



DE BIOLOGIE VAN HET GELUID BIJ SLANGEN

*Bruce A. Young, Department of Biology,
Lafayette College Easton, PA 18042, USA.
E-mail: youngab @ Lafayette.edu*

■ INLEIDING

Slangen blijven een nogal raadselachtige diergroep. Recente studies hebben aangetoond, dat verschillende aspecten van de biologie van slangen, vooral hun gedragsecologie, veel complexer en gevarieerder zijn dan men voorheen dacht (voor een goede discussie zie Greene, 1997). Desondanks komen sterk gegeneraliseerde en stereotype ideeën over slangen nog steeds veel voor. Dit geldt vooral voor de biologie van het geluid bij slangen. Met biologie van het geluid bedoel ik de totale invloed van geluid op de biologie - vooral het gedrag - van het organisme.

Hoewel andere onderverdelingen mogelijk zijn, zal ik in dit artikel drie aspecten van de biologie van het geluid bij slangen behandelen: gehoor, productie van geluid en het belang van geluid voor het gedrag. Deze drie algemene onderwerpen dienen om aan te tonen hoe raadselachtig slangen nog steeds zijn.

■ HET GEHOOR BIJ SLANGEN

De vroege literatuur is verbazingwekkend rijk aan beschrijvingen en experimenten die bedoeld waren om de vraag te beantwoorden of

slangen kunnen horen. De afwezigheid van een uitwendig trommelvlies bij alle slangen, gekoppeld aan een veronderstelde gedragsmatige ongeïnteresseerdheid ten opzichte van geluid, werd algemeen gezien als sterk bewijs dat slangen doof zijn (zie Young, 1997a, b).

Dankzij verschillende fysiologische experimenten weten we niet alleen dat slangen kunnen horen, maar ook dat ze zowel geluiden via de lucht als vibraties via de grond kunnen horen (zie Hartline, 1971a,b; Wever, 1978). Jammer genoeg is er na deze vroege fysiologische studies weinig vervolgonderzoek gedaan, zodat er nog veel vragen zijn over zowel het mechanisme van het gehoor bij slangen, als het belang ervan voor hun gedrag.

De ongeveer 20 soorten slangen die deze fysiologen hebben onderzocht, lieten een nogal beperkte gevoeligheid voor geluid zien, met fysiologische reacties op geluid tussen 150-1000 Hertz, en een gevoeligheidspiek bij 300 Hertz. Hoewel deze soorten enige variatie toonden in hun gevoeligheid voor geluid, leek geen enkele van hen akoestische specialisaties te hebben die in verband gebracht kunnen worden met aspecten van hun gedragsecologie. Het zou interessant zijn om de variatie in gevoeligheid voor geluid te bestuderen in een nauw verwante groep slangen met andere voorkeuren in leefomgeving en prooikeuze.

Ondanks het feit dat fysiologische experimenten hebben aangetoond dat slangen kunnen horen, is het mechanisme waarmee trillingen het binnenoor bereiken onbekend. Er lijken tenminste drie mogelijke routes te zijn voor de overdracht van trillingen:

1. trillingen in de grond kunnen via de onderkaak naar het vierkantsbeen overgedragen worden en dan via de stijgbeugel naar het binnenoor (figuur 1);
2. stimuli in de lucht, toegediend boven het vierkantsbeen, kunnen via de stijgbeugel naar het binnenoor worden overgebracht (Wever and Vernon, 1960);
3. en, misschien het meest interessant, trillingen (zowel in de lucht als op de grond) die toegediend worden langs het lichaam van de slang kunnen ook zenuwactiviteit opwekken in het binnenoor.

Deze laatste manier van trillingsoverdracht, het somatisch systeem genoemd (Hartline and Campbell, 1969), wordt nog altijd slecht begrepen. Stimuleert de trilling één van de vele gevoelsorganen die zich in de huid van de slang bevinden, of wordt het overgedragen door de long of andere inwendige organen?

De mate waarin lichamelijke systemen en gehoorsystemen kunnen reageren op verschillende stimuli (zoals via de lucht of via de grond), de integratie van deze twee systemen in de hersenen, en de mate van interspecifieke variatie tussen deze twee systemen, dat alles is nog steeds onbekend.

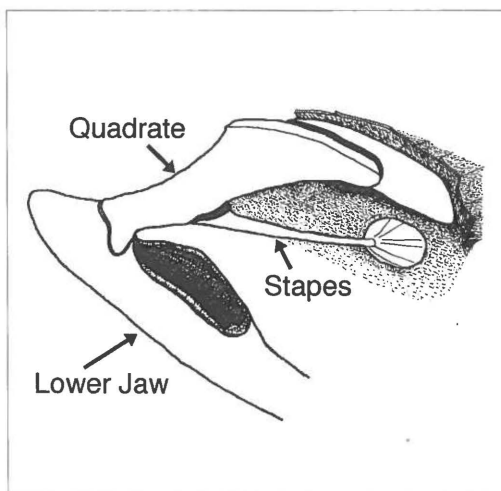


Fig. 1

Diagram van het oppervlak van de zijkant van een slangenschedel. De stijgbeugel geeft trillingen door aan het binnenoor (in de schedel); de verbindingen tussen stijgbeugel, vierkantsbeen en onderkaak lijken de slang in staat te stellen te reageren op trillingen in de lucht en in de grond.

■ DE PRODUCTIE VAN GELUID DOOR SLAGEN

De productie van geluid door slangen is meer dan alleen het ratelen van ratelslangen of het sissen van andere soorten. Slangen gebruiken veel verschillende methodes om geluid te produceren (Young, 1997a, Gans and Maderson, 1973). Ze kunnen geluid produceren door te trillen met hun staart, met of zonder gespecialiseerde ratel, door lucht uit de cloaca te blazen (Young and Abishahin, 1998), door lichaamschubben langs elkaar te wrijven of door te sissen.

Hoewel alle ratelslangen (*Crotalidae*) op dezelfde manier lijken te ratelen (Young and Brown, 1993, 1995; Cook et al., 1994), sissen slangen

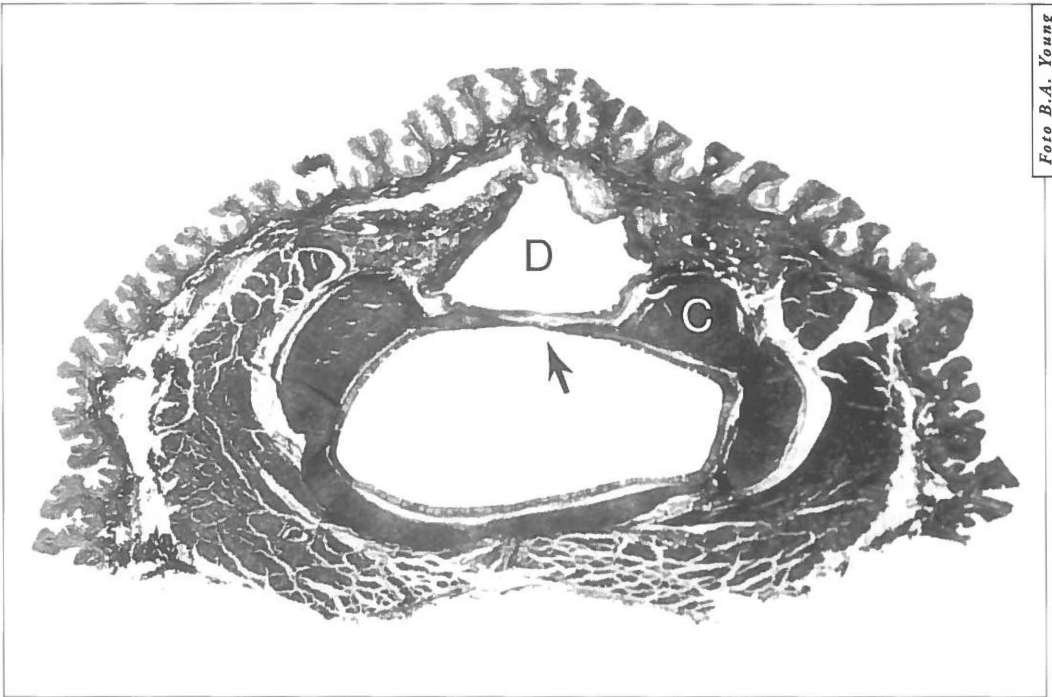


Fig. 2

Macro-opname van het strottehoofd van *Pituophis melanoleucus* met de stemband (pijl) verbonden aan het ringvormig kraakbeen (C), het strottehoofd verdelend in de kleine doodlopende dorsale kamer (D) en de grote ventrale kamer die leidt naar de stemspleetopening.

