

GROEFKOPADDERS VAN DE GROTE STAD

AANTEKENINGEN OVER DE ECOLOGIE, SYSTEMATIEK EN VERZORGING VAN TWEE STADSE RATELSLANGEN

(*Crotalus mitchelli pyrrhus* en *Crotalus tigris*)

Bryan L. Starrett.

Met 2,3 miljoen bewoners en een oppervlakte van 688 km² is Phoenix in Arizona de negende in de rij van de grootste steden in de Verenigde Staten en de grootste woestijnstad. Phoenix ligt op een hoogte van 366 meter boven zeeniveau te midden van het Lower Colorado gedeelte van de Sonora-woestijn (Brown, 1982). Deze tussen bergen gelegen 'vallei van de zon' wordt omgeven door lage, met stenen bezaaide bergketens die typisch zijn voor dit gebied van de provincie Basin and Range (Dunbier, 1968).

Het klimaat van Phoenix is berucht: gekenmerkt door extreme hitte en geringe neerslag. Neerslag valt meestal midden in het winter en in het seizoen van de zomermoesson en gemiddeld per jaar net onder de 172 mm (Brown, 1994). Extreme temperaturen van -7°C in koude winternachten, tot 48°C op warme zomerdagen zijn geen uitzondering. Een uniek aspect van dit verder typisch stedelijk gebied zijn de natuurkenmerken en in het bijzonder zijn bewoners. De Phoenix-bergen die 457 meter boven de stad uitsteken zijn onbetwist het prominentste kenmerk van de stad. Bijna 9713 hectare woestijngebergte zijn bijna geheel onontgonnen gebleven en zijn beschermd als deel van het Phoenix Mountains Preserve; hiervan zijn 3400 hectare gelegen in het centrum van dit in alle richtingen verspreide stedelijke gebied. Het is niet verwonderlijk dat driekwart miljoen mensen elk jaar de vijftig mijl uitge-

zette trekkerspaden afleggen, te voet, per paard of met de mountainbike. Wat echter verrassend is, is dat ondanks deze intensieve menselijke activiteit, de zuidwestelijke gevlekte ratelslang (*Crotalus mitchelli pyrrhus*) en tijgerratelslang (*Crotalus tigris*) discreet hun eigen gang gaan. Het is echter een teer en delicaat samenleven.

ECOLOGIE

De zuidwestelijke gevlekte ratelslang (*Crotalus mitchelli pyrrhus*) en tijgerratelslang (*Crotalus tigris*) komen sympatrisch (naast elkaar) voor en syntopisch (in hetzelfde biotoop waarbij ze beide bijna hetzelfde microhabitat gebruiken) in het Phoenix Mountains Preserve en het is waarschijnlijk dat ze de enige crotalide soorten zijn die nog voorkomen in dit geografisch en genetisch geïsoleerd gebied. Historisch gezien zou de zwartstaartratelslang (*Crotalus molossus*) waarschijnlijk ook in het reservaat kunnen voorkomen en zouden de westelijke diamantratelslang en de Mojave ratelslang (*Crotalus atrox* en *Crotalus scutulatus*) de omringende uitgespoelde vlaktes en valleien tussen de bergen kunnen bewonen.

Oppervlakkig gezien zijn *Crotalus mitchelli* en *Crotalus tigris* morfologisch op verschillende manieren gelijk, vooral in de bergen van Phoenix. In het studiegebied zijn deze in de bergen voorkomende ratelslangen gelijk in grootte; een grote *Crotalus tigris* is meestal niet langer dan 29,5 inch (750 mm) totale lengte, terwijl de iets grotere *Crotalus mitchelli* 35,4 inch (900 mm) totale lengte kan bereiken. In het reservaat zijn ze opmerkelijk gelijk in basiskleur en patroon, terwijl op andere plaatsen in haar verspreidingsgebied *Crotalus mitchelli* ongeëvenaard is in kleurvariatie door de andere crotaliden. De typische basiskleur van gevlekte ratelslangen in de bergen





van Phoenix is een roest- of roodachtig bruin, terwijl nauwelijks vijf mijl naar het zuiden, in de Salt River Mountains, de zeer opvallende peper-en-zout-vorm een slang is van leikleurig tot blauw-grijs met uitbundige sneeuw witte vlekken. In de White Tank Mountains ten westen van Phoenix (waar de tijgerratelslang niet bekend is), is *Crotalus mitchelli* grotendeels wit getekend met grijze vlekken en wordt er vaak ten onrechte voor een albino gehouden. Vuurrode en worteltjes-oranje *Crotalus mitchelli* kunnen in de buurt van Lake Pleasant en de Bradshaw Mountains worden gevonden, slechts een paar mijl ten noordwesten van Phoenix. Van beide soorten wordt aangenomen dat ze voornamelijk gespecialiseerd zijn in het bewonen van woestijngebieden (Lowe et al., 1986), ofschoon ze voorkomen in een reeks van biotopen in hun respectievelijke verspreidingsgebieden.

Gevlekte en tijgerratelslangen komen bijna in hun gehele verspreidingsgebieden gescheiden voor (allopathisch), alleen in het Phoenix-gebied leven ze in hetzelfde gebied (sympathisch) evenals in de buurt van Organ Pipe Cactus National Monument op de grens van de Verenigde Staten en Mexico. De ecologisch iets meer verschillende *Crotalus mitchelli* kan worden gevonden in vijf van de zes onderverdelingen van de Sonora-struikwoestijn, Mojave-struikwoestijn, kustgebied met lage struiken en hakhout, evenals de lager gelegen coniferenbossen, doorn-struikbossen en tropische loofbossen in zuidelijk Baja.

Naar het oosten komt *Crotalus tigris* in vier van de zes onderverdelingen van de Sonora-struikwoestijn voor, evenals in half woestijn-graslanden, de lagere randen van de altijd groene bossen van Madreaan, de doornstruiken van Sinaloa en mogelijk loofbossen in Sinaloa en de struikwoestijn van Chihuahua. Hoewel *Crotalus tigris* in de Verenigde Staten gewoonlijk wordt beschouwd als een woestijnsoort, is zij mogelijk naar het noorden gemigreerd vanuit de

graslanden en subtropische doornstruiken van Sonora, Mexico. Binnen al deze bio-gemeenschappen, die gedeeld worden met verscheidene andere *Crotalus*-soorten, worden meestal de rots-micro-biotopen uitgekozen door de gevlekte en de tijgerratelslang.

De verspreiding naar hoogte varieert vanaf zeeniveau tot 2440 meter wat betreft *Crotalus mitchelli* en zeeniveau tot 1465 meter wat *Crotalus tigris* betreft (Campbell en Lamar, 1989). Gevlekte ratelslangen zijn waargenomen op de hoogste pieken van de Phoenix Mountains op 824 meter boven zeeniveau. Nog niet lang geleden zijn enkele *Crotalus tigris* waargenomen op de westelijke hellingen van de Peloncillo mountains in het uiterste zuidoosten van Arizona bij de grens met Mexico, wat een duidelijke uitbreiding betekent van het verspreidingsgebied van de soort in de Verenigde Staten.

Hoe deze rotsenbewonende ecologische equivalenten, die vrijwel geheel allopathisch (gescheiden) voorkomen, succesvol kunnen samenleven in de Phoenix Mountains is niet duidelijk en voor een deel het doel van dit onderzoek. Verschillen in de niches tussen ecologisch overeenkomende soorten zijn vaak moeilijk te definiëren. Zulke verschillen zijn gekoppeld aan het principe van competitieve uitsluiting met het oog op de onmogelijkheid van ecologische equivalenten om stabiel samen te leven (Gause, 1934). Ondanks vele overeenkomsten is het moeilijk om na te gaan in hoeverre *Crotalus mitchelli* en *Crotalus tigris* elkaar beconcurreren wat hulpbronnen betreft, als ze elkaar al beconcurreren. Hoewel habitat, voedsel en de tijd de drie traditionele bronnen zijn die betrokken zijn bij coëxisterende soorten (Pianka, 1975), is gevonden dat de habitat de gewoonste vorm van scheiding is tussen sympathische soorten (Schoener, 19974).

Ondanks hun fysieke overeenkomsten, bestaan er kennelijk structurele verschillen tussen deze soor-

ten die het benutten van verschillende bronnen zouden kunnen toestaan. De kop van *Crotalus tigris* is klein, vooral vergeleken met *Crotalus mitchelli*, de evolutie en functie van dit kenmerk is echter onbekend. *Crotalus tigris* is de enige ratelslang waarvan de maximale kopbreedte kleiner is dan twee keer de afmeting van de breedte van het basale segment van de ratel (Lowe, et al. 1986).

Lowe, et al. (1986) namen het moeilijke terugtrekken van een dood knaagdier waar door een *Crotalus tigris* uit een smalle rotsspleet en suggereren dat zo'n 'puntbektang' handig zou kunnen zijn voor een hagedisetende rotsbewoner. Er komt een veelheid aan knaagdieren en hagedissen voor in de Phoenix Mountains, die waarschijnlijk allemaal door *Crotalus tigris* en *Crotalus mitchelli* worden gegeten. Buidelmuizen (*Perognathus* spp.), bosratten (*Neotoma albigula*), Harris's antilopeekhoorn (*Ammospermophilus harrisi*) en kangoeroeratten (*Dipodomys* spp.) worden in het reservaat aangetroffen. De boomhagedis (*Urosaurus ornatus*), de side-blotched hagedis (*Uta stansburiana*), zebrastaarthagedis (*Callisaurus draconoides*), desert spiny hagedis (*Sceloporus magister*), westerse whiptail (*Cnemidophorus tigris*) en westerse chuckwalla (*Sauromalus obesus*) zijn de meest waargenomen hagedissoorten. Ze dienen waarschijnlijk allemaal, behalve volwassen chuckwalla's, als voedsel voor gevlekte en tijgerratelslangen.

Binnen de syntopische associatie van *Crotalus mitchelli* en *Crotalus tigris* in het reservaat, moeten subtiele voorkeuren voor de micro-habitats nog aan het licht gebracht worden. Verdeling van de voedselbronnen en variatie in de seizoensactiviteit zou deze potentiële concurrenten in staat kunnen stellen directe competitie te voorkomen en succesvol te coëxisteren. Gezien de grotere afmetingen van *Crotalus mitchelli* zouden de grotere knaagdiersoorten zoals grondeekhoorns, bosratten en kangoeroerat-

ten, het grootste deel kunnen uitmaken van het dieet, terwijl *Crotalus tigris* waarschijnlijk beperkt zijn tot de kleinere prooien zoals buidel- en antilopemuizen, evenals het hiervoor genoemde assortiment hagedissoorten.

Verschillen in seizoensactiviteit zijn waargenomen tussen de twee soorten. *Crotalus mitchelli* zijn prominent actief gedurende de droge voorjaarsmaanden april en mei, en worden gewoonlijk overdag waargenomen. Tijdens het wandelen over de vele beekjes en canyonroutes in de vroege avond van deze maanden, is het niet ongewoon om drie of vier gevlekte ratelslangen te zien, gewoonlijk actieve mannetjes.

Hoewel ook *Crotalus tigris* gedurende deze tijd kan worden waargenomen, is hun activiteitspiek gelegen in het midden en laatste deel van het moessonseizoen en er werd wel eens aan ze gerefereerd als de 'september ratelslang' (Lowe et al., 1986). Bij zonsondergang na een moessonregenbui in augustus of september, is het het waarschijnlijkst dat je tijgerratelslangen vindt.

Het grootste gedeelte van het voedsel opnemen van de tijgerratelslang valt in de late zomer en de herfst, en kan een subtiele verschuiving aangeven in het gebruik van de habitat. De prooidichtheid is altijd hoger in de open, vlakke, alluviale gebieden en droge beekdalen onder de steile rotsachtige uitgestrektheid die door beide ratelslangsoorten worden bewoond.

Het succes bij het voedsel zoeken zou groter kunnen zijn als *Crotalus mitchelli* en *Crotalus tigris* het gebruik van hun habitat in het seizoen verschuiven en erop uittrekken naar de vlakke gebieden. Beide soorten zijn schemer- of nachtdieren gedurende de warme zomermaanden. Gedurende een recent radio-telemetrisch onderzoek in het Squaw Peak-gebied van het reservaat, werden zowel *Crotalus mitchelli* als *Crotalus tigris*





vaak rustend waargenomen, verstopt tussen de rotsen en de vegetatie langs de wandelpaden, slechts enkele decimeters van de vele onwetende wandelaars.

De stabiliteit van hun coëxistentie kan voor een gedeelte worden afgemeten aan de bewijzