegetatie, waar de wijfjes vocaal naartoe gelokt worden. Ze verliezen dan hun schuwheid en kunnen in hun paargedrag doorgaans van dichtbij gevolgd worden: een heen en weer en op elkaar springen van kwakende dieren, waarbij dan naast de klassieke paringsroep ook de afweerroep gehoord wordt van mannetjes die omklemd worden door andere mannetjes of van niet tot paren bereid zijnde wijfjes. In deze roepkoren is er ook een zeker territorium dat de mannetjes willen afgrenzen met hun territoriumroep. Bij het niet respecteren van de territoriumgrenzen komt het dan meestal tot een gevecht, waarbij de dieren proberen met hun bek de ledematen van de rivaal te pakken om hem onder water te duwen (Wahl 1969). Het territoriale gedrag in de roepkoren verschilt tussen de soorten: de mannetjes van de Poelkikker zitten dicht bij elkaar dan die van de Meerkikker.

Binnen een voortplantingsseizoen kunnen verschillende roepperiodes voorkomen die elk meerdere weken in beslag nemen en van elkaar gescheiden zijn door een korte periode van inactiviteit. Dit intermezzo in het copulatiegedrag wordt veroorzaakt door koudere weersomstandigheden. Bij sommige mannetjes, vooral die van de Meerkikker is er ook in volle zomerperiode in de maand augustus een korte opflakking van de paringsroep, zij het dat de dieren dan eerder solitair roepen. Wanneer een wijfje tot paren bereid is, wordt ze door het mannetje onder de oksels omklemd (axillaire amplexus). Beide partners blijven dan gedurende een al dan niet lange periode in omklemming. Wanneer het wijfje de eieren afzet - zo'n 200 tot 300 per eiklomp (Günther 1990) - worden deze met de gom van het mannetje bevrucht. Een mannetje paart meestal met meerdere wijfjes en deze seksuele activiteit veroorzaakt een snel gewichtsverlies. Na de copulatieperiode hebben de mannetjes gemiddeld 14% van hun gewicht verloren (Rybacki 1994e).

De eiklommen worden dicht onder het wateroppervlak afgezet, meestal tussen de waterplanten. Bij gebrek aan waterplanten zakken ze naar de bodem en zijn daardoor moeilijk waarneembaar. Bastaardkikkers en Poelkikkers hebben doorgaans maar één periode waarin ze hun eieren afzetten, namelijk in de lente. Meerkikkers en vooral dieren uit meer zuidelijke populaties daarentegen leggen meermaals per jaar eieren (Berger 1994; eigen onderzoek).

Bij de soorten met een Mendeliaanse voortplanting zoals de Poelkikker en de Meerkikker is de grootte van de eieren en het aantal afgezette eieren positief gecorreleerd met de grootte van het wijfje (Berger & Uzzell 1980). Legsels van Meerkikkers bevatten gemiddeld 4.513 eieren. De Poelkikker scoort met 1.656 eieren heel wat minder (Berger & Uzzell 1980). Na het afzetten van de eieren zijn de wijfjes sterk in lichaamsgewicht afgenomen. De wijfjes van de Poelkikker verliezen maar liefst 28% van hun lichaamsgewicht (Rybacki 1994e). De eieren en larven van de Poelkikker blijken tijdens hun ontwikkeling heel wat resistenter te zijn tegen extreme omgevingsfactoren (Günther 1974). De overlevingskans van de legsels vermindert wel sterk bij temperaturen boven de 30 °C. De hybride, de Bastaardkikker, die wat grootte betreft intermediair is, zet doorgaans meer eieren af dan zijn oorspronkelijke oudersoorten, gemiddeld 5.055 per jaar. Vermoedelijk is dit een compensatie voor hun lagere ontwikkelingskans. Alhoewel ook bij deze soort de diameter positief gecorreleerd is aan de lichaamsgrootte van het wijfje, zijn er duidelijk drie grootteklassen te onderscheiden. De grootte van de eieren wordt immers bij de hybride grotendeels bepaald door de ploïdie-toestand van de gameet geproduceerd door het wijfje (Uzzell *et al.* 1975; Berger & Roguski 1978; Berger *et al.* 1978; Berger 1979, 1994; Berger & Uzzell 1980). Deze drie grootteklassen (klein, middelgroot en groot) staan in een verhouding van 1.0/1.5/3.5 tot elkaar (Berger & Uzzell 1980). De kleine en middelgrote eieren zijn ontstaan door bevruchting van twee haploïde gameten en zijn dus diploïd. De diameter van deze diploïde

eieren varieert tussen 1,38 en 2,4 mm. De middelgrote eieren hebben de grootste vitaliteit. De kleine eieren bezitten een lager gehalte aan cytoplasma en hun vitaliteit is vrij laag. De embryo's van deze eieren halen doorgaans het larvaal stadium niet. Ze zijn ontstaan uit twee gameten die hetzelfde genoom bevatten. Grote eieren vinden hun oorsprong in diploïde eicellen die na de bevruchting leiden tot de ontwikkeling van triploïde individuen. De zygoten van de grote eieren hebben een vitaliteit die intermediair is tussen deze van de twee andere klassen (Berger 1979, 1994). De ontwikkeling van de eieren tot juveniele kikkers verloopt over een embryonale en larvale periode (Jooris, 2002a) en is afhankelijk van de watertemperatuur. Vooral bij Bastaardkikker worden gedurende de gehele embryonale ontwikkeling heel wat misvormingen vastgesteld zoals microcephalia, ontbreken van ogen en misvormingen van staart en lichaam. Misvormde embryo's halen zelden de metamorfose en sterven doorgaans af in vroege ontwikkelingsstadia (Ogielska 1994a). De kieuwen ontwikkelen zich aanvankelijk uitwendig maar in de laatste stadia van de embryonale ontwikkeling worden ze overgroeid door huidplooiën en komen ze inwendig te liggen. Het proces van de embryonale ontwikkeling voltooit zich doorgaans in een tijdspanne van vijf tot zes dagen, tenminste bij een niet te koude watertemperatuur. Gedurende de gehele periode van embryonale ontwikkeling grijpt de ademhaling enkel door de lichaamshuid plaats. Na het verlaten van het ei zwemmen de larven aanvankelijk nog in de nabijheid van de eiklomp, maar met het verlengen van de staart en het verder uitgroeien van een dorsale en ventrale staartzoom vergroot hun mobiliteit. De opname van zuurstof kan nu gebeuren doordat water met de mondopening ingenomen wordt, over de inwendige kieuwen stroomt en door de ademhalingsopening terug naar buiten wordt gewerkt. Het water dat door de rechterkieuwspleten stroomt, wordt door een inwendig kanaal naar de linkerkant van het lichaam en de ademhalingsopening (spiraculum) geleid. Rond de 25^{ste} dag ontwikkelen zich de achterste ledematen aan de basis van de staartwortel. De voorpootjes verschijnen twee dagen later. Bij de larven van de Poelkikker en de Meerkikker verschijnt de linkervoorpoot het eerst. Na het volledig uitgroeien van de ledematen heeft de larve haar maximale grootte bereikt. Bij de larven van de Bastaardkikker is meestal de rechtersvoorpoot het eerst te zien. De snelheid van uitgroeien van de voorpoten bij de hybriden blijkt afhankelijk te zijn van het genotype (Berger, 1994). Het metamorfosestadium vangt aan met het verschrompelen van de staart waardoor de rechtlignige en snelle mobiliteit van de larve verandert in een ietwat stuntelig rondzwemmen. Belangrijke andere fysiologische processen in de eindfase voor de metamorfose zijn, naast het uitgroeien van de voorpoten en de staartresorptie, het verdwijnen van de gehoorde kaken en de liptandjes, de verbreding van de mond, de ontwikkeling van een tong, de transformatie van de spiraalvormig opgewonden en maagloze darm van de larve tot het typische spijsverteringsstelsel van de volwassen kikker dat bestaat uit een mondholte, slokdarm, maag, dunne en dikke darm en cloaca, het vervangen van de kieuwen door longen en het ontwikkelen van de oogleden en het gehoororgaan. Hierdoor wordt een overgang van water- naar landleven mogelijk en verandert ook de voedselkeuze. Met de ontwikkeling van de longen krijgt de gemetamorfoseerde kikker nu een heel andere ademhaling, eigen aan alle op het land levende vertebraten. Toch blijkt een aanzienlijk deel - soms zelfs nog 50 % - van de zuurstofopname en koolzuurgasafgave door de huid of buccofaryngaal plaats te grijpen.

Een van de meest opvallende processen in de eindfase van de metamorfose is de resorptie van de staart. De staart bestaat bijna hoofdzakelijk uit spieren, bindweefsel en huid en wordt centraal ondersteund door enkele holle werveltjes. Resorptie van al dat materiaal gebeurt onder invloed van de schildklierhormonen thyroxine (T4) en trijoodthyronine (T3), die op hun beurt geactiveerd worden door het thyreotrope hormoon van de hypofyse. Thyroxine bindt zich vooral op het bindweefsel van de staart, dat trouwens een tienmaal hogere bindingscapaciteit heeft dan het spierweefsel. Het bindweefsel regresseert dan ook eerst. Daarnaast speelt ook nog een laag moleculaire substantie, afgescheiden door de opperhuidcellen van de staart, een belangrijke rol in de afbouw van het bindweefsel. De schildklierhormonen activeren eveneens diverse hydrolitisch werkende enzymen, zoals cathepsine, β -glucuronidase, β -galactosidase, desoxyribonuclease, ribonuclease,

collagenase en andere enzymen. Samen met macrofagen zijn ze vooral verantwoordelijk voor de afbouw van het spierweefsel. De hele afbouw van de larvale staart is dus een hormonaal goed georkestreerd proces in het eindstadium van de larvale ontwikkeling, dat aan de larve de mogelijkheid biedt het land te veroveren.

Eind mei komen de eerste eieren uit. De larven houden zich vooral op langs de bodem van de waterpartij, doorgaans in ondiepe gedeelten van de oeverzone. Dit gedrag is vooral te wijten aan hun voorkeur voor warmere zones in het water. Bovendien is de hoeveelheid voedsel in die zone vrij hoog (Thurnheer & Reyer 2001). Larven van groene kikkers kenmerken zich vooral door hun snelle voortbeweging, in tegenstelling tot de larven van de Bruine kikker en de Gewone pad die trage zwemmers zijn. Het voedsel van de larven bestaat hoofdzakelijk uit afvalstoffen, eencelligen, algen, bacteriën en zacht plantaardig materiaal. Ook kleine waterdierpjes zoals muggenlarven staan op het menu.

De grootte van de pasgeboren groene kikkerlarven is positief gecorreleerd aan de eigrootte. Er kunnen verschillen in grootte voorkomen van 5 tot 10 mm. In de eindfase van de metamorfose kunnen de larven een lengte van 45 tot 80 mm bereiken. Ze wegen dan doorgaans 3 tot 5 g (Günther, 1990) maar sommige larven kunnen tot 100-130 mm en uitzonderlijk zelfs tot iets meer dan 180 mm uitgroeien (Günther, 1990; Fog, 1994). Hun gewicht kan dan tussen 15 en 30 g schommelen. Deze zogenaamde 'reuzenlarven' zijn geen zeldzaamheid bij groene kikkers en worden ook in ons land waargenomen.

De groei- en overlevingskansen van de larven zouden minder afhankelijk zijn van potentiële predatoren dan van bepaalde chemische factoren, zoals de nitraat-fosfaatratio. Een ratio van 16:1 zou optimaal zijn voor de groei van producenten als fytoplankton, bentische algen en hogere planten en daardoor ook voor de groei van primaire consumenten zoals zoöplankton en herbivore bodemdieren (Thurnheer & Reyer, 2001). Veel van die producenten en primaire consumenten staan op het dieet van de groene kikkerlarven.

Kort na de metamorfose kennen juveniele groene kikkers de grootste toename in gewicht. Bij de Poelkikker varieert die tussen 0,12 en 2,7 % van het lichaamsgewicht per dag. In deze periode is er eveneens een sterke correlatie tussen de lichaamslengte en het gewicht. Van juli tot september is de gewichtstoename veel lager en varieert die tussen 0,11 en 1,3 % van het lichaamsgewicht en neemt ook de correlatie tussen beide parameters af. Een verklaring hiervoor is dat er in de lente geen verschillen in gewichtstoename tussen de beide geslachten zijn waar te nemen. In de herfst daarentegen zijn de gonaden van de juveniele wijfjes beter ontwikkeld en vele wijfjes hebben reeds goed ontwikkelde eieren waardoor ze zwaarder wegen dan de mannetjes (Rybacki, 1994e).

6 Methode: veldonderzoek naar de verspreiding van groene kikkers in Vlaanderen en het Brussels Hoofdstedelijk Gewest

6.1 Veldinventarisaties

De gegevens in deze publicatie zijn gebaseerd op 20 jaar inventarisatie (1990 - 2009) van talrijke waterpartijen verspreid over heel Vlaanderen en het Brussels Hoofdstedelijk Gewest, vooral door eigen veldonderzoek, maar ook op basis van waarnemingen verzameld door een vaste kern van leden van Hyla, de amfibieën- en reptielenwerkgroep van Natuurpunt en van talrijke occasionele vrijwilligers. Verder werden heel wat gegevens verzameld via laagdrempelige acties rond tuinvijvers, paddenoverzetacties, regionale monitoring en/of inventarisatie van poelen. Veel waarnemingen van vrijwilligers of door deelnemers aan de tuinvijverenquête waren aanvankelijk niet gedetermineerd tot op soortniveau, maar als 'een groene kikker'. Achteraf werd de soort bij veel van deze waarnemingen bepaald door ofwel zelf op het terrein te gaan, of door als vergelijkingsmateriaal paringsroepen van Bastaardkikker en Meerkikker aan de waarnemers te mailen. In dit werk worden de waarnemingen van de verschillende soorten groene kikkers weergegeven in IFBL hokken. IFBL is het karteringsrooster van het Instituut voor Floristiek van België en Luxemburg en bestaat uit twee roosters: uurhokken (4x4 km) en kwartierhokken (1x1 km). De spreiding van de waarnemingen wordt zowel weergegeven per kwartierhok als per uurhok. Als onderliggende laag werden de ecoregio's gebruikt.

6.2 Soortbepaling aan de hand van moleculaire analyses

Tijdens het veldonderzoek werden, indien mogelijk, een 20-tal kikkers gevangen per locatie. De staalname gebeurde willekeurig om zo op een betrouwbare manier de populatiesamenstelling in de poel te kunnen afleiden. Van alle gevangen kikkers en larven werd een weefselstaal genomen (vergunning ethische commissie P07015). Vermits de larven niet reproductief zijn en dus een minder belangrijke schakel vormen in het systeem dan reproductieve en volwassene kikkers, zal deze opoffering van larven nauwelijks invloed hebben op de populatie. Bij de volwassen kikkers werd geopteerd voor de teenknip. De weefselstalen werden gebruikt voor identificatie van de gevangen kikkers tot op soortniveau aan de hand van moleculaire analyses, zoals DNA sequencing en microsatelliet analyses (Holsbeek *et al.*, 2009a). DNA sequencing is een techniek waarbij de exacte opeenvolging van de basenparen in het DNA (waarin de genetische informatie opgeslagen is) onderzocht wordt. Elke groene kikkersoort zal een andere volgorde (sequentie) van basenparen in zijn DNA vertonen. Aan de hand van deze variaties kunnen de verschillende soorten opgespoord worden. Microsatellieten, ook bekend als SSRs (Simple Sequence Repeats), zijn tandem sequenties bestaande uit een bepaalde eenheid (één tot zes basenparen) die verschillende keren herhaald worden. Het aantal keer dat de sequentie herhaald wordt, varieert sterk tussen soorten, wat maakt dat de microsatellieten geschikt zijn als genetische merkers.

Het exacte laboratorium protocol voor de DNA sequencing werd uitgevoerd als volgt: DNA werd geëxtraheerd uit weefselstalen met de Nucleospin kit (GE Healthcare). Het mitochondriale fragment van ND1 subeenheid (629 bp) werd geamplifieerd via standaard PCR in een totaal volume van 25 µL met 2 mM MgCl₂, 0,8 µM van elke primer (ND1-forward primer: 5'-AAACTATTTAYYAAAGARCC-3', ND1-reverse primer: 5'-GGGTATGANGCTCGNACTCA-3'), 80 µM van dNTP, 0.5 U *Taq*-polymerase (Invitrogen), en 1× reactie buffer (Invitrogen). PCR amplificaties werden uitgevoerd met een GenAmp PCR system 2700 thermocycler (Applied Biosystems): een initiële denaturatie stap van 3 min op 95 °C gevolgd door 35 cycli van elk 30 s op 95 °C, 30 s op 48 °C, 45 s op 72 °C en een finale

verlengingsstap van 7 min op 72 °C. Na opzuivering (GFX PCR DNA and Gel Band Purification kit, Amersham Biosciences) werden de PCR producten gesequeneerd (ABI prism 3310 automated sequencer) met behulp van een Big Dye Terminator Cycle Sequencing kit (Applied Biosystems). Aligering, manuele verbetering van de sequenties en fylogenetische analyses (stamboomanalyses) werden uitgevoerd met het programma MEGA 3 (Kumar *et al.*, 2004).

Het exacte laboratorium protocol voor microsatelliet analyses verliep als volgt: ook hier werd DNA geëxtraheerd uit weefselstalen met de Nucleospin kit (GE Healthcare). De genetische variatie werd bepaald ter hoogte van acht microsatelliet loci (Res3, Res5, Res16, Res17, Res20 (Zeisset *et al.*, 2000), Rica1b5, Rica1b20 en Rica5 (Garner *et al.*, 2000)). DNA amplificatie werd uitgevoerd met behulp van twee multiplex PCRs (multiplex 1: Res3, Res5, Res17 en Rica1b20; multiplex 2: Res16, Res20, Rica1b en Rica5). DNA werd geamplifieerd met behulp van de QIAGEN Multiplex PCR kit (QIAGEN) in een totaal reactie volume van 10 µL met 1 µL DNA extract, 0,2 µm van elke primer en 1× Master Mix (QIAGEN). PCR amplificaties werden uitgevoerd met een GenAmp PCR system 2700 thermocycler (Applied Biosystems): een initiële denaturatie stap van 15 min op 95 °C gevolgd door 30 cycli van elk 30 s op 95 °C, 90 s op 57 °C of 62 °C (resp. multiplex 1 and 2), 60 s op 72 °C en een finale extensie stap van 30 min op 60 °C. PCR producten werden geanalyseerd met een ABI PRISM 3130 Avant Genetic Analyser (Applied Biosystems). Allel groottes werden vastgesteld door middel van vergelijking ten opzichte van een GeneScan 500-LIZ standaard (Applied Biosystems) en genotypes werden gedetermineerd met GeneMapper version 3.7 software (Applied Biosystems).

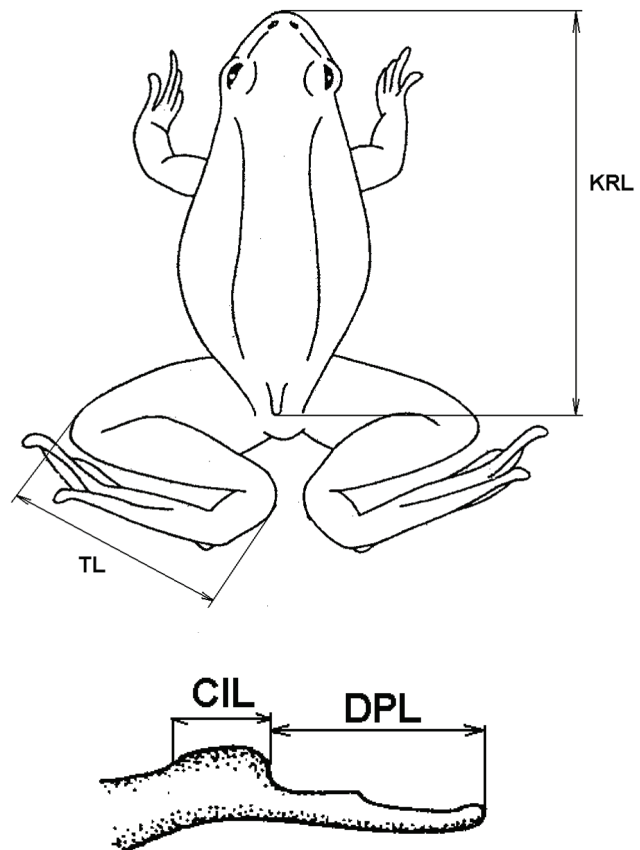


Fig. 5. Morfometrie bij groene kikkers: KRL: kopromplengte, TL: tibialengte, DPL: lengte van de eerste teen en CIL: lengte van de hielgewrichtsknobbel

6.3 Morfologie en morfometrie van groene kikkers in Vlaanderen

De meeste gevangen kikkers werden onderworpen aan een morfologisch en morfometrisch onderzoek. De morfometrie werd enkel bepaald op volwassen ($\geq 3^{\circ}$ kalenderjaar) kikkers. Eerst werden deze kikkers op voorhand (*a priori*) gedetermineerd op basis van morfologische kenmerken zoals de vorm van de hielgewrichtsknobbel (belangrijkste aandachtspunt), de kleur van de rug en van de vlekken op de rug, de vorm van de rugvlekken, de kleur van de marmertekening, de grondkleur van de achterkant van het

scheen- en dijbeen en het al dan niet bezitten van een vertebrale streep op de rug en van een doorlopende reeks laterale vlekken tussen rug en buik. Mannetjes en vrouwtjes van geslachtsrijpe dieren kunnen gemakkelijk van elkaar onderscheiden worden aan de hand van het al dan niet bezitten van een kwaakblaas (aanwezig bij de mannetjes, afwezig bij de vrouwtjes) en aan de hand van de paarknobbels op de eerste vinger (enkel bij de mannetjes). De belangrijkste morfometrische kenmerken (fig. 5) zoals de kopromplengte (KRL; gemeten vanaf de tip van de snuit tot het achterste eind van het staartbeen (ischius)), de lengte van het scheenbeen (tibialengte of TIL), de lengte van de eerste teen (digitus primus lengte of DPL) en de lengte van de hielgewrichtsknobbel (lengte callus internus of CIL) werden gemeten. De metingen gebeurden met behulp van een schuifpasser tot op 0,1 mm nauwkeurig en uitgedrukt in mm. De morfometrische data werden statistisch verwerkt met het computerprogramma Statistica 6.0 (Statsoft) en onderworpen aan een discriminant analyse met inachtneming van de voorwaarden ervan. Gelet op het seksueel dimorfisme bij groene kikkers werden vrouwtjes en mannetjes afzonderlijk behandeld.

6.4 Determinatie van groene kikkers op basis van de paringsroep en andere roepen

Gehoor-, oog- en smaakzintuigen en seksuele feromonen behoren tot de zogenaamde gedragsmechanismen die zorgen voor biologische isolatie tussen taxa (Dubois, 1988). Paringsroepen zijn veelal soortspecifiek en worden door mannetjes groene kikkers geproduceerd om vrouwtjes te lokken. Aan de hand van deze specifieke geluiden kunnen de meeste Europese groene kikkers relatief gemakkelijk gedetermineerd worden, zowel auditief als door fonetisch onderzoek. Paringsroepen zijn daarom even waardevol - soms zelfs beter - voor de determinatie van de soorten als morfologische kenmerken (Wahl, 1969; Nevo & Schneider, 1983; Schneider & Steinwarz, 1990). Niet zelden hoort men bij deze paringsroepen een duidelijk scherp 'pfiff'-geluid. De roep van de Levantijnse meerkikker is eveneens vrij specifiek (Schneider *et al*, 1992; Schneider & Sinsch, 1999). In zijn natuurlijk areaal duurt hij gemiddeld 529,53 ms (sd=130,10) en bezit gemiddeld 10,42 pulsgroepen, die elk op hun beurt 10,08 pulsen bevatten. Naar het einde van een serie toe zijn de roepen dikwijls langer, met meer dan 20 pulsgroepen per roep. Anatolische meerkikkers zouden in hun paringsroep onderscheiden kunnen worden van Levantijnse meerkikkers doordat het interval tussen de pulsgroepen van de roep groter is dan dat van de Levantijnse meerkikkers (Plötner, 2005) maar dit roepkenmerk is temperatuursafhankelijk.

Jammer genoeg is de paringsroep slechts over een relatief vrij korte periode van het jaar hoorbaar en de meeste roepactiviteiten zijn waar te nemen in volle voortplantingsperiode, wanneer de roepende mannetjes zich in paarkoren verzamelen. Deze periode situeert zich doorgaans vanaf midden april tot begin juni met soms nog een korte opflakking bij de Europese meerkikker tijdens mooi weer midden augustus.

Groene kikkers produceren naast de paringsroep nog drie andere soorten roepen: een territoriumroep, een bevrijdingsroep en een schrikroep. Deze roepen zijn echter veel minder bruikbaar voor soortspecifieke determinatie. Enkel geoefende veldwerkers kunnen op basis van de territoriumroep de Bastaardkikker van de Meerkikker onderscheiden. Meerkikkers produceren ook frequenter een schrikroep dan andere soorten.

De territoriumroep van de Bastaardkikker is kort. Bij de Bastaardkikker is de meest gehoorde territoriumroep een korte keelroep 'uóck-uóck', waarbij de klemtoon vooral op de 'o' ligt. De duur ervan schommelt tussen 226 en 304 ms en is gekenmerkt door 45 - 58 pulsen (Wahl, 1969). De tweede variant van territoriumroep is iets langer en schommelt tussen 260 en 404 ms. Het is eveneens een kort 'úock', maar nu ligt de klemtoon meer op de 'u'. Het aantal pulsen bedraagt 62 - 78. Beide territoriumroepen hebben nagenoeg eenzelfde frequentiemaximum van 5 tot 6,4 kHz en de hoogste intensiteiten in het frequentiespectrum

zijn waar te nemen rond 0,4 kHz, in frequentiemodulaties tussen 0,75 -1,75 kHz en 4,0 - 4,25 kHz en rond 5 kHz. De tweede variant van de territoriumroep differentieert zich in die zin van de eerste variant doordat er bij de eerstgenoemde halverwege de roep een lichte terugval is van de frequentiemodulatie (Wahl, 1969).

De bevrijdingsroep wordt vooral tijdens de voortplantingsperiode geproduceerd, wanneer twee mannetjes elkaar bespringen en de ene partner niet gediend is met het homoseksueel gedrag van de andere. Maar ook wijfjes laten een bevrijdingsroep horen wanneer ze niet akkoord gaan met de paringspoging van de mannelijke partner. Een bevrijdingsroep bestaat uit zeer korten pulsen die, afhankelijk van de soort, gescheiden zijn door langere of kortere intervallen en waarvan de amplitude het kleinst is bij het begin van de roep en sterker wordt naar het midden toe om vervolgens naar het einde toe terug af te zwakken (Schneider & Brzoska, 1981). Bij de Bastaardkikker, die een intermediaire bevrijdingsgroep heeft in vergelijking tot de twee biologische oudersoorten, klinkt de roep als een knorrend geluid dat zich kenmerkt door twee variaties. De duur van deze roep varieert tussen 514 en 840 ms met 9 - 14 pulsen (lange variant) of tussen 264 en 427 ms met soms een hoger aantal pulsen (korte variant). De duur van de pulsen bedraagt 5 - 28 ms, de intervallen 30 - 42 ms. Bij intensieve omklemming van het mannetje wordt de tweede variant van de bevrijdingsroep geproduceerd.

Bevrijdingsroepen bereiken een hogere frequentie (tot 7,5 kHz) dan territoriumroepen (Wahl, 1969) en deze hogere frequenties worden vooral waargenomen bij de Poelkikker en de Bastaardkikker. Bij de Meerkikker daarentegen is 3 kHz het maximum (Schneider & Brzoska, 1981).

De schrikroep van groene kikkers is een kort 'pfiiff'-geluid, dat men vooral kan horen wanneer ze bij verstoring in het water duiken, maar kan ook frequent gehoord worden zonder enige aanwijsbare vorm van verstoring.

Op heel wat locaties werden paringsroepen van roepende mannetjes en andere roepen geregistreerd door middel van een Sennheiser microfoon ME67 en een Tascam Pocket studio 5 en gevisualiseerd met computerprogramma PRAAT van de leerstoelgroep Fonetische Wetenschappen van de Universiteit van Amsterdam, geschreven door Paul Boersma en David Weenink. Statistische analyse van de data gebeurde eveneens met Statistica 6.0 (Statsoft). Voor de soortdeterminatie werd vooral de paringsroep gebruikt.

6.5 Resultaten

6.5.1. Soortbepaling aan de hand van moleculaire analyses

Op een tiental jaar tijd werden in Vlaanderen en in het Brussels Hoofdstedelijk Gewest bijna 1.200 groene kikkers gevangen voor soortbepaling door middel van moleculaire analyses. Op twee overlappende subsets van de volledige dataset werden twee afzonderlijke moleculaire studies uitgevoerd om de aanwezigheid van uitheemse groene kikker soorten in het wild te bepalen. De eerste studie omvatte 47 bemonsterde plaatsen met een totaal van 446 gevangen Meerkikkers *sensu lato*. Tevens bevatte deze studie een staal van negen groene kikkers uit de Franse handel (Centre d'Élevage d'Artenay Domaine Saint-Louis, Artenay, Frankrijk), legaal aangekocht door de Katholieke Universiteit van Leuven voor wetenschappelijke doeleinden. Fylogenetische analyse van de gevangen kikkers samen met het referentiestaal uit de handel toonde aan dat naast de Europese meerkikker (*P. ridibundus*) ook de Anatolische meerkikker (*P. cf. bedriagae*) in ons land aanwezig is (Fig. 5). Bovendien werden in het staal uit de Franse handel identieke haplotypes (DNA sequenties) met inheemse groene kikkers teruggevonden (fig. 5). Dit suggereert een sterk verband

tussen de handel en de aanwezigheid van de Europese en Anatolische meerkikker in ons land (Holsbeek *al.*, 2008).

In de tweede studie werden 50 locaties bemonsterd, waarbij 506 Meerkikkers *sensu lato* gevangen werden. Ook werd een staal uit de Belgisch handel opgenomen in deze studie. Vier 'Egyptische' meerkikkers werden ons legaal verkocht in De Wase Vijverwinkel in Sint Niklaas. Fylogenetische analyse van alle kikkers (referentiestalen, gevangen kikkers in Vlaanderen en de aangekochte 'Egyptische' kikkers) onthulde de aanwezigheid van twee andere uitheemse soorten: de Levantijnse meerkikker (*P. bedriagae*) en de Iberische meerkikker (*P. perezi*) (fig. 7). Het Iberische meerkikkergenoom werd cryptisch teruggevonden in een op een Bastaardkikker gelijkend individu wat de aanwezigheid suggereert van *P. perezi* in het verleden. De Levantijnse meerkikker werd teruggevonden in het staal en in een tuinvijver te Hamme. Deze observatie kan de aanwezigheid van uitheemse groene kikkersoorten in Vlaanderen opnieuw met zekerheid linken aan de handel (Holsbeek *et al.*, 2009b).

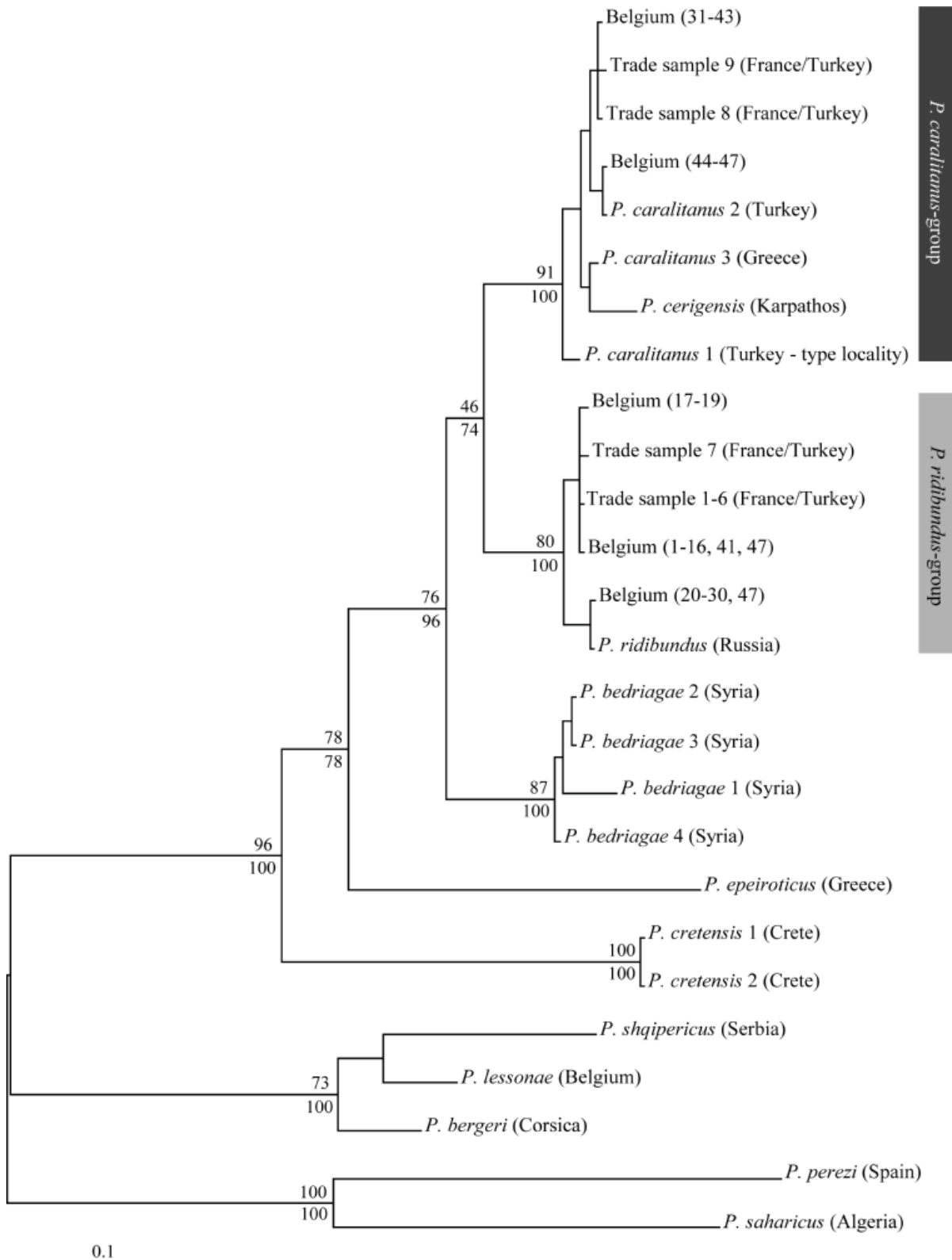


Fig. 6. *Fylogenetische verwantschappen tussen 26 haplotypes van Pelophylax spp. gebaseerd op sequentie variatie ter hoogte van ND1, gedetermineerd met behulp van Bayesian Inference. De cijfers bovenop de vertakkingen geven de betrouwbaarheid aan, bekomen door de analyse 1.000 keer te herhalen (ML bootstrap). De cijfers onder de takken geven de Bayesian posterior probabiliteiten weer. De schaal onderaan refereert naar een genetische afstand van 0.1 eenheden (Holsbeek et al., 2008)*

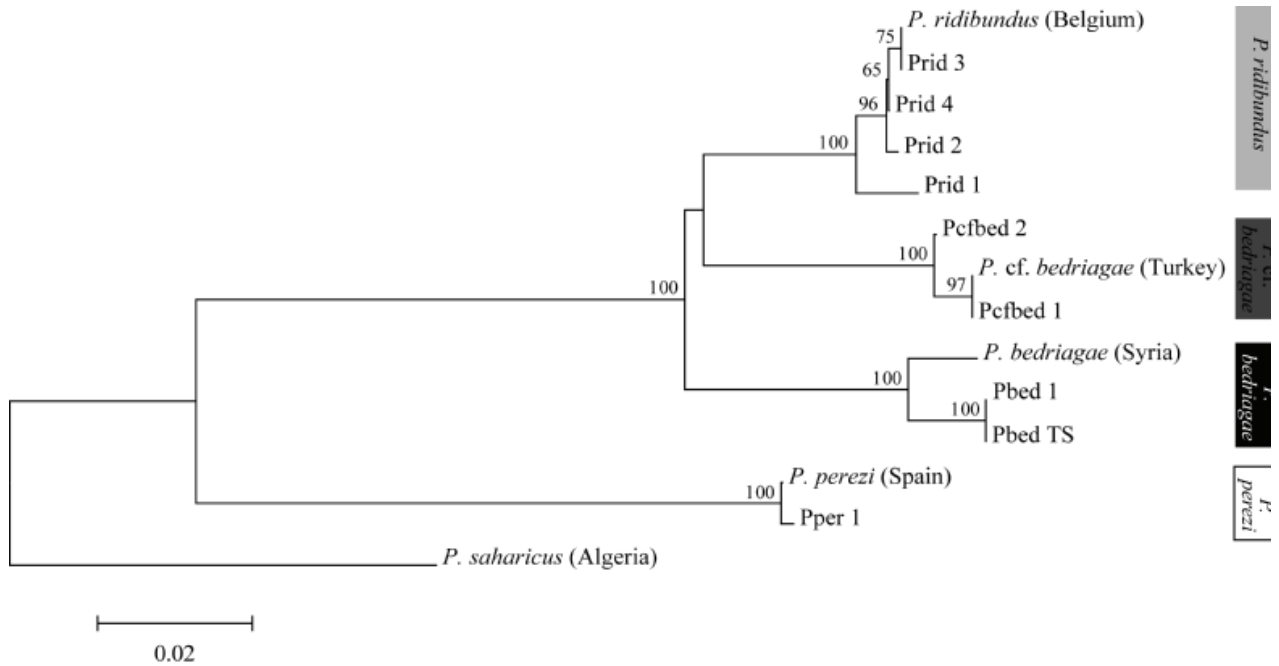


Fig. 7. Fylogenetische verwantschappen tussen de verschillende haplotypes van *Pelophylax* spp. gebaseerd op sequentie variatie ter hoogte van ND1, gedetermineerd met behulp van Neighbour Joining methode. De cijfers op de vertakkingen geven de betrouwbaarheid aan, bekomen door de analyse 1.000 keer te herhalen. De schaal onderaan refereert naar een genetische afstand van 0.02 eenheden (Holsbeek et al., 2009b)

6.5.2. Vergelijkend onderzoek morfologie - morfometrie

581 Bastaardkikkers (420 ♂♂, 161 ♀♀), 165 Poelkikkers (163 ♂♂, 102 ♀♀) en 157 Meerkikkers (145 ♂♂, 112 ♀♀) werden bestudeerd op morfometrische kenmerken. Alle afmetingen zijn significant verschillend tussen de drie taxa (Kruskal Wallis, $p < 0,001$, fig. 8). De canonische scores worden weergegeven in figuur 9. De multivariate analyse toont duidelijk aan dat er op basis van een vergelijkend onderzoek tussen morfologische en morfometrische eigenschappen vrij goede overeenstemming is tussen de op voorhand (*a priori*) gedetermineerde dieren en de naderhand (*a posteriori*) volgende classificatie (Tabel 1). Enkel bij Meerkikker *sensu lato* is er minder overeenstemming en worden er op basis van hun morfometrie meer dieren als Bastaardkikker geklasseerd. Concreet samengevat: de in ons land levende soorten van het groene kikkercomplex (de Bastaardkikker, de Poelkikker en de Meerkikker *sensu lato*) zijn op basis van hun morfologische en morfometrische kenmerken met vrij grote zekerheid van elkaar te onderscheiden en hierbij is de determinatie aan de hand van de vorm en uitzicht van de hielgewrichtsknobbel zeer doorslaggevend. Vergelijking van het morfologisch onderzoek met de soortdeterminatie op basis van het DNA-onderzoek geeft nog betere resultaten met zelfs een correcte overeenstemming wat de Poelkikkermantjes betreft (Tabel 1).

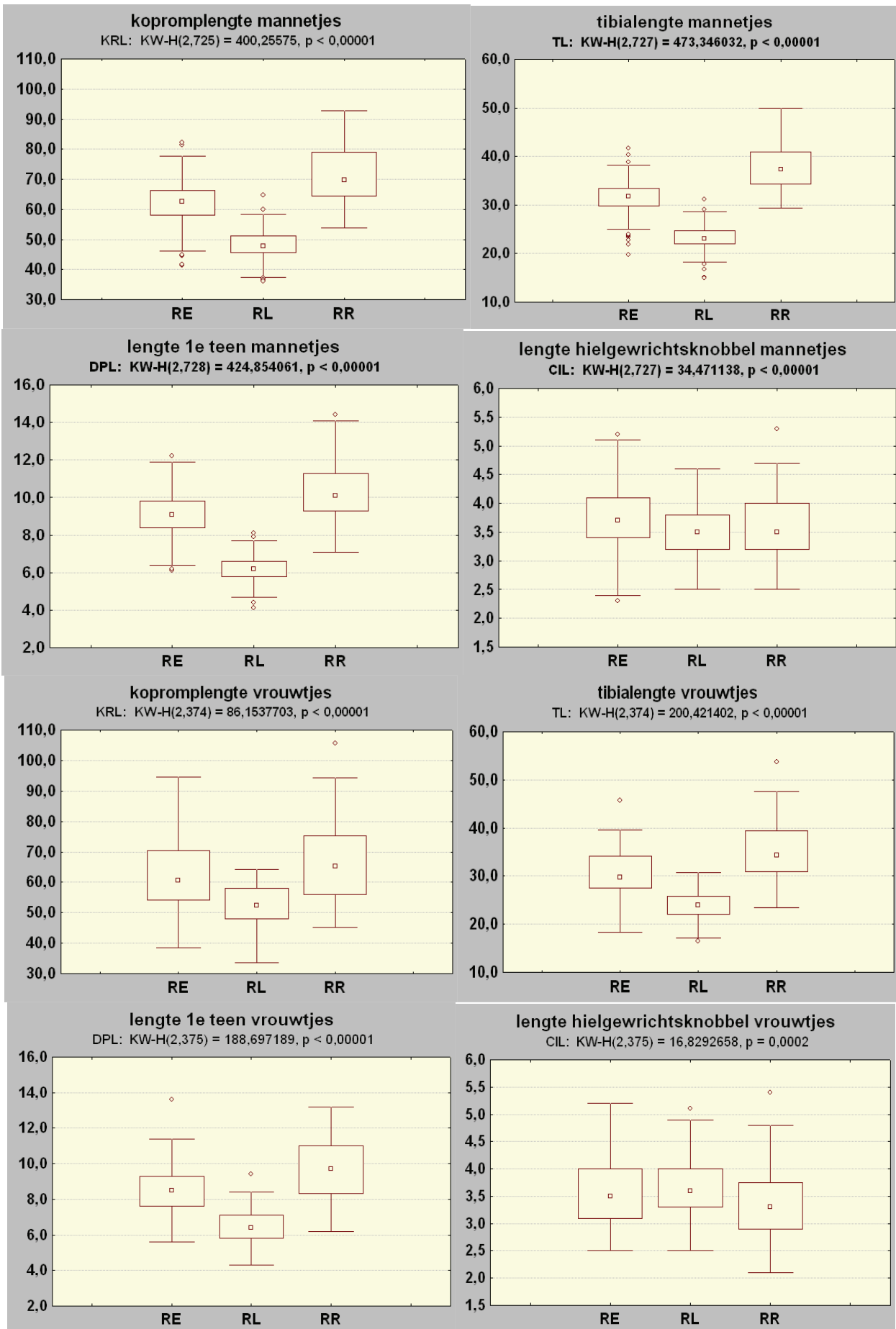


Fig. 8. Morfometrie van de volgens de multivariaat analyse geclassificeerde Bastardkickers (RE), Poelkickers (RL) en Meerkickers (RR)

mediaanwaarde

25%-75%

spreiding

extremen

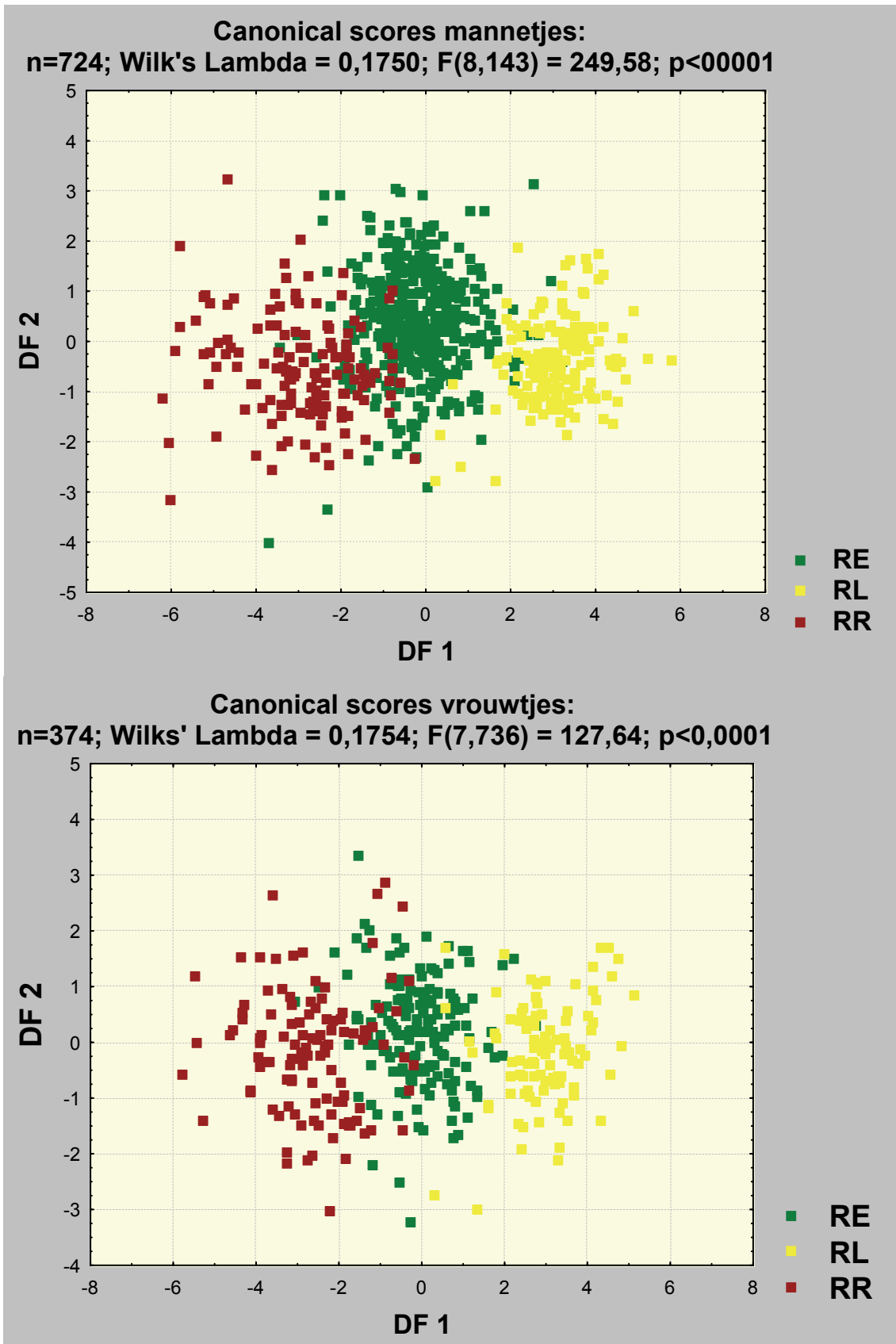


Fig. 9. De multivariaat analyse toont duidelijk aan dat er op basis van morfometrische kenmerken drie groepen te onderscheiden zijn.

morfologie/morfometrie	classificatie a posteriori / mannetjes				classificatie a posteriori / vrouwtjes				
	% correct	RE	RL	RR	% correct	RE	RL	RR	
Bastaardkikker (RE)	94	393	11	13	RE	90	144	7	9
Poelkikker (RL)	97	5	158	0	RL	95	5	97	0
Meerkikker (RR)	80	29	0	115	RR	84	18	0	94
Totaal	92	427	169	128	Totaal	90	167	104	103

morfologie/DNA	classificatie a posteriori / mannetjes				classificatie a posteriori / vrouwtjes				
	% correct	RE	RL	RR	% correct	RE	RL	RR	
Bastaardkikker (RE)	92	60	4	1	RE	93	52	0	4
Poelkikker (RL)	100	0	72	0	RL	97	1	39	0
Meerkikker (RR)	87	4	0	27	RR	91	4	0	43
Totaal	93	64	76	28	Totaal	93	57	39	47

Tabel 1. Resultaten van het vergelijkend onderzoek tussen morfologie en morfometrie en tussen morfologie en moleculair onderzoek

6.5.3. Paringsroepen

De paringsroep van de Poelkikker (fig. 10) kenmerkt zich door een rij van op elkaar volgende pulsgroepen die door zeer korte intervallen van elkaar gescheiden zijn. Het aantal pulsgroepen per roep kan meer dan 40 bedragen. Doordat de amplitude van de afzonderlijke pulsen periodiek verandert, bestaat de paringsroep uit verschillende impulsgroepen die echter zo dicht bij elkaar liggen dat ze op het oscillogram moeilijker van elkaar te onderscheiden zijn. Het aantal pulsen per pulsgroep (fig. 10) in de paringsroep van enkele Poelkikkers gaf volgende resultaten: $x=3,11$, $se=0,17$, $n=9$. Bij verhoogde temperatuur wordt de duur van de intervallen tussen de pulsgroepen en het aantal pulsgroepen per roep kleiner en dus verkort de totale roepduur (Schneider *et al.*, 1979). De roep is zachter dan die van de Bastaardkikker en de waarnemer krijgt de indruk dat hij dieper uit de keel komt. Bij de Bastaardkikker bestaat de roep eveneens uit korte impulsen, maar die zijn al duidelijker in groepen geordend omdat die door iets langere intervallen zijn gescheiden (fig. 11). Het aantal pulsgroepen bij de Bastaardkikker kan zowel individueel als tussen de individuen onderling vrij sterk variëren. Er zijn meer pulsen per pulsgroep (fig. 11) dan bij Poelkikker: $x=6,36$, $se=0,27$, $n=10$.

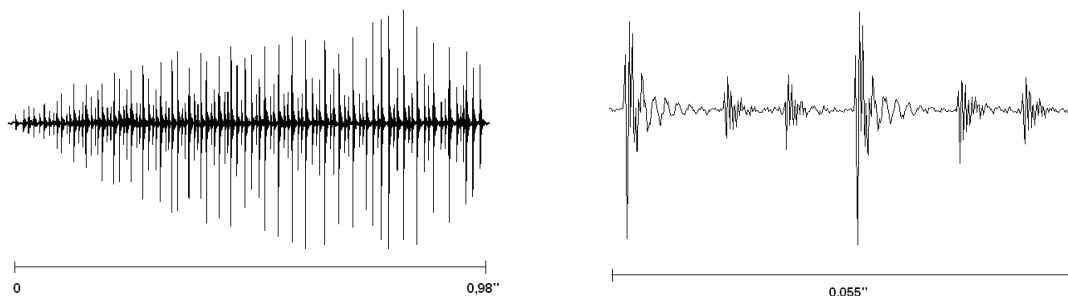


Fig. 10. Sonogram van de paringsroep van de Poelkikker (links) en van het aantal pulsen per pulsgroep (twee pulsgroepen zijn afgebeeld) (rechts)

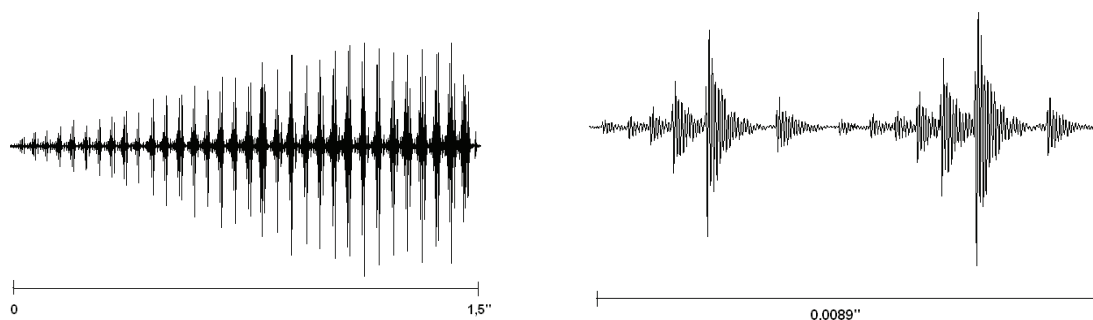


Fig. 11. Sonogram van de paringsroep van de Bastardkikker (links) en van het aantal pulsen per pulsgroep (twee pulsgroepen zijn afgebeeld) (rechts)

Meerkikkers hebben een heel andere roep dan Poelkikkers en Bastardkikkers. Deze roep wordt gekarakteriseerd door op elkaar volgende 'kè-kè-kè-kè-kè-kè-kè-kè'-tonen die soms vrij kort zijn. Niet zelden hoort men bij deze paringsroepen duidelijk scherp 'pfiif'-geluid. De paringsroep is samengesteld uit duidelijk afgebakende pulsgroepen die op hun beurt een aantal pulsen bevatten (fig.12).

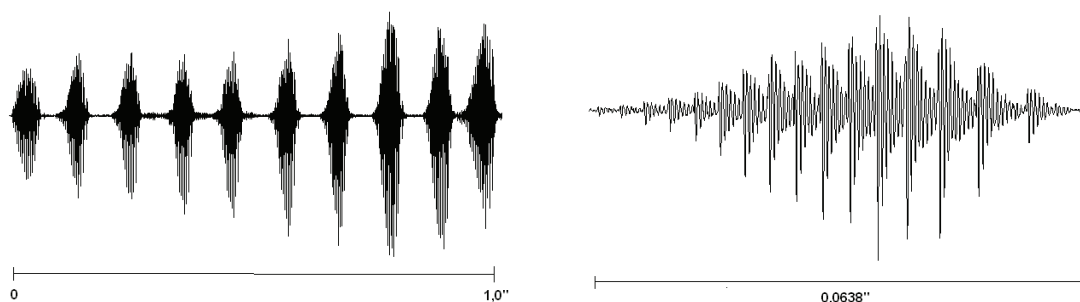


Fig. 12. Sonogram van de paringsroep van de Meerkikker : aantal pulsgroepen per roep (links) en aantal pulsen per pulsgroep (één pulsgroep is afgebeeld) (rechts)

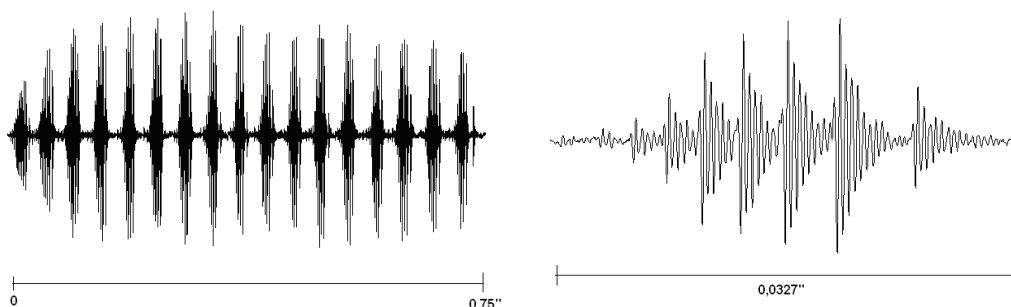


Fig. 13. Sonogram van de paringsroep van de Levantijnse meerkikker: aantal pulsgroepen per roep (links) en aantal pulsen per pulsgroep (één pulsgroep is afgebeeld) (rechts)

Zoals bij de andere verwanten uit de heterogene meerkikkergroep zijn sommige parameters van de roep, zoals de duur van de pulsgroepen en hun intervallen, de pulsgroeperperiode en pulsgroepen per seconde temperatuurafhankelijk. Andere roepkenmerken, zoals het aantal pulsgroepen per roep en het aantal pulsen per pulsgroep, de roepduur, de roepperiode en het interval tussen de roepen, zijn dat niet (Schneider & Sinsch, 1999). Deze roepkenmerken laten daarom toe de Europese meerkikker te onderscheiden van de Levantijnse meerkikker en de Anatolische groep. Vooral in het aantal pulsgroepen per roep en het aantal pulsen per pulsgroep kunnen we duidelijk de Levantijnse en Europese meerkickers van elkaar onderscheiden. Bij de roep van de Europese meerkikker is het aantal pulsgroepen per roep ($\bar{x}=6,86$, $se=0,57$, $n=13$) beduidend lager dan bij de Levantijnse meerkikker ($\bar{x}=14,00$, $se=0,57$, $n=3$) maar het aantal pulsen per pulsgroep is bij de Europese meerkikker hoger ($\bar{x}=20,69$, $se=1,13$, $n=13$) dan bij zijn Levantijnse soortgenoot ($\bar{x}=7,66$, $se=0,57$, $n=3$). (zie fig. 12 en 13). Ter vergelijking: in het natuurlijk areaal duurt de roep van de Levantijnse meerkikker 529,53 ms (s.d.=130,10) en zijn er gemiddeld 10,42 pulsgroepen die elk op hun beurt 10,08 pulsen bevatten. Naar het einde van een serie toe zijn de roepen dikwijls langer met meer dan 20 pulsgroepen per roep (Schneider & Sinsch, 1999; Schneider *et al.*, 1992).

De geluidssterkte, de frequentie en het aantal pulsgroepen per roep neemt dikwijls opvallend toe tijdens de duur van het roepen (fig. 14). In de praktijk vertaalt de roep van Levantijnse en Anatolische meerkickers zich door een sneller op elkaar volgend aantal pulsgroepen dan bij de typische lachende roep van Europese meerkickers.

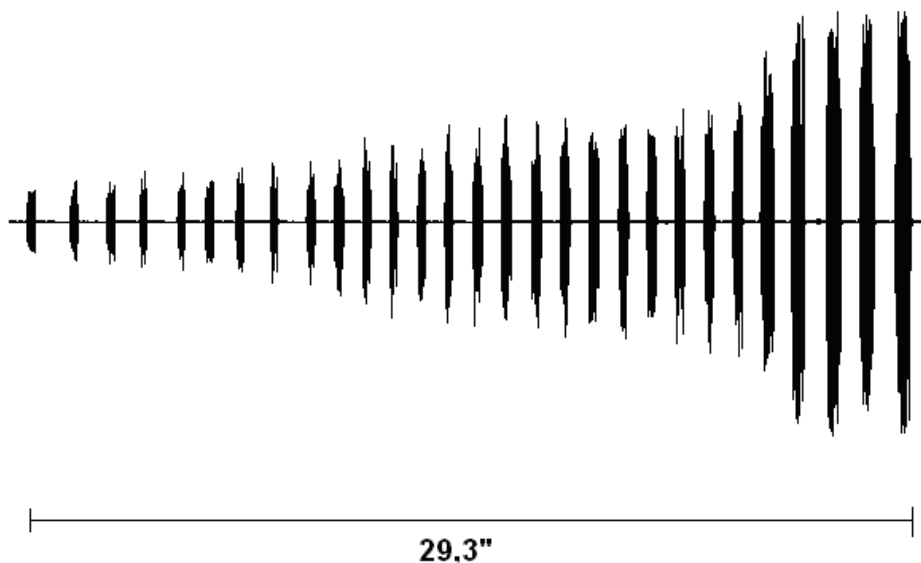


Fig. 14. Reeks paringsroepen van de Levantijnse meerkikker

Anatolische meerkickers zou men kunnen onderscheiden van Levantijnse meerkickers omdat hun pulsgroepintervallen beduidend korter zijn (Joermann *et al.*, 1988; Schneider & Sinsch, 1998; Plötner, 2005), maar dan moet je ook met de watertemperatuur rekening houden. Meer geluidsopnamen van roepende mannetjes zullen hierover in de toekomst wellicht meer duidelijkheid scheppen.

7 Historiek, morfologie, biologie en verspreiding van de in Vlaanderen en het Brussels Hoofdstedelijk Gewest levende groene kikkers

De Poelkikker - *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882)

Poolfrog – Grenouille de Lessona – Kleiner Wasserfrosch

Etymologie

Genoemd naar de Franse naturalist R.P. Lesson (1794-1849), die verschillende geïllustreerde werken schreef over de natuur, meestal over vogels. Hij schreef o.a. drie bekende werken over kolibries.

