

EETGEDRAG BY SLANGEN, DEEL I.

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

Inhoud: Inleiding - Voedingswijzen.

INLEIDING

Het gedrag van dieren is zo langzamerhand het onderwerp van diepgaand onderzoek geworden. Uiteraard zijn in dit opzicht de reptielen voor ons het interessantst, maar jammer genoeg blijken de slangen het minst onderzocht te zijn. Hiervoor zijn een aantal redenen aan te wijzen (Carpenter, 1977; Carpenter & Ferguson, 1977). De belangrijkste is wel, dat slangen in hun natuurlijke habitat een zeer verborgen leven leiden, zodat een langdurige observatie erg moeilijk is.

Het meeste werk op het gebied van de psychofysiologie (leervermogen, werking van de voorwaardelijke reflexen, functioneren van zintuigen) is verricht aan schildpadden (Burghardt, 1977). De laatste twintig jaar is er ook intensief onderzoek aan het gedrag van hagedissen verricht, toe te schrijven aan de vorderingen gemaakt door de zogenaamde "objektivistische" denkwijze in de ethologie (Chauven, 1972). Het aantal waarnemingen aan het gedrag van slangen is eveneens toegenomen. Veel zoölogen beseften namelijk dat de kennis van het gedrag van reptielen niet compleet zou zijn en veel opvattingen onhoudbaar, zolang het onderzoek aan reptielen niet ook de slangen zou omvatten.

Wagner (1928), die in Rusland de aanzet gaf tot gedragsonderzoek bij dieren, deelde het meeste gedrag in drie grote groepen in, te weten: 1) voeding, 2) voortplanting en 3) zelfbehoud. Dit ar-

tikel gaat over de eerste groep en vat de gegevens over voedingsgewoonten van slangen samen, die gedurende twaalf jaar verzameld zijn door middel van waarnemingen in terraria, aangevuld met studies in de vrije natuur aan de slangenfauna van de U.S.S.R.

De meeste slangen vertonen een unieke morfologie, zoals een uitgerekte lichaamsvorm; tanden die aangepast zijn om buit te kunnen vangen, vast houden of (in het geval van gifslangen) doden en de prooi te verslinden; de afwezigheid van ledematen; een zeer beweeglijke schedel, die het mogelijk maakt een relatief grote prooi in zijn geheel te verslinden. Al deze gespecialiseerde aanpassingen beïnvloeden hun gedrag en dus ook hun eetgedrag. Algemene verdedigings- en dreighoudingen, als ook die van agressiviteit en voortplanting, zijn reeds lang bekend. Verdedigings- en aanvalsreacties, als onderling verborgen componenten van het "tricotroof systeem" (voedingssysteem) (Manteifel, 1980), zijn van buitengewoon belang voor het kunnen begrijpen van de verschillende vormen van eetgedrag en predator-prooi relaties. Slangen vertonen een hele reeks stereotiepe bewegingen en complexe verdedigings- en aanvalsreacties. Deze reacties zijn kenmerkend bij agressie en heel duidelijk bij voortplantingsgedrag (parings-"gevechten" van mannetjes, hofmakerij, paring), waarbij ze een ritueel geworden zijn. Ritualisatie, bijvoorbeeld het ontwikkelen van een informatieve signaalfunctie (Lorenz 1969; Dewsbury, 1981) tegelijk met een gehele of gedeeltelijke reductie van de oorspronkelijke voortbewegingsfunctie, heeft plaatsgevonden bij een aantal kop- en tongbewegingen en bij bepaalde bewegingen van lichaam en staart. Er zijn meer dan 100 stereotiepe bewegingspatronen beschreven (Carpenter & Ferguson, 1977). De meeste daarvan blijken "trofische" (zinnebeeldige) gedragingen te zijn. Het betreft hier dus oorspronkelijke bewegingsfuncties, die waargenomen worden in geri-

tualiseerde vorm in andere situaties. Identieke reacties kunnen in verschillende gedragsituaties voorkomen. Dit artikel gaat over het gehele complex van eetgedrag, vanaf het zoeken naar prooi tot het doden en verslinden daarvan. Vooral de laatste twee aspecten schijnen essentieel te zijn voor het herkennen van "trofisch" gedrag, dat niet verward moet worden met ander gedrag, zoals "verkenning".