op veel verschillende manieren. De koningscobra (*Ophiophagus hannah*) en andere soorten hebben uitstulpingen van hun luchtpijp die het ze mogelijk maakt een diep resonerend gesis te produceren dat vaak een grom wordt genoemd (Young, 1991). Het strottehoofd van de pijnboomslang, *Pituophis melanoleucus*, heeft een kleine stemband (figuur 2), die het schelle gesis van die soort lijkt te produceren (Young et al. 1995). En terwijl veel slangen met hun mond open lijken te sissen, sissen andere, waaronder de haakneusslangen (*Heterodon*) door hun neus met een gesloten mond (Young and Lator, 1998).

Deze verschillende mechanismen van geluidsproductie zijn een belangrijk deel van de biologie van het geluid bij slangen, omdat elk mechanisme een ander geluid kan produceren. Het geratel van een ratelslang, de ploep van de cloaca van een koraalslang, de grom van een koningscobra of het gesis van een pofadder zijn alle kwalitatief en kwantitatief verschillende geluiden (figuur 3).

Zelfs soorten die hun geluid op dezelfde manier maken, bijvoorbeeld sissen met de mond open, kunnen geluiden met een verschillende tijdsduur, intensiteit of frequentiebereik maken.

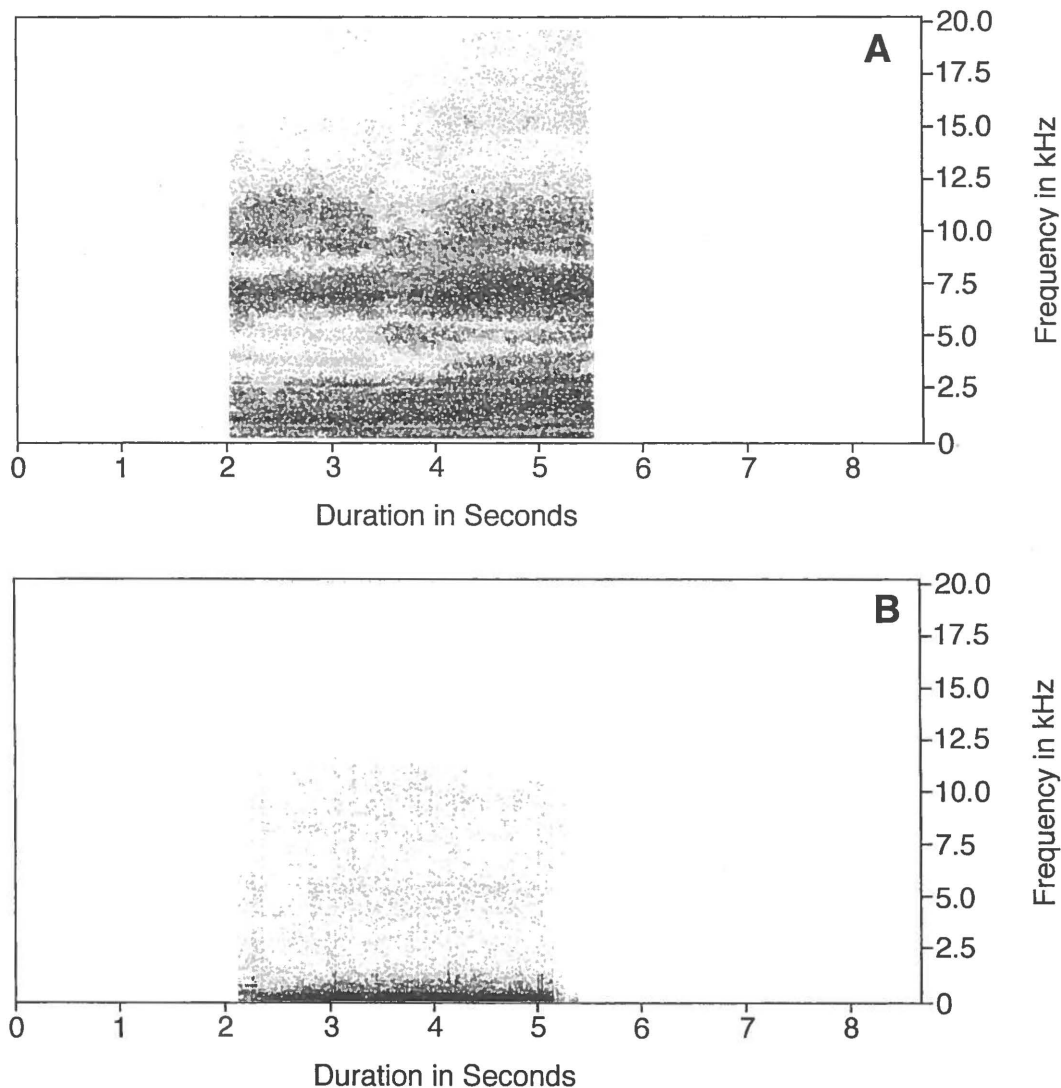


Fig. 3

Geluidsdiagrammen van defensieve geluiden van slangen. In deze monogrammen zijn de frequentie (Y-as in kHz) en duur (X-as) van het geluid op gegeven. Intensiteit of amplitude van het geluid is aangegeven door relatieve donkerkleuring, waarbij een geluiden met hogere amplitude donkerder zijn.

A: Geluidsdiagram van een 3.7 seconden durend defensief gesis van Russell's adder (*Daboia russelli*).

Het geluid bestrijkt frequenties tussen ongeveer 1.5- 13 kHz met het dominante (meest intense) geluid rond 7.5 kHz.

B: Geluidsdiagram van een 3.2 seconden durende 'grom' van de koningscobra (*Ophiophagus hannah*).

Het meeste geluid bestaat uit frequenties onder de 1.5 kHz.

Deze verschillende geluiden van slangen hebben één ding gemeen: ze zijn akoestisch eenvoudig. Geen geluid van slangen is beschreven dat een gereguleerd tijds patroon heeft, of veranderingen in frequentie of amplitude vertoont. De geluiden die slangen maken lijken 'alles-of-niets'-geluiden te zijn.

■ BELANG VAN GELUID VOOR HET GEDRAG VAN SLAGEN

De biologie van het geluid bij slangen is het moeilijkst en het interessantst met betrekking tot het belang van geluid voor het gedrag. Om het kort te houden, zal ik deze discussie beperken tot drie onderwerpen: het lokaliseren van een prooi, defensief gedrag en communicatie binnen de soort.

Het gehoor wordt vaak genoemd als één van de zintuigen die slangen gebruiken om prooien te lokaliseren. Het meest gebruikte voorbeeld is dat van een ratelslang die haar kop uitsteekt om haar kin op een pad of stronk te laten rusten, waardoor, naar men aanneemt, de gevoeligheid van het gehoor voor trillingen toeneemt (Klauber, 1956).

Hoewel dit waar kan zijn, is er weinig experimenteel bewijs om deze interpretatie te staven, of zelfs maar om te beschrijven dat slangen hun gehoor gebruiken tijdens het zoeken naar voedsel. Aannemende dat zij geluidsprirrels gebruiken tijdens het zoeken naar voedsel, maakt de variatie in voedsel van slangen duidelijk dat dit niet een algemene eigenschap van slangen is. Het is bijvoorbeeld niet waarschijnlijk, dat *Dasyptis*, de Afrikaanse eieretende slang, vogeleieren via geluid vindt!

Bij defensief gedrag kan geluid twee rollen spelen. Geluid dat een roofdier maakt, kan de slang waarschuwen voor de aanwezigheid van het roofdier en de slang kan geluid maken om het roofdier te waarschuwen en te intimideren. Iedereen die slangen in het veld heeft verzameld, weet dat ze vluchten voor het geluid van zware voetstappen, maar wederom is er weinig experimenteel bewijs voor reactie in het gedrag van slangen op trillingen in de grond. Aannemende dat zo'n reactie bestaat, is het waarschijnlijk dat deze varieert met het leefgebied. Het zou kunnen dat hier de verschillen tussen somatische systemen en gehoorssystemen een rol gaan spelen.

Er zijn verschillende interessante vragen over de waarschuwende of intimiderende functie van geluiden die slangen maken. Veel slangensoorten maken geen enkel waarschuwingsgeluid; sommige maken alleen geluid in reactie op bepaalde roofdieren, en, zoals een ieder die veel slangen heeft gehouden weet, er is een flinke variatie in de neiging om geluid te maken binnen de soort.

Wat hebben de verschillende geluiden die slangen maken van doen met het ontwijken van roofdieren? De grom van een koningscobra bestaat uit lagere frequenties dan het gesis dat de meeste slangen produceren, en terwijl Russells adder erg luid sist (ongeveer 90 dB, gelijk aan een lawaaiige fabriek), is de cloacale plof van een Sonora-koraalslang erg stil (ongeveer 46 dB, minder dan het geluid in een stil restaurant).

Zijn deze verschillen in eigenschappen van de geluiden die slangen produceren alleen een gevolg van de verschillende methodes die ze ge-

bruiken, of hebben zijn bij verschillende soorten verschillende geluiden geëvolueerd om hun interacties met specifieke roofdieren te optimaliseren? Hoewel we steeds meer leren over de verdedigingsgeluiden van slangen, weten we jammer genoeg erg weinig over de invloed van deze geluiden op het gedrag van roofdieren. Niet alle geluiden die slangen maken zijn echt verdedigingsgedrag. Recent werk (Kinney et al., 1998) heeft aangetoond, dat het gesis van een ratelslang een bijproduct is van het snel opblazen van het lichaam. Het is op het moment niet duidelijk hoe algemeen dit soort toevallige geluiden zijn.

Er is tot nu toe geen bewijs voor intraspecifieke communicatie met geluid in slangen, dat wil zeggen, slangen die specifieke geluiden maken om het gedrag van soortgenoten te beïnvloeden (zie Frankenberg and Wemer, 1992; Young 1997a). Dit is ongewoon en zou betekenen dat slangen de grootste groep gewervelden op het land zijn die binnen de soort geen communicatie via geluid hebben.

Historisch gezien werd deze afwezigheid van intraspecifieke communicatie via geluid verklaard met de aanname dat slangen doof zijn, maar, zoals boven beschreven is, is dat niet waar. Verder produceren veel slangen geluiden die vallen binnen de experimenteel bepaalde grenzen van de gevoeligheid van slangen voor geluid. Terwijl sommige slangen geluiden maken die te stil zijn om een fysiologische respons op te wekken in het oor van een andere slang, produceren veel slangen geluiden van een niveau dat de experimenteel bepaalde grens van het gehoor in slangen overschrijdt. Waarom is er geen bewijs

voor communicatie via geluid bij slangen, terwijl het binnenoer van tenminste sommige slangen kan reageren op de geluiden die slangen maken? Er zijn tenminste drie mogelijke verklaringen:

1. er kunnen enkele, nog niet gedocumenteerde, gevallen van intraspecifieke communicatie via geluid bij slangen zijn;
2. de informatie die in de door slangen geproduceerde geluiden zit, maakt ze ongeschikt voor intraspecifieke communicatie, en
3. slangen zouden het soort geluiden dat ze maken gewoon niet kunnen waarnemen.

Aangezien alle beschreven geluiden van slangen geen gereguleerd tijds patroon of veranderingen in frequentie of amplitude hebben, hebben ze een zeer beperkte mogelijkheid informatie over te dragen (2). Stel je voor dat mensen alleen een 'uh'-geluid zouden kunnen maken. Terwijl weinig informatie voldoende kan zijn om een roofdier een duidelijke waarschuwing te geven, is een dergelijk geluid waarschijnlijk te simpel om als paringsroep of andere vorm van intraspecifieke communicatie te dienen.

De verklaring die gebaseerd is op waarneming 3 is vergelijkbaar met het feit dat deze verklaring een fundamenteel gebrek bij slangen veronderstelt. In zijn bespreking van geluidscommunicatie bij Komodo-varanen merkte Walter Auffenberg (1981) op, dat deze varanen op verschillende geluiden kunnen reageren, inclusief gesis, maar dat ze meestal geen interesse tonen in het gesis van andere varanen. Ze negeren dus intraspecifieke geluiden of kunnen ze niet waarnemen. Iets dergelijks zou ook het geval kunnen zijn bij slangen waarbij het binnenoer fysiologisch in staat is te reageren op geluiden die

door slangen gemaakt worden. De gehoorscetra in de hersenen zouden die geluiden gewoon niet als belangrijk herkennen. Mogelijk zouden studies naar de neurale basis van het gehoor in slangen en de informatie-inhoud van slangengeluiden ons duidelijk kunnen maken waarom deze ene groep gewervelden niet onderling communiceert met geluid.

