

Zeitschrift:	Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern
Herausgeber:	Naturforschende Gesellschaft in Bern
Band:	55 (1998)
Artikel:	Habitatsveränderungen, genetische Variabilität und mögliche Schutzmassnahmen für die Juraviper, "Vipera aspis", in der Nordwestschweiz
Autor:	Jäggi, Christoph
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-318604

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 31.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

CHRISTOPH JÄGGI*

Habitatsveränderungen, genetische Variabilität und mögliche Schutzmassnahmen für die Juraviper, *Vipera aspis*, in der Nordwestschweiz

Inhalt

1. Einleitung	136
2. Allgemeine Angaben	138
2.1 Die Biologie der Juraviper	138
2.2 Das Untersuchungsgebiet	138
3. Die Verbuschung und Verwaldung der Vipernhabitatem	139
3.1 Einleitung	139
3.2 Methoden	140
3.3 Ergebnisse	142
3.4 Diskussion	145
4. Die genetische Variabilität der Juraviper in der Nordwestschweiz	146
4.1 Einleitung	146
4.2 Methoden	147
4.2.1 Das Sammeln der DNS-Proben und die Populationen	147
4.2.2 Die molekularbiologische Technik (RAPD)	148
4.2.3 Die Datenauswertung	149
4.3 Ergebnisse	150
4.3.1 Die Variation der RAPD-Bandenmuster	150
4.3.2 Die genetische Variabilität zwischen Populationen und Regionen	150
4.3.3 Die genetische Variabilität innerhalb der Populationen	152
4.4 Diskussion	153
5. Konsequenzen für den Schutz der Juraviper	154
6. Dank	155
7. Literaturverzeichnis	156

Abstract: The Asp viper (*Vipera aspis*) went extinct at several localities in north-western Switzerland during the past decades. The present study shows that localities where the species went extinct are overgrown by forest, whereas localities where *V. aspis* still occurs are free of forest. The genetic variability of the extant viper populations in the study area does not follow any geographic pattern. This suggests that gene flow may have occurred until recently within a large area of the snake's distribution area. The present study also shows that small populations have a smaller genetic variability than large ones. To preserve the genetic variability it is important to protect not only the small, but also the large populations. Translocations of vipers from large into small populations are accompanied by many problems, e.g. the introduction of pathogens or locally maladaptive animals. Therefore, it is better to maintain the habitat suitable for the viper by regularly cutting the new-growing bushes and trees. Large populations can be promoted by enlarging the area of their habitat and connecting them with neighbouring populations.

Zusammenfassung: In den letzten paar Jahrzehnten ist die Juraviper (*Vipera aspis*) in der Nordwestschweiz an vielen Standorten ausgestorben. Die Studie zeigt, dass etliche dieser Standorte heute stärker verwaldet sind als solche, an denen die Juraviper noch vorkommt. Die genetische Variation der Populationen im Untersuchungsgebiet zeigt kein geographisches Muster, was darauf hindeutet, dass bis vor kurzer Zeit Genfluss über grosse Distanzen noch möglich war. Die Studie zeigt weiter, dass kleine Populationen eine kleinere genetische Variabilität aufweisen als grosse Populationen. Für die Erhaltung der genetischen Variabilität der Art ist auch die Förderung von grossen Populationen notwendig. Eine Translokation von Tieren aus grossen in kleine Populationen bringt viele Probleme mit sich, z.B. können Parasiten und Krankheitserreger eingeschleppt oder lokal schlecht angepasste Tiere ausgesetzt werden. Es ist daher sinnvoller, die Erhaltung und Förderung grosser Populationen mittels grossräumiger Aufwertungsmassnahmen und Vernetzung der bestehenden und potentiellen Lebensräume zu erreichen.

1. Einleitung

Der Mensch hat seit Jahrhunderten seine Umwelt gestaltet und verändert. Durch kleinräumige Rodungen und extensiven Ackerbau schuf er viele neue Biotope und somit Lebensräume für eine Vielzahl von Pflanzen- und Tierarten. Daraus resultierte im 19. Jahrhundert die grösste Biodiversität in Zentraleuropa. Im Zuge der Industrialisierung, der Intensivierung der Landwirtschaft und der gleichzeitigen Aufgabe von traditionell genutzten Flächen, der gesteigerten Bautätigkeit sowie der veränderten Waldnutzung gingen viele Kleinstrukturen verloren, und die Landschaft verarmte (WIESLI 1973, EWALD 1978, TANNER und ZOLLER 1996). Die Veränderung und Zerstörung der

Lebensräume führt zum lokalen Aussterben von Arten (EHRLICH 1994, THOMAS und MORRIS 1994, DELIS et al. 1996), und somit nimmt die lokale Biodiversität ab. Eine Tiergruppe, welche sensibel auf Habitatsveränderungen reagiert, ist die der Reptilien. Reptilien sind auf reich strukturierte Lebensräume angewiesen (SCHWEIZER 1971, MADSEN 1984, MONNEY 1992, RUBIO und CARRASCAL 1994) und werden daher stark durch Veränderungen in der Vegetationsstruktur beeinflusst (BALLINGER und WATTS 1995, GOLDINGAY et al. 1996).

Eine Reptilienart, die unter Habitatsveränderungen leidet, ist die Juraviper (*Vipera aspis*). Aufgrund des grossen Interesses, das dieser Schlangenart seit langer Zeit entgegengebracht wird, ist ihre frühere und heutige Verbreitung gut bekannt und daher ihr Rückgang nachvollziehbar. Sie war zu Beginn dieses Jahrhunderts in der Nordwestschweiz recht häufig anzutreffen (FISCHER-SIGWART 1911, HUBER 1917, BAUMANN 1924, KELLER-ZSCHOKKE 1941, SCHWEIZER 1971, KRAMER und STEMMER 1986). In den letzten 50 bis 60 Jahren sind jedoch an vielen Standorten die Vipern verschwunden und heute wahrscheinlich ausgestorben (SCHWEIZER 1971, MÜLLER 1976, MOSER et al. 1984, P. BRODMANN pers. Mitteilung). Die Juraviper gilt daher im nordöstlichen Jura als «gefährdet» (GROSSENBAKER und HOFER 1994) und «regional vom Aussterben bedroht» (HOTZ und BROGGI 1982). Die Populationen im nordöstlichen Jura befinden sich am Rand des Verbreitungsareals der Viper, welches sich von Nordspanien über die Pyrenäen und Mittelfrankreich bis nach Sizilien erstreckt (Abb. 1). Randpopulationen unterscheiden sich häufig genetisch von den zentralen Populationen. Sie können deshalb wichtig für die Anpassungsfähigkeit einer Art an sich verändernde Umweltbedingungen sein (LESICA und ALLENDORF 1995). Auch aus diesem Grund ist es notwendig, das weitere lokale Aussterben der Juraviper in der Nordwestschweiz zu verhindern.

Die häufig erwähnten potentiellen Rückgangsursachen sind vielfältig. So wurden (und werden wohl z.T. immer noch) Schlangen von vielen Leuten aus unbegründeter Abscheu oder Angst getötet, für wissenschaftliche Zwecke und Museen gesammelt oder von Tierhändlern gefangen. Im weiteren hatte die Ausweitung der Bauzonen und damit die Vergrösserung der Siedlungen die Zerstörung dorfnaher Lebensräume der Juraviper zur Folge. Viele Kleinstrukturen in der Landschaft, wie Hecken, Trockenmauern oder Lesesteinhaufen, sind als Folge der Intensivierung der Landwirtschaft zerstört worden (EWALD 1978, TANNER und ZOLLER 1996) und damit als potentielle Lebensräume für die Vipern und andere Reptilienarten verlorengegangen. Eine veränderte, d.h. weniger intensive Forstwirtschaft führte dazu, dass schwer zugängliche und somit forstwirtschaftlich unrentable Gebiete aufgegeben wurden und diese heute wieder dichter bewaldet sind. Im weiteren wurden im Zuge der landwirtschaftlichen Intensivierung viele unrentable Weiden aufgegeben, welche in der Folge verbuschten und verwaldeten. Heute ist im Jura eine grössere Fläche mit Wald bestockt als noch vor ein paar Jahrzehnten (WIESLI 1973). Der Bau und Ausbau von Strassen und Bahnlinien führte zu einer zunehmenden Fragmentierung der verschiedensten Lebensräume. Juravipern reagieren stark auf die Fragmentierungen ihrer Lebensräume (LUISELLI und CAPIZZI 1997), und etliche der verbliebenen Vipernpopulationen dürften heute von-

einander isoliert und oft klein sein. Sie weisen daher möglicherweise ähnliche Inzuchterscheinungen auf, wie sie in einer isolierten Kreuzotternpopulation (*Vipera berus*) in Schweden nachgewiesen wurden (MADSEN et al. 1996).

Die Ursachen für das lokale Aussterben der Juraviper variieren von Standort zu Standort und sind wohl oft eine Kombination der oben aufgeführten Faktoren. In der vorliegenden Arbeit wurden zwei dieser Faktoren untersucht: erstens die Verbuschung und Verwaldung der Vipernhabitatem und zweitens die Folgen der Isolation auf die genetische Variabilität der einzelnen Populationen. Aus den Ergebnissen der Studie werden Massnahmen zum Schutz und zur Erhaltung der Juraviper abgeleitet.

2. Allgemeine Angaben

2.1 Die Biologie der Juraviper

Die Juraviper, auch Aspisviper (*V. aspis*) genannt, ist neben der Kreuzotter (*V. berus*) die einzige einheimische Giftschlange. Sie kann bis 80 cm lang (KRAMER und STEMMER 1988) und über 25 Jahre alt werden (SAINT-GIRONS 1952). Im Untersuchungsgebiet (s. unten) beginnt die Aktivitätsperiode Mitte März und endet im Oktober (MOSER et al. 1984). Die Juraviper ist ovovipar, d.h., die Weibchen bringen im September 4 bis 16 vollständig entwickelte und selbständige Junge zur Welt. Diese fressen vor allem junge Eidechsen (KRAMER und STEMMER 1988, MONNEY 1995), während sich die Adulaten vorwiegend von Kleinsäugern und Eidechsen und nur selten von Amphibien oder bodenbrütenden Vögeln ernähren (MONNEY 1990, 1995). Detailliertere Angaben zur Biologie der Juraviper machen SAINT-GIRONS (1952) und NAULLEAU (1997) in ihren umfassenden Arbeiten.

Das Verbreitungsareal von *V. aspis* mit ihren sechs Unterarten erstreckt sich von den Pyrenäen über Mittelfrankreich bis zur Loire im Norden und über die westlichen Alpen bis nach Südalitalien und Sizilien im Süden (BRODMANN 1987, NAULLEAU 1997; Abb. 1).