Voornaamste synonymie

***Rana esculenta* var. *sylvaticus* Koch, 1872** (Ber. Senckenb. Naturf. Ges. 1871-1872: 150). Types: onbekend. Terra typica: omgeving Frankfurt am Main (50°07' N, 08°40' O), omgeving Rödelheim, Hengster bij Offenbach, Duitsland. Teruggebracht tot omgeving Frankfurt/Main door Mertens & Wermuth 1960 (Die Amphibien und Reptilien Europas, Dritte Liste nach dem Stand von 1. Januar 1960, Frankfurt/Main, Waldemar-Kramer: i-xi + 1-264). In synonymie met '*Rana esculenta*' door Boulenger 1898 (Tailless Batr. Eur. 266). Reeds in gebruik door *Rana sylvatica* LeConte, 1825 (Annals Lyc. Nat. Hist. New York 1(2): 282). In synonymie (subjectief senior synoniem) met *Rana lessonae* door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 165).

'*Rana meridionalis*' Lataste, 1876 (Actes Soc. linn. Bordeaux 31: 13). Types: niet vermeld. Terra typica: Bondy (48°54' N, 02°28' O), Seine-Saint-Denis, Frankrijk. In synonymie door Boulenger 1898 (Tailless Batr. Eur. 271). Nomen nudum omwille van het feit dat de naam gepubliceerd werd in synonymie en niet gebruikt werd als een beschikbare naam voor 1961. In synonymie (subjectief senior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 162).

***Rana esculenta acutirostris* Lessona, 1877** (Atti r. Accad. Lincei (3) 1: 1061). Types: onbekend. Terra typica: Saluzzo (44°39' N, 07°29' O), Mondovi (44°21' N, 07°45' O), Cuneo (44°23' N, 07°32' O), zuidelijk Piemonte, Italië. Reeds in gebruik door *Rana temporaria* var. *acutirostris* Fatio, 1872 (328). In synonymie door Camerano 1882 (C.R. Soc. Franç. Avanc. Sci 10: 686) en Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 166) (subjectief senior synoniem).

***Rana esculenta obtusirostris* Lessona, 1877** (Atti r. Accad. Lincei (3) 1: 1061). Types: onbekend. Terra typica: noordelijk Piemonte, Italië. Reeds ingenomen door *Rana temporaria* var. *obtusirostris* Fatio, 1872 (329). In synonymie door Hotz & Bruno 1980 (Accad. Naz. Sci. XL, Mem. Sci. Fis. Nat. 98: 86) en Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 166) (subjectief senior synoniem).

***Rana esculenta* var. *lessonae* Camerano, 1882** (C. r. Soc. fr. Av. Sci. 10: 686). Types: niet vermeld; MSNT volgens Balleto, Cherchi, Salvidio, Lattes, Malacrida, Gasperi & Doria 1986 (Boll. Zool., Torino 53: 107). Terra typica restricta door aanduiding van lectotype (MSNT An 718.1), Balleto *et al.*, 1986: Testona, ten oosten van Moncalieri (45°00' N, 07°41' O), Turijn, Italië.

'*Rana esculenta* subsp. *lessonae* var. *immaculata*' Camerano, 1884 (Mem. Accad. Sci. Torino, Cl. Sci. Fis. Mat. Nat. (2)35: 250). Types: MSNT. Terra typica: Piemonte, Novarese, Veneto, Italië. Niet-beschikbare naam om reden van quadrinominale nomenclatuur. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 169).

'*Rana esculenta lessonae* var. *maculata*' **Camerano, 1884** (Mem. Accad. Sci. Torino, Cl. Sci. Fis. Mat. Nat. (2)35: 250). Types: MSNT. Terra typica: Novarese, Veneto, Italië. Niet-beschikbare naam om reden van quadrinominale nomenclatuur en reeds ingenomen door *Rana maculata* Brocchi, 1877. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 169) - Italië.

'*Rana esculenta lessonae* var. *nigrovittata*' **Camerano, 1884** (Mem. Accad. Sci. Torino, Cl. Sci. Fis. Mat. Nat. (2)35: 250). Types: MSNT. Terra typica: Barbarighe ten zuidwesten van Cavarzere (45°08' N, 12°05' O), provincie Venetië, Italië. Niet-beschikbare naam om reden van quadrinominale nomenclatuur. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 169).

'*Rana esculenta lessonae* var. *punctata*' **Camerano, 1884** (Mem. Accad. Sci. Torino, Cl. Sci. Fis. Mat. Nat. (2)35: 250). Types: MSNT. Terra typica: Novara provincie (Piëmonte), Italië. Niet-beschikbare naam om reden van quadrinominale nomenclatuur en reeds ingenomen door *Rana punctata* Daudin, 1802 (= *Pelodytes punctatus*). In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 169).

***Rana esculenta* var. *bolkayi* Fejérvary, 1909** (Beitr. Herp. Rhonetal 20). Types: niet vermeld. Terra typica: moerassen van de Rhône-monding aan het meer van Genève te Villeneuve (46°24' N, 06°55' O), Noville (46°23' N, 06°54' O), Roche (46°23' N, 06°56' O) en Bex (46°16' N, 07°01' O), Kanton Vaud en Bouveret (46°23' N, 06°52' O) en Collombey (46°17' N, 06°56' O), Kanton Valais - Zwitserland. In synonymie door Fejérváry 1923 (Mag. Tudom. Akd. Balkan-Kutat, Tudomán. Eredm. 1: 32) en Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 171) (subjectief junior synoniem).

***Rana lessonae* *pannonica* Karaman, 1948** (Prilog Herpetol. Srbije 16). Types: niet bekend. Terra typica: Obedska bara (44°42' N, 18°00' O) en Beocin (45°13' N, 19°43' O), Vojvodina, Joegoslavië; Smederovo (44°40' N, 20°56' O), Srbija, Joegoslavië; Vukovar (45°21' N, 19°00' O), Ilok (45°13' N, 19°23' O), Ludina-Vidrenjak (45°04' N, 16°35' O) en Zagreb (45°48' N en 15°58' O), Kroatië; Prud (45°04' N, 18°27' O), Bosnië-Herzegovina. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 176).

***Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882)** (Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green and Wheeler, 2006. The Amphibian Tree of Life, Bulletin of the American Museum of Natural History, number 297).



Fig. 15. Poelkikker vrouwtjes in het natuureservaat De Blankaart (foto Sigrid Verhaeghe) en in De Kalmthoutse heide (foto Hugo Willocx)

Morfologie en morfometrie

Camerano (1882) beschreef de Poelkikker (fig. 15) als een variëteit van de Bastaardkikker. Boulenger (1921) beschouwde hem als een kortbenige variant. Wanneer de achterpoten naar voor gestrekt worden, reikt het hielgewricht meestal niet tot de ogen. Dit is een van de kenmerken om hem te onderscheiden van de andere groene kikkers. De Poelkikker is de kleinste soort van de Europese groene kikkers. Voor de morfometrische data van de in Vlaanderen onderzochte Poelkikkers verwijzen we naar figuur 5. De hielgewrichtsknobbel (metatarsusknobbel of callus internus) is volgens ons onderzoek het belangrijkste kenmerk om de Poelkikker van de Bastaardkikker en de Meerkikker *sensu lato* te onderscheiden. Die is opvallend groot en halvemaanvormig (fig. 16).

Wat de lichaamskleur betreft, karakteriseert het merendeel van de Poelkikkers in Vlaanderen zich door een grasgroene bovenkant van het lichaam, hoewel in veel populaties ook dieren voorkomen waarbij een gedeelte van de rug een bruine tint vertoont. Bruinverkleuring van de rug zou vooral tijdens de voortplantingsperiode optreden (Plötner, 2005). Poelkikkers met een blauwe rug hebben we in Vlaanderen nog niet gevonden. De pigmentvlekken op de rug zijn zwart tot zwartbruin en niet bruin zoals bij de Meerkikker. De meerderheid van de dieren, zowel mannetjes als wijfjes, bezitten een helgroene streep op het midden van de rug (fig. 26). De boven het trommelvlies beginnende klierlijsten zijn bronsbruin en zetten zich duidelijk van de groene rugkleur af maar zijn wel onderbroken op het laatste deel van het lichaam. Op de flanken zijn de donkere pigmentvlekken veelal tot onregelmatige banden samengesmolten. De pigmentvlekken op de poten zijn donkerbruin tot zwart, groter dan die op de rug en eveneens dikwijls met elkaar versmolten. De buikzijde is meestal niet of zwak gevlekt. Een zeer opvallend kleurkenmerk is de gele tot oranje grondkleur op de achterkant van de dijen.



Fig. 16. Vorm en relatieve lengte van de hielgewrichtsknobbel tot de eerste teen bij de Poelkikker (foto's Jan Van Der Voort en Marc Herremans)

In tegenstelling tot de Meerkikker treedt er bij de Poelkikker een duidelijk seksueel dimorfisme op tijdens de voortplantingstijd. De wijfjes behouden het hele jaar door dezelfde kleur, bij de mannetjes echter kleurt de bovenkant citroengeel, soms zelfs in die mate dat ook de dorsale pigmentvlekken grotendeels of zelfs helemaal verdwijnen. Ook de keel kleurt dan citroengeel. De onderkant van Poelkikkers is doorgaans niet of zwak gevlekt. De mannetjes bezitten tijdens de paartijd grijze paarknobbels aan de basis van de duim en laten zich het hele jaar door onderscheiden van de wijfjes door hun forser gebouwde voorste ledematen, een kenmerk dat ook bij de meeste andere soorten groene kikkers is waar te nemen. De kwaakblazen van de mannetjes zijn niet gepigmenteerd, zodat ze in rusttoestand bleekgrijs of roodachtig zijn en in opgeblazen toestand wit.

Foeragegedrag en voortplanting

Door zijn kortere achterpoten is de Poelkikker een slechtere zwemmer dan de Meerkikker. De Poelkikker foerageert vrij frequent op het land. Het is bekend dat Poelkikkers doorgaans op het land overwinteren, hoewel een groot aantal dieren dit ook in het water doet. Met behulp van zijn grotere hielgewrichtsknobbel kan hij zich in een zachte bodem vrij goed ingraven. Door zijn sterk terrestrisch foeragegedrag zijn migraties tussen populaties zeer gewoon. Migraties grijpen voornamelijk plaats vanaf maart - april tot juni en dan vooral bij plotse stijgingen van de temperatuur. In het begin van de lente foerageren de kikkers ook overdag, later op het seizoen vrijwel uitsluitend 's nachts. Drastische veranderingen van de waterspiegel met al dan niet volledig uisdrogen van waterpartijen of het ontstaan van tijdelijke nieuwe waterplassen na hevige en langdurige regen als gevolg kunnen eveneens plotse migraties in kikkerpopulaties veroorzaken. In andere populaties blijkt de trouw aan de habitat tijdens de zomerperiode dan weer vrij groot te zijn (Holenweg *et al.*, 2001). Tengevolge van migraties is de samenstelling van de mengpopulaties soms sterk wisselend, zowel wat betreft de geslachten als de soorten (Gubányi & Creemers, 1994).

Gelet op zijn grootte en zijn veelal terrestrisch foeragegedrag wijkt zowel de trofische als de ecologische niche van de Poelkikker enigszins af van deze van de Meerkikker, zodat voedselconcurrentie en syntoop leven tussen de twee soorten minimaal is. Net zoals alle andere groene kikkers is de Poelkikker een kannibaal, die het aandurft om vrij grote kikkers van de eigen soort of andere soorten naar binnen te werken.

De voortplantingsperiode van de Poelkikker en van zijn geassocieerde hybride, de Bastaardkikker (waarmee hij in Vlaanderen op veel plaatsen mengkolonies vormt), vindt plaats vanaf eind maart tot juni. De kwakende mannetjes verzamelen zich in dichte 'roepgroepen' in vijvers, poelen en sloten om er te paren met de wijfjes van hun eigen soortgenoten of van de Bastaardkikker. Na de voortplantingsperiode gaat een groot deel van de volwassen dieren terug op trektocht in weiden en bossen. Enkel bij droog weer blijven ze aan de waterhabitat gebonden.

Verspreiding in Europa

Het glaciaal refugium van deze soort situeerde zich meer dan waarschijnlijk in het Adriatico-Mediterraan gebied. De Post-Pleistocene verspreiding verliep langs de Alpen in zowel noordwestelijke als noordoostelijke richting. In het noorden bereikte deze soort Zweden tijdens de warme Atlantische periode (Gasc *et al.*, 1997, 2004).

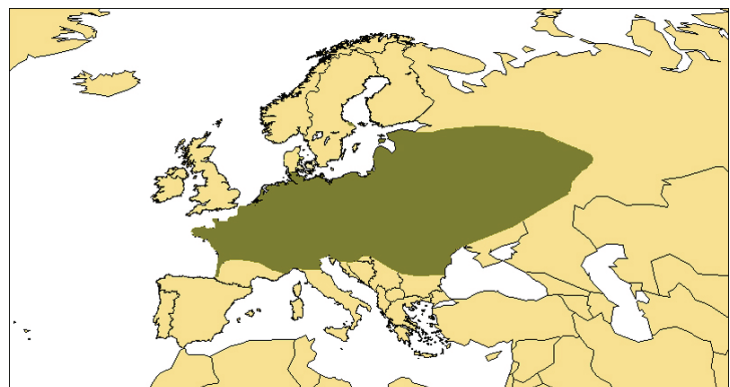


Fig. 17. Verspreiding van de Poelkikker in Europa

De Poelkikker is het meest van alle Europese groene kikkers aangepast aan een koeler klimaat. Dit is vermoedelijk het gevolg van het feit dat zijn Pleistoceen relictareaal zich relatief dicht bij de ijsskap bevond en de 'genpool' van de populatie zich tijdens de duizenden jaren lange isolatie had aangepast aan extremere omstandigheden.

Het areaal van de Poelkikker valt in grote lijnen samen met dat van de Bastaardkikker en strekt zich uit vanaf Frankrijk, België en Nederland – in het zuiden van Engeland is hij op een paar plaatsen geïntroduceerd – oostwaarts door Centraal-Europa tot het stroomgebied van

de Volga (fig. 17). Een aantal populaties leeft ook in een beperkt gebied langs de kust van Uppland in Centraal-Zweden (Ebendal, 1979). De zuidelijke grens van het areaal wordt in Italië gevormd door de lijn Genua-Rimini. In Noord-Italië leeft de Poelkikker in sommige regio's sympatrisch met het Italiaanse zustertaxon, dat door sommige auteurs als een ondersoort beschouwd wordt. Verder oostwaarts volgt ze vooral de noordelijke grens van de Balkanlanden en van het zuiden van de Oekraïne verder noordoostwaarts tot het Oeralgebergte (tot ongeveer 59° O), dat de meest oostelijke grens vormt (Kuzmin, 1999). In het zuiden van Frankrijk is de Poelkikker doorgedrongen tot in het areaal van het perezi-grafisynklepton en hybridiseert er met de Iberische groene kikker. De hybriden zijn echter steriel en hebben bovendien een lage overlevingskans (Daf *et al.*, 2006).

Op de meeste plaatsen leeft de Poelkikker in kleine populaties die dikwijls vrij geïsoleerd van elkaar liggen. Hij verkiest doorgaans kleine waterpartijen in heidegebieden, weiden, cultuurlanden en langs bossen. Hij blijkt sterk gebonden te zijn aan oligotrofe tot mesotrofe waterpartijen op zandgronden (Günther 1974, 1996; Berger, 1988), maar wordt ook in eutrofe waterplassen waargenomen (Bergmans & Zuiderwijk, 1986).

Veel voortplantingsplaatsen van de Poelkikker in Europa worden sterk bedreigd door de industrialisatie van de landbouw. Daarenboven is er een sterke ecologische competitie met de Bastaardkikker en de Meerkikker en lijdt zijn voortplantingspotentieel onder de kruisingen met zijn seksuele parasiet, de Bastaardkikker (Gasc *et al.*, 1997, 2004).

Verspreiding in Vlaanderen en het Brussels Hoofdstedelijk Gewest

In Vlaanderen is er een beduidend verschil (χ^2 -test: 74,86, $p < 0.0001$, $df=1$) in waterhabitatpreferenties tussen de Poelkikker en de Bastaardkikker en bezet de Poelkikker vooral de oligotrofe tot mesotrofe waterpartijen (fig. 18). Dit heeft uiteraard zijn weerslag op het verspreidingsgebied in Vlaanderen.

De verspreiding van de Poelkikker in Vlaanderen wordt weergegeven in figuur 19. De meeste en grootste populaties zijn te vinden in voedselarme tot matig voedselrijke waterpartijen in de Antwerpse Kempen en de heidegebieden van de provincie Limburg (fig. 18). In de provincie Antwerpen situeren ze zich vooral in de Noorderkempen: Kalmthout (de Kalmthoutse heide, het Klein Schietveld), Brecht-Wuustwezel (het Groot Schietveld), Turnhout (het vennengebied), Oud-Turnhout (de Liereman), in Weelde en Ravels, in Tielen heide, Kasterlee (de Tikkebroeken), Poppel (het Overbroek), Arendonk ('t Goorke en de Korhaan), Beerse (Abtsheide), Mol (De Wurft, Buitengoor) en Hoogstraten (Wortel-Kolonie en de Halsche beemden) waar Poelkikkers zowel in eutrofe als mesotrofe waterhabitats gevonden worden. In de Zuiderkempen wordt de Poelkikker gesignaleerd in het Olensbroek en in het Kassenbroek te Rijmenam, een mooi ven dat helaas in het verleden te veel geleden heeft door het insijpelen van huishoudelijk afvalwater. Hier leeft de

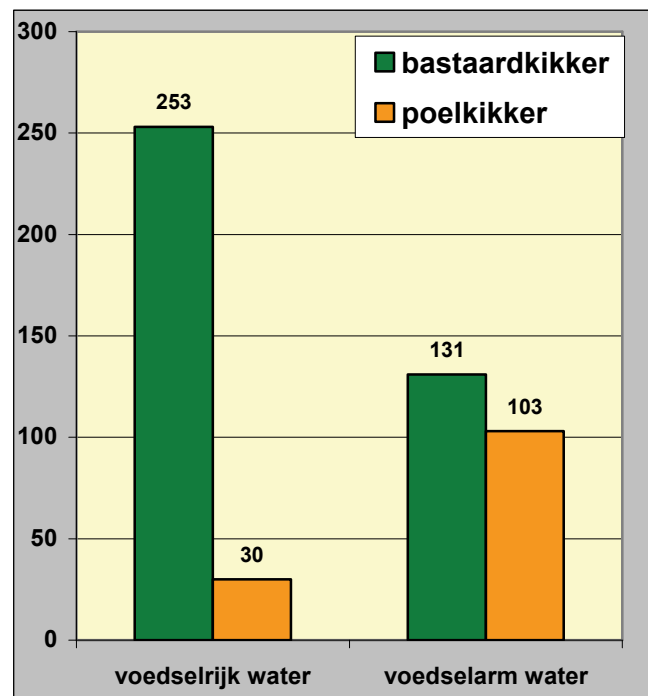


Fig. 18. Waterhabitatkeuze bij Poelkikker en Bastaardkikker. Aantal bezette waterhabitats.

Poelkikker net zoals op enkele andere locaties, samen met de Bastardkikker en de Meerkikker.

In de provincie Limburg situeren zich de belangrijkste vindplaatsen op het Kempisch plateau en de zuidrand ervan zoals het militair domein van Meeuwen-Gruitrode, Dilsen-Stokkem (Reynkensheide en Teutelberg), Maasmechelen (Kikbeek, Mechelse heide), Zonhoven (de Teut, het Welleke, Slangebeekbron en Basvelden), De Maten in Genk, Dauteweyers in Diepenbeek en het Ruwmortelsven te Niel-bij-As. Meer noordwaarts leven Poelkikkers in Neeroeteren (vallei van de Itterbeek), het Hageven te Neerpelt en Hamont-Achel (De Kluis). Ten zuiden van de Demer is de soort gesignaleerd in Hasselt, nl. in het bomkratergebied van Tommelen en in een poel in Wellen. Andere locaties in de leemstreek van Vlaams-Brabant waar de Poelkikker tot op heden is waargenomen, zijn Rillaar bij Aarschot en een tuinvijver in Ternat waar hij vermoedelijk werd geïntroduceerd.

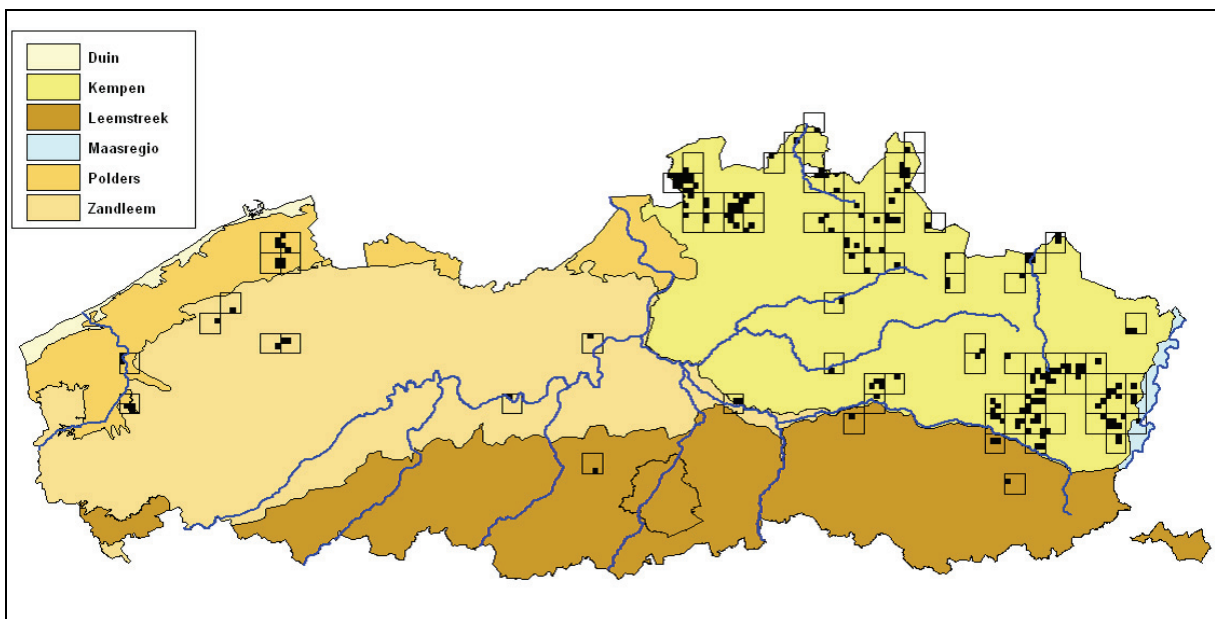


Fig. 19. Verspreiding van de Poelkikker in Vlaanderen (periode 1990 - 2009)

In de provincie West-Vlaanderen leeft de Poelkikker in de waterpartijen op de heiderelicten in Beernem (Bulskampveld), Sint-Andries Brugge (domein Zevenkerken) en Jabbeke (Vloethemveld), maar opvallend ook in echt eutrofe situaties zoals in de Blankaart in Woumen, de kleiputten van Stuivekenskerke en in en rond Damme waar er roepkoren zijn vastgesteld in de oude stadswallen en in poelen en sloten in weilanden.

In Oost-Vlaanderen werd de soort tot op heden gesignaleerd in een groeveplas te Tielrode en was er een eenmalige waarneming in een sloot in de Kalkense meersen. Deze laatste waarneming kon ondanks herhaalde bemonsteringen later niet meer bevestigd worden. Mogelijk was dit een individu ontstaan uit een paring van twee diploïde Bastardkikkers die beiden het L-genoom hebben doorgegeven naar hun gameten.

Vergelijken we onze verspreidingsgegevens, maar dan per IFBL-uurhok, met deze van Burny en Parent uit de periode voor 1985, dan zien we dat de populaties Poelkikkers in ons land op zijn minst stabiel zijn gebleven. Burny en Parent vonden de soort in 79 uurhokken terwijl onze waarnemingen zich over 90 hokken spreiden. Een aantal hokken uit de periode voor 1985 kon niet herbevestigd worden zoals de populaties aan de grens met Frankrijk in West-Vlaanderen, ten noorden van Gent in Oost-Vlaanderen en in Iemig Vlaanderen in de omgeving van het Brussels Hoofdstedelijk Gewest. Daarentegen vonden we nieuwe populaties in De Blankaart, het Brugse Houtland, in de omgeving van Damme en vooral in de Antwerpse en Limburgse Kempen.

De Poelkikker, eerder waargenomen in de Vuilbeekvallei en in de vijvers van het Rode Klooster in Oudergem (Weiserbs & Jacob, 2005), wordt niet meer gesignaleerd in het Brussels Hoofdstedelijk Gewest en is er meer dan waarschijnlijk uitgestorven. De melding van een aantal Poelkikkers in een tuinvijver in diezelfde gemeente en met Spaanse afkomst (Weiserbs & Jacob, 2005) is onwaarschijnlijk aangezien het Iberisch Schiereiland buiten het Europees areaal van de soort ligt.

De Bastaardkikker - *Pelophylax kl. esculentus* (Linnaeus, 1758)

Edible Frog – Grenouille verte - Teichfrosch

Etymologie

Naam afgeleid van het Latijnse 'esculentus', wat 'eetbaar' betekent. *Pelophylax esculentus* staat dus voor 'eetbare kikker'.

Voornaamste synonymie

***Rana esculenta* Linnaeus, 1758** (Syst. Nat., Ed. 10, 1: 212). Type(s): niet bekend; volgens Lönnberg 1896 (Bih. K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. 22(4): 1-45), en Andersson 1900 (Bih. K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. 26(4): 1-29), is het enige overblijvende type specimen een specimen van *Rana arvalis*, zodat dit specimen niet als lectotype aangeduid kan worden omwille van de nomenclatuurconsequenties. Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 143) merken op dat het specimen, geïllustreerd door Roesel 1758 (Hist. Nat. Ran. Nost. pl. 13) als een syntype beschouwd kan worden en zo aangeduid kan worden als het lectotype van het taxon. Terra typica: 'In Europa fontibus', gelimiteerd tot Centraal-Duitsland, door Mertens & Müller 1928 (Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges. 41: 19). Terra typica restricta: Nürnberg, Duitsland, door Mertens & Müller 1940 (Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges. 451: 18) en door lectotype aanduiding door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 143-144).

***Rana viridis* Linnaeus, 1761** (Fauna Svec.: 102). De naam door Linnaeus vermeld is geen binomen, *Rana viridis aquatica* toegewezen aan Roesel von Rosenhof, 1758, Hist. Nat. Ran. Nost.: 51, pl. 13. In synonymie door Günther, 1859 (Cat. Batr. Sal. Coll. Brit. Mus.: 12) en Dubois & Ohler, 1996 (Zool. Polon., 39:160)

***Rana vulgaris* Lacépède, 1788** (Hist. Nat. Quad. Ovip. Serpens 457), nomen novum pro *Rana esculenta* Linnaeus 1758; nec *Rana esculenta* var. *vulgaris* Massalongo 1854 (Mem. Accad. Agric. Comm. Arti Verona 29: 427). In synonymie (objectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 149).

'***Rana viridis***' Eichwald, 1830 (Naturhist. Skizze Litouwen 234). Types: geen. Terra typica: Volhynien, Litouwen: tegenwoordig de provincies Luck, Rovno, Zitomir, Ternopol en Hmelnickij, Oekraïne; Podolien: tegenwoordig de provincie Vinnica, het noordelijk deel van de provincie Odessa en het noordwesten van de provincie Nikolaev, Oekraïne. Nomen nudum: '*Rana viridis*' uit Eichwald's werk refereert naar Roesel von Rosenhof 1758 (Hist. Nat., Ran. Nost. pl. 13). Maar Roesel von Rosenhof volgde geen binominale nomenclatuur. Eichwald 1830 gebruikte wel een binomen, maar voegde er geen beschrijving noch diagnose aan toe. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 156).

***Rana viridis* Duméril & Bibron, 1841** (Erp. Gen. 8: 343). Types: vroeger niet aangeduid. Terra typica restricta: Nürnberg (49°27' N, 11°04' O), Duitsland, door aanduiding van het adulte wijfje, afgebeeld als *Rana viridis aquatica* in Roesel von Rosenhof 1758 (Hist. Nat., Ran. Nost. pl. 13), als lectotype. Lectotype aanduiding door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 160). Nomen oblitum, naam gepubliceerd in synonymie na 1758 en niet gebruikt als een beschikbare naam voor 1961. Volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 13: 156) kreeg door de publicatie van Duméril & Bibron en de hiermee geassocieerde beschrijving, de naam *Rana viridis* een status in de zoologische

nomenclatuur. In synonymie (objectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 160).

***Rana esculenta* var. *lineata* Massalongo, 1854** (Mem. Accad. Agric. Comm. Arti Verona 29: 427). Types: onbekend. Terra typica: Provincie Verona (45°27' N, 11°00' O), Veneto, Italië. Reeds in gebruik (junior eerste homoniem in het genus *Rana* Linnaeus, 1758) door *Rana lineata* Schneider, 1799 (Hist. Amph. 138). In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 160-161).

***Rana esculenta* var. *marmorata* Massalongo, 1854** (Mem. Accad. Agric. Comm. Arti Verona 29: 427). Types: onbekend. Terra typica: Provincie Verona (45°27' N, 11°00' O), Veneto, Italië. Senior homoniem van *Rana marmorata* Hallowell, 1861 (Proc. Acad. Nat. sci. Phila 1860: 500). In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 161).

***Rana esculenta* var. *roseo-virescens* Massalongo, 1854** (Mem. Accad. Agric. Comm. Arti Verona 29: 427). Types: onbekend. Terra typica: Provincie Verona (45°27' N, 11°00' O), Veneto, Italië. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 161-162).

***Rana esculenta* var. *vulgaris* Massalongo, 1854** (Mem. Accad. Agric. Comm. Arti Verona 29: 427). Types: onbekend. Terra typica: Provincie Verona (45°27' N, 11°00' O), Veneto, Italië. Vooringenomen (junior eerste homoniem in het genus *Rana* Linnaeus 1758) door *Rana vulgaris* Lacépède, 1788 (Hist. Nat. Quad. Ovip. Serpens 457). In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 161).

***Rana agrorum* Gistel, 1868** (Bl. Nat. Mensch. 165). Types: onbekend. Terra typica: niet vermeld. In synonymie door Mertens & Wermuth 1960 (Amph. Rept. Eur. 55). Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 164) stellen voor een neotype aan te duiden met een specimen van *Rana* kl. *esculenta* afkomstig uit de omgeving van Stuttgart of Leipzig, beide steden waar Gistel publiceerde.

***Rana esculenta* var. *hungarica* Toutain, 1966** (Bull. Soc. Linn. Normandië (10) 7: 180-181). Nomen nudum volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 207) omwille van het ontbreken van een beschrijving en het gebruik van infrasubspecifieke benaming na 1960. In synonymie door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 207).

***Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758)** (Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green and Wheeler, 2006. The Amphibian Tree of Life, Bulletin of the American Museum of Natural History, number 297).



