

LUTRA

DEEL 43

2000

NUMMER 1



TIJDSCHRIFT VAN DE VERENIGING
VOOR ZOOGDIERKUNDE EN
ZOOGDIERBESCHERMING

BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ POUR
L'ÉTUDE ET LA PROTECTION
DES MAMMIFÈRES

LUTRA

Tijdschrift van de Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming

Redactie: Mevr. M. Bestman (secre.), S. Broekhuizen, Th. Elzenga, M.P. Huijser, V. van Laar, J.L. Mulder, E. Van der Straeten, J. de Visser.

Redactieadres: Oude Kraan 8, NL-6811 LJ Arnhem; tel. 026 3705318 (NL); fax 026-3704038 (NL); e-mail: zoogdier@bigfoot.com

VERENIGING VOOR ZOOGDIERKUNDE EN ZOOGDIERBESCHERMING SOCIÉTÉ POUR L'ÉTUDE ET LA PROTECTION DES MAMMIFÈRES

Secretariaat, ledenadministratie en overige inlichtingen: Bureau VZZ, Oude Kraan 8, NL-6811 LJ Arnhem; tel. 026 3705318; fax. 026 3704038;
e-mail: zoogdier@bigfoot.com

Lidmaatschap met de tijdschriften LUTRA en ZOOGDIER:

voor Nederland: f 55,- per jaar, te voldoen via girorekening 203737 van de Postbank, t.n.v. VZZ te Arnhem;

voor België: BF 1000 per jaar, te voldoen via girorekening 000-1486269-35 van de Bank van de Post, t.n.v. penningmeester VZZ te Arnhem, Nederland.

Landelijke werkgroepen:

VZZ-Vlaanderen: D. Daelemans, Nieuwe Dreef 1, B-2920 Kalmthout.

Beverwerkgroep Nederland: V. Dijkstra, Dijkstraat 68, NL-6828 JS Arnhem.

Veldwerkgroep België: J. Vandewalle, Antwerpsesteenweg 250, B-2950 Kapellen.

Veldwerkgroep Nederland: E. Thomassen, Middelstegracht 28, NL-2312 TX Leiden.

Vleermuiswerkgroep Nederland: R. van der Kuil, J. van Offwegenlaan 74, NL-2282 HS Rijswijk.

Werkgroep Boomarter Nederland: H. Wijsman, Tony Offermansweg 6, NL-1251 KJ Laren.

Werkgroep Marterachtigen: A. Swaan, Rozenstraat 131-C, NL-1016 NP Amsterdam.

Werkgroep Internationaal: Mej. M. Visser, Bezembinder 31, NL-2401 HV Alphen a.d. Rijn.

Werkgroep Voorlichting: N. Driessen, Schellerpad 24, NL-8017 AM Zwolle.

Werkgroep Zoogdierbescherming: H. Hollander, Loppersumhof 24, NL-6835 MA Arnhem.

Informatiepunt Zeezoogdieren: Mej. M. Addink, Strawinskylaan 47, NL-2625 ND Delft.

Stichting Publicatiefonds Lutra: B. Hoekstra, Bornsestraat 118, NL-7601 GK Almelo.

LUTRA

DEEL 43 NUMMER 1 JUNI 2000



ARE CATS REALLY SOLITARY?¹

by

A.C. KITCHENER

ABSTRACT

Of the 37 or so wild species of cats in the world most are regarded as solitary, secretive, non-social mammals. However, at least two species, the lion and the domestic cat, may show high degrees of sociality, and others, such as tigers, cheetahs and lynxes, may form social groups in certain situations.

This paper explores the ecological and environmental constraints on cat sociality by focussing on the spectrum of social group size displayed by lions and domestic cats in different parts of their distributions. It also looks in detail at how cats communicate with each other, mainly through scent marks.

Perhaps the majority of cat species are not solitary after all, but have instead a dispersed and flexible social system which allows them to exploit efficiently the environmental and ecological opportunities wherever they are found. Instead the term "solitary" should probably be reserved for the hunting strategy of most cats and other carnivores.

1. Introduction

There are approximately 37 species of wild cats in the world today, most of which (up to 95%) are regarded as having a solitary social system, but two species may live in social groups of varying composition i.e. the lion, *Panthera leo*, and the cheetah, *Acinonyx jubatus* (Kitchener, 1991; Nowell & Jackson, 1996). The domestic cat, *Felis catus*, may also live in social groups, often at very high population densities, which is in contrast to its ancestor, the African wildcat, *Felis (silvestris) lybica* (Turner & Bateson, 1988). In this paper, I want to explore the social systems of cats and to try and discover the key factors, which allow some species to live together, but which apparently force most to live apart. In doing this I want to see if it is really justified to regard most cat species as solitary.

2. Solitary cats

Most cat species defend home ranges, which are large enough to include all those areas

¹ Lecture given on January 30th 1999 during the VZZ meeting on sociobiology in Utrecht.

in which a cat finds sufficient prey, resting places, water, shelter and dens for rearing young during the course of the year, even when the abundance of prey may be at its lowest in any particular year. The extent and intensity of usage of home ranges is usually studied by radiotracking, whereby the home range is mostly defined as the minimum convex polygon which encloses 95% of the radio fixes made during the study period.

There are two main patterns of home range use, depending on the degree of overlap between the home ranges of animals of the same sex. In the Royal Chitwan National Park in Nepal the tiger shows a non-overlapping pattern, in which females defend home ranges from each other and males defend home ranges from each other (Sunkist, 1981). However, male ranges completely overlap those of two to three females. In the Cockscomb River basin in Belize jaguars, *Panthera onca*, show a high degree of overlap (up to 80%) between the home ranges of males (Rabinowitz & Nottingham, 1986). These two patterns probably depend on the density and clumping of prey and/or females (Liberg & Sandell, 1988). Where prey is clumped in particular areas, female cats will show a high degree of overlap of their home ranges so that they can all get an opportunity to exploit this resource. In the case of the Belizean jaguars, their most frequently caught prey is so abundant in small areas, that they may only occupy a small proportion (ca. 8%) of their total annual home range at any one time (Rabinowitz & Nottingham, 1986). Male home ranges are much larger than females', because they try to encompass as many female ranges as possible in order to maximise their mating opportunities and hence reproductive success. Male ranges tend to overlap where female ranges are clumped, but also overlap when female population densities are low, so that the opportunities for mating are limited, even though females may be evenly distributed. Conversely, where prey is evenly spread through an area, female ranges are exclusive, but male ranges are only exclusive from those of other males if females live at high population density (Liberg & Sandell, 1988).

Home range use does not require that every part of the area is used, but it includes those areas for hunting, rest etc. linked by well-used trails, which the cats use to travel between them. Some cats use their home ranges very intensively all year round. For example, ocelots, *Leopardus pardalis*, in Peru cover all areas of their home range every two days (Emmons, 1988), but pumas, *Puma concolor*, in the Idaho Primitive Area of the USA occupy high ground during the summer months and follow their prey (deer) to lower ground during the winter, where snow fall does not impede their movement or feeding so much (Seidensticker et al., 1973). In general, the size of home ranges is broadly related to body size. For example, female ocelots in Peru occupy up to 2.5 km², female bobcats, *Lynx rufus*, in South Carolina up to 22 km² and female pumas in California up to 119 km² (Kitchener, 1991). However, it is also related to the availability of prey. For example, home range size in Canada lynxes, *Lynx canadensis*, varies from 30 to more than 700 km² partly in relation to snowshoe hare, *Lepus americanus*, population cycles, but also other factors including suitable cover and conditions for hunting (Kitchener, 1991).

Although regarded as solitary, all cats show some degree of sociality. In fact these cats should be more properly regarded as solitary hunters and in most species the following social groups are seen: Male and female in oestrus, female and her young, and dispersing siblings (Kitchener, 1999). The female and young grouping is the most enduring

and may last up to three years in big cats such as lions and tigers (Schaller, 1967; 1972). However, for most of the time the 'solitary' cats probably rarely meet, except for territorial disputes or mating. Even so-called solitary cats may show more sociality than we realise; Schaller (1967) saw groups of jungle cats, *Felis chaus*, coming together in the breeding season, but the reason for this was uncertain.

The aim of the social system of solitary cats is to maximise the lifetime reproductive success of males and females, but in different ways. By defending as large an area as exclusively as possible, a male achieves matings with several females within his home range with little competition. This polygynous mating system is typical of many mammals. A female may mate with more than one male (promiscuity), which it has been suggested may increase the genetic diversity of her young, because more than one male may fertilise her eggs (Darie & Boersma, 1984). It has been suggested that this may promote the survival of at least some young in areas where there are changing environmental conditions. However, it seems to me that a female may encourage multiple matings with different males in order to convince all the males in her area that they have fathered the young. In this way, male infanticide of the young should be minimised. Infanticide is widely regarded as a male reproductive strategy, which destroys the reproductive output of a rival male and brings the female into oestrus for mating with the new male faster than if he waited for her current young to disperse. Infanticide has been recorded in ocelots, tigers, pumas, Canada lynxes and leopards, *Panthera pardus* (Emmons, 1988, Smith et al., 1988, Kitchener, 1991, Bailey, 1993).

3. The social cats

A few cat species show a high degree of sociality. Lions are the most familiar social species, which in the Serengeti National Park of Tanzania and in many other parts of their distribution live in fission-fusion groups called prides, which consist of 2-20 (usually) related females and their cubs in a shared home range, which is defended cooperatively against other prides (Schaller, 1972; Bertram, 1975b; Nowell & Jackson, 1996). A group of up to seven (usually) related males, called a coalition, defends the pride from other coalitions (Bygott et al., 1979; Nowell & Jackson, 1996). Larger coalitions retain exclusive mating rights with a pride for longer or may defend two prides, thereby promoting the formation of coalitions (Bygott et al., 1979). Prides show a number of cooperative behaviours, e.g. they suckle and defend each others' cubs in crèches, they synchronise oestrus so that cubs tend to be of similar age, and they hunt together and share prey (Schaller, 1972; Bertram, 1975a; 1983).

Related domestic cat females have also been observed living in groups or prides in some areas. For example, in Portsmouth Dockyard the cats have probably been isolated from other domestic cats for 200 years (Dards, 1981). The female lives in groups of 2-7, where young are reared cooperatively just like lion cubs. However, the males do not live in coalitions, but move singly between prides for mating.

Cheetah males and females show very different social groupings (Caro, 1994). Females are solitary and range over huge areas (800 km²), but males live in smaller home ranges in groups of 2-3 (Caro & Collins, 1987a). These males tend to be brothers from the same litter. It is still not clear why males defend these home ranges. They tend to occur in areas where prey density is high, so that females in oestrus attracted to the area



Pride of female lions and their cubs in the Serengeti National Park of Tanzania. Photo: Sim Broekhuizen.

would be mated by at least one of the coalition males (Durant et al., 1988). It has also been noted that coalition males tend to be in better health than solitary males, so that it is probable that coalition males may live longer and hence achieve a higher lifetime reproductive success (Caro & Collins, 1987a,b).

Tigers have been recorded showing some degree of sociality. Groups including males, females and cubs have been seen in Ranthambhore National Park (Thapar, 1986), and males have also been seen sharing kills with females and cubs, and playing with subadult cubs, in the Royal Chitwan National Park (Tyabji, 1991, 1998).

Why do these cats live in groups together, while the majority of species are 'solitary'? It is most likely that in part the degree of sociality is related to the density and availability of food. For example, Canada lynx females and their young move through woodland in single file, but when hunting they fan out and move in the same direction, so that any snowshoe hare flushed by one lynx are likely to be caught by another (Parker et al., 1983). In fact hunting success increases and interkill distances decrease with increasing hunting group size (Parker et al., 1983). Individuals of both Canadian and Eurasian lynxes, *L. lynx*, may lie in ambush while a conspecific drives prey towards them (Haglund, 1966; Barash, 1971). This hunting strategy is very similar to the cooperative hunting shown by lions in the Serengeti (Schaller, 1972). This suggests that lynxes would benefit from living in groups all the time, but the cycles and other variations in populations of their prey probably prevent stable social groups forming.

Domestic cat prides seem most likely to develop in areas where there is a huge clumped supply of food. The highest domestic cat population density (2,350 km⁻²) has been recorded in a fishing village in Japan where fish processing waste is able to support these huge numbers (Izawa & Ono, 1986). Abundance and clumping of food probably also affects the social grouping of lions to some extent; high population densities of large ungulates allow lions to live in large groups by hunting cooperatively

and sharing kills, which are too big to be consumed by an individual. However, this is not the key factor in all situations. In the Serengeti Schaller (1972) found that although lion prides may comprise up to 12 females and their cubs, the optimum hunting group size for maximum hunting success and intake of food is two. A recent and more extensive study in the Serengeti by Packer et al. (1990) has confirmed Schaller's observations and shows that optimum hunting group size is two or six. Therefore, there is a disparity between pride group size and hunting group size, and yet it is evident that lions could not live together in large groups unless they have access to an abundance of large prey. However, these observations may only be typical for the Serengeti. In the Etosha National Park in Namibia Stander (1992) has observed lions hunting cooperatively and singly. Lions hunting alone had a very low hunting success (2.3%), so that cooperative hunting is probably unavoidable. Moreover, hunting success increased broadly linearly with hunting group size in Kalahari lions (Standen & Albon, 1993).

There are several other suggestions as to why lions live in such large groups. These are all broadly defined as being based on kin selection, whereby groups of related individuals can increase their own reproductive fitness by promoting the survival of close relatives, with whom they share varying proportions of their own genes through common inheritance (Bertram, 1976). Therefore, shared rearing and defence of cubs promotes the survival of a particular female's own cubs genes as well as those found in her nephews and nieces etc. In the Serengeti lions may lose their kills to spotted hyaenas, *Crocuta crocuta*, or to other, particularly male, lions. When sharing a kill within a pride, even though an individual may not get as much food as if she were to hunt on her own, kin selection dictates that it would be better to share the food with closely related conspecifics than other species. Packer et al. (1990) suggested that the formation of crèches by females allows hunting females to hunt in optimum group sizes with the assurance that their own cubs are cared for and defended. It should also be noted that there might be negative consequences of dispersal from prides. Although, lionesses may disperse from prides, they usually stay within their natal pride (Pusey & Packer, 1987). Dispersing females may suffer delayed breeding if they eventually return to their pride, and higher mortality and little or no breeding success if they remain nomadic (Pusey & Packer, 1987).

Therefore, even though abundant large prey probably provide the preconditions for sociality in lions, other factors which promote reproductive fitness such as kin selection through shared suckling and defence of cubs and sharing of prey are probably vital for pride survival in the Serengeti at least. Whether these factors are as important elsewhere in the lion's distributional range remains to be seen. For example, in the Kalahari Desert of Botswana, lions live in prides of up to about six females and their young for only part of the year during the rainy season (Leyhausen, 1988). During the dry season prey is so scarce that prides break down and the lions are 'solitary'. In the more arid regions of the Kalahari lions are said to live in monogamous pairs in the vicinity of waterholes or oases (Eloff, 1973).

4. A spectrum of sociality

In some ways the Serengeti lions display an extreme of social behaviour which is not seen elsewhere. Leyhausen (1988) reviewed lion social groups throughout Africa and

Asia, where known. Although there was a tendency for lions to live in prides, in arid regions (e.g. Namibia), lions occurred in groups of one male and one female, and there is anecdotal evidence to support similar small group sizes in North Africa and the Cape, where the lion is now extinct. Domestic cats show a similar flexibility in their social organisation, ranging from the prides observed in Portsmouth Dockyard to typical solitary non-overlapping home ranges on the Monach islands in the Western Isles of Scotland (Dards, 1981; Corbett, 1979).

This spectrum of sociality in lions and domestic cats is clearly related to availability and distribution of prey or food. In areas where there is low prey density or low food availability, these social species behave like 'solitary cats. However, other factors may be important (see above) in actually determining whether social groups are formed or not. For example, despite access to similar prey, cheetah females in the Serengeti remain 'solitary' and nomadic, because their cubs are particularly vulnerable to predation, even though males in the same area form coalitions. There are also limits on population density independent of abundance of food. In a study of feral domestic cats in Brooklyn, New York, Calhoun & Haspel (1989) found that access to shelter limited population density in one area where food from refuse was far in excess of what could be consumed by the cats.

Given this flexibility in social systems within single felid species, is it fair to regard other felid species as solitary? Perhaps all species could live in more permanent social groups if ecological conditions allowed. After all the stable home range systems and successful breeding displayed by all so-called solitary species show that individuals must interact all the time or else there would be social anarchy with high degrees of agonistic encounters, unstable and disrupted home ranges and high levels of infanticide. These characteristics have not been discovered in field studies of so-called solitary cats (Kitchenner, 1991; Nowell & Jackson, 1996).

5. Another look at 'solitary' cats

The stable home range systems shown by 'solitary' cats requires communication between neighbouring individuals, if they are to be maintained. Sociable cats communicate at short range using facial and body postures, and vocal communication. For example, lions display 17 different visual signals as well as contact patterns and vocalisations (Schaller, 1972). 'Solitary' cats also communicate in this way (Wemmer & Scow, 1977), but as we have seen earlier they rarely meet, so that other longer range methods are required, which do not require the sender of the message to be present. The most important method of communication for indicating home range tenure is scent marking. Cats are covered in glands, some of which (e.g. on cheeks, root of tail) can be used to communicate at short range e.g. cheek and head rubbing when cats greet (Macdonald, 1985). However, the secretions of all glands can be used for leaving scent marks on inanimate objects to communicate with conspecifics. Secretions from the interdigital glands between the toes are spread on to scratching posts to provide a powerful visual and olfactory signal. Urine is sprayed on tree trunks at a height that is convenient for other curious noses to sniff. Faeces or scats are deposited on prominent objects with or without secretions from anal glands and anal sacs by trails. Urine and/or faeces may also be deposited in scrapes made by scraping the hind feet

on the ground. All felid scent marks are visually conspicuous so that strange cats see them more easily.

Scent marks may vary in their longevity. Urine and cheek gland secretions may last for only a few days and require constant reinforcement, but scrapes, scats and scratching posts may survive for several weeks, although their effectiveness may diminish over time. Cats may even try to extend the life of their scent marks. For example, tigers spray urine on the underside of leaning trees to shelter their scent marks from rainfall (Smith et al., 1988).

Scent marking conveys a variety of information according to their chemical composition, position, frequency etc. Therefore, they are able to convey a wide range of information to conspecifics including the identity of the home range holder, sex, breeding condition and age of the individual that has left them. For example, hormonal products in the urine of oestrus females is detected by males using the vomeronasal organ in the roofs of their mouths, which results in a characteristic grimace or flehmen response (Estes, 1972). Scent marks have also been shown to have been used in border disputes between tigers, where the density and frequency of deposition of scats increased in contentious areas (Smith et al., 1988).

Scent marking in many mammals is thought to work by means of scent matching. This scenario was first developed from observation of bovids by Gosling (1982), but appears to apply equally well to felids (Kitchener, 1991). Scent matching involves linking the scent from scent marks to the cat making them. Therefore, cats often rub their cheeks against urine sprays or transfer urine to their hind legs during scraping. Also, strongly scented objects within the home range (e.g. a rotting carcass), elicit scent rubbing (Rieger, 1979) which transfers this strong scent to the home range owner. Scent marks are not distributed only at the border of the home range, but also along trails and particularly at intersections of trails within the home range where they are most likely to be encountered (e.g. Iberian lynx, *Lynx pardinus*; Robinson & Delibes, 1988). When a cat enters a new area, it will encounter strange scent marks and from these learn the individual scent of the home range owner. Therefore, when the cat encounters another cat within the strange territory, it will be able to identify the cat as the home range owner by matching the scent of the scent marks with the scent of the other cat. In this way it can decide whether to retreat or repel the strange cat. Therefore, far from being antisocial and unaware of their neighbours, cats have an extensive knowledge of each other through scent marks. They may even form temporary associations; dispersing female cats (e.g. domestic cats, tigers) will often share part of the home range of their mother (50-80% in domestic cats in Japan; Iza-wa & Ono, 1986). This temporary alliance may assist the long term survival of the female kitten and help the mother with home range defence (Kitchener, 1999).

Social cats use the same kinds of scent marks, although they share a common home range. Frequent greetings between sociable cats involving head, cheek and tail base rubbing presumably mixes sebaceous secretions, so that there is probably some form of group scent, although this has not been confirmed. Lions differ from other cats in not using faeces to mark their home range (Schaller, 1972). Presumably, there are so many scats produced in the home range, that they convey no useful information. Instead lions roar together, which not only locates and reinforces bonds between pride members, but also advertises the continuing presence of a pride in the home range to neighbouring prides (Estes, 1991).

Table 1. A comparison of the dispersed social system of so-called solitary cats (tiger) and the sociable system of some lion populations.

	Lion	Tiger
1. Home range	Shared discrete interpride	Discrete intrasexual shared intersexual
2. Territorial markers	Urine sprays scrapes scratching posts Roaring	Urine sprays scrapes scratching posts Scats
3. Communication marking	Vocal Postures Scent marking Contact patterns Group scent?	(Vocal) (Postures) Scent marking Contact patterns
4. Mating system	Polygynous Promiscuous	Polygynous Promiscuous
5. Suckling & defence of cubs	Shared	Solitary
6. Hunting	Cooperative (solitary in some populations)	Solitary (cooperative in some tiger and a few other spp.)
7. Food sharing	Yes	Occasional

A pattern is beginning to emerge of only subtle differences in the social systems of so-called solitary and sociable cats (Table 1). It would seem that if there is a sufficient high density and clumped prey base, social groups may form in a variety of cat species, although other factors (e.g. competition with and defence from other predators/scavengers, communal care of young) may be important in creating more cohesive and enduring social groups. Far from being isolated, antisocial species with mainly agonistic interactions with neighbouring cats, so-called solitary felids appear instead to have a dispersed social system, which promotes territorial stability through scent marking, so that most social encounters are positive interactions involving mating and rearing of young. This dispersed sociality promotes increased probabilities of reproductive success for both males and females; a male's home range usually encompasses more than one female range, where he tries to monopolise matings through territorial defence, whereas females may mate with more than one male (and may encourage competition between males) in order to minimise the risks of infanticide through uncertain paternity.

At the other end of the spectrum at least two felid species may form social groups of females and their young, which defend common home ranges and display a variety of cooperative behaviours. Perhaps the time has come to restrict the term 'solitary' to the hunting strategy of most cat (and indeed carnivore) species, and regard all cats as being social, although ranging from dispersed social systems of most cats to the sociable groups of some lions and domestic cats?

REFERENCES

- BAILEY, T.H., 1993. *The African leopard*: i-xviii, 1-429 New York: Columbia University Press.
- BARASH, D.P., 1971. Cooperative hunting in the lynx. — *Journal of Mammalogy*, 52: 480.
- BERTRAM, B.C.R., 1975a. Social factors in lion reproduction. — *Journal of Zoology*, London, 177: 463-482.
- BERTRAM, B.C.R., 1975b. The social system of lions. — *Scientific American*, 232: 54-65.
- BERTRAM, B.C.R., 1976. Kin selection in lions and in evolution: 281-301. In: P.P.G. BATESON & R.A. HINDE (eds.), *Growing points in ethology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BERTRAM, B.C.R. (1983). Cooperation and competition in lions. — *Nature*, 302: 356.
- BYGOTT, J.F.D., B.C.R. BERTRAM & J.P. HANBY, 1979. Male lions in large coalitions gain reproductive advantages. — *Nature*, 282: 839-841.
- CALHOON, R.E. & C. HASPEL, 1989. Urban cat populations compared by season, subhabitat and supplemental feeding. — *Journal of Animal Ecology*, 58: 321-328.
- CARO, T.M. 1994. *Cheetahs of the Serengeti Plains*: i-xxi, 1-478. Chicago University Press, Chicago.
- CARO, T.M. & D.A. COLLINS, 1987a. Ecological characteristics of territories of male cheetahs (*Acinonyx jubatus*). — *Journal of Zoology*, London, 211: 89-105.
- CARO, T.M. & D.A. COLLINS, 1987b. Male cheetah social organization and territoriality. — *Ethology*, 74: 52-64.
- CORBETT, L.K., 1979. Feeding ecology and social organization of wild cats (*Felis silvestris*) and domestic cats (*Felis catus*) in Scotland. Ph.D. thesis, University of Aberdeen.
- DARDS, J.L., 1981. Habitat utilisation by feral cats in Portsmouth Dockyard. In: *The ecology and control of feral cats*. Pottery Bar: UFAW.
- DARIE, E.M. & P.D. BOERSMA, 1984. Why lionesses copulate with more than one male. — *American Naturalist*, 123: 594-611.
- DURANT, S.M., T.M. CARO, D.A. COLLINS, R.M. ALAWI & C.D. FITZGIBBON, 1988. Migration patterns of Thomson's gazelles and cheetahs on the Serengeti Plains. — *African Journal of Ecology*, 26: 257-268.
- ELOFF, F.C., 1973. Ecology and behaviour of the Kalahari lion: 90-126. In: L.R. EATON (ed.), *The world's cats*. Vol. 1. Carnivore Research Institute, Washington, D.C.
- EMMONS, L.H., 1988. A field study of ocelots (*Felis pardalis*) in Peru. — *Terre et Vie*, 43: 133-157.
- ESTES, R.D., 1972. The role of the vomeronasal organ in mammalian reproduction. — *Mammalia*, 36: 315-341.
- ESTES, R.D., 1991. *The behaviour guide to African mammals*: i-xxii, 1-611. California University Press, Berkeley.
- GOSLING, L.M., 1982. A reassessment of the function of scent marking in territories. — *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 60: 89-118.
- HAGLUND, B., 1966. Winter habits of the lynx (*Lynx lynx* L.) and wolverine (*Gulo gulo* L.) as revealed by tracking in the snow. — *Viltrevy*, 4: 81-310.
- IZAWA, M. & Y. ONO, 1986. Mother-offspring relationship in the feral cat population. — *Journal of the Mammal Society, Japan*, 11: 27-34.
- KITCHENER, A., 1991. *The natural history of the wild cats*: i-xxi, 1-280. Helm, London.
- KITCHENER, A.C., 1999. Watch with mother: A review of social learning in the Felidae. — *Symposia Zoological Society London*, 72: 236-258.
- LEYHAUSEN, P., 1988. The tame and the wild – another Just So story?: 57-66. In: D.C. TURNER & P. BATESON (eds.), *The domestic cat: the biology of its behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge.
- LIBERG, O. & M. SANDELL, 1988. Spatial organisation and reproductive tactics in the domestic cat and other felids: 83-98. In: D.C. TURNER & P. BATESON (eds.), *The domestic cat: the biology of its behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MACDONALD, D.W., 1985. The carnivores: Order Carnivora: 619-722. In: R.E. BROWN & D.W. MACDONALD (eds.), *Social odours in mammals*. Vol.2. Clarendon Press, Oxford.
- NOWELL, K. & P. JACKSON, 1996. *Wild cats. Status survey and conservation action plan*: i-xxiv, 1-382. IUCN, Gland.
- PACKER, C. & A. PUSEY, 1983. Adaptations of female lions to infanticide by incoming males. — *American Naturalist*, 121: 716-728.
- PACKER, C. & L. RUTTAN, 1988. The evolution of cooperative hunting. — *American Naturalist*, 132: 159-198.
- PACKER, C., D. SCHEEL & A.E. PUSEY, 1990. Why lions form groups: food is not enough. — *American Naturalist*, 136: 1-19.
- PARKER, G.R., J.W. MAXWELL & L.D. MORTON, 1983. The ecology of the lynx (*Lynx canadensis*) on Cape Breton Island. — *Canadian Journal of Zoology*, 61: 770-786.
- PUSEY, A.E. & C. PACKER, 1987. The evolution of sex-biased dispersal in lions. — *Behaviour*, 101: 275-310.

- RABINOWITZ, A.R. & B.G. NOTTINGHAM, 1986. Ecology and behaviour of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. — *Journal of Zoology*, London, 210: 145-159.
- RIEGER, L., 1979. Scent rubbing in carnivores. — *Carnivore*, 2: 17-25.
- ROBINSON, L.H. & M. DELIBES, 1988. The distribution of faeces by the Spanish lynx (*Felis pardina*). — *Journal of Zoology*, London, 216: 577-582.
- SCHALLER, G.B., 1967. The deer and the tiger. Chicago University Press, Chicago.
- SCHALLER, G.B., 1972. The Serengeti lion: i-xiii, 1-480. Chicago University Press, Chicago.
- SEIDENSTICKER, J.C., M.G. HORNOCKER, W.V. WILES & J.P. MESSICK, 1973. Mountain lion social organization in the Idaho Primitive Area. — *Wildlife Monographs*, 35: 1-60.
- SMITH, J.L.D., C. MCDOUGAL & D. MIQUELLE, 1988. Scent marking in free-ranging tigers, *Panthera tigris*. — *Animal Behaviour*, 36: 1-10.
- STANDER, P.E., 1992. Cooperative hunting in lions: The role of the individual. — *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 29: 445-454.
- STANDER, P.E. & S.D. ALBON, 1993. Hunting success of lions in a semi-arid environment. — *Symposia Zoological Society London*, 65: 127-143.
- SUNQUIST, M.E., 1981. The social organisation of tigers (*Panthera tigris*) in the Royal Chitawan National Park, Nepal. — *Smithsonian Contributions of Zoology*, 336: 1-98.
- THAPAR, V., 1986. Tiger: Portrait of a predator. Collins, London.
- TURNER, D.C. & P. BATESON (eds.), 1988. The domestic cat: the biology of its behaviour: i-x, 1-222. Cambridge University Press, Cambridge.
- TYABJI, H., 1991. Interaction between a male tiger and his cubs in Bandhavgarh National Park, Madhya Pradesh. — *Journal of the Bombay Natural History Society*, 88 (1): 107.
- TYABJI, H., 1998. Interaction between a male tiger and his cubs. — *Cat News*, 29: 6.
- WEMMER, C. & K. SCOW, 1977. Communication in the Felidae with emphasis on scent marking and contact patterns: 749-766. In: T.A. SEBEOK, (ed.). How animals communicate. Indiana University Press, Bloomington.

Andrew C. Kitchener

Dept. of Geology and Zoology, National Museums of Scotland
Chambers Street
UK-Edinburgh EH1 1JF
e-mail: a.kitchener@nms.ac.uk

SAMENVATTING

Zijn katten echt solitair?

Van de ongeveer 37 soorten recente katachtigen worden de meeste als solitair, niet-sociaal levend beschouwd. Er zijn echter een paar soorten die sociaal levende groepen vormen; naast de huiskat *Felis catus* en de leeuw *Panthera leo* zijn dat, zij het in mindere mate, ook de tijger *P. tigris*, de cheetah *Acinonyx jubatus* en de lynx *Lynx lynx*. Het sociale systeem van huiskatten en leeuwen kan sterk variëren, al naar gelang de beschikbaarheid en de ruimtelijke verdeling van het voedsel c.q. de prooidieren. Ook zaken als gemeenschappelijke verdediging van jongen en het vergroten van de overlevingskansen van jongen van verwanten ('kin selection') spelen een rol.

Het feit dat alle katachtigen territoriaal leven en communiceren met hun baren door middel van geurmerken of geluid, geeft aan dat geen van hen antisociaal leeft, maar dat de zogenaamde solitaire soorten eerder in een 'verspreid sociaal systeem' leven. De hypothese wordt ontwikkeld dat in principe het sociale systeem van alle katachtigen tot op zekere hoogte variabel is, maar dat bij veel soorten de variatie niet tot uiting komt doordat het ecosysteem waarin ze voorkomen dit niet toelaat. Het begrip 'solitair' zou dan voor de katachtigen beperkt moeten worden tot het alleen jagen op prooi.