2.2 Das Untersuchungsgebiet

Die vorliegende Studie wurde im Schweizer Jura am nordöstlichen Rand des Verbreitungsareals von *V. aspis* durchgeführt. Das Untersuchungsgebiet liegt südlich von Basel und hat eine Ausdehnung von rund 120 x 45 km. Es befindet sich zwischen 350 und 1600 m über dem Meeresspiegel und wird von fünf bis sieben parallelen Bergketten von Südwesten nach Nordosten durchquert. In den Talsohlen befinden sich zahlreiche Siedlungen, Verkehrsachsen und z.T. intensiv bewirtschaftetes Landwirtschaftsgebiet, während die Bergflanken vorwiegend mit Wald und Trockenwiesen bedeckt sind. Dazwischen befinden sich z.T. ausgedehnte Felsfluren. Die untersuchten Populationen der Juraviper befinden sich zwischen 380 und 880 m ü.M. Aus Gründen des Artenschutzes werden an dieser Stelle keine genauen Fundortangaben gemacht.

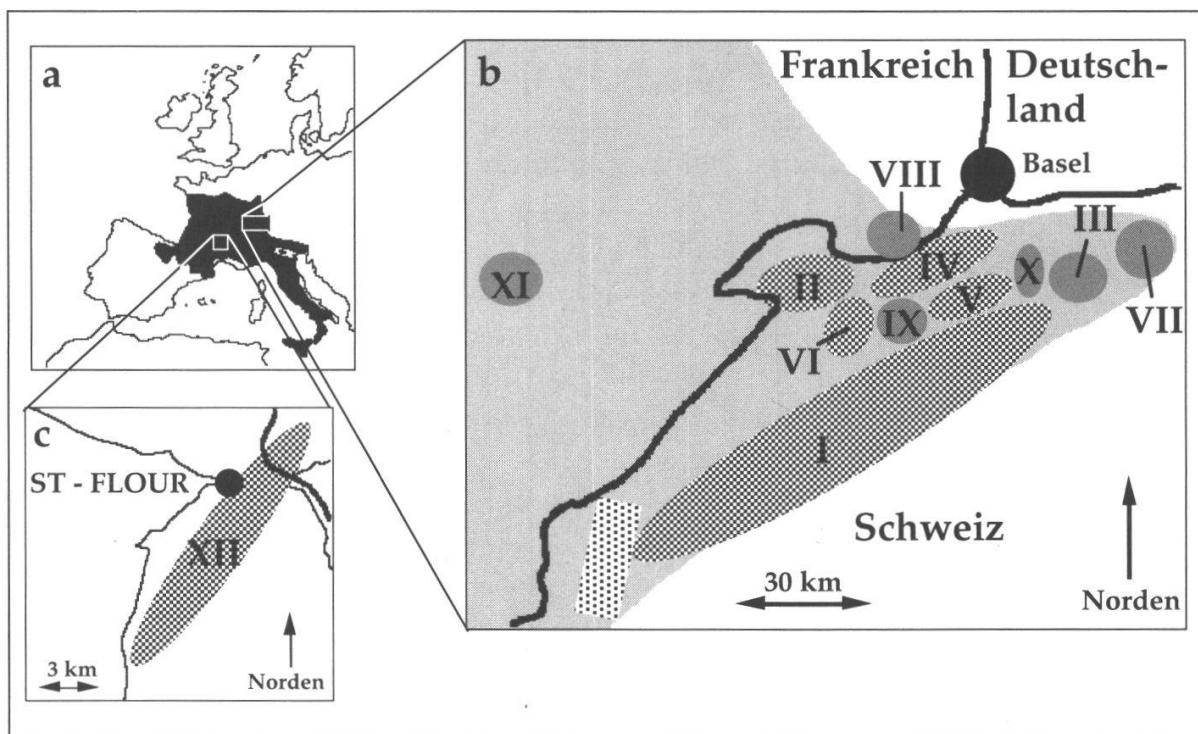


Abbildung 1: a) Verbreitungsgebiet von *V. aspis* (nach NAULLEAU 1997); b) das Untersuchungsgebiet im Jura. Die dunkleren Flächen stellen die geographischen Regionen für die genetische Untersuchung dar; c) das Untersuchungsgebiet um St-Flour, Frankreich. Die Linien sind Überlandstrassen resp. eine Autobahn (fett).

3. Die Verbuschung und Verwaldung der Vipernhabitatem

3.1 Einleitung

Die Waldfläche der Schweiz hat seit dem Beginn des 20. Jahrhunderts stetig zugenommen (ANONYMUS 1921, 1995), so auch im Jura (WIESLI 1973). Die Ursachen dafür sind die veränderten Anforderungen in der Land- und Forstwirtschaft. Einerseits verbuschen und verwalden viele Weiden, welche nicht mehr bewirtschaftet werden, und andererseits hat der Brennholzbedarf stark abgenommen, so dass relativ felsige und unzugängliche Gebiete heute nicht mehr forstlich genutzt werden. Diese beiden Habitatstypen bieten der Juraviper jedoch gute Lebensbedingungen.

Unter Herpetologen ist die Verbuschung und Verwaldung der Lebensräume die am häufigsten genannte Ursache für den Rückgang der Juraviper in der Nordwestschweiz. In dieser Studie wurden verschiedene Habitatsvariable an aktuellen und an ehemaligen Vipernstandorten erfasst und miteinander verglichen. Insbesondere wurden Daten zur geographischen Lage, zum Habitatstyp, zu den Boden- und Vegetationsstrukturen, den Busch- und Baumdichten sowie den Busch- und Baumgrößen gesammelt.

3.2 Methoden

Verschiedene Habitatsvariable wurden an Standorten, an denen heute noch Juravipern leben (aktuelle Vipernstandorte), und an Standorten, an denen sie höchstwahrscheinlich während der letzten 60 Jahre ausgestorben sind (ehemalige Vipernstandorte), quantifiziert und miteinander verglichen. Als Messpunkte an aktuellen Vipernstandorten wurden die genauen Stellen ausgewählt, an denen in den Jahren 1994–96 Vipern beobachtet wurden (Sonnenplätze). An fünf Standorten wurden sechs Sonnenplätze und an je zwei Standorten sieben respektive acht Sonnenplätze untersucht. Insgesamt wurden also an den neun aktuellen Vipernstandorten 60 Sonnenplätze erfasst. An ehemaligen Vipernstandorten musste ein anderes Vorgehen zur Festlegung der Messpunkte gewählt werden. An drei Standorten konnten Herpetologen einen und an je einem Standort zwei respektive drei Sonnenplätze zeigen, wo sie früher Vipern beobachtet hatten (P. HIS, R. LEHMANN, F. STADLER, E. WERTHMÜLLER pers. Mitteilungen). Zur Ergänzung wurden an zwei Standorten vier, an drei Standorten fünf und an vier Standorten sechs Stellen ausgewählt, welche aufgrund ihrer Lage und Struktur (besonnt und Versteckmöglichkeiten) für Vipern heute noch als geeignet betrachtet wurden. An zwei ehemaligen Vipernstandorten war es möglich, die auf diese Art festgelegten Messpunkte mit den von den Herpetologen gezeigten Sonnenplätzen zu vergleichen. Die beiden Typen von Messpunkten unterschieden sich in keiner der gemessenen Variablen signifikant voneinander (Mann-Whitney *U*-Tests, in allen Fällen $p > 0.05$), und daher werden in der Folge alle Messpunkte als Sonnenplätze bezeichnet. An einem weiteren ehemaligen Standort ist in den Jahren 1976–79 eine Studie durchgeführt worden, in der die Sonnenplätze der Vipern detailliert beschrieben sind (MOSER et al. 1984). Acht von diesen Sonnenplätzen sind für die vorliegende Studie berücksichtigt worden. Insgesamt wurden an den zehn ehemaligen Vipernstandorten 63 Sonnenplätze untersucht.

Zur Erfassung der Umweltvariablen an jedem Sonnenplatz wurden die Methoden von DUESER und SHUGART (1978) und REINERT (1984a, b) in angepasster Form übernommen. In einem Umkreis von 2 m Durchmesser um den exakten Aufenthaltsort einer Schlange wurden die Deckungsgrade verschiedener Strukturen geschätzt (*Tab. 1*). Diese Stelle war auch das Zentrum von vier Quadranten, von denen zwei nördlich und zwei südlich des Sonnenplatzes lagen. Die Definitionen der Umweltvariablen und ihre Messmethoden sind in der *Tabelle 1* aufgeführt. Die Datenaufnahme erfolgte von Juni bis Oktober 1996.

Bedingt durch die Sonnenbahn beschatten und beeinflussen die Büsche und Bäume in den südlichen Quadranten einen Sonnenplatz im Verlauf eines Tages stärker als diejenigen in den nördlichen Quadranten. Dieser Effekt wird noch dadurch verstärkt, dass sich die meisten Vipernstandorte an Hängen, welche nach Süden exponiert sind, befinden (*Tab. 2*). Aus diesem Grund wurden die statistischen Auswertungen für die nördlichen Quadranten getrennt von den südlichen durchgeführt. Die statistischen Tests wurden mit dem Computerprogramm StatView 4.5 (ABACUS CONCEPTS 1992–1995) durchgeführt.

Tabelle 1: Definitionen und Messmethoden der Habitatsvariablen, welche je an 5–8 Sonnenplätzen an jedem aktuellen und ehemaligen Vipernstandort erfasst wurden.

Habitatsvariable	Kategorien, Klassen, Einheit	Messmethode
Exposition	In Graden (°), Norden = 0°, Süden = 180°	Kompass
Höhe über Meer	Meter über Meer	Aus Karten abgelesen (1:25 000).
Habitattyp	Waldrand, Wiese, Strassenrand, Wald, Felsensteppе, Geröll, Buschzone, Steinmauer	In einem Umkreis von 20–30 m Durchmesser um den Sonnenplatz wird das Habitat einem oder mehreren Habitattypen zugeordnet.
Hangneigung beim Sonnenplatz	4 Klassen: 0–18°, 19–35°, 36–60°, 61–90°	Die Hangneigung an jedem Sonnenplatz wird klassifiziert.
Deckung der Boden- und Vegetationsstrukturen am Sonnenplatz	Fels, kleine Steine ($\varnothing < 5$ cm), mittelgrosse Steine ($6–20$ cm), grosse Steine (> 20 cm), Erde, Streu, Altholz, Kräuter und Gräser, Stauden, Büsche, Bäume, Weg/Strasse	Der Deckungsgrad von jeder Boden- und Vegetationsstruktur wird in einem Umkreis von 2 m Durchmesser um den Sonnenplatz herum auf 10% genau geschätzt.
Häufigkeit von verholzten Pflanzen	Busch: ein oder mehrere verholzte Stämme wachsen von einem zentralen Punkt aus, SDB < 5 cm (SDB: Stammdurchmesser auf Brusthöhe) Kleiner Baum: SDB 5–15 cm Grosser Baum: SDB > 15 cm	In jedem Quadranten wird die Präsenz von einem Busch, einem kleinen oder grossen Baum erfasst. Maximal vom Sonnenplatz gemessene Distanz: 30 m.
Distanz zu den Holzpflanzen	Distanz vom Sonnenplatz zum nächsten Busch, zum nächsten kleinen und grossen Baum (in m, auf 10 cm genau)	Als Mass für die Dichte der Holzpflanzen werden in jedem Quadranten die Distanzen vom Sonnenplatz zum nächsten Busch, kleinen und grossen Baum gemessen.
Buschhöhe	Auf 10 cm genau	In jedem Quadranten wird die Höhe des nächsten Busches gemessen.
SDB der kleinen und grossen Bäume	Gemessen in cm	In jedem Quadranten wird der SDB des nächsten kleinen und grossen Baumes gemessen.
Baumtyp	Laub- oder Nadelbaum	In jedem Quadranten wird der Baumtyp des nächsten kleinen und grossen Baumes bestimmt.