Fig. 20. Bastaardkikkers (foto's Hugo Willocx en Robert Jooris)

Morfologie en morfometrie

De Bastaardkikker werd reeds door Linnaeus beschreven, maar het heeft tot in de eerste helft van vorige eeuw geduurd vooraleer gewag werd gemaakt van de hybride oorsprong van deze kikker. Dat hij geen gewone bastaard is, kunnen we afleiden uit het genetisch proces tijdens de vorming van de gameten. Bij die vorming is er geen toevallige scheiding van de paternale en maternale chromosomen, maar worden gameten gevormd met enkel een volledige chromosoomset van één van de ouderparen. Dit karakteriseert de Bastaardkikker als een genetisch, maar ook ecologisch succesvolle bastaard. Omwille van het feit dat hij een hybride is nemen vele uitwendige kenmerken van de Bastaardkikker een intermediaire positie tussen de Meerkikker en de Poelkikker, de twee oudersoorten van wie hij afstamt.

In zijn kleurpatroon lijkt de Bastaardkikker (fig. 20) vrij sterk op de Poelkikker. De bovenzijde van het lichaam is helgroen, grasgroen of blauwgroen met donkerbruine tot zwarte pigmentvlekken. Sommige dieren hebben ook een volledige of gedeeltelijke bruine bovenkant. Blauwe Bastaardkikkers zijn zeldzamer maar in sommige populaties kan hun aantal oplopen tot 4% (Dubois, 1979). De blauwe huidskleur wordt veroorzaakt door het ontbreken van geelgepigmenteerde cellen (xantophoren) in de huid van de kikker. Alle soorten groene kikkers verkrijgen namelijk hun normale grondkleur door een mengeling van blauw en geel pigment maar als het geel pigment achterwege blijft, wordt de kikker blauw. Dit verschijnsel heet cyanisme. Blauwe Bastaardkikkers vonden we in de vijver van het Ecologisch Centrum 'De Bosrand' in Gontrode.

Bij het merendeel van de Bastaardkikkers is de vertebrale streep aanwezig (fig. 26). De buikzijde kan volledig wit zijn (vooral bij triploïde LLR-individueen), maar alle overgangen van een licht tot een sterk marmergrijs vlekkenpatroon komen voor. De vlekken op de achterkant van de dijen hebben eveneens een gele tot geeloranje kleur en die gele kleur is intensiever bij triploïde LLR-vormen dan bij diploïde typen. De kleur van de kwaakblazen varieert vrij sterk: van witachtig (LLR-typen) over grijs (LR-typen) naar donkergrijs (LRR-typen).

Seksueel dimorfisme manifesteert zich ook bij de Bastaardkikker. Tijdens de voortplantingsperiode zijn de mannetjes op de volledige bovenzijde van het lichaam en vooral op de kop en het voorste deel van het lichaam intenser geel gekleurd. Vooral de kleinere, triploïde LLR-mannetjes gelijken opvallend veel op de mannetjes van de Poelkikker.

De hielgewrichtsknobbel (fig. 21) is hooggewelfd maar asymmetrisch en het hoogste punt ligt doorgaans in de richting van de teen. Situeert het hoogste punt zich meer centraal, dan is de vorm van de knobbel niet halfcirkelvormig zoals bij de Poelkikker, maar is hij meer afgevlakt.



Fig. 21. Vorm en relatieve lengte van de hielgewrichtsknobbel tot de eerste teen bij de Bastaardkikker (foto's Jan Van Der Voort en Marc Herremans)

Foeragegedrag en voortplanting

De Bastaardkikker is sterker aan water gebonden dan de Poelkikker. Hoewel er regelmatig overwinteringen op het land zijn vastgesteld, overwinteren de meeste individuen in waterpartijen (Zavadil, 1994). De Bastaardkikker heeft een zeer brede ecologische niche en bezet nagenoeg alle watertypes: vijvers, grachten, kanalen, poelen in weilanden, zacht stromende rivieren, veenplassen, oevers van eutrofe meren en zelfs brakwaterplassen. Toch gaat zijn voorkeur uit naar waterpartijen met dichte vegetaties van drijfbladeren (Kikkerbeet, Gele plomp, Witte watertelee, ...) of groeipakketten van ondergedoken waterplanten (hoornblad) die bijna tot boven het watervlak zijn uitgegroeid. Buiten de voortplantingstijd verblijft het grootste deel van de kikkers op de bodem van de waterhabitat. Tijdens de paartijd zijn ze veel aan het wateroppervlak te vinden, vooral 's avonds en tijdens de vroege nacht. De mannetjes verzamelen zich vanaf midden april tot midden juli in roepkoren van soms tientallen dieren. Sommige groene kikkers migreren vanuit hun winterverblijf naar de copulatieplaatsen. Andere overwinteren en paren in hetzelfde water. Migrerende kikkers kunnen soms heel vroeg in het jaar waargenomen worden, bij zacht weer zelfs in januari. Bastaardkikkers migreren vooral in de voortplantingsperiode tijdens de lente en in volle zomer en herfst bij regenweer (Juszczyk, 1951).

In Vlaanderen valt het hoogtepunt van de paarperiode van de Bastaardkikker over het algemeen iets vroeger dan die van de Poelkikker. Dit heeft vermoedelijk te maken met het klimaatverschil van de habitat van de twee soorten. De Poelkikker wordt in Vlaanderen vooral gesignaleerd in waterpartijen op zanderige bodems die in de lenteperiode niet zo vlug opgewarmd worden. Copulaties grijpen vooral plaats op de warmere plaatsen in de waterhabitat en een wijfje kan meerdere eiklompjes afzetten. Zo heeft men een waarneming van een wijfje dat op één dag zeven legfels van 200 tot 300 eieren afzette (Günther, 1990).

De Bastaardkikker is, zoals alle andere Europese groene kikkers, vooral insectivoor. Hij voedt zich met tweevleugeligen, kevers en vliesvleugeligen. Verder staan ook slakken, spinnen, regenwormen, amfibieën en kleine zoogdieren op het menu. Zijn voedselspectrum is volledig afhankelijk van het voedselaanbod.

Predatie van prooien grijpt zowel op het land als in het water plaats en de meeste kikkers foerageren vooral van 's namiddags tot in de vroege avond. Doorgaans zijn alle groene kikkers 'sit and wait'-predatoren. Ze zitten rustig te wachten langs de oever van de waterhabitat om de buit vervolgens met een snelle sprong te verschalken.

Verspreiding in Europa

De Bastaardkikker heeft ongeveer hetzelfde verspreidingsgebied (fig. 22) als de Poelkikker wat uiteraard het gevolg is van het feit dat de Bastaardkikker voor zijn voortbestaan parasiteert op het genoom van de Poelkikker. Doordat de Bastaardkikker een grotere plastische niche heeft dan de Poelkikker en zich dus perfect kan aanpassen aan de meer ecologisch gespecialiseerde Poelkikker, leven beide soorten over het grootste deel van het areaal sympatrisch en syntoop. In veel gebieden van het noordoosten van Duitsland, een groot deel van Denemarken, het zuidwesten van Zweden, Nederland en België bestaan vrij veel zuivere

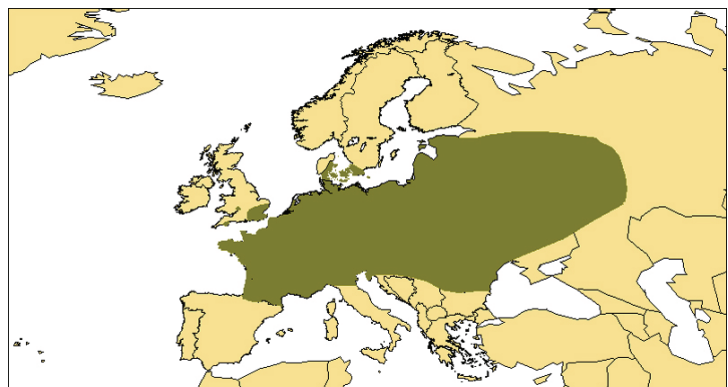


Fig. 22. Verspreiding van de Bastaardkikker in Europa

bastaardkikkerpopulaties. In het zuiden van Groot-Brittannië zijn alle aanwezige populaties afkomstig van geïntroduceerde dieren.

Het areaal in het oosten is nog onduidelijk en veel waarnemingen uit de extreme oostelijke regio van het areaal dienen geverifieerd te worden, omdat die vermoedelijk betrekking hebben op waarnemingen van de Poelkikker (Gasc *et al.*, 1997, 2004). Volgens Kuzmin (1999) zou het Lebyazhie-meer in de omgeving van de stad Kazan (55°47' N en 49°08' O) de meest oostelijke lokaliteit zijn.

Verspreiding in Vlaanderen

Het areaal van de Bastaardkikker is vrij egaal verdeeld over de verschillende ecoregio's van het Vlaamse Gewest (fig. 23). Veel populaties leven in rivier- en stroomvalleien zoals de valleien van de Schelde en de Maas, het Netebekken en de Dijlevallei. Talrijke kleine populaties leven verspreid in de polders rond Damme, in enkele grote waterpartijen in de streek rond Ieper, de Blankaart, en in talrijke kleine weidepoelen in het zandleemgebied van Zuid-West-Vlaanderen en het Hageland. In de Kempen vormt hij op veel plaatsen mengpopulaties met de Poelkikker. In de duinen is hij nagenoeg de enige aanwezige soort. In sommige regio's is er een sterke competitie met de oprukkende Meerkikker zodat hij in veel waterpartijen sterk in de minderheid of zelfs volledig weggeconcentreerd is door de Meerkikker. De Bastaardkikker werd vastgesteld in 493 uurhokken en is hiermee de meest verspreide soort. Voor 1985 werd hij slechts in 134 hokken waargenomen (Burny & Parent, 1985). Deze stijging is vermoedelijk het gevolg van de verbeterde waterkwaliteit van heel wat waterhabitats maar mogelijk ook van een meer intensieve inventarisatie tijdens ons veldonderzoek. In enkele regio's is het aantal waarnemingen voorsnog schaars en verspreid zoals in sommige poldergebieden en het zandleemgebied in het noorden van de provincie Oost-Vlaanderen en in de Vlaamse Ardennen. Wellicht is dit het gevolg van verzilting (krekengebied) op veel plaatsen, het ontbreken van grote rivierdalen of het verlies van geschikt voortplantingshabitat als gevolg van de intensivering van de landbouw. Meer dan waarschijnlijk mogen ook heel wat niet op soortniveau gespecificeerde waarnemingen aan Bastaardkikker toegeschreven worden.

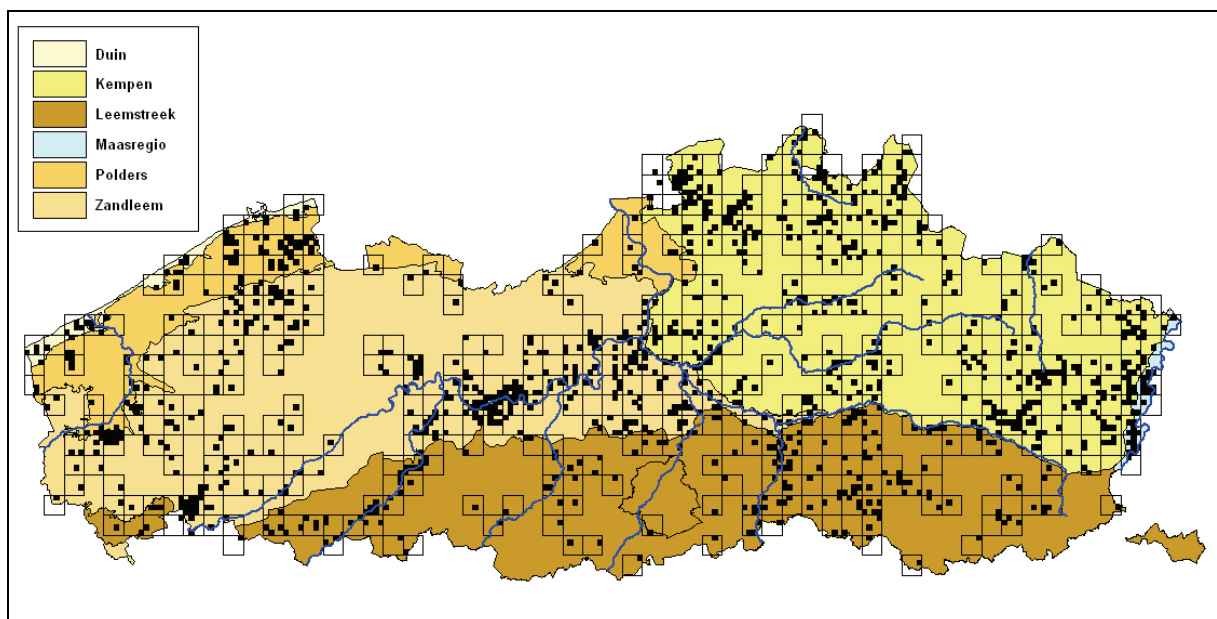


Fig. 23. Verspreiding van de Bastaardkikker in Vlaanderen (periode 1990 - 2009)

De Meerkikker groep - *Pelophylax ridibundus sensu lato*

Alle Meerkikkers uit Europa en het Midden-Oosten werden vroeger als één soort beschouwd, nl. *P. ridibundus*. Recent moleculair onderzoek heeft echter aangetoond dat er duidelijk genetische verschillen zijn tussen de Europese meerkikkers en de meerkikkers van sommige Egeïsche eilanden, Anatolië en de Levant (Sinsch & Eblenkamp, 1994; Nevo & Filippucci, 1988; Plötner, 1998; Plötner & Ohst, 2001; Plötner *et al.*, 2001). Die divergentie zou ontstaan zijn in het Midden-Pleistoceen en is van voldoende grootte om de Europese en Aziatische populaties als aparte soorten te beschouwen.

De fylogenie van de Aziatische meerkikkers is vooralsnog niet uitgeklaard. De op het Griekse vasteland levende Epiruskikker (*P. epeiroticus*) en de meerkikker uit Kreta (*P. cretensis*) zouden zich vroeg hebben afgesplitst van *P. bedriagae* en de Anatolische taxa. De Anatolische meerkikkers omvatten bovendien meerdere taxa en leven ook op Cyprus (Plötner & Ohst, 2001; Plötner *et al.*, 2001).

Alleen al in Anatolië zouden er drie verschillende vertakkingen zijn. Eén daarvan heeft een areaal van West-Anatolië tot de Caucasus en leeft ook op Rhodos, Karpathos en Centraal-Syrië aan de Eufraat. Een tweede taxon leeft in een beperkt gebied in het zuidwesten en zuiden van Anatolië (Alanya, Beyşehir en de Konya regio). Omwille van hun afwijkend karyotype en kleurpatroon werden de populaties uit Beyşehir reeds eerder beschreven als een aparte ondersoort *Rana ridibunda caralitana* (Arıkan, 1988; Alpagut & Falakali, 1995) maar later werd dit taxon tot de species rang opgewaardeerd (Plötner & Ohst, 2001). In Ceyhan, verder oostwaarts in de Mediterrane regio van Anatolië, duikt tenslotte een derde Anatolisch haplotype op. Tot op heden is niet duidelijk wat het exact verspreidingsgebied is van dit amalgaam van Anatolische groepen en of ze als aparte soorten beschouwd mogen worden. Andere Aziatische taxa zijn de Levantijnse meerkikker (*P. bedriagae*) met een verspreidingsgebied dat zich uitstrekt van Syrië over Jordanië, Israël, het noorden van de Sinai tot de vallei en de delta van de Nijl (Akef & Schneider, 1989; Schneider *et al.*, 1992; Plötner *et al.*, 2001; Baha El Din, 2006), *P. terentievi* uit het zuiden van Tadzjikistan en *P. susana* uit Iran (Jooris, 2002) en meer dan waarschijnlijk nog een paar andere taxa uit Oezbekistan, Turkmenistan en het oosten van Kazakstan die op basis van hun mitochondriaal DNA van de Europese meerkikkers afgesplitst kunnen worden. Tenslotte is ook de nomenclatuur van sommige Europese taxa nog niet heel duidelijk. Zo is er onenigheid over het feit of de populaties uit Zuidoost-Europa (Albanië en het grootste deel van Griekenland) op basis van hun mitochondriaal DNA, hun afwijkende paringsroep en hun reproductieve isolatie als een aparte soort (*P. kurtmuelleri*) of in synonymie geplaatst moeten worden (Plötner, 1998, 2005; Plötner & Ohst, 2001; Schneider *et al.*, 1993; Sinsch & Eblenkamp, 1994; Lymberakis *et al.*, 2007).

Toekomstig onderzoek zal eveneens moeten uitwijzen of de West-Anatolische kikkers al dan niet conspecifiek zijn met de door Laurenti (1768) beschreven groene kikker van Limnos. In dit geval wordt *R. cerigensis* niet enkel als een synoniem van *R. ranaeformis* Laurenti, 1768 beschouwd, maar dient dit binomen ook gebruikt te worden voor het grootste deel van de Anatolische populaties. En om alles nog wat complexer te maken komt zelfs de speciesnaam *ridibundus* voor de Europese populaties in het gedrang. Moleculair onderzoek zal moeten uitwijzen of die naam alleen maar gereserveerd mag worden voor Meerkikkers uit de omgeving van de Kaspische Zee, de Kaukasus, het oosten en het noorden van Iran (Plötner, 2005). In dit geval dienen de Europese populaties herdoopt te worden met het binomen *P. fortis* (Dubois & Ohler, 1994; Plötner, 2005).

In Vlaanderen worden tot nog toe drie taxa gesignaleerd: de Europese meerkikker, de Levantijnse meerkikker en de Anatolische meerkikker. De Levantijnse en Anatolische meerkikkers zijn recent ontdekt op basis van mitochondriale sequencerings (Holsbeek *et al.*, 2008; Holsbeek *et al.*, 2009b) en/of hun roepkarakteristieken.

De Europese meerkikker - *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)

European Marsh Frog – Grenouille rieuse - Seefrosch

Etymologie

Soortnaam afgeleid van het Latijnse 'ridere', wat 'lachen' betekent. Pallas vergeleek de roep van de Meerkikker met een menselijke lach.

Voornaamste synonymie

***Rana ridibunda* Pallas, 1771** (Reise Russ. Reichs 1: 458). Type(s): onbekend. Terra typica: Kaspische Zee, Volga en Jaico (Rusland en Kazachstan); gelimiteerd tot Gurjev (47°07' N, 41°56' O) door Mertens & Müller 1928 (Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges. 41: 20). Volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 149) is een beschrijving van een neotype nodig om het terra typica restricta te valideren.

***Rana gigas* Gmelin, 1789** (Syst. Nat., Ed. 13, 1053). Types: onbekend. Terra typica: Iran ('Perzië'). Volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 150) is een beschrijving van een neotype uit Iran noodzakelijk om de naam te stabiliseren. In synonymie door Schreiber 1875 (Herpetol. Eur. 119) en Mertens & Wermuth 1960 (Amph. Rept. Eur. 57). Reeds in gebruik door *Rana gigas* Walbaum, 1784 (= *Bufo marinus*).

***Rana persica* Schneider, 1799** (Hist. Amph. 1: 149). Inruilnaam en objectief synoniem voor *Rana gigas* Gmelin, 1789.

***Rana cachinnans* Pallas, 1814** (Zoographia rosso-asiatica 3: 15). Types: onbekend. Terra typica: Kaukasus, langs de route van Güldenstadt's reis, Güldenstadt (Kayserl. Akad. Wiss. 1787: 1-511 en Kayserl. Akad. Wiss. 1791: 1-552). Terra typica restricta: Krymskij Poluostrov (Krim), Oekraïne door lectotype aanduiding door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 151) van adult specimen afgebeeld in Pallas 1842 (Icones Zoographia rosso-asiatica. 3: pl. 1, Fig. 2). In synonymie met *Rana esculenta* door Schreiber 1875 (Herpetol. Eur. 118). Boulenger 1882 (Cat. Batr. Sal. Brit. Mus. 38) lieerde deze vorm met de huidige *Rana ridibunda*. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 151).

***Rana caucasica* Pallas, 1814** (Zoographia rosso-asiatica 3: 7). Types: onbekend. Terra typica: Kaukasus, langs de route van Güldenstadt's reis, Güldenstadt (Kayserl. Akad. Wiss. 1787: 1-511 en Kayserl. Akad. Wiss. 1791: 1-552). Pallas 1814 (15) gebruikte de beschrijving van deze soort uit Güldenstadt's manuscript, maar hij voegde er wel aan toe dat Güldenstadt de naam *Rana bufoides* gebruikte. Volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 154) en conform artikel 50.1 van de Code (4e editie) is Pallas de auteur van de naam *Rana caucasica* en niet Güldenstadt. Deze naam moet volgens hen gestabiliseerd worden door de beschrijving van een neotype uit de Kaukasus. In synonymie (met *Rana esculenta*) door Schreiber 1875 (Herpetol. Eur. 119) en Boulenger 1882 (Cat. Batr. Sal. Brit. Mus. 38). In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 154).

'*Rana bufoides*' Güldenstadt in Pallas, 1814 (Zoographia rosso-asiatica 3: 15). Type: geen. Terra typica: Kaukasus, langs de route van Güldenstadt's reis, Güldenstadt (Kayserl. Akad. Wiss. 1787: 1-511 en Kayserl. Akad. Wiss. 1791: 1-552). Nomen nudum volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 154) gepubliceerd als synoniem van *Rana caucasica* in Pallas 1814. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 154).

***Rana esculenta* var. *tigrina* Eichwald, 1831** (Zool. Special. 166). Types: onbekend. Terra typica: Perzië (= Iran). Reeds in gebruik door *Rana tigrina* Merrem, 1820 (= *Rana tigrina* Daudin, 1802 (64, pl. 20)) en junior eerste homoniem in het genus *Rana* Linnaeus, 1758. Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 156) suggereren eveneens deze naam te stabiliseren door een neotype te beschrijven en hiervoor hetzelfde specimen te gebruiken als voor de neotype-beschrijving van *Rana gigas* Gmelin,

1789, waardoor beide namen in een objectieve synonymie geplaatst worden. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 156).

***Rana dentex* Krynicki, 1837** (Bull. Soc. Nat. Moscou 3: 63). Syntypes: vermoedelijk verloren. Terra typica: Podkumok rivier (44°14' N, 43°36' O) in de omgeving van 'Kaleniczenkow', Stavropol, Rusland en een met riet begroeid meer bij Stavropol (45°02' N, 41°59' O). Terra typica restricta: Podkumok door Mertens & Wermuth 1960 (Amph. Rept. Eur. 57) en door aanduiding van een lectotype door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 157) van het adult mannetje afgebeeld op pl. 2 en beschreven op p. 65 (4e specimen) van Krynicki 1837. In synonymie met *Rana esculenta* door Schreiber 1875 (Herpetol. Eur. 119). Boulenger 1882 (Cat. Batr. Sal. Brit. Mus. 38) lieerde deze vorm met de huidige *Rana ridibunda*. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 157).

'*Rana taurica*' Bonaparte, 1840 (Mem. R. Accad. Sci. Torino (2)2: 443). Types: geen. Terra typica: Krymskij Poluostrov (Krim), Oekraïne. Nomen nudum, voor het eerst gepubliceerd als een synoniem van *Rana esculenta* en niet meer gebruikt als een beschikbare naam voor 1961 (Art. 11.6.1 van de Code, 4e editie). In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 160).

***Rana fortis* Boulenger, 1884** (Zoologist 220). Syntypes: MCZ 6822-30 (volgens Narbour & Loveridge 1929 (Bull. Mus. Comp. Zool. 59: 327)) en MNHN 84.254-256 (volgens Guibé 1950 '1948' (Cat. Types Amph. Mus. Natl. Hist. Nat. 26)). Terra typica: meerachtige uitlopers van de rivier Spree nabij Berlin (52°31' N, 13°24' O), Berlijn, Duitsland. Lectotype (MNHN 1884.255, adult mannetje) beschrijving door Dubois en Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 170). In synonymie door Boulenger 1885 (Zool. Rec. 21: 16), Barbour & Loveridge 1929 (Bul. Mus. Comp. Zool. 59: 327) en Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 170) (subjectief junior synoniem).

***Rana florinskii* Katschenko & Schipatschev, 1913** (Ann. Mus. zool. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg 18: 232-236). Types: onbekend. Terra typica: Tomsk (56°30' N, 84°58' O), Rusland. In synonymie door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 172). Deze auteurs (Zool. Polon. 39: 207) vermelden ook dat het specimen, beschreven door Katschenko & Schipatschev, mogelijk een uit een laboratorium ontsnapt individu kan zijn. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 172).

***Rana mangischlakensis* Ahl, 1925** (Zool. Anz. 65: 19). Holotype: vermoedelijk in het ZMB, een juveniel, KRL = 26 mm (volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 172)). Terra typica: Mangyslak (44°00' N, 54°30' O). In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 172).



Fig. 24. Europese meerkikker, groene en bruine variant (foto's H. Willocx)

***Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)** (Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green and Wheeler, 2006. The Amphibian Tree of Life, Bulletin of the American Museum of Natural History, number 297).

Morfologie en morfometrie

Meerkikkers (fig. 24) zijn de grootste Europese groene kikkers. In Centraal-Europa kunnen mannetjes een lengte van 100 mm bereiken, vrouwtjes zelfs 140 mm en uitzonderlijk zijn zelfs recordmaten van 150 mm tot 170 mm bekend (Günther, 1990). Deze records werden tijdens ons onderzoek niet opgetekend en de maximum lengtemaat (KRL) ligt heel wat lager (fig. 6).

Opvallend is de ontogenetische verandering in de vorm van de snuit: bij jonge dieren is deze spits, maar met het ouder worden wordt de snuitpunt meer afgerond. De grote ogen staan vrij bovenaan op de kop en zijn door een relatief smalle tussenruimte van elkaar gescheiden. De neusopeningen staan dicht bij de snuitpunt dan bij de ogen.

Een zeer belangrijk kenmerk waardoor de Meerkikker zich onderscheidt van de Poelkikker is de lengte van de achterpoten. Buigt men de achterpoot naar voren, dan reikt het hielgewricht bij de Meerkikker minstens tot het oog en veelal tot tussen het oog en de snuitpunt of zelfs tot de snuit, wat niet het geval is bij de Poelkikker. De metatarsusknobbel (fig. 25) is kleiner dan die van Poel- en Bastaardkikker en heeft dikwijls de vorm van een spitse driehoek. Veelal is hij ook afgevlakt (trapeziumvormig).

Er zijn significante verschillen in de rugkleur tussen Meerkikkers en Poelkikkers (χ^2 -test: 56,85, $p < 0,00001$, $df=1$) en tussen Meerkikkers en Bastaardkikkers (χ^2 -test: 133,24, $p < 0,00001$, $df=1$). Ook in het al dan niet bezitten van een vertebrale streep zijn verschillen tussen Meerkikkers en Poelkikkers (χ^2 -test: 75,32, $p < 0,00001$, $df=1$) en tussen Meerkikkers en Bastaardkikkers (χ^2 -test: 104,65, $p < 0,00001$, $df=1$). Bij relatief veel Meerkikkers is de rug bruin gekleurd en ontbreekt de vertebrale streep (fig. 25). Tussen de Poelkikker en de Bastaardkikker zijn er geen beduidende verschillen in beide morfokarakters waarneembaar. Een bruine rugkleur en het ontbreken van een vertebrale streep komt frequent voor in Meerkikkerpopulaties uit Zuidoost-Europa en Azië (fig. 26). In sommige populaties kan de dorsale grondkleur ook grijs- of geelachtig zijn. Blauwe Meerkikkers werden waargenomen in Nederland (Hofstra, 1997 & 1999).



Fig. 25. Hielgewrichtsknobbel van de Meerkikker (foto Hugo Willocx)

Sommige dieren hebben een geheel uniform rugpatroon waarbij zowel de vertebrale streep als de vlekken ontbreken (Borkin *et al.*, 1979). Een ander kenmerk dat Meerkikkers onderscheidt van de twee andere inheemse taxa is de grondkleur en het marmerepatroon van de achterkant van de dijen.

Bij de Meerkikker is die grondkleur meestal vuilwit tot lichtgrijs en is er een bruine tot olijfgroene marmertekening. Bij de Poelkikker en de Bastaardkikker daarentegen heeft de achterkant van de dijen een gele tot geelgroene grondkleur die zwart gemarmerd is.

Meerkikkers hebben een vuilwitte en meestal duidelijk gevlekte buik. De kleur van de kwaakblazen van de mannetjes varieert van grijs naar zwartgrijs.

Voeragegedrag en voortplanting

In het kernareaal (Oost-Europa en de Balkanlanden) is de ecologische amplitude van de Meerkikker groot en bezet de soort een grote verscheidenheid aan waterpartijen. Meer noordwestelijk, in Centraal-Europa, zou hij meer specifiek zijn wat habitat betreft en vooral zonnige, vegetatierijke, grote (doorgaans meer dan 2000 m²) en traagstromende waters prefereren (Günther, 1974; Heym, 1974; Tunner, & Dobrowsky, 1976; Rybacki & Berger, 1994, Günther, 1996; Plötner, 2005). Hetzelfde geldt voor zijn verticale verspreiding. In het oosten van Duitsland en in Polen is de Meerkikker een laaglandsoort en komt hij niet boven de 350 m voor, terwijl hij in Zuid-Europa en de Kaukasus waterpartijen boven de 2.000 m hoogte bezet (Rybacki & Berger, 1994; Gasc *et al.*, 1997, 2004). Dit verschijnsel, dat we trouwens bij heel veel soorten waarnemen, staat in de biologie bekend als het 'Kühneltse principe' (Böhme, 1978) en bepaalt dat een soort in het centrum van zijn areaal een grote verscheidenheid aan biotopen bezet terwijl in de limietregionen van het areaal de niche beperkt is tot meer favorabele habitats.

Het is bekend dat randpopulaties veelal geografisch geïsoleerd zijn, zodat er geen genenflux meer is tussen die populaties en hun conspecificen uit het kernareaal. Deze perifere populaties karakteriseren zich daardoor als sterkere genetische eenheden, met een beperkte adaptatie aan diverse ecologische situaties (Mayr, 1963). Verscheidene onderzoeken hierover geven echter tegenstrijdige resultaten. Aanvankelijk werd bijvoorbeeld de biotoop van de Meerkikker in Nederland beschreven als plaatsen met vrij veel en grote wateren (Wijnands, 1977). Latere inventarisaties hebben aangetoond dat de Meerkikkerpopulaties in Nederland zich ook in kleine waterpartijen ophouden. De kans bestaat echter dat het hier Meerkikkers betreft die recent vanuit hun kernareaal, al dan niet onvrijwillig, zijn geïntroduceerd en dus over een brede ecologische niche beschikken. De Meerkikkerpopulatie in de vallei van de Schelde bijvoorbeeld gedijt opvallend goed in een biotoop met kleine vijvers en grachten en heeft zich de laatste jaren enorm uitgebreid.