(S. Broekhuizen)

AFWIJKENDE KIEZEN IN ONDERKAKEN BIJ DE VELDMUIS *MICROTUS ARVALIS*

door

K. MOSTERT & J.P. BEKKER

1. Inleiding

In het kader van het project Zoogdiermonitoring worden ieder jaar op een aantal plaatsen in Zuid-Holland en Zeeland braakballen van uilen verzameld. Op diverse plaatsen werden daarbij enkele onderkaakjes aangetroffen die bij de eerste beschouwing werden gedetermineerd als ondergrondse woelmuis *Microtus subterraneus* (De Selys-Longchamps, 1836). De determinatie was gebaseerd op grond van de versmelting van de twee voorste driehoekjes van de eerste kies in de onderkaak (M_1) tot een ruit. Bij nadere beschouwing van dit schedelmateriaal werd echter duidelijk dat deze schedelresten toebehoorden aan veldmuizen *Microtus arvalis* (Pallas, 1779) met een afwijkend kiezenpatroon. Omdat deze afwijking nog niet eerder in de literatuur is beschreven en tot foutieve determinaties kan leiden, wordt deze afwijking hieronder nader besproken.

2. Materiaal en methode

De herkomst van de partijen braakballen waarin de onderkaakjes van veldmuizen met afwijkende kiezen werden gevonden staat met Amersfoort coördinaten vermeld in tabel 1. In totaal betrof het onderkaken van 16 dieren. In deze tabel staat behalve de maat (a) tevens vermeld welk materiaal beschikbaar was. In figuur 1 is aangegeven op welke wijze deze maat (a) werd vastgesteld; dat is de kortste afstand van de buitenste emailranden van de voorste ruit.

3. Resultaten

In figuur 2 staan de kiezen van veldmuizen met het afwijkende patroon weergegeven. Duidelijk is te zien dat de twee voorste driehoekjes van M_1 tot een ruit zijn versmolten. Opmerkelijk is dat bij geen van de onderkaken zich een soortgelijke versmelting bij M_2 voordeed.

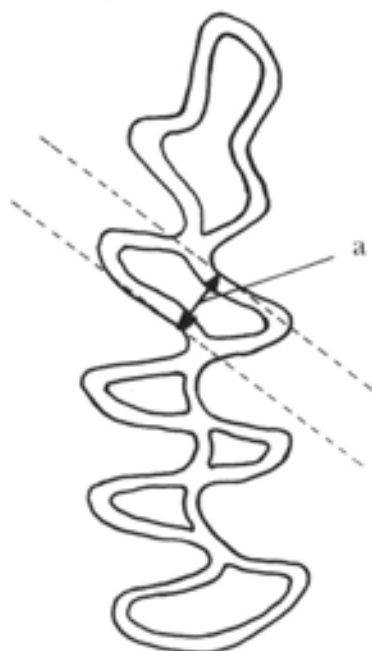


Fig. 1. Detail van afwijkende M_1 van *Microtus arvalis*; a: kortste afstand tussen buitenste emailranden van voorste ruit.

Fig. 1. Detail of aberrant M_1 of *Microtus arvalis*; a: shortest distance between outmost email-ridges of anterior rhomb.

Tabel 1. Beschikbaar materiaal van *Microtus arvalis* met ruit op M_1 (a in mm). Zie voor de definitie van a fig. 1.
 Table 1. Available material of *Microtus arvalis* with rhomb of M_1 (a in mm). See fig. 1 for definition of a.

specimen	Amersfoort coördinaten	datum	bovenkaak	a onderkaak links	a onderkaak rechts
<i>specimen</i>	<i>Amersfoort coordinates</i>	<i>date</i>	<i>maxilla</i>	<i>a left mandible</i>	<i>a right mandible</i>
Arnemuiden 1	034-392	11-02-'95	absent	0,21	0,27
Arnemuiden 2	034-392	'97	present	0,27	0,19
Arnemuiden 3	034-392	'97	absent	0,32*	0,29*
Arnemuiden 4	034-392	14-06-'99	present	0,24	0,24
Borrecheen 1	080-421	21-03-'95	present	absent	0,27
Brielle 1	071-435	25-01-'96	absent	absent	0,24
Brielle 2	071-435	25-01-'96	absent	absent	0,24*
Brielle 3	071-435	25-01-'96	absent	0,24	0,13
Delft 1	085-449	15-01-'96	absent	absent	0,24
Delft 2	085-449	15-01-'96	absent	absent	0,21
Delft 3	085-449	15-01-'96	absent	absent	0,19
Delft 4	085-449	12-03-'97	present	0,27*	0,11*
Hulst 1	064-369	06-'96	absent	absent	0,29
Kloetinge 1	052-391	03-'89	absent	absent	0,24*
Middelburg 1	032-392	9-08-'97	present	0,13	0,24
Staelduinen 1	071-443	06-'96	present	0,19	0,21

*: afgebeeld in fig. 2.

*: depicted in fig. 2.

Dat het hier geen onderkaken van ondergrondse woelmuizen betrof maar van veldmuizen, bleek uit een aantal gegevens. Ten eerste waren de onderkaken voor ondergrondse woelmuizen aan de grote kant. Ten tweede zat het foramen mandibulare meer naar achteren dan bij de ondergrondse woelmuis het geval is (fig. 3, vergelijk 3c en 3d). Bovendien was het merkwaardig dat er geen bovenkaken van ondergrondse woelmuizen in de betreffende braakballen werd gevonden, maar wel bovenkaken van veldmuizen.

Vondsten van zowel complete schedels in braakballen uit Delft als in Middelburg waarvan de bovenschedel onmiskenbaar die van een veldmuis was en de twee voorste driehoekjes van M_1 van de onderkaak versmolten waren tot een ruit, gaven uitsluitend: de kiezen met het 'ondergrondse woelmuis patroon' waren onmiskenbaar van veldmuizen.

Tabel 1 laat zien dat er een betrekkelijk grote variatie is in de breedte (a) van de ruit: maximum 0,32 mm (Arnemuiden 3 li) en minimum 0,19 resp. 0,21 mm (Staelduinen 1 li resp. re). Daarbij kan de breedte van de ruit in M_1 van de linker onderkaak sterk verschillen van die in de rechter onderkaak en in een enkel geval is er geen sprake meer van een ruit maar van twee driehoekjes (bijv. Delft 4: 0,27 mm links en 0,11 mm rechts). Ter vergelijking staan in tabel 2 het gemiddelde, het minimum en het maximum tussen de voorste driehoekjes in de M_1 van de onderkaken van 24 veldmuizen en dezelfde waarden voor de breedte van de ruiten in de M_1 van de onderkaken van negen ondergrondse woelmuizen.

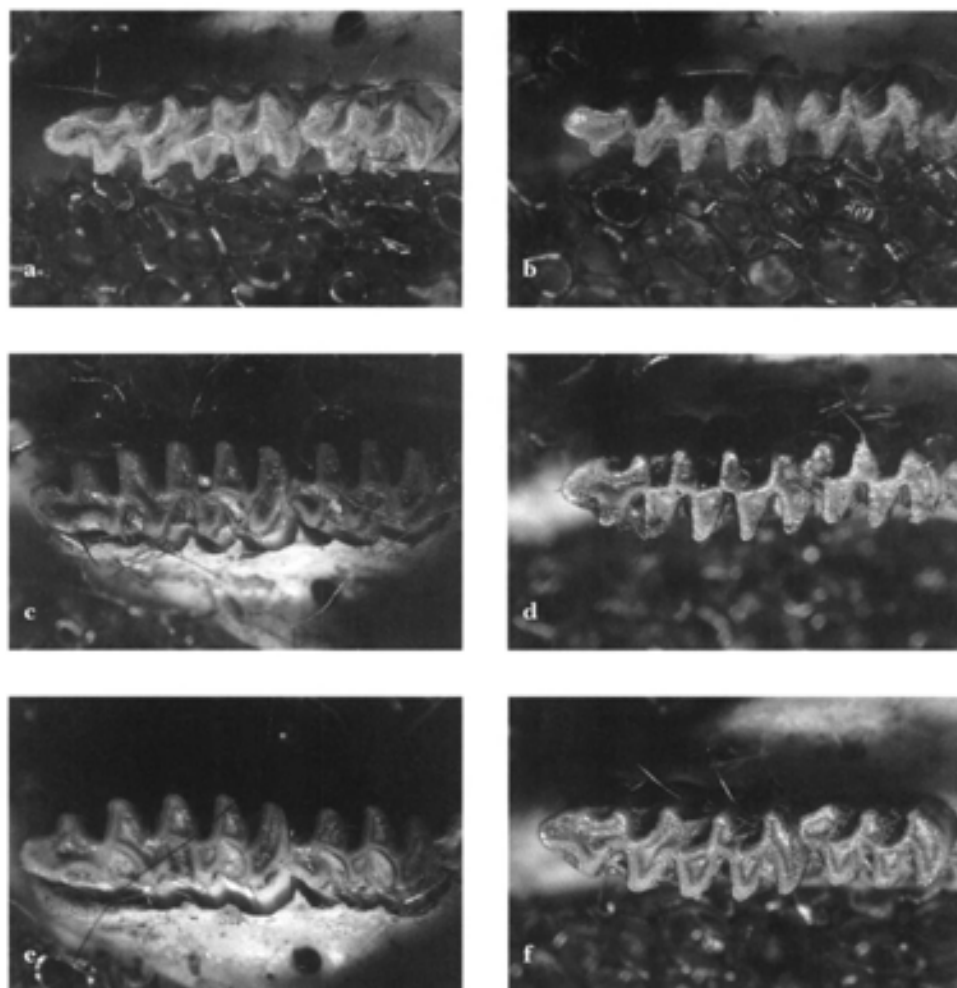


Fig. 2. Kiezen van *Microtus arvalis* met afwijkende M_1 ; a: Kloetinge 1 rechts, b: Brielle 2 rechts, c & d: Delft 4 links & rechts, e & f: Arnhemuiden 3 links & rechts.

Fig. 2. Molar teeth of *Microtus arvalis* with aberrant M_1 ; a: Kloetinge 1 right, b: Brielle 2 right, c & d: Delft 4 left & right, e & f: Arnhemuiden 3 left & right.

4. Discussie

In de literatuur wordt over het onderscheid tussen veldmuis en ondergrondse woelmuis het volgende opgemerkt. Diverse auteurs vermelden voor de determinatie van de ondergrondse woelmuis aan de hand van de onderkaak alleen het kenmerk van de versmolten driehoekjes op de M_1 (Ijsseling & Scheygrond, 1950; Husson, 1962; Niethammer, 1982; Brink, 1978). Schröpfer (1975) meent dat bij het ontbreken van M_1 deze soort niet met zekerheid aan een onderkaak is te herkennen. Hij voegt er echter

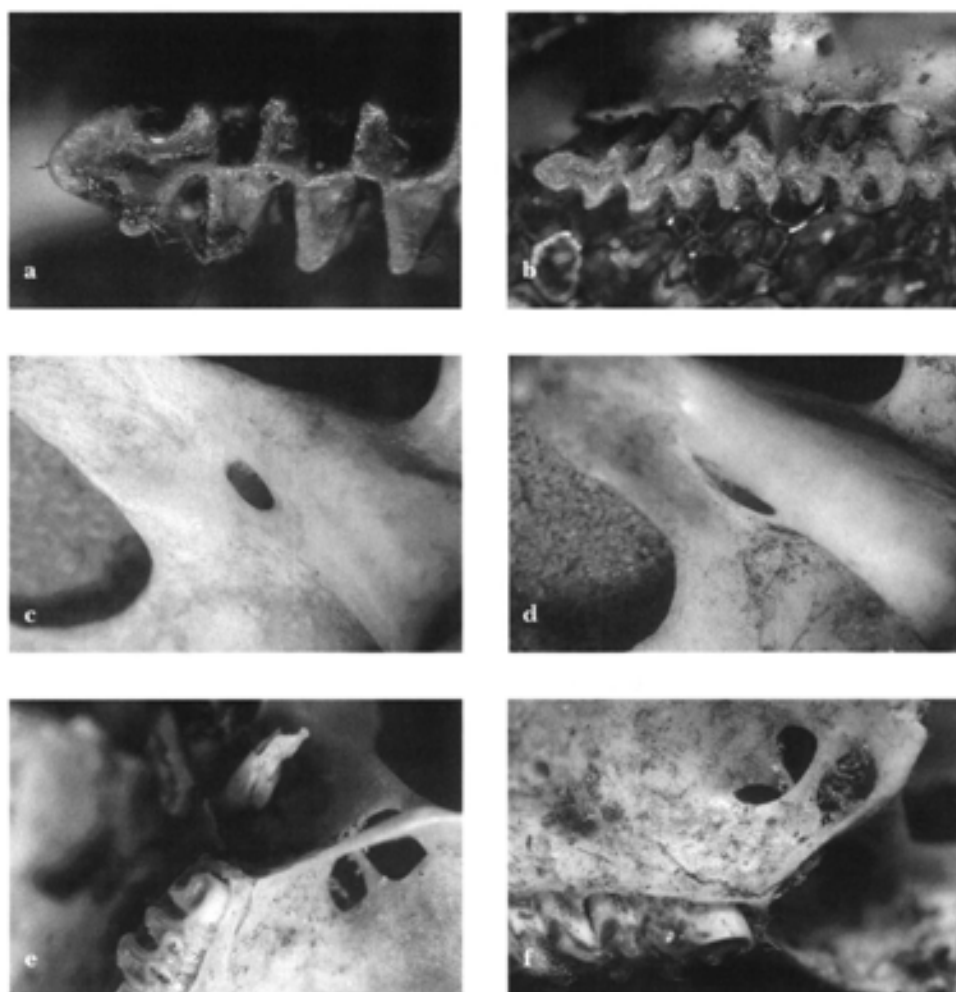


Fig. 3. Details van kenmerken van *Microtus arvalis* (links: a,c,e) en *Pitmys subterraneus* (rechts: b,d,f); a & b: M_1 , M_2 , resp., c & d: ligging van het foramen mandibulare, e & f: foramen ovale onderzijde schedel naast M^3 .

Fig. 3. Details of characters of *Microtus arvalis* (left: a,c,e) and *Pitmys subterraneus* (right: b,d,f); a & b: M_1 , M_1-2 resp., c & d: position of the foramen mandibulare, e & f: position of the foramen ovale at ventral side skull next to M_3 .

twee andere kenmerken aan toe: bij de M_2 van de onderkaken van de ondergrondse woelmuis zijn ook de beide vooraan gelegen driehoeken met elkaar verbonden tot een ruit, terwijl bij andere *microtus*-soorten deze driehoeken steeds gescheiden zijn. Verder is het foramen ovale schuin achter M^3 van de bovenkaak door een botrichel in tweeën verdeeld (fig. 3). Tezamen met de geringere grootte van de onderkaak, de lage opbouw van de bovenschedel en het sterk naar voren geplaatste foramen mandibulare, maken deze kenmerken een zekere determinatie toch mogelijk. Ook Lange e.a. (1986) noemen in hun determinatietabel deze kenmerken.

Tabel 2. Minimum, gemiddelde en maximum waarde van a van voorste prisma driehoeken resp. ruit van M_1 bij *Microtus arvalis* resp. *Pitymys subterraneus*; voor definitie van a : zie fig. 1.

Table 2. Minimum, average and maximum values of a of anterior rhomb of M_1 in *Microtus arvalis* respectively *Pitymys subterraneus*; for definition of a : see fig. 1.

soort species	n	minimum minimum	maximum maximum	gemiddelde average
<i>M. arvalis</i>	24	0.08	0.13	0.11
<i>P. subterraneus</i>	9	0.21	0.32	0.27

Janossy & Schmidt (1975) berichten over bijzondere varianten van M_1 van veldmuizen in uit Hongarije afkomstige braakballen. Eénmaal, bij materiaal uit Bácsalmás, kwam de voorste lob van M_1 overeen met *Pitymys* (*M. subterraneus* werd vroeger ingedeeld in het genus *Pitymus*); de 'kenmerkende' *Pitymys*-ruit van M_1 ontbrak echter.

Opvallend is dat de afwijking 16 maal bij een rechter onderkaak werd vastgesteld en 8 maal bij een linker onderkaak. Een verklaring hiervoor is niet te geven. Het geclusterd voorkomen van de afwijking in Arnemuident (vier maal), Brielle (drie maal) en Delft (vier maal) zou kunnen wijzen op een plaatselijk voorkomende variatie. Het verdient aanbeveling om bij braakbalmateriaal van elders alert te zijn op het voorkomen van deze variant.

De consequentie van de gevonden afwijkingen is dat voor het maken van onderscheid tussen onderkaken van veldmuizen en van ondergrondse woelmuizen het niet volstaat om alleen te letten op de versmelting van voorste driehoeken op de M_1 . Het is noodzakelijk ook de M_2 op versmelting te controleren. Het ver naar voren geplaatste foramen mandibulare is ook kenmerkend. Het in tweeën gedeelde foramen ovale is in het schedelmateriaal van ondergrondse woelmuizen uit braakballen vaak niet meer aanwezig.

De vondst van een aantal uit Zuid-Holland en Zeeland afkomstige onderkaken van veldmuizen die op onderkaken van op de ondergrondse woelmuis leken, heeft ons er toe gebracht het aan *P. subterraneus* toegeschreven materiaal in de collecties van het Nationaal Natuurhistorisch Museum 'Naturalis' te Leiden nogmaals te onderzoeken. Dit had als resultaat dat één schedelfragment alsnog is gedetermineerd als variant van de veldmuis. Deze correctie brengt geen verandering in het verspreidingsbeeld voor de ondergrondse woelmuis, aangezien er op dezelfde vindplaats ook 'echte' ondergrondse woelmuizen zijn aangetroffen.

SUMMARY

Aberrant molar mandibles in field vole *Microtus arvalis*

In owl pellets from the provinces of Zuid-Holland and Zeeland 14 mandibles showed a molar pattern of M_1 looking alike as originating of *Pitymys subterraneus* (De Selys-Longchamps, 1836). However, the characteristic pattern of M_2 was missing. Two complete skulls from Delft (province of Zuid-Holland) and Middelburg (province of Zeeland) turned out to be with certainty originating from *Microtus arvalis* (Pallas, 1779). As a consequence, in discriminating between *M. arvalis* and *P. subterraneus* in owl pellets, it is always necessary to check both the molar pattern of M_1 as well as that of M_2 .

LITERATUUR

- BRINK, F.H. VAN DEN, 1978. Zoogdierengids van alle in ons land en overig Europa voorkomende zoogdieren. 4de druk: 274, pl. 1-32. Elsevier, Amsterdam/Brussel.
- HUSSON, A.M., 1962. Het determineren van schedelresten van zoogdieren in braakballen van uilen. — Zoölogische Bijdragen, 5: 1-63, pls I-VIII.
- JANOSSY, D. & E. SCHMIDT, 1975. Extreme varianten des M₁ der Feldmaus (*Microtus arvalis* Pallas) in Ungarn II. Zeitschrift Säugetierkunde, 40: 34-36.
- LANGE, R., A. VAN WINDEN, P. TWISK, J. DE LAENDER & C. SPEER, 1986. Zoogdieren van de Benelux, herkenning en onderzoek: 1-193. Jeugdbondsuitgeverij, 's-Graveland/Zeist/Gent.
- NIETHAMMER, J. 1982. *Microtus subterraneus* (de Selys-Longchamps, 1836) – Kurzohrmaus. In: NIETHAMMER, J. & F. KRAPP. Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/I. Rodentia II. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- SCHRÖPFER, R., 1975. Kleinsühlmaus – *Pitymys subterraneus* (de Selys-Longchamps, 1836). In: Die Säugetiere Westphalens, 196-204.
- IJSSSELING, M.A. & A. SCHEYGROND, 1950. De zoogdieren van Nederland. 2de druk: i-viii, 1-544. W.J. Thieme & Cie, Zutphen.

Kees Mostert
Palamedesstraat 74
NL-6212 AX Delft
e-mail: mostert@psh.nl

Jan Piet Bekker
Zwanenlaan 10
NL-4351 RX Veere
e-mail: jpbekker@eljo.nl

BRUINE RATTEN *RATTUS NORVEGICUS* OP VLIELAND EN TERSCHELLING

door

G.O. KEIJL & K. MOSTERT

De ontwikkeling van de zoogdierfauna van de Nederlandse Waddeneilanden in de laatste halve eeuw is vrij goed bekend. Verspreidingsoverzichten zijn te vinden in o.a. van Wijngaarden (1964), van Laar (1981) en Broekhuizen et al. (1992). Uit deze overzichten blijkt onder meer dat een aantal in ons land talrijk voorkomende zoogdier-soorten niet van alle eilanden bekend was. Zo was tot en met het verschijnen van de Atlas van de Nederlandse Zoogdieren (Broekhuizen et al., 1992) bekend dat Vlieland en Terschelling geen gevestigde populaties van de bruine rat *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) hadden, hoewel op beide eilanden verschillende malen bruine ratten zijn waargenomen (Spaans & Swennen, 1968; Zwart, 1985; van Blaaderen & Bosman, 1992). Op Terschelling heeft zich tot in de eerste helft van de 20e eeuw zelfs een populatie bruine ratten opgehouden, maar deze is door onbekende redenen verdwenen (Zwart, 1985).

In de afwezigheid van de bruine rat op Vlieland en Terschelling is na 1988 - de sluitingsdatum voor waarnemingen voor de Atlas van de Nederlandse zoogdieren (op. cit.) - echter verandering gekomen. Op 27 september 1998 vonden wij een dode, maar verse, volgroeide bruine rat langs de Posthuisweg op Vlieland, ter hoogte van het groepskampeerterrein Lange Paal (Amersfoortcoördinaten 130,7-588,2). Het betrof ogenschijnlijk een verkeersslachtoffer. Wij vonden het opmerkelijk dat op een eiland waar zeer weinig gemotoriseerd verkeer is, toch een bruine rat was doodgereden en het leek ons toe dat er een goede kans was dat er meer dan één bruine rat op het eiland aanwezig was. Navraag bevestigde dit vermoeden: bruine ratten komen tegenwoordig talrijk op het eiland voor (G. de Roos, pers. med.). Sinds ongeveer acht jaar wordt vuilnis op Vlieland niet meer ter plaatse gestort, maar wordt het in containers verzameld en naar het vasteland afgevoerd. De lege containers gaan weer terug naar het eiland en bruine ratten kunnen in deze containers meereizen. De soort was rond 1996 zelfs massaal aanwezig, maar is nadien minder talrijk geworden. Omdat het wel vaker voorkomt dat populaties van soorten die zich ergens vestigen aanvankelijk 'exploderen' maar daarna op een lager niveau stabiliseren - voorbeelden in Nederland worden onder meer beschreven door Jonkers (1992) en Mostert (1992) - is 1994 of 1995 misschien wel het jaar waarin bruine ratten zich definitief op Vlieland hebben gevestigd.

Omdat ook van Terschelling het vuilnis al sinds ca. acht jaar wordt afgevoerd naar de vaste wal, lag het voor de hand te veronderstellen dat bruine ratten daar tegenwoordig eveneens voorkomen. Inderdaad leverde navraag een bevestigend antwoord op (H. Horn, pers. med.). De bruine ratten zijn daar echter minder opvallend aanwezig dan op Vlieland. Omdat op Terschelling regelmatig materiaal wordt aangevoerd, zoals zand en planten, is het mogelijk dat bruine ratten hier al langer aanwezig zijn.

Met de introductie van de bruine rat op Vlieland en Terschelling zijn voor deze soort nu ook de laatste lege plekken op de verspreidingskaart ingevuld.

DANKWOORD

We willen Gerlof de Roos en Harry Horn bedanken voor het verstrekken van informatie.

SUMMARY

Brown rats *Rattus norvegicus* on Vlieland and Terschelling

Until 1988, the year in which the database for the Atlas of distribution of mammals in The Netherlands (Broekhuizen et al. 1992) was closed, brown rats *Rattus norvegicus* did not have permanent populations on the Dutch Wadden Islands Vlieland and Terschelling, although at times single individuals were noticed on both islands. On 27 September 1998 a dead brown rat was found on the Dutch Wadden Island Vlieland; a subsequent request revealed that this species had formed permanent populations on both islands.

About eight years ago, the municipalities of the islands started to remove garbage off the islands to the mainland in special containers, which are shipped back empty to the island. The authors believe that brown rats, which are common around garbage dumps in The Netherlands, travel to the islands inside these containers. Brown rats were extremely numerous on Vlieland in 1996, and it is therefore believed that the species has settled on this island in 1994 or 1995. As similar population 'explosion' is not known from Terschelling (on which plants and other materials are regularly introduced from the mainland), we suppose that brown rats were already settled on Terschelling before that date.

LITERATUUR

- BLAADEREN H. VAN & B.T. BOSMAN 1992. Bruine Rat *Rattus norvegicus* (Berkenhout 1769): 292-295. In: S. BROEKHUIZEN, B. HOEKSTRA, V. VAN LAAR, C. SMEENK & J.B.M. THISSEN (eds.) Atlas van de Nederlandse zoogdieren: 1-336. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht.
- BROEKHUIZEN S., B. HOEKSTRA, V. VAN LAAR, C. SMEENK & J.B.M. THISSEN (eds.), 1992. Atlas van de Nederlandse zoogdieren: 1-336. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht.
- JONKERS D.A. 1992. Veldmuis *Microtus arvalis* (Pallas, 1779): 269-272. In: S. BROEKHUIZEN, B. HOEKSTRA, V. VAN LAAR, C. SMEENK & J.B.M. THISSEN (eds.) Atlas van de Nederlandse zoogdieren. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht.
- LAAR, V. van, 1981. The Wadden Sea as a zoogeographical barrier to the dispersal of terrestrial mammals: 231-266. In: C.J. SMIT et al. (ed.). Terrestrial and freshwater fauna of the Wadden Sea area. Report 10 of the Wadden Sea Working Group. Stichting Veth tot Steun aan Waddenonderzoek, Leiden.
- MOSTERT K. 1992. Dwergmuis *Micromys minutus* (Pallas, 1771): 281-285. In: S. BROEKHUIZEN, B. HOEKSTRA, V. VAN LAAR, C. SMEENK & J.B.M. THISSEN (eds.) Atlas van de Nederlandse zoogdieren. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht.
- SPAANS A.L. & C. SWENNEN 1968. De vogels van Vlieland. Wetensch. Meded. KNNV no. 75. KNNV, Hoogwoud, RIVON, Zeist & Fryske Akademy, Leeuwarden.
- WIJNGAARDEN, A. VAN, 1964. The terrestrial mammal-fauna of the Dutch Wadden-Islands. — Zeitschrift für Säugetierkunde, 29: 359-368.
- ZWART F. 1985. De broedvogels van Terschelling: 1-172, pl. i-iv. Van Gorcum, Assen.

Guido O. Keijl
Brederodestraat 16A
NL-1901 HW Castricum

Kees Mostert
Palamedesstraat 74
NL-2612 XS Delft

THE DISTRIBUTION OF OTTER *LUTRA LUTRA* SPRINTS IN RELATION TO HABITAT EXPLOITATION IN A FISH-POND AREA, SOUTH-EAST POLAND

by

J. KLOSKOWSKI

ABSTRACT

I investigated whether the sprainting intensity of otters *Lutra lutra* reflected the otters' habitat exploitation of different habitats (carp ponds, adjacent waterflows) in a carp *Cyprinus carpio* fish-pond area in South-East Poland. Ratios of spraint number in areas including different resources were positively correlated with ratios of habitat-specific prey expressed in terms of weight and relative frequency of occurrence. However, due to many sources of variation in sprainting behaviour, practical use of spraint distribution to identify the relative importance of different habitats/habitat parts as food sources for otters is not recommended.

Keywords: *Lutra lutra*, prey exploitation, marking activity, spraint surveys.

1. Introduction

The threatened status of the otter *Lutra lutra* in some European countries has resulted in a general concern for the species and stimulated conservation programmes (Mason & Macdonald, 1986). While direct observations of otter activities are difficult as the animals are secretive and mainly nocturnal, otter faeces ('spraints'), often deposited in conspicuous places, are easy to collect and to discriminate from those of sympatric carnivores. As spraint surveys potentially constitute a cheap and easy technique for conservationists, some researchers have tried to assess population status or habitat use on the basis of spraint density and distribution (review in Mason & Macdonald, 1987; Lodé, 1993; Lovett et al., 1997). However the sprainting frequency of diurnal otters observed in open coastal sections in Shetland was not related to the use of these sections (Kruuk et al., 1986), although there was a relationship with numbers of individuals seen over long stretches of the coast (Conroy & French, 1987). This controversy is more complicated as we lack a clear understanding of marking activity as part of a communication system between conspecifics. The most plausible interpretation may be provided by Kruuk (1992) who described it as a spacing-out function in the context of resource utilization.

Many studies have found a positive association between numbers of spraints and some structural properties of riparian habitat considered attractive for otters, like good cover (Jenkins & Burrows, 1980) or number of potential holes (Macdonald & Mason, 1983). Although the associations seem sometimes obvious, there is little direct evidence for the importance of these habitat components for otters. Recently Prenda and Granado-Lorencio (1996) demonstrated the correlation between fish availability and otter marking intensity, but again the association between actual prey utilization and spraint distribution was not investigated. I have attempted to examine the relationship between sprainting intensity and the extent of habitat exploitation. Data on spraint distribution

in two distinct but interconnected habitats characterized by different prey types and prey proportions were used as a direct measure of resource utilization.

2. Study areas

The study sites were two common carp *Cyprinus carpio* pond-complexes with associated waterflow systems in Lublin Province, South-East Poland (51°N, 22°E): fish-farms in Tyśmienica and Jedlanka, and adjoining catchments of the middle Tyśmienica River and of the lower Bobrówka River, respectively. The catchment areas contain a network of watercourses on a plain covered by a mosaic of agriculture land, meadows and coniferous forests. The pond-complexes, stretching 20 km along waterways, are of similar area, totalling 127.5 ha of water surface in Tyśmienica (19 ponds) and 130 ha in Jedlanka (13 ponds). The habitat features of ponds were similar in both localities with shores almost entirely devoid of tree and shrub cover and average water depth of 1-1.5 m.

After regulation in the sixties the Tyśmienica River and the Bobrówka River beds shared similar physiography: artificially straightened river channels up to 5 m wide and up to 1.5 m deep, with banks revetted with branches. However, there were pronounced differences in the bankside vegetation between the investigated river sections. The Tyśmienica banks entirely devoid of trees and scrub were used for grazing, while the Bobrówka banks were wooded with alder *Alnus glutinosa* or covered with brambles *Rubus* spp.

Basic information on fish production in ponds were provided by the local fisheries managers. Tyśmienica ponds were stocked with fry and 1 year old carp, while in Jedlanka elder cohorts were predominant (fish in their second and third year). The total biomass of the carp stocks varied markedly during the year with the maximum value of 338800 kg over both pond-complexes.

Otters have been appearing in the region for many years, farmed fish being an important part of their diet (Kłoskowski, 1999). No means of preventing otters from visiting the ponds were undertaken by the local fisheries.

3. Methods

3.1. Spraint sampling and prey proportion estimates

Spraints were collected regularly twice a month during standard walks along pond shores and banks of adjoining rivers from April 1994 through March 1995 in Tyśmienica and from November 1994 through October 1995 in Jedlanka and unless stated otherwise data refer to these periods. The sampling stations were chosen as representative of the two main foraging habitats available to otters in the study area: 'carp ponds' and 'rivers' (including lateral channels and ditches of comparable width). In Tyśmienica 5 km of the waterflow banks and 5 km of pond shores were monitored and in Jedlanka 2.5 km and 2.5 km, respectively (Fig. 1 a, b). Spraints were searched for for up to 5 m from the water edge.

