

## EETGEDRAG BIJ SLANGEN, DEEL II.

Door: N.B. Ananjeva en N.L. Orlov, Zoological Institute, Department of Herpetology, 199164 Leningrad, V-164, U.S.S.R.

Inhoud: Sociale stimulatie van eetgedrag - De manieren van het zoeken van prooi en het achtervolgen daarvan - Literatuur.

### SOCIALE STIMULATIE VAN EETGEDRAG

Sociale stimulatie kan een belangrijke rol spelen in het eetgedrag (Dewsbury, 1981). Dit verschijnsel, bij zoogdieren op grote schaal onderzocht, bestaat uit een toenemende frequentie van een bepaald soort gedrag in de aanwezigheid van andere individuen. Dergelijke feiten zijn onder fysiologen bekend als voorbeelden van iets leren door bemiddeling van anderen of van nabootsing van gekonditioneerde reflexen (Manteifel, 1980) (N.B. bekend is de hond van Pavlov, die steeds als hij eten kreeg een bel hoorde en later al ging kwijlen bij het horen van de bel zonder dat er eten werd gegeven, noot vertaler). Bij reptielen werd het zogenaamde "sociaal eten", met inbegrip van de sociale stimulatie en imitatie, voor het eerst waargenomen bij de tot de leguanen behorende *Anolis carolinensis*, *Sceloporus cyanogenys* en *Dipsosaurus dorsalis* (Greenberg, 1976). Het verschijnsel is in het algemeen gemakkelijker te bestuderen onder experimentele omstandigheden, waarbij de dieren in een groep worden gehouden en ze elkaar kunnen zien. Wij hebben dit als eersten waargenomen bij slangen. Wij hebben eet-activiteiten uitgelokt bij acht *Vipera kaznakovi*, die anders geen eetrekties vertoonden als er *Mus musculus* (huismuis) werden aangeboden. Dit effect werd bereikt door een nieuwe slang te introduceren, die reeds gewend was aan de

experimentele omstandigheden en al at. Deze slang reageerde direkt op de aanwezigheid van prooi en vertoonde eetgedrag, dat wil zeggen oprichten van de kop en snel tongelen. De soortgenoten begonnen steeds meer de omgeving te verkennen, hetgeen te zien was aan het in toenemende mate tongelen en zij vertoonden ook andere tekenen van lust tot eten. De adders werden nog meer gestimuleerd als de nieuwe slang de gebeten prooi begon op te sporen. Alle slangen werden rusteloos en begonnen rond te kruipen, sommigen probeerden de prooi af te pakken als ze de jagende slang deze zagen verslinden. Daarmee begonnen ook zij echt te jagen en te eten. Een dergelijke stimulatie van eetactiviteiten als gevolg van samenwerkende effecten is vooral karakteristiek bij beweeglijke *Colubridae* en voor alle *Viperidae* en *Crotalidae* (*Agkistrodon*, *Trimeresurus*, *Bitis*, *Coluber*, *Coronella*, *Elaphe*, *Lampropeltis*, *Natrix*, *Spalerosophis*). Het komt algemeen voor bij amfibieën-eters; de plotselinge uitvallen naar een prooi werken als een sterke prikkel op hun soortgenoten (*Cyclagras*, *Ptyas*, *Nerodia*, *Xenodon*). Wij hebben deze stimulatie van eetgedrag gezien bij *Boidae* (*Boa*, *Chondropython*, *Corallus*, *Liasis*, *Python*), bij kleine insekteneters (jonge *Coluber*, *Eirenis*, *Vipera*) en hagedisseneters met karakteristieke plotselinge bewegingen (*Coluber*, *Psammophis*, *Telescopus*). Achtervolgingen in deze situaties hebben een opvallende signaalfunctie. Volgens onze gegevens is de sociale stimulatie en het nabootsingseffect het grootst in de groep van kikker-eters. De jagende slangen beginnen met bewegende objekten te grijpen en zelfs elkaar. Af en toe gebeuren er ongelukken en slikken de slangen, met wijd open bek, stukken van de bodem in die naar het voedsel ruiken (*Cyclagras gigas*, *Elaphe rufodorsata*, *Elaphe quadrivirgata*, *Natrix tessellata*, *Ptyas mucosus*, *Rhabdophis tigrina*).