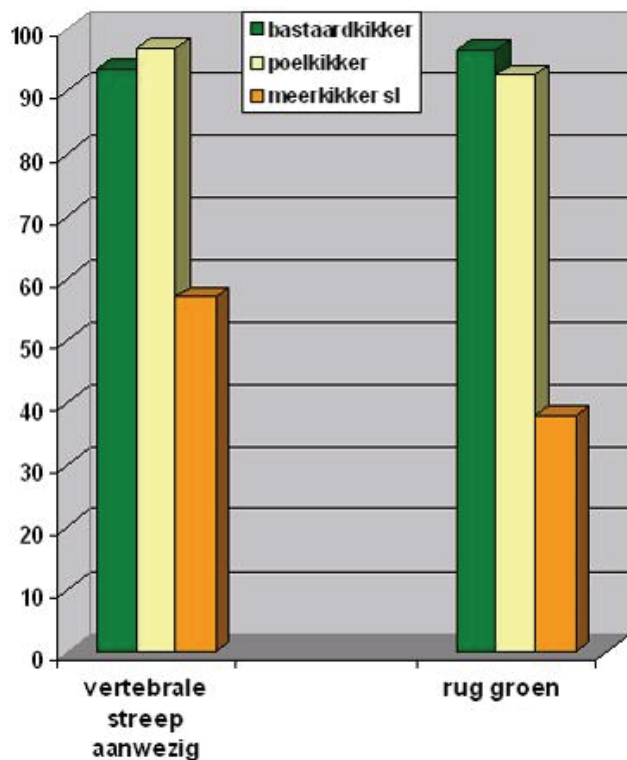


Fig. 26. Procentuele verhouding wat de kleur en tekening van de rug betreft bij Bastardkikker, Poelkikker en Meerkikker

In tegenstelling tot de Poelkikker overwintert de Meerkikker overwegend in het water, vooral in het oostelijk deel van zijn verspreidingsgebied (Kaspische Zeegebied) (Günther, 1990). Maar in sommige streken van Midden-Azië is van deze soort ook overwintering in holen van knaagdieren vastgesteld (Kuzmin, 1999). De Meerkikker zou zeer gevoelig zijn aan schommelingen van het zuurstofgehalte in het water en vrij snel doodgaan bij te lage concentraties aan zuurstof. Dichtgevroren wateren veroorzaken soms de dood van vele honderden Meerkikkers (Berger, 1982). Daarentegen blijken Meerkikkers vrij resistent te zijn tegen biotooppollutie. In de vroegere Sovjet-Unie wordt de Meerkikker frequent aangetroffen

in chemisch sterk verontreinigde waters (Kuzmin, 1999). Ook in ons land worden Meerkikkers waargenomen in grachten met huishoudelijk afvalwater.

Meerkikkers planten zich relatief laat in het voorjaar voort. Bij zacht weer zijn veel kikkers reeds in maart op de paarplaatsen te vinden, maar het duurt soms nog drie tot zes weken voor men de eerste legsels aantreft. De voortplantingsperiode strekt zich ook uit over meerdere weken. In Centraal-Europa schommelt die tussen 15 en 45 dagen (Heym, 1974; Obert, 1975). In Polen zouden de wijfjes geslachtsrijp zijn bij een lichaamslengte van 72,5 mm en een gewicht van 32,7 gram (Berger & Uzzell, 1980). Skrzypiec (1964) houdt er iets hogere waarden op na, respectievelijk 89,0 mm en 50,9 gram. In Vlaanderen worden nagenoeg het hele jaar door larven gevonden, van eind april/begin mei tot en met de vroege lente van het volgend jaar. De larven van de late legsels overwinteren veelal en metamorfosereren pas na de winter, dit in tegenstelling tot de larven van de Poelkikker en de Bastaardkikker die nog in hetzelfde jaar metamorfosereren.

De bewegingen en het akoestisch gedrag van de mannetjes op de paarplaatsen zijn karakteristiek. Ze zwemmen en duiken regelmatig in het water. Komt een ander mannetje in hun directe omgeving, dan springt het sterkste en meest agressieve dier op het andere om het onder water te drukken. Meermaals ziet men tijdens deze gevechten ook een afwisselend elkaar bespringen.

De Meerkikker is een dominante soort. Door hun grootte kunnen Meerkikkers een veel grotere diversiteit aan prooien aan en bezitten ze een sterke competitiviteit ten opzichte van andere, syntoop voorkomende amfibieën. Meerkikkers zijn zoals de andere inheemse groene kikkers hoofdzakelijk insectivoor. Ondermeer tweevleugeligen, kevers, spinnen, mieren, sprinkhanen, rupsen en vlinders staan op zijn menu. Dagactieve insecten die vooral aan de oevers van het water foerageren, vormen vaak de hoofdschotel. Daarnaast eten Meerkikkers ook regenwormen, slakken, vissen, kikkers en hun larven, hagedissen, jonge ringslangen en kleine zoogdieren. Zelfs het eten van eigen soortgenoten komt vrij frequent voor. De Meerkikker is trouwens van alle groene kikkers de meest uitgesproken kannibaal. Meerkikkers deinzen er niet voor terug om soortgenoten tot 78 mm lengte naar binnen te werken (Kuzmin, 1999).

Verspreiding in en buiten Europa

Het centrum van het verspreidingsgebied van de Europese meerkikker wordt gevormd door het Pontomediterraan gebied en de Kaspische regio, waar de soort zijn optimale ecologische condities zou hebben. Van hieruit zou hij vooral in het postglaciaal naar Centraal- en Oost-Europa zijn gemigreerd en bereikte hij Frankrijk in het westen en de Baltische Kust in het noorden.

Het huidige verspreidingsgebied (fig. 27) strekt zich uit van Frankrijk, België, Nederland en Denemarken in het westen, oostwaarts door Centraal-Europa (het noorden van Duitsland, het noorden van Polen en de Baltische staten vormen er de meest noordelijke limietregio), van de zuidelijke helft van Rusland tot het Balkasjmeer in het oosten. Het zuiden van zijn areaal wordt gevormd door de Balkan, Roemenië, Moldavië en Oekraïne en verder oostwaarts tot de Kaspische depressie in het zuidoosten van Rusland. In Italië is hij beperkt tot het uiterste noordoosten, in de karstgebieden van Trieste.

In Azië komt hij voor in alle zuidelijke gebieden van de voormalige USSR, het noordoosten van Anatolië en de noordelijke regionen van Iran, Afghanistan en Pakistan. In de zuidelijke ex-Sovjetrepublieken ontbreekt de Meerkikker wel in sommige woestijnregio's, maar in waterrijke gebieden is deze soort zeer talrijk en worden er tot meer dan 3.000 kikkers per ha geteld (Kuzmin, 1999). De streek rond het Balkasj-meer vormt de meest oostelijke grens van

zijn natuurlijk verspreidingsgebied, maar de soort werd ook geïntroduceerd op diverse plaatsen in het oosten van Siberië en vormt er momenteel geïsoleerde populaties (bv. in de Altai-regio). De meest oostelijke populatie bevindt zich in Yakutsk-stad (62°02' N, 129°39' O), Oost-Siberië (Kuzmin, 1999). Deze allochtone populatie leeft dus heel dicht bij het verspreidingsgebied van de Oost-Palearctische *P. nigromaculatus*.

In West-Europa is de Europese meerkikker vermoedelijk enkel autochtoon in de bovenvallei van de Rijn, in sommige gebieden in het oosten van Frankrijk en in Nederland ten noorden van de grote rivieren. De meeste waarnemingen van Meerkikkers in Nederland komen trouwens uit dit deel van Nederland

(Sparreboom, 1981; Bergmans & Zuiderwijk, 1986; Creemers & Van Delft, 2009). In veel andere regio's van Europa werd hij geïntroduceerd, met doorgaans een snelle kolonisatie van aansluitende regionen tot gevolg. Zo heeft de soort sedert het midden van vorige eeuw veel waterpartijen van Frankrijk en Zwitserland gekoloniseerd (Pagano & Joly, 1999; Pagano *et al.*, 1997; Vorberger & Reyer, 2003; Daf *et al.*, 2006). Antropogene introductie van deze soort greep ook plaats in het noordwesten van Italië (Ligurië) en zelfs in veel andere plaatsen van het kernareaal. Op veel plaatsen waar Meerkikkers werden geïntroduceerd, gebeurde dit meestal ten nadele van de verwante autochtone soorten (Hofer-Polit, 1998; eigen onderzoek). De Meerkikker is immers een sterke concurrent. Zelfs de achteruitgang van andere soorten amfibieën is vermoedelijk te wijten aan introducties van Meerkikkers (Asemen & Cheylan, 2001).

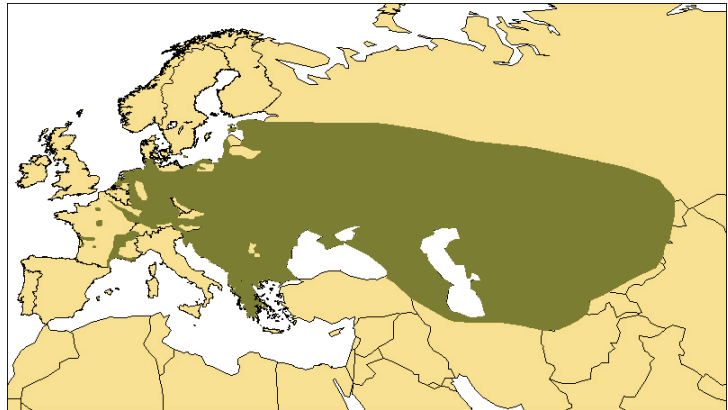


Fig. 27. Verspreiding van de Meerkikker in Europa en Azië

Verspreiding in Vlaanderen en het Brussels Hoofdstedelijk Gewest

De Europese meerkikker is in Vlaanderen en het Brussels Hoofdstedelijk Gewest in volle opmars. Burny & Parent (1985) vermeldten de soort slecht in drie uurhokken. Tijdens ons veldonderzoek werd de soort met zekerheid vastgesteld in 225 uurhokken. Tellen we hierbij het aantal hokken met waarnemingen die niet tot op soortniveau werden gedetermineerd maar waarvan de kans zeer groot is dat het om Europese meerkikkers gaat, dan komen we tot 376 hokken. Deze grote kikker zal dus binnen afzienbare tijd wellicht de meest algemene groene kikkersoort worden. Het is vrijwel zeker dat de spreiding van de huidige populaties (fig. 28) in België in belangrijke mate het gevolg is van accidentele of vrijwillige introducties, dit als gevolg van transport van legsels of larven van Meerkikkers via import van waterplanten, import en verkoop van Meerkikkers in diverse tuinvijvercentra en in dierenspecialzaken, het in de natuur uitzetten van volwassen kikkers uit laboratoria en het verplaatsen van kikkers door liefhebbers van tuinvijvers (Kok *et al.*, 2001; Jooris, 2002; Percsy & Percsy, 2002; Percsy, 2005; Holsbeek *et al.*, 2008, 2009b) maar ook door natuurlijke migraties van Meerkikkers zelf. De best gedocumenteerde vrijwillige introductie is wellicht die in de gemeente Wetteren in de Scheldevallei waar in de eerste decade van december 1975 een honderdtal Europese meerkikkers werden uitgezet door een Bulgaarse vrachtwagenchauffeur uit Pazardzik (mond. med. E. Van Kerckhove). De chauffeur moest een lading levende Meerkikkers, gevangen in de omgeving van Kazanlik (Bulgarije) afleveren in Bourg-en-Bresse (Frankrijk). De dieren waren bestemd voor consumptie. Bij zijn terugkeer naar Bulgarije diende de man diverse sierbomen- en -struiken in te laden voor export naar zijn thuisland, maar bij het openen van de vrachtwagen bij de boomkweker in Wetteren bleek dat nog een relatief groot aantal kikkers in de ruimte van zijn vrachtwagen

rondsprongen. De kikkers waren tijdens het transport ontsnapt en hadden zich onder en tussen enkele paletten verscholen. De chauffeur had er niet beter op gevonden ze dan maar in de vijver van de plaatselijke boomkweker te gooien zonder zich verder af te vragen welke gevolgen deze allochtone kikkers zouden veroorzaken onder de inheemse Bastaardkikkers. Dertig jaar later hebben deze Europese meerkikkers talrijke waterpartijen in de Scheldevallei tussen Gent en Schoonaarde, over een afstand van 25 kilometer gekoloniseerd...

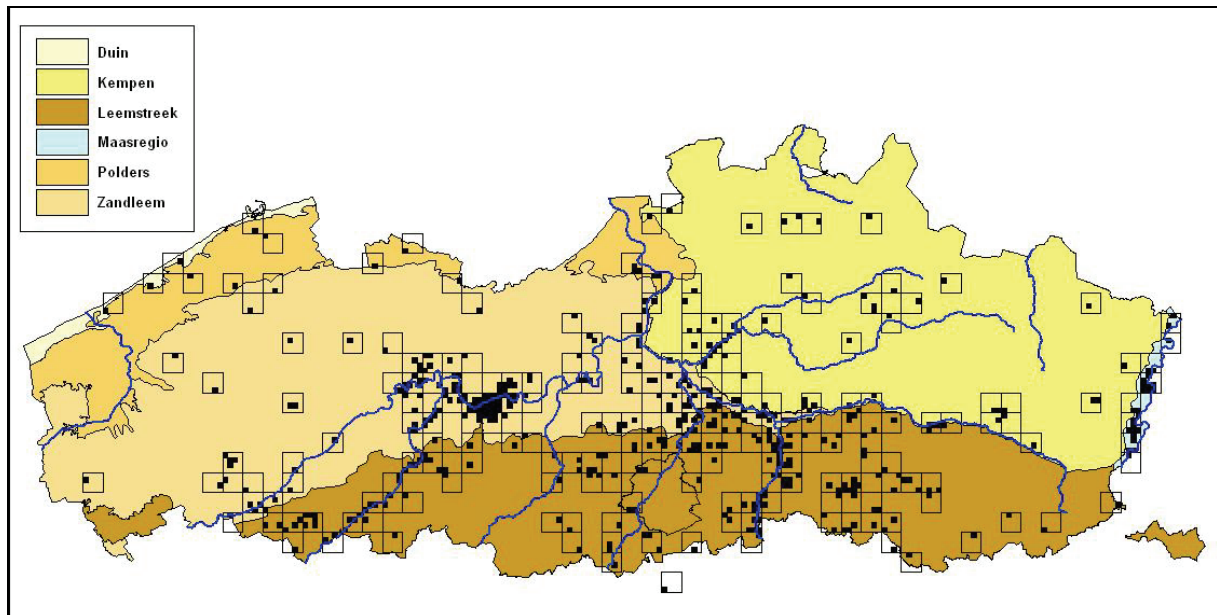


Fig. 28. Verspreiding van de Europese meerkikker in Vlaanderen en het Brussels Hoofdstedelijk Gewest (periode (1990 – 2009))

De meeste populaties van Europese meerkikkers concentreren zich in de Boven-Schelde tussen Kortrijk en Gent en in de Beneden-Schelde vooral tussen Gent en Schoonaarde. Merkwaardig genoeg zijn er stroomafwaarts de Schelde, tussen Wichelen en de Rupelmonding tot op heden weinig of geen waarnemingen van Meerkikkers bekend. Ook in de Sint-Onofspolder, ten westen van Dendermonde, werd de soort, ondanks herhaalde bezoeken, nog niet waargenomen. De eerste roepkoren duiken pas op verder in de Vlassenbroekse polder waar een geïsoleerde, al dan niet geïntroduceerde populatie aanwezig is in een grote visvijver. Meer stroomafwaarts levende populaties worden gesignaleerd ter hoogte van de Rupel, in de polders van Kruikeke en in Zwijndrecht (Fort Sint-Marie en Kruikeke) en Linkeroever (Groot Rietveld in Bevere-Melsele, Blokkersdijk). Stroomopwaarts in de Beneden-Schelde, tussen Wetteren en Gent hebben Meerkikkers nagenoeg alle bestaande waterplassen langs de Schelde gekoloniseerd.

Een verticale migratie op de Schelde grijpt veel langzamer plaats dan een horizontale migratie langsheen de Schelde. In het natuurgebied van de Kalkense meersen bv. hebben Meerkikkers pas in de loop van 2008 de kwelzone in het noorden van de meersen bereikt. Over een afstand van 5,7 km in vogelvlucht van de introductieplaats die zich ten zuiden van de Schelde situeert, deed hij dus 33 jaar. Jaarlijkse inventarisaties in de Kalkense meersen hebben bovendien aangetoond dat Meerkikkers pas in het laatste decennium, dus meer dan 20 jaar na de introductie op de zuidhelling van de Schelde in Wetteren, het gebied ten noorden van de Schelde hebben veroverd, wat erop wijst dat de Schelde lang een geografische barrière vormde.

Andere opvallende verspreidingsassen zijn de Dijle tussen de taalgrens en zijn monding in de Rupel, de benedenloop van de Nete, de Demer (Schulensbroek), de Maasvallei, het Zeekanaal tussen Brussel en Willebroek en de Leuvense vaart. Vooral in en rond Leuven en Mechelen zijn Meerkikkers vrijwel overal aanwezig en koloniseren ze zelfs waterpartijen in

de binnenstad. In Oost-Brabant is hij veruit de meest algemene groene kikker en worden er op veel plaatsen enkel Meerkikkers gevonden. Hier leeft hij syntoop met zijn soortgenoten uit Anatolië (*Holsbeek et al.*, 2008). Eén van de grootste populaties van Vlaanderen leeft in het Vinne in Zoutleeuw. In Zuid-West-Vlaanderen zijn Europese meerkikkers te vinden in de streek rond Kortrijk en langs het kanaal Kortrijk-Bossuit. In de meeste andere streken van West-Vlaanderen zoals de kustregio en de polders is de Meerkikker eerder schaars en leven de populaties verspreid en geïsoleerd van elkaar. In de noordelijke helft van de provincie Oost-Vlaanderen concentreren de grootste populaties zich in het alluvium van de Leie, nl. de Bourgoyen-Ossemeersen en de Assels in Drongen en in Sint-Martens-Latem. In Assenede, Sint-Laureins, Watervliet en Wachtebeke zijn Meerkikkers in tuinvijvers uitgezet en hebben ze nadien kreken en sloten veroverd.

De kust, de polders, grote delen van zandlemig Vlaanderen en de Kempen zijn regio's die voorlopig nog vrij weinig door Meerkikkers werden gekoloniseerd. Wel worden er de laatste jaren aan de Belgische kust meer en meer gemeld. In de Kempen zijn de meeste populaties verspreid en leven ze in spaarbekkens, groeveplassen en grindgroeven, tuinvijvers of in stromende waters zoals bv. de rivier de Aa in Vorselaar. In de meeste grote heidegebieden, zoals de Kalmthoutse heide en de militaire domeinen ontbreken ze. In het vijvercomplex van Zonhoven (Wijdevenheide, Platwyers) worden ze wel gesignaleerd. Andere locaties zijn Beerse, het Kassenbroek in Rijmenam, Rillaar en een grindgroeve in Mechelen aan de Maas.

In het Brussels Hoofdstedelijk Gewest en wellicht ook in sommige randgemeenten van de hoofdstad zijn Meerkikkers de enige aanwezige groene kikkers. Ze bezetten er enkele beekvalleien, vijvers en tuinvijvers, o.a. in Jette (Molenbeek), Anderlecht (Vogelzangbeek, Negenmanneken), Watermaal-Bosvoorde, de vijver van het domein Wilder te Sint-Agatha-Berchem (dit onderzoek), het natuurreservaat Moeraske, het park van Woluwe en van Héronniere en een vijver van een privaattuin in Ukkel (Weiserbs & Jacob, 2005). In Sint-Genesius-Rode leven ze in het brongebied van de vallei van de Kwaadebeek en in Linkebeek in de viskweekvijvers van het visteeltcentrum van het INBO (Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek).

Levantijnse meerkikker - *Pelophylax bedriagae* (Camerano, 1882)

Levantine Marsh Frog – Grenouille de Bedriaga – Bedriagas Wasserfrosch

Meerkikkers uit de Levant werden door Schneider *et al.* (1992) beschreven onder het nomen '*levantina*', een naam die is afgeleid van de streek waar ze leven. Ze baseerden zich hiervoor vooral op enkele morfologische en biochemische kenmerken en op een duidelijk verschil in roepen. Uit de morfometrie blijkt echter dat het taxon *levantina* en de specimens uit het MNHN, Parijs, afkomstig uit de omgeving van Damascus in Syrië en reeds in 1882 beschreven door Camerano als *Rana bedriagae*, conspecifiek zijn. De soortnaam *levantina* is dus een junior synoniem van *R. bedriagae* Camerano, 1882 (Dubois, 1992; Dubois & Ohler, 1994a).

Etymologie

Genoemd naar de naturalist en wetenschapper J. von Bedriaga (1854-1906), die doctorerde aan de universiteit van Jena.

Synonymie

***Rana esculenta* var. *bedriagae* Camerano, 1882** (Bull. Assoc. Franç. 1881: 688). Type(s): niet bekend. Terra typica: Damascus (33°30' N, 36°18' O), Syria.

***Rana levantina* Schneider & Sinsch, 1992** (Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 30: 297). Holotype: ZFMK 52836, adult wijfje, KRL = 81.5 mm, nadien aangeduid door Schneider, Sinsch & Nevo 1992 (Zool. Anz. 228: 102). Terra typica: nadien aangeduid als Birket Ata, 5 km ten zuiden van Hadera, Israël. Paratypes: ZFMK 52837-52840, 4 adulte mannetjes en ZFMK 52841-52844, 4 adulte wijfjes uit dezelfde lokatie als het holotype. In synonymie door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 178) (subjectief junior synoniem van *Rana bedriagae* Camerano, 1882) en door Schneider & Sinsch 1999 (J. Zool. Syst. Evol. Res. 37: 67-73).

***Pelophylax bedriagae* (Camerano, 1882)**. (Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green and Wheeler, 2006. The Amphibian Tree of Life, Bulletin of the American Museum of Natural History, number 297).



Fig. 29. Levantijnse meerkikker in een tuinvijver te Hamme (foto boven) en te koop aangeboden dieren in een tuinvijver-centrum te Nieuwkerken-Waas (foto onder)(foto's Robert Jooris)

Morfologie en morfometrie

De kleur van de Levantijnse meerkikker (fig. 29) is zeer variabel. De meeste dieren zijn op de bovenkant van kop en rug bruin gekleurd, bij andere domineert een groene kleur. Veel kikkers bezitten een rugstreep. De vlekken op de rug hebben onregelmatige randen en zijn donkerbruin tot donkergroen of zelfs zwart. Zeer karakteristiek zijn de grote donkere vlekken of dwarsbanden op de achterpoten. De kikkers hebben twee prominente dorsolaterale ruglijsten die roodbruin of bruin gekleurd zijn. De kleur van de buik is eveneens variabel: vuilwit en al dan niet grauw gemarmerd of gevlekt. De kwaakblazen van de mannetjes zijn donkergrijs (Schneider *et al.*, 1992). De Levantijnse meerkikker is op basis van zijn morfologie niet te onderscheiden van de nauw verwante andere Aziatische meerkikkers. Door moleculair onderzoek zoals mitochondriale sequencering kan men wel de Levantijnse meerkikker van de andere Aziatische taxa onderscheiden (Holsbeek *et al.*, 2009b).

De mannetjes zijn beduidend kleiner dan de vrouwtjes en bereiken een lichaamslengte van 62,5 tot 78,5 mm ($x=70,0$, se $\pm 1,4$, $n=11$), de wijfjes van 74,7 tot 92,8mm ($x=83,5$, se $\pm 1,5$, $n=16$). Ze worden dus iets groter dan hun verwanten uit het noordoosten van Griekenland (Schneider *et al.*, 1992).

Foeragegedrag en voortplanting

De Levantijnse meerkikker bezet in het land van herkomst vooral bevoeiingskanalen, meren en visvijvers. In de Nijldelta leven ze in rivierarmen, moerassen, meren en af en toe ook in heel kleine waterpartijen. Ze hebben daar een lange voortplantingsperiode die duurt van eind februari tot half september (Baha El Din, 2006).

Verspreiding buiten Europa

Het natuurlijke verspreidingsgebied (fig. 30) van de Levantijnse meerkikker omvat het uiterste zuiden van Anatolië (Antakya-regio), het westen van Syrië (de Syrische woestijn zou de oostelijke areaalgrens zijn), Libanon, Jordanië, het westen van Irak, het noorden van het Arabisch Schiereiland en het noordoosten van de Sinai tot de Nijlvallei en -delta (Plötner & Ohst, 2001; Plötner, 2005; Baha El Din, 2006). In Libanon is deze kikker zeer algemeen en wordt hij gevonden tot 1900 m hoogte (Hraoui-Bloquet *et al.*, 2001). Naar het noorden en oosten toe is de areaalgrens nog onduidelijk en mogelijk komt deze soort zelfs tot in Iran voor. Introducties buiten dat natuurlijke verspreidingsgebied, meer bepaald in Europa, zijn tot op heden weinig of niet bekend, behalve dan op Malta en zijn eilanden (Sciberras & Schembri, 2006a, b).

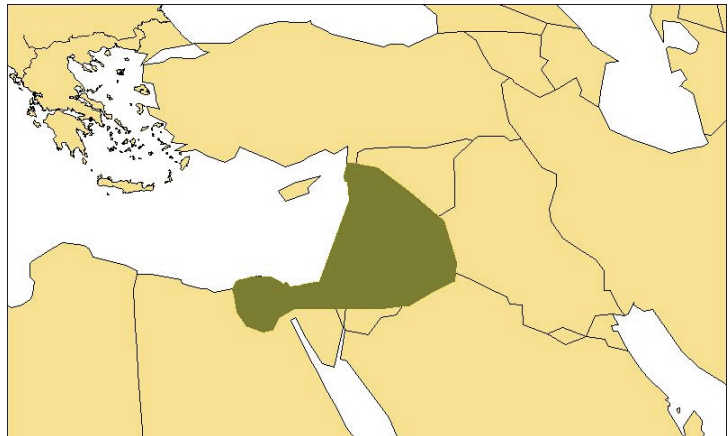


Fig. 30. Areaal van de Levantijnse meerkikker in Klein-Azië

Verspreiding in Vlaanderen

Al jaren lang worden in diverse dierenwinkels en tuinvijvercentra in Vlaanderen zogenaamde 'Egyptische groene kikkers' verkocht (Jooris, 2002a, b). Wellicht gaat het elk jaar over enkele duizenden dieren. Groene kikkers zijn immers zeer geliefd bij de meeste tuinvijverliefhebbers. Omdat de handel in inlandse soorten verboden is, doet men dan noodgedwongen beroep op de import van exotische soorten. Tijdens jaarlijkse controles bij diverse handelaars vonden we twee soorten: het merendeel Levantijnse meerkikkers en in klein aantal, de Mascarene graskikker (*Ptychadena mascareniensis*). De Mascarene graskikker kan zonder moeite gedetermineerd worden. Het zijn kleine kikkers met lange achterste ledematen en in de lengte lopende ruglijsten. Deze kleine kikkers zijn typische Afrikanen en de kans is onbestaande dat ze zich op onze breedtegraad kunnen handhaven, laat staan voortplanten. Maar de Levantijnse meerkikkers echter blijken dat wel te kunnen.

Omdat de Aziatische meerkikkers moeilijker van elkaar te onderscheiden zijn, werd op weefselstalen van enkele dieren moleculair onderzoek (DNA sequencer en microsatelliet amplificatie) verricht. Vergelijking van het DNA met dat van het referentiestaal uit analyses bevestigden dat het DNA van de 'Egyptische groene kikkers' overeenstemde met dat van het referentiestaal, afkomstig uit het kruisvaardersfort 'Crac des Chevaliers' in Syrië (Holsbeek *et al.*, 2009b).



Fig. 31. Voortplantingsplaats van de Levantijnse meerkikker in Nieuwkerken-Waas (foto Robert Jooris)

Tot op heden zijn er zeven IFBL km-hokken (fig. 32) waarin Levantijnse meerkikker met zekerheid werd vastgesteld. In Nieuwkerken-Waas leeft de Levantijnse meerkikker in een klein wachtbekken aan de rand van een weiland palend aan een woonverkaveling en op slechts 140 m afstand van een tuinvijvercentrum (fig. 31). Een andere locatie bevindt zich in een tuinvijver van een villawijk in Haasdonk, een deelgemeente van Beveren. De eigenaar van de vijver had eind vorige eeuw enkele 'Egyptische groene kikkers' aangekocht en ze in zijn tuinvijver geïntroduceerd. In 2000 werden de eerste larven vastgesteld, maar de adulten die zich hieruit ontwikkelden maakten de jaren daarop zoveel kabaal dat de eigenaar besloot de vijver leeg te pompen en zo een 50-tal kikkers te verwijderen. In 2002 zou het laatste exemplaar verwijderd zijn, maar verder veldonderzoek zal moeten uitwijzen of de kikkers naburige waterpartijen niet hebben gekoloniseerd.

Een andere kleine populatie bevolkt een tuinvijver in een woonwijk in Hamme. Volgens de eigenares hebben ze de vijver spontaan gekoloniseerd en de eerste exemplaren werden in 1991 waargenomen. De volwassen kikkers hebben echter de strenge winter van 2008-2009 niet overleefd, maar mogelijk deden de larven dit wel. Levantijnse meerkikkers zijn ook uitgezet in een tweetal tuinvijvers op de cuesta van het Waasland in Tielrode, een deelgemeente van Temse. Eén daarvan situeert zich in de directe omgeving van de grote vijver van het recreatieoord Waasmeer en de kleiputten van de Roomacker. Mochten de Levantijnse meerkikkers erin slagen deze nabijgelegen grote waterpartijen te koloniseren dan is verdere uitbreiding van de populatie gegarandeerd. Roepende mannetjes Levantijnse meerkikkers zijn ook vastgesteld in het West-Vlaamse Dadizele.

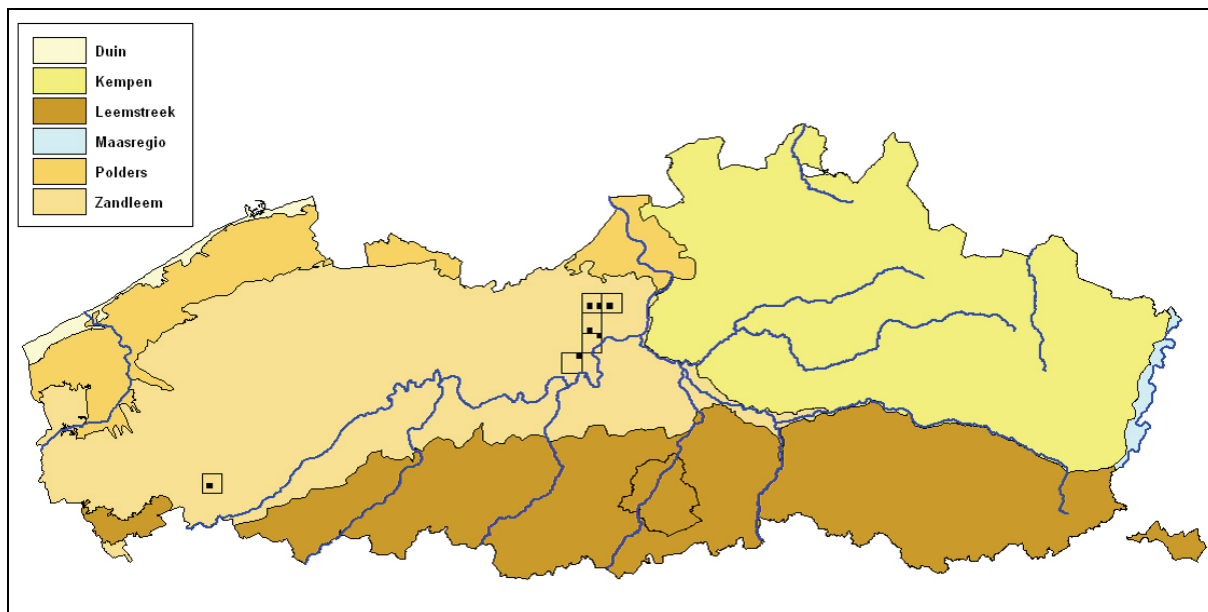


Fig. 32. Verspreiding van de Levantijnse meerkikker in Vlaanderen en het Brussels Hoofdstedelijk Gewest (periode 1999-2009)

'Anatolische meerkickers' - *Pelofylax cf. bedriagae*

Anatolian Marsh Frogs – Grenouilles rieuse d' Anatolie – Anatolischen wasserfrosche

Synonymie

***Rana ridibunda caralitana* Arikan, 1988** (Istambul Üniv. Fen Fak. Biyoloji Der. 53: 82). Holotype: ZDEU 18.1982.11, adult wijfje, KRL = 84.6 mm. Terra typica: Beysehir Gölü (37°40' N, 31°30' O), Konya, Anatolië. In synonymie door Böhme & Wiedl 1994 (Zool. Middel East 10: 39) en door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 178) (subjectief junior synoniem).

***Rana cerigensis* Beerli, Hotz, Tunner, Heppich & Uzzell, 1994** (Not. Nat. 470: 4). Holotype: MHNG 2543.92, adult mannetje, KRL = 41 mm. Terra typica: Olympos (35°44' N, 27°11' O, hoogte: ~ 300 m), noordelijk Karpathos, Griekenland. Paratypes: MHNG 2543.93, wijfje, Olympos, noordelijk Karpathos; NMW 33075.1, wijfje, Olympos, noordelijk Karpathos; ANSP 35282, wijfje, Olympos, noordelijk Karpathos; GNHM 3, subadult wijfje, Olympos, noordelijk Karpathos.

***Pelophylax caralitanus* (Arikan, 1988)** (Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green and Wheeler, 2006. The Amphibian Tree of Life, Bulletin of the American Museum of Natural History, number 297).



Fig. 33. Anatolische meerkikker gevangen in het gemeentepark van Duffel (foto Robert Jooris)

Morfologie en morfometrie

Aangezien het een heterogene groep betreft, is de morfologie zeer variabel. De rugkleur van de Meerkickers uit het zuiden van Anatolië varieert van bruin tot groen (fig. 32). De rugvlekken zijn groot en willekeurig gerangschikt en de rugstreep is al dan niet aanwezig. Ze hebben een kopromplengte van 68,2 tot 127,7 mm ($x=100,2$, $se=3,75$, $n=15$) (Arikan, 1988; Alpagut & Falakali, 1995). Bij heel wat dieren zijn de ruglijsten roodbruin gekleurd.

Verspreiding in Europa en Azië

De soort is aanwezig in Anatolië en Cyprus maar ook in Thracië (Turkije) (Lymerakis *et al.*, 2007) en vermoedelijk verder noordwaarts langs de Zwarte Zeekust in Bulgarije. Zo registreerden we in mei 2005, tijdens een herpetologische excursie aan het Akoutino meer ($42^{\circ} 19' 55''N$ en $27^{\circ}43'32'' O$) dat deel uitmaakt van het Ropotamo nationaal park, een opname van een paringsroep van een Meerkikker die identiek was met de roepkarakters van de Aziatische meerkickers.

Verspreiding in Vlaanderen

Moleculair onderzoek (Holsbeek *et al.*, 2008) heeft aangetoond dat Anatolische meerkickers ook in Vlaanderen leven, dikwijls syntoop met Europese meerkickers, met hybridisatie tussen de twee taxa tot gevolg. De meeste vindplaatsen (fig. 34) van Anatolische meerkickers situeren zich in het oostelijk deel van de provincie Vlaams-Brabant: in Huldenberg (Sint-Agatha-Rode), Hoegaarden, Bekkevoort (Molenbeek-Wersbeek), Glabbeek (Attenrode), Kortenaeken (Ransberg en Kersbeek-Miskom) en Tienen (bezinkingsputten van de suikerfabriek). In de omgeving van Leuven zijn ze waargenomen in de kunstmatige vijvers van de Brabantthal, de natuureducatieve tuin van het Sint-Albertuscollege, in Wilsele en in de vijvers van de Abdij van het Park in Heverlee. In de omgeving van Leuven zijn Anatolische meerkickers gesignaleerd in de vijver van het natuureducatief reservaat van het Sint-Albertuscollege, in de kunstmatige grote vijver aan de Brabantthal en in de Abdij van het Park.

Meer naar het westen, vonden we ze in tuinvijvers in Zaventem (Sterrebeek) en Asse en in de viskweekvijvers van het INBO in Linkebeek. Uit de provincie Antwerpen zijn waarnemingen bekend uit Duffel (stadspark) en Bonheiden (twee naburige tuinvijvers). In Limburg werd een Anatolische meerkikker gevangen in de vijver van de kinderboerderij Kiewit in Hasselt en uit de provincie West-Vlaanderen is er een waarneming in de meersen van de Gemene Weidebeek in Brugge (Assebroek). In het Brussels Hoofdstedelijk Gewest tenslotte werden Anatolische meerkickers gevangen in een ondiepe vijver aan het Natuurreservaat Negenmanneken in Anderlecht.

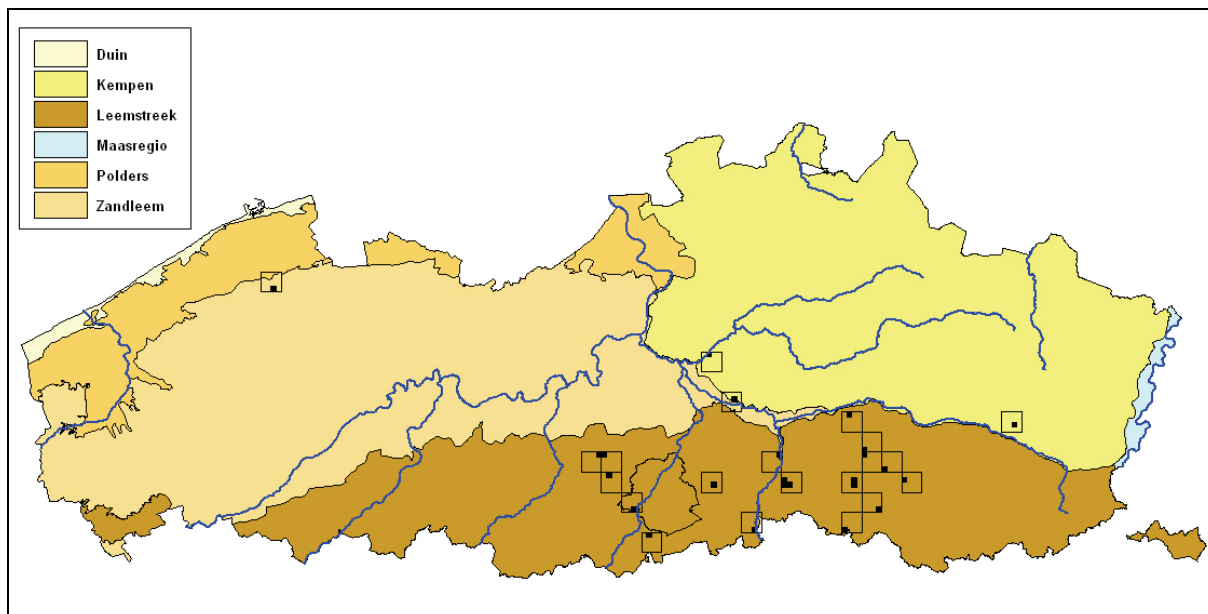


Fig. 34. Verspreiding van de Anatolische meerkikkers in Vlaanderen en het Brussels Hoofdstedelijk Gewest (periode 1999-2009)

Andere roepen die afwijken van de karakteristieke roep van Europese meerkikker werden waargenomen in Dilbeek (Molendal) en in de Steenlandpolder op Antwerpen Linkeroever. Onderzoek in de komende jaren zal meer klaarheid scheppen in hoeverre Anatolische meerkikkers ook andere locaties hebben gekoloniseerd.

Niet tot op soortniveau gedetermineerde groene kikkers

We ontvingen ook heel wat waarnemingen van groene kikkers die niet tot op soortniveau werden gedetermineerd. De spreiding van deze waarnemingen wordt weergegeven in figuur 35.

Voor de meeste vrijwilligers was het ook te moeilijk om een onderscheid te maken tussen de drie soorten Meerkikkers. Deze waarnemingen werden geklasseerd als 'Meerkikker sensu lato' en voor de spreiding van deze waarnemingen verwijzen we naar figuur 36. Hieronder kan zich wellicht nog een belangrijke fractie Levantijnse en Anatolische meerkikkers bevinden.

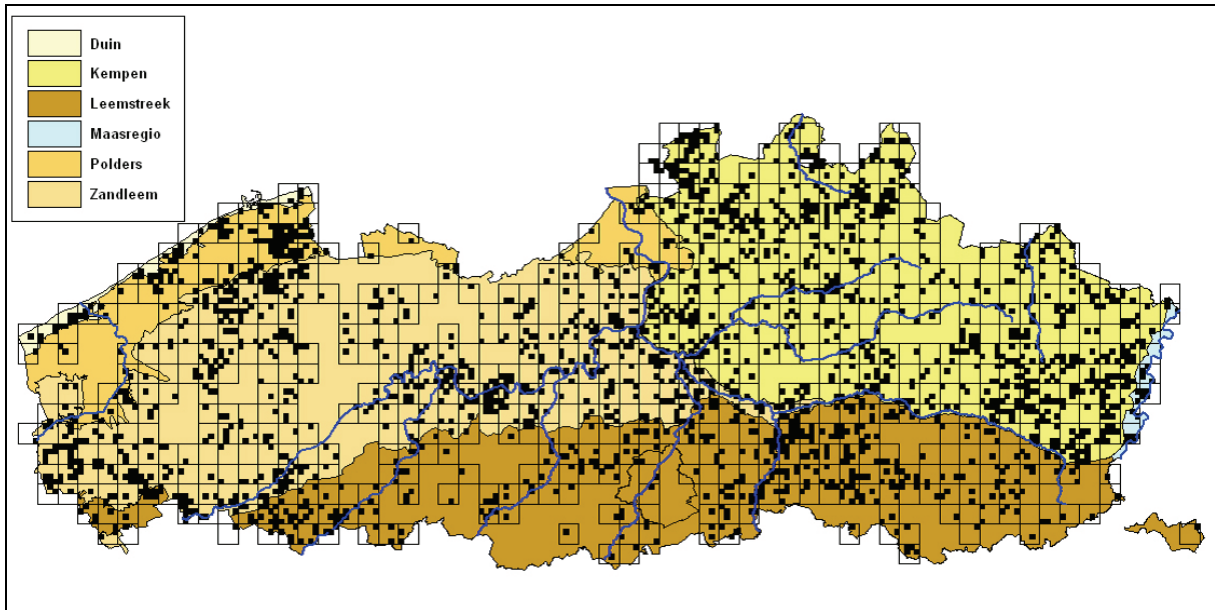


Fig. 35. Verspreiding van groene kikkers die niet op soortniveau zijn gedetermineerd in Vlaanderen en het Brussels Hoofdstedelijk Gewest (periode 1999-2009)

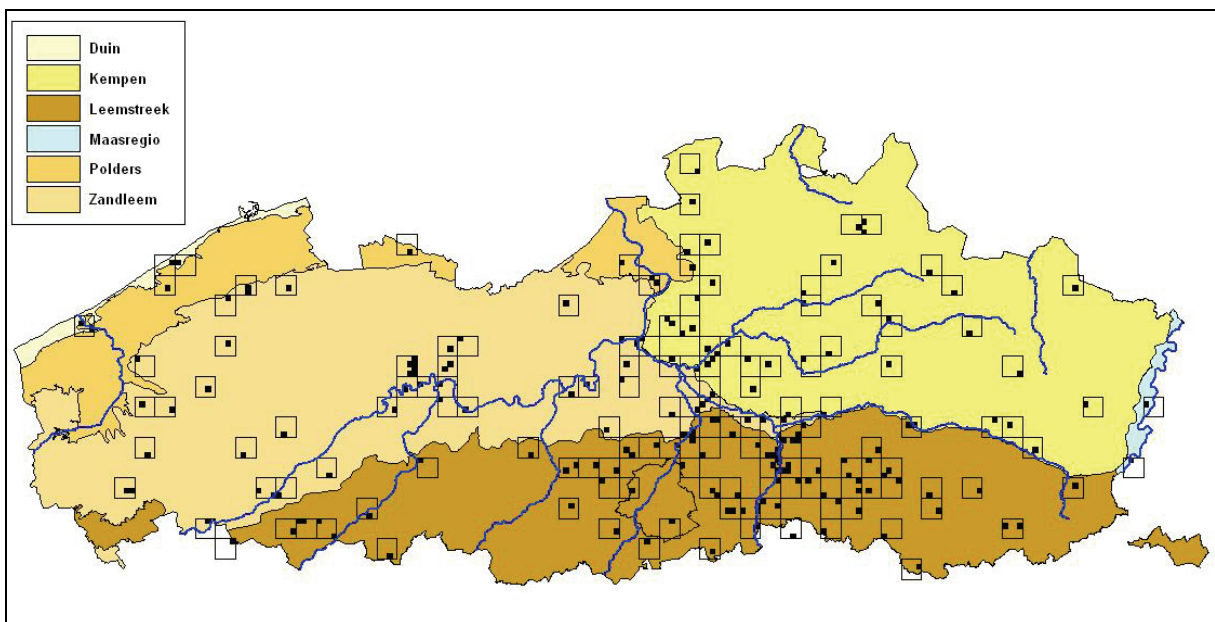


Fig. 36. Verspreiding van Meerkikkers die niet op soortniveau zijn gedetermineerd in Vlaanderen en het Brussels Hoofdstedelijk Gewest (periode 1999-2009)

8 Populatiestructuren van groene kikkers in Vlaanderen

8.1 Mengpopulaties van Bastaardkikker en Poelkikker (*esculentus-lessonae-populaties of e-I-P*)

Mengpopulaties van Bastaardkikker en Poelkikker zijn vooral in Centraal-Europa en in sommige streken van West-Europa vrij algemeen (Berger, 1966, 1988b; Blankenhorn, 1973; Günther, 1974, 1983, 1990; Tunner & Dubrowski, 1976; Gubányi, 1992; Cogălniceanu & Călin, 1993; Gubányi & Creemers, 1994; Gasc *et al.*, 1997; Zahn, 1997).

In Vlaanderen leeft de Poelkikker samen met de Bastaardkikker. Zuivere poelkikkerpopulaties werden hier nog niet vastgesteld. In het Vlaamse Gewest bevinden de meeste e-I-P's zich in de oligotrofe tot mesotrofe waterpartijen van de Kempen (Fig. 37 en 38), het gevolg van de waterhabitatpreferenties van de Poelkikker. De Bastaardkikker is echter veel minder kieskeurig en kan parasiteren op zijn gastheer als aan de ecologische eisen van die gastheer wordt voldaan. In veel vennen van de Kempen is de Poelkikker talrijker dan de Bastaardkikker.



Fig. 37. In de vennen op de Kalmthoutse heide verzamelen zich elke lente talrijke Poel- en Bastaardkikkers in roepkoren waarbij de Poelkikkers meestal domineren in aantal (foto Robert Jooris)

In Oost- en West-Vlaanderen zijn de e-I-P's zeldzaam en beperkt tot waterpartijen in heiderelicten zoals in Bulskampveld en Vloethenveld in de omgeving van Brugge. Maar er zijn ook uitzonderingen zoals in de omgeving van Damme en in Diksmuide (natuurreserveaat de Blankaart en de kleiputten van Stuivekenskerke) waar beide soorten mengpopulaties vormen in meer eutrofe waterplassen. In dergelijke waterhabitats is de Poelkikker echter sterk in de minderheid.

In Wallonië zijn e-I-P's gesignaleerd in de Hoge Venen, in Lotharingen en in de valleigebieden van enkele rivieren, zoals de Semois (Burny & Parent, 1985). In de Hoge Ardennen, Lotharingen, in Luxemburg en het noorden van Frankrijk zouden volgens deze auteurs ook zuivere Poelkikkerpopulaties leven.

In de bastaardkikker-poelkikkerpopulaties zijn veel individuen van Bastaardkikker diploïd (2n). Ze produceren doorgaans haploïde gameten waarbij het L-genoom wordt geëlimineerd en het R-genoom klonaal wordt doorgegeven (fig. 2, Tabel 4). Daardoor resulteren de meeste paringen tussen beide soorten in Bastaardkikkers. Veel paringen grijpen plaats tussen poelkikkermannetjes en bastaardkikkervrouwtjes (Günther *et al.*, 1979). Sommige dieren produceren niet gereduceerde diploïde gameten, dus met zowel L- als R-genoom, nog anderen zelfs gameten met enkel L-genoom, zodat in deze mengpopulaties allerlei combinaties van diploïde en triploïde individuen kunnen ontstaan (Tabel 4).

In e-I-P's is de Poelkikker normaal vertegenwoordigd in beide geslachten en dit geldt meestal ook voor de Bastaardkikker.

Omwille van het geslachtsbepalend XX-XY-mechanisme is een seksratio van 1:1 te verwachten, zowel bij de normale Mendeliaanse soort als bij de bastaard. In de praktijk vindt men echter bij de Bastaardkikker een evenwichtige seksratio bij individuen die voortkomen uit paringen tussen poelkikkermannetjes en bastaardkikkervrouwtjes. Maar mitochondriaal onderzoek heeft aangetoond dat paringen in omgekeerde zin, tussen bastaardkikkermannetjes en poelkikkervrouwtjes soms meer voorkomen dan aanvankelijk werd vermoed (Spolsky & Uzzell, 1984, 1986; Monnerot *et al.*, 1985). Vermits deze bastaardkikkermannetjes dan meestal het R_x-chromosoom doorgeven, zijn alle nakomelingen uit deze copulaties bastaardkikkervrouwtjes wat in sommige mengpopulaties kan leiden tot een lichtjes scheefgegroeide seksratio in het voordeel van de wijfjes (Berger *et al.*, 1988).



Fig. 38. In meer eutrofe waterhabitats neemt het aantal Bastaardkickers in mengpopulaties toe naarmate de waterpartij voedsel-rijker wordt zoals hier in de Halsche Beemden in de Noorder-kempen (foto Robert Jooris)

Als we alle in Vlaanderen onderzochte mengpopulaties van Bastaardkikker en Poelkikker clusteren dan vinden we een vrij evenwichtige seksratio bij de Bastaardkikker en een ietwat scheve seksratio in het voordeel van de mannetjes bij de Poelkikker (Tabel 2). De meeste bastaardkikkervrouwtjes in deze populaties (84,4%) zijn diploïd. Bij de bastaardkikkermannetjes daaren-tegen vonden we ongeveer evenveel diploïden (50,6%) als triploïden (Tabel 3).

In alle mengpopulaties van de Bastaardkikker en de Poelkikker kunnen paringen tussen twee diploïde Bastaardkickers die beiden het R-genoom doorgeven, voorkomen. De nakomelingen uit deze copulaties zijn alle meerkikkervrouwtjes (Vorburger, 2001b), die echter weinig levensvatbaar zijn (3%) en zelden het einde van de eerste winterperiode halen (Günter *et al.*, 1979).

Het doorgeven van twee identieke, klonale gameten waarin toevallig ontstane letale genen geaccumuleerd zijn (Mullers-Ratchet mechanisme), zou

de oorzaak zijn van het vroegtijdig afsterven van de embryonale en larvale stadia (Günther, 1990; Plötner, 2005). Bij deze paringen wordt in feite het hybridogenetisch voortplantingsproces beëindigd en spreekt men van hybridolyse. Deze meerkikkervrouwtjes (indien ze overleven) produceren dan na paring met een Poelkikker of met triploïde (LLR) bastaardkikkermannetjes (produceren L-genoom) terug Bastaardkickers. De kans dat dus

populatiestructuur	soort	seksratio
bastaardkikker - poelkikker (44)	bastaardkikker	1,2
	poelkikker	1,6
bastaardkikker- meerkikker (27)	bastaardkikker	16,3
	meerkikker	1,4
bastaardkikker (19)	bastaardkikker	7,0
	meerkikker (8)	0,8

Tabel 2. Seksratio (mannetjes/vrouwtjes) in de verschillende populatiestructuren. Tussen haakjes: het aantal geclusterde populaties.

Meerkikkers gevormd worden in dergelijke mengpopulaties is minimaal, tenzij ze gekoloniseerd worden door allochtone Meerkikkers.

8.2 Zuivere bastaardkikkerpopulaties (esculentus-populaties of e-P)

Op vele plaatsen in Europa, o.a. in Denemarken, Duitsland, Polen en Zweden, leven groene kikkerpopulaties waarin enkel de Bastaardkikker vertegenwoordigd is (Günther, 1974, 1975, 1983, 1990; Tunner & Dobrowsky, 1976; Uzzell *et al.*, 1977; Eikhorst, 1981; Berger, 1988b; Plötner & Klinkardt, 1992; Fog, 1994; Rybacki, 1994c). In Vlaanderen zijn die vooral te

finden in de regio's die nog niet gekoloniseerd zijn door Meerkikkers en waar uiteraard ook de Poelkikker ontbreekt. Men vindt ze vooral in de duinengordel, de achterliggende polders, in het Heuvelland, rond leper, op veel plaatsen in zandlemig Vlaanderen buiten de valleien van de grote rivieren, in de Durmevallei en in sommige streken van Vlaams-Brabant en de Kempen. Bastaardkikkers zijn minder kieskeurig qua waterhabitat maar de grootste



Fig. 39. Roepkoor van Bastaardkikkers in het Molsbroek te Lokeren (foto Robert Jooris)

populaties zijn vooral te vinden in waterpartijen met een rijke vegetatie van drijvende en ondergedoken waterplanten (fig. 39).

Zuivere bastaardkikkerpopulaties nemen wel een bijzondere positie in. Volgens de stelregels van het hybridogenetische systeem zou men immers verwachten dat individuen uit populaties waarin enkel de hybride voorkomt weinig levensvatbaar zijn, omdat ze overwegend niet-gerecombineerde en klonaal doorgegeven meerkikkerchromosomensets overerven waarin toevallig ontstane slechte genen zijn geaccumuleerd. Triploïde kikkers, die ontstaan uit paringen tussen diploïde Bastaardkikkers met niet-gereduceerde diploïde RL-gameten en Poelkikkers of triploïde Bastaardkikkers met L-gameten (Tabel 4), brengen de oplossing (Günther, 1990). Triploïden en diploïden kunnen hierdoor samenleven in dezelfde populaties. Triploïden produceren L-gameten en nemen hierbij de rol over van Poelkikkers als leverancier van het L-genoom in l-e-P. Doordat triploïden kruisen met diploïde Bastaardkikkers, die R-(of RL-) gameten produceren, worden telkens weer triploïde of diploïde bastaardkikkernakomelingen gevormd (Günther, 1990; Plötner, 2005; Christiansen, 2009). Het vormen van diploïde gameten is een strategie om deze populaties tegen uitsterven te behoeden, aangezien er anders weinig of geen mogelijkheid is tot recombinatie met het L-genoom. De door triploïden geproduceerde gameten bieden wel de mogelijkheid tot recombinatieprocessen in het L- (bij LLR-typen) of R-genoom (bij LRR-typen). Deze triploïde individuen zouden in sommige populaties zelfs 60 tot 83 % van het totaal aantal kikkers uitmaken (Eikhorst, 1981; Plötner & Klinkhardt, 1992; Fog, 1994; Rybacki, 1994a, d, f).

Wanneer we de populaties clusteren volgens hun structuur dan is de seksratio (χ^2 -test: 55,57, $p < 0,00001$, $df=1$) en de ploïdie (χ^2 -test: 83,97, $p < 0,00001$, $df=1$) van de

Bastaardkikker beduidend verschillend tussen de zuivere bastaardkikkerpopulaties (n=19) en de bastaardkikker-poelkikkermengpopulaties (n=44). In de zuivere bastaardkikkerpopulaties vinden we verhoudingsgewijs opvallend veel meer mannetjes en triploïden. Vooral het aantal triploïde mannetjes is sterk toegenomen (Tabel 7).

8.3 Mengpopulaties van Bastaardkikker en Meerkikker (esculentus-ridibundus-populaties of e-r-P)

Het gebied van de natuurlijke mengpopulaties van Bastaardkikker en Europese meerkikker strekt zich uit vanaf Nederland ten noorden van de grote rivieren, Denemarken (inclusief het eiland Bornholm), oostwaarts over grote delen van Duitsland, Polen, Tsjechië, Slowakije, Hongarije, Wit-Rusland, Oekraïne en Roemenië (Gunther, 1990; Cogălniceanu & Călin, 1993; Rybacki, 1994a, b). In deze e-r-P's is de populatiegenetica vrij complex, zoals bij het bastaardkikker-poelkikker syteem. De Bastaardkikker is hier in beide geslachten aanwezig en eveneens in twee ploïdie toestanden. Net zoals in bastaardkikker-poelkikkerpopulaties heeft men ook hier weer verschillende paringscombinaties.

De diploïde en triploïde wijfjes van de Bastaardkikker produceren gameten met L(soms R)-genoom of niet-gereduceerde gameten met LR-genoom. Meerkikkers worden in deze populaties niet enkel geboren uit kruisingen van Meerkikker met Meerkikker, maar ook uit kruisingen Bastaardkikker met Meerkikker en in veel mindere mate uit kruisingen van twee Bastaardkikkers die beiden het R-genoom klonaal hebben doorgegeven zodat de nakomelingen die hieruit voortkomen weinig of geen overlevingskans hebben.

Bastaardkikker	e-l-P	e-r-P	e-P
2n ♂♂	91	43	17
2n ♀♀	152	7	2
3n ♂♂	89	100	84
3n ♀♀	28	11	5
2n (♂♂ en ♀♀)	243	50	19
3n (♂♂ en ♀♀)	117	111	89

Tabel 3. Ploïdie toestand in de verschillende populatiestructuren

Dergelijke mengpopulaties zijn in West-Europa ten zuiden van de grote rivieren in Nederland en ten westen van de Rijn een recent verschijnsel, omdat die buiten het oorspronkelijke verspreidingsgebied van de Meerkikker vallen. Maar deze grote kikker uit Centraal-Europa heeft, net zoals veel andere planten- en diersoorten, geprofiteerd van de toegenomen handel en transport om de grenzen van zijn natuurlijke areaal uit te breiden en nieuwe water- en landhabitats te koloniseren (fig. 40).

In het Vlaamse Gewest situeren de meeste mengpopulaties zich in de vallei van de Boven- en Beneden-Schelde, in het Beneden-Nete gebied en in Vlaams-Brabant, waar de Bastaardkikker niet enkel mengpopulaties vormt met de Europese meerkikker maar ook met de Anatolische meerkikker (Holsbeek *et al.*, 2008). In de geclusterde e-r-P (n=27) is de seksratio van Bastaardkikker beduidend verschillend (χ^2 -test:53,02, $p < 0,00001$, $df=1$) van deze van de geclusterde e-l-P (n=44). Hetzelfde geldt voor wat de ploïdie toestand betreft: verhoudingsgewijs beduidend veel meer triploïde Bastaardkikkers in de e-r-P dan in de e-l-P (χ^2 -test:122,19, $p < 0,00001$, $df=1$). Vergelijking tussen de e-P (n=19) en de e-r-P (n=27) geven geen significante verschillen wat de seksratio betreft (χ^2 -test:3,32, $p=0,0683$, $df=1$) maar wel in de ploïdie toestand (χ^2 -test:6,14, $p=0,0132$, $df=1$).

Bij bevruchting van meerkikkervrouwtjes door zaadcellen van diploïde bastaardkikkermannetjes die R-genoom doorgeven, houdt het hybridogenetisch systeem op te bestaan door hybridolyse (zie fig. 2) en uit deze bevruchting ontstaan enkel meerkikkervrouwtjes. Deze zijn wel levensvatbaar omdat bij de bevruchting er telkens een genoom (dat van de Meerkikker) niet klonaal doorgegeven wordt zodat op dit genoom door

de generaties heen weinig of geen slechte kenmerken zijn gefixeerd (Vorburger, 2001a). Hoewel de ploïdie status tijdens ons onderzoek niet bepaald werd, mogen we met vrij grote zekerheid aannemen dat de triploïde mannetjes meer dan waarschijnlijk vrijwel allemaal triploïde LLR-mannetjes zijn die tijdens hun gametogenese zaadcellen met L-genoom of zelfs met LL-genoom produceren, dus met een sterk mannelijk bepalende factor zoals in de mengpopulaties van Bastaaardkikkermannetjes en Meerkikker in Hongarije (Tunner & Heppich-Tunner, 1992). Toekomstig onderzoek door middel van microsatelliet analyses kan hier wellicht klaarheid scheppen.

Veel Bastaaardkickers worden in deze mengpopulaties dus niet enkel genetisch weggeplukt door hybridolyse (Holsbeek & Jooris, 2009), maar worden bovendien beconcurrereerd door de veel grotere en sterkere Meerkickers. Op veel plaatsen waar de Bastaaardkikker vroeger een algemene soort was, zien we nu de balans overslaan in het voordeel van de Meerkikker, een proces dat zich niet enkel in Vlaanderen voordoet maar ook in andere Europese landen (Vorburger & Ryer, 2003; Pagano *et al.*, 1997). Het is dus aanpassen of verzuipen, en de Bastaaardkikker kan zich in deze bastaaardkikker-meerkikkerpopulaties doorgaans enkel standhouden onder vorm van triploïde genotypes.



Fig. 40. In de voedselrijke poelen en sloten van de Assebroekse meersen bij Brugge leven al verschillende jaren mengpopulaties van Bastaaardkikker en Meerkikker (foto Robert Jooris)

Een ander gevaar is dat de Bastaaardkikker bedreigd is door de aanwezigheid van de Aziatische meerkickers in deze mengpopulaties. Er ontstaat dan immers niet enkel hybridisatie en introgressie van genoom tussen de Europese meerkikker en de Aziatische taxa (Holsbeek *et al.*, 2008; Holsbeek *et al.*, submitted to *Molecular Ecology*), maar ook kruisingen tussen de Aziatische meerkickers met Bastaaardkickers en kruisingen tussen rasonzuivere Europese meerkickers met Bastaaardkickers wat kan leiden tot steriliteit bij de Bastaaardkikker.

8.4 Mengpopulaties van Bastaaardkikker, Poelkikker en Meerkikker (esculentus-lessonae-ridibundus populaties of e-l-r-p)

In Beerse, Tielrode, Rillaar, Mechelen-aan-de-Maas en Rijmenam (drie poelen) vonden we mengpopulaties waar zowel de Bastaaardkikker, de Poelkikker als de Europese meerkikker syntoop leven. Een van de drie poelen in Rijmenam was bovendien gekoloniseerd door de Anatolische meerkikker. In Hasselt werd in een mengpopulatie van Bastaaardkikker en Poelkikker ook de Anatolische meerkikker waargenomen. Waar de Europese meerkikker infiltreert in een bastaaardkikker-poelkikkermengpopulatie, kunnen de Meerkickers niet enkel onderling paren, maar ook met de Bastaaardkikker of de Poelkikker. Copulaties van Meerkickers onderling geven Meerkickers, paringen van Meerkickers met Bastaaardkickers resulteren in Meerkikkervrouwtjes of Bastaaardkikkermannetjes, en kruisingen van Meerkickers met Poelkickers geven Bastaaardkickers. Laatstgenoemde paringen zijn

zogenaamde primaire hybridisaties tussen twee biologische soorten met een normale Mendeliaanse voortplanting waaruit Bastardkickers kunnen ontstaan die zich onderling hybridogenetisch kunnen voortplanten. Deze nakomelingen zouden in principe wel levensvatbare nakomelingen van Meerkikker kunnen geven (Vorburger & Reyer, 2003; Holsbeek & Jooris, 2009) vermits er nog geen slechte eigenschappen gefixeerd zijn op de chromosomen. Hierdoor zou de populatiesamenstelling van de Bastardkikker en de Poelkikker kunnen verschuiven in het voordeel van de Meerkikker. Toch blijken heel wat van de mannelijke primaire hybriden een verlaagde fertiliteit te bezitten en hebben veel vrouwtjeshybriden ook geen genomeliminatie zodat de impact van deze primaire hybriden, ontstaan uit kruisingen van Meerkickers met Poelkickers, minder problemen schept als aanvankelijk werd gedacht (Vorburger & Reyer, 2003). Bovendien zouden de habitatpreferenties tussen Poelkickers en Meerkickers verschillend zijn en leven ze doorgaans ecologisch gescheiden van elkaar (Holenweg Peter *et al.*, 2001).

mannetje	gameet	vrouwtje	gameet	Fenotype	genotype
Poelkikker	L	x	Poelkikker	L →	Poelkikker LL
Poelkikker	L	x	Bastardkikker 2n	R →	Bastardkikker 2n LR
Poelkikker	L	x	Bastardkikker 2n	L* →	Poelkikker LL
Poelkikker	L	x	Bastardkikker 2n	LR →	Bastardkikker 3n LLR
Bastardkikker 2n	R	x	Bastardkikker 2n	R →	Meerkikker RR
Bastardkikker 2n	L	x	Bastardkikker 2n	R →	Bastardkikker 2n LR
Bastardkikker 2n	L*	x	Bastardkikker 2n	L* →	Poelkikker LL
Bastardkikker 2n	R	x	Bastardkikker 2n	LR →	Bastardkikker 3n LRR
Bastardkikker 2n	L	x	Bastardkikker 2n	LR →	Bastardkikker 3n LLR
Bastardkikker 3n	LL	x	Bastardkikker 2n	R →	Bastardkikker 3n LLR
Bastardkikker 3n	RR	x	Bastardkikker 2n	L* →	Bastardkikker 3n LRR
Bastardkikker 2n	R	x	Meerkikker	R →	Meerkikker RR
Bastardkikker 2n	L*	x	Meerkikker	R →	Bastardkikker 2n LR
Bastardkikker 2n	LR	x	Meerkikker	R →	Bastardkikker 3n LRR
Bastardkikker 3n	LL	x	Meerkikker	R →	Bastardkikker 3n LLR
Meerkikker	R	x	Meerkikker	R →	Meerkikker RR

Tabel 4. Mogelijke genomcombinaties bij paringen tussen Bastardkikker, Meerkikker en Poelkikker in de verschillende mengpopulaties. De gameten met een genoom aangeduid met een sterretje zijn zeldzaam. Tetraploïde dieren zijn niet levensvatbaar en sterven nog in een vroeg larvaal stadium af.

8.5 Populaties met enkel Meerkickers

In het Brussels Hoofdstedelijk Gewest, waar autochtone groene kikkersoorten zijn verdwenen, leven enkel Meerkickers. In deze Meerkikkerpopulaties vinden we meestal Europese meerkickers maar in een vijver in Anderlecht leeft hij samen met Anatolische meerkickers. Ook in Linkebeek, Leuven en op een aantal locaties in Oost-Brabant worden mengpopulaties van Europese en Aziatische meerkickers gesignaleerd. In het Brusselse Hoofdstedelijk Gewest is de kans zeer groot dat de huidige meerkikkerpopulaties zich verder zullen uitbreiden over de verschillende parkvijvers.

9 Wettelijke bescherming van groene kikkers

In tegenstelling tot de meeste amfibieën die van een integrale bescherming genoten, waren groene kikkers in het Vlaamse Gewest slechts gedeeltelijk beschermd door het Koninklijk Besluit (KB) van 22 september 1980, gepubliceerd in het Belgisch Staatsblad op 31 oktober 1980: 'het is verboden exemplaren van de Bruine kikker (*Rana temporaria temporaria* L.) en van de groene kikker (*Rana esculenta* L. complex) te vangen of te doden, behalve in de private kweekvijvers (art. 3)'. In dit KB staat echter niet duidelijk vermeld wat de omschrijving 'private kweekvijver' exact inhoudt.

Dit KB is nu volledig geïntegreerd in het nieuwe Soortenbesluit van de Vlaamse Regering van 15 mei 2009, gepubliceerd in het Belgisch Staatsblad van 13 augustus 2009. Dit Besluit trad in werking op 1 september 2009 en is niet enkel van toepassing op de inheemse soorten, maar ondermeer ook op de soorten opgenomen in de bijlage IV van de Habitatrichtlijn of in bijlage II van het verdrag van Bern. De beschermde soorten zijn in dit soortenbesluit in categorieën ingedeeld. De Bastaardkikker en de Europese meerkikker vallen onder categorie 1 van het Besluit en genieten dus van de basisbeschermingsbepalingen. Van die beschermingsbepalingen kan onder bepaalde voorwaarden worden afgeweken.

De Poelkikker is als bijlage IV-soort van de Europese Habitatrichtlijn geklasseerd in categorie 3 van het Soortenbesluit van de Vlaamse Regering en geniet van de strengste beschermingsregeling. Hij is bovendien ook beschermd door de Conventie van Bern (bijlage III) die in wezen nu is geïmplementeerd in de Europese Habitatrichtlijn. De Bastaardkikker en de Meerkikker staan eveneens op bijlage III van de Conventie van Bern maar op bijlage V van de Habitatrichtlijn wat impliceert dat exploitatie van deze soorten en onttrekken aan de natuur aan beheersmaatregelen kunnen worden onderworpen.

10 Dankwoord

Dit rapport over de verspreiding van de groene kikkers zou onmogelijk geweest zijn zonder de medewerking van de vele veldmedewerkers. De meeste van hun waarnemingen werden door ons gecontroleerd en op soortniveau gebracht. Een bijzonder woord van dank ook aan de lectoren en de vormgever van het manuscript en de mensen die bereidwillig hun fotomateriaal ter beschikking stelden.

11 Samenvatting

In de periode 1990 tot en met 2009 werd er uitgebreid veldonderzoek verricht naar de verspreiding en habitats van groene kikkers in Vlaanderen en het Brussels Hoofdstedelijk Gewest. Soortdeterminatie greep plaats door sequenering van mitochondriaal DNA, door morfologisch en morfometrisch onderzoek en door geluidsanalyse van de paringsroep. Er werden vijf soorten groene kikkers vastgesteld: de Poelkikker (*Pelophylax lessonae*), de Bastaardkikker (*P. esculentus*), de Europese meerkikker (*P. ridibundus*), de Levantijnse meerkikker (*P. bedriagae*) en de Anatolische meerkikker (*P. cf. bedriagae*), een taxa-groep waarvan de systematische status nog niet helemaal is opgehelderd. De Poelkikker en de Bastaardkikker zijn de enige inheemse soorten. De verspreiding van de verschillende soorten wordt weergegeven per IFBL kwartierhokken en IFBL uurhokken.

De Poelkikker heeft een duidelijke voorkeur voor oligotrofe en mesotrofe vennen in de Antwerpse en Limburgse kempen. Kleine populaties leven ook in de heiderelicten in de omgeving van Brugge, in eutrofe waterplassen en poelen rond Damme, in laagveengebieden van het natuurreservaat De Blankaart in Woumen, in kleiputten zoals in Stuivekenskerke in de provincie West-Vlaanderen en in Tielrode in Oost-Vlaanderen. De Bastaardkikker leeft verspreid over alle ecoregio's, maar er zijn momenteel geen waarnemingen bekend in het Brussels Hoofdstedelijk Gewest. Populaties van Bastaardkikkers nemen sterk af in aantal door ecologische en genetische concurrentie met de Europese meerkikker. Deze grote kikker concentreert zich vooral in de valleien van de Schelde, Dijle en Maas en op veel plaatsen in de leemstreek van de provincie Vlaams-Brabant.

De huidige verspreiding per IFBL uurhok van de drie soorten van het groene kikkercomplex wordt vergeleken met de periode voor 1985. We vonden populaties van Poelkikkers in meer uurhokken zodat we met een grote waarschijnlijkheid kunnen besluiten dat deze soort zich nog altijd goed handhaaft. We vonden ook driemaal meer uurhokken met Bastaardkikkers wat mogelijk het gevolg is van de verbeterde waterkwaliteit. De Europese meerkikker kent echter de meest opvallende toename, zowel in aantal als in populaties. De westelijke grens van zijn natuurlijke verspreidingsgebied werd voornamelijk gevormd door de Rijn maar heel wat Meerkikkers werden in de tweede helft van vorige eeuw vrijwillig of onvrijwillig geïntroduceerd. In de periode voor 1985 was de Meerkikker slechts bekend uit drie IFBL uurhokken. Nu is hij al gesignaleerd in 225 hokken in Vlaanderen. In het Brussels Hoofdstedelijk Gewest is hij meer dan waarschijnlijk de enige aanwezige groene kikkersoort.

Moleculair onderzoek, zoals DNA sequenering en microsatelliet amplificatie, en geluidsanalyse van de paringsroepen hebben bovendien aangetoond dat nu ook Aziatische meerkikkers onze contreien hebben veroverd: de Levantijnse meerkikker en de Anatolische meerkikker. Levantijnse meerkikkers zijn gesignaleerd in zeven kilometerhokken, vooral in de nabije omgeving van een tuinvijvercentrum waar de laatste decennia honderden specimens werden verkocht onder de naam 'Egyptische groene kikkers'. Anatolische meerkikkers werden tot op heden waargenomen in de provincie Vlaams-Brabant en op één locatie in het Brussels Hoofdstedelijk Gewest. Ze leven er soms syntoop met Europese meerkikkers en Bastaardkikkers met genetische introgressie als gevolg. Hun actuele verspreiding is waarschijnlijk onderschat.

In Vlaanderen bestaan volgende populatiestructuren van groene kikkers: mengpopulaties van Poelkikker en Bastaardkikker, mengpopulaties van Bastaardkikker en Europese meerkikker, zuivere bastaardkikkerpopulaties en populaties met enkel Meerkikker al dan niet geïnfilteerd met Anatolische meerkikkers. Op acht plaatsen leven bovendien Bastaardkikkers, Poelkikkers en Europese meerkikkers syntoop waarvan één ook gekoloniseerd is door Anatolische meerkikkers. Zuivere bastaardkikkerpopulaties zijn

zeldzaam geworden als gevolg van de vlugge expansie van de Meerkikker. De seksratio en ploëdie toestand van de Bastaardkikker verschilt significant tussen de verschillende populatiestructuren. De seksratio van de Bastaardkikker blijkt vrij evenwichtig te zijn in de natuurlijke mengpopulaties van Bastaardkikker en Poelkikker. In de zuivere bastaardkikkerpopulaties en vooral in de mengpopulaties van Bastaardkikker en Meerkikker is er een sterk scheve seksratio in het voordeel van de mannetjes. Triploïde kikkers zijn bovendien verhoudingsgewijs goed vertegenwoordigd in de twee laatstgenoemde mengpopulaties. Deze triploïde mannetjes nemen de rol over van de poelkikkermannetjes in de bastaardkikker-poelkikkerpopulaties en produceren meer dan waarschijnlijk gameten met L-genoom (of LL-genoom in geïnvadeerde populaties). Verder onderzoek is noodzakelijk om deze hypothese te staven. De nakomelingen van copulatie van deze triploïde bastaardkikkermannetjes met meerkikkervrouwtjes of diploïde (LR) of triploïde (LRR) Bastaardkikkers zijn allemaal Bastaardkikkers. Paringen van meerkikkervrouwtjes en bastaardkikkermannetjes die het R-genoom doorgeven resulteren in meerkikkervrouwtjes. De nakomelingen uit paringen van twee diploïde Bastaardkikkers die het R-genoom doorgeven zijn eveneens meerkikkervrouwtjes maar de meeste daarvan halen niet het stadium van de metamorfose.

12 Summary

During extensive field research from 1990 until 2009 many sites with water habitats in which green frogs reproduce or forage were investigated in the Flemish and Brussels district of Belgium. Species identification was based on mitochondrial DNA sequencing, morphological and morphometric characters and on sound analysis. Five species of waterfrogs have been identified: the Pool Frog (*Pelophylax lessonae*), the hybridogenetic Edible Frog (*P. esculentus*), the European Marsh Frog (*P. ridibundus*), the Levantine Green Frog (*P. bedriagae*) and the Anatolian Waterfrog (*P. cf. bedriagae*). The latter taxon involves a group of different taxa, of which the systematic status is still unclear. Pool Frog and Edible Frog are the only two native species. The distribution pattern of different frog species is presented in an IFBL grid of 1x1 km and 4x4 km (Institute of Floristic Research of Belgium and Luxemburg).

The Pool Frog prefers the oligotrophic and mesotrophic pools largely situated within the heathlands in the provinces Antwerp and Limburg. Small populations of Pool Frogs also exists in heaths near Bruges and in more eutrophic waters on peat bogs as in the Nature Reserve the Blankaart in Woumen and old clay pits in Stuivekekenkerke in the province of West-Vlaanderen and in Tielrode in Oost-Vlaanderen. The Edible Frog has a wide distribution across the Flemish district, but is absent in the district of Brussels. Populations of Edible Frogs may, however, decrease in number due to ecological and genetic competition with the European Marsh Frog. Since 1970, the European Marsh Frog became abundant and was mainly found in the bassins of the Schelde, Dijle and Maas and in the region with deep loamy soils in the province of Vlaams-Brabant.

We also compared the actual distribution of the most abundant frog species with their distribution before 1985. For standardizing purposes we used IFBL grids of 4x4 km. While populations of Pool Frog seemed stable over the years, populations with Edible Frog increased in number. This may be the result of improved habitat quality. Most obvious is the strong population increase of the non-native European Marsh Frog. The edge of their distribution in the west corresponded more or less with the Rhine. This species has been introduced many times in the past century, which resulted in a massive increase (from three occupied grid-cells to 225). In the Brussels district Marsh Frogs are now the only species of waterfrog.

Other than the European Marsh Frog, DNA sequencing and microsatellite amplification and sound analysis revealed the presence of two other species in the Flemish and Brussels district: Levantine Frog and Anatolian Marsh Frogs. The former species has been observed in the neighbourhood of a garden centre, where in the last decade hundreds of specimens have been sold as 'Egyptian green frogs'. Anatolian Mars Frogs were mostly observed in the province of Vlaams-Brabant and they also inhabit a shallow pond in the Brussels district. On some localities, these frogs live syntopically with European Marsh Frogs and Edible Frogs, resulting in genetic introgression with the other species. Their actual distribution however is probably underestimated.

In total five types of population make-up of water frogs exist in the Flemish district: natural mixed populations of Pool Frogs and Edible Frogs, mixed populations of Edible Frogs and European Marsh Frogs, pure populations of Edible Frogs and pure populations of European Marsh Frogs, occasionally colonized by Anatolian Marsh Frogs. At eight localities Poolfrog, Edible Frog and European Marsh Frog occurred syntopically and one population was also colonized by Anatolian Marsh Frogs. Pure populations of Edible Frogs are extremely rare, most likely a result of the progressive spreading of Marsh Frogs. The sexratio and ploidy level in the Edible Frog differed significantly between the different population make-ups. The

sexratio of the Edible Frog in natural mixed populations of Pool Frog and Edible Frog is well-balanced. In the pure Edible Frog populations and the mixed populations of Edible Frog and Marsh Frog, on the other hand, the sexratio is strongly biased to males. Triploid frogs showed a higher abundance in the two latter populations. These triploid males take over the role of the Pool Frog males and produce in all probability L-genomes (or LL-genomes in invaded populations) in their gametes. Further research is necessary to confirm this hypothesis. When these triploid males mate with Marsh Frog females or diploid (LR) or triploid (LRR) hybridogenetic Edible Frogs, Edible Frog offspring will be produced. All offspring of female and male hybrids that transmit R-gametes to the germ line are Marsh Frog females but most of them are not viable.

13 Verklarende woordenlijst

Allel (mv. **allelen**): één van de twee (of meer) vormen van eenzelfde gen (erfelijke eigenschap), die op dezelfde vaste plaats (locus) op een bepaald chromosoom ligt en die een kenmerk van het nageslacht bepaalt.

Areaal: verspreidingsgebied.

Binomen: de wetenschappelijke benaming van een soort, samengesteld uit de genusnaam en de soortnaam.

Binominale nomenclatuur: het systeem van nomenclatuur (naamgeving) waarbij een soort (maar geen ander taxon van andere rang) is aangeduid door een combinatie van twee namen (genus- en soortnaam).

Buccofaryngale (zuurstofopname): via de bloedvaten die in het huidepitheel van de mond- en keelholte liggen.

Biotoop (habitat): een gebied met karakteristieke biotische en abiotische kenmerken, zodat een soort of een populatie er kan voorkomen.

Chromatide: tijdens de kerndeling splitsen de chromosomen zich overlangs in twee (dochter)chromosomen (= chromatiden), die elk naar een tegengestelde pool gaan.

Chromatine: het chromosomenmateriaal in de celkern, dat zich bij de mitose reorganiseert tot chromosomen.

Chromosoom: draadvormige structuur in de celkern, drager van erfelijke eigenschappen in de vorm van genen (opgebouwd uit DNA-moleculen), bestaat uit twee chromatiden.

Diploïd: diploïde cellen of organismen hebben hun chromosomen in homologe paren en hebben dus twee kopijen van elke locus van een autosoom (= een niet sekschromosoom).

Dominant allel: een allel dat het fenotype van een heterozygoot bepaalt.

Dorsolateraal: zijdelings van de rug.

Endomitose: chromosoomrepletie zonder celdeling, waaruit dus een polyploïde cel ontstaat.

Eutroof: voedselrijk.

F1: aanduiding voor het eerste nageslacht bij een kruising.

Fenotype: het geheel aan kenmerken (uiterlijk) van een organisme, het resultaat van een interactie tussen het genotype en de omgeving.

Fylogenie: wetenschap waarbinnen men de afstamming van een groep organismen tracht te reconstrueren (de gemeenschappelijke voorvader en de mate van divergentie van de verschillende vertakkingen). De wordingsgeschiedenis van een organisme.

Gameet: geslachtscel, voortplantingscel (eicel, zaadcel).

Gametogenese: vorming van de geslachtscellen.

Gen: erfelijke eenheid, gelokaliseerd op een bepaalde plaats (locus) van een chromosoom.

Genoom: het gehele complex van erfelijke factoren aanwezig in een haploïd stel chromosomen.

Genotype: de genetische samenstelling van een organisme.

Genus (mv. **genera**): taxonomische eenheid waarin men soorten samenbrengt die men als verwant beschouwt (vermoedelijk van gemeenschappelijke fylogenetische oorsprong en gescheiden van andere verwante eenheden (genera) door een bepaalde kloof). De

taxonomische eenheid direct boven het subgenus en onder de familie in de hiërarchie van de classificatie.

Gonade: geslachtsklier (testis, ovarium).

Gynogenese: een wijze van voortplanting waarbij tijdens de vorming van de geslachtscellen steeds het genetisch materiaal van de moedersoort wordt doorgegeven, of waarbij het genetisch materiaal van beide oudersoorten wordt doorgegeven maar het vreemd sperma de eicel niet bevrucht maar enkel fungeert als stimulator voor de groei ervan. Ook van dieren die zich op deze manier voortplanten zijn enkel wijfjes bekend.

Haploïd: haploïde cellen of organismen bezitten een enkele set van niet-gepaarde chromosomen. De gameten zijn haploïd.

Haplotype: de set die bestaat uit één allel van elk gen, omvattende het genotype.

Heterozygoot: het bezit van verschillende allelen op een of meer specifieke genen. Een individu met verschillende allelen ten opzichte van een bepaald kenmerk.

Holotype: het enige specimen aangeduid als het type door de originele auteur op het ogenblik van de publicatie van de oorspronkelijke beschrijving van een soort.

Homoniem: in nomenclatuur (1) in de familie-groep: een van twee of meer beschikbare namen die dezelfde spelling hebben of enkel verschillen in achtervoegsel, voor verschillende nominale taxa; (2) in de genus-groep: elk van twee of meer beschikbare namen met dezelfde spelling, voor verschillende nominale taxa; (3) in de species-groep: elk van twee of meer beschikbare namen met dezelfde spelling of spellingen volgens beoordeling van artikel 58 van de Internationale Code van Zoölogische Nomenclatuur (ICZN) voor verschillende nominale taxa en zowel origineel (primair homoniem) als later (secundair homoniem) gecombineerd met dezelfde genusnaam.

Homozygoot: het bezit van identieke allelen op een of meer specifieke genen. Een individu dat voor een bepaald kenmerk van beide ouders dezelfde erfelijke eigenschappen heeft ontvangen.

Hybride: een individu ontstaan uit een kruising van twee soorten.

Hybridogenese: een wijze van voortplanting waarbij tijdens de vorming van de geslachtscellen in een hybride al het genetisch materiaal van één van de oudersoorten in zijn geheel wordt geweerd. Bij dieren die zich hybridogenetisch voortplanten zijn zowel wijfjes als mannetjes aanwezig.

Introgressie: introductie van genen in een soort door hybridisatie met een andere soort. Bv.: een vertegenwoordiger van soort A hybridiseert eenmalig met een vertegenwoordiger van soort B. De nakomelingen hiervan planten zich later enkel met soort A verder. Na enkele generaties is van de oorspronkelijke hybridisatie bij die nakomelingen niets meer waar te nemen, maar de genen van soort B zitten nog altijd voor een deel in soort A.

Junior homoniem: van twee homoniemen, de laatst gepubliceerde van twee of meer identieke namen voor verschillende taxa.

Junior synoniem: de meer recent gepubliceerde van twee of meer beschikbare namen voor hetzelfde taxon.

Juveniel: jong.

Klonale (voortplanting): ontwikkeling van de eicel door autofertilisatie (thelytoky), zonder tussenkomst van sperma.

Lectotype: een syntype dat na de publicatie van de originele beschrijving van een nominale soort of ondersoort aangeduid werd als het type.

Locus: plaats van een gen op een chromosoom.

Meiose: de twee achtereenvolgende delingen van de kern in de cel zonder chromosoomrepletie, die leiden tot de vorming van de gameten. De reductiedeling.

Mendeliaanse soort: een soort met een klassieke voortplanting, waar bij de scheiding van de chromosomen het erfelijk materiaal onafhankelijk wordt gesorteerd en wordt doorgegeven in de geslachtscellen, zodat genetisch materiaal van beide oudersoorten in de geslachtscellen aanwezig is.

Mesotroof: middelmatig voedselrijk.

Metamorfose: gedaanteverwisseling bij amfibieën, de overgang van larve naar juveniele vorm.

Metatarsusknobbel (Callus internus): middenvoetsknobbel, aan de basis van de kleinste teen.

Mitose: het proces van kern- en celdeling van de lichaamscellen van de eukaryoten. Uit een cel ontstaan twee dochtercellen die hetzelfde aantal chromosomen hebben als de oudercel.

Monofyletisch: tot een groep behorend waarvan de leden allemaal afstammen van de dichtste gemeenschappelijke stamvader.

Morfologie: de beschrijving van de uit- en inwendige vormen en structuren van organismen.

Morfometrie: het verrichten van metingen van de vormen der organismen.

Morfotype: een fenotype dat herkenbaar is aan zijn morfologie.

Neotype: het specimen aangeduid als het type van een nominale soort of ondersoort, dat nodig wordt geacht om het nominale taxon objectief aan te duiden om reden dat de originele types niet meer bestaan.

Niche (ecologische): de multidimensionele toevluchtsruimte van een soort of organisme, zijn ecologische behoeften of zijn specifieke manier van gebruik van de omgeving.

Nomenclatuur: een systeem van naamgeving voor de levende wezens.

Nomen novum: een Latijnse term die een equivalent is aan 'nieuwe vervangingsnaam'.

Nomen nudum: een Latijnse term die refereert naar een naam die niet beschikbaar is conform artikels 11, 12 en 13 van de Internationale Code van Zoölogische Nomenclatuur (ICZN).

Nomen oblitum: een Latijnse term in de nomenclatuur (een 'vergeten naam') toegepast na 1 januari 2000 voor een naam die niet meer gebruikt werd sinds 1899 en die door artikel 23.9.2 van de Internationale Code van Zoölogische Nomenclatuur (ICZN) geen voorrang heeft op een recenter synoniem of homoniem. De recentere naam krijgt voorrang op het nomen oblitum en wordt een nomen protectum genoemd.

Nominaal taxon (species, genus, enz.): een naamdragend taxon dat objectief beschreven werd door zijn type.

Objectief synoniem: elk van twee of meer namen die gebaseerd zijn op hetzelfde type.

Oligotroof: voedselarm.

Ontogenetisch, ontogenie: het ontstaan en de ontwikkeling van de soort.

Paratype: elk specimen uit de serie van types anders dan het holotype.

Paternale overerving: overerving langs de paternale cel, de zaadcel.

Pleistoceen refugium: een favorabel gebied ten zuiden van de ijsskape, waar soorten en populaties overleefden tijdens de ijstijden.

Predator: jagend dier dat een prooi vangt en doodt om zich te voeden.

Primair homoniem: elk van twee of meer identieke soort- of ondersoortnamen gepubliceerd voor verschillende nominale taxa en oorspronkelijk gecombineerd met dezelfde genusnaam. Voor variante spelling zie ook artikel 58 van de Internationale Code van Zoölogische Nomenclatuur (ICZN).

Quadrinomiale nomenclatuur: het systeem van nomenclatuur waarbij een taxon van een rang lager dan de speciesgroep aangeduid wordt door een combinatie van vier namen. Dit systeem is niet meer geldig volgens artikel 5 van de Internationale Code van Zoölogische Nomenclatuur (ICZN).

Recessief: een allel dat enkel bij homozygote fenotypes tot uiting komt. Bij een heterozygoot individu wordt het kenmerk verdoezeld door de dominante allelen.

Recombinatie: het ontstaan van nieuwe genen-volgordes in de geslachtscellen. Bij de vorming van geslachtscellen zoeken eerst de homologe chromosomen elkaar op en komen tegen elkaar aan te liggen. Dan worden beide overlans in twee chromatiden gesplitst. Deze kunnen nu met hun evenbeeld vergelijkbare stukken uitwisselen ('crossing-over').

Senior homoniem: de eerst gepubliceerde van twee of meer identieke namen voor verschillende taxa.

Senior synoniem: de eerst gepubliceerde van twee of meer beschikbare namen voor hetzelfde taxon.

Sensu lato: Latijn voor 'in de brede zin'. Het tegenovergestelde van *sensu stricto* ('in de strikte zin').

Spermatogenese: het proces dat leidt tot vorming van de zaadcellen.

Spermatogonium (mv. **spermatogonia**): ongedifferentieerde mannelijke kiemcel (*cf.* oögonium), voortkomend uit het epitheel van de testiskanaaltjes.

Subgenus: de taxonomische eenheid onder het genus.

Subjectief synoniem: elk van twee of meer synoniemen gebaseerd op verschillende types die door zoölogen echter aanzien worden als behorende tot hetzelfde taxon en in synonymie behouden werden.

Sympatrie (sympatrisch): het geheel of gedeeltelijk in hetzelfde gebied voorkomen van twee of meer soorten.

Synoniem: in nomenclatuur; elk van twee of meer beschikbare namen voor hetzelfde taxon.

Syntoop: het in dezelfde biotoop voorkomen van twee of meer soorten.