Based on preliminary investigations including snowtracking between January 1994 and March 1994, the closely associated different habitat sections in each study site were

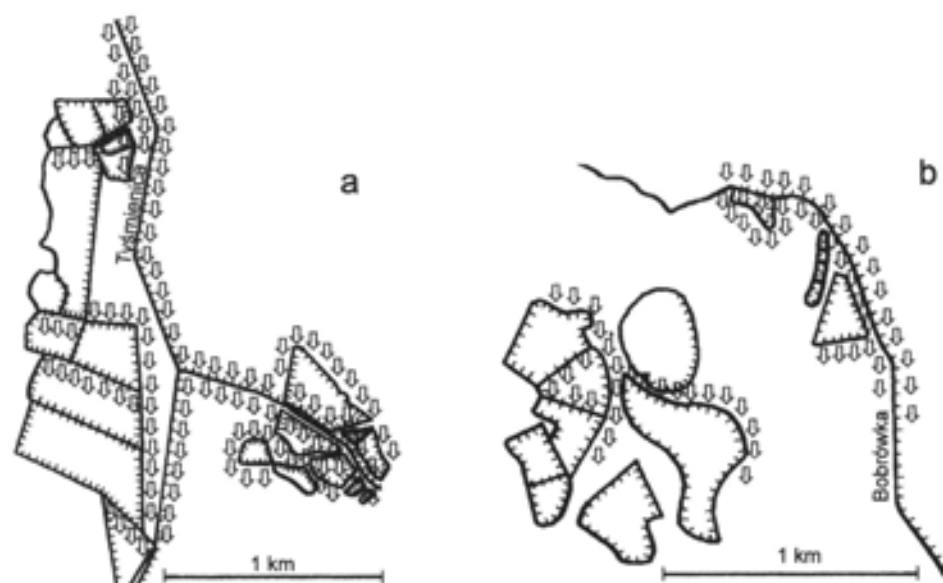


Fig. 1. Distribution of stations surveyed for spraints of otters (a) Tyśmienica; (b) Jedlanka.

assumed to be frequented by the same otters. Taking into account the dimensions of otter ranges in freshwater habitats (Kruuk et al., 1993; Durbin, 1996), it is possible that some individuals visited both study sites, but as otters deposit spraints close to the foraging sites (Kruuk, 1995) and the pond complexes were separated by human settled areas adjoining extensive stretches of waterways with no otter signs, significant occurrence in spraints collected at one study site of prey originating from the other site seems unlikely.

All samples were pooled on a monthly basis to reduce the biases associated with small sample sizes and stochastic factors influencing numbers of detected spraints per single walk, like during or following heavy rains or snowfalls. Even so, the numbers of spraints collected in Jedlanka fell below 20 in June-July and data from this period were excluded from the quantitative evaluation of prey proportions in the otter diet. The processing of samples followed standard techniques. Prey remains were identified against a reference collection and using existing guides. Two methods of expressing the spraint contents were used: relative frequency of occurrence (RFO) relating the number of occurrences (presence of a prey category in a spraint) of a prey item to the total number of occurrences, and relative weight percentage (RWP) relating the sum of weights of individuals of a prey item to the total weight of all prey individuals (Bekker & Nolet, 1990). In the latter method, the total lengths of consumed prey were derived from the lengths of species specific 'key-bones' and converted to masses using published regressions and equations based on samples collected in the study area. Feather remains were identified to bird family level (Brom, 1986). The mean weights of family species most commonly breeding in the area were taken from Cramp & Simmons (1977).

3.2. Prey classification to habitat

Carp occurs in the study area only in aquaculture and differentiation between the use of 'riverine' and 'aquacultural' food resources is feasible through faecal analysis, as prey items retrieved from spraints may be assigned to the two corresponding habitat types. All carp remains in faeces were assumed to represent cultured stocks, whereas occurrence of wild fish prey indicated use of the associated 'rivers'. To check this distinction, in October 1995 data on fish populations in the upper and middle course of the Tyśmienica and in the lower reaches of the Bobrówka were collected with 350 V, 4-10 A pulsed DC electrofishing equipment. Sampling was conducted at several sections along the watercourses that had been checked for otter spraints. At each section fish were collected after 30-60 min. of sampling per 100 m of watercourse. Seventeen fish species were recorded ($n = 1199$), but no carp were caught with the exception of a few individuals in an outflow channel at one of the fry ponds. However, some tiny 'coarse' fish usually invade the ponds through water inlet boards. In consequence, the proportions of fish prey caught in the ponds, based only on carp remains, may have been somewhat underestimated. In the fry ponds fish from uncontrolled proliferation accounted only for 1.0-1.5% of the total biomass at harvest but in some ponds with older cohorts it was higher, even reaching 5%. Wels *Silurus glanis* and pike *Esox lucius* were stocked in a very small proportion, together totalling less than 0.2% of the farm fish production over both study sites. In fact no wels and only occasionally pike remains were retrieved from spraints.

The crayfish *Astacus astacus* has also been considered as 'riverine' prey, as it has never been detected in the ponds. Bird prey has been assigned to 'ponds', because species representing taxa recorded in the spraints (*Podicipedidae*, *Rallidae*) were only observed in this habitat. Other prey categories (insects, amphibians and mammals) were omitted from the estimates below as they contributed only a small fraction of the estimated otter diet (see results).

3.3. Data analysis

To determine the association between the use of resources and marking level, monthly ratios of spraints collected along the pond shores relative to the number of spraints along the associated waterflows were related to the corresponding ratios of prey characteristic for these two habitats. Data were presented not as absolute numbers but ratios to avoid the confounding effects of fluctuations in seasonal sprainting rates and in relation to different proportions of otter ranges represented by the sampling sections. The statistical tests were performed according to Sokal & Rohlf (1981).

4. Results

Altogether 1722 spraints were obtained in Tyśmienica and 589 in Jedlanka. On an annual basis over both study sites fish formed the bulk of the estimated otter diet (83.5% in terms of weight and 89.5% of all occurrences). Crayfish and birds constituted 13.0% by biomass and 6.8% in terms of frequency of occurrence and the other prey 3.5% and 3.7%, respectively. The evaluations of the proportions of the pond and riverine prey by

biomass and occurrences were positively correlated both in Tyśmienica (Spearman rank correlation, $r_s = 0.79$, $n = 12$, $P < 0.005$) and in Jedlanka ($r_s = 0.83$, $n = 10$, $P < 0.005$). Riverine prey predominated in the otter diet in terms of occurrence (Wilcoxon signed-rank test, Tyśmienica: $T = 0$, $n = 12$, $P = 0.002$; Jedlanka: $T = 0$, $n = 10$, $P = 0.005$),

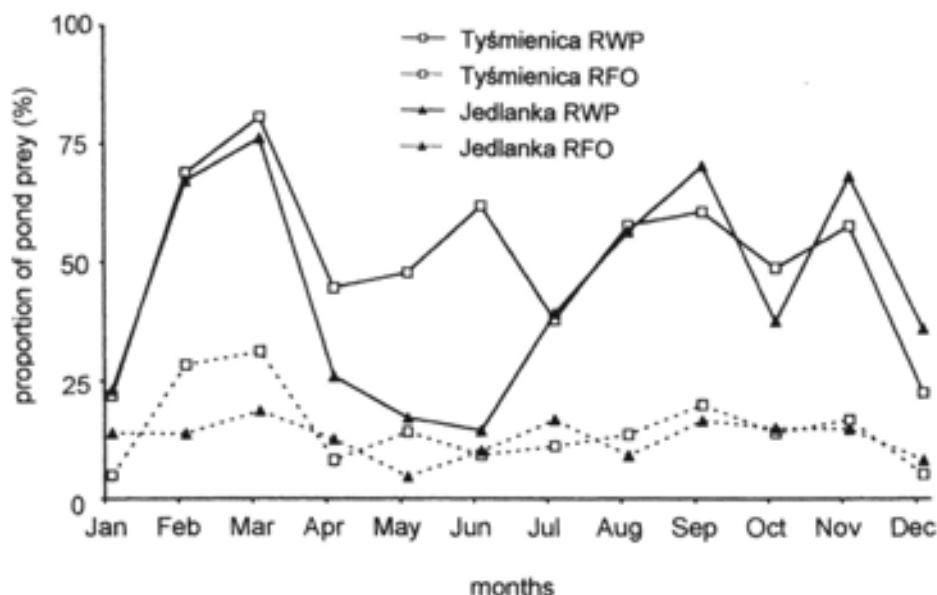


Fig. 2. Monthly variation in the estimated proportion of prey characteristic for ponds by weight (RWP) and by occurrence (RFO).

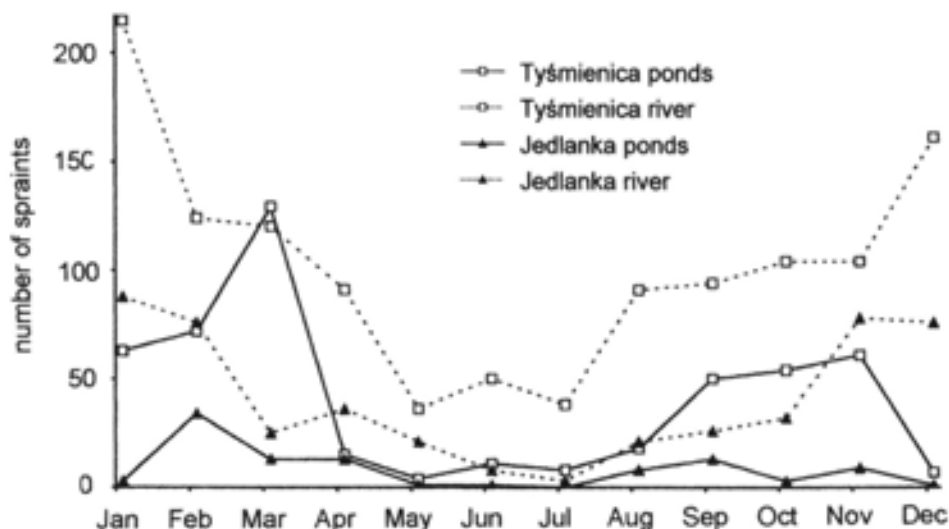


Fig. 3. Monthly variations in the spraint numbers collected per habitat type in Tyśmienica between April 1994 and March 1995 and between November 1994 and October 1995 in Jedlanka.

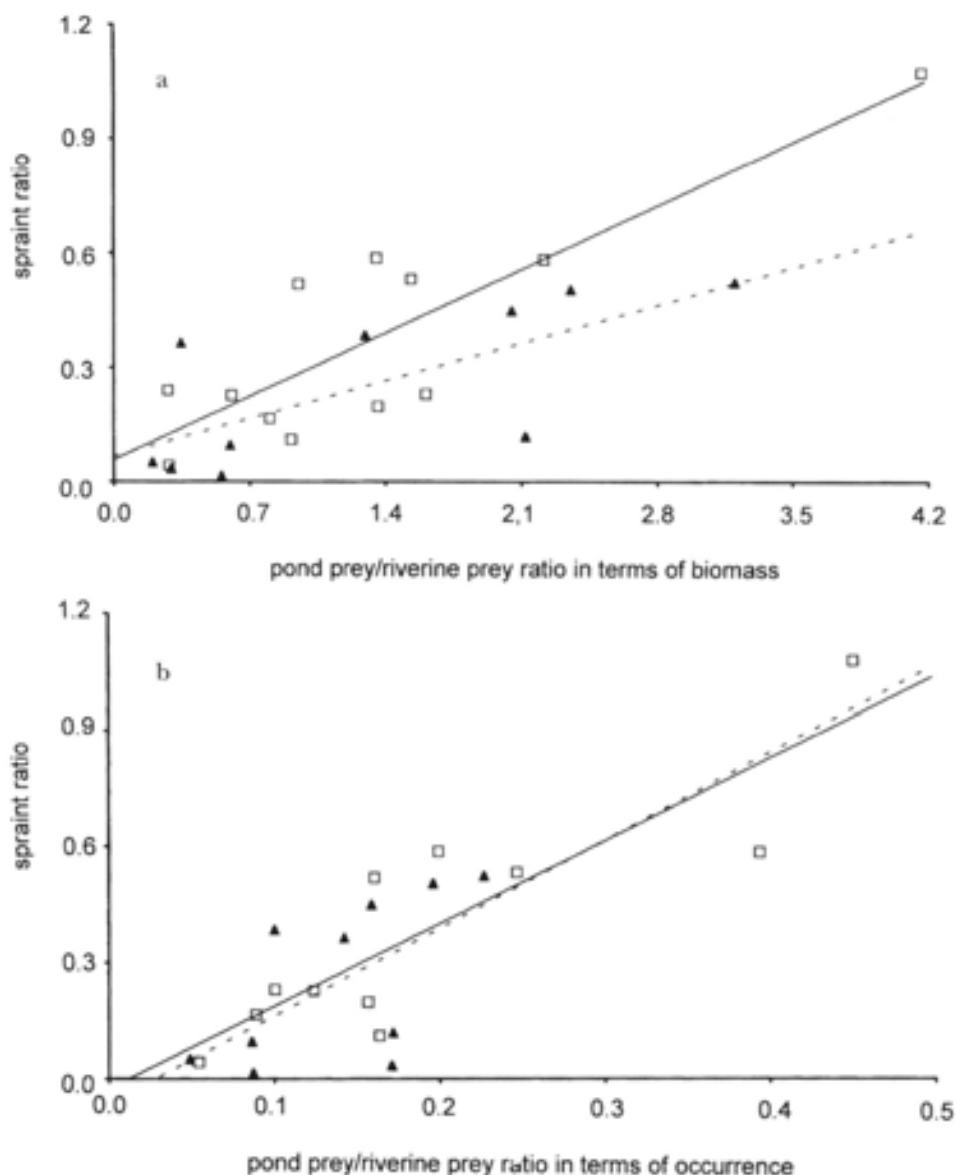


Fig. 4. Otter sprainting activity in different habitats, expressed as the ratio of spraint numbers along ponds versus along running waters compared with utilization of habitat resources, expressed as the ratio of habitat-specific prey items retrieved from spraints. Squares, solid line = Tyśmienica; triangles, dashed line = Jedlanka. Prey ratios are expressed (a) in terms of weight: Tyśmienica, $r = 0.86$, $P < 0.001$, $y = 0.06 + 0.24x$; Jedlanka, $r = 0.73$, $P < 0.02$, $y = 0.07 + 0.14x$; (b) in terms of frequency of occurrence: Tyśmienica, $r = 0.87$, $P < 0.001$, $y = 0.01 + 2.01x$; Jedlanka, $r = 0.64$, $P < 0.05$, $y = -0.08 + 2.37x$.

but not in terms of weight ($T = 35$, $n = 12$, $P = 0.75$ and $T = 26$, $n = 10$, $P = 0.88$, respectively).

The monthly proportions of riverine and pond prey in the two study sites varied markedly throughout the year (Fig. 2). In Tyśmienica the proportions of prey characteristic for ponds ranged from 22.3% in December to 80.7% in March in terms of weight and from 5.0% in January to 31.0% in March in terms of occurrence; in Jedlanka: from 14.3% in June to 76.2% in March by weight and from 4.7% in May to 18.5% in March by occurrence. Similarly, the proportions of spraints deposited along pond shores relative to the total number of spraints in both habitats fluctuated from 4.2% in December to 51.8% in March in Tyśmienica and from 1.3% in December to 34.2% in March in Jedlanka (Fig. 3). The ratios of spraint numbers in different habitat sections and the ratios of prey characteristic for these habitats were positively correlated in both study sites (Fig. 4 a, b). The values of correlation coefficients were higher for the longer sections in Tyśmienica, but the differences were not significant ($P = 0.48$ in terms of biomass and $P = 0.27$ in terms of occurrence).

The seasonal trends in the monthly numbers of detected spraints were consistent in both localities investigated ($r_s = 0.78$, $n = 12$, $P < 0.005$) with the highest totals in winter and lowest in summer (spring = March-May, summer = June-August, autumn = September-November, winter = December-February; Tyśmienica: $\chi^2 = 204.0$, Jedlanka $\chi^2 = 217.1$, $df = 3$, both $P < 0.001$). As the data were not corrected for seasonality, the sign test was used to compare sprainting intensities in the two studied habitats. In both study sites the monthly totals of spraints were higher at the running waters than at the ponds ($n = 12$; Tyśmienica: $P = 0.01$; Jedlanka: $P = 0.001$). To check for a possible effect of the bankside cover, spraint densities (km^{-1}) along river banks in both study sites, differing structurally only by the degree of tree cover, were compared. There was no significant difference between wooded sections in Jedlanka with the mean spraint density of 17.4 ± 11.0 (SD) and bare stretches in Tyśmienica (20.4 ± 10.2) throughout the year (Wilcoxon: $T = 22$, $n = 12$, $P > 0.18$).

5. Discussion

The associations between the dietary shifts and changes in patterns of otter spraint distribution suggest that the extent of faecal marking in an area reflects the use of prey in this area. However, inferences based on correlational data require caution, moreover, the present results depend on a number of assumptions:

(1) otter faeces distribution was not affected by sex and age differences in habitat utilization (but see Durbin, 1996); sprainting rates of all resident otters in the study area were similar, independent of their age and sex (Kruuk, 1992);

(2) The applied methods accurately expressed the proportion of different prey categories in otter diet. Quantifications of prey importance based on occurrence scores have been recently demonstrated to be of little precision, but their accuracy may be improved by ranking only the main prey categories and using the hard skeleton parts such as key-bones, selected for resistance to digestion as in the present study (Carss & Parkinson, 1996);

(3) seasonal spraint disappearance rate and fluctuations in marking activity were of the same pattern in different habitats. Floods, which shorten the survival of spraints at

ivers (Jenkins & Burrows, 1980) were of minor importance at the regulated segments of waterflows investigated.

Provided that the above assumptions are right, a relationship between otter sprainting activity and usage of resources appears to be demonstrated. However, it does not explain the function of the marking behaviour. Also, practical monitoring for the assessment of relative prey exploitation by otters on the basis of spraint density levels will encounter numerous methodological problems. Most of them were pointed out in the earlier discussion on the validity of spraints for surveys of otter populations (Conroy & French, 1987; Kruuk & Conroy, 1987). As otter sprainting activity showed a pronounced seasonal trend similar to that described in Western and Central Europe (reviewed by Mason & Macdonald, 1986; Kranz, 1996), including a decline in the numbers of spraints detected in summer, it would be difficult to collect reliable spraint samples in some months. Furthermore, the comparisons should refer to counts conducted within the shortest possible time span or to scores corrected for seasonality. Presuming that there is some relationship between otter and spraint numbers (Conroy & French, 1987; Mason & Macdonald, 1987), correlation between spraint density and the extent of habitat exploitation may be biased by differences in otter numbers. The method seems to be of little use in areas where otters are rare, as in the context of small numbers of discovered spraints random factors may contribute to unknown biases in the counts.

Differentiated marking activity along otter ranges due to some habitat characteristics unrelated to food resources (Kruuk et al., 1986) presents another serious source of error while comparing spraint numbers. This problem was avoided in the present research since it was conducted in the area comprising only two habitats (whereas otter ranges usually comprise more complex habitats) and by correlating ratios and not direct numbers. However, in both study sites spraint densities at running waters were higher than at ponds throughout the year, although riverine prey prevailed only in terms of occurrence, which may be of importance for functional explanation of the marking behaviour. These results could not be explained by the effect of bankside vegetation, as no significant differences in spraint densities were found between well-wooded and bare stretches of river banks (see also Prenda & Granado-Lorencio, 1996).

In both study sites pronounced seasonal shifts in the otter exploitation of the adjoining habitats were documented. In areas dominated by aquaculture these changes presumably result from differences in availability and profitability of alternative resources (Kłoskowski, 1999). In different, but associated habitats, such fluctuations in spraint distribution corresponding to shifts in habitat utilization may be easily confused with seasonal trends in marking activity.

Concluding, changes in spraint distribution were related to shifts in prey exploitation by otters. However, the value of spraints as indicators of the extent of resource utilization or for the identification of food patches important for otter populations is low because of numerous local sources of variability in marking behaviour and hence it is not recommended.

ACKNOWLEDGEMENTS

Thanks are due to Ken Ishii and Barbara Jarzyna for help in the field. Monika Wronka and Anna Grendel assisted in the prey analyses. A. Gajda and E. Lagowski provided the data on fish stocks in the ponds.

REFERENCES

- BEKKER, D.L. & B.A. NOLET, 1990. The diet of otters *Lutra lutra* in the Netherlands in winter and early spring. — *Lutra*, 33: 134-144.
- BROM, T.G., 1986. Microscopic identification of feathers and feather fragments of Palearctic birds. — *Bijdragen tot de Dierkunde*, 56: 181-204.
- CARSS, D.N. & S.G. PARKINSON, 1996. Errors associated with otter *Lutra lutra* faecal analysis. 1. Assessing general diet from spraints. — *Journal of Zoology*, London, 238: 301-317.
- CONROY, J.W.H. & D.D. FRENCH, 1987. The use of spraints to monitor populations of otters (*Lutra lutra* L.). — *Symposia of the Zoological Society of London*, 58: 247-62.
- CRAMP, S. & K.E.L. SIMMONS, (eds.) 1977. *The birds of the Western Palearctic* 1: i-xxxiv, 1-722. Oxford University Press, Oxford.
- DURBIN, L.S., 1996. Individual differences in spatial utilization of a river-system by otters *Lutra lutra*. — *Acta Theriologica*, 41: 137-147.
- JENKINS, D. & G.O. BURROWS, 1980. Ecology of otters in northern Scotland III. The use of faeces as indicators of otter (*Lutra lutra*) density and distribution. — *Journal of Animal Ecology*, 49: 737-754.
- KLOSKOWSKI, J., 1999. Otter *Lutra lutra* predation in cyprinid-dominated habitats. — *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 64: 201-209.
- KRANZ, A., 1996. Variability and seasonality in sprainting behaviour of otters *Lutra lutra* on a highland river in Central Europe. — *Lutra*, 39: 33-44.
- KRUUK, H., 1992. Scent marking by otters (*Lutra lutra*): Signaling the use of resources. — *Behavioral Ecology*, 3: 133-140.
- KRUUK, H., 1995. *Wild Otters: predation and populations*: i-ix, 1-304. Oxford University Press, Oxford.
- KRUUK, H., D.N. CARSS, J.W.H. CONROY & L. DURBIN, 1993. Otter (*Lutra lutra* L.) numbers and fish productivity in rivers in north-east Scotland. — *Symposia of the Zoological Society of London*, 65: 171-191.
- KRUUK, H. & J.W.H. CONROY, 1987. Surveying otter *Lutra lutra* populations: a discussion of problems with spraints. — *Biological Conservation*, 41: 179-183.
- KRUUK, H., J.W.H. CONROY, U. GLIMMERVEEN & E.J. OUWERKERK, 1986. The use of spraints to survey populations of otters *Lutra lutra*. — *Biological Conservation*, 35: 241-254.
- LODÉ, T., 1993. The decline of otter *Lutra lutra* populations in the region of the Pays de Loire, western France. — *Biological Conservation*, 65: 9-13.
- LOVETT, L., H. KRUUK & X. LAMBIN, 1997. Factors influencing use of freshwater pools by otters, *Lutra lutra*, in a marine environment. — *Journal of Zoology*, London, 243: 825-831.
- MACDONALD, S.M. & C.F. MASON, 1983. Some factors influencing the distribution of otters (*Lutra lutra*). — *Mammal Review*, 13: 1-10.
- MASON, C.F. & S.M. MACDONALD, 1986. *Otters: ecology and conservation*: i-vii, 1-236. Cambridge University Press, Cambridge.
- MASON, C.F. & S.M. MACDONALD, 1987. The use of spraints for surveying otter *Lutra lutra* populations: an evaluation. — *Biological Conservation*, 41: 167-177.
- PRENDA, J. & C. GRANADO-LORENCO, 1996. The relative influence of riparian habitat structure and fish availability on otter *Lutra lutra* L. sprainting activity in a small Mediterranean catchment. — *Biological Conservation*, 76: 9-15.
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF, 1981. *Biometry*. Second edition: xiii-xix, 1-887. W. H. Freeman, New York.

Janusz Kloskowski

Department of Nature Conservation, Institute of Biology

Maria Curie-Skłodowska University

Akademicka 19

PL-20-033 Lublin, Poland

e-mail: januszk1@biotop.umcs.lublin.pl

SAMENVATTING

Het voorkomen van 'spraints' in relatie tot het habitatgebruik door otters *Lutra lutra* in een gebied met veel visvijvers in zuidwest-Polen

De relatie tussen het 'sprainten' (het opvallend deponeren van uitwerpselen) en het terreingebruik door otters werd onderzocht in twee gebieden in zuidwest-Polen met veel visvijvers voor het kweken van karpers *Cyprinus carpio* en met daarop aansluitende gekanaliseerde rivierlopen. Nagegaan werd of het aantal uitwerpselen per oeverlengte een maatstaf was voor het habitatgebruik van de otters, waarbij er vanuit werd gegaan dat karpers alleen in de kweekvijvers voorkwamen en niet-gekweekte vissoorten kenmerkend waren voor de waterlopen met stromend water.

Spraints werden in beide gebieden gedurende één jaar twee keer per maand verzameld. In het dal van de rivier Tyśmienica werd van zowel vijver- als rivieroever 5 km afgezocht; in het dal van de Beneden Bodrówka Rivier was dat 2,5 km. De voedselsamenstelling werd zowel bepaald aan de hand van de relatieve frekwentie van voorkomen per prooi-soort in de spraints, als aan het percentage omgerekend versgewicht van de in de spraints aangetroffen prooien ten opzichte van het totale versgewicht van alle prooien samen.

Voor beide gebieden gold dat de verdeling van het aantal spraints over de oervtypen en de via de beide methoden vastgestelde voedselsamenstelling positief gecorreleerd waren met de beschikbaarheid van prooi. Toch leent het aantal van de gevonden spraints zich niet als maatstaf voor het habitatgebruik. Daarvoor zijn er te veel variabelen in het spel die onafhankelijk zijn van de voedselvoorraad, zoals de beïnvloeding van de vindkans van spraints door weersinvloeden en de invloed van het seizoen op het gedrag van de otters.

(S. Broekhuizen)

OTTER *LUTRA LUTRA* MONITORING IN DENMARK BASED ON SPRRAINT SURVEYS, COLLECTED CARCASSES AND REPORTED OBSERVATIONS

by

A.B. MADSEN & B. GAARDMAND

ABSTRACT

Eurasian otters *Lutra lutra* are difficult to observe directly in their natural habitat. Therefore reliable methods for assessing distribution and abundance are invaluable. The standard procedure of surveying otter distribution is compared and evaluated against the number of otter carcasses and the number of observations reported. The number of otter carcasses from different regions is positively correlated with the proportion of positive sites and the mean number of otter signs per positive site recorded during otter surveys from the same areas. This suggests that sprainting intensity is a good indicator of the relative population size at the scale used.

No significance is found between reported observations of otters and survey results and collected carcasses and we state that observations are of little value in conservation of the species. However, the reappearance of the otter on the island of Spjælland at an occasional check, after 10 years of absence, was not apparent in the national surveys or the geographical distribution of otter carcasses. Findings in this study therefore stress the need for care in the interpretation of spraint surveys as a means of detecting isolated pockets of otters with very low densities. Surveying must also be carried out in counties with no evidence of otters for some years.

In national surveys most sites are only visited once. Therefore, it is of crucial importance that national spraint surveys are carried out in the months when the sprainting activity is highest, the herbaceous vegetation low and snow is not present, to ensure that as many otter sites as possible are detected.

Keywords: *Lutra lutra*, spraint surveys, carcasses, observations, low density.

1. Introduction

Eurasian otters *Lutra lutra* are difficult to observe directly in their natural habitat. Reliable methods for assessing distribution and abundance are therefore of considerable importance because of the tenuous status of the species. Monitoring results are of particular interest to conservationists working in low density otter areas maximizing the management policies.

Many authors have discussed the use of spraint (otter faeces) surveys as a method of assessing distribution, density and habitat utilisation of otters (e.g. Jefferies, 1986; Kruuk et al. 1986; Conroy & French, 1987; Kruuk & Conroy 1987; Mason & Macdonald, 1987; O'Sullivan, 1993; Kloskowski 2000). Romanowski et al. (1996) evaluate some of the factors affecting the efficiency of the search for spraints. At present, authors agree that surveys using the standard methodology (Anonymous, 1984) give a reliable picture of otter distribution whereas the use of surveys as a measure of otter density and habitat utilisation is still in dispute.

With only a few hundred otters left, the Danish branch of the World Wide Fund for Nature and the Danish Animal Welfare Society carried out surveys in Denmark in 1984-86 and 1991. After a nationwide otter protection campaign, a central collection of otter

carcasses and otter observations from the whole country was established. The reappearance of the otter on the island of Sjælland after 10 years of absence inspired the authors to examine and compare the information from the different sources.

This paper compares and evaluates spraint survey results with the number of otter carcasses delivered and observations reported from one and the same area and coordinated by only one institution. According to our knowledge, this is the first time that such data have been subject to comparison and evaluation.

2. Materials and methods

2.1. National surveys

National surveys were carried out on 1154 sites in the period November 1984 to May 1986 only in the months November-December and March-April (Madsen & Nielsen, 1986) and on 767 sites in the months March-medio May 1991 (Madsen et al., 1992). Some sites without reported observations were not surveyed in 1991. The technique used was the standard method used in otter surveys in Europe as given by Anonymous (1984). At each survey site a maximum of 600 m bank and a minimum of 200 m was searched for signs of otters. Particularly spraints are often deposited at conspicuous places along the banks of waterways. A mean number of 2.5 sites per square were surveyed. Only primary spraints or clear footprints (< 1 %) were accepted as evidence of otter presence.

2.2. Otter carcasses

In Denmark, private persons are not allowed to store otters without permission from the National Forest and Nature Agency. Game consultants and taxidermists are distributed evenly across the country, and after the national campaign the readiness of people to collect dead otters and forward the individuals is estimated to be the same in the different regions of the country. Based on this assumption, the number of otter carcasses is likely to be a reasonable indicator of the population size of otters in the counties of Denmark. The game consultants and taxidermists collect the dead otters and forward the carcasses to one central collecting site, the Natural History Museum, Århus. Information on date of death and precisely geographic origin for each otter was given and confirmed by a telephone call to the supplier of the otters. A total of 194 otter carcasses were received during the period 1979-1993. The origin of one otter is unknown (Madsen et al., 1999).

2.3. Observations reported

Direct observations of otters were reported by telephone or letter. Based on information on size and colour, some observations were sorted out as mink (*Mustela vison*). In total, 467 otter observations were reported during the period 1984-1994. After a nationwide otter protection campaign, we expect these to be equally likely to be reported from the whole country.

2.4. Surveys in the county of Vestsjælland

In December 1994, one otter spraint was collected by a biologist from the northern inflow to Lake Tissø and in January and February 1995, both spraints and footprints were found at the same site. All spraints were confirmed by the authors. During the pe-

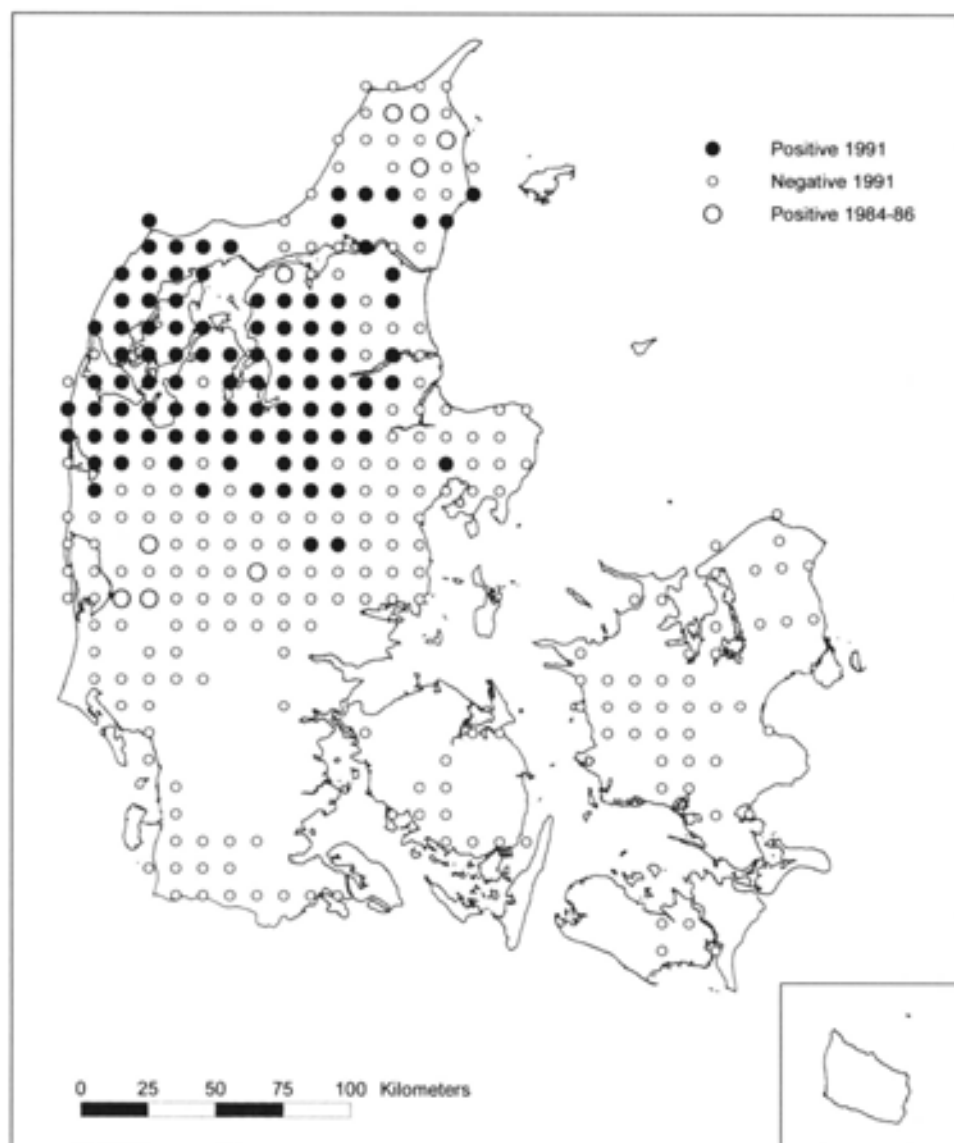


Fig. 1. The distribution of otter in Denmark in 1991. The black circles in the 10x10 km squares were positive, those with small circles were visited and were negative. The large circles were positive in 1984-1986 but negative in 1991 (after Madsen et al., 1992).



Fig. 2. Geographical distribution of 193 collected carcasses of otters during the period 1979-1993 (after Madsen et al., 1999).



Fig. 3. Reported observations of otters from private persons in the period 1984-1994 (N = 467).

riod, 2 to 25 March 1995, a spot check survey was carried out: 106 sites were visited in the county of Vestsjælland and the border areas to the county of Storstrøm by very experienced surveyors (Leth & Byrnek, 1996).

3. Results

3.1. National surveys

National surveys in 1984-86 and 1991 showed the geographical distribution of the otter in Denmark to be largely restricted to the northern part of Jutland (Fig. 1). The number of positive sites (%) and mean number of otter signs per positive site (200 m stretch) in 1991 in the different counties is positively correlated ($r=0.89$, $t=2.75$, $P<0.05$) (Table 1). However, the number of positive sites (%) showed no correlation with reported observations from the same counties ($r=0.71$, $t=1.43$, n.s.)

3.2. Otter carcasses

The majority of otter carcasses came from the northwestern part of Jutland, and only few from the other parts of Jutland and Funen (Fig. 2). One individual originated from the island of Funen in 1979, one from the southwestern part of Jutland in 1982 and one from the eastern part of Jutland in 1986. The number of otter carcasses from the different counties is positively correlated with the proportion of positive sites recorded during the 1991 otter survey ($r=0.98$, $t=6.93$, $P<0.01$) (Table 1). The number of otter

Table 1. Correlation coefficients between the positive sites (%) of the national otter survey 1991, the mean number of otter signs per positive site (200 m stretch) in the national otter survey 1991 (Madsen et al., 1992), collected otter carcasses during the period 1979-1993 (Madsen et al., 1999) the number of otter observations reported during the period 1984-1994 and population density in the different counties (statistical significance: * <0.05 , ** <0.01).

	collected carcasses	mean number of signs per positive site	reported observations	population density
positive sites	0.98**	0.89*	0.71	
collected carcasses		0.83*	0.78**	
reported observations				-0.41

carcasses was also positively correlated with the mean number of otter signs per positive site in 1991 in the different counties in Jutland ($r=0.83$, $t=3.17$, $P<0.05$).

3.3. Observations reported

Observations were reported from all counties in Denmark (Fig. 3). The biggest number came from the northern counties in Jutland. A high human population density could give a high number of observations. However, the number of reported observations showed no correlation with population density in the same areas ($r=0.41$, $t=1.50$, n.s.) (Table 1). In Denmark only very few amateur mammalogist are present which maybe in other countries could give a high regional number of observations. Only few persons are responsible for more than one observation.

The number of otter observations was positively correlated with the number of otter carcasses from the same counties ($r=0.78$ $t=4.20$, $P<0.01$).

3.4. Surveys in the county of Vestsjælland

During the national survey in 1984-86, 98 sites were visited in April 1986 in the county of Vestsjælland (Fig. 4) without any positive result. Four sites around Lake Tissø were revisited in February 1989 also without any positive results. During the national survey in 1991, 37 sites with otter observations reported were surveyed again in March without any positive result. In total, 35 sites were visited in both surveys.

Even though high water levels impeded the standard procedure at many localities in the spring survey of 1995 in the county of Vestsjælland, three (3%) sites were found positive. The positive sites were found in two different catchments: Halleby Å-Tissø and Bregninge Å-Saltbækvig. Based on the age of the spraint (very fresh) and the survey date on the two sites, more than one otter was presumably living in the area. Both catchments were connected to the coast. One of the positive sites was the same as found by a biologist in December 1994.

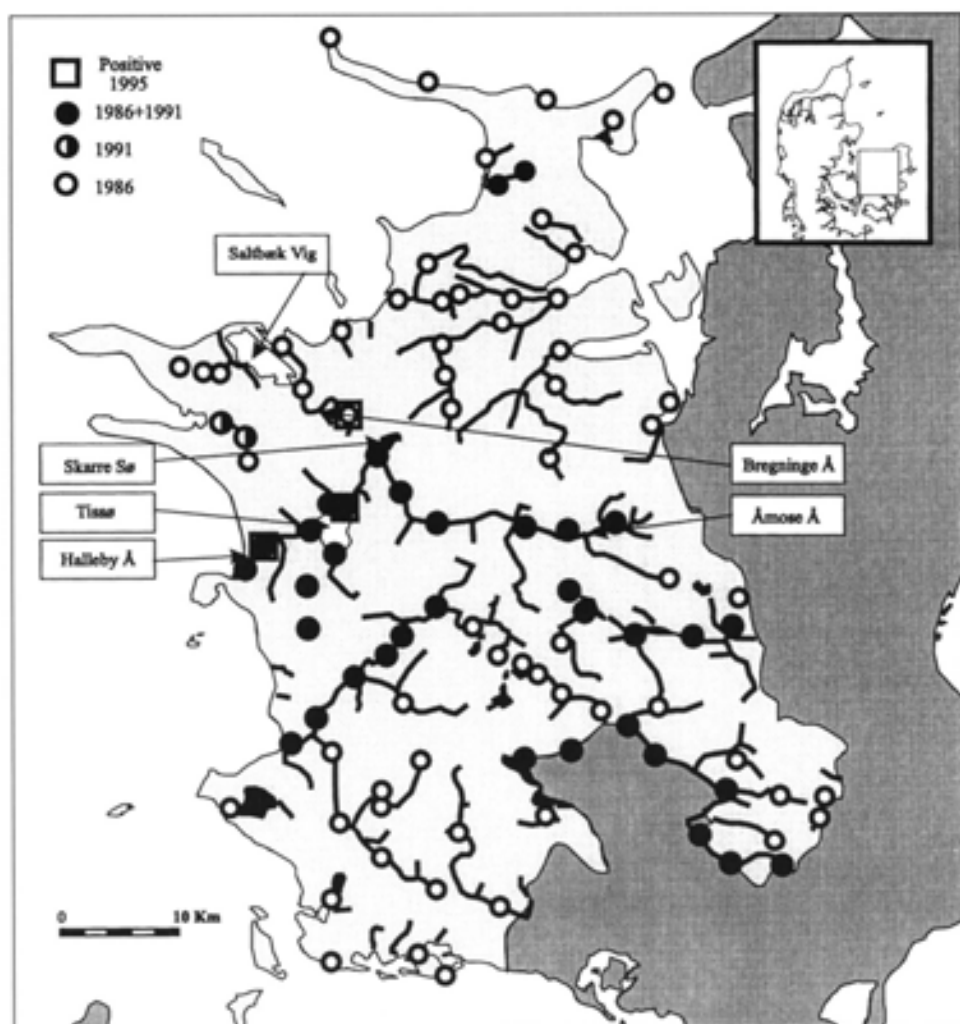


Fig. 4. Surveyed sites in the county of Vestsjælland, Denmark in 1986 (Madsen & Nielsen, 1986) and 1991 (Madsen et al., 1992) and positive sites found in 1995 (Leth & Byrnek, 1996).

4. Discussion

Our results confirm a good relationship between the national surveys carried out in 1984-86 and 1991 and the overall geographical distribution of otter carcasses. Such a comparison has not been published before on a national level. Spraint surveys of otters in the western part of Germany agree with the Danish survey results as the nearest positive sites are found 60 km south of the border (Heidemann & Riecken, 1988) and nearly 175 km from the nearest positive site in Denmark.

Furthermore, the number of otter carcasses is positively correlated with the propor-

tion of positive sites as well as with the mean number of otter signs per positive site, suggesting that sprainting intensity is a good indicator of relative population size. In Scotland, Green (1991) found correspondingly that the number of road casualties in an administrative region correlated with the proportion of positive sites in the most recent national survey. The results are in some way in contrast to Kruuk & Conroy (1987), who state that the number of spraints is not related to the number of otters. Their results are primarily based on studies on marine otters on Shetland. This discrepancy is a result of the scale of resolution and we firmly state that spraint distribution is helpful in assessing otter occurrences ('distribution') on our scale of investigation, but not on a smaller scale ('habitat utilisation'). This results is also in accordance with the paper by Kloskowski (2000) who can not recommend the use of spraint distribution to identify the relative importance of different habitats/habitat parts as food sources for otters.

Comparing the survey results and the distribution of otter carcasses on the one hand with observations reported by individual persons on the other, the geographical divergence is extreme and subsequent surveying could not confirm the observations. Otters were reported in 6 out of 13 counties, where no evidence was found in the surveys or in the form of otter carcasses. Similar results are seen between otter observations from private persons and records of otters based on surveys in Germany (Heidemann & Riecken, 1988).

Based on the data of otters killed and on the official game bag record from Denmark, Jensen (1964) found evidence of otters in the county of Vestsjælland (Åmosen, Skarresø og Saltbækvig) in 1960 and, on the basis of questionnaires, Schimmer (1981) estimated in 1980 that only a few individuals were found in Vestsjælland.

Apparently, otters survived or recolonised these areas after for more than 10 years without any evidence during two surveys and in a period with large number of dead otters from other parts of Denmark being sent in. The death date for the last dead otter received from Sjælland was October 1967 (Hans Baagøe, Zoological Museum, Copenhagen, pers. comm.). Otters escaped from captivity and reintroduction to the county of Vestsjælland are unlikely. In Denmark, only one institution in the county of Århus has a licence to keep *Lutra lutra* and nobody has permission from the National Forest and Nature Agency to reintroduce otters. The southern distribution of the otter in Sweden is limited to an area east and north of the Lakes Vänern and Vättern (Sandegren et al., 1989). Positive evidence of otters on Funen dates back to a dead otter delivered in 1979 and one spraint found on the central part of Funen in 1985 (Christian Engelstoft Nielsen, pers. comm.). On the other hand, it should be possible that otters from these areas can reach the county of Vestsjælland even though the counties are separated by at least 17 km of open sea. The Outer Hebrides and Ireland have been colonized since the Ice Age, at distances greater than 17 km in seas far rougher than those of Denmark. Kruuk et al. (1986) suggested that otters with low densities may not deposit spraints at typical sites. The results mentioned above seem to agree with this.

Spraints from otters in negative sites in the county of Vestsjælland might have been found if stretches larger than 600 m had been visited in our surveys or in other national surveys. Mason and Macdonald (1989) point out that in a survey where 1000 m of bank-side was checked, 96% of the positive sites were found within the first 600 m. This implies that an extension of the survey length will only increase the percentage of positive sites recorded by a small fraction (see also O'Sullivan (1993) and Green & Green (1980).

Isolated pockets of otters with low density can be difficult to detect. Their presence may be confirmed in subsequent surveys as reported by Macdonald & Mason (1988). However, it is not possible to select areas for a repeated survey and all negative sites must be revisited. Based on our reported observations of otters from individual persons, no areas seem to be more conspicuous to survey to detect isolated pockets of otters than others. Romanowski et al. (1996) mention that the reliability of the survey in areas with low numbers of otter signs can be improved by using spot checks at additional bridges and extended searches of river banks. However, the absence of signs at a series of sites (negative sites) does not provide evidence that otters are not present in the area.

Conroy & French (1989) state that the counting of spraints when the number are lowest during the year (in the seasonal troughs) is more likely to give the best relative index of the long-term breeding population. This can be used in areas with well-established otter populations. But to ensure that the survey also gives a good picture of the otter distribution in areas with fragmented, low density populations, as in the main part of central Europe, it is of crucial importance that counting takes place in the months when spraint intensity is highest. In Sweden and Britain, the period between October and April is mentioned (Erlinge, 1968; Mason & Macdonald, 1986). In Shetland too, most spraints were found in late winter/early spring, fewest in mid/late summer (Conroy & French, 1989). Based on 10 years survey results in four catchments in Denmark (Madsen et al., 1996) the months March-May are preferred.

Romanowski et al. (1996) mention that the following factors decrease the chance of detecting otter signs: flat and wide river banks, fluctuations of the water level and increased human activity. In this connection, we would like to mention that differences in searching method can also influence the survey results. It is difficult to find out in the published surveying reports exactly which way the individual surveyor is making the search for spraints, e.g. which banks are chosen first and in which way is it possible for the individual surveyor to optimize the positive results by preferring some stretches.

To avoid management activities like reintroductions in an area where otters are already present, it is very important to optimize that as many otter sites as possible are detected in surveys.

5. Conclusion

We conclude: (1) sprainting intensity is a good indicator of the relative population size on the scale used here, but otters may be present even when no spraints are found; (2) otter surveys must also be carried out in areas that lack evidence of otters for some years, and in areas assumed to have isolated populations surveys have to be carried out more intensively and frequently; (3) in national surveys most sites are only visited once and therefore it is of crucial importance that spraint surveys are made in the months where the sprainting activity is highest, the herbaceous vegetation is low and snow is absent.

ACKNOWLEDGEMENTS

We wish to thank C.F. Mason, S.M. Macdonald, J.W.H. Conroy, R. Green, J. Green and T. Asferg for comments and criticism on first draft of the paper and to M. Svift and T.Ø. Petersen for improving our English. Furthermore, we like to thank an anonymous referee who gave very useful comments.

REFERENCES

- ANONYMOUS, 1984. British national survey method. — IUCN Otter specialist group - European section, Bulletin, 1: 11-12.
- CONROY, J.W.H. & D.D. FRENCH, 1987. The use of spraints to monitor populations of otters (*Lutra lutra* L.). — Symposia of the Zoological Society of London., 58: 247-262.
- CONROY, J.W.H. & D.D. FRENCH, 1989. Seasonal patterns in the sprainting behaviour of otters (*Lutra lutra* L.) in Shetland: 159-166. In: C. REUTHER & R. RÔCHERT (eds.). Proceedings of the V. International Otter Colloquium. Habitat 6, Hankensbüttel.
- ERLINGE, S., 1968. Territoriality of the otter *Lutra lutra* L. — Oikos, 19: 81-98.
- GREEN, R., 1991. The impact of hunting, poaching and accidents on otter survival and measures to protect individual animals: 171-190. In: C. REUTHER & R. RÔCHERT (eds.). Proceedings of the V. International Otter Colloquium. Habitat 6, Hankensbüttel.
- GREEN, J. & R. GREEN, 1980. Otter survey of Scotland 1977-79. Vincent Wildlife Trust, London.
- HEIDEMANN, G. & U. RIECKEN, 1988. Zur Situation des Bestandes und der Lebensräume des Fischotters (*Lutra lutra* L.) in Schleswig Holstein. — Natur und Landschaft, 63 (7/8): 318-322.
- JEFFERIES, D.J., 1986. The value of otter *Lutra lutra* surveying using spraints: an analysis of its successes and problems in Britain. — Journal of the Otter Trust, 1 (9): 25-32.
- JENSEN, A., 1964. Odderen i Danmark. — Danske Vildtundersøgelser, 11: 1-48. [In Danish with English summary].
- KLOSKOWSKI, J., 2000. The distribution of otter *Lutra lutra* spraints in relation to habitat exploitation in a fishpond area, south-east Poland. — Lutra, 43: 19-28.
- KRUUK, H. & J.W.H. CONROY, 1987. Surveying otter *Lutra lutra* populations: a discussion of problems with spraints. — Biological Conservation, 41: 179-183.
- KRUUK, H., J.W.H. CONROY, U. GLIMMERVEEN & E.J. OUWERKERK, 1986. The use of spraints to survey populations of otters *Lutra lutra*. — Biological Conservation, 35: 187-194.
- LETH, P. & E. BYRNAK, 1996. Odder (*Lutra lutra* L.) genfundet på Sjælland. — Flora og Fauna, 101 (2): 41-46. [In Danish with English summary].
- MACDONALD, S.M. & C.F. MASON, 1988. Observations on an otter population in decline. — Acta Theriologica, 33: 415-434.
- MADSEN, A.B. & C.E. NIELSEN, 1986. Odderens (*Lutra lutra* L.) forekomst i Danmark 1984-1986. — Flora og Fauna, 92 (2): 60-62. [In Danish with English summary].
- MADSEN, A.B., N.C. CHRISTENSEN & L. JACOBSEN, 1992. Odderens (*Lutra lutra* L.) forekomst i Danmark 1991 og udviklingen i bestanden 1986-1991. — Flora og Fauna, 98 (3+4): 47-52. [In Danish with English summary].
- MADSEN, A.B., H.H. DIETZ, P. HENRIKSEN & B. CLAUSEN, 1999. Survey of Danish free living otters *Lutra lutra*. A consecutive collection and necropsy of dead bodies. — IUCN Otter Specialist Group Bulletin, 16 (2): 65-75.
- MADSEN A.B., B. GAARDMAND & P. MIKKELSEN, 1996. Overvågning af oddere (*Lutra lutra*) i Karup Å, Hvidbjerg Å/Thy, Ryå og Skals Å, 1985-1994: 1-42. Faglig rapport nr. 171, Danmarks Miljøundersøgelser, Rønde. [In Danish with English summary].
- MASON, C.F. & S.M. MACDONALD, 1986. Otters: ecology and conservation: i-vii, 1-236. Cambridge University Press, Cambridge.
- MASON, C.F. & S.M. MACDONALD, 1987. The use of spraints for surveying Otter *Lutra lutra* populations: an evaluation. — Biological Conservation, 41: 167-177.
- MASON, C.F. & S.M. MACDONALD, 1989. Assessment of otter (*Lutra lutra*) survey methods using spraints: 167-169. In: C. REUTHER & R. RÔCHERT (eds.). Proceedings of the V. International Otter Colloquium. Habitat 6, Hankensbüttel.
- O'SULLIVAN, W.M., 1993. Efficiency and limitations of the standard otter (*Lutra lutra*) survey technique in Ireland. — Biology and Environment. Proceedings of the Royal Irish Academy, 93B (1): 49-53.

- ROMANOWSKI, J., M. BRZEZINSKI & J.P. CYGAN, 1996. Notes on the technique of the otter field survey. — *Acta Theriologica*, 41: 199-204.
- SANDEGREN, F., M. OLSSON & T. SJÖÅSEN, 1989. Projekt Utter. — *Viltnytt*, 27: 4-12. [In Swedish].
- SCHIMMER, A. 1981. Odderen i Danmark 1950-1980: 1-108, 1-149. MSc. report, University of Copenhagen. [In Danish].

Aksel Bo Madsen & Bo Gaardmand
National Environmental Research Institute
Department of Landscape Ecology
Grenøvej 14, Kalø
DK-8410 Rønde
Denmark
e-mail: abm@dmsu.dk

SAMENVATTING

Monitoring van otters *Lutra lutra* in Denemarken aan de hand van onderzoek naar ottermest, verzamelde karkassen en meldingen van waarnemingen

Eurazische otters (*Lutra lutra*) zijn in het veld moeilijk direct waar te nemen. Goede methoden om hun verspreiding en mate van voorkomen te kunnen bepalen zijn daarom van groot belang. In dit artikel worden de uitkomsten van de IUCN-standaardmethode voor het inventarisieren van ottersporen, vooral ottermest ('spraints'), vergeleken met het aantal gevonden dode otters en met het aantal gemelde waarnemingen van otters in het veld.

Bij de landelijke inventarisaties bleek het aantal doodgevonden otters per regio zowel positief gecorreleerd te zijn met het percentage van de inventarisatieplaatsen waar ottersporen werden gevonden, als met het aantal van de sporen per positieve inventarisatieplaats. Bij de omvang van de Deense regio's lijkt de intensiteit van het 'sprainten' daarom een bruikbare indicatie voor de relatieve populatiedichtheid.

Er bleek geen positieve correlatie te zijn tussen het aantal gemelde otterwaarnemingen per regio en de uitkomst van het sporenonderzoek, noch met het aantal ingezonden doodgevonden otters. Hieruit moet geconcludeerd worden dat het aantal van de otterwaarnemingen maar van beperkte waarde is voor het soortbeleid. Daar staat tegenover dat ook niet blind kan worden gevaren op de landelijke inventarisaties van 'spraints' en doodgevonden otters. Zo werd de herkolonisatie van het eiland Vestsjælland, na een afwezigheid van de otter daar van tien jaar, min of meer bij toeval door een bioloog geconstateerd, maar bij de officiële inventarisatie gemist. Het is overigens niet geheel uit te sluiten dat de otter er steeds, zij het in zeer geringe dichtheid, aanwezig is geweest. Dit betekent dat systematische inventarisaties ook moeten worden gedaan in regio's waar al een aantal jaren geen otters meer zijn geconstateerd.

Bij de landelijke sporeninventarisaties werden de meeste plaatsen maar éénmaal bezocht. Het is daarom van groot belang dat zo'n inventarisatie gedaan wordt in de maanden waarin otters het meest actief zijn met het neerleggen van 'spraints', de kruidenvegetatie nog laag is en er geen sneeuw ligt, zodat de kans op het vinden van 'spraints' zo groot mogelijk is.

(S. Broekhuizen)

THE IMPACT OF WOLVES *CANIS LUPUS* (L., 1758) ON WILD UNGULATES AND
NOMADIC LIVESTOCK IN AND AROUND THE HUSTAIN NURUU
STEPPE RESERVE (MONGOLIA)

by

J.P.M. HOVENS, K.H. TUNGALAKTUJA, T. TODGERIL & D. BATDORJ

ABSTRACT

The impact of wolves *Canis lupus* (Linnaeus, 1758) on livestock and wildlife in and around the Hustain Nuruu Steppe Reserve was studied from 1993-1997 by interviewing all herdsmen in the research area, monitoring wild ungulates, and conducting wolf scat analyses and wolf den observations. The wolf density in the research area increased after April 1994, when hunting in the reserve was forbidden. Wolves raised their pups in the reserve and hunted livestock outside the reserve. Related to availability wolves preyed more wild ungulates than livestock, but depended on the latter. Most killed were the domestic horses, especially foals, and sheep. The population of Mongolian gazelles *Gazella gutturosa* remained stable in size but, except for 1996, the red deer *Cervus elaphus* population declined per annum due to predation by wolves. The exceptional increase of the red deer population in 1996 was caused by immigration of red deer from the Bogd Ool Reserve. The extremely low calf/hind ratio in the autumn of 1997 (22/100) apparently resulted from wolf predation of calves in combination with bad weather at calving time.

This study is an example of a predator-prey system in which the predator population remains on a high level by preying on livestock as the wild prey populations are small. The predators thereby cause one of the wild prey populations to decline. Management recommendations to mitigate the negative effects of wolf predation and to ensure the existence of wolves in Mongolia are discussed.

Key words: *Canis lupus*, *Cervus elaphus*, *Gazella gutturosa*, livestock, Mongolia, predation.

1. Introduction

The presence of wolves *Canis lupus* (Linnaeus, 1758) in a nature reserve can create several concerns. One is that presence of livestock in or near a reserve, especially in areas with few wild prey, may result in heavy predation on stock (Bibikov, 1982; Boitani, 1982, 1992; Cuesta et al., 1991). This has a negative effect, financially, for stock-breeders who live in or near a reserve.

Predation of wildlife by wolves, especially when the main prey is an endangered species, can be another concern (Jhala, 1993). Nowadays most biologists are convinced that wolves may occasionally contribute to the reduction of prey numbers (Mech & Karns, 1977; Bergerud et al., 1983; Gasaway, et al., 1983; Gasaway, et al. 1992) but, under natural circumstances, do not exterminate their prey (Mech, 1970). However, when livestock is present, they may serve as a buffer species in the predator-prey system. Predators can remain at a high population level by depending on livestock as staplefood when wild prey populations decline, which allows them to suppress numbers of wild prey (Davis, 1957; Schaller, 1967).

In the Hustain Nuruu Reserve (HNR) both reasons for concern exist: the wolf density in the reserve is high, populations of red deer *Cervus elaphus*, Mongolian gazelle *Gazella gutturosa* and the since 1994 re-introduced Przewalski horse *Equus przewalskii* are

still small, and livestock is abundant around the reserve. According to Mongolian biologists and herdsman, the number of wolves in Mongolia increased after 1990. Before 1990, a wolf hunt was organized throughout Mongolia every first weekend in February. In May 1994 the Mongolian government accepted the reserve's protection rules and wolf hunting was forbidden. It was feared that wolves might decimate or even exterminate wild ungulate populations.

The main objective of this study was to examine the impact of wolves on wild ungulate populations and the role of livestock in the Hustain Nuruu Reserve. As, up to 1-1-1999 only 10 of the 87 free-ranging Przewalski horses died from wolf attacks (all were foals), and 18 more births than deaths have occurred since 1992, only the impact of wolves on livestock and wild herbivores is discussed in this article.

2. Methods

2.1. The research area

The research area (120,000 ha) is situated 100 km southwest of Ulan Bator (Mongolia) and encompasses the HNR and its direct surrounding. It is mainly covered with steppe and mountain-steppe. The area immediately outside the reserve is used by nomads to tend to their livestock. The climate is continental, characterized by cold winters with mostly a few centimeters of snow. The research area can be divided into three areas: the HNR (1), the agricultural area in the north (2), and the Tuul valley in the south (3).



Part of Core Area of the Nuruu Steppe Reserve. Photograph: Hans Hovens.

(1) The HNR (50,000 ha) was established as a national park in 1993. It is part of a mountain chain which runs north-east south-west. Its mountains are mainly covered with steppe and some small (in total 4,168 ha) forests, which consist of birch *Betula platyphyl-la* and poplar *Populus tremula* (Photo 1). The reserve's elevation is 1340 metres and its highest mountain is 1841 metres. A good description of the vegetation in HNR is given by Wallis de Vries et al. (1996). Red deer and roe deer *Capreolus capreolus* were concentrated in the largest forest area and its surroundings, the so called Core Area (10,604 ha.). Apart from wolves, the only other large predator in the research area is the lynx *Felis lynx*, which occurred in very low densities within the reserve and was rarely seen.

(2) The agricultural area northwest of the reserve is rather flat and used for growing crops and nomadic stock-breeding. Large parts of this area consist of grain fields. Due to a lack of permanent water no wild, and few domestic ungulates inhabited this area.

(3) The Tuul valley is situated between the reserve and the Tuul river south-east of the reserve. The Tuul valley is also flat and covered with steppe grasses and some riverine forests. In none of the areas stray dogs were ever observed.

2.2. Interviews

From September 1994 until September 1997 all families in the research area were interviewed during spring and autumn. Because some families only lived in the area during a few months in winter or spring, one additional interview period has been added since 1996. Interviewed herdsmen were asked about their livestock numbers, wolf kills of livestock, and if they knew of any wolf dens or had seen wolf pups recently. Whenever possible, reported wolf kills were checked. We are convinced that herdsmen did not exaggerate the number of wolf kills, because Mongolians generally consider it their own fault when they lose many livestock to wolves. All reported wolf dens were checked for present or recent use.

2.3. Wild ungulate numbers

During transect counts the following was noted: date; transect route number; reporter; observed species; total number of animals in a group; number of females, males, juveniles, and unknown; time of observation; co-ordinates (on a grid map); site; activity; weather; remarks. All observers started out at the same time and met afterwards to eliminate double sightings.

The autumn (1 August - 1 November) number of red deer in the Core Area in 1995 and 1996 was estimated by applying the Outer Bound Method of Population Estimation (Robson and Whitlock, 1964). The Core Area was covered by five transect routes, that were checked on a weekly basis after 1995. In the autumn of 1994 no transects were counted. Therefore the average number of red deer per transect route in the Core Area from 1 August - 1 November in 1994 (57 transect counts carried out) and 1995 (53 transect counts carried out) were used to extrapolate the number of red deer in the reserve in 1994. Only 8 transect counts were carried out in autumn 1993. Red deer were never observed outside the reserve. In 1995, 1996 and 1997 the numbers of deer outside the Core Area were estimated every autumn by sampling at least 70% of the reserve outside the Core Area.

Most Mongolian gazelles were easily counted, as they were moving in one or two herds in autumn, the only ones in the Töv Province. In 1996 the number of gazelles was determined by a local herdsman who told us that he counted the herd several times.

Few roe deer inhabited the reserve. Roe deer were only seen near the forests in the 'Core Area', and their number was always estimated to be fewer than 20.

2.4. Wolf scat analyses

Wolf scats were collected in the HNR, apart from three all inside the Core Area. Only scats of adult wolves (> 1.5 cm) estimated to be less than six months old were analyzed. Hairs, claws, bones and teeth in scats were identified using the laboratory's reference collection. Hairs were identified by making microscope slides using glycerol and microscopic observation. The frequency of occurrence of prey species (percent of scats) was noted. Hairs of red deer, and Mongolian gazelles were not distinguishable from each other; neither were the hairs of cows and goats. Therefore the following four ungulate groups were identified: (1) sheep; (2) cows and goats; (3) wild ungulates (red deer and Mongolian gazelles); and (4) horses.

The frequencies of occurrence of prey species in wolf scats of captive wolves underestimates the number of small prey actually consumed. For prey of approximately the same size, frequency of occurrence in scats will represent their relative occurrence in the diet (Floyd, et al., 1978; Weaver, 1993). However, under natural circumstances factors like carcass use and attendant scavengers strongly influence the relation between the frequency of occurrence and the number of prey actually consumed (Weaver, 1993). Dead animals in or nearby the HNR were usually found and eaten within a few hours by cinereous vultures *Aegypius monachus*. Because outside the reserve wolf kills were sometimes watched over by herdsman in order to shoot the wolves if they should return, wolves rarely returned to eat from a prey a second time. Therefore small and large ungulates, after being killed by wolves, resulted in similar amounts of wolf scats.