VOEDINGSWIJZEN

De meeste slangen jagen op prooi vanuit een hinderlaag, eventueel geholpen door schutkleur of lichaamsvorm. De slang kan echter ook naar een prooi toe gaan of deze daadwerkelijk over een korte afstand achtervolgen. Vaker echter combineren slangen bepaalde tactieken, zoals *Dendrelaphis*, *Ahaetulla* en *Oxybelis* dit doen: zij verstoppelen zich in bomen en vallen van boven aan (Biswas et al., 1977). Soorten behorende tot de geslachten *Coluber*, *Psammophis* en *Spalerosophis* achtervolgen de prooi over een bepaalde afstand. Amphibieëneters gaan er vaak toe over hun prooi actief te bejagen. Deze slangen (*Nerodia*, *Natrix*, *Cyclagras*) kunnen een snelheid bereiken van 16 meter per 10 seconden. Ze volgen met op en neer gaande kop en open bek de sprongen van een kikker totdat de tanden de prooi vast hebben.

Van de "hinderlaag-tactiek" maken veel *Boidae*, *Viperidae* (Shine, 1980; Pianka, 1981) en *Crotalidae* gebruik. Na een niet succesvolle aanval vanuit een hinderlaag kunnen deze slangen de prooi actief achtervolgen of langzaam het geurspoor van de prooi volgen.

Voor het verkrijgen van voedsel worden vaak lokmiddelen gebruikt. Het goed gemaskeerde slange-lichaam kan de indruk wekken een boomtak te zijn, waarop een vogel, een hagedis of een zoogdier kan

gaan zitten. Nog treffender is het imitatiegedrag van de twijgslang *Thelotornis kirtlandi* (Goodman & Goodman, 1976), die Afrikaanse honingzuigers het idee geeft een jonge vogel te zijn, door het voorste deel van zijn lichaam op te blazen en de kop op te heffen om de puntige snuit te tonen. Er wordt melding gemaakt van het feit dat vogels tot dichtbij de slang vliegen en daardoor zijn jacht erg gemakkelijk maken. Het blijft echter onzeker of de vogels de slang benaderen omdat zijn kop een jonge vogel nabootst. Het is dáárom twijfelachtig, omdat broedende vogels rusteloos worden en gealarmeerd raken als een potentiële vijand in de buurt is en daarop neerduiken in een poging deze af te schrikken. Verder zou een vergelijking van de slangekop met een jonge vogel een menselijke gedachte kunnen zijn, de hoge mate van ontwikkeling van het gezichtsvermogen van vogels in aanmerking genomen.

Gebleken is dat *Oxybelis* bij het lokken van prooi zijn tong gebruikt (Mole, 1924; Rabb, 1972). Hierbij is de tong zowel het onderzoekend orgaan als het lokmiddel voor kleine dieren, die deze aanzien voor een insektlarve. Een alternatieve veronderstelling (Keiser, 1975) is echter dat een langdurig uitsteken van de tong meer het doen verstijven van de prooi tot gevolg heeft, dan het lokken ervan. Ook wordt verondersteld dat een langdurig geurkontakt een rol in dit gedrag speelt.

Het lokken met de staart is een algemeen gedrag dat inmiddels is waargenomen bij jonge *Chondropython viridis* (Murphy et al., 1978), jonge *Boa constrictor* (Radcliffe et al., 1980), jonge *Vipera russelli* (Henderson, 1970), volwassen *Cerastes vipera* (Heatwole & Davison, 1976), volwassen *Bothrops bilineatus* (Greene & Campbell, 1972).

jonge en volwassen *Sistrurus miliarius* (Jackson & Martin, 1980) en volwassen *Acanthophis antarcticus* (Carpenter et al., 1978).

Het lokken met de staart wordt het meest gebruikt door jonge dieren en wordt versterkt door een hel-

dere, kontrasterende kleur van het staarteinde. Neill (1960) gebruikte dit kenmerk om het staartlokken bij verschillende soorten te voorspellen. Deze voorspellingen werden inderdaad bevestigd (*Acanthophis antarcticus*, Carpenter et al., 1978; *Chondropython viridis* en *Trimeresurus gramineus*, onze gegevens). Jonge *Chondropython viridis* (Orlov, 1981) rolt zich op een tak op, heft zijn helder gekleurde staarteinde op en zwaait ermee, terwijl de rest van het lichaam onbeweeglijk blijft. Van *Hyla arborea* en *Rana temporaria* is waargenomen dat ze het staarteinde aanvielen omdat ze het waarschijnlijk voor een prooi aanzagen. Beide kikkersoorten werden direkt gegrepen en verslonden. De python vertoonde echter een andere taktiek bij de jacht op *Lacerta vivipara*: hij ging over een tak liggen, met de kop en de staart naar beneden. Noch de kop noch het lichaam bewogen, slechts de staart bewoog als een worm, niet vertikaal zoals in de situatie hiervoor, maar horizontaal. De hagedis probeerde de staart te pakken en werd gegrepen en opgegeten.