Nabootsing en stimulatie van eetgedrag worden

soms door bepaalde slangesoorten uitgelokt bij niet-soortgenoten. Het effect hangt echter af van de voedsel specialisatie: hoe meer overeenkomst in specialisatie hoe opvallender het effect. Vaste bewegingen, zoals bij het jagen, blijken de kenmerken van de hierboven genoemde specialisatie te zijn. Bijvoorbeeld, *Elaphe rufodorsata* reageert niet als de groene boompython *Chondropython viridis* kikkers grijpt en deze daarna langzaam wurgt. *Elaphe rufodorsata* reageert echter wel als een soortgenoot of een soort behorend tot het geslacht *Natrix* jaagt. Dit kan een aanduiding zijn voor het feit dat de eerste stadia van het jagen en de prooi grijpen bij *Chondropython viridis* en *Elaphe rufodorsata* kenmerkend verschillen en bij *Elaphe rufodorsata* en *Natrix*-soorten in principe hetzelfde zijn. Het verschil uit zich pas in een later stadium: *Elaphe rufodorsata* wurgt de prooi alvorens deze op te eten, terwijl *Natrix* deze levend verslindt.

Experimenten ondersteunen het idee dat de eetlust bij slangen wordt uitgelokt als reactie op specifieke bewegingen bij andere slangen en niet alleen door de geur van prooi. Als twee glazen bakken dicht bij elkaar worden gezet, elk met een exemplaar van *Rhabdophis tigrina* maar slechts één met een kikker, dan stimuleert de jagende slang de ander, die alle tekenen van eetlust zal gaan vertonen (tongelen, zoeken naar prooi, specifieke lichaamsbewegingen, actief rondkruipen).

Andersom komt het ook voor dat slangen juist een remmend effect hebben op het eetgedrag van andere slangen, namelijk wanneer dominante exemplaren de activiteit van zwakkere dieren onderdrukken.

Grotere *Cyclagras gigas* van één leeftijdsgroep onderdrukken de eet-activiteiten van kleinere exemplaren. Het afplatten van de nek en het uitvoeren van uitvallen naar een prooi door grote slangen, zal kleinere individuen die op kikkers jagen afschrikken; deze zullen een schuilplaats zoeken en



voor lange tijd niet meer met eten beginnen.

## DE MANIEREN VAN HET ZOEKEN NAAR PROOI EN HET ACHTERVOLGEN DAARVAN

Alle slangen zijn rovers; het kenmerk van hun eetgedrag is dat ze op levende dieren jagen en in het geval van een succesvolle jacht de prooi in zijn geheel zullen opeten. Er zijn echter ook gevallen bekend van het eten van dode prooi (Shilov, 1956; Patten & Banta, 1980). Wij hebben herhaaldelijk gezien dat allerlei slangesoorten (*Boidae*, *Colubridae*, *Viperidae*, *Elapidae*) in terraria gedode knaagdieren, vogels, vissen en kikkers eten. Bovendien bestaat in dierentuinen het gebruik om slangen zowel dode als levende prooi te voeren. Kenmerken die het mogelijk maken slangen in te delen naar het gedrag zijn (Ditmars, 1912; Wiedemann, 1931): de voedselsoort; de manier van het zoeken naar prooi en het achtervolgen daarvan; de zintuigen die achtereenvolgens worden gebruikt en de mate waarin dat gebeurt.

Het algemene jachtbeeld ziet er bij de meeste slangesoorten als volgt uit:

- 1) Het dier zoekt actief naar prooi of ligt in hinderlaag.
- 2) Het dier neemt de eerste informatie over de nabijheid van een prooi waar: trillingen van de bodem, visuele signalen, prooiwaarneming door thermoreceptie. Deze geven impulsen naar het begin van het orgaan van Jacobson.
- 3) Snel tongelen gevolgd door het zoeken naar- en achtervolgen van prooi.

Veel auteurs melden een toenemende frequentie van het tongelen na introductie van voedsel in de omgeving (Carr & Gregory, 1976; Williams & Brisbin, 1978; Dunbar, 1979; Gove, 1979). De hierboven genoemde reacties van de tong als onderzoeksorgaan worden echter in allerlei situaties waargenomen: angst, verkenning, ontmoet-

ting met een vijand, ontmoeting met soortgenoten, jacht, zoeken naar water, etc. (Scudder et al., 1980). Het zoeken met behulp van het orgaan van Jacobson gaat door tot het ogenblik dat de prooi gezien wordt.