The G-test was applied to test whether ungulates were killed by wolves at random. The observed frequencies were the number of scats with remains of each ungulate group. The expected frequencies were derived from the average numbers of ungulates from May 1995 - October 1997 in each ungulate group.

3. Results

3.1. Interview data

Table 1 gives the numbers of livestock and households in the research area. Most valleys within the reserve contained no livestock. Most households were living in the agricultural area during the winter and spring and in the Tuul valley during the summer and autumn. Table 2 gives absolute and relative numbers of wolf kills among livestock in the research area.

Table 1. Livestock and households in the research area (total = total head of livestock; househ = number of households; not = number of households not visited).

time of count	sheep	goats	cows	horses	total	househ	not
end of Aug '94	14,945	*	1,711	1,326	17,982	64	1
end of May '95	12,357	1,477	1,358	1,593	16,785	41	2
end of Aug '95	10,824	2,308	1,496	1,642	16,270	62	3
end of Apr '96	12,531	4,410	2,051	2,840	21,862	62	
begin June '96	14,311	4,573	2,542	2,711	24,137	64	
begin Sept '96	15,696	4,665	2,263	2,321	24,945	66	
Dec '96 + Mar '97	15,634	6,816	2,745	2,662	27,857	61	
end of May '97	12,364	4,969	1,860	1,587	20,780	51	1
begin Sept '97	10,410	4,804	1,762	1,747	18,723	55	1

*: goats and sheep together

Table 2. Absolute and relative numbers of wolf kills among livestock in the research area. Winter/spring concerns the period 1 September until 1 June, but in 1996 until the first week of June. Summer concerns 1 June until 1 September, but in 1996 the first week of June until 6 September.

period	sheep		goat		cow		horse		total	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
winter/spring '93/94 ^a	39	0.3	*	*	4	0.2	12	1.0	55	0.3
summer '94 ^a	1	0.0	*	*	1	0.0	0	0.0	2	0.0
winter/spring '94/95	109	0.9	3	0.2	14	1.0	125	7.8	251	1.5
summer '95	35	0.3	4	0.1	4	0.1	57	3.4	100	0.6
winter/spring '95/96 ^a	125	0.9	44	0.9	38	1.7	148	5.3	355	1.5
summer '96	46	0.3	7	0.1	6	0.2	30	1.2	89	0.3
winter/spring '96/97 ^a	88	0.7	9	0.2	26	1.2	74	3.2	197	0.8
summer '97	39	0.4	20	0.4	2	0.1	29	1.6	90	0.2

^a: During winter and spring '93/94 and summer '94, only 51 of the 63 livestock owners, owning 14,844 and 17,982 animals respectively, were asked about wolf kills.^a: Results of two interview periods. Previously only one interview period was organised concerning winter and spring.

*: goats and sheep together.

3.2. Numbers of livestock, wolves and wolf kills among livestock

In the period June 94 - May 95 the number of wolves per transect count (Table 3) and the number of wolf kills among livestock (Table 2) was increased compared to the period June 93 - May 94, suggesting a growth of the wolf population in the reserve. After 1995 the number of wolves per transect count decreased. In the winter of 1995/1996 a wolf hunt day was organized again in the Töv province and at least 13 wolves were poached in the reserve that winter.

3.3. Wolf scat analyses

A total of 301 wolf scats was collected and analyzed from May 1994 until November 1997. Table 4 gives the relative occurrence for each prey item.

Table 3. Number of wolves per transect count in the Core Area.

period	sighted wolves	transect counts	wolves per transect count
1 June '93 - 31 May '94	3	32	0.09
1 June '94 - 31 May '95	49	208	0.24
1 June '95 - 31 May '96	23	119	0.19
1 June '96 - 31 May '97	24	183	0.13

Table 4. Frequency of occurrence of prey items in 301 wolf scats and estimated periods in which scats were defecated.

	1 Nov '94 - 31 Oct '95 (97 scats)		1 Nov '95 - 31 Oct '96 (121 scats)		1 Nov '96 - 31 Oct '97 (83 scats)		total period (301 scats)	
	n	%	n	%	n	%	n	%
horse	19	16.1	64	42.7	16	15.5	99	27
sheep	26	17.8	25	16.7	4	3.9	55	15
goat/sheep	21	22.0	20	13.3	16	15.5	57	15
livestock		55.9		72.7		35.0		57
wild ungulate	15	12.7	12	8.0	39	37.9	66	18
marmot ¹⁾	31	26.3	13	8.7	20	19.4	64	17
others ²⁾	6	5.1	16	10.7	8	7.8	30	8
total	118		150		103		371	

¹⁾ *Marmota bobak*²⁾ unidentified birds, sasklik *Citellus undulatus*, wild boar *Sus scrofa*, hedgehog *Erinaceus dauricus*, mountain hare *Lepus timidus*, unidentified rodents, badger *Meles meles*.

3.4. Wolf dens

Nearly all wolf dens in the research area were in the reserve: one den (with pups) was found north of the reserve in 1993. Several dens in the reserve contained pups in 1992, 1993 and 1994. Three litters were found in the reserve in 1995, 1996 and 1997, two of which were always in the reserve's Core Area. The two dens in the Core Area in 1996 were observed for several days. The distance between these dens was about 200 metres and pups of both litters played with each other (Photo 2). Because the dens were abandoned at different dates and the estimated ages of the litters were 2 and 3 months, there was no doubt that the (nine) pups belonged to two different litters. Based on these data we estimate that two or three wolf packs inhabited the reserve during the study period.

3.5. Wild ungulates

The numbers of red deer in the HNR and its Core area are given in Table 5. The sudden increase of the red deer population after the autumn of 1995 was due to immigra-



Seven of the nine wolf pups belonging to two litters, born in 1996 in two different dens inside the Core Area. Photograph: Hans Hovens.

tion of red deer to the HNR. An ear-tag experiment in the Bogd Ool Reserve (BOR; a 40,000 ha. reserve situated 100 kilometres east of the HNR) by Dr. D. Enkhtuvshin indicated that red deer emigrated from the BOR to the HNR and further west (BUGA company, unpubl. data). The estimated population size of red deer in the BOR decreased from 2,170 red deer in March 1994 to 1,950 red deer in spring 1996. The BOR was found to be overgrazed by red deer and livestock, resulting in very low calf/hind ratios (7, 9, 8, 20 and 16 calves per 100 hinds in March 92, 93, 94, October 95 and spring 96 respectively; Dr. D. Enkhtuvshin, BUGA company, unpubl. data). Conditions for immigration of red deer in the HNR had probably improved since many local people with their livestock left the reserve and hunting was no longer permitted as a result of the acceptance of the HNR protection rules by the Mongolian government. Table 6 shows the number of calves per 100 hinds from 1 August until 1 November.

Mongolian gazelles occurred only in the Tuul valley, where they were abundant 45 years ago. Table 7 gives the size of the population since 1994.

4. Discussion

During the study the population of Mongolian Gazelles remained stable. Except for 1996, the reserve's red deer population declined yearly since 1994. This was not caused by starvation, since food was abundant (after May 1994 most people with their livestock left the reserve) and no high snow conditions occurred.

Table 5. Red deer numbers in the Core Area and in the total reserve.

period ^{a)}	Core Area	total reserve
autumn 1993	ca. 153 (a)	ca. 263 (a)
autumn 1994	153	263
autumn 1995	115 (b)	198
spring 1996	221 (d)	> 221
autumn 1996	301 (c)	421
autumn 1997	193 (e)	303

^{a)}: autumn period is from 1 August - 31 September; spring period is from 1 March - 30 April.

a: the total of the average numbers of red deer per transect route in autumn 1993 was similar to that in autumn 1994.

b: up. conf. lim. ($p = 0.05$) for the estimated population = 133.

c: up. conf. lim. ($p = 0.05$) for the estimated population = 1327.

d: up. conf. lim. ($p = 0.05$) for the estimated population = 607.

e: up. conf. lim. ($p = 0.05$) for the estimated population = 373.

Table 6. Numbers of calves per 100 hinds in the HNR in the period 1 August - 31 October.

year	calves	total ^{a)} sighted
1993	33	379
1994	33	380
1995	35	747
1996	27	997
1997	22	671

^{a)}: only animals of herds of which all members were identified included.

Table 7. Numbers of Mongolian gazelles in the Tuul valley in September-October.

year	males	females	juveniles	total
1994	15	35	25	75
1995	≥ 10	≥ 47	≥ 15	76
1996	≥ 11	≥ 11	≥ 10	70
1997	≥ 8	≥ 51	≥ 12	76

Both the numbers of wolves sighted per transect count (Table 3) and the percentages of livestock killed by wolves (Table 2) suggest that wolf numbers increased after summer 1994. Compared to other studies the number of wild ungulates per wolf pack (2 to 3) in our study was small (Table 8).

Since wolves usually kill mostly calves (Okarma, 1991) and very old red deer (Kunkel, 1997), a high predation pressure will result in low calf/hind ratios. The calf/hind ratio in the HNR (35-22 calves per 100 hinds) was low.

In a North American ecosystem with a declining red deer population where wolves and cougars *Puma concolor* were the most significant source for mortality of red deer, the overall yearly survival rate of hinds was 0.83 (range 0.77 - 0.89) (Kunkel, 1997). The number of hinds in this population can only remain at the same level when there is an

Table 8. Numbers of wild ungulates per wolf or wolf pack in several studies.

study area	ungulate species	ungulates per wolf	ungulates per pack	authors	remarks
interior Alaska	moose ¹⁾ caribou ²⁾	140-158		Gasaway et al., 1983	stable ungulate populations
interior Alaska	moose caribou	20-83		Gasaway et al., 1983	declining ungulate populations
Manitoba	moose caribou	134-147	536-960	Carbyn, 1983	
Isle Royal (average 1969-1984)	moose	29		Peterson, 1977	in most years declining moose population
eastern Poland	moose, red deer, roe deer, wild boar	485-637		Głowaciński & Profus, 1997	
Kenai Peninsula (Alaska)	moose	72-40	543-1267	Peterson et al., 1984	
Pukaskwa Nat. Park	moose caribou	25		Bergerud et al., 1983	declining moose population
HNR Mongolia	red deer Mong. gazelles		91-246	present study	

¹⁾ *Alces alces*²⁾ *Rangifer tarandus*

annual recruitment of 17 yearling hinds per 83 hinds, which agrees with 20.5 yearling hinds per 100 hinds. In case of an equal mortality rate among male and female calves this agrees with a calf/hind ratio of 41/100 at the end of the spring. This ratio suggests that calf survival in the HNR was too low for a stable red deer population.

The lowest autumn calf/hind ratio in red deer (22/100) occurred in 1997, indicating poor summer and autumn calf survival. Meteorological data from the HNR weather station from 1994 - 1997 revealed that the weather conditions at calving time were exceptionally bad in 1997. From 15 May till 15 June, the temperature at 8.00 am. was below 5.6 °C 19 times, compared to 6, 10 and 8 times in 1994, 1995 and 1996 respectively. However, the fact that the occurrence of wild ungulate remains in wolf scats drastically increased after October 1996, and that 9 out of 21 remains of wild ungulates (encountered in wolf scats produced between 1 May 1997 and 29 October 1997) were of animals younger than 6 months, suggests that predation by wolves was an important cause for the high calf mortality in 1997 as well.

Wolf predation among ungulates was not random (G-test: $G = 441.3$, $d.f. = 3$, $p < 0.001$,

$n = 301$. Especially wild ungulates (*expected frequency* = 5, *observed frequency* = 66), but also horses (*expected frequency* = 27, *observed frequency* = 99) were predated more often than expected. The latter is likely an effect of husbandry practices. Mongolian horses are sometimes not seen by their owner for weeks, whereas sheep and goats are herded during the daytime. Moreover cows, goats and sheep spend the night near their owner's ger (Mongolian tent). Wolves selected wild ungulates over livestock, but remained at a high density by preying on the latter.

As most wolf scats found within the reserve's Core Area contained livestock remains (Table 4), but few domestic animals were killed within the reserve, this indicates that wolves which denned in the reserve primarily depended on livestock they killed outside the reserve.

This study is an example of a predator-prey system in which predator populations remain high by preying on livestock when wild prey populations are low. The predators thereby cause some wild prey populations to decline. Schaller (1967) described a similar situation for tigers *Panthera tigris*, livestock and wild ungulates in the Kanha reserve in India. Kunkel (1997) described a predator - prey system in Montana, where wolves and cougars caused red deer populations to decline, even though they depended on white-tailed deer *Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780).

5. Management recommendations

Wolf management should be planned on a national level. Before 1990, wolfhunts were organized every first weekend of February. According to Mongolian biologists and herdsman, the wolf density throughout Mongolia increased after 1990. As nowadays wolves are killing considerable amounts of livestock throughout the entire country, wolves are not popular in Mongolia.

Reintroduction of the yearly organized national wolfhunt would decrease the losses of livestock. This has to be combined with protection of wolves in large reserves, since at this moment the HNR is the only Mongolian reserve where wolves are protected. To prevent isolation of subpopulations and to ensure the long-term existence of wolves in Mongolia the effect of wolf hunts has to be monitored carefully. To improve the attitude of local people towards wolves, education on wolf ecology is necessary.

Managers who consider the reintroduction of wolves in relatively small sized reserves that border on livestock areas have to consider that wolves can cause the decline of local wild ungulate populations.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Msc. I. Bouman, J. Hamilton, Dr. P.J.H. van Bree, Msc. G. Hovens, Dr. J. van Haaften and Msc. E. Bangs for making comments on our article. Rangers Myagmar, D., Oinbajer, Sh., Dorsjpurev, U., Chulunbaatar, D. and Sanjimettav, Ts. and biologists Munkhtsog, B. and Aybeck, U. we thank for helping us with transect counts. We thank Dr. Galaraghtscha, Dr. Bandi, N., Dr. Tserendeleg and Bsc. J. K. Vegter for their cooperation. We thank Dr. Enkhutsjien of the BUGA company for giving us red deer data from the Bogd Ool Reserve. We thank Steve Fritts for sending us useful literature. Finally we thank all staff members for their cooperation and all local people for giving us lots of milk tea, 'ayrak' and information!

REFERENCES

- BERGERUD, A.T., W. WYETT & B. SNIDER, 1983. The role of wolf predation in limiting a moose population. — *Journal of Wildlife Management*, 47: 977-988.
- BIBIKOV, D.I., 1982. Wolf ecology and management in the USSR: 120-133. In: F.H. HARRINGTON & P.C. PAQUET (eds.). *Wolves of the world, perspectives of behavior, ecology, and conservation*. Noyes Publications, New Jersey.
- BOITANI, L., 1982. Wolf management in intensive land use areas in Italy: 158-172. In: F.H. HARRINGTON & P.C. PAQUET (eds.). *Wolves of the world, perspectives of behavior, ecology, and conservation*. Noyes Publications, New Jersey.
- BOITANI, L., 1992. Wolf research and conservation in Italy. — *Biological Conservation*, 61: 125-132.
- CARBYN, L.N., 1983. Wolf predation on elk in Riding Mountain National Park, Manitoba. — *Journal of Wildlife Management*, 47 (4): 963-976.
- CUESTA, L., F. BARCENA, F. PALACIOS & S. REIG, 1991. The trophic ecology of the Iberian wolf (*Canis lupus signatus* Cabrera, 1907). A new analyses of stomach's data. — *Mammalia* 55: 239-254.
- DAVIS, D., 1957. The use of food as a buffer in a predator-prey system. — *Journal of Mammalogy*, 38: 466-472.
- FLOYD, T.J., L.D. MECH & P.A. JORDAN, 1978. Relating wolf scat content to prey consumed. — *Journal of Wildlife Management*, 42: 528-532.
- GASAWAY, W.C., R.D. BOERTJE, D.V. GRANGAARD, D.G. KELLEYHOUSE, R.O. STEPHENSON & D.G. LARSEN, 1992. The role of predation in limiting moose at low densities in Alaska and Yukon and implications for conservation. — *Wildlife Monographs*, 120: 5-59.
- GASAWAY, W.C., R.O. STEPHENSON, J.L. DAVID, P.E.K. SHEPHERD & O.E. BURRIS, 1983. Interrelationships of wolves, prey, and man in interior Alaska. — *Wildlife Monographs*, 84: 1-50.
- GLOWACINSKI, Z. & P. PROFUS, 1997. Potential impact of wolves *Canis lupus* on prey populations in eastern Poland. — *Biological Conservation*, 80: 99-106.
- JHALA, Y.V., 1993. Predation on Blackbuck by Wolves in Velavadar National Park, Gujarat, India. — *Conservation Biology*, 7: 874-881.
- KUNKEL, K.E., 1997. Predation by wolves and other large carnivores in northwestern Montana and Southeastern British Columbia: 1-272. Ph.D thesis University of Montana, Montana.
- MECH, L.D., 1970. The wolf: the ecology and behavior of an endangered species: 1-389. Natural History Press/Doubleday, Garden City, New York.
- MECH, L.D. & P.D. KARNIS, 1977. Role of the wolf in a deer decline in the superior National Forest, United States Forestry Service Research Report NC-148: 1-23. North Central Forest Experiment Station, St. Paul.
- OKARMA, H., 1991. Marrow fat content, sex and age of red deer killed by wolves in winter in the Carpathian Mountains. — *Holarctic Ecology*, 14: 169-172.
- PETERSON, R.O., J.D. WOOLINGTON & T.N. BAILY, 1984. Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska. — *Wildlife Monographs*, 88: 1-52.
- PETERSON, R.O., 1977. Wolf ecology and prey relationships on Isle Royale. — *U.S. National Park Service Scientific Monographs*, 11: 1-210.
- ROBSON, D.S. & J.H. WHITLOCK, 1964. Estimation of a truncation point. — *Biometrika*, 51: 33-39.
- SCHALLER, G.B., 1967. The deer and the tiger. A study of wildlife in India: 1-370. The University of Chicago Press, Chicago.
- WALLIS DE VRIES, M.F., N. MANIBAZAR & S. DÜGERLIHAM, 1996. The vegetation of the forest-steppe region of Hustain Nuruu, Mongolia. — *Vegetatio*, 122: 111-127.
- WEAVER, J.L., 1993. Refining the equation for interpreting prey occurrence in gray wolf scats. — *Journal of Wildlife Management*, 57: 534-538.

SAMENVATTING

De invloed van wolven op wilde hoefdieren en vee in en rond het Hustain Nuruu Steppe Reservaat (Mongolië)

Van 1993 tot en met 1997 werd de invloed van wolven op vee (schapen, geiten, koeien en paarden), edelherten en Mongoolse gazelles in en rond het Hustain Nuruu Steppe Reservaat bepaald. Het onderzoeksgebied had een oppervlakte van 120.000 ha, waarvan het reservaat zo'n 50.000 ha uitmaakte. De hoeveelheid vee en het aantal door wolven gedode stuks vee werden bepaald door middel van interviews met alle huishoudens in het onder-

zoeksgebied. Populaties edelherten en Mongoolse gazelles werden regelmatig geteld. Daarnaast werden wolvenspraints verzameld en geanalyseerd. Het wolvendieet werd vervolgens vastgesteld door te bepalen in hoeveel procent van de onderzochte spraints elke voedselsoort voorkwam.

Wolvenholen werden beoordeeld op aanwezigheid van pups. Vermoedelijk nam door de instelling van een jachtverbod de wolvendichtheid na april 1994 toe. Wolven brachten hun jongen groot in het reservaat, maar predeerden veel vee buiten het reservaat. Het wolvendieet bestond hoofdzakelijk uit vee en wilde evenhoevigen (edelhert en Mongoolse gazelle). Het voorkomen van deze prooi-soorten in de verzamelde keutels was respectievelijk 55,9% en 12,7% van 1 november 1994 tot 1 november 1995; 72,7% en 8,0% van 1 november 1995 tot 1 november 1996 en 35,0% en 37,9% van 1 november 1996 tot 1 november 1997. De wolven doodden onder het vee vooral huispaarden (met name veulens) en schapen. Gerelateerd aan het aanwezige aantal individuen per prooi-soort aten wolven significant meer edelherten, Mongoolse gazelles en huispaarden. Een verklaring voor de voorkeur voor huispaarden is dat deze dag en nacht onbewaakt vrij rondlopen. Het overige vee wordt 's nachts in een kraal opgesloten en bovendien worden schapen en geiten overdag gehoeid. De populatie Mongoolse gazelles bleef gedurende de studie min of meer constant (70-76 individuen), maar het aantal edelherten nam, behalve van 1995 naar 1996, jaarlijks af. In 1996 nam het aantal edelherten toe door immigratie vanuit het nabij gelegen Bogd Ool Reservaat. De lage aantallen kalveren per 100 hinds in het najaar van 1993 (33), 1994 (33), 1995 (35) en 1996 (27) vallen enkel te verklaren door predatie van kalveren door wolven. Het uitzonderlijk lage aantal van 22 kalveren per 100 hinds in het najaar van 1997 valt te wijten aan predatie van kalveren door wolven in combinatie met slechte weersomstandigheden in de geboorteperiode (half mei - eind juni).

Dankzij de aanwezigheid van grote aantallen vee rondom het reservaat konden de wolven in het reservaat hun hoge dichtheid handhaven. Doordat er per wolf slechts weinig edelherten en Mongoolse gazelles beschikbaar waren en wolven een voorkeur hadden voor beide prooi-soorten, werd groei van de populatie Mongoolse gazelles vermindert en nam de populatie edelherten af. Deze studie is een voorbeeld van een predator-prooi relatie waarin de predatorpopulatie groot blijft door vee te prederen op het moment dat wilde prooidierpopulaties klein zijn. Hierdoor veroorzaken de predatoren een afname van één van de wilde prooidierpopulaties.

Herintroductie van de jaarlijks in het hele land gehouden wolvenjacht zou de verliezen aan vee in Mongolië terugdringen, maar dient gepaard te gaan met bescherming van wolven in grote reservaten. Om isolatie van subpopulaties te voorkomen en om het bestaan van wolven op de lange termijn te garanderen dient het effect van wolvenjacht zorgvuldig te worden gevolgd. Om de attitude van de lokale bevolking ten opzichte van wolven te verbeteren is educatie over de levenswijze en ecologie van de wolf noodzakelijk. Beheerders die herintroductie van de wolf overwegen dienen zich er van bewust te zijn dat wolven in een relatief klein reservaat dat wordt omringd door vee, een afname van het aantal wilde hoefdieren kunnen veroorzaken.

J.P.M. Hovens

Foundation Reserves Przewalski Horse

Da Costastraat 27

NL-3027 JC Rotterdam

The Netherlands

present address:

Molenstraat 6

NL-6671 ZX Zetten

The Netherlands

K.H. Tungalktuja, T. Todgeril & D. Batdorj

Mongolian Association for Conservation of Nature and Environment

Central Post Office

PO Box 1160

Ulan Bator

Mongolia

SVEN DIJKGRAAF (1908-1995) UND SEINE EXPERIMENTE MIT FLEDERMÄUSEN

von

A. Hinkel

1. Einleitung

Vor etwa 50 Jahren widmete Herr Prof. Dr. Sven Dijkgraaf zwei fledermauskundliche Beiträge dem 150sten Todestag des italienischen Priesters und Physiologen Lazzaro Spallanzani (1729-1799) – einem der bedeutendsten Pioniere der experimentellen Biologie (Dijkgraaf, 1949a, 1949b).

Einen Teil von Briefen und Versuchsprotokollen aus Spallanzanis Nachlass hatte dessen Freund Jean Senebier (1742-1809), Bibliothekar und Naturforscher in Genf (CH), in die Hände bekommen und veröffentlicht (Senebier, 1807) [Die mit einem * versehenen Titel bzw. Jahreszahlen sind aus der Sekundärliteratur übernommen; d.A. – der Autor].

Dijkgraaf überprüfte die überlieferten Versuchsprotokolle Spallanzanis und führte eigene Experimente durch, welche ihm das Rätsel der Echolokalisierung größtenteils entschlüsselten (Dijkgraaf, 1943). Sein abgeschlossenes Buchmanuskript zu diesem Thema, welches er 1943 beim Springer Verlag (Berlin oder Heidelberg?) einreichte, sei den Bomben des zweiten Weltkrieges zum Opfer gefallen, teilte man ihm später mit. "Ein ausführliches Manuskript über unsere Versuchsergebnisse ging infolge der Kriegsergebnisse verloren, als es sich beim Verlag im Druck befand. Es erschien nur eine vorläufige Mitteilung in holländischer Sprache" (Dijkgraaf, 1946, p. 442).

In Folge der Kriegsumstände erfuhr Dijkgraaf erst nach dem Zweiten Weltkrieg, dass amerikanische Forscher zu einer ganz ähnlichen Auffassung über das Wesen des Orientierungsvermögens der Fledermäuse gelangt waren. Seine Beiträge erlangten daher wenig Bekanntheit, obwohl er noch mehrere Male über das Phänomen der Echolokalisierung publizierte (Görner et al., 1996). Da in den meisten Quellen einfach nur der Name Dijkgraaf dahingestellt ist (z.B. Schober, 1983, p. 139; Richarz & Limbrunner, 1992, p.27), wird mit diesem Artikel hier versucht, ihn und seine Verhaltensforschungen an Fledermäusen der Vergessenheit zu entreissen.

2. Dijkgraafs Leben

Sven Dijkgraaf wurde am 17.IV.1908 in Den Haag (NL) geboren, wo er auch zur Schule ging. Von 1927 bis 1931 studierte er Biologie an der Fakultät für Naturwissenschaften in Wien (A), danach von 1932 bis 1933 in München (D). Einer seiner Lehrer in München war der Physiologe Karl von Frisch (1886-1982), welcher sich zunächst mit dem Geschmacks-/Geruchs- und Tastsinn von Fischen, später mit dem Orientierungssinn der Bienen befasste. "Bienen-Frisch" war ein Cousin der Mutter von Dijkgraaf, deshalb verband sie zeitlebens eine verwandtschaftliche Freundschaft. In München wurde Dijkgraaf im Jahre 1933 zum Doktor der Philosophie promoviert; seine Dissertation behandelte die Funktion der Seitenorgane an Fischen (Dijkgraaf, 1934').

1935 wurde er Assistent am Zoologischen Laboratorium der Universität Groningen und 1936 Hauptassistent, 1938 Privatdozent und 1946 Lektor für vergleichende Physiologie daselbst.

Am 25. Oktober 1948 wurde Dijkgraaf zum Universitätsprofessor für vergleichende Physiologie an der Universität Utrecht berufen, wo er ein Versuchslaboratorium leitete und bis zu seiner Pensionierung im Jahre 1974 vergleichende Physiologie lehrte. Von 1966 bis 1968 war er Dekan der Fakultät für Wissenschaften und Naturkunde zu Utrecht. Er hielt viele Vorträge und organisierte internationale Kongresse. Sein besonderes Interesse galt der Erforschung der Orientierung von Crustaceen und Mollusken, sowie der Elektrorezeption von Fischen. Dijkgraaf starb am 05.XII.1995, im hohen Alter von 87 Jahren, bei einem Aufenthalt in Wien und wurde in Utrecht beigesetzt.

Da seine Forschungen von Anfang an auf die Entschlüsselung sinnesphysiologischer Erscheinungen des Tierreichs gerichtet waren, ist es nicht verwunderlich, dass er sich schon bald intensiv mit der Sinneswelt der Fledermäuse befasste.



Prof. Dr. Sven Dijkgraaf, im Alter von etwa 50 Jahren.
Foto: Abste-de-Germann, Universitätsmuseum Utrecht.

3. Dijkgraafs Versuche mit Fledermäusen

In Groningen führte er verschiedene Versuche durch, um das Rätsel des Ortungsvermögens der Fledermäuse zu entschlüsseln. Im September 1946 hielt er sich für 10 Tage in der Biblioteca Municipale in Reggio nell' Emilia (Norditalien) auf, um die Versuchsprotokolle von Spallanzani selbst zu überprüfen und konnte im Mai 1947 in Reggio noch einige ergänzende Studien vornehmen.

Spallanzanis Versuche und Erkenntnisse waren in jener Zeit schnell vergessen worden, weil der bedeutendste Zoologe seiner Zeit, der französische Anatomie-Professor George Cuvier (1769-1832) in Paris der Überzeugung war, dass die Fledermäuse sich mittels eines sehr feinen Tastsinns der Flughäute orientieren würden (Cuvier, 1795'). Selbst noch Eisentraut (1937) schloss sich der Hypothese von Cuvier an.

Im Folgenden sind einige Auszüge aus seiner Publikation "Die Sinneswelt der Fledermäuse" (Dijkgraaf, 1946) angeführt.

Seiten 439-440: "Als wir uns vor einigen Jahren dem Problem zuwandten, galt es zunächst, die allgemein verbreitete und anerkannte Hypothese Cuviers auf ihre Richtigkeit zu überprüfen. Ein echter Ferntastsinn war bisher nur von Fischen und wasser-

bewohnenden Amphibien bekannt, wo er seinen Sitz in den Seitenlinien hat, einem besonderen Hautsinnesorgan (Dijkgraaf, 1934). Bei Fledermäusen sollten nach Cuvier die entsprechenden Sinnesorgane vor allem in den Flughäuten liegen. Deshalb wurden bei einigen Wimperfledermäusen (*Myotis emarginatus*) in Äthernarkose die Armnerven durchtrennt und somit die Flügel vollkommen unempfindlich gemacht. Es ergab sich, daß die in dieser Weise operierten Tiere Hindernissen ebensogut auszuweichen wußten als zuvor.

Aus anderen Versuchen, über die wir sogleich berichten werden, ging weiterhin hervor, daß ein Ferntastsinn bei der Orientierung der Fledermäuse entgegen der üblichen Ansicht überhaupt keine Rolle spielt und wohl auch gar nicht existiert. ... Daß die Tiere den Luftzug durch Türritzen und dergleichen bemerken, ist richtig, beweist aber keineswegs das Vorhandensein eines Ferntastsinnes, wie er zur Wahrnehmung heran nahender Gegenstände erforderlich wäre. Im Gegensatz zu den geschilderten Ausschaltversuchen hatte jede Beeinträchtigung des Gehörsinnes eine deutliche Störung im Verhalten der Tiere zufolge. Es wurden zu diesem Zweck bei einigen Wimper- und Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*) die Gehöröffnungen leicht (Wattebausch) oder solid (Kittmasse) verschlossen. Bei leichtem Verschuß flogen die Tiere ängstlich und stießen häufig mit den Flügeln (nicht mit der Schnauze) an dünnere Hindernisse, ... Bei solidem Verschuß, d. h. praktisch völliger Taubheit, war die Flugscheu so stark ausgeprägt, daß man die Tiere in die Luft werfen mußte, um sie zum Fliegen zu veranlassen. ... Bei einseitiger Taubheit flog eine Wimperfledermaus häufig in Kreisen nach der intakten Seite. So behandelte Tiere zeigten ein deutlich verringertes Wahrnehmungsvermögen für Hindernisse. ... In einem anderen Versuch wurden die Spitzen der Ohrmuscheln zuerst über dem Kopf, dann unter dem Kopf aneinandergeheftet. Im ersten Fall blieben die Gehöröffnungen frei, im zweiten waren sie von den heruntergeklappten Ohrmuscheln verdeckt, und auch nur dann traten die beschriebenen Verhaltensstörungen in Erscheinung.