Niet alleen is het lokken met de staart hiermee bewezen, maar ook het feit dat slangen verschillende prooien kunnen onderscheiden en hun staart op verschillende manieren als lokmiddel kunnen gebruiken. Het succesvolle lokken met de staart van *Trimeresurus gramineus* komt niet overeen met wat Greene & Campbell (1972) geloven, namelijk dat deze bewegingen hoofdzakelijk defensief zijn en bedoeld als waarschuwing. Aan de andere kant hebben wij lokachtige staartbewegingen bij op de bodem levende soorten slangen waargenomen (*Agkistrodon contortrix*, *Agkistrodon blomhoffi*, *Vipera kaznakovi*, *Vipera ammodytes transcaucasiana*, *Vipera lebetina turanica*, *Bothrops schlegelii*, *Bothrops newiedi*, *Boa constrictor*) terwijl ze jacht maken op knaagdieren van verschillende leeftijden. Deze knaagdieren reageren niet op de staart als lokmiddel en de slangen gebruiken daarom een andere

jachttechniek. Wij zijn inderdaad niet overtuigd van de gerapporteerde reacties van knaagdieren op het lokken (Henderson, 1970; Carpenter et al., 1978). Wij voelen meer voor de huidige opvattingen (Greene & Campbell, 1972; Heatwole & Davison, 1976; Jackson & Martin, 1980) dat het wijdverspreide voorkomen van staartlokken bij jonge slangen in feite is toe te schrijven aan hun dieet van kikkers en hagedissen. Bij volwassen slangen is dit gedrag gewoonlijk beperkt tot soorten die tijdens hun ontwikkeling van jong tot volwassen dier hetzelfde voedsel eten, namelijk amfibieën en hagedissen. Deze dieren zijn klaarblijkelijk heel gevoelig voor het staartlokken, vooral de insecteters.

Deze manier van lokken schijnt niet geschikt te zijn voor de meeste vogels en zoogdieren, die een zeer scherp gezichtsvermogen hebben. Soms kan een muis agressief of defensief gedrag vertonen in een omgeving en dit kan gemakkelijk verkeerd worden uitgelegd als zijnde eetreacties op het lokken. Er zijn verschillende theorieën over het ontstaan van het staartlokken. De meest interessante en tevens de aannemelijkste is die welke door Radcliffe en de zijnen (Radcliffe et al., 1980) is opgesteld, namelijk dat staartbewegingen bij jagende slangen ontstaan uit "konflikt-gedrag" (N.B. in het Nederlands noemen we dit "oversprong bewegingen", noot vertaler) in een konflikt situatie, die het gevolg is van tegenstrijdige bedoelingen: onopgemerkt blijven en de prooi achtervolgen. Een vergelijkbaar gedrag is het zwaaien met de staart bij een jagende kat. Het lijkt redelijk om aan te nemen dat selectie ten gunste werkt van bewegingen, die de prooi aantrekken en tevens de jager in staat stellen geen gevaar te lopen.

Dit type gedrag om aan voedsel te komen is duidelijk voordelig voor de meer kwetsbare jonge dieren. Wij hebben het staartlokken bij *Chondropython viridis* tevens waargenomen als er geen prooi aanwe-

zig was. Het lokken met de staart wordt ook vaker en langduriger uitgevoerd door hongerige slangen. In een overzicht van het defensief laten zien van de staart bij slangen en wormhagedissen, konkludeert Greene (1973) dat ritualisatie (zie de definitie hiervoor) van primaire bewegingen ofwel een prooi afschrikt of deze aantrekt.

Wij hebben herhaaldelijk zulke staartbewegingen gezien bij het paargedrag (waaronder vechten) van *Vipera lebetina turanica*, *Vipera lebetina obtusa*, *Echis multisquamatus*, *Coluber rhodorhachis*, *Elaphe climacophora* en *Elaphe quadringata*. Belangrijke signalen, overal gebruikt in diverse gedragssituaties met inbegrip van voedings-, defensief- en paringsgedrag, hebben klaarblijkelijk dezelfde oorsprong. Ze blijken in verschillende gedragspatronen te zijn betrokken, als gevolg van het samenspel van inwendige en uitwendige invloeden.