- 4) Het gezicht wordt erbij betrokken, de slang begint een actieve achtervolging van de prooi of probeert toe te slaan. Een gifslang kiest een geschikt moment om de prooi met zijn giftanden te bijten, terwijl pythons of colubriden de prooi proberen aan te vallen, dat wil zeggen deze vast te grijpen. Het orgaan van Jacobson neemt de functie van opsporingsorgaan weer over als de prooi uit het zicht verdwenen is. In bepaalde situaties gaan slangen (vele *Boidae* en *Crotalidae*) na een geurwaarneming meer af op oriëntatie met behulp van hun thermoreceptoren dan op hun gezicht (vooral in het donker)
- 5) Daarna volgt bij niet-giftige slangen (bij vele amfibieën-eters, zoals *Natrix*, *Nerodia*, *Thamnophis*) het toeslaan en het verslinden van de levende prooi of bij knaagdier-eters zoals *Boa*, *Elaphe*, etc. het wurgen en daarna verslinden. Gifslangen beginnen de uit het gezicht verdwenen prooi op te sporen, uitsluitend met behulp van geur opname, hoewel in het geval van kleine, niet-gevaarlijke prooidieren of vogels (die na een beet ver weg kunnen lopen of vliegen) deze niet losgelaten worden totdat ze dood zijn. De slang laat dan de prooi op de ondergrond liggen, stelt feilloos vast waar de kop zit en verslindt de prooi, te beginnen bij de kop. Niet-giftige slangen, die hun prooi wurgen (*Python*, *Boa*, *Elaphe*) laten deze na de wurging eveneens op de ondergrond liggen en eten hem ook op, te beginnen bij de kop.

Dit "ideale" beeld van het jagen komt in werkelijkheid niet bij één dier voor. Gewoonlijk blijken bepaalde gedragingen in een bepaalde situatie niet

relevant te zijn en ontbreken dan ook. Er moet op gewezen worden dat "het onderscheid kunnen maken tussen prooien" uitzonderlijk goed is ontwikkeld. Het voedsel wordt onderscheiden op 1) bewegingswijze (Diefenbach & Emslie, 1971; Smith & Watson, 1972; Herzog & Burghardt, 1974); 2) grootte en vorm (Wiedemann, 1931); 3) geur (Wiedemann, 1931; Burghardt, 1967, 1968, 1973, 1977); 4) kleur (Smith & Watson, 1972); 5) de mate van uitstraling van infrarood (als thermoreceptoren aanwezig zijn, Noble & Schmidt, 1937; Gamov & Harris, 1973); 6) "leeftijd".

Wij hebben bij veel slangen (*Naja oxiana*, *Vipera lebetina*, *Coluber jugularis*, *Python regius*) kunnen waarnemen dat zij in staat zijn om de leeftijd van hun prooi vast te stellen (in verband met de eventuele gevaarlijkheid daarvan). Kleine, blinde nestmuizen werden zonder voorzichtigheid levend opgegeten, terwijl grotere muizen, die in staat zijn te bijten, werden gewurgd (of bij gifslangen: gebeten). Hoe ouder de prooi, hoe omzichtiger de slang hem benadert.

Als *Vipera lebetina*, *Vipera kaznakovi*, *Liasis mackloti* en *Elaphe schrenki* zowel nestmuizen als volwassen muizen worden aangeboden, dan doden alle slangen eerst de volwassen knaagdieren en eten ze op, daarna pas komt het verslinden van de nestmuizen. Dezelfde slangen vertonen een andere toenadering als hun zowel jonge muizen met haren worden aangeboden (die al kunnen zien en zich kunnen voortbewegen en verdedigen, dat wil zeggen bijten) als ook nestjonge, blinde ratten (drie keer zo groot als de muizen). De slangen doden en verslinden de kleinere maar meer volwassen muizen, terwijl ze de hulpeloze, maar grotere ratten levend opeten of hen anders passief wurgen en half levend opeten.

Als *Python regius*, *Python molurus* en *Eunectes notaeus* grote ratten en nestjonge konijnen worden aangeboden, die twee tot drie keer zo groot zijn