Syntype: elk specimen uit de serie van types waarvan geen holotype of lectotype is aangeduid.

Systematiek: de wetenschap die de diversiteit van de levende wezens en hun onderlinge relaties bestudeert.

Taxon (mv. **taxa**): een monofyletische groep van populaties die kunnen worden herkend door een gemeenschappelijke groep van kenmerken. Zo'n groep is duidelijk herkenbaar en vormt een taxonomische eenheid.

Tetraploïd: tetraploïde cellen of organismen hebben vier kopijen van het haploïde aantal chromosomen in hun celkern.

Terra typica: de geografische plaats waar het naamdragend type (holotype, lectotype of neotype) werd geïncubeerd.

Terra typica restricta: de gelimiteerde geografische plaats van het naamdragend type.

Triploïd: triploïde cellen of organismen bezitten driemaal het haploïde aantal chromosomen.

Trofische (niche): met betrekking tot de voeding. Het voedselspectrum of dieet.

Type: een zoologisch object dat fungeert als de basis voor de naam van een nominaal taxon.

Typesoort: de soort (species) die aangeduid werd als het voorbeeld of type van een nominaal genus.

Zygote: een diploïde cel, het resultaat van de fusie van een vrouwelijke en mannelijke gameet tijdens de bevruchting.

14 Acroniemen musea en andere collecties in synoniemlijst

ANSP: Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Pennsylvania, USA

BMNH: British Museum of Natural History, London, United Kingdom

GNHM: Goulandris Natural History Museum, Kifissia-Athinai, Greece

MCZ: Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts, USA

MHNG: Muséum d'Histoire Naturelle, Genève, Suisse

MNHN: Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France

MSNT: Museo e Istituto di Zoologia Sistemica, Torino, Italia

NMW: Naturhistorisches Museum, Wien, Austria

ZDEU: Zoology Department Ege University, Izmir, Turkey

ZFMK: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Deutschland

ZMB: Zoologisches Museum, Berlin, Deutschland

15 Literatuur

- Akef M.S.A. & H. Schneider, 1989.- The eastern form of *Rana ridibunda* (Anura: Ranidae) inhabits the Nile delta. Zool. Anz. 223: 129-138.
- Alpagut N. & B. Falakali, 1995.- Karyotype analysis of two *Rana ridibunda* (Ranidae; Anura) populations in Turkey. Isr. J. Zool. 41: 523-531.
- Arikan H., 1988.- On a new form of *Rana ridibunda* (Anura Ranidae) from Turkey. Istanbul Üniv. Fen Fak. Biyoloji Der. 53: 81-87.
- Arikan H., K. Olgun, I.E. Çevik & C.V. Tok, 1998.- A Taxonomical Study of the *Rana ridibunda* PALLAS, 1771 (Anura, Ranidae) Population from Ivriz-Ereğki (Konya). Tr. J. of Zoology, 22: 181-184.
- Baha El Din S., 2006.- A Guide to the reptiles and amphibians of Egypt. The American University in Cairo Press, Cairo, New York.
- Bauwens D. & K. Claus, 1996.- Verspreiding van amfibieën en reptielen in Vlaanderen. Uitgave van De Wielewaal Natuurvereniging v.z.w.
- Berger L., 1979.- Egg size as an index of phenotype in progeny of *Rana esculenta* females. Mitt. Zool. Mus. Berlin 55(1): 187-202.
- Berger L., 1994.- Some peculiar phenomena in European water frogs. Zool. Polon., 39, 3-4: 267-280.
- Berger L., 1966.- Biometrical studies on the population of green frogs from the environs of Poznan. Ann. Zool. Warszawa 23(11): 303-324.
- Berger L. 1988a.- On the origin of genetic systems in European water frog hybrids. Zool. Polon., 34, 1-4: 5-32.
- Berger L., 1988b.- An all-hybrid water-frog population persisting in agrocenoses of Central Poland (Amphibia, Salientia, Ranidae). Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 140: 202-219.
- Berger L. & H. Roguski, 1978.- Ploidy of Progeny from Different Egg Size Classes of *Rana esculenta* L. Folia Biol. (Krakow) 26(4): 231-248.
- Berger L. & T. Uzzell, 1980.- The eggs of European water frogs (*Rana esculenta* complex) and their hybrids. Fol. Biol. (Krakow) 28(1): 3-25.
- Berger L. & R. Günther, 1988.- Genetic composition and reproduction of water frog populations (*R. kl. esculenta* Synklepton) near nature reserve Serrahn, GDR. Arch. Natursch. Mecklenb. 28: 265-280.
- Berger, L., H. Roguski & T. Uzzell, 1978.- Triploid F2 Progeny of Water Frogs (*Rana esculenta* complex). Folia Biol. (Krakow) 26(3): 136-152.
- Berger L., T. Uzzell & H. Hotz, 1988.- Sex determination and sex ratios in western Palearctic water frogs: XX and XY female hybrids in the Pannonian Basin. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. 140(1): 220-239.

- Blankenhorn H., 1973.- Zum Stand der Forschung über die Verbreitung der Grünfrösche im Kanton Zürich. Rev. Suisse Zool. 80 (3): 656-661.
- Böhme W., 1978.- Das Kühneltsche Prinzip der regionalen Stenözie und seine Bedeutung für das Subspezies-Problem: ein theoretischer Ansatz. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 16: 256-266.
- Borkin L.J., W.I. Garaninn, N.T. Tichenko & I.A. Zaune, 1979.- Some results in the green frogs survey in the USSR. Mitt. Zool. Mus. Berlin 1: 153-170.
- Boulenger G.A., 1921.- Quelques indications sur la distribution en Belgique des batraciens et reptiles. Ann. Soc. Roy. Zool. Malacol. Belgique, 52: 114-124.
- Brychta B.H. & H.G. Tunner, 1994.- Flow cytometric analysis of spermatogenesis in triploid *Rana esculenta*. Zool. Polon. 39(3-4): 507.
- Burny J. & G.H. Parent. 1985.- Les grenouilles vertes de la Belgique et des regions limitrophes. Données chorologiques et écologiques. Alytes, 4: 12-33.
- Canestrelli D. & G. Nascetti, 2008.- Phylogeography of the pool frog *Rana (Pelophylax) lessonae* in the Italian peninsula and Sicily: multiple refugia, glacial expansions and nuclear-mitochondrial discordance. J. Biogeogr, 35: 1923-1936.
- Christiansen D. 2009.- Gamete types, sex determination and stable equilibria of all-hybrid populations of diploid and triploid edible frogs (*Pelophylax esculentus*). BMC Evolutionary Biology 9, 135.
- Christiansen DG & HU Reyer, 2009.- From clonal to sexual hybrids: genetic recombination via triploids in all-hybrid populations of water frogs. Evolution 63, 1754-1768.
- Cogălniceanu D. & T. Călin, 1993.- On the presence of *Rana lessonae* in Rumania. Amphibia-Reptilia 14(1): 90-93.
- Creemers R.C.M. & J.J.C.W van Delft (RAVON)(redactie), 2009.- De amfibieën en reptielen van Nederland. – Nederlandse Fauna 9. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, European Invertebrate Survey – Nederland, Leiden.
- Crochet P.-A. & A. Dubois, 2004.- Recent changes in the taxonomy of European amphibians and reptiles. Atlas of the amphibians and reptiles in Europe, 2nd edn (ed. By J.-P. Gasc, A. Cabela, J. Crnobrnja-Isailovic, D. Dolmen, K. Grossenbacher, P. Haffner, J. Lescure, H. Martens, J.P. Martinez Rica, H. Maurin, M.E. Gasc,
- Daf O.F., A. Pagano & T. Lodé, 2009.- Taxonomix diversity and sympatry among water frogs from Southern France: evidence for new assemblages. Amphibia-Reptilia, 27(2): 295-299.
- de Witte G.F., 1942.- Fauna der vertebraten van België. Amfibieën en Reptielen. Vermogen Koninklijk Natuurhistorisch Museum van België.
- de Witte G.F., 1948.- Faune de Belgique. Amphibiens et Reptiles. Patrimoine du Musée royale d' Histoire naturelle de Belgique.
- Dubois A., 1979.- Anomalies and mutations in natural populations of the *Rana « esculenta »* COMPLEX (Amphibia, Anura). Mitt. Zool. Mus. Berlin, 55, 1 : 59-87.

Dubois A., 1983.- Classification et nomenclature supragénérique des amphibiens anoures. Bull. Soc. linn. Lyon 52(9): 270-276.

Dubois A., 1988.- The genus in zoology : a contribution tot the theory of evolutionary systematics. Mémoires du Muséum National d' Histoire Naturelle, Zoologie, tome 1470.

Dubois A., 1992.- Notes sur la classification des Ranidae (Amphibiens Anoures). Bull. mens. Soc. linn. Lyon 61(10): 305-352.

Dubois A. & A. Ohler, 1994a.- Frogs of the subgenus *Pelophylax* (Amphibia, Anura, Genus *Rana*): A catalogue of available and valid scientific names, with comments on name-bearing types, complete synonymies, proposed common names, and maps showing all type localities. Zool. Polon. 39(3-4): 139-204.

Dubois A. & A. Ohler, 1994b.- Catalogue of names of frogs of the subgenus *Pelophylax* (Amphibia, Anura, Genus *Rana*): A few additions and corrections. Zool. Polon. 39(3-4): 205-208.

Ebendal T., 1979.- Distribution, morphology and taxonomy of the Swedish green frogs (*Rana esculenta* COMPLEX). Mitt. Zool. Mus. Berlin 55(1): 143-152.

Eikhorst R., 1981.- Populationsgenetische Untersuchungen an Grünfröschen der Bremer Umgebung. Beitr. Naturk. Niedersachsens 34: 104-111.

Fog K., 1994.- Water frogs in Denmark: population types and biology. Zool. Polon. 39(3-4): 305-330.

Frost D.R., 2002.- Amphibian Species of the World. American Museum of Natural History. Electronic database available at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>.

Frost D.R., T. Grant, J. Faivovich, R.H. Bain, A. Haas, C.F.B. Haddad, R.O. De Sá, A. Channing, M. Wilkinson, S.C. Donnellan, C.J. Raxworthy, J.A. Campbell, B.L. Blotto, P. Moler, R.C. Drewes, R.A. Nussbaum, J.D. Lynch, D.M. Green & W.C. Wheeler, 2006.- The Amphibian Tree of Life. Bulletin of the American Museum of Natural History, number 297. New York

Garner T. W. J., Gautschi, B., Rothlisberger, S. & Reyer, H. U., 2000.- A set of CA repeat microsatellite markers derived from the pool frog, *Rana lessonae*. Mol. Ecol. 9: 2173-2175.

Gasc J.P., A. Cabela, J. Crnobrnja-Isailovic, D. Dolmen, K. Grossenbacher, P. Haffner, J. Lescure, H. Martens, J.P. Martínez Rica, H. Maurin, M.E. Oliveira, T.S. Sofianidou, M. Veith & A. Zuiderwijk, 1997 & 2004.- Atlas of amphibians and reptiles in Europe. S.E.H., MNHN, Paris.

Graf J.D., F. Karch & M.C. Moreillon, 1977.- Biochemical variation in the *Rana esculenta* complex: a new hybrid form related to *Rana perezi* and *Rana ridibunda*. Experientia 33: 1582-1584.

Gubányi A. 1992.- Distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex, Anura: Ranidae) in Hungary. In Z. Korsós & I. Kiss (eds.), Proc. Sixth. Ord. Meet. S.E.H., Budapest, 1991, 205-210.

Gubányi A. & R. Creemers, 1994.- Population structure of water frogs in a floodplain of the river Danube (Szigetköz) in Hungary. Zool. Polon. 39(3-4): 441-445.

- Günther R., 1974.- Neue Daten zur Verbreitung und Ökologie der Grünfrösche (Anura, Ranidae) in der DDR. Mitt. Zool. Mus. Berlin 50: 287-289.
- Günther R., 1975.- Zum Natürlichen Vorkommen und zur Mophologie Triploider Teichfrösche, "*Rana esculenta*" L. in der DDR (Anura, Ranidae). Mitt. Zool. Mus. Berlin 51: 145-158.
- Günther R., 1983.- Zur Populationsgenetik der mitteleuropäischen Wasserfrösche des *Rana esculenta*-Synkleptons (Anura, Ranidae). Zool. Anz. 211: 43-54.
- Günther R., 1990.- Die Wasserfrösche Europas. Die Neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt, 288 pp.
- Günther R., 1983.- Zur Populationsgenetik der mitteleuropäischen Wasserfrösche des *Rana esculenta*-Synkleptons (Anura, Ranidae). Zool. Anz. 211: 43-54.
- Günther R., 1990.- Die Wasserfrösche Europas. Die Neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt, 288 pp.
- Günther R.(Hrsg.), 1996.- Die Amphibien und Reptilien Deutschlands. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Günther R., T. Uzzell & L. Berger, 1979.- Inheritance patterns in triploid *Rana "esculenta"* (Amphibia, Salientia). Mitt. Zool. Mus. Berlin 55: 35-57.
- Heym W.D., 1974.- Studien zur Verbreitung, Ökologie und Ethologie der Grünfrösche in der Mittleren und Nördlichen Niederlausitz. Mitt. Zool. Mus. Berlin 50(2): 263-285.
- Hofer-Polit D., 1998.- Aussterben von *Rana lessonae* und *Rana esculenta* durch die Ausbreitung von *Rana ridibunda*. Elaphe 6(2): 79-80.
- Hofstra J., 1997.- Blauwe exemplaren van de Groene Kikker (*Rana esculenta*-complex) in Friesland. Lacerta, 55(6): 230-233.
- Hofstra J., 1999.- Opnieuw meldingen van blauwe Groene Kikkers in Friesland. Lacerta 57(5): 166-168
- Holenweg Peter A.-K., H.-U. Reyer & T.G. Abt, 2001.- Homing behavior of *Rana lessonae*, *R. ridibunda* and their hybridogenetic associate *R. esculenta* after experimental displacement. Amphibia-Reptilia 22(4): 475-480.
- Holsbeek G. & R. Jooris, 2009.- Potential impact of genome exclusion by alien species in the hybridogenetic waterfrogs (*Pelophylax esculentus* complex). Biol. Invasions, 12: 1-13. 10.1007/s10530-009-9427-2.
- Holsbeek G., J. Mergeay, H. Hotz, J. Plötner, F.A.M. Volckaert & L. De Meester, 2008.- A cryptic invasion within an invasion and widespread introgression in the European water frog complex: consequences of uncontrolled commercial trade and weak international legislation. Mol. Ecol., 17: 5023-5035.
- Holsbeek G., J. Mergeay, F.A.M. Volckaert, L. De Meester, 2009.- Genetic detection of multiple exotix water frog species in Belgium illustrates the need for monitoring and immediate action. Biol. Invasions. 10.1007/s10530-009-9570-9.

Holsbeek G., G.E. Maes, L. De Meester & F.A.M. Volckaert FAM, 2009.- Conservation of the introgressed European water frog complex using molecular tools. *Molecular Ecology* 18, 1071-1087.

Holsbeek G., J. Mergeay, G.E. Maes, F.A.M. Volckaert, L. De Meester.- Rapid unidirectional genetic swamping following a biological invasion and hybridization. (submitted to *Molecular Ecology*)

Hraoui-Bloquet S., R. Sadek & R. Geze, 2001.- Les Amphibiens du Liban: inventaire, répartition géographique et altitudinale. *Bull. Soc. Herp. Fr.* 99: 19-28.

Hulselmans J.L.J., 1979.- Morfologische gegevens betreffende «*Rana esculenta*» in België (Anura, Ranidae). *Annales Soc. R. Zool. Belg.*, T.108, fasc. 3-4: 151-158.

Heppich S., H.G. Tunner & J. Greilhuber, 1982.- Premiotic chromosome doubling after genome elimination during spermatogenesis of the species hybrid *Rana esculenta*. *Theor. appl. Genet.* 61: 101-104.

Jacob J.P., C. Percsy, H. de Wavrin, E. Graitson, T. Kinet, M. Denoël, M. Paquay, N. Percsy & A. Remacle, 2007.- Amphibiens et Reptiles de Wallonie. Aves – Raïne et Centre de Recherche de la Nature, des Forêts et du Bois (MRW – DGRNE), Série « Faune – Flore - Habitats» n° 2, Namur.

Joermann G., I. Baran & H. Schneider, 1988.- The mating call of *Rana ridibunda* (Amphibia: Anura) in eastern Turkey: Bioacoustic Analysis and Taxonomic Consequences. *Zool. Anz.* 220(5-6): 225-232.

Jooris R, 2002a.- *Pelophylax*, de groene wachters aan de waterkant. Natuurpunt, Mechelen

Jooris R, 2002b.- Exoten onder de inheemse herpetofauna. Bulletin van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Biologie, 72, suppl.: 223-228.

Juszczyk, W., 1951.- The migrations of the aquatic frog *Rana esculenta* L. *Bull. Acad. Pol. Sc. Lett. ser. B.* 2: 341-369.

Kok P., R. Jooris, G. Lenglet & C. Percsy, 2001.- Danger pour la faune indigene de l' introduction d' espèces animales à des fins ornementales: *Rana bedriagae* (Amphibia: Ranidae), un future cas d' école? Bulletin Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie, 72-suppl.: 219-221.

Kumar S., Tamura, K. & Nei, M., 2004.- MEGA 3: Integrated software for molecular evolutionary genetics analysis and sequence alignment. *Briefings in bioinformatics* 5: 150-163.

Kuzmin S.L., 1999.- The Amphibians of the former Soviet Union. Pensoft Publishers, Sofia, 538 pp.

Lofts B., J.J. Wellen & T.J. Benraad, 1972.- Seasonal changes in endocrine organs of the male common frog *Rana temporaria*, III. The gonads and the cholesterol cycles. *Gen. Comp. Endocrinol.* 18: 344-363.

Lymberakis P., N. Polakakis, G. Manthou, C.S. Tsigenopoulos, A. Magoulas & M. Mylonas, 2007.- Mitochondrial phylogeography of *Rana (Pelophylax)* populations in the Eastern Mediterranean Region. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44: 115-125.

Massemin D. & M. Cheylan, 2001.- Eléments bibliographiques sur le statut passé et actuel du Sonneur à ventre jaune *Bombina variegata* (L.) (Anura; Discoglossidae) en région méditerranéenne française. Bull. Soc. Herp. Fr. 97: 41-47.

Mayr E., 1963.- Animal Species and Evolution. Cambridge, MA, Harvard University Press, 797 pp.

Muller H.J., 1964.- The relation of recombination to mutational advance. Mutation Res., Amsterdam, 1: 2-9.

Monnerot M., A. Dubois & H. Tunner, 1985.- Mitochondrial DNA polymorphism among *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and *R. kl. esculenta*: Preliminary study. Alytes 4: 101-112.

Nevo E. & M.G. Filippucci, 1988.- Genetic Differentiation between Israeli and Greek Populations of the Marsh Frog, *Rana ridibunda*. Zool. Anz. 221(5-6): 418-424.

Nevo E. & H. Schneider, 1983.- Structure and variation of *Rana ridibunda* mating call in Israel (Amphibia: Anura). Isr. J. Zool. 32: 45-60.

Ogielska M., 1994a.- *Rana esculenta* development syndrome: fates of abnormal embryos from the fearst cleavage until spontaneous death. Zool. Polon. 39(3-4): 447-459.

Ogielska M., 1994b.- Nucleus-like bodies in gonial cells of *Rana esculenta* (Amphibia, Anura) tadpoles - a putative way of chromosome elimination. Zool. Polon. 39(3-4): 461-474.

Ogielska M. & E. Wagner, 1993.- Oogenesis and Ovary Development in the Natural Hybridogenetic Water Frog, *Rana esculenta* L. I. Tadpole Stages until Metamorphosis. Zool. Jb. Physiol. 97: 349-368.

Pagano A. & P. Joly , 1999.- Limits of the morphometric method for field identification of water frogs. Alytes, 16(3-4) : 130-138.

Pagano A., P. Joly & H. Hotz, 1997.- Taxonomic composition and genetic variation of water frogs in the mid-Rhône flood plain. C.R. Biologies, 320 : 759-766.

Parent G.H., 1979.- Atlas provisoire commenté de l' herpétofaune de la Belgique et du Grand-Duché de Luxembourg. Les Naturalistes Belges, T. 60(9-10): 251-333.

Parent G.H., 1984.- Atlas des batraciens et reptiles de Belgique. Cahiers d' Ethologie appliqué, 4(3): 1-198.

Percsy C., 2005.- L' herpétofaune de la Région de Bruxelles-Capitale. Flore et faune sauvages à Bruxelles aujourd'hui. Centre Paul Duvigneaud, avil 2005: 35-40.

Percsy C. & N. Percsy, 2002.- Dix ans de suivi des populations indigènes et introduites de grenouilles «vertes» (*Rana (Pelophylax) ssp.*, Anura, Ranidae) dans le bassin de la Lasne (Brabant wallon, Belgique). Bull. Soc. Herp. Fr., 103: 59-72

Plötner J., 1998.- Genetic diversity in mitochondrial 12S rDNA of western palearctic water frogs (Anura, Ranidae) and implications for systematics. J. Zool. Syst. Evol. Research 36: 191-201.

Plötner J., 2005.- Die westpaläarktischen Wasserfrösche. Beiheft der Zeitschrift für Feldherpetologie, 9

Plötner J. & M. Klinkhardt, 1992.- Investigations on the genetic structure and the morphometry of a pure hybrid population of *Rana* kl. *esculenta* (Anura, Ranidae) in North Germany. Zool. Anz., 229 (3-4): 163-184.

Plötner J. & T. Ohst, 2001.- New hypotheses on the systematics of the western Palearctic water frog complex (Anura, Ranidae). Mitt. Mus. Nat. kd. Berl., Zool. Reihe, 77(1): 5-21.

Plötner J. & M. Klinkhardt, 1992.- Investigations on the genetic structure and the morphometry of a pure hybrid population of *Rana* kl. *esculenta* (Anura, Ranidae) in North Germany. Zool. Anz., 229 (3-4): 163-184.

Plötner J., T. Ohst, W. Böhme & R. Schreiber, 2001.- Divergence in mitochondrial DNA of Near Eastern water frogs with special reference to the systematic status of Cypriote and Anatolian populations (Anura, Ranidae). Amphibia-Reptilia 22(4): 397-412.

Polls-Pelaz, M., 1994.- Modes of gametogenesis among kleptons of the hybridogenetic water frog complex: an evolutionary synthesis. Zool. Polon. 39(3-4): 123-138.

Rastogi R.K., L. Iela, P.K. Saxena & G. Chieffi, 1976.- The Control of Spermatogenesis in the Green Frog, *Rana esculenta*. J. Exp. Zool. 196: 151-166.

Rastogi R.K., L. Iela, G. Delrio, M. Di Meglio, A. Russo & G. Chieffi, 1978.- Environmental Influence on Testicular Activity in the Green Frog, *Rana esculenta*. J. Exp. Zool. 206: 49-64.

Rybacki M. & L. Berger, 1994.- Distribution and ecology of water frogs in Poland. Zool. Polon. 39(3-4): 293-303.

Rybacki M., 1994a.- Water frogs (*Rana esculenta* complex) of the Bornholm Island, Denmark. Zool. Polon. 39(3-4): 331-344.

Rybacki M., 1994b.- Structure of water frog populations (*Rana esculenta* complex) of the Woli Island, Poland. Zool. Polon. 39(3-4): 345-364.

Rybacki M., 1994c.- Pure populations of a hybrid *Rana esculenta* from the German-Polish usedom island. Zool. Polon. 39(3-4): 519-520.

Rybacki M., 1994d.- Structure and reproduction of water frog populations, predominantly RLL triploids, from Wysoka Kamieńska, Poland. Zool. Polon. 39(3-4): 521-522.

Rybacki M., 1994f.- Diploid males of *Rana esculenta* from natural populations in Poland producing diploid spermatozoa. Zool. Polon. 39(3-4): 517-518.

Santucci F., Nascetti, G. & L. Bullini, L., 1996.- Hybrid zones between two genetically differentiated forms of the pond frog *Rana lessonae* in southern Italy. Journal of Evolutionary Biology, 9, 429-450.

Schneider H. & J. Brozoska, 1981.- Die Befreiungsrufe der mitteleuropäischen Wasserfrösche. Zool. Anz. 206(3-4): 189-202.

Schneider H. & Sinsch, U., 1999.- Taxonomic reassessment of Middle Eastern water frogs : Bioacoustic variation among populations considered as *Rana ridibunda*, *R. bedriagae* or *R. levantina*. J. Zool. Syst. Evol. Research, 37 : 57-65.

Schneider H. & D. Steinwarz, 1990.- Mating Call and Territorial Calls of the Spanish Lake Frog, *Rana perezi* (Ranidae, Amphibia). Zool. Anz. 225(5-6): 265-277.

Schneider, H., H.G. Tunner & W. Hödl, 1979.- Beitrag zur Kenntnis des Paarungsrufes von *Rana lessonae* Camerano, 1882 (Anura, Amphibia). Zool. Anz. 202(1-2): 20-28.

Schneider H., U. Sinsch & E. Nevo, 1992.- The Lake Frogs in Israel Represent a New Species. Zool. Anz. 228(1-2): 97-106.

Schneider H., T.S. Sofianidou & P. Kyriakopoulou-Sklavounou, 1984.- Bioacoustic and morphometric studies in water frogs (genus *Rana*) of Lake Ioannina in Greece, and description of a new species (Anura, Amphibia). Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 22: 348-366.

Schreitmüller, W., 1923.- Beiträge zur Fauna Nord- und Nordost-frankreichs und der angrenzenden Gebiete Belgiens. Arch. Für Naturgeschichte, 89A, heft 7: 119-168.

Sciberras A. & P.J. Schembri, 2006a.- Geographic distribution. *Rana bedriagae* (Bedriaga's Frog). Malta : Gozo Island. Herpetological Review, 37(1): 102.

Sciberras A. & P.J. Schembri, 2006b.- Occurrence of the alien Bedriaga's Frog (*Rana bedriagae* Camerano, 1882) in the Maltese Islands and implications for conservation. Herpetological Bulletin (Short Notes), 95: 2- 5

Schops I, 1999.- Amfibieën en reptielen in Limburg. Verspreiding, bescherming en herkenning. Uitgave van de Bestendige Deputatie van de Provincieraad van Limburg.

Sinsch U & B. Eblenkamp, 1994.- Allozyme variation among *Rana balacanicus*, *R. levantina* and *R. ridibunda* (Amphibia: Anura). Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 32: 35-43.

Sparreboom M., 1981.- De amfibieën en reptielen van Nederland, België en Luxemburg. AA. Balkema, Rotterdam.

Spolsky C. & T. Uzzell, 1986.- Evolutionary history of the hybridogenetic hybrid frog *Rana esculenta* as deduced from mtDNA analyses. Mol. Biol. Evol. 3: 44-56.

Thurnheer, S. & H.U. Reyer, 2001.- Spatial distribution and survival rate of waterfrog tadpoles in relation to biotic and abiotic factors: a field experiment. Amphibia-Reptilia 22(1): 21-32.

Tunner H.G. & M.T. Dobrowsky, 1976.- Zur morphologischen, serologischen und enzymologischen Differenzierung von *Rana lessonae* und der hybridogenetischen *Rana esculenta* aus dem Seewinkel und dem Neusiedlersee (Österreich, Burgenland). Zool. Anz. 197: 6-22.

Tunner H.G. & S. Heppich-Tunner, 1991.- Genome Exclusion and Two Strategies of Chromosome Duplication in Oogenesis of a Hybrid Frog. Naturwissenschaften 78: 32-37.

Tunner H.G. & S. Heppich-Tunner, 1992.- A new population system of water frogs discovered in Hungary. Proc. Sixth Ord. Gen. Meet. S.E.H., Budapest, 1991, 453-460.

Uzzell T., 1982.- Immunological Relationships of Western Palearctic Water Frogs (Salientia: Ranidae). Amphibia-Reptilia 3: 135-143.

Uzzell, T., L. Berger & R. Günther, 1975.- Diploid and Triploid progeny from a diploid female of *Rana esculenta* (Amphibia Salientia). Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 127(11): 81-91.

- Uzzell T., R. Günther & L. Berger, 1977.- *Rana ridibunda* and *Rana esculenta*: a leaky hybridogenetic system (Amphibia, Salientia). Proc. Ac. Nat. Sci. Philad. 128(9): 147-171.
- Uzzell T., H. Hotz & L. Berger, 1980.- Genome Exclusion in Gametogenesis by an Interspecific *Rana* Hybrid: Evidence From Electrophoresis of Individual Oocytes. J. Exp. Zool. 214: 251-259.
- Van der Coelen J.E.M., 1992.- Verspreiding en ecologie van amfibieën en reptielen in Limburg. Stichting RAVON & Natuurhistorisch Genootschap in Limburg.
- Van Oordt P.G.W.J., 1960.- The influence of internal and external factors in the regulation of the spermatogenic cycle in amphibia. Symp. Zool. Soc. London 2: 29-52.
- Veith M., 1996.- Molecular markers and species delimitation: examples from the European batrachofauna. Amphibia-Reptilia 17(4):303-314.
- Vorburger C., 2001a.- Heterozygous fitness effects of clonally transmitted genomes in waterfrogs
- Vorburger C. 2001b.- Non hybrid offspring from matings between hemiclinal hybrid waterfrogs suggest occasional recombination between clonal genomes. Ecology Letters 4: 628-636.
- Vorburger C. & H.U. Reyer, 2003.- A genetic mechanism of species replacement in European waterfrogs? Conservation Genetics, 4: 141-155. J. Evol. 14: 602-610.
- Wahl M., 1969.- Untersuchungen zur Bio-Akustik des Wasserfrosches *Rana esculenta* (L.). Oecologia 3: 14-55.
- Weiserbs A. & J.P. Jacob, 2005.- Amphibiens et Reptiles de la Région Bruxelles-Capitale / Amfibieën en Reptielen van het Brussels Hoofdstedelijk Gewest. Aves & IBGE/BIM
- Wijnands H.E.J., 1977.- Distribution and habitat of *Rana esculenta* complex in the Netherlands. Neth. J. Zool. 27: 277-286.
- Zavadil V., 1994.- On the distribution of water frogs (*Rana esculenta* synklepton) in the Czech Republic with some notes from this territory. Zool. Polon. 39(3-4): 425-439.
- Zeisset I., G. Rowe & T.J.C. Beebee, 2000.- Polymerase chain reaction primers for microsatellite loci in the north European water frogs *Rana ridibunda* and *R. lessonae*. *Molecular Ecology*, 9, 1173-1174.