Aus diesen Versuchen ging also klar hervor, daß die Hinderniswahrnehmung eine Funktion des Gehörsinnes darstellt – ganz in Übereinstimmung mit den älteren Befunden von Jurine, Spallanzani und Hahn. Eine etwaige Mitbeteiligung des hypothetischen Ferntastsinnes hätte sich im Verhalten der tauben Fledermäuse zeigen müssen, deren Tastorgane ja ganz intakt gelassen waren. Sie stießen aber blindlings überall an, woraus sich die Bedeutungslosigkeit des Tastsinnes bei diesen Reaktionen erneut und in anschaulicher Weise ergab. Es sei noch hinzugefügt, daß die geschilderten Ausschaltversuche in genau gleicher Weise verliefen, wenn die Fledermäuse zuvor geblendet waren (Entfernung der Augen in Äthernarkose). Da die an sich 'stummen' Hindernisse von den Fledermäusen offenbar gehört und wie eine Schallquelle lokalisiert wurden, mußte die Wahrnehmung logischerweise auf reflektiertem Schall beruhen. Als primäre Schallquelle kam in unseren nächtlich stillen Versuchsräumen nur die Fledermaus selbst in Frage. Es lag nahe zunächst an irgendwelche Fluggeräusche zu denken. Genaue Beobachtung der Fledermäuse führte aber auf eine andere Spur."

Dank seines sehr sensiblen Gehörs konnte Dijkgraaf wahrnehmen, dass die Fledermäuse Ticklaute bzw. Ratterlaute von sich gaben, bevor sie abflogen, oder wenn sie sich einem Hindernis näherten. Seiten 440-441: "Gleich zu Beginn der Versuche war uns an den Wimperfledermäusen aufgefallen, daß die Tiere häufig (z. B. jedesmal kurz vor dem Abflug) eigenartige Orientierungsbewegungen mit dem Köpfchen ausführten, in-



Wasserfledermaus *Myotis daubentonii* während der Jagd. Foto: Kamiel Spoelstra.

dem sie es mit halb geöffnetem Maul und aufmerksam gespitzten Ohren rasch emporhoben und ein wenig hin- und herbewegten. Gleichzeitig war eine merkwürdige Lautäußerung zu hören, welche ähnlich klang wie das feine Rattern beim Aufziehen einer Damenarmbanduhr. Der Ratterlaut setzte sich aus einer Serie gleichartiger, rhythmisch wiederholter Ticklaute zusammen. Die Zahl der Ticklaute pro Zeiteinheit wechselte je nach den Umständen, und ähnliches galt für ihre Intensität. Wir kommen darauf weiter unten zurück. Aus zahlreichen Versuchen und Beobachtungen ergab sich, daß der Ratterlaut auf das engste mit der Hinderniswahrnehmung verbunden ist. Wir wollen die wichtigsten Punkte kurz erwähnen.

(1) Die Beobachtung herumfliegender Fledermäuse lehrte, daß die Tiere im Fluge das Maul stets halb geöffnet halten und andauernd rattern. ...

(2) Wir konnten feststellen, daß Fledermäuse nicht nur im Fluge, sondern auch wenn sie sich am Boden aufhalten, zur Fernwahrnehmung von Gegenständen instande sind. ... Stets aber tritt die Wahrnehmung der Gegenstände nur dann und nur so lange auf, als das Tier rattert; ...

(3) Der Ratterlaut wird aus dem Maule als gerichtetes Schallbündel nach vorne ausgesendet, wie sich in verschiedener Weise feststellen läßt. ...

(4) Jedesmal, wenn die Fledermaus sich im Fluge einem Hindernis dicht nähert, wird der Rhythmus des Ratterns mehr oder weniger beschleunigt, d. h. die Zahl der Tick-

laute pro Sekunde nimmt vorübergehend zu. Eine ähnliche Beschleunigung des Ratterrhythmus zeigt auch die nichtfliegende Fledermaus, wenn sie einen Gegenstand genauer erkunden will. ...

(5) Wenn man die Aussendung des Ratterlautes durch das Anbringen einer Kappe um die Schnauze des Tieres behindert, treten ganz die gleichen Verhaltensstörungen in Erscheinung, wie nach der teilweisen Ausschaltung des Gehörsinnes. ...

Außer den genannten Tatsachen ließen sich noch weitere anführen, welche im gleichen Sinne sprechen, so z. B. der eingangs erwähnte Umstand, daß die Aussendung des Ratterlautes mit typischen Orientierungsbewegungen des Kopfes einhergeht. Die Fledermaus tastet ihre Umgebung gleichsam mit dem Ratterschallbündel ab, d. h. sie macht die Gegenstände durch 'Beschreien' hörbar, so wie sie der Mensch im Dunkeln durch Beleuchten mit einem Scheinwerfer sichtbar macht."

Seite 443: "Das bringt uns zur Frage nach der Entstehung der hörbaren Ticklaute bzw. des Ratterlautes. Auch dieser Schall kommt bei den meisten Fledermausarten unserer Meinung nach aus dem halb geöffneten Maul. Häufig kann man die Kiefer im Ratterrhythmus zittern sehen; bei der Produktion einzelner Ticklaute wird das Maul für jeden Ticklaut ein wenig geöffnet. Nur bei wenigen Arten, wie den Hufeisennasen (*Rhinolophus ferrum-equinum* und *R. hipposideros*) und vielleicht auch bei *Plecotus auritus*, welche das Maul beim Rattern kaum oder gar nicht öffnen, mag der Orientierungsschall vorwiegend durch die Nasenöffnungen ausgesendet werden. Dies bildet aber sicher nicht die Regel, wie Hartridge (1945, 1946) meint."

Seite 444: "Ebenfalls laut gerattert wurde bei jeder Störung der normalen Hinderniswahrnehmung, z. B. nach Verschuß des Maules durch die Kappe oder nach dem Verstopfen der Ohren, aber auch wenn die Fledermaus mit einem Mehlwurm im Maule herumflog. Die Hinderniswahrnehmung war im letzteren Fall sichtlich erschwert, besonders solange das Tier im Fluge mit dem Zerkleinern der Beute beschäftigt war; doch wurde auch dann noch gleichzeitig gerattert, wie sich trotz der laut knisternden Kau Geräusche feststellen ließ." – Diese letztgenannte Beobachtung konnte auch d.A. bei seinen Gefangenschaftshaltungen von Zweifarbfledermäusen (*Vespertilio discolor*) feststellen, ohne damals die Veröffentlichungen Dijkgraafs zu kennen (Hinkel, 1990, 1991).

4. Des Rätsels Lösung

Im August - September 1793 hatte Spallanzani in Pavia (I) Experimente zum Ortungsvermögen der Fledermäuse durchgeführt und glaubte einen sechsten, bisher unbekannten Sinn entdeckt zu haben. In Briefen an Louis Jurine (1751-1819) in Genf (CH), Antonio Maria Vassalli (1761-1825) in Turin (I) und Pietro Rossi (1738-1803) in Pisa (I) teilte er seine dadurch gewonnenen Erkenntnisse und Vermutungen mit. Jurine wiederholte Spallanzanis Versuche und kam zu der Überzeugung, dass die Fledermäuse zur Beuteortung und Hindernismeidung ihr Gehör benötigten. Diese Feststellung teilte er Spallanzani mit und jener wiederholte im Jahre 1794 seine Experimente. Danach schloss er sich Jurines Meinung an und legte seine Betonung auf die Bedeutung der unterschiedlichen Größen der Fledermausohren (Spallanzani, 1794). Allerdings lässt sich seinen Ausführungen nicht klar entnehmen, was er mit Schall (suono) meinte.

Der britische Ingenieur Hiram Stevens Maxim (1840-1916), welcher nach dem tragischen Untergang der 'Titanic' (1912) ein Schallwarnsystem erfand, "vermutete, daß auf ähnliche Art auch Fledermäuse Hindernissen im Dunkeln ausweichen könnten, lag aber mit seiner Annahme schwer daneben, daß die Tiere dazu niederfrequente Laute durch Flügelbewegungen erzeugten. 1920 stieß der englische Neurophysiologe Hartridge auf die alten Arbeiten Spallanzanis und Jurines und folgerte, daß die Schallsignale eher hoch- als niederfrequent sein müßten" (Richarz & Limbrunner, 1992).

Im Jahre 1938 hatte Donald Redfield Griffin (geb. 1915), als junger Student des Zoologischen Laboratoriums der Harvard-Universität in Cambridge (Massachusetts/ USA), mit einem Käfig voll Fledermäuse den Physiker George Washington Pierce (1872-1956) besucht, welcher in seinem Physikalischen Laboratorium hohe Insektenlaute analysierte. Den Forschern verschlug es die Sprache, als das Aufnahmegerät intensive Lautäusserungen der scheinbar stummen Tiere wiedergab (Pierce & Griffin, 1938). Griffin, der sich zuvor besonders für die Wanderungen von Tieren interessiert hatte, widmete sich zunächst der Erforschung des Ortungsverhaltens der Fledertiere (Griffin, 1958). Kurz darauf beteiligte sich auch Robert Galambos (geb. 1914) an diesen Untersuchungen (Griffin & Galambos, 1941; Galambos & Griffin, 1942).

Dijkgraaf hatte zwar vor Griffin und Galambos mit seinen Experimenten begonnen, jedoch fehlten ihm die technischen Hilfsmittel zur Beweisführung. Er schrieb hierzu: "Wir glaubten damit im Jahre 1943 zum ersten Male eine befriedigende Lösung des Spallanzanischen Fledermausproblems gefunden zu haben, doch stellte sich heraus, daß dieses Verdienst den amerikanischen Forschern Griffin und Galambos gebührt, welche in zwei schönen Arbeiten 1941/42 zu einer ganz ähnlichen Auffassung gelangt waren. Wir erhielten davon infolge der Kriegsumstände erst nachträglich Kenntnis. Besonders interessant ist ihre Entdeckung der wahren Natur des Orientierungslautes als Ultraschall. ... Tatsächlich entdeckten Pierce und Griffin (1938), daß die Tiere unter Umständen Serien hochfrequenter, sehr kurzdauernder Tonstöße produzieren. ... Die physiologische Bedeutung dieser hochfrequenten Tonstöße (*supersonic cries*) wurde von Griffin und Galambos 1941/42 erkannt, nachdem sie in sorgfältig durchgeführten Versuchsreihen nach Art derjenigen Hahns die ausschlaggebende Rolle des Gehörsinnes bei der Hinderniswahrnehmung im Fluge überzeugend nachgewiesen hatten" (Dijkgraaf, 1946, p. 442). Und auf Seite 445: "Griffin (1944) und Hartridge (1945) scheinen anzunehmen ... Die Hindernismeidung müßte nach dieser Auffassung nur möglich sein innerhalb gewisser Entfernungsgrenzen, indem bei geringen Entfernungen Überlagerung von Ton und Echo eintritt, während bei steigender Entfernung das Echo schließlich mit der Aussendung des folgenden Tonstoßes zusammenfallen müßte. Wir können uns diesem Gedankengange aber nicht anschließen. Erstens wird ja der Ratterlaut streng nach vorne gerichtet ausgesendet, so daß nur ein Teil des Schalles auf direktem Wege zu den Ohren gelangt. Zweitens tritt bei der von Griffin (1946) angegebenen Dauer des einzelnen Tonstoßes zu rund 2 msec in allen Entfernungen unter etwa 34 cm Überlagerung von Tonstoß und Echo ein. Das Verhalten der Fledermäuse lehrt aber, daß gerade auf diese kurzen Distanzen die Objektwahrnehmung eine wichtige Rolle spielt und ausgezeichnet funktioniert. Es scheint uns also der Schluß berechtigt, daß auch ein während der Aussendung eintreffendes 'Echo' - richtiger wäre es hier von Nachhall zu sprechen - von der Fledermaus wahrgenommen und verwertet werden kann."

Daran fügte er eine interessante Fußnote an – Seite 445: "Hartridge (1946) vermutet in dem Nasenaufsatz der Rhinolophiden sowie im Tragus (Ohrdeckel) der übrigen Fledermausarten Bildungen, welche die Ohren für direkte Zuleitung des ausgesendeten Ratterlautes schützen sollen".

5. Funktionen von Nasenaufsatz und Tragus

Daraus ergibt sich die Frage: Was meinte Hartridge (1946) damit? Sollen die Nasenaufsätze als eine Art 'Richtstrahler' den Ultraschallruf gezielt nach vorn lenken, damit er nicht gleich auf die Ohren trifft, und sollen die Tragi ebenfalls verhindern, dass der ausgesendete Ruf gleich das Ohr erreicht (darum auch der Name "Ohrdeckel")?

Selbst Neuweiler (1993), Gebhard (1997) und Schober & Grimmberger (1998) schrieben, dass der Nasenaufsatz der Rhinolophidae für die zielgerichtete Aussendung der Ortungsrufe von Bedeutung sei; dagegen komme dem Tragus die Funktion eines 'Verstärkers' nach dem Prinzip einer Parabolspiegelantenne zu.

Diese Fußnote Dijkgraafs ließ den Gedanken des Autors keine Ruhe mehr und er stellte sich die Frage: Warum aber senden die *Plecotus*-Arten ihre Rufe ebenfalls durch die Nasenöffnungen aus, obwohl sie keine hufeisenförmigen Nasenaufsätze besitzen, und warum fehlen den Hufeisennasen die Tragi?

Nach längeren Überlegungen und Betrachtungen des Aussehens der Nasenaufsätze bei den europäischen Hufeisennasen im Kosmos-Naturführer "Die Fledermäuse Europas" (Schober & Grimmberger, 1998, p. 98) ist der Autor zu der Überzeugung gelangt, dass die Nasenaufsätze weniger als Richtstrahler zur Aussendung der Ultraschallrufe dienen, sondern mehr für die Lenkung des Echos von Bedeutung sind. Man betrachte aufmerksam die Anordnung der Ohren, sowie das Aussehen des Hufeisens und der Lanzette, so erkennt man das Prinzip einer Parabolspiegelantenne.

Hypothese des Autors: das Hufeisen lenkt den darauf treffenden Teil des Echos in die Ohrmuscheln, der Sattel scheint für die Richtungsbestimmung (rechts – links, oben – unten) von großer Bedeutung zu sein. Ein Teil des direkt in die Ohrmuscheln treffenden Echos wird an die dafür zuständigen Nervenzellen weitergeleitet, ein anderer auf die Lanzette gelenkt und von derselben in das Gehör reflektiert. Auf diese Weise erhält die Hufeisennase von jedem ausgesendeten Schrei drei Echos, welche dann ihr Gehirn zu einem dreidimensionalen Eindruck (Bild) kompensiert. "Daß feine Strukturen akustisch wahrgenommen werden, ergibt sich aus der Landung an kleinen Unregelmäßigkeiten in glatten Flächen. Ein kaum sichtbarer Sprung im Lack einer Türe, ein kleiner Riß im Stück der Zimmerdecke werden mitunter bemerkt und mit einem eleganten, zielsicheren Satz zur Landung benützt" (Dijkgraaf, 1946, p. 447).

Schon Leydig (1859) und Redtel (1873) wussten, dass die Nasenaufsätze der Hufeisennasen keine Tastorgane sein können: "Daß die Nasenaufsätze der Rhinolophiden nicht die speziellen Tastorgane sein können, für die man sie häufig gehalten hat, geht aus dem Fehlen entsprechender Nervenendapparate hervor, eine Tatsache, welche schon Leydig (1859) bekannt war und von Redtel (1873) bestätigt wurde. Vielleicht hat Hartridge recht mit seiner Vermutung, daß die Nasenaufsätze bei der Steuerung des ausgesendeten Ratterlautes mitwirken, der ja in diesem Fall tatsächlich durch die Nasenöffnungen auszutreten scheint (vgl. ...). Es ist für die Echowahrnehmung zweifellos wichtig, daß der Schall nicht direkt zu den Ohren gelangt. Denkbar wäre es aber auch,

daß der Nasenaufsatz eine Rolle spielt bei der Lenkung des reflektierten Ratterlautes“ (Dijkgraaf, 1946, p. 445-446).

Diese Hypothese zu überprüfen, könnte nun eine Aufgabe für Bioniker sein, welche den Kopf einer Huifeisennase künstlich nachbilden und so Aussendung und Empfang von Ultraschallwellen computertechnisch kontrollieren könnten. Erste Ansätze, blinden Personen mit Hilfe von Ultraschallgeräten eine Orientierung in ihrer Umgebung zu ermöglichen, gibt es ja bereits.

Allerdings ist der Autor kurz nach der Erlangung dieser 'Erkenntnis' durch einen Diavortrag über Fledermäuse in Ecuador/Südamerika darüber belehrt worden, dass es exotische Fledermausarten gibt, die sowohl über einen Nasenaufsatz als auch über Tragi verfügen. Wahrscheinlich dient diese Kombination der Präzisierung des Hörbildes im dichten Tropenwald.

DANKSAGUNG

Der Autor dankt Herrn Prof. Dr. L. B. Holthuis und Herrn Dr. C. Smeenk vom Naturhistorischen Museum Leiden, sowie Frau Dr. E. Dijkgraaf-Kunz in Utrecht für die Hilfe beim Zusammentragen des Materials, sowie Herrn Dr. S. Broekhuizen in Bennekom und Herrn U. Hessing in Hamburg für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

ZUSAMMENFASSUNG

Aus Anlass des 150sten Todestages von Lazzaro Spallanzani im Jahre 1949 widmete Sven Dijkgraaf zwei Beiträge den Untersuchungen dieses italienischen Biologen, der im Jahre 1793 Experimente mit Fledermäusen durchführte, um das Geheimnis ihrer Orientierung im Dunkeln zu enträtseln.

Dijkgraaf überprüfte die von Spallanzani beschriebenen Experimente und fügte eigene Untersuchungen hinzu. Dank seines sensiblen Gehörs konnte er feststellen, dass die Versuchstiere, bevor sie abflogen und während des Fluges, sehr hohe Rufe aussendeten. Nach experimenteller, stufenweiser Ausschaltung der verschiedenen Sinnesorgane kam er zu der Annahme, dass die Fledermäuse sich mit Hilfe ihrer Rufe im Dunkeln orientieren. Im Jahre 1943 publizierte Dijkgraaf eine vorläufige Mitteilung zu seinen Befunden und wies darin darauf hin, dass eine ausführliche Publikation über diese Experimente und deren Schlussfolgerungen schon bald im Archiv für niederländische Zoologie erscheinen sollte. Jedoch hatte er dann das Buchmanuskript beim Springer Verlag eingereicht, welcher ihm nach den Kriegswirren mitteilte, es sei ein Opfer der Bomben geworden. Auch erfuhr Dijkgraaf erst nach dem Zweiten Weltkrieg, dass die amerikanischen Forscher Pierce, Griffin und Galambos mit ähnlichen Experimenten zu den selben Ansichten gekommen waren und diese publiziert hatten. Deshalb gerieten Dijkgraafs Versuche und Publikationen bald in Vergessenheit.

Dennoch sind einige Aspekte der Echolokalisation noch nicht vollständig aufgeklärt, man denke an die Funktion der Nasenaufsätze der Rhinolophidae. Schon Dijkgraaf (1946) erwähnte die Möglichkeit, dass diese auch zur Reflektierung des rückkehrenden Echos von Bedeutung sein könnten, wie die Ohrdeckel der Vespertilionidae. Dazu seien noch weitere Untersuchungen notwendig.

SUMMARY

Due to the 150 anniversary of Lazzaro Spallanzani's death in 1949, Sven Dijkgraaf published 2 articles on Spallanzani's experiments on bats.

In Pavia (Italy) 1793 Spallanzani carried out experiments to find answers to bats mysterious system of localisation (navigation) in the darkness. Dijkgraaf tested documented experiments of Spallanzani and carried out some of his own. Thanks to his very sensitive ears, he could notice some high frequency interrupted sounds (shouts) of the bats before and during their flight. Through scientific experiments he managed step by step to make the bats

senses ineffective. After this he came to the conclusion that with the help of their sounds bats can orientate themselves in the dark.

In 1943 Dijkgraaf published a short document to his findings and made note that soon the complete publication on his experiments and results will be found in the journal *Archives Néerlandaises de Zoologie*. He gave the manuscript to the Springer Verlag, which after the war told him, that his works fell victim to bombs and fire.

After the Second world-war Dijkgraaf discovered, american researchers Pierce, Griffin and Galambos worked on similar experiments with the same conclusion and also publicised it. Therefore Dijkgraaf's works was soon forgotten.

After all some aspects of the Echo-location is not completely cleared yet, referring to the function of the sella of *Rhinolophidae*. Already in 1946 Dijkgraaf mentioned the possibility that this could be important for the reflection of returning echoes, nearly like the tragus of *Vespertilionidae*. Because of this further study and experiments are necessary and important.

SAMENVATTING

Ter gelegenheid van de 150ste sterfdag van Lazzaro Spallanzani, wijdde Sven Dijkgraaf in 1949 twee artikelen aan het onderzoek van deze Italiaanse bioloog, die al in 1793 experimenten met vleermuizen had uitgevoerd om het geheim te ontrafelen van hun vermogen zich in de duisternis te kunnen oriënteren.

Dijkgraaf herhaalde de door Spallanzani beschreven experimenten en voegde daaraan ook eigen experimenten toe. Dankzij zijn scherpe gehoor kon hij vaststellen dat zijn proefdieren, zowel vóór ze wegvlogen als tijdens de vlucht zeer hoge, nog maar nauwelijks hoorbare geluidjes produceerden, die, naar hij via experimenten aanemelijk maakte, essentieel waren voor hun vermogen zich in het donker te oriënteren. In 1943 publiceerde hij zijn eerste bevindingen, maar zijn uitvoerige verslaglegging raakte tijdens de oorlog verloren en na afloop van de Tweede Wereldoorlog vernam hij dat de Amerikaanse onderzoekers Pierce, Griffin en Galambos met soortgelijke experimenten tot dezelfde inzichten waren gekomen en deze al eerder hadden gepubliceerd. Hierdoor raakte zijn eigen werk op de achtergrond.

Hoewel veel aspecten omtrent de echolocatie thans zijn opgehelderd, behoeft de functie van het neusblad en het oordekseel (tragus) nog nader onderzoek.

(S. Broekhuizen)

LITERATUUR

- CUVIER, G., 1795. Conjectures sur le sixième sens des chauves-souris. — *Magasin Encyclopédie*, 6 : 297-301.
- DIJKGRAAF, S., 1943. Over een merkwaardige functie van den gehoorzin bij vleermuizen (Voorlopige mededeling). — *Verslag van de Nederlandsche Akademie van Wetenschappen, Afdeling Natuurkunde*, 52: 622-627.
- DIJKGRAAF, S., 1946. Die Sinneswelt der Fledermäuse. — *Experientia, Monatsschrift für das gesamte Gebiet der Naturwissenschaft*, 2: 438-448.
- DIJKGRAAF, S., 1947. Het oriëntatievermogen bij vleermuizen. — *Vakblad voor Biologen*, 27: 97-103.
- DIJKGRAAF, S., 1947. Het oriëntatievermogen bij vleermuizen. — 30. Nederlands Natuur- en Geneeskundig Congres Delft, 10.IV.1947 : 133-134. Delft.
- DIJKGRAAF, S., 1949. Spallanzani und die Fledermäuse. Zu seinem 150. Todestag. — *Experientia, Monatsschrift für das gesamte Gebiet der Naturwissenschaft*, 5: 90-92.
- DIJKGRAAF, S., 1949. Nieuws omtrent "Spallanzani's vleermuizenproef". — *Vakblad voor Biologen*, 29: 21-24.
- DIJKGRAAF, S., 1957. Sinnesphysiologische Beobachtungen an Fledermäusen. — *Acta Physiologica Pharmacologica Neerlandica*, 6 : 675-684.
- EISENTRAUT, M., 1937. Die deutschen Fledermäuse. Eine biologische Studie. — *Zentralblatt für Kleintierkunde und Pelztierkunde „Kleintier und Pelztier“*, 13 (4), 1-184.
- GEBHARD, J., 1997. Fledermäuse: 1-381. Birkhäuser Verlag, Basel.
- GÖRNER, P., S. COOMBS & J. ATEMA, 1996. Sven Dijkgraaf 1908-1995. — *Brain, Behaviour and Evolution*, 48: 350-358.
- GRIFFIN, D. R., 1958. Listening in the Dark. The Acoustic Orientation of Bats and Men: 1-413. Yale University Press, Columbia S.C.

- HINKEL, A., 1990. Geburts- und Aufzuchtbeobachtungen bei Zweifarbfledermäusen (*Vespertilio murinus*). Erlebnisbericht nach im Jahre 1988 gesammelten ersten Erfahrungen. — *Nyctalus* (N.F.), 3 (3) : 248-254.
- HINKEL, A., 1991. Weitere Beobachtungen zum Fortpflanzungsverhalten von Zweifarbfledermäusen (*Vespertilio murinus* L.). Neue Erkenntnisse zum Ausflugs- und Jagdverhalten. 1989 Geburts- und Aufzuchtbeobachtungen wiederholt. — *Nyctalus* (N.F.), 4 (2) : 199-210.
- KOCH, C., 1862/63. Das Wesentliche der Chiropteren mit besonderer Beschreibung der in dem Herzogthum Nassau und den angränzenden Landestheilen vorkommenden Fledermäuse. — *Jahrbücher des Vereins für Naturkunde im Herzogthum Nassau*, 17/18: 261-593.
- NEUWEILER, G., 1993. Biologie der Fledermäuse: 1-350, 18 Tabellen. Thieme, Stuttgart
- PIERCE, G. W. & D. R. GRIFFIN, 1938. Experimental determination of supersonic notes emitted by bats. — *Journal of Mammalogy*, 19 : 454-455.
- RICHARZ, K. & A. LIMBRUNNER, 1992. Fledermäuse: fliegende Kobolde der Nacht: 1-192. Franckh'sche Verlagshandlung/Kosmos, Stuttgart.
- SCHÖBER, W., 1983. Mit Echolot und Ultraschall. Die phantastische Welt der Fledertiere: 1- 211. Edition Leipzig.
- SCHÖBER, W. & E. GRIMMBERGER, 1998. Die Fledermäuse Europas. Kennen – Bestimmen – Schützen: 1-265. Naturführer Franckh-Kosmos, Stuttgart.
- SENEBIER, J., 1794. D'une découverte importante faite par M. l'abbé Spallanzani, sur des Chauve-Souris aveugles. — *Journal de Physique, de Chimie et d'Histoire Naturelle*. 1794 (1): 318-321.

Artur Hinkel
Steilshooper Str. 322
D - 22309 Hamburg
Deutschland

BOEKBESPREKING

F.J.J. NIEWOLD & D.R. LAMMERTSMA, 2000. Ruim 10 jaar bevers in de Biesbosch: een evaluatie van de populatieontwikkeling in de periode 1994-1999. Rapport 015, Alterra, Wageningen. 69 pp. ISSN 1566-7197. Prijs (incl. BTW en verzendkosten) NLG 40,-, over te maken op banknummer 367054612, t.n.v. Alterra, Wageningen, o.v.v. Alterra-rapport.

Toen ik dit Alterra-rapport in handen kreeg, begon ik het meteen gretig te lezen. Ik was heel benieuwd hoe het de bevers in de Biesbosch is vergaan sinds ik ze in 1994 verlaten had. Het was verheugend te zien dat Freek Niewold en Dennis Lammertsma de ontwikkeling van de populatie hadden geanalyseerd. De data zijn de afgelopen vijf jaar in opdracht van Staatsbosbeheer verzameld. Het leeuwendeel van het veldwerk is uitgevoerd door vrijwilligers van de Bever Werkgroep Nederland van de VZZ, onder de bezielende leiding van Vilmar Dijkstra.

Het rapport geeft een overzicht van de populatieontwikkeling tot 2000 en berekeningen van de sterfte- en geboortecijfers van de (deels gemerkte) bevers. De conclusie in het rapport is dat de populatie bevers in de Biesbosch uit de gevarezone is. De kans op uitsterven is volgens het gebruikte simulatiemodel nog maar gering. Dit ondanks een langzame groei van de populatie, die nog steeds ver achter blijft bij die van andere geherintroduceerde beverpopulaties. De langzame groei wordt veroorzaakt door het geringe aandeel van de vrouwtjes dat aan de voortplanting deelneemt. Niewold en Lammertsma brengen dit in verband met de hoge cadmiumgehalten die vooral in de oudere bevers werden aangetroffen. Een vervolgonderzoek zou zich volgens hen moeten richten op het aantonen van een causale relatie tussen de lage voortplanting en de hoge cadmiumgehalten. Aangezien een dergelijk onderzoek aan bevers moeilijk is, stellen de auteurs voor om de beverrat als modelsoort te gebruiken.

Opvallend is dat er, behalve in de inleiding, geen woord wordt gewijd aan de ecologische invloed van de bevers. Dat valt de auteurs vermoedelijk niet te verwijten, want het zal geen onderdeel van hun opdracht zijn geweest om daar aandacht aan te besteden. Dat maakt het niet minder opmerkelijk voor een diersoort die hier naar toe is gehaald als de 'griendwerker van de toekomst'.

Niewold en Lammertsma gebruiken het simulatiemodel VORTEX om het aantalsverloop van de populatie te simuleren. Bij hun benadering zijn een aantal kanttekeningen te maken. De auteursijken hun model door de uitkomsten ervan te vergelijken met de waargenomen aantalsontwikkeling tussen 1994 en 1999. Ze zijn verbaasd over de goede overeenkomst die ze vinden tussen de geobserveerde en gesimuleerde aantallen, omdat ze aannemen dat de waargenomen aantallen een onderschatting zijn. Ik denk echter dat het niet zo verbazingwekkend is. De sterfte van de jaarlingen was niet goed bekend en is toen berekend uit de waargenomen aantalsontwikkeling. Een elegante oplossing, maar het betekent wel dat je uit het model krijgt, wat je erin stopt. Waarom hun tweede scenario, waarbij uitgegaan wordt van een 15% onderschatting, geen goede fit met de simulaties oplevert, is mij een raadsel. Kennelijk is daarbij de sterfte niet op de juiste wijze aan de geschatte aantalsontwikkeling aangepast. Was dat wel het geval geweest, dan had ook dit tweede scenario een goede fit moeten geven. Niewold en Lammertsma trekken hier de verkeerde conclusie dat door dubbeltellingen e.d. het eerste, ongecor-

rigeerde scenario toevallig een juiste weerspiegeling van de werkelijkheid geeft.

In het rapport wordt vervolgens met de waargenomen aantallen gewerkt. Aangezien dat een conservatieve schatting oplevert van de overlevingskansen van de populatie (de kansen zijn waarschijnlijk iets hoger dan berekend) is dat een gelukkige keuze. Het is wel jammer dat de aantallen niet consequent worden gecorrigeerd, bijvoorbeeld voor de sterfte die opgetreden moet zijn tussen de periode waarin de meeste waarnemingen zijn gedaan (juli-augustus) en het referentietijdstip (1 maart). Minder gelukkig vind ik dat er aangenomen wordt dat alle eenlingen in de Biesbosch mannetjes zijn, omdat dat het meest gunstige geval zou zijn. Het model had ook doorgerekend moeten worden onder de aanname dat 50% van de eenlingen vrouwtjes is.

Vijf jaar geleden gebruikten Hans Baveco en ik een eigen computermodel voor een soortgelijke exercitie. Onze belangrijkste reden om geen VORTEX te gebruiken was dat in dat programma toendertijd één van de belangrijkste principes van de populatiedynamica, de dichtheidsafhankelijkheid van voortplanting en sterfte, niet was ingebouwd. Daar is nu kennelijk wel in voorzien. Als de populatiedichtheid stijgt neemt vaak de voortplanting af en de sterfte toe, totdat geboorte en sterfte elkaar in evenwicht houden. Bij de in het rapport gepresenteerde simulatie wordt die situatie na ongeveer 25 jaar van nu bereikt. Het aantal bevers is dan ca. 160, terwijl ik in mijn onderzoek voor de Biesbosch een draagkracht heb berekend van ongeveer 190 bevers. Niewold en Lammertsma trekken uit deze discrepantie de conclusie dat de beverpopulatie op de lange termijn kwetsbaar blijft en dat het de vorming van een aaneengesloten beverpopulatie in Nederland aanzienlijk kan vertragen. Dat zou zo zijn, ware het niet dat de in de simulaties gebruikte dichtheidsafhankelijke relaties, door een gebrek aan gegevens, willekeurig zijn gekozen. Andere relaties zouden waarschijnlijk een ander eindniveau hebben opgeleverd.