3.3 Ergebnisse

Die aktuellen Vipernstandorte unterscheiden sich weder in der Exposition, Höhe über Meer noch in der Neigung von ehemaligen Vipernstandorten (*Tab. 2*). Alle aktuellen und acht der zehn ehemaligen Vipernstandorte befinden sich an süd- bzw. südöstlich exponierten Hängen. Die beiden restlichen ehemaligen Standorte sind nach Westen respektive Südwesten orientiert. Alle Vipernstandorte liegen zwischen 380 und 880 m ü.M.

In der Zusammensetzung des Habitats um die Sonnenplätze unterscheiden sich die aktuellen Vipernstandorte signifikant von ehemaligen Vipernstandorten. Die Sonnenplätze an aktuellen Standorten liegen häufiger an Wald- und Strassenrändern oder in Weiden, während sich die Sonnenplätze an ehemaligen Vipernstandorten häufiger im Wald befinden (*Abb. 2*).

Aktuelle und ehemalige Vipernstandorte unterscheiden sich nicht im Deckungsgrad der Boden- und Vegetationsstrukturen. Streu, Erde, mittelgrosse Steine und Kräuter und Gräser sind die häufigsten Strukturen an einem Sonnenplatz (*Tab. 2*).

In den beiden Gruppen von Standorten kommen gleich viele Büsche vor, hingegen unterscheiden sie sich in der Häufigkeit der Bäume (*Tab. 3*). In den südlichen Quadranten sind kleine Bäume an aktuellen Vipernstandorten weniger häufig als an ehemaligen Standorten. Ein ähnlicher Trend kann auch für die kleinen Bäume in den nördlichen

Tabelle 2: Habitatsvariable, gemessen an aktuellen ($n = 9$) und ehemaligen Vipernstandorten ($n = 10$). Die Mann-Whitney U -Tests wurden mit den Medianwerten von jedem Vipernstandort durchgeführt. Mittelwerte (\bar{x}), Standardabweichungen (Sd) und Streuungsintervalle (Min.–Max.) basieren auf diesen Medianwerten.

Variable	aktuelle Vipernstandorte			ehemalige Vipernstandorte			p
	\bar{x}	Sd	Min.–Max.	\bar{x}	Sd	Min.–Max.	
Exposition (°)	176.6	17.2	147–202	179.2	43.8	120–250	0.96
Höhe über Meer (m)	644.3	153.1	387–870	649.5	179.0	420–875	0.90
Hangneigung (Klassifikation)	3 ^{a)}	–	1–4	4 ^{a)}	–	1–4	0.74
Strukturdeckung am Sonnenplatz (%)							
Felsen	5.5	11.5	0–35	12.5	20.4	0–50	0.83
Kleine Steine	14.7	17.1	0–50	21.5	15.4	0–40	0.27
Mittelgrosse Steine	11.1	16.1	0–50	19.0	16.4	0–50	0.22
Grosse Steine	2.7	6.6	0–20	3.5	5.7	0–15	0.77
Erde	18.8	14.3	0–40	20.0	13.1	5–40	0.96
Streu	30.0	13.8	7.5–50	31.5	15.6	5–60	0.87
Altholz	4.7	7.1	0–20	4.5	7.9	0–25	0.85
Kräuter und Gräser	26.1	26.4	0–80	23.0	15.4	0–40	0.96
Stauden	8.8	7.8	0–20	2.0	6.3	0–20	0.06
Büsche	21.9	13.6	0–45	17.0	13.5	0–50	0.30
Bäume	8.8	12.9	0–35	18.0	31.2	0–95	0.74
Weg/Strasse	0.5	1.6	0–5	0.0	0.0	0–0	0.68

^{a)} Median

Quadranten festgestellt werden. Tendenziell gibt es mehr grosse Bäume an ehemaligen Vipernstandorten als an aktuellen Standorten.

Die Distanz vom Sonnenplatz zu dem am nächsten stehenden Busch und Baum ist ein mögliches Mass für die Dichte der Holzpflanzen. Die Distanzen zu den nächsten Büschen in den nördlichen und den südlichen Quadranten unterscheiden sich in den beiden Gruppen von Vipernstandorten nicht (*Tab. 3*). Die Distanzen zu den nächsten kleinen und grossen Bäumen unterscheiden sich jedoch an aktuellen von denen an ehemaligen Vipernstandorten. An Standorten, an denen die Vipern ausgestorben sind, stehen in den nördlichen Quadranten die kleinen und die grossen Bäume näher bei den Sonnenplätzen als an aktuellen Vipernstandorten. In den südlichen Quadranten trifft dies für die kleinen Bäume und tendenziell auch für die grossen Bäume zu.

Zwischen aktuellen und ehemaligen Vipernstandorten gibt es keine Unterschiede in der Höhe der Büsche sowie dem Stammdurchmesser auf Brusthöhe (SDB) der kleinen und grossen Bäume. Eine Ausnahme bilden nur die kleinen Bäume in den südlichen Quadranten, welche an aktuellen Vipernstandorten einen grösseren SDB als an ehemaligen Standorten aufweisen (*Tab. 3*).

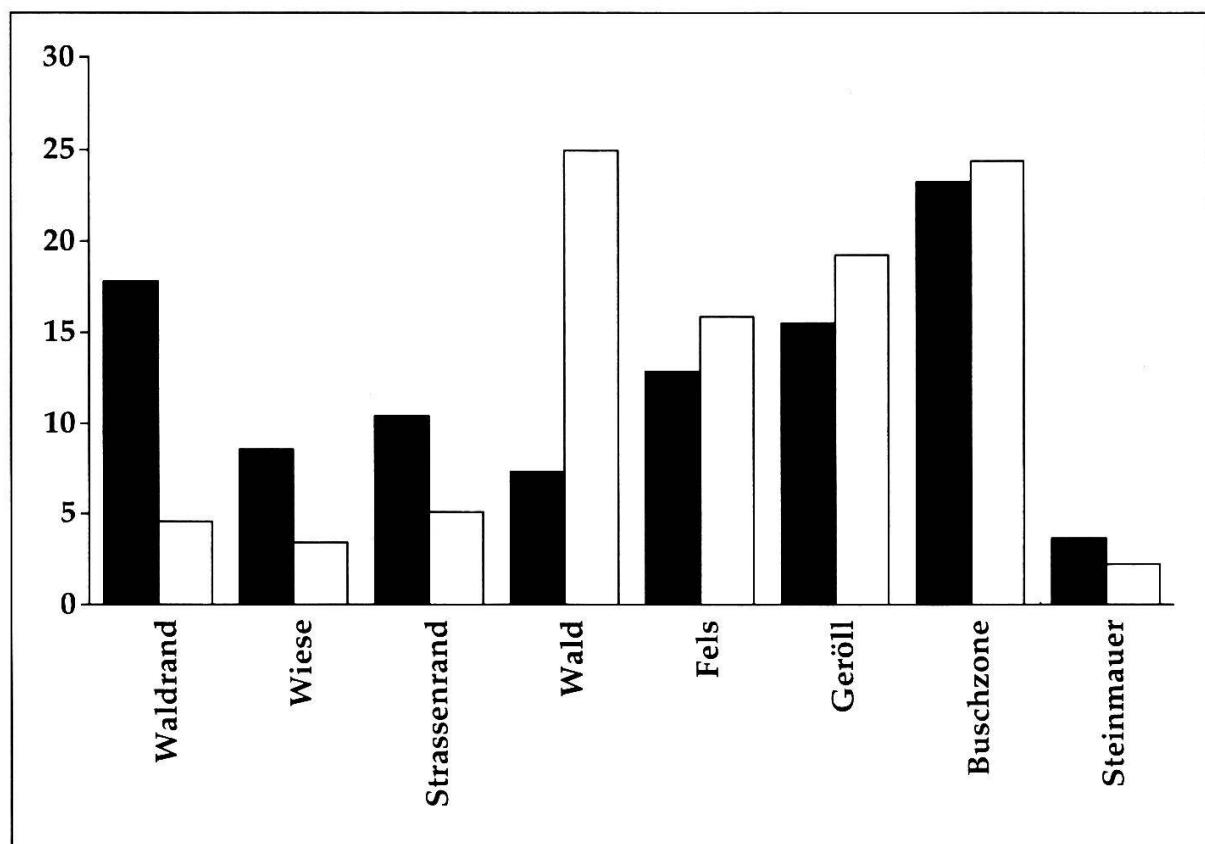


Abbildung 2: Häufigkeiten der verschiedenen Habitattypen um die Sonnenplätze. An 9 aktuellen Vipernstandorten (dunkle Säulen) wurden bei 60 Sonnenplätzen insgesamt 163 Klassifikationen und an 10 ehemaligen Vipernstandorten (helle Säulen) bei 63 Sonnenplätzen 176 Klassifikationen vorgenommen. Die beiden Gruppen unterscheiden sich signifikant in der Häufigkeitsverteilung der Habitattypen ($\chi^2 = 37.1$, F.G. = 7, $p < 0.0001$).

Tabelle 3: Habitatsvariable (siehe Tab. 1) von 9 aktuellen und 10 ehemaligen Vipernstandorten. Der Anteil aller Quadranten eines Standortes, in denen verholzte Pflanzen vorkommen, ergibt deren Häufigkeit. Für die Auswertungen wurden an jedem Vipernstandort die Medianwerte aus den Distanzen vom Sonnenplatz zu den nächsten verholzten Pflanzen und deren Höhen (Busch) und SDB (Bäume; siehe Tab. 1) verwendet. Die Mittelwerte (\bar{x}), Standardabweichungen (Sd) und Streuungsintervalle (Min.–Max.) basieren auf diesen Medianwerten. Die Anteile der Baumtypen sind für jeden Standort separat berechnet worden. Die p -Werte beruhen auf ^{a)} Mann-Whitney U-Tests und ^{c), d)} auf Wilcoxon-Test. Angaben in normaler Schrift beziehen sich auf die nördlichen, diejenigen in *kursiver* Schrift auf die südlichen Quadranten.