als de ratten, dan vallen de pythons en de anaconda de ratten aan en wurgen ze. Ze kruipen echter rustig naar de konijnen en eten ze op. Het verbazingwekkende vermogen van slangen om de kop van een prooi na het doden te herkennen (zelfs bij zeer jonge *Elaphe* en *Lampropeltis*, Klein & Loop, 1975), om daarmee het verzwelgen te vergemakkelijken, is toe te schrijven aan oriëntatie door middel van geur en gezichtsvermogen (Diefenbach & Emslie, 1971; Herzog & Burghardt, 1974; Duvall et al., 1980). Ook de richting van de haren, evenals de aanwezigheid van snorharen, spelen een rol. De slangen vergissen zich soms bij het vinden van de juiste richting voor het opeten en beginnen met verslinden bij het middelste of achterste deel. Een veel hoger foutpercentage werd door ons bij slangen waargenomen bij het opeten van pasgeboren, naakte dieren van een tamelijk groot formaat. Een sterke geur, die een groot effect op de reuk veroorzaakt, maakt het kiezen van de juiste richting voor het opeten moeilijker, zoals in geval van een snede in de huid aan de achterkant van het lichaam van de prooi (geur van bloed). In deze situatie heeft het heroriënteren op de reuk een "fout" als resultaat. Bij het vaststellen van de "leeftijd" zouden de slangen geleid kunnen worden door de lucht van melk bij pasgeboren knaagdieren.

## LITERATUUR

- Biswas, S., L.N. Acharjio & S. Mohapatra, 1977. Observation on the feeding habit of the tree snake, Common Indian Bronzeback, *Dendrelaspis tristis* (Daudin). J. Bombay nat. Hist. Soc., Vol. 74 (3): 539-540.
- Burghardt, G.M., 1967. Chemical cue preferences of inexperienced snakes: comparative aspects. Science N.Y., Vol. 157: 718-721.



- Burghardt, G.M., 1968. Chemical preference studies on newborn snakes of three sympatric species of *Natrix*. *Copeia*, 1968 (4): 732-737.
- Burghardt, G.M., 1973. Chemical release of prey attack: extension to naive newly hatched lizards, *Eumeces fasciatus*. *Copeia*, 1973 (1): 179-181.
- Burghardt, G.M., 1977. Learning processes in reptiles. In: *Biology of the reptilia*, Vol. 7: 555-706.
- Carpenter, C.C., 1977. Communication and displays of snakes. *Amer. Zool.*, Vol. 17: 217-223.
- Carpenter, C.C. & G.W. Ferguson, 1977. Variation and evolution of stereotyped behaviour in reptiles. In: *Biology of the reptilia*, Vol. 7: 335-554.
- Carpenter, C.C., J.B. Murphy & G.C. Carpenter, 1978. Tail luring in the Death Adder, *Acanthophis antarcticus* (*Reptilia*, *Serpentes*, *Elapidae*). *J. Herpetol.*, Vol. 12 (4): 574-577.
- Carr, C.M. & P.T. Gregory, 1976. Can tongue flicks be used to measure niche sizes. *Can. J. Zool.*, Vol. 54 (8): 1389-1394.
- Chauvin, R., 1972. Le comportement animal. Moskva, 487 pp. (in Russian).
- Dewsbury, D.A., 1981. Comparative animal behaviour. Moskva, 479 pp. (in Russian).
- Diefenbach, C.O. & S.G. Emslie, 1971. Cues influencing the direction of prey ingestion of the Japanese snake, *Elaphe climacophora* (*Colubridae*, *Serpentes*). *Herpetologica* Vol. 27 (4): 461-466.
- Ditmars, R.L., 1912. The feeding habits of serpentes. *Zoologica Stuttg.*, Vol. 1: 197-238.



- Dunbar, G.L., 1979. Effects of early feeding experience on chemical preference of the northern water snake, *Natrix s. sipedon* (*Reptilia, Serpentes, Colubridae*). *J. Herpetol.*, Vol. 13 (2): 165-169.
- Duvall, D., K.M. Scudder & D. Chisard, 1980. Rattlesnake predatory behaviour: mediation of prey discrimination and release of swallowing by cues arising from envenomated mice. *Anim. Behav.*, Vol. 28 (3): 674-683.
- Gamov, R.J. & J.F. Harris, 1973. The infrared receptors of snakes. *Scient. Am.*, Vol 228 (5): 97-100.
- Goodman, J.D. & J.M. Goodman, 1976. Possible mimetic behaviour of the twig snake, *Thelotornis kirtlandi kirtlandi* (Hallowell). *Herpetologica*, Vol. 32 (2): 148-150
- Gove, D., 1979. A comparative study of snake and lizard tongue-flicking, with an evolutionary hypothesis. *Z. Tierpsychol.*, Vol. 51 (1): 58-76.
- Greene, H.W., 1973. Defensive tail display by snakes and amphisbaenians. *J. Herpetol.*, Vol. 7 (3): 143-161.
- Greene, H.W. & J.A. Campbell, 1972. Notes on the use of caudal lures by arboreal green pit vipers. *Herpetologica*, Vol. 28 (1): 32-34.
- Greenberg, N., 1976. Observations of social feeding in lizards. *Herpetologica*, Vol. 32 (3): 348-352.
- Heatwole, H. & E. Davison, 1976. A review of caudal luring in snakes with notes on its occurrence in the Saharan sand viper, *Cerastes vipera*. *Herpetologica*, Vol. 32 (3): 332-336.

- Henderson, R.W., 1970. Caudal luring in a juvenile russel's viper. *Herpetologica*, Vol. 26 (2): 276-277.
- Herzog, H.A.J. & G.M. Burghardt, 1974. Prey movement and predatory behaviour of juvenile western yellow-bellied racers, *Coluber constrictor*. *Herpetologica*, Vol. 30 (3): 285-289.
- Jackson, J.F. & D.L. Martin, 1980. Caudal luring in the dusky pygmy rattlesnake, *Sistrurus miliaris barbouri*. *Copeia*, 1980 (4): 926-927.
- Keiser, E.D.J., 1975. Observations on tongue extension of vine snakes (Genus *Oxybelis*) with suggested behavioural hypotheses. *Herpetologica*, Vol. 31 (1): 131-133.
- Klein, J. & M.S. Loop, 1975. Headfirst prey ingestion by newborn *Elaphe* and *Lampropeltis*. *Copeia*, 1975 (2): 366.
- Lorenz, K., 1969. The evolution of ritual in culture and biological spheres. *Nature*, Moskva, Vol. 2: 42-52 (in Russian).
- Manteifel, B.P., 1980. The ecology of animals behaviour. Moskva, 220 pp. (in Russian).
- Mole, R.R., 1924. The trinidad snakes. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 1924: 235-278.
- Murphy, J.B., C.C. Carpenter & J.C. Gillingham, 1978. Caudal luring in the green tree python, *Chondropython viridis* (*Reptilia*, *Serpentes*, *Boidae*). *J. Herpetol.*, Vol 12 (1): 117-119.
- Neill, W.T., 1960. The caudal lure of various juvenile snakes. *Q. J. Fla. Acad. Sci.*, Vol. 23: 173-200.
- Noble, G.K. & A. Schmidt, 1937. The structure and function of the facial and labial pits of snakes. *Proc. Am. phil. Soc.*, Vol. 77 (3):

263-289.

- Orlov, N.L., 1981. The luring of prey in feeding behaviour of snakes. In: The problems of herpetology (Theses of communications of 5. Herpetological conference). Leningrad: 95-96 (in Russian).
- Patten, R.B. & B.H. Banta, 1980. A rattlesnake, *Crotalus ruber*, feeds on a road-killed animal. J. Herpetol., Vol. 14 (1): 111-112.
- Pianka, E., 1981. Evolutionary ecology. Moskva, 399 pp. (in Russian).
- Rabb, G., 1972. Vine snakes. Brookfield bandarlog Vol. 39: 11-13.
- Radcliffe, C.W., D. Chizzar & H.M. Smith, 1980. Prey-inducer caudal movements in *Boa constrictor* with comments on the evolution of caudal luring. Bull. Md. Herpetol. Soc., Vol. 16 (1): 19-22.
- Scudder, K.M., N.J. Stewart & H.M. Smith, 1980. Response of neonate water snakes (*Nerodia sipedon sipedon*) to conspecific chemical cues. J. Herpetol., Vol. 14 (2): 196-198.
- Shilov, M.N., 1956. A case of consumption of dead animals by *Agkistrodon*. Byull. mosk. Obshch. Ispyt. Prir., Vol. 61: 86 (in Russian).
- Shine, R., 1980. Ecology of the Australian Death Adder, *Acanthophis antarcticus* (Elapidae): evidence for convergence with the viperidae. Herpetologica, Vol. 36 (4): 281-289.
- Smith, G.C. & D. Watson, 1972. Selection patterns of corn snakes, *Elaphe guttata*, of different phenotypes of the house mouse, *Mus musculus*. Copeia, 1972 (3): 529-532.
- Wagner, W.A., 1928. The study of comparative psychology. Origin and development of mental

abilities. Issue 8. The psychology of feeding and its evolution. Leningrad: 1-72 (in Russian).

Wiedemann, E., 1931. Zur Biologie der Nahrungsaufnahme europäischer Schlangen. Zool. Jb. Abt. Syst. Okol. Geogr., Vol. 61: 621-636.

Williams, P.W. & I.L. Brisbin, 1978. Responses of captive-reared kingsnakes (*Lampropeltis getulus*) to several prey odour stimuli. Herpetologica, Vol. 34 (1): 79-83.