De cadmium-hypothese wordt door de beschikbare gegevens niet ondersteund. Zo neemt het voortplantingssucces niet af met de leeftijd van de vrouwtjes, hetgeen men wel zou verwachten als cadmium zich in de bever ophoopt. Er blijken nog steeds reproducerende en niet tot nauwelijks reproducerende vrouwtjes te zijn. Niewold en Lammertsma geven daar geen verklaring voor. Wellicht dat de cadmiumverontreiniging hoger is in het zuidelijk deel van de Biesbosch, onder directe invloed van de Maas. Dat moet vrij eenvoudig te meten zijn en gekoppeld kunnen worden aan het voortplantingssucces in de betreffende territoria. Zonder een dergelijke onderbouwing is de cadmium-hypothese niet aannemelijker dan andere hypothesen.

De auteurs constateren dat er geen aanwijzingen zijn dat de kwaliteit van het habitat een rol speelt. Geen wonder, want dat is de afgelopen vijf jaar ook niet onderzocht. In ons onderzoek konden we niet aantonen dat habitatkwaliteit (meer specifiek, het aanbod aan niet-wilgen) een rol speelde, maar in het rapport wordt dit voorgesteld alsof we hebben vastgesteld dat het géén rol speelt. Dat is onjuist. Zoals gebruikelijk in de wetenschap hebben we de kans op het ten onrechte verwerpen van onze nulhypothese (dat er geen verband is tussen habitatkwaliteit en voortplantingssucces) zo klein mogelijk willen houden, om te voorkomen dat we denken dat er een verband is, terwijl dat in werkelijkheid niet zo is. Andersom mogen we gerust denken dat er géén verband is, terwijl dat in werkelijkheid wél zo is. In de rechtzaal is er sprake van een soortgelijke assymetrie. We willen de kans dat een onschuldige wordt veroordeeld zo klein mogelijk maken en nemen dus voor lief dat een boef wordt vrijgesproken. Maar de conclusie dat de vrijgesprokene onschuldig is, is dan niet gerechtvaardigd: er was alleen onvoldoende bewijs.

Wilgen zijn een uitstekende energiebron voor bevers, maar bevatten slechts lage concentraties aan mineralen. Uit mijn berekeningen komt naar voren dat bevers tijdens de voortplantingsfase een tekort aan met name fosfor en natrium oplopen. Het is denkbaar dat sommige vrouwtjes wel geleerd hebben om alternatieve voedselbronnen aan te boren en andere niet. Op die manier kan habitatkwaliteit dus via de vrouwtjes een rol spelen. Het aardige is dat deze hypothese ook een verklaring biedt voor de grote territoria van de bevers en de frappante voorkeur voor niet-wilgen zoals de (fosforhoudende) vogelkers en (natrium-rijke) hazelaar. Naar mijn mening zou toekomstig onderzoek hier meer aandacht aan moeten besteden.

Daarmee komen we op de aanbevelingen in het rapport. Die zijn ronduit teleurstellend en hier wreekt het zich het meest dat de schrijvers weinig veldervaring in de Biesbosch hebben. Het bepalen van het aantal families aan de hand van voedselvoorraden is misschien een goede methode in Noorwegen, maar niet in de Biesbosch, waar bevers niet de moeite nemen om een dergelijke voorraad te maken. Keutels liggen daar ook niet voor het oprapen, omdat bevers hun uitwerpselen in het water deponeren. Deze keutels gebruiken om de cadmiumvergiftiging in het voedsel te meten is dan ook erg omslachtig, vooral bij een soort die zulke onmiskenbare vraatsporen op bomen achterlaat. Ik vraag me verder af of de beverrat zo geschikt is om de mogelijke cadmiumvergiftiging te onderzoeken. In de eerste plaats eten beverratten voornamelijk riet, en de cadmiumgehalten in riet zijn een orde van grootte lager dan die in de bast van wilgen. Daarnaast wordt de beverrat in de Biesbosch bestreden. Dat geeft natuurlijk de mogelijkheid om relatief veel dode dieren te onderzoeken, maar het betekent ook dat de dieren over het algemeen niet erg oud zullen worden. Deze factoren maken de beverrat in mijn ogen tot een weinig bruikbare modelsoort.

Hoewel Niewold en Lammertsma erkennen dat de inventarisaties bij deze evaluatie hun nut hebben bewezen, achten zij dat voortzetting hiervan slechts "een geringe bijdrage levert aan kennis over de problematiek van de trage groei". Inderdaad is andersoortig onderzoek nodig om de oorzaak te achterhalen van de problemen waar de bevers in de Biesbosch mee te kampen hebben. Ik denk echter dat informatie over welke vrouwen wel en welke niet reproduceren bij dat onderzoek essentieel is. Het zou bovendien gaan om een 'kostbare' aangelegenheid. Aan de vrijwilligers kan dat in ieder geval niet liggen.

Met dit rapport worden de bevers in de Biesbosch onderwerp van één van de best onderzochte herintroducties tot nu toe. Gezien de recente of op handen zijnde herintroducties van de bever in Denemarken en Schotland, verdienen de hier gepresenteerde gegevens een grotere verspreiding dan met dit rapport bereikt zal worden. Publikatie in een internationaal tijdschrift is dan ook aan te moedigen, maar zal nog wel de nodige inspanning vergen. Of een instituut als Alterra, dat afhankelijk is van betaalde opdrachten, tijd heeft om een dergelijk produkt te leveren, is zeer de vraag. Zo'n prachtig overzicht van de populatieontwikkeling van de bever in de Biesbosch over ruim 10 jaar mag echter niet zomaar met dit rapport in een la verdwijnen.

PUBLICATIES OVER RECENTE ZOOGDIEREN VAN NEDERLAND,
 VERSCHENEN IN 1998

samengesteld door

B. HOEKSTRA

- ACHTERBERG, B. & C. De sprong in het diepe. Opvallend gedrag [van boommarters] bij nestboom Amerongen 1997. — *Marterpassen*, 6: 32-33.
- ACHTERBERG, C. Gevaarlijk leven als koolmees [bij nestboom boommarter]. — *Zoogdier*, 9 (3/4): 24.
- ACHTERKAMP, G. e.a. De fauna van Duifhuis [Leiden]. — *Amoeba*, 72: 117-119.
- AKKERMANS, R., B. CROMBAGHS & G. HOOGERWERF. Zichtwaarneming otter in Zuid-Limburg. — *Natuur-historisch Maandblad*, 87: 90-91.
- ALLEIJN, F., P.J.H. VAN DER LINDEN, H. VINK & H. WIJSMAN. Boommarters blijven in de noordelijke Utrechtse Heuvelrug: 1-29. Goois natuurreservaat/Vereniging Leefmilieu het Gooi, de Vechtstreek en omstreken/Werkgroep Vrijwillig Landschapsbeheer Maartensdijk - Hollandsche Rading. Hilversum.
- ANONYMUS. Zonder grofwild ziet het bos er anders uit. — *Veluwe Magazine*, 16 (1): 12-18.
- ANONYMUS. Steenmarters terroriseren Borculoos buurt. — *Dierplagen Informatie*, 1 (4): 4-8.
- ANONYMUS. Mol op Texel. — *Zoogdier*, 9 (2): 27.
- ANONYMUS. Egels en infrastructuur. — *DWW-wijzer*, 87: 1-6.
- ANONYMUS. Natuur- en kustbeheer. Zeehonden, vossen en reeën: 9-11. In: *Jaarboek Waddenzee 1996*. Werkgroep Kennisbeheer Waddenzee, Leeuwarden.
- ANONYMUS. Zeehonden: 9. In: *Jaarboek Waddenzee 1997*. Werkgroep Kennisbeheer Waddenzee, Leeuwarden.
- APELDOORN, R.C. VAN & W. NIEUWENHUIZEN, m.m.v. C.H. KLEIN DOUWEL & P.L.L. THOMAS. Overlevingsplan hamster (*Cricetus cricetus*): analyse van knelpunten, oplossingsrichtingen en voorwaarden voor een duurzame toekomst in Limburg: 1-120. Rapport 380, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- APELDOORN, R.C. VAN, J.P. KNAAPEN, P. SCHIPPERS, J. VERBOOM, H. VAN ENGEN & H.A.M. MEEUWSEN. Applying ecological knowledge in landscape planning: a simulation model as a tool to evaluate scenarios for the badger in the Netherlands. — *Landscape and Urban Planning*, 41 (1): 57-69.
- BACKBIER, L. Der Feldhamster in Niederländisch Limburg. — *Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg*, 7 (1): 29-31.
- BACKBIER, L.A.M. & E.J. GUBBELS. Artenschutzmaßnahmen zur Erhaltung des Feldhamsters *Cricetus cricetus* in Limburg (Niederlande). In: M. STUBBE & A. STUBBE: Ökologie und Schutz des Feldhamsters. Wissenschaftliche Beiträge der Martin-Luther-Universität, Halle-Wittenberg.
- BACKBIER, L.A.M., E.J. GUBBELS, K. SELUGA, A. WEIDLING, U. WEINHOLD, W. ZIMMERMANN. Der Feldhamster *Cricetus cricetus* (L., 1758). Eine stark gefährdete Tierart: 1-32. Stichting Hamsterwerkgroep Limburg, Margraten.
- BAKKER, T., G. BOOT & P. TWISK. Fort Sabina als winterslaapplaats voor vleermuizen: Beheer en inrichting richtlijn: 1-13. Vleermuiswerkgroep Noord-Braamant /Staatsbosbeheer.
- BARENDT, F. Muskusrat en beverrat: mooi maar lastig. — *De Levende Natuur*, 99: 12-17.
- BARENDT, F. Europese ontwikkelingen: overeenkomst humane vangmethoden. — *Muskusrat en Beheer*, 18 (3): 20-22.
- BEEEMSTER, N. Muizen etende roofvogels in Nederlandse wetlands. — *Limosa*, 71: 171-172.
- BEKKER, J.P. & K. MOSTERT. Kolonisatie van Zuid-Beveland door de rosse woelmuis *Clethrionomys glareolus*. — *Lutra*, 40: 77-85.
- BERGERS, P.J.M. De noordse woelmuis. — *De Levende Natuur*, 99: 222-223.
- BERGERS, P.J.M. Verdwijnt de noordse woelmuis uit Friesland? — *Twirre*, 9 (3): 13-15.
- BERGERS, P.J.M. Landschapsecologie door de ogen van de noordse woelmuis: 33-39. In: M. VAN PUTTEN & F. BARTELS (red.). *De Habitatrichtlijn van noordse woelmuis tot Waddenzee*. Partij van de Arbeid Europe delegatie, Den Haag.

- BERGERS, P.J.M., B. VAN DEN BOOGAARD, D.P.E.M. FRISSEN & W. NIEUWENHUIZEN. De noordse woelmuis in het Deltagebied: richtlijnen voor beheer en inrichting: 1-66. Rapport 365, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- BERGERS, P.J.M., M. LA HAYE, M. MOERDIJK & W. NIEUWENHUIZEN. Habitatkwaliteit voor de noordse woelmuis in Nederland: 1-49. Rapport 364, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- BERGERS, P.J.M. & W. NIEUWENHUIZEN. Guidelines for forest landscape networks for sustainable small mammal populations: 1-39. Rapport 98/1, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- BESTMAN, M. De boommarter in Nederland. — *Natura*, 95: 10-13.
- BESTMAN, M. "Levenslang opsluiten is het ergste wat je een eekhoorn kunt aandoen." — *Zoogdier*, 9 (1): 21-25.
- BESTMAN, M. & P. CORNELISSEN. Als stropers achter de hazen en konijnen aan. — *Zoogdier*, 9 (1): 14-17.
- BESTMAN, M. & P. CORNELISSEN. Hazen en konijnen in de Afferdensche en Deestsche waarden: 1-19, 2 bijlagen. Rapport Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming, Utrecht/Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling, Lelystad.
- BINK, F.A., A.J. BEINTEMA, H. ESSELINK, J. GRAVELAND, H. SIEPEL & A.H.P. STUMPEL. Fauna-aspecten van effectgerichte maatregelen: 1-191. Rapport 341, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- BOESVELD, A. Monitoring geïntroduceerde beverpopulatie in de Gelderse Poort: Ontwikkelingsperspectief: 1-34. Internationale Agrarische Hogeschool Larenstein, Velp.
- BOGERT, H., VAN DEN & F. HAGEDOORN. Reptielen reageren slecht op begrazing: begrazen met konijnen kan wel. — *Meetnet reptielen - Nieuwsbrief*, 11: 3-4.
- BOS, K. Muntjak op de Holterberg [verkeersslachtoffer Lochem] — *De Nederlandse Jager*, 103 (7): 5.
- BOSHAMER, J. Opnieuw noordse vleermuis op boorplatform. — *Zoogdier*, 9 (3/4): 23.
- BRANCKERS, R.J.C. Wat staat er op het menu van de oehoe in Maastricht? — *Natuurhistorisch Maandblad*, 87: 190-192.
- BRANDJES, G.J. & G. VEENBAAS. Het gebruik van faunapassages langs watergangen onder rijkswegen in Nederland. Een oriënterend onderzoek: 1-105. DWW-Ontsnipperingssreeks 36. Rijkswaterstaat, Dienst Wegen en Waterbouwkunde, Delft.
- BREE, P.J.H. VAN. Over het geraamte van de butskop, die op 24 juli 1846 te Zandvoort aanspoelde. — *ISOberichten*, no 29: 12-13.
- BREE, P.J.H. VAN & E.J.O. KOMPANJE. Three aberrant polecats *Mustela putorius* (Mammalia: Carnivora, Mustelidae). — *Deinsea*, 4: 103-105.
- BRENNINKMEIJER, A. Kokmeeuw *Larus ridibundus* vangt bosmuis *Apodemus sylvaticus*. — *Limosa*, 71: 166-167.
- BRENNINKMEIJER, A., E. W.M. TIENEN & P.G.M. VAN TIENEN. Broedsucces en broedassociatie van velduilen *Asio flammeus* op Griend. [bosmuis] — *Limosa*, 71: 89-94.
- BREUKELLEN, I. Konijntellingen in de duinen. — *Natuuronderzoek*, 8 (2): 8-10.
- BRINK, N.W. VAN DEN & W.C. MA. Spatial and temporal in levels of trace metals and PCBs in the European badger *Meles meles* (L., 1758) in the Netherlands: implications for reproduction. — *The Science of the Total Environment*, 222: 107-118.
- BROEK, F. Muntjaks in de vrije wildbaan? — *Het Edelhert*, 33 (2): 10-11.
- BROEK, F. Voorjaartellingen 1998 van het roodwild in de vrije wildbaan. — *Het Edelhert*, 33 (3): 28-30.
- BROEKHUIZEN, S. Utilisation of rural and suburban habitat by stone and pine martens: species related possibilities and restrictions for adaptation. — *Advances in Ethology*, 33: 5118.
- BROEKHUIZEN, S. Zijn kleine marterachtigen te obscuur voor het soortenbeleid? — *De Levende Natuur*, 99: 192-194.
- BROEKHUIZEN, S. & G. MÜSKENS. Marterachtigen in Nederland: waar hebben we mee van doen? — *De Levende Natuur*, 99: 166-168.
- BROEKHUIZEN, S. & G. MÜSKENS. Knelpunten in de kennis rond onze marterachtigen. — *De Levende Natuur*, 99: 199-201.
- BROEKHUIZEN, S. & G. MÜSKENS. Nieuwe kansen voor de boommarter? — *Zoogdier*, 9 (1): 18-20.
- BROEKHUIZEN, S. & G. MÜSKENS. Interaction between tawny owls and pine martens. In: C. REUTHER & H.H. KRÜGER (eds.). Abstracts 17^e Mustelid Colloquium October 22-25, 1998. Otter-Zentrum, Hankensbüttel, Germany.
- BRUIJN, Z. Muskusrat. — *Te Velde*, 40: 22-24.
- BRUIJN, Z. & A. VAN HUNNIK. Heropening holle beuk [voor vleermuizen]. — *Nieuwsbrief (31) Vleermuiswerkgroep VZZ*, 10 (2): 5-6.
- BRUIJN, Z. & A. VAN HUNNIK. Vleermuizen pakken aangeboden prooiën. — *Nieuwsbrief (31) Vleermuiswerkgroep VZZ*, 10 (2): 7-8.

- BUYS, J. & H. LIMPENS. Vleermuizen en natuurontwikkeling. — *De Nieuwe Wildernis*, 4 (2): 28-35.
- BIJLSMA, R.G. Broedvogels van de buitendijkse Oostvaardersplassen: Een kartering in 1997: 1-122 + kaart [zoogdieren: 96-101]. A & W-rapport 180. Altenburg & Wymenga, Veemwouden.
- BIJLSMA, R. Ook opportunistische buizerd loopt aan leiband van muizenaanbod. — *Limosa*, 71: 171.
- CALLE, L. Vangstresultaten muizenonderzoek Westgeul, Braakman. — *De Steltkluut*, 28 (4): 14-18.
- CALLE, L. Muizen vangen bij de Kriekeputten. — *De Steltkluut*, 28 (6): 24-25.
- CAMPHUYSEN, C.J. Opnieuw gewone vinvissen *Balaenoptera physalus* in de Noordzee, zomer 1998. — *Sula*, 12: 100-101.
- CANTERS, K.J. Betere bescherming boommarter. — *Zoogdier*, 9 (3/4): 30-31.
- CATELEIJNS, H. Broedgeval van de bosuil in het Braakmanbos [braakbalanalyse]. — *De Steltkluut*, 28 (6): 10-12.
- DAEMEN, B., M. LA HAYE & M. STRAVER. Zoogdieren in het broedvogel- (BMP) en het wintervogelmeestnet (PTT-project) in 1997. — *Kwartaalbericht Milieustatistiek (CBS)* 1998 (4): 28-36.
- DAEMEN, B.A.P.J., W.J.R. DE WIJS, A. KAPER, M.M. STRAVER & A.J. VAN STRIEN. Resultaten van vleermuistellingen in overwinteringsverblijven in de periode, 1986-1997. — *Kwartaalbericht Milieustatistiek (CBS)*, 1998 (3): 37-45.
- DERIX, R. Hoe zeehonden de winter doorkomen. — *Waddenbulletin*, 33 (1): 46-47.
- DERIX, R. Waarom hebben zeehonden 's winters meer last van regen dan van kou? — *Zoogdier*, 9 (3/4): 15-19.
- DIEPENBEEK, A. VAN. Sporenonderzoek bij marterachtigen. — *De Levende Natuur*, 99: 172-174.
- DREES, J.M. Langoor, over konijnen en vegetatie in de duinen. — *Duin*, 21 (4): 4-6.
- DIJKSTERHUIS, K. Boommarter in de Alde Feanen. — *It Fryske Gea*, 1998, (3): 18-19. Zie ook, 1999 (2): 5.
- DIJKSTRA, M. & B.C.M. PINO. *Baylisascaris procyonis*, een nieuw zoonose probleem in Nederland? [wasberenspoelworm]: 1-42. Scriptie Faculteit der Diergeneeskunde, Universiteit Utrecht.
- DIJKSTRA, V. Bever in de Krimpenerwaard. — *Zoogdier*, 9 (3/4): 25.
- DIJKSTRA, V.A.A. Aantalontwikkelingen van de bever in en rond het Nationaal Park De Biesbosch in 1997: 1-39. — Mededeling 38, Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming, Utrecht.
- ECKENHAUSSEN, P. & R.J. DE JONG. Het voorkomen van de woelrat (*Arvicola terrestris*) in twee onderzoeksgebieden: de Liemers en de Over-Betuwe: 1-43. Van Hall Instituut, Groningen.
- EEKELN, R. VAN & J. REINHOLD. Zijn Biesbosch, Haringvliet, Hollandsch Diep en Volkerakmeer geschikt voor de otter? — *Zoogdier*, 9 (3/4): 11-14.
- ELLENBROEK, F.M., J.C. BUYS & E.B. OOSTERVELD. Nature-oriented management of set-aside land: do mammals benefit? — *Lutra*, 40: 41-56.
- ETMAN, E. De territorialiteit van de bever (*Castor fiber*) in de Gelderse poort, bepaald aan de hand van geurmarkeringen: 1-41. Rijksuniversiteit Groningen.
- FABER, H.(ed.). Vleermuizen en andere (kleine) zoogdieren in het strategisch groenproject Eiland van Dordrecht: 1-55, 13 bijlagen. Stichting Natuur- en Vogelwacht Dordrecht.
- GIESSEN, J.W.B. VAN DER, Y. ROMBOUT, L. LIMPER, A. VAN DER VEEN, C. MOOLENBEEK, H. FRANCHIMONT & W. HOMAN. The presence of *Echinococcus multilocularis* in the red fox (*Vulpes vulpes*) in the Netherlands: 1-24. Rijksinstituut voor Volksgezondheid & Milieu, Bilthoven. Zie ook: *De Nederlandse Jager*, 103 (11): 14-15.
- GJALTEMA, A. Vleermuizen gaan ondergronds in Overijssel. Analyse van uitgevoerde beschermingsmaatregelen en aanbevelingen voor de toekomstige bescherming van vleermuizen in de winter: 1-77, 35 bijlagen. Afstudeerscriptie Hogeschool IJssel, Deventer.
- GRIFF, E.A. VAN DER, G.J. BEKKER & M.P. HUIJSER. Wildlife Ecology and transportation: 1-27. Congresserslag, Holland Railconsult, Utrecht.
- GRIFF, E.A. & H.M.J. KUIJSTERS. Mitigation measures to reduce habitat fragmentation by railway lines in the Netherlands: 166-170. In: G.L. EVINK, P. GARRETT, D. ZEIGLER & J. BERRY (eds). *Proceedings of the International Conference on Wildlife Ecology and Transportation*. February 10-12, 1988, Ft. Meyers, Florida. FIER-69-98, Florida Department of Transportation, Tallahassee, Florida.
- GREMMER, V. "Stoommarter" [2 boommarters als verkeersslachtoffer op A15 en A12]. — *Zoogdier*, 9 (3/4): 23-24.
- GRONERT, A. Jonge bruijvis op het strand. — *De Windbreker*, 106: 15.
- GRONERT, A. Bruijvis Camperduin was zieke bijvangst. Walvisluizen op bruijvis. — *De Windbreker*, 107: 2-4.
- GRONERT, A. Ondervoede zeehond op Hondsbossche zeekering. — *De Windbreker*, 110: 6-7.
- GRONERT, A. Sterke toename van konijnenstand in Pettemerduinen. — *De Windbreker*, 112 (11): 19-20.
- GROOT BRUINDERINK, G.W.T.A. Lynx als jager op de Velnwe? — *Dier*, 78 (2): 23-26.
- GROOT BRUINDERINK, G.W.T.A. Edelherden in Nederland? — *Inzicht in de Natuur*, 10: 18.

- GROOT BRUINDERINK, G.W.T.A. Deer management in the Netherlands: 54-60. In: Population ecology, management and welfare of deer: Proceedings third Deer Symposium Manchester, April 1997. Manchester Metropolitan University.
- GROOT BRUINDERINK, G.W.T.A., J.M. BAVECO, K. KRAMER, D.R. LAMMERTSMA, A.T. KUITERS, H.H.T. PRINS, S.E. VAN WIEREN, P. CORNELISSEN, J. TH. VULINK, F. DE RODER & V. WIGBELS. Draagkracht van de Oostvaardersplassen voor grote herbivoren; deel 1: Concept en beschrijving van het model: 1-30. Intern rapport Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- GROOT BRUINDERINK, G.W.T.A., E. HAZEBROEK & H. VAN DER VOET. Wild boar and beech forest, a mutual control: 121-130. In: C. COMMICHIAU (ed.), Symposium zur Ökologie des Schwarzwildes, 15-16 April, Mainz. Schriften des Arbeitskreises Wildbiologie Justus-Liebig-Universität, Giessen.
- GROOT BRUINDERINK, G.W.T.A., A.T. KUITERS & D.R. LAMMERTSMA. Geïntegreerd bosbeheer en grofwild. — Nederlands Bosbouw tijdschrift, 70: 50-58.
- GROOT BRUINDERINK, G.W.T.A., D.R. LAMMERTSMA & E. HAZEBROEK. Zelfredzaamheid van edelherten en wilde zwijnen op de Veluwe: 1-44. Rapport 339, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- GUBBELS, E.J., J.W.M. BAARS & L.A.M. BACKBIER. Een bijdrage tot de uitroeiing van de hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758) in de provincie Limburg (Nederland) en in de deelstaat Nordrhein-Westfalen (Duitsland). Pleitnota 1 en 2. Stichting Hamsterwerkgroep Limburg, Margraten.
- GUSSINKLO, J.T.A., R. VENKER, A.D. BODE, J.L. SCHUURMAN, D. VAN DER WERF, S.J. TH. VAN KUIJK, P.J. WENSVEEN, W.J. TERPSTRA, R.A. HARTSKEERL & H. VAN DE KEMP. Leptospirose veroorzaakt door *Pomona* [bij *Crocidura russula*]. — Infectieziekten Bulletin, 9: 165-168.
- HAAN, A. Braakballen wijzen de weg. — Zoogdier, 9 (1): 7-9.
- HARMSSEN, J. & P.J.H. VAN BREE. On the presence of first premolars in skulls of badgers, *Meles meles* (Linnaeus, 1758), mainly from the Netherlands. — Beaufortia, 48: 163-171.
- HART, P. T. & P.J.H. VAN BREE. Opnieuw een walrus op de Nederlandse kust. — Zoogdier, 9 (1): 3-6.
- HAYE, M. LA & A. HAAN. Het voorkomen van kleine zoogdieren in Noordwest-Overijssel en hun relaties met vegetatie en beheer: 1-66. Mededeling 43, Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming, Arnhem.
- HAZEBROEK, E. & G.W.T.A. GROOT BRUINDERINK. Het voedsel van de ree *Capreolus capreolus* op de Veluwe zandgronden vroeger en nu. — *Capreolus*, 6 (18): 20-27. Overgenomen uit *Lutra*, 1995, vol. 38: 41-49.
- HENGVELD, R. & F. VAN DEN BRINK. Wat is een "exoot"? — *De Levende Natuur*, 99: 2-5.
- HOEKSTRA, B. Over de vangst van een drachtige veldspitsmuis *Crocidura leucodon*. — *Lutra*, 40: 87-88.
- HOFSTEDÉ, F. Sex, age and seasonal distribution of hedgehog (*Erinaceus europaeus*) traffic victims and the underlying causes of the observer patterns: 1-22. Rijksuniversiteit Utrecht.
- HOLLANDER, H. (red.). Verslag Workshop "Klachtenafhandeling Beschermde Zoogdieren": 1-26. Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming, Utrecht.
- HOLLANDER, H. Klachtenafhandeling beschermde zoogdieren: 1-123. Mededeling 40, Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming, Utrecht.
- HOLLANDER, H. Evaluatie Nota Vleermuisbescherming 1988: 1-73. Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming, Utrecht.
- HOLTHUIS, L. B. Antoni Brants (1805-1862): een vergeten Nederlandse mammaloog. — *Lutra*, 40: 57-64.
- HOORN, D. VAN DEN. De leidhinde onvervangbaar voor de veiligheid van het roedel. — *Het Edelhert*, 33 (3): 13-15.
- HOORN, D. VAN DEN & P. VAN MERREBACH. "Gouden" kiezen bij edelherten. — *Het Edelhert*, 33 (4): 8-9. Zie ook: vol. 34 (1): 10.
- HUTTEMA, H. & F. VAN DER VLIET. Vleermuizen-inventarisatie Landgoed Kernhem en Edese Bos: 1997: 1-21. Rapport 97.10, Stichting Vleermuisburo, Geleen.
- HUTTEMA, H. & A.M. WIERINGA. Weidevogels en vossen: 1-45. Van Hall Instituut, Groningen.
- HULSEBOS, B., B. VAN KUIK & A. SCHENK. Broedvogelinventarisatie 1998 Buursezand: 1-85 [zoogdieren pp. 78]. Eigen beheer, Enschede.
- HUIJSER, M.P. Hedgehog young in the Netherlands: 11. In: M.P. HUIJSER, B. JOHANSEN & N. REEVE. Proceedings 2nd International Hedgehog Workshop European Hedgehog Research Group (EHRG) 18-19 August 1997, Vienna.
- HUIJSER, M.P. & P.J.M. BERGERS. Do road and traffic affect hedgehog population density? 7. In: M.P. HUIJSER, B. JOHANSEN & N. REEVE. Proceedings 2nd International Hedgehog Workshop European Hedgehog Research Group (EHRG) 18-19 August 1997, Vienna.

- HUIJSER, M. & P.J.M. BERGERS. Platte egels tellen: resultaten van een VZZ-actie. — *Zoogdier*, 9 (2): 20-25.
- HUIJSER, M.P., P.J.M. BERGERS & C.J.F. TER BRAAK. Het voorkomen van doodgereden egels in relatie tot de samenstelling van het landschap: 1-48. Mededeling 42, Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming, Arnhem/Rapport 98-052, Rijkswaterstaat Dienst Weg- en Waterbouwkunde, Delft.
- HUIJSER, M.P., P.J.M. BERGERS & J.G. DE VRIES. Hedgehog traffic victims: how to quantify effects on the population level and the prospects for mitigation: 171-180. In: G.L. EVINK, P. GARRET, D. ZEIGLER & J. BERRY (eds.), *Proceedings of the International Conference on Wildlife Ecology and Transportation*, 10-12 February 1998, Fort Myers, Florida Department of Transportation, Tallahassee, Florida.
- HUIJSER, M.P., N. KOOYMAN & E.A. VAN DER GRIFT. Edelharters ook buiten de Oostvaardersplassen? — *Zoogdier*, 9 (3/4): 3-6. Zie ook: 1999, 10 (1): 39.
- HUIJSER, M.P., M.P. LIPS, J.A. BUITENKAMP & A. DULOS. How to analyse dependent telemetry data?: 6. In: M.P. HUIJSER, B. JOHANSEN & N. REEVE. *Proceedings 2nd International Hedgehog Workshop European Hedgehog Research Group (EHRG) 18-19 August 1997, Vienna*.
- HUYGEN, W. De hamster. — *De Nederlandse Jager*, 103 (11): 14-15.
- HUYGEN, W. De egel. Een stekelige kostganger. — *De Nederlandse Jager*, 103 (8): 10-12.
- JANIAUX, T., I. BROSENS, E. JACQUINET, D. LAMBRIGTS, M. ADDINK, C. SMEENK & F. COIGNOUL. Post-mortem investigations on winter stranded sperm whales from the coasts of Belgium and the Netherlands. — *Journal of Wildlife Diseases*, 34: 99-109.
- JANSEN, E. & B. C. E. VAN NOORT. Eerste kolonie tweekleurige vleermuis in Nederland ontdekt! — *Zoogdier*, 9 (1): 10-13.
- JANSEN, S. Winterwaarnemingen van zoogdieren in de Turfkoelen (Midden-Limburg). — *Natuurhistorisch Maandblad*, 87: 85-89.
- JANSEN, S., E.J. GUBBELS & L.A.M. BACKBIER. Waarnemingen van albino egels in Limburg. — *Natuurhistorisch Maandblad*, 87: 38-40. Zie ook: 114-116.
- JANSMAN, H.A.H. & A.T.C. BOSVELD. Sex hormones in excrements as a marker for reproductive status of otters *Lutra lutra*. RIKZ/NIOB/M&T symposium endocrine disrupting compounds; wildlife and human health effects, 27 October, The Hague.
- JANSSEN, P.A.H., J.H. FABER & A.T.C. BOSVELD. (Fe)male? How contaminants can disrupt the balance of sex hormones and affect reproduction in terrestrial wildlife species: 1-150. Scientific Contribution 13. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- JONG, T. De Topstukken uit de diepte. Prehistorische dierenresten uit Noord-Brabant. — *Cranium*: 15: 84-110, 3 bijlagen.
- JONGEJANS, E. & J. DEKKER. De fauna op Doevendaal [Wageningen]. — *Amoeba*, 72 (1): 18-19.
- KAPER, A. Zoogdiermonitoring in 1997. — *Nieuwsbrief* (30) Vleermuiswerkgroep VZZ, 10 (1): 1-2.
- KAPER, A. Zoogdiermonitoring. Een rapportage van de activiteiten in het seizoen 1996-1997: 1-25. Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming, Arnhem.
- KAPER, A. Resultaten vleermuisstellingen in winterkwartieren 1997/98 (excl. mergelgroeven). — *Nieuwsbrief* (31) Vleermuiswerkgroep VZZ, 10 (2): 1-4.
- KAPER, A. & R. DE WIJS. Resultaten wintertellingen vleermuizen census 1996/1997. — *Nieuwsbrief* (30) Vleermuiswerkgroep VZZ, 10 (1): 2-3.
- KAPER, A. & R. DE WIJS. Kolonietellingen vleermuizen. — *Nieuwsbrief* (30) Vleermuiswerkgroep VZZ, 10 (1): 4-8.
- KAPER, A. & R. DE WIJS. Pant/trajecttellingen vleermuizen en tellingen territoria vleermuizen. — *Nieuwsbrief* (30) Vleermuiswerkgroep VZZ, 10 (1): 9-10.
- KAPTEYN, K. [1997]. Monitoring Natuur. Monitoring van uitvoeringsprojecten en meetnetten. Stand van zaken 1997: 1-44. [muizen Spaanderswoud]. Onderzoek, Provincie Noord-Holland.
- KAPTEYN, K. Het vleermuisseizoen loopt het hele jaar. — *Nozoes-nieuws*, 5 (1): 12-13.
- KAPTEYN, K. Rosse vleermuisentelling in Heilo. — *Nozoes-nieuws*, 5 (2): 4-5.
- KASTELEIN, R. Food consumption and growth of marine mammals: i-xiv, 1-647. Harderwijk. Proefschrift Landbouwniversiteit Wageningen.
- KLEEF, H.L. Nieuwe mogelijkheden voor onderzoek aan de boomarter in Nederland. — *De Levende Natuur*, 99: 180-184.
- KLEINE, A.J. Fragmentatie van beverhabitats in de Gelderse Poort: 1-32. Van Hall Instituut, Groningen.
- KLOK, C., A.M. DE ROOS, S. BROEKHUIZEN & R.C. VAN APELDOORN. Effecten van zware metalen op de das. Interactie tussen versnippering en vergiftiging. — *Landschap*, 15: 77-86.

- KLOK, L., G. VAN SLEEUWEN, J. NUSSELEIN & J. MARCELISSSEN. 1e Nacht van de vleermuis in Noord-Brabant. Een terugblik op 4 excursies. — 't Grootoortje, 5 (3): 14-20.
- KLOP, E., C. LODEWIKUS, S. SCHONEK & M. WETERINGS. The reintroduction of the Eurasian otter (*Lutra lutra*) in the Netherlands: A population viability analysis, using the stochastic simulation programs Alex and Vortex. Van Hall Instituut & Aqualutra, Leeuwarden.
- KLIJNSTRA, G.R. Verslag van de vleermuisinventarisatie in het object Visvijverbos, Gelderse Hout, Zuigerplasbos multifunctioneel: [1-20]. Monitoringrapport Staatsbosbeheer.
- KOFFEMAN, N. Blaffend bier der jacht ontkomen. [faunavervalsing-jacht] — Argus, 23 (4): 12-15.
- KOEIJER, A. DE., O. DIEKMAN & P.J.H. REIJNDERS. Modelling the spread of phocine distemper virus among harbour seals. — Bulletin of Mathematical Biology, 60: 585-596.
- KOKSMA, C. Eekhoornest verhuisd. — Zoogdier, 9 (2): 5-5.
- KOMPANJE, E.J.O. Abnormal tailflukes in harbour porpoises *Phocoena phocoena* from the Netherlands (Mammalia: Cetacea, Odontoceti). — Deinsea, 3: 59-76.
- KOMPANJE, E.J.O. Gewone vinvis en witsnuitdolfijn bij Den Helder in begin augustus 1998: een verslag. — Straatgras, 9: 61-663.
- KUITERS, A.T. Ungulates and forest management in the Netherlands. In: J. HUMPHREY, R. GILL & J. CLARIDGE (eds.). Grazing as a management tool in European Forest Ecosystems. - Forestry Commission Technical Paper, 25: 11-19.
- LAMMERS, J. Onderzoek naar de populatieontwikkeling van bevers in Flevoland: een onderzoek naar de verspreiding, de voortplanting en het aantal bevers: 1-21. Van Hall Instituut, Groningen.
- LAMMERTSMA, D. & G.W.T.A. GROOT BRUINDERINK. Zelfredzaamheid van grofwild op de Veluwe. — De Levende Natuur, 99: 268-271.
- LANGE, R. Vleermuistellingen 1997 en 1998. — Natuuronderzoek, 8 (1): 9.
- LARDINOIS, R. Veluwe herten terug in de uiterwaarden? — Nieuwe Wildernis, 4 (1): 26-29.
- LEONARDS, P. PCB's, dioxinen en furanen in kleine marterachtigen uit de Oude Venen. — De Levende Natuur, 99: 189-191.
- LEOPOLD, M.F. & C.J. CAMPHUYSEN. Monitoring Pinkegat: voorkomen van zeevogels en zeezoogdieren in de Noordzeekustzone voor en tijdens de proefboring N7(1997). In: Monitoring proefboringen Noordzeekustzone, NAM, Business Unit Exploratie, Assen.
- LIMPENS, H.J.G.A. Vleermuizen langs de Beekse weg bij Babberich 1998: 1-7, 5 kaarten. Rapport 98.06, Stichting Vleermuisbureau, Geleen.
- LIMPENS, H.J.G.A. Vleermuizen van de St. Jansberg en Mookerheide, de Rivierduintjes en het schiereiland in de Mookerplas 1998: 1-32, 20 kaarten. Rapport 98.09, Stichting Vleermuisbureau, Geleen/Vereniging Natuurmonumenten, 's-Graveland.
- LINDEN, P. VAN DER. Eekhoorns in Noord-Holland: de stand van zaken. — Nozoz-nieuws, 5 (4): 7-8.
- LUNDAHL, M. Vleermuizen onder dak, en dan? — De Steltkluit, 28 (3): 14-16.
- MA, W.C. & N.W. VAN DEN BRINK. Invloed van bodem verontreiniging en verkeer op het populatieherstel van de das (*Meles meles*). Bodem Breed '98. 10^e Nationaal Symposium Bodemonderzoek, Lunteren.
- MELCHERS, M. Dwergspitsmuis eet potvis. — Nozoz-nieuws, 5 (1): 14.
- MERTENS, F. Levensvatbaarheid populaties bepaald met GIS. De waterspitsmuis in Zuid-Kennemerland. — Landinrichting, 38 (1): 17-21.
- MERTENS, F. Kleine zoogdieren in het agrarisch landschap. De ondergrondse woelmuis als indicator en de veldspitsmuis als doelsoort. — Landinrichting, 38 (6): 14-18.
- MERTENS, F. Muntjak: een nieuw zoogdier in Nederland? — Zoogdier, 9 (1): 26.
- MERTENS, F. Amsterdamse waterleidingduinen herbergen kernpopulatie waterspitsmuizen. — Natuuronderzoek, 8 (2): 1-2.
- METSelaar, H.G. Een oude [boommarter]waarneming uit de duinen. — Marterpassen, 6: 24.
- METSelaar, H.G. Nestkasten voor boommarters in Utrecht. — Marterpassen, 6: 26-27.
- MEIJER, A.J.M., G.F.J. SMIT, G.J. BRANDJES & R. MUNTJES. Monitoring faunaverkeersslachtoffers rijkswegen Zeeland, rapportage t/m. 1997: 1-120. Rapport 98.58, Bureau Waardenburg, Culemborg.
- MOLENAAR, J.G. DE & R.J.H.G. HENKENS. Effecten van wildspiegels: een literatuurevaluatie: 1-100. Rapport 362, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen. Zie ook: Boomblad, 10 (6): 10-11.
- MONTIZAAN, M. De vossenlintworm. — Het Edelhert, 33 (1): 25-27.
- MONTIZAAN, M. Wisent op de Veluwe? — Het Edelhert, 33 (3): 21-25.
- MOSTERT, K. Vleermuizen in het invloedgebied van de Rijksweg 15 Maasvlakte-Vaanplein 1998: 1-12, 8 figuren. Rapport 98.01, Stichting Vleermuisbureau, Geleen.

- MOSTERT, K. Overwinterende vleermuizen in Zuid-Holland in de winter 1997-1998. — Nieuwsbrief Zoogdierenwerkgroep Zuid-Holland, 3 (1): [1-7].
- MOSTERT, K. & A. LEFEVRE. De meervleermuis in Nederland en België. — De Levende Natuur, 99: 221-222.
- MULDER, J. Vos op Schiermonnikoog. — Zoogdier, 9 (1): 27.
- MULDER, J. Hoe staat het met het vossenonderzoek? — Hollands Duinen, 33 (12): 33-34.
- MULDER, J. & S. BROEKHUIZEN. Herintroductie van marterachtigen: moet het wel, en hoe dan? — De Levende Natuur, 99: 195-198.
- MÜSKENS, G.D.J.M. Voorlopige resultaten van een onderzoek naar de keuze van dagrustplaatsen van het gezenderde boommartermannetje Mintwintig. — Marterpassen, 6: 34-35.
- MÜSKENS, G.D.J.M. & S. BROEKHUIZEN. Boommartervondsten in Nederland in 1996 en 1997. — Marterpassen, 6: 19-24.
- MÜSKENS, G. & S. BROEKHUIZEN. Steenmarters verplaatsen: slecht voor mens en dier. — Zoogdier, 9 (3/4): 7-10.
- MÜSKENS, G. & S. BROEKHUIZEN. Het leefgebied van een bunzing. — De Levende Natuur, 99: 185-188.
- NEUMEIER, M. [Vertaling uit het Duits, J.A.W. Bruin]. Egels in de tuin: 1-62. Tirion, Baarn.
- NIEUWENHUIZEN, W., R.C. VAN APeldoorn, A. BAK & A.M.G. LAGENDIJK. Effects of habitat fragmentation on the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.). — Säugetierkundliche Informationen, 4: 381-382.
- NIEUWDORP, E. Interactie-experiment grote herbivoren in de Oostvaardersplassen: 1-25. Studentenrapport Hogeschool Delft.
- NIEWOLD, F.J.J. Naar een duurzame Nederlandse beverpopulatie. Voorstel ter ondersteuning van een derde beverpopulatie in het voormalige Zuiderzeegebied: 1-18. Intern rapport Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- NIEWOLD, F.J.J. & A.T. KUITERS. Ontwikkelingen bij de bestrijding van muskusratten en beverratten: groeiende bezorgdheid over effectiviteit, efficiëntie en bijvangsten: 1-9. Intern rapport Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- NIEWOLD, F.J.J., G.J.D.M. MÜSKENS & W.K.R.E. VAN WINGERDEN. De bevers van de Gelderse Poort in 1997: 1-11. Intern rapport Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- NUSSELEIN, J. 3 1/2 maal excursieverslagen Midden-Brabant. — 't Grootootje, 5 (2): 24-27.
- NOLET, B.A. & F. ROSELL. Comeback of the beaver *Castor fiber*: an overview of old and new conservation problems. — Biological Conservation, 83: 165-173.
- NOORDEN, B. VAN, J.P. ONGENAE & J. GERAEDTS. Hamsterkartering Mergelland-West 1998. Voortgangsrapport 3. Provincie Limburg, Maastricht.
- OLFF, H. & S.F. BOERSMA. Langoor. Lange termijn veranderingen in de konijnenstand van Nederlandse duingebieden: oorzaken en gevolgen voor de vegetatie: 1-57. Leerstoelgroep Natuurbeheer en Plantenecologie, Landbouwniversiteit Wageningen.
- OORSCHOT, P. VAN. Laat de korenwolf blijven! — Natuurbehoud, 29 (2): 4-8.
- OS, R. VAN & L. KLOK. Inventarisatie van vleermuizen in het Tongelreepdal. — 't Grootootje, 5 (2): 14-16.
- PILLOT, A.N.A.M. Excursie WBN naar Boerskotten op 4 oktober 1997 [gebruik zoogdieren ecoduct]. — Marterpassen, 6: 9-10.
- POORTER, E.P.R. De vos, de lepelaar en de Fabeltjeskrant. — Het Vogeljaar, 46: 97-106.
- PÖSCHKENS, J. Katten vangen grootoorvleermuizen. — Nieuwsbrief (31) Vleermuiswerkgroep VZZ, 10 (2): 5.
- POTMA, N. & K. VAN DER BURGT. Onderzoek naar het leefgebied en de habitatkeuze van de geherintroduceerde bevers in de Gelderse Poort: 1-48. Van Hall Instituut, Groningen.
- REEST, P.J. VAN DER, J.P. BEKKER, C. DE KRAKER & G. VAN ZUYLEN. De noordse woelmuis op eilanden in de Deltawerken: 1-43. Mededeling 44, Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming, Arnhem.
- REEVES, R.R., C. SMEENK, C.C. KINSE, R.L.B. BROWNELL & J. LIEN. White-beaked dolphin *Lagenorhynchus albirostris* Gray, 1846: 1-30. In: S.H. RIDGWAY & S.R. HARRISON. Handbook of Marine Mammals. The second book of dolphins and porpoises. Academic Press, London.
- REEVES, R.R., R.L. BROWNELL & C.C. KINSE. Atlantic white-sided dolphin *Lagenorhynchus acutus* (Gray, 1828): 31-56. In: S.H. RIDGWAY & S.R. HARRISON. Handbook of Marine Mammals. The second book of dolphins and porpoises. Academic Press, London.
- RIES, E.H., L.R. HILBY & P.J.H. REINDERS. Maximum likelihood population size estimation of harbour seals in the Dutch Wadden sea based on a mark-recapture experiment. — Journal of Applied Ecology, 35: 332-339.
- ROERSMA, J. Muizen vangen met diepvriesvallen bij Petten. — Nozoz-nieuws, 5 (2): 8.
- ROOBEEK, K. Eekhoorns (*Sciurus vulgaris*) in Noord-Kennemerland, hoe lang nog? — Nozoz-nieuws, 5 (1): 8-11.

- ROOBBEEK, K. Wat is er met de eekhoorn aan de hand? — Nozoz-nieuws, 5 (2): 8-9.
- ROSENDAAL, A. VAN. Excursie WBN naar het Kennemerduin [rosse vleermuizen]. — Marterpassen, 6: 8-9.
- RJJKS, M. Vleermuizen aantallen herstellen licht. — Bionieuws, 8 (6): 6.
- SCHLÜTER, D. Jagers in de kou. Ree als groot nieuws. — De Twentsche Courant Tubantia, 8 november 1998: 25-26.
- SMIT, G.F.J., G.J. BRANDJES & A.J.M. MEIJER. Faunaverkeersslachtoffers rijkswegen Noord-Nederland: 1-108. Rapport 97.35, Bureau Waardenburg, Culemborg.
- SMIT, G.F.J., G.J. BRANDJES & A.J.M. MEIJER. Evaluatie faunaverkeersslachtoffers rijkswegen Zeeland: 1-120. Rapport 97.48, Bureau Waardenburg, Culemborg.
- SPOELSTRA, K. Vleermuizen langs de Maasdijk tussen Maasbommel en Dreumel 1998: een studie uitgevoerd in opdracht van DHV Milieu en Infrastructuur ten behoeve van de Projectnota/MER Dijkverbetering Maaslanddijken: 1-12, 2 bijlagen, 5 kaarten. Rapport 98.04, Stichting Vleermuisbureau, Geleen.
- SPOELSTRA, K. Vleermuisinventarisatie Imstenraderbos 1998: 1-5, 1 bijlage, 5 kaarten. Rapport 98.10, Stichting Vleermuisbureau, Geleen/Vereniging Natuurmonumenten, 's-Graveland.
- SPR. Vossenproblematiek in het noorden. — Vanellus, 51 (3): 69-70.
- STAAL, E. De zeldzaamste zoogdiersoort van Nederland [hamster]? — Limburgs Landschap, 25 (1): 22-23.
- STAAL, E. Hamsteren voor de korenwolf. Twee veldhamsterreservaten als resultaat. — Limburgs Landschap, 25 (3): 18-19.
- STAAL, E. Kalmpjes zwemmend [bevers in Noord-Limburg]. — Limburgs Landschap, 25 (4): 23.
- SWAAN, A. Onderzoek naar het effect van de vos op wilde vogels in de duinstreek van Noord-Holland. — Limosa, 71: 172-173.
- TAMIS, W.L.M., G.J.D.M. MÜSKENS, K.J. CANTERS & M. VAN 'T ZELFDE. Potentieel voortplantingsgebied van de boommarter op basis van actuele verspreidingsgegevens. — De Levende Natuur, 99: 175-179.
- TIGGELE, C. VAN. Eikelmuis verhuist! — Zoogdier, 9 (1): 26.
- TILBURG, T. VAN. (1997). Starrevaart, een muizeninventarisatie. — Symbiose, no 2: 10-11.
- TILBURG, T. VAN. Verslag van een populatie- en migratieonderzoek bij muizen op Kempen II. — Amoeba, 72: 156-159.
- TIMMER, J. De wolf en zijn prooidieren. Predatiedynamica - een kwalitatief model. — De Nieuwe Wildernis, 5 (4): 38-51.
- TWISK, P. Vleermuisinventarisatie Landgoed de Wamberg [atlasblok 45-53]. — 't Groottoortje, 5 (1): 10-20.
- TWISK, P. Overzicht [vleermuis]-wintertellingen 97/98. — 't Groottoortje, 5 (2): 10-13.
- VAZQUEZ, M.B.S. Feeding ecology of harbour porpoises, common and bottlenose dolphins and sperm whales in the northeast Atlantic: 1-284. Proefschrift. Universiteit van Aberdeen.
- VEENVLIET, P. Afwijkende egel in Leusden. [pigmentatie-afwijking] — Te Velde, 40: 21.
- VERBEEK, H.D.J. Meervleermuis *Myotis dasycneme* drachtig van tweeling. — Lutra, 40: 89-92.
- VERBOOM, B. The use of edge habitats by commuting and foraging bats: 1-123. Proefschrift Landbouwniversiteit Wageningen/Scientific Contribution 10, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- VERBOOM, B. Vleermuizen in het invloedsgebied van de A12 Ede-Duitse grens 1998: 1-9, 3 figuren. Rapport 98.02, Stichting Vleermuisbureau, Geleen.
- VERBOOM, B. Vleermuizen in het invloedsgebied van de A50 Grijsoord-Valburg-Ewijk 1998: 1-10, 4 figuren. Rapport 98.07, Stichting Vleermuisbureau, Geleen.
- VERHEGGEN, L.S.G.M. Soortenbescherming in het Mergelland, 1996-1999. [vleermuizen op kerkzolders]. — Natuurhistorisch Maandblad, 87: 229-236.
- VERHEGGEN, L.S.G.M. Vleermuizen in het invloedsgebied van de Hanzelijn 1998: een studie uitgevoerd in opdracht van Projectencentrum, NS Railinfrastructuur: 1-26, 1 bijlage, 15 figuren. Rapport 98.03, Stichting Vleermuisbureau, Geleen.
- VERHEGGEN, L.S.G.M. Vleermuizen in het invloedsgebied van de Grote Beek in Gelderland: een verkenning 1998: 1-17, 4 figuren, 1 bijlage. Rapport 98.08, Stichting Vleermuis Bureau, Geleen.
- VLIET, F. VAN DER. Gefladder in het schemer. — Duin, 21 (1): 24-25.
- VLIET, F. VAN DER. Limonadeblikje als muizenval. — Nozoz-nieuws, 5 (1): 15-16.
- VLIET, F. VAN DER. Waterspitsmuis bij Amsterdam. — Nozoz-nieuws, 5 (2): 8.
- VLIET, F. VAN DER. Amsterdamse [zwarte] konijnen illegaal? — Nozoz-nieuws, 5 (4): 9.
- VLIET, F. VAN DER. Vleermuizen en gemeente politiek. — Nieuwsbrief (31) Vleermuiswerkgroep VZZ, 10 (2): 11-12.
- VOCHTELOO, J.D., M.D. SMIT & A.W. DE JONGH. Herintroductie van de otter (*Lutra lutra*) in Nederland. Stichting Otterstation Nederland, Leeuwarden.

- VONK, D. De eekhoorn is terug. — De Houten Haarlemmer, 1 (1): 2.
- WAL, R. VAN DER. Defending the marsh. Herbivores in a dynamic coastal system. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen.
- WANSINK, D. & V. DIJKSTRA. Belangrijke zoogdiergebieden in Nederland. — Zoogdier, 9 (2): 9-15.
- WANSINK, D. & F. VAN DER VLIET. Zoogdieren: 69-74. In: C. BAKKER, R. NOORDHUIS & K.H. PRINS. Biologische monitoring zoete rijkswateren: Watersysteem rapportage Rijn 1995. Nota 97.006. Rijksinstituut voor Zuivering van Afvalwater, Lelystad.
- WIEREN, S. VAN & M. WALLIS DE VRIES. Wolven op de Veluwe? Best mogelijk! — Nieuwe Wildernis, 3: 14-17.
- WIT, J. DE. Veldwerkgroep in Limburg [Vijlenerbos/St. Jansbos]. — Zoogdier, 9 (2): 30.
- WITTE, R.H. Zeehonden in de Delta: 1-32. Rijksinstituut voor Kust en Zee, Den Haag.
- WITTE, R.H., H.J.M. BAPTIST & P.V.M. BOT. Increase of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* in the Dutch sector of the North Sea. — Lutra, 40: 33-40.
- WORM, P.B. Terreingebruik van hoefdieren op de Imbosch in het Nationaal Park Veluwezoom: 1-73. Rapport 344, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- WIJNANDTS, H. Amber: goud uit zee [potvis]. — Veld en Vitrine, 137: 1937-1940.
- WIJSMAN, H.J.W. De reputatie van onze marters en de jacht. — Marterpassen, 6: 41-42.
- WIJSMAN, H.J.W. Marters op ecodacten. — Marterpassen, 6: 43.
- WIJSMAN, H. & H. KLEEF. Boomarmers belaagd door bosuilen en bijen. — Zoogdier, 9 (2): 16-19.
- WIJSMAN, H.J.W. m. m. v. G. D.J.M. MÜSKENS en A. VAN ROSENDAAL. Boomarmers inventarisatie Nederland. — Marterpassen, 6: 12-18.
- WIJSMAN, H.J.W. & W.J. WIJSMAN-BLOK. Een [boomarmers] territorium in 's-Graveland. — Marterpassen, 6: 25.
- ZAGERS, J.J.A. & J.H. BOERSEMA. Infecties met *Baylisascaris procyonis* bij de mens en de wasbeer. — Tijdschrift voor Diergeneeskunde, 123: 471-473.
- ZEILER, J.T. Kleine knagers in het neolithicum. Resten van woelmuizen [vijf soorten] als informatiebron bij landschapsreconstructies. — Paleo-Aktueel, 9: 27-29.
- ZEILER, J.T. & L.I. KOOISTRA. Parklandschap of oerbos? Interpretatie van het prehistorische landschap op bases van dieren- en plantenresten. — Lutra, 40: 65-76.

Bauke Hoekstra
Bornsestraat 118
NL-7601 GJ Almelo
e-mail: bhoekstr.1@hccnet.nl

AANWIJZINGEN VOOR AUTEURS

(1) Artikelen dienen bondig en in één van de Benelux-talen of - bij voorkeur - in het Engels te zijn gesteld. Gebruik een recent nummer van *Lutra* als voorbeeld voor de indeling.

(2) Engelstalige manuscripten beginnen met een 'abstract' van maximaal 250 woorden, gevolgd door een aantal 'key words' en worden afgesloten met een Nederlandse samenvatting, zo nodig door de redactie opgesteld. Nederlands-, Frans- of Duitstalige artikelen hebben vóór de literatuurlijst in ieder geval een Engelstalige 'summary', eventueel gevolgd door een beknopte 'Samenvatting', 'Résumé' of 'Zusammenfassung'. In Nederlands-, Frans- en Duitstalige artikelen worden de bijschriften van tabellen, figuren en foto's voorzien van een Engelse vertaling. In Engelstalige artikelen worden de bijschriften zo nodig door de redactie voorzien van een Nederlandse vertaling.

(3) Manuscripten worden op A4-papier met dubbele regelafstand en in drievoud toegezonden aan de redactiesecretaris: Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming (VZZ), Redactie *Lutra*, Oude Kraan 8, NL-6811 LJ Arnhem, Nederland. Daarnaast wordt een digitale versie aangeleverd op een 3,5 inch diskette in Word Perfect (max.6.x), Word 97 of ASCII format. Bijschriften van figuren en tabellen worden op een aparte pagina bijeen gezet, na het adres van de auteurs. De tabellen en figuren volgen daarna, elk op een afzonderlijke pagina. Sluit van gedigitaliseerde figuren of tekeningen ook de bestanden bij in een format dat ook in Word kan worden geopend.

(4) Maak de tekst niet op. Regels niet uitsluiten en gebruik geen afbrekingen. Gebruik alleen harde returns om een nieuwe alinea of regel in een tabel te beginnen. Gebruik bij het maken van kolommen in tabellen tabs en geen spaces of de tabelfunctie.

(5) Hoofdletters worden in de tekst alleen gebruikt waar dit volgens de spellingvoorschriften vereist is. Dus niet Noordse Woelmuus, maar: noordse woelmuus. Afgezien van de beginletter, worden de namen van auteurs of andere personen in de tekst niet in hoofdletters geschreven; dit wordt wel gedaan in de titel en de literatuurlijst.

(6) Van de soorten die in het artikel met hun Engelse, Nederlandse, Franse of Duitse naam worden genoemd, wordt na de eerste maal de wetenschappelijke naam in *cursief* geplaatst. Van de soorten die het hoofdonderwerp van het artikel vormen, wordt de wetenschappelijke naam zo nodig gevolgd door de auteursnaam en, na een komma, het jaartal van beschrijving. Bij verandering of latere toevoeging van de genusnaam worden auteursnaam en jaartal tussen haakjes geplaatst. Dus: huismuis *Mus domesticus* Ratty, 1772 en grote bosmuis *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834). Alleen de naam van Linnaeus mag worden afgekort: bosmuis *Apodemus sylvaticus* (L., 1758). Bij herhaling van de wetenschappelijke naam wordt de genusnaam afgekort, dus: *M. domesticus*. Familiennamen worden niet *cursief* geplaatst, dus: muridae.

(7) Afkortingen dienen zoveel mogelijk te worden vermeden. Lange namen van organisaties worden de eerste maal voluit geschreven met daarachter tussen haakjes de gebruikelijke afkorting en verder alleen met de afkorting vermeld. Dus: Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming (VZZ) en daarna VZZ.

(8) Getallen tot en met twaalf worden in de lopende tekst in letters geschreven, tenzij ze deel uitmaken van een datum, grootheid of reeks getallen. In de tekst worden namen van maanden voluit geschreven, dus: 1 augustus 1999; in tabellen en lijsten: 1-8-1999.

(9) Literatuurverwijzingen worden in de tekst als volgt weergegeven: Boshamer & Lina (1999) of tussen haakjes (Boshamer & Lina, 1999). Bij meer auteurs in de tekst aanhalen als: Holsbeek et al., 1999 (niet *et al.*). Bij meerdere verwijzingen worden deze eerst in chronologische en vervolgens in alfabetische volgorde gezet. Gegevens die oorspronkelijk niet vermeld, maar wel bekend zijn, worden tussen rechthoekige haken gezet: (van Wijngaarden & van de Peppel, [1964]).

(10) Voorbeeld van een literatuurlijst:

- DIEPENBEEK, A. VAN., 1999. Veldgids diersporen. Sporen van gewervelde landdieren: 1-403. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht.
- DIJKSTRA, V., 1997. Belangrijke zoogdiergebieden in Nederland: 1-142. Mededeling 37, Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming, Utrecht.
- HOEKSTRA, B., 1992. Egel *Erinaceus europaeus* L., 1758: 17-21. In: S. BROEKHUIZEN, B. HOEKSTRA, V. VAN LAAR, C. SMEENK & J.B.M. THISSEN (eds), Atlas van de Nederlandse zoogdieren. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht.
- WIJNGAARDEN, A. VAN & J. VAN DE PEPPEL, [1964]. De otter, *Lutra lutra* (L.) in Nederland: 1-132, fig. 1-8. Rapport Rijksinstituut voor Veldbiologisch Onderzoek ten behoeve van het Natuurbehoud (RIVON), Bilthoven.
- WITTE, R.H., H.J.M. BAPTIST & P.V.M. BOT., 1998. Increase of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* in the Dutch sector of the North Sea. - *Lutra* 40: 33-40.

De namen van tijdschriften worden niet afgekort. Dus niet: Z. Säugetierk., maar: Zeitschrift für Säugetierkunde. Let op: de literatuurlijst wordt in het manuscript niet opgemaakt met tabs of inspringen, dat doet de redactie.

(11) Figuren of tekeningen dienen op schoon, wit of transparant papier en in diep zwart te worden aangeleverd. Deze zijn bij voorkeur afgedrukt met tenminste 600x600 dpi. Gebruik voor de schaalgrootte een maatstreeptje of afstands-balk en geen getal. Het nummer van de figuur en de naam van de eerste auteur dient buiten de figuur met potlood te worden aangegeven. Foto's, zwart-wit of in kleur, moeten scherp zijn en op glanzend papier afgedrukt. Ook dia's zijn toegestaan.

(12) Geef in de begeleidende brief aan dat publicatie van het bewuste stuk niet elders plaats vindt of gaat vinden en in welk format de bijgesloten bestanden zijn.

LUTRA

DEEL 43

2000

NUMMER 1

INHOUD

KITCHENER, A.C. Are cats really solitary?	1
MOSTERT, K. & J.P. BEKKER. Afwijkende kiezen in onderkaken bij de veldmuis <i>Microtus arvalis</i>	11
KEIJL, G.O. & K. MOSTERT. Bruine ratten <i>Rattus norvegicus</i> op Vlieland en Terschelling	17
KLOSKOWSKI, J. The distribution of otter <i>Lutra lutra</i> spraints in relation to habitat exploitation in a fish-pond area, south-east Poland	19
MADSEN, A.B. & B. GAARDMAND. Otter <i>Lutra lutra</i> monitoring in Denmark based on spraint surveys, collected carcasses and reported observations	29
HOVENS, J.P.M., K.H. TUNGALAKTUJA, T. TODGERIL & D. BATDORJ. The impact of wolves <i>Canis lupus</i> (L., 1758) on wild ungulates and nomadic livestock in and around the Hustain Nuruu Steppe Reserve (Mongolia)	39
HINKEL, H. Sven Dijkgraaf (1908-1995) und seine Experimente mit Fledermäusen	51
NOLET, B. Boekbespreking (F.J.J. Niewold & D.R. Lammertsma. Ruim 10 jaar bevers in de Biesbosch: een evaluatie van de populatieontwikkeling in de periode 1994-1999)	61
HOEKSTRA, B. Publicaties over recente zoogdieren van Nederland, verschenen in 1998	64