Variable	aktuelle Vipernstandorte			ehemalige Vipernstandorte			$p^a)$
	\bar{x}	Sd	Min.–Max.	\bar{x}	Sd	Min.–Max.	
Häufigkeit (%)							
• Büsche	99.1	2.8	91.7–100.0	100.0	0.0	100.0–100.0	0.683
	93.7	19.1	42.9–100.0	100.0	0.0	100.0–100.0	0.683
• Kleine Bäume	91.5	13.6	57.1–100.0	99.2	2.6	91.7–100.0	0.086
	71.7	35.9	0.0–100.0	96.5	6.6	80.0–100.0	0.041
• Grosses Bäume	84.9	17.9	50.0–100.0	96.2	5.7	86.3–100.0	0.111
	65.0	43.4	1.0–100.0	94.2	7.4	80.0–100.0	0.177
Distanz (m) zum nächsten							
• Busch	2.1	1.5	0.8–5.1	2.0	0.9	0.7–3.6	0.934
	3.9 ^{b)}	5.6	1.2–18.7	3.0	1.6	1.1–6.9	0.595
• kleinen Baum	5.9	1.7	3.9–8.7	3.9	1.4	1.8–6.4	0.017
	8.5 ^{a)}	4.3	3.7–18.0	5.0	1.8	1.9–7.8	0.033
• grossen Baum	9.6	2.8	6.9–15.6	6.3	2.2	2.3–9.4	0.011
	12.9	6.2	5.2–23.4	8.3	3.6	3.6–15.3	0.109
Morphologie							
• Buschhöhe (m)	1.1	0.4	0.7–1.8	1.2	0.3	0.9–1.8	0.653
	1.4	0.7	0.7–2.8	1.4	0.4	0.7–2.1	0.513
• SDB, kleinen Bäume (cm)	6.6	1.4	5.0–8.8	5.7	1.4	3.2–7.2	0.414
	7.1 ^{b)}	1.6	4.8–9.9	5.5	1.0	3.9–7.1	0.026
• SDB, grossen Bäume (cm)	27.5	7.8	19.7–43.0	23.5	4.6	16.1–30.4	0.253
	24.4 ^{b)}	5.6	17.2–35.4	25.6	4.6	18.1–31.8	0.398
Anteil der Baumtypen (%)							
• Kleine Laubbäume	91.2	21.1	36.4–100.0	85.2	17.6	56.3–100.0	0.220
• Kleine Nadelbäume	8.8	21.1	0.0–63.6	14.8	17.6	0.0–43.7	0.010 ^{c)}
							0.005 ^{d)}
• Kleine Laubbäume	86.0 ^{b)}	22.3	45.5–100.0	79.3	17.7	50.0–100.0	0.374
• Kleine Nadelbäume	14.0	22.3	0.0–54.5	20.7	17.7	0.0–50.0	0.017 ^{c)}
							0.007 ^{d)}
• Grosses Laubbäume	82.3	27.9	11.1–100.0	46.3	35.0	8.3–100.0	0.050
• Grosses Nadelbäume	17.7	27.9	0.0–88.9	53.7	35.0	0.0–91.7	0.028 ^{c)}
							0.646 ^{d)}
• Grosses Laubbäume	76.7 ^{a)}	29.7	27.3–100.0	57.2	31.5	10.0–100.0	0.286
• Grosses Nadelbäume	23.3	29.7	0.0–72.7	42.8	31.5	0.0–90.0	0.035 ^{c)}
							0.477 ^{d)}

^{a)} p -Wert bezieht sich auf den Unterschied zwischen den aktuellen und ehemaligen Vipernstandorten ausser in ^{c)} und ^{d)}

^{b)} $n = 8$

^{c)} p -Wert bezieht sich auf den Unterschied der Baumtypenhäufigkeit an aktuellen Vipernstandorten

^{d)} p -Wert bezieht sich auf den Unterschied der Baumtypenhäufigkeit an ehemaligen Vipernstandorten

Sowohl an aktuellen wie ehemaligen Vipernstandorten sind in den nördlichen und südlichen Quadranten kleine Laubbäume häufiger als kleine Nadelbäume (Tab. 3). Große Laubbäume sind an aktuellen Vipernstandorten ebenfalls signifikant häufiger als große Nadelbäume. Dieser Unterschied ist jedoch an ehemaligen Standorten nicht feststellbar. An ehemaligen Standorten ist tendenziell der Anteil an Laubbäumen kleiner und somit derjenige der Nadelbäume grösser als an aktuellen Vipernstandorten.

3.4 Diskussion

Die Ergebnisse der Untersuchung zeigen, dass weder die Exposition noch die Höhe über Meer, noch die Neigung der Standorte Auswirkungen auf das Vorkommen der Juraviper haben. Potentiell günstige Mikrohabitatem für Schlangen sind auch noch an ehemaligen Vipernstandorten vorhanden, denn es konnten keine Unterschiede in der Boden- und Vegetationsstruktur zwischen den beiden Gruppen von Standorten festgestellt werden. Hingegen unterscheidet sich das Makrohabitat an ehemaligen Vipernstandorten stark von demjenigen an aktuellen Standorten. An ehemaligen Vipernstandorten gibt es häufiger Bäume, welche in einer grösseren Dichte stehen, als an aktuellen Vipernstandorten. Zudem sind die Sonnenplätze an den ehemaligen Standorten öfter von Wald umgeben. Der Trend eines grösseren Anteils von Nadelbäumen an ehemaligen Vipernstandorten deutet auf einen möglichen Einfluss der Waldbewirtschaftung hin. Viele Aufforstungen wurden und werden mit Nadelbäumen gemacht. Mindestens einer der untersuchten ehemaligen Standorte ist durch eine solche Aufforstung als Vipernlebensraum zerstört worden.

BALLINGER und WATTS (1995) zeigten, dass eine zunehmende und dichtere Vegetationsdecke das lokale Aussterben der Eidechse *Holbrookia maculata* bewirkte und die Population einer anderen Eidechsenart, *Sceloporus undulatus*, stark dezimierte. Die vorliegende Studie zeigt, dass Vipern und mit ihnen vermutlich auch andere Reptilienarten ähnlich auf die Verwaldung ihrer Habitate reagieren. Die genauen Auswirkungen der Verwaldung des Habits auf ovovivipare Reptilienarten sind bisher noch nicht untersucht worden, und daher kann über sie nur spekuliert werden. Das Mikroklima in einem verwaldeten Habitat dürfte kühler und feuchter werden. Bei wechselwarmen Tieren, zu denen auch die Reptilien gehören, sind viele Lebensfunktionen eng mit der Aussentemperatur verbunden, so auch die Reproduktion. Die Temperatur während der Embryonalentwicklung beeinflusst bei verschiedenen Reptilienarten das Geschlecht der Jungtiere (HEAD et al. 1987, GUTZKE und CREWS 1988). Selbst bei Schlangen, deren Geschlecht genetisch determiniert ist, konnte nachgewiesen werden, dass die Entwicklungstemperatur die geschlechtsspezifische Embryonenmortalität beeinflusst (BURGER und ZAPPALORTI 1988). Es wäre daher möglich, dass das Geschlechterverhältnis in einer Juravipernpopulation als Folge des veränderten Mikroklimas ungünstig wird. Im weiteren hat eine tiefere Entwicklungstemperatur eine längere Entwicklungszeit zur Folge (NAULLEAU 1970, PACKARD et al. 1977) und damit eine längere Tragzeit der Weibchen. Tiefere Sommertemperaturen könnten Weibchen

zwingen, trächtig zu überwintern, was sie kaum überleben (SAINT-GIRONS und DUGUY 1973). Die Entwicklungstemperatur kann aber auch den Phänotyp (SHINE 1995) und das Verhalten junger Reptilien (GUTZKE und CREWS 1988, SHINE 1995) beeinflussen. Es ist daher denkbar, dass junge Vipern in einem verwaldeten Habitat aufgrund ihrer morphologischen oder ethologischen Eigenschaften eine erhöhte Mortalität aufweisen. Im weiteren könnten einzelne Vipern aus den verwaldeten Habitaten abwandern und, da in der Umgebung nur selten grössere geeignete Lebensräume vorhanden sind, isoliert von ihren Artgenossen leben. Damit wären sie für die Population wertlos. Alle diese möglichen Folgen der Verwaldung eines Vipernhabitats führen zu einer Abnahme der Populationsgrösse. Bisher ist jedoch noch keine der hier aufgeführten Hypothesen weder im Feld noch in einem Laborexperiment wissenschaftlich getestet worden.

Warum verbuschen und verwalten gewisse Vipernstandorte und andere nicht? Die meisten aktuellen Vipernstandorte befinden sich entlang von Wald- und Strassenrändern oder in Rebbergen. Solche Stellen werden regelmässig gemäht, und damit werden auch junge Büsche und Bäume entfernt. An anderen Standorten übernehmen Freiwillige diese Arbeit und entfernen regelmässig die Büsche und den Jungwuchs. Damit leisten sie einen enormen Beitrag zur Erhaltung geeigneter Vipernhabitare und damit zum Schutz dieser Art.

4. Die genetische Variabilität der Juraviper in der Nordwestschweiz

4.1 Einleitung

Viele der heute noch vorhandenen Juravipernpopulationen in der Nordwestschweiz scheinen weitgehend voneinander isoliert zu sein. Diese Isolation ist aufgrund der ausgedehnten Waldflächen, der ausgeräumten Landschaft und der Bautätigkeit (Siedlungen und Strassen) entstanden. Isolierte Populationen sind, besonders wenn sie zusätzlich noch klein sind, einem erhöhten Aussterberisiko ausgesetzt (SJÖGREN GULVE 1994) und können unter dem Verlust der genetischen Vielfältigkeit, d.h. unter Inzuchterscheinungen und den Folgen von genetischer Drift, leiden (HEDRICK und MILLER 1992, MADSEN et al. 1996, YOUNG et al. 1996).

Mit Hilfe von molekularbiologischen Methoden wurde die genetische Variabilität der Populationen in der Nordwestschweiz untersucht. Dabei wurden RAPDs (Random Amplified Polymorphic DNA) verwendet. RAPDs sind bereits in etlichen Arbeiten über die genetische Variabilität von Pflanzen- und Tier-populationen verwendet worden (z.B. HUFF et al. 1993, GIBBS et al. 1994, HAIG et al. 1996, STEWART und EXCOFFIER 1996, BIELAWSKI und PUMO 1997, GABRIELSEN et al. 1997, PRIOR et al. 1997). Die vorliegende Studie untersucht die genetische Variabilität innerhalb wie auch zwischen den Juravipernpopulationen in verschiedenen Regionen des Juras. Im weiteren untersucht sie Einflüsse der Grösse und des Isolationsgrades der Populationen auf ihre genetische Vielfalt.

4.2 Methoden

4.2.1 Das Sammeln der DNS-Proben und die Populationen

An 20 Standorten im Jura und an zwei Standorten in der Auvergne, Frankreich, wurden DNS-Proben gesammelt. Die Standorte in Frankreich sind als Vergleich für die genetische Variabilität der Vipern in ihrem zentralen Verbreitungsgebiet ausgewählt worden. Die beiden untersuchten Standorte lagen 17 km auseinander. Im Gebiet rund um St-Flour, das ca. 440 km von Basel entfernt liegt, dürfte die Juraviper wesentlich häufiger vorkommen und grössere Populationen bilden als in der Nordwestschweiz (Abb. 1).

Um Proben für die DNS-Analyse zu sammeln, wurden Vipern kurz vor ihrer Häutung von Hand gefangen und einzeln in Plastikbehältern (57 x 37 x 11,5 cm) gehalten. In jedem Behälter war ein Heizkissen (17 x 17 cm; 6 W) und Wasser in einer Schale *ad libitum* vorhanden. Von jedem gefangenen Tier ist eine Photographie angefertigt worden. Aufgrund des individuellen Zeichnungsmusters konnte jede Schlange im Feld zu einem späteren Zeitpunkt wieder erkannt werden. Nachdem sich die Schlangen gehäutet hatten, was normalerweise innerhalb von einem Monat geschah, sind sie wieder an ihrem genauen Fangort freigelassen worden. An fünf Standorten konnten zudem acht abgestreifte Häutungen im Feld gefunden werden. Aus allen Häutungen wurde DNS für die spätere Analyse extrahiert. Bei 13 Tieren von sieben Standorten war es für die DNS-Analyse notwendig, anstelle der Häutungen etwas Blut (ca. 100 µl) aus der Schwanzvene und bei weiteren 17 Tieren, darunter alle Tiere aus der Auvergne, etwas Gewebe von der Schwanzspitze (ca. 3 mm) zu entnehmen. Diese Eingriffe sind für die Tiere harmlos, die Blutentnahme aus der Schwanzvene der Schlange ist eine oft angewandte Methode, und der Verlust der Schwanzspitze ist eine Verletzung, die auch im Freiland beobachtet werden kann (weit mehr als 3 mm). Weitere sieben Gewebe-proben sind toten Tieren entnommen worden. Die DNS-Extraktionsmethoden sind in JÄGGI (1998) detailliert beschrieben. Insgesamt wurden in den Jahren 1995–96 an 20 Standorten im Jura 114 DNS-Proben und 1996 an zwei Standorten in Zentralfrankreich weitere 12 DNS-Proben von Vipern gesammelt (Tab. 4).

Es wird angenommen, dass die Schlangen an verschiedenen Standorten auch zu verschiedenen Populationen gehören. Die Populationen wurden aufgrund ihrer geographischen Lage (z.B. entlang der gleichen Bergkette) in 12 Regionen eingeteilt. Ferner wurden die Grössen der Populationen aufgrund der Anzahl gefangener Vipern geschätzt, wobei Populationen mit ≤ 15 adulten Tieren als klein und solche mit ≥ 16 adulten Tieren als gross bezeichnet wurden. Populationen, welche noch einen Austausch von Individuen (Genfluss) zu benachbarten Populationen haben könnten, wurden als vernetzt und solche, bei denen ein Genfluss zu/von anderen Populationen unwahrscheinlich ist, als isoliert klassiert. Die Luftliniendistanz von jeder Population zum nächsten bekannten Vorkommen, also auch zu Standorten, an denen nur ein oder zwei Tiere gefunden wurden und die deshalb für die vorliegenden Analysen nicht berücksichtigt wurden, ist auf der Karte 1: 25 000 gemessen worden (Tab. 4, Abb. 1).

Tabelle 4: Anzahl der untersuchten Vipern von den verschiedenen Standorten, die Grösse und der Isolationsgrad der untersuchten Populationen und die durchschnittlichen Jaccard-Distanzen (J innerhalb der Population). Für die Auswertung wurden die Populationen in geographische Regionen eingeteilt.

Standort	Anzahl Vipern	Populationsgrösse ^{a)}	Isolationsgrad der Population ^{b)}	Distanz zum nächsten Vorkommen ^{c)}	J	Region ^{d)}
A	12	G	V	7.8	.735	I
B	7	G	V	7.8	.699	I
C	5	G	-	-	.580	I
D	4	G	V	6.2	.736	I
E	3	G	I	1.4	.649	I
F	4	G	V	4.9	.726	II
G	3	K	V	4.9	.653	II
H	7	G	I	6.2	.699	III
I	10	G	V	4.2	.587	IV
J	4	K	V	2.1	.564	IV
K	3	K	I	2.1	.622	IV
L	11	G	I	5.9	.741	V
M	4	K	I	2.0	.575	V
N	3	K	I	2.3	.542	V
O	10	G	V	3.6	.706	VI
P	9	G	I	20.3	.634	VII
Q	4	K	I	4.0	.628	VIII
R	4	G	I	6.9	.717	IX
S	3	G	I	6.2	.735	X
T	4	K	-	-	.718	XI
U	7	G	-	-	.599	XII
V	5	G	-	-	.660	XII

^{a)} K \leq 15 adulte Juravipern, G > 15 adulte Juravipern.

^{b)} I bezeichnet isolierte Populationen, V bezeichnet Populationen, die möglicherweise in Verbindung mit anderen Populationen stehen.

^{c)} Luftliniendistanz in km.

^{d)} s. auch Abbildung 1.

4.2.2 Die molekularbiologische Technik (RAPD)

Mit Hilfe von kurzen sogenannten Primern werden zufällig verschiedene lange DNS-Abschnitte aus dem gesamten Genom vervielfältigt. Diese DNS-Stücke werden auf einem Agarose-Gel elektrophoretisch nach ihrer Grösse getrennt und als Banden sichtbar gemacht. Die ausgewählten Primer und das Protokoll für die PCR (Polymerase Chain Reaction) zur Amplifizierung der DNS-Abschnitte sind in JÄGGI (1998) angegeben. Zum Testen der RAPD-Methode wurde die DNS von sechs Individuen aus einer kleinen Population mit den verschiedenen Primern amplifiziert. Von jedem Tier wurde entweder nur aus dem Gewebe, dem Blut oder der abgestreiften Haut DNS extrahiert.

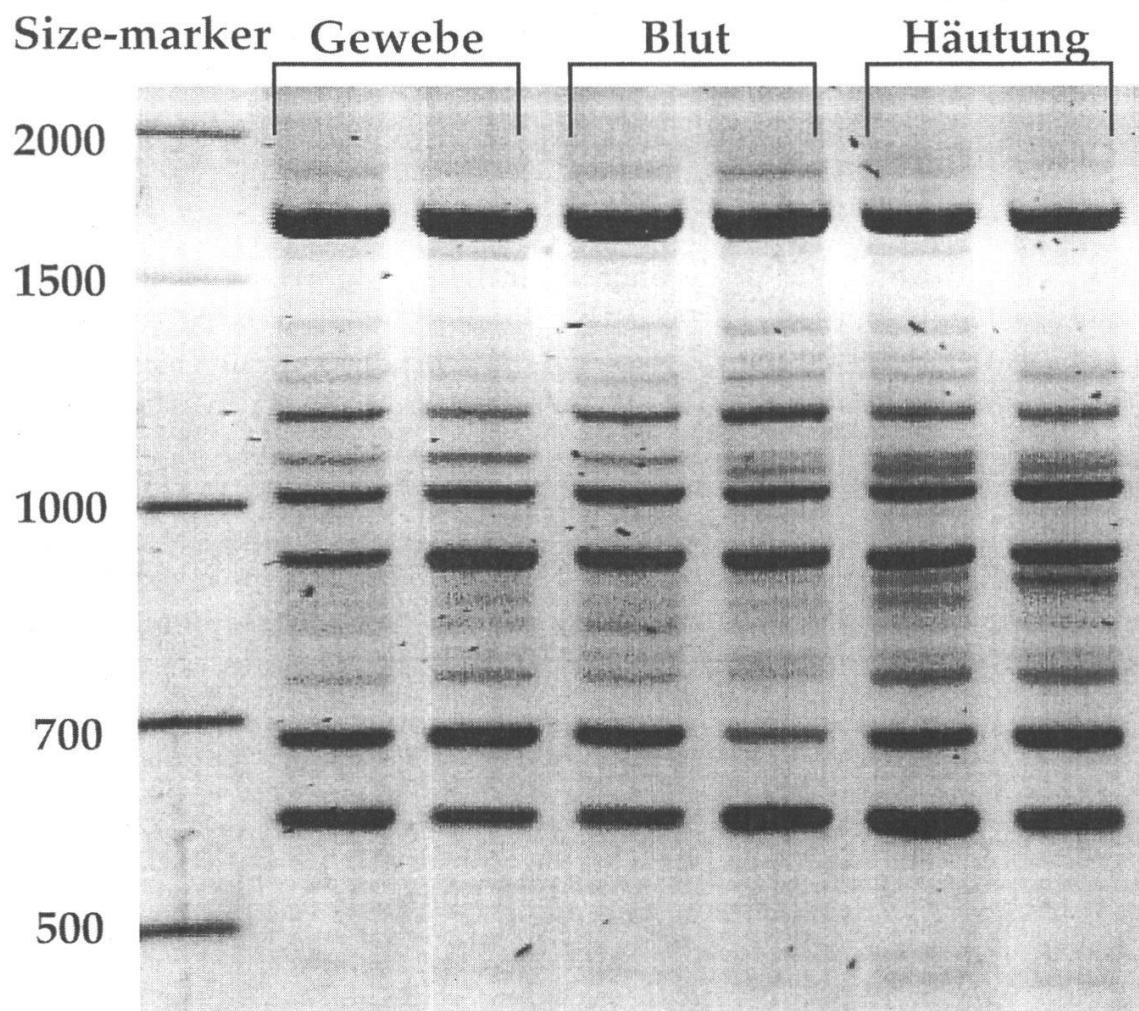


Abbildung 3: Vergleich der RAPD-Bandenmuster des Primers H19. Die verwendete DNS stammt von sechs Individuen aus einer kleinen Population. Von jedem Tier wurde entweder nur aus dem Gewebe, dem Blut oder der abgestreiften Haut DNS extrahiert. Der Size-marker dient als Referenz zur Bestimmung der Bandenlänge (Anzahl Basenpaare).

Die RAPD-Bandenmuster waren sich sehr ähnlich, so dass die verschiedenen DNS-Quellen miteinander verglichen werden können (Abb. 3).

4.2.3 Die Datenauswertung

Der RAPD-Phänotyp von jedem Individuum wurde als eine 0/1-Matrix (Bande nicht vorhanden/vorhanden) erfasst. Aus dieser Matrix ist für jedes Paar von Individuen die Euklidische Distanz (Euclidian squared distance) bestimmt worden. Mit diesen Distanzen wurden die Varianzen innerhalb der Populationen, zwischen den Populationen innerhalb einer Region und zwischen den Regionen berechnet (Computerprogramm AMOVA 1.55; Analysis of MOlecular VAriance; EXCOFFIER et al. 1992). Um die Signifikanz zu berechnen, wurden 1000 Permutationen ausgeführt.

Um die genetische Variabilität der Juraviper innerhalb und zwischen den Populationen zu vergleichen, ist für jedes Paar von Individuen die Jaccard-Distanz berechnet worden:

$$J = \sqrt{1 - \frac{n_{ab}}{n_{ab} + n_a + n_b}}$$

wobei n_{ab} die Anzahl gemeinsamer Banden der Individuen A und B ist, n_a respektive n_b der Anzahl Banden entspricht, welche nur das Individuum A respektive B aufweist (PODANI 1994). Wenn zwei Individuen in allen Banden identisch sind, dann ist $J = 0$, wenn sie keine gemeinsame Bande aufweisen, dann ist $J = 1$. Aus den Jaccard-Distanzen zwischen den Individuen wurden die durchschnittlichen Jaccard-Distanzen innerhalb und zwischen den Populationen berechnet (*Tab. 4*).

Die Matrix der durchschnittlichen Jaccard-Distanzen wurde einer Cluster-Analyse (UPGMA; Unweighted Pair Group Method with Arithmetic means) unterzogen und mittels Mantel-Test (1500 Permutationen) mit der Matrix der Luftliniendistanzen verglichen (Computerprogramm SYN-TAX 5.0; PODANI 1993).

4.3 Ergebnisse

4.3.1 Die Variation der RAPD-Bandenmuster

Insgesamt konnten mit den sieben verwendeten Primern 70 variable Banden gefunden werden (8–12 Banden pro Primer). Diese hatten eine Länge zwischen 470 und 1480 Basenpaaren. Eine Bande war im Durchschnitt bei 49.2% der Tiere vorhanden (Sd: 25.2%, Streuungsintervall: 4.0–95.2%). Jede Juraviper wies einen individuellen RAPD-Phänotyp auf (*Abb. 4*).

4.3.2 Die genetische Variabilität zwischen Populationen und Regionen

Die grösste genetische Variabilität war innerhalb der Populationen zu finden (74.4% der Varianz), während die Variabilität zwischen den Populationen innerhalb der gleichen Region (21.7% der Varianz) und zwischen den Regionen (3.9% der Varianz) im Verhältnis dazu klein war (*Tab. 5*). Eine grosse genetische Variabilität innerhalb der Populationen deutet auf eine kleine Inzuchtrate hin.

Die Cluster-Analyse, basierend auf den durchschnittlichen Jaccard-Distanzen zwischen den Populationen, ergab keine Gruppierung der Populationen entsprechend den verschiedenen Regionen (*Abb. 5*). Die durchschnittlichen Jaccard-Distanzen waren auch nicht mit den Luftliniendistanzen zwischen den 19 schweizerischen Populationen korreliert (Mantel-Test, $p = 0.68$).

Die genetische Variabilität innerhalb der Regionen, die mindestens zwei Populationen enthielten, wurde ebenfalls mit Hilfe einer AMOVA analysiert. In allen analysierten Regionen war die genetische Variabilität wiederum innerhalb der Populationen am

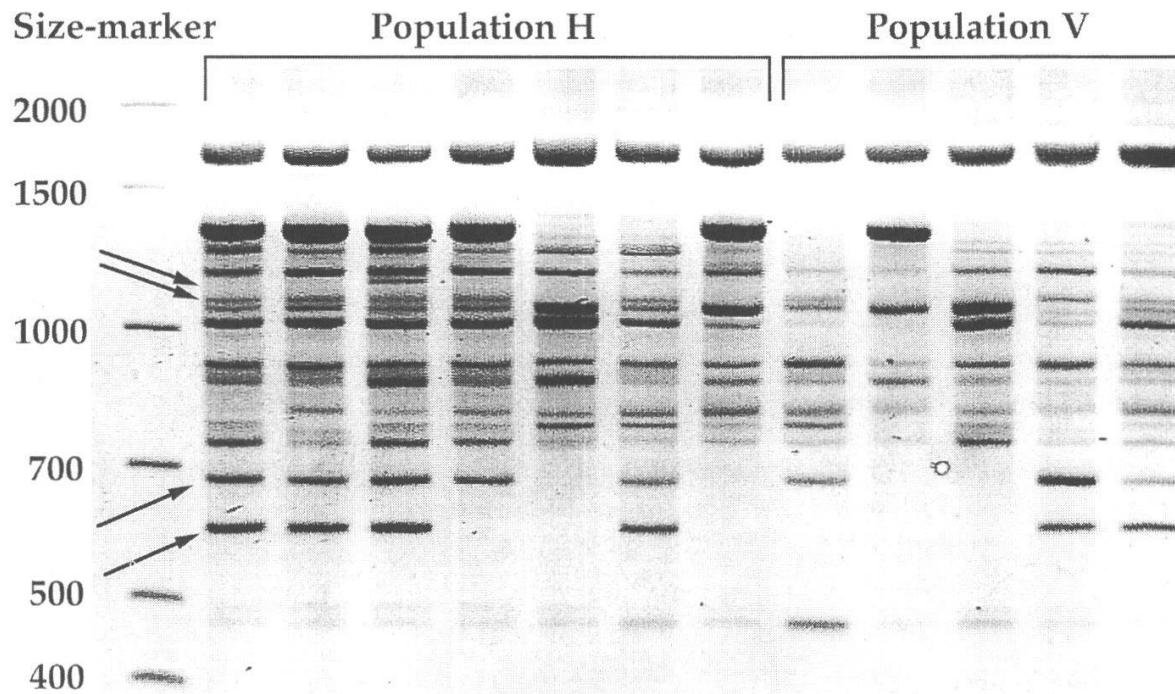


Abbildung 4: Vergleich der RAPD-Bandenmuster des Primers H19 von Juravipern aus zwei verschiedenen Populationen. Die Population H befindet sich in der Schweiz, die Population V liegt in Zentralfrankreich. Die Pfeile zeigen einige polymorphe, also variable Banden. Der Size-marker dient als Referenz zur Bestimmung der Bandenlänge (Anzahl Basenpaare).

Tabelle 5: Zusammenfassung der Auswertungsergebnisse der AMOVA. Die Analysen beruhen auf den RAPD-Phänotypen von 70 polymorphen Banden.

Region(en)	Varianzkomponente	F.G. ^{a)}	Varianz	% total	p ^{b)}
Alle	Zwischen den Hauptregionen	11	0.53	3.9	0.041
	Zwischen Populationen innerhalb der Regionen	10	2.91	21.7	<0.001
	Zwischen Individuen innerhalb der Populationen	104	10.00	74.4	<0.001
I	Zwischen den Populationen	4	2.59	20.0	<0.001
	Zwischen Individuen innerhalb der Populationen	26	10.35	80.0	
II	Zwischen den Populationen	1	3.30	26.7	<0.001
	Zwischen Individuen innerhalb der Populationen	5	9.07	73.3	
IV	Zwischen den Populationen	2	3.83	31.8	<0.001
	Zwischen Individuen innerhalb der Populationen	14	8.21	68.2	
V	Zwischen den Populationen	2	2.73	19.9	<0.001
	Zwischen Individuen innerhalb der Populationen	15	11.04	80.1	
XII	Zwischen den Populationen	1	2.97	23.5	<0.001
	Zwischen Individuen innerhalb der Populationen	10	9.68	76.5	

^{a)} F.G.= Anzahl der Freiheitsgrade

^{b)} Wahrscheinlichkeit, zufällig eine extremere Varianz als die beobachtete zu haben.

grössten. In den Regionen variierte die genetische Variabilität innerhalb der Populationen zwischen 68.2% und 80.1% (*Tab. 5*).

Die Verteilung der durchschnittlichen Jaccard-Distanzen innerhalb der Populationen unterschied sich von derjenigen der durchschnittlichen Jaccard-Distanzen zwischen den Populationen (*Abb. 6*). Die durchschnittlichen Jaccard-Distanzen innerhalb einer Population waren kleiner als diejenigen zwischen den Populationen. Das bedeutet, dass Schlangen vom gleichen Standort mehr genetische Ähnlichkeiten miteinander aufweisen als mit Juravipern von einem anderen Standort.

4.3.3 Die genetische Variabilität innerhalb der Populationen

In den grossen Populationen war die durchschnittliche Jaccard-Distanz grösser als in den kleinen Populationen ($\bar{x} \pm Sd$; grosse Populationen: 0.68 ± 0.003 , $n = 15$ vs. kleine Populationen: 0.61 ± 0.004 , $n = 7$; $p = 0.023$). Hingegen unterschieden sich die durchschnittlichen Jaccard-Distanzen in als vernetzt und isoliert eingestuften Populationen nicht voneinander (vernetzte Populationen: 0.68 ± 0.068 , $n = 8$ vs. isolierte Populationen: 0.651 ± 0.068 , $n = 10$; $p = 0.51$). Es gab auch keine Korrelation zwischen der durchschnittlichen Jaccard-Distanz innerhalb einer Population und der Luftliniendistanz zum nächsten bekannten Juravipernvorkommen ($r = 0.277$, $n = 18$, $p = 0.27$).

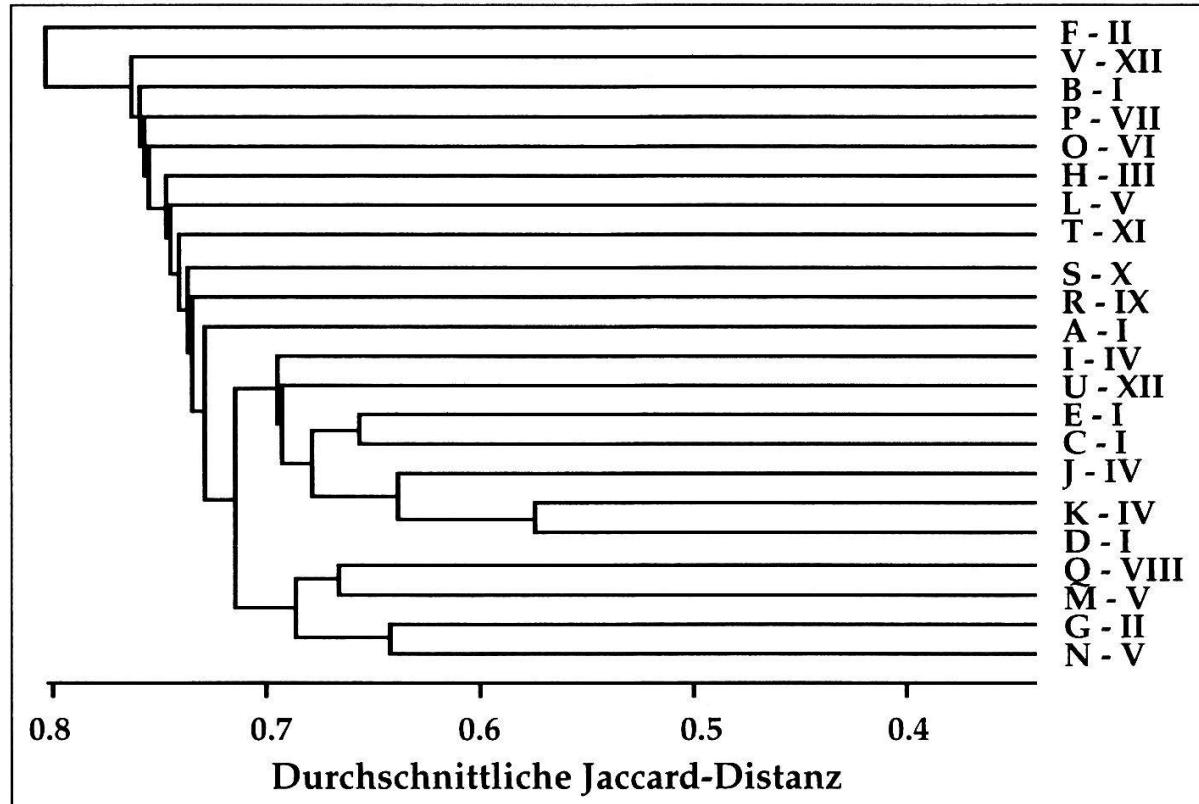


Abbildung 5: Cluster-Analyse der durchschnittlichen Jaccard-Distanzen zwischen den 22 untersuchten Juravipernpopulationen (UPGMA). Die Grossbuchstaben bezeichnen die Populationen, die römischen Zahlen die geographischen Regionen (s. auch *Tab. 4*).

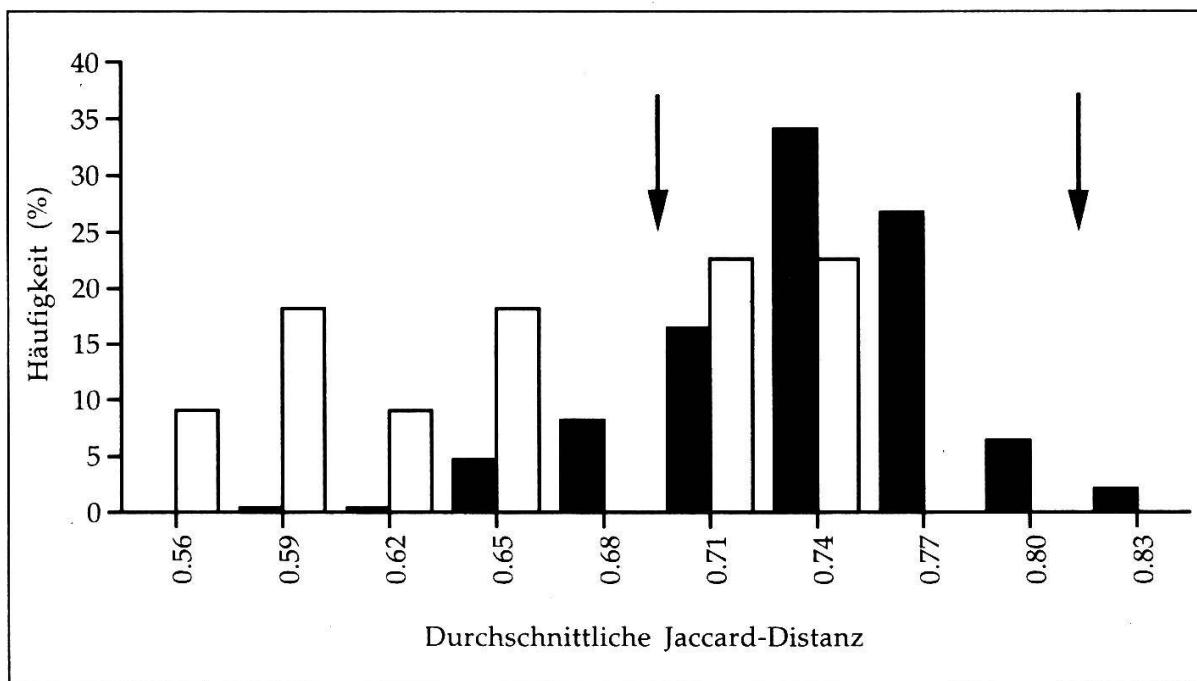


Abbildung 6: Verteilung der durchschnittlichen Jaccard-Distanzen innerhalb (helle Säulen) und zwischen (dunkle Säulen) den Populationen. Die Pfeile zeigen die Medianwerte der beiden Verteilungen an. Die beiden Verteilungen unterscheiden sich signifikant ($G = 54.4$, F.G. = 9, $p < 0.001$).

4.4 Diskussion

Die Untersuchung zeigt, dass die grösste genetische Variabilität der Juraviper innerhalb der Populationen und nicht zwischen Populationen oder Regionen zu finden ist. Die Cluster-Analyse der genetischen Distanzen zeigte keine Gruppierung der Populationen in die geographischen Regionen. Sogar die beiden Populationen aus Zentralfrankreich wurden nicht von den Jurapopulationen separiert. Das weist auf einen Genfluss, zumindest in früheren Jahren, zwischen den verschiedenen Populationen und Regionen hin. Heute ist vermutlich der Genfluss zwischen den meisten Populationen und Regionen aufgrund der veränderten Landschaftsstrukturen unterbrochen. Die Vipernpopulationen in der Nordwestschweiz dürften erst seit einigen Jahrzehnten voneinander isoliert sein. Diese relativ kurze Zeitspanne hat vermutlich noch nicht ausgereicht, um eine Ähnlichkeit zwischen der geographischen Lage und der genetischen Strukturierung der Populationen auszubilden. Ähnliche Resultate haben auch GIBBS et al. (1994) in ihrer Studie über isolierte Schlangenpopulationen in den USA gefunden. Die untersuchten Populationen der Arten *Elaphe o. obsoleta* (seit ca. 100 Jahren isoliert) und *Sistrurus c. catenatus* (ca. 25 Jahre isoliert) zeigten ebenfalls noch keine genetischen Unterschiede.

5. Konsequenzen für den Schutz der Juraviper

Um die Juraviper mittel- bis langfristig in der Nordwestschweiz vor dem lokalen Aussterben zu schützen, sind umfangreiche Massnahmen notwendig.

Als dringendste Massnahme drängt sich die Erhaltung und Aufwertung der bestehenden Vipernstandorte auf. Viele aus früheren Zeiten bekannte Standorte sind heute verbuscht und verwaldet. Die Juraviper ist dort heute sehr wahrscheinlich ausgestorben. Daher sollte an aktuellen Vipernstandorten regelmässig und möglichst grossräumig der aufkommende Wald entfernt werden. An einigen Standorten geschieht dies heute bereits durch Freiwillige oder bedingt durch die Nutzung, z.B. entlang von Strassen oder in Rebbergen. Von solchen Pflegemassnahmen sollten aber auch Standorte neu erfasst werden, welche bis anhin nicht speziell gepflegt wurden, die aber möglicherweise in absehbarer Zukunft vom Wald überwachsen werden könnten. Damit gingen sie als Lebensraum für die Juraviper und andere Reptilien verloren. Schliesslich müssen auch die ehemaligen Vipernstandorte in ein Schutzkonzept miteingeschlossen werden, denn Vipern können sehr alt werden (über 25 Jahre; SAINT-GIRONS 1952), d.h., vereinzelte Tiere könnten sich noch in der weiteren Umgebung des ehemaligen Standortes aufhalten und eventuell an diesen zurückkehren und wieder eine Population gründen. Die ehemaligen Standorte könnten aber auch als Trittssteine bei der Vernetzung aktueller Vipernstandorte dienen. Die Entbuschungsmassnahmen dienen aber nicht nur den Vipern, sondern auch anderen Reptilienarten (GOLDINGAY et al. 1996) sowie einer Vielzahl von wärmeliebenden Tier- und Pflanzenarten.

Die Juravipern in der Nordwestschweiz weisen noch eine recht grosse genetische Variabilität an allen Standorten auf. Es ist daher aus genetischer Sicht nicht sinnvoll, Tiere zwischen den verschiedenen Standorten auszutauschen. Solche Versetzungen wurden (und werden?) gemacht. So sind z.B. in den 1950er Jahren Tiere aus der Population I in die Population L gebracht worden (P. His pers. Mitteilung; H. SCHWEIZER unveröffentlichte Daten). Trotzdem weist die Population L heute keine wesentlich grössere genetische Variabilität auf als andere, vergleichbar grosse Populationen. Diese Studie zeigt aber auch, dass in kleinen Juravipernpopulationen die genetische Variabilität kleiner als in grossen Populationen ist. Dies könnte ein Hinweis auf beginnende Inzucht und die damit verbundenen möglichen negativen Erscheinungen sein. In einer isolierten Kreuzotternpopulation (*V. berus*) in Südschweden konnte gezeigt werden, dass die Weibchen aufgrund der hohen Inzuchtrate weniger Junge pro Wurf, mehr Totgeburten und mehr deformierte Junge haben als Weibchen in grösseren Populationen (MADSEN et al. 1996). Es ist also wichtig, möglichst grosse Juravipernpopulationen zu erhalten und zu fördern. Dies könnte durch das Einbringen von Individuen aus grossen in kleine Populationen geschehen. Eine solche Massnahme zur Populationsaufstockung ist jedoch mit verschiedenen Problemen verbunden: 1. Die in dieser Untersuchung als gross eingestuften Populationen sind nur relativ gross. Die absolute Anzahl Vipern in diesen Populationen ist immer noch klein und dürfte kaum je mehr als 50 adulte Individuen betragen. 2. Die Auswirkungen auf die Populationen, von denen Tiere weggefangen werden könnten, sind völlig unklar. 3. Im weiteren ist es

nicht klar, wie sich allfällig dislozierte Juravipern an ihrem neuen Standort zurechtfinden werden. Das Auffinden von geeigneten Überwinterungsplätzen dürfte teilweise auf Erfahrungen beruhen, die den Schlangen am neuen Standort fehlen, und damit könnte ihre Überlebenschance stark reduziert werden. 4. Durch Translokationen von Individuen besteht auch die Gefahr, dass Krankheiten und Parasiten verschleppt werden (HODDER und BULLOCK 1997). Diese Krankheiten und Parasiten könnten die Empfängerpopulation gefährden. 5. Es besteht kein klarer Zusammenhang zwischen der genetischen und geographischen Struktur der Populationen. Es wird angenommen, dass RAPDs neutrale genetische Marker sind, und daher könnten andere Stellen im Genom hoch differenziert sein (PRIOR et al. 1997). Dies würde zu lokalen Anpassungen führen. Tatsächlich scheinen gewisse lokale Phänotypen der Zeichnungsmuster der Juravipern zu existieren (C. BERNEY, T. Ott pers. Mitteilung). Solche möglichen lokalen Anpassungen könnten verschwinden, wenn viele Individuen, die lokal schlecht angepasst sind, in eine kleine Population gebracht werden (HODDER und BULLOCK 1997). 6. Die Kontrolle von solchen Translokationen von Juravipern müsste gewährleistet sein, z.B. durch die KARCH (Koordinationsstelle für Amphibien- und Reptilienschutz in der Schweiz).

Die Schlussfolgerung aus den oben erwähnten Punkten ist, dass Translokationen von Juravipern mehr Probleme aufwerfen könnten, als sie kurzfristig zu lösen vermögen. Der Schutz der Art in der Nordwestschweiz erfolgt am besten über die Erhaltung und längerfristig angestrebte Vernetzung ihrer Lebensräume. Ein wichtiger Punkt ist aber auch, dass breite Bevölkerungsschichten über die Biologie der Vipern und der Schlangen allgemein aufgeklärt werden, denn nur was der Mensch kennt und versteht, hat eine Chance, von und vor ihm auch erfolgreich geschützt zu werden.