■ CONCLUSIES

Deze drie aspecten van de biologie van het geluid bij slangen (gehoor, productie van geluid en het belang van het geluid voor het gedrag) maken duidelijk dat we nog lang niet begrijpen welke rol geluid speelt in de biologie van slangen. Als we de evolutie van slangen willen begrijpen en hun interacties met de fysische en biologische wereld, moeten we deze fundamentele aspecten van de slangenwereld onderzoeken.

■ LITERATUUR

Auffenberg, W. (1981). *The behavioral ecology of the komodo monitor*. University of Florida Press, Gainesville. 406 pp.

Cook, P., Rowe, M. and VanDevender, R. (1994). *Allometric scaling and interspecific differences in the rattling sounds of rattlesnakes*. *Herpetologica* 50(3): 358-368.

Frankenberg, E. and Y. Wemer (1992). *Vocal communication in the reptilia - facts and questions*. *Acta Zool., Lill.* 41: 45-62.

Gans, C. and P. Maderson (1973). *Sound production mechanisms in recent reptiles: review and comment*. *Amer. Zool.* 13: 1195-1203.

Greene, H. (1997). *Snakes: The evolution of mystery in nature*. University of California Press, Berkeley. pp. 351.

Hartline, P. (1971a). *Physiological basis for detection of sound and vibration in snakes*. *J. Exp. Biol.* 54: 349-371.

Hartline, P. (1971b). *Midbrain responses to the auditory and somatic vibration system in snakes*. *J. Exp. Biol.* 54: 373-390.

Hartline, P. and H. Campbell (1969). *Auditory and vibratory responses in the midbrain of snakes*. *Science* 163: 1221-1223.

Kinney, C., Abishahin, G. and B.A. Young (1998). *Hissing in rattlesnakes: Redundant signaling or inflationary epiphenomenon?* *J. Exp. Zool.* 280, 107-113.

Klauber, L. (1956). *Rattlesnakes: their habits, life histories, and influence on mankind*. 2 vols. University of California Press, Berkeley, 1476 pp.

Wever, E. (1978) *The reptile ear*. Princeton University Press, Princeton. pp. 1024.

Wever, E. and J. Vernon (1960). *The problem of hearing in snakes*. *J. Aud. res.* 1: 77-83.

Young, B.A. (1991). *Morphological basis of 'growling' in the King cobra, *Ophiophagus hannah**. *J. Exp. Zool.* 260: 275-287.

Young, B.A. (1997a). *A review of sound production and hearing in snakes, with a discussion of intraspecific acoustic communication in snakes*. *J. Penn. Acad. Sci.* 71(1): 39-46.

- Young, B.A. (1997b). Taste, smell, hearing, and tactile sensation. pp. 185-213. In Ackerman, L. (ed.), *The biology, husbandry, and health care of reptiles*. Vol. I The Biology of Reptiles. T.F.H., New Jersey.
- Young, B.A. and G. Abishahin (1998). Cloacal popping in snakes. *J. Penn. Acad. Sci.* 71: 199.
- Young, B.A. and I. Brown (1993). On the acoustic profile of the rattlesnake rattle. *Amph. Rept.* 14: 373-380.
- Young, B.A. and I. Brown (1995). The physical basis of the rattling sound in the rattlesnake, *Crotalus viridis oreganus*. *J. Herpet.* 29(1): 80-85.
- Young, B.A. and J. Lalor (1998). Sound production in the eastern hognose snake *Heterodon platyrhinos* (Serpentes: Colubridae): Does it snore? *Amph.-Rept.* (in press).
- Young, B.A., S. Sheft, and W. Yost (1995). The morphology of sound production in *Pituophis melanoleucus* (Serpentes: Reptilia) with the first description of a vocal cord in snakes. *J. Exp. Zool.* 273: 472-481.