6. Dank

Ich möchte mich beim Amt für Orts- und Regionalplanung, Abteilung Natur- und Landschaftsschutz in Liestal für die Finanzierung der Arbeit bedanken. U. Hofer und S. Zumbach von der KARCH danke ich für die Zusammenarbeit. Weiter bedanke ich mich auch bei den kantonalen Fachstellen der Kantone Neuenburg, Waadt, Bern, Solothurn, Jura und Baselland für das Erteilen der Fangbewilligungen. Mein Dank gilt auch Prof. B. Baur vom Institut für Natur-, Landschafts- und Umweltschutz (NLU) der Universität Basel, Abteilung Biologie, für die Betreuung meiner Dissertation, in deren Rahmen die hier präsentierten Ergebnisse erhoben wurden, und deren finanzielle Unterstützung. Ich danke auch T. Wirth, ebenfalls vom NLU. Er hat die molekularen Techniken angepasst sowie einen grossen Anteil der Laborarbeit übernommen. Im weiteren haben mir die folgenden Personen mit Diskussionen und bei der Feldarbeit geholfen: Ch. Berney, P. Brodmann, S. Dummermuth, U. Hofer, P. His, B. Ilg, M. Kéry, R. Lehmann, R. Locher, T. Ott, B. Schmidt, F. Stadler, M. Struch und E. Werthmüller. Ihnen allen gebührt mein aufrichtiger Dank. M. Haase (NLU) danke ich für die Durchsicht und Verbesserung des Manuskriptes, für seine hilfreichen Kommentare sowie für die Bereitstellung des Computerprogramms SYN-TAX 5.0.

7. Literatur

- ABACUS CONCEPTS, I. (1992–1995): StatView, Version 4.51.
- ANONYMUS (1921): Statistisches Jahrbuch der Schweiz 1920. Stämpfli & Cie. Bern.
- ANONYMUS (1995): Statistisches Jahrbuch der Schweiz 1996. Verlag Neue Zürcher Zeitung. Zürich.
- BALLINGER, R. E. und WATTS, K. S. (1995): Path to extinction: impact of vegetational change on lizard populations on Arapaho prairie in the Nebraska sandhills. Am. Midl. Nat. 134: 413–417.
- BAUMANN, F. (1924): Über Färbung, Biologie und Verbreitung der Viper (*Vipera aspis* L.) in der Schweiz. Mitt. Nat. Ges. Bern 7: 81–97.
- BIELAWSKI, J. P. und PUMO, D. E. (1997): Randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) analysis of Atlantic coast striped bass. Heredity 78: 32–40.
- BRODMANN, P. (1987): Die Giftschlangen Europas und die Gattung *Vipera* in Afrika und Asien. Kümmel + Frey. Bern.
- BURGER, J. und ZAPPALORTI, R. T. (1988): Effects of incubation temperature on sex ratios in Pine snakes: differential vulnerability of males and females. Am. Nat. 132: 492–505.
- DELIS, P. R., MUSHINSKY, H. R. und MCCOY, E. D. (1996): Decline of some west-central Florida anuran populations in response to habitat degradation. Biodiv. Conserv. 5: 1579–1595.
- DUESER, R. D. und SHUGART, H. H., Jr. (1978): Microhabitats in a forest-floor small mammal fauna. Ecology 59: 89–98.
- EHRLICH, P. R. (1994): Energy use and biodiversity loss. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 344: 99–104.
- EWALD, K. C. (1978): Der Landschaftswandel. Zur Veränderung schweizerischer Kulturlandschaften im 20. Jahrhundert. Tätigkeitsber. Nat. Ges. Baselland 30: 55–308.
- EXCOFFIER, L., SMOUSE, P. E. und QUATTRO, J. M. (1992): Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. Genetics 131: 479–491.
- FISCHER-SIGWART, H. (1911): Die durch Lungen atmenden Wirbeltiere des Kantons Aargau. Mitt. Aarg. Nat. Ges. 12: 1–74.
- GABRIELSEN, T. M. et al. (1997): Glacial survival does not matter: RAPD phylogeography of Nordic *Saxifraga oppositifolia*. Mol. Ecol. 6: 831–842.
- GIBBS, H. L., PRIOR, K. A. und WEATHERHEAD, P. J. (1994): Genetic analysis of populations of threatened snake species using RAPD markers. Mol. Ecol. 3: 329–337.
- GOLDINGAY, R., DALY, G. und LEMCKERT, F. (1996): Assessing the impact of logging on reptiles and frogs in the montane forests of southern New South Wales. Wildl. Res. 23: 495–510.
- GROSSENBACHER, K. und HOFER, U. (1994) in DUELLI, P.: Rote Liste der gefährdeten Reptilien der Schweiz. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft (BUWAL). Bern.
- GUTZKE, W. H. N. und CREWS, D. (1988): Embryonic temperature determines adult sexuality in a reptile. Nature 332: 832–834.
- HAIG, S. M., BOWMAN, R. und MULLINS, T. D. (1996): Population structure of Red-cockaded woodpeckers in south Florida: RAPDs revisited. Mol. Ecol. 5: 725–734.
- HEAD, G., MAY, R. M. und PENDLETON, L. (1987): Environmental determination of sex in the reptiles. Nature 329: 198–199.
- HEDRICK, P. W. und MILLER, P. S. (1992): Conservation genetics: techniques and fundamentals. Ecol. Appl. 2: 30–46.
- HODDER, K. H. und BULLOCK, J. M. (1997): Translocations of native species in the UK: implications for biodiversity. J. Appl. Ecol. 34: 547–565.
- HOTZ, H. und BROGGI, M. F. (1982): Rote Liste der gefährdeten und seltenen Amphibien und Reptilien der Schweiz. Schweizerischer Bund für Naturschutz. Basel.
- HUBER, A. (1917): Die wärmeliebende Tierwelt der weiteren Umgebung Basels. Diss. Univ. Basel.
- HUFF, D. R., PEAKALL, R. und SMOUSE, P. E. (1993): RAPD variation within and among natural populations of outcrossing Buffalograss (*Buchloë dactyloides* [Nutt.] Engelm.). Theor. Appl. Genet. 86: 927–934.

- JÄGGLI, C. (1998): Habitat alterations, population genetic structure and paternity patterns in the Asp viper (*Vipera aspis*) in the Swiss Jura mountains: implications for conservation. Diss. Univ. Basel.
- KELLER-ZSCHOKKE, J. V. (1941): Die Juraviper (*Vipera aspis*) im Kanton Solothurn. Mitt. Nat. Ges. Solothurn 14: 7–35.
- KRAMER, E. und STEMMLER, O. (1986): Schematische Verbreitungskarten der Schweizer Reptilien. Rev. suisse Zool. 93: 779–802.
- KRAMER, E. und STEMMLER, O. (1988): Unsere Reptilien. Birkhäuser AG. Basel.
- LESICA, P. und ALLENDORF, F. W. (1995): When are peripheral populations valuable for conservation? Conserv. Biol. 9: 753–760.
- LUISELLI, L. und CAPIZZI, D. (1997): Influences of area, isolation and habitat features on distribution of snakes in Mediterranean fragmented woodlands. Biodiv. Conserv. 6: 1339–1351.
- MADSEN, T. (1984): Movements, home range size and habitat use of radio-tracked Grass snakes (*Natrix natrix*) in Southern Sweden. Copeia 1984: 707–713.
- MADSEN, T., STILLE, B. und SHINE, R. (1996): Inbreeding depression in an isolated population of Adders *Vipera berus*. Biol. Conserv. 75: 113–118.
- MONNEY, J.-C. (1990): Régime alimentaire de *Vipera aspis* L. (Ophidia, Viperidae) dans les préalpes fribourgeoises (ouest de la Suisse). Bull. Soc. Herp. Fr. 53: 40–49.
- MONNEY, J.-C. (1992): Note sur l'utilisation de l'habitat et les déplacements chez la vipère aspic, *Vipera aspis* (L.), dans une station de l'Intyamon. Bull. Soc. Frib. Sc. Nat. 81: 28–40.
- MONNEY, J.-C. (1995): Comparaison du régime alimentaire de *Vipera aspis* et *Vipera berus* dans l'Oberland bernois. Bull. Soc. Frib. Sc. Nat. 84: 105–141.
- MOSER, A., GRABER, C. und FREYVOGEL, T. A. (1984): Observations sur l'éthologie et l'évolution d'une population de *Vipera aspis* (L.) au nord du Jura Suisse. Amph.-Rept. 5: 373–393.
- MÜLLER, P. (1976): Arealveränderungen von Amphibien und Reptilien in der Bundesrepublik Deutschland. Schriftenr. Vegetationsk. 10: 269–293.
- NAULLEAU, G. (1970): La reproduction de *Vipera aspis* en captivité dans des conditions artificielles. J. Herpetol. 4: 113–121.
- NAULLEAU, G. (1997): La vipère aspic. Eveil Nature. Saint Yrieix sur Charente.
- PACKARD, G. C., TRACY, C. R. und ROTH, J. J. (1977): The physiological ecology of reptilian eggs and embryos, and the evolution of viviparity within the class Reptilia. Biol. Rev. 52: 71–105.
- PODANI, J. (1993): SYN-TAX, Version 5.0.
- PODANI, J. (1994): Multivariate data analysis in ecology and systematics: a methodological guide to the SYN-TAX 5.0 package. SPB Academic Publishing bv. The Hague, The Netherlands.
- PRIOR, K. A., GIBBS, H. L. und WEATHERHEAD, P. J. (1997): Population genetic structure in the Black rat snake: implications for management. Conserv. Biol. 11: 1147–1158.
- REINERT, H. K. (1984a): Habitat separation between sympatric snake populations. Ecology 65: 478–486.
- REINERT, H. K. (1984b): Habitat variation within sympatric snake populations. Ecology 65: 1673–1682.
- RUBIO, J. L. und CARRASCAL, L. M. (1994): Habitat selection and conservation of an endemic spanish lizard, *Algyroides marchi* (Reptilia, Lacertidae). Biol. Conserv. 70: 245–250.
- SAINT-GIRONS, H. (1952): Ecologie et éthologie des vipères de France. Ann. Sci. Nat. (Zoologie) 11: 265–343.
- SAINT-GIRONS, H. und DUGUY, R. (1973): Un exemple de prédation atypique et de gestation hivernale chez *Vipera aspis* (L.). Ann. Soc. Sci. Nat. Charente-Maritime 45: 379–381.
- SCHWEIZER, H. (1971): Die Amphibien- und Reptilienfauna von Arlesheim und Umgebung. Aquaterra 8: 94–99.
- SHINE, R. (1995): A new hypothesis for the evolution of viviparity in reptiles. Am. Nat. 145: 809–823.
- SJÖGREN GULVE, P. (1994): Distribution and extinction patterns within a northern metapopulation of the Pool frog, *Rana lessonae*. Ecology 75: 1357–1367.
- STEWART, C. N. J. und EXCOFFIER, L. (1996): Assessing population structure and variability with RAPD data: application to *Vaccinium macrocarpon* (American Cranberry). J. Evol. Biol. 9: 153–171.

- TANNER, K. M. und ZOLLER, S. (1996): Zur Veränderung von Landschaftsstrukturen durch Meliorationen. Fallbeispiel Wintersingen (BL). *Vermessung, Photogrammetrie, Kulturtechnik* 3: 107–111.
- THOMAS, J. A. und MORRIS, M. G. (1994): Patterns, mechanisms and rates of extinction among invertebrates in the United Kingdom. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 344: 47–54.
- WIESLI, U. (1973): Zum Landschaftswandel im Solothurner Jura. *Mitt. Nat. Ges. Solothurn* 26: 395–402.
- YOUNG, A., BOYLE, T. und BROWN, T. (1996): The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends Ecol. Evol.* 11: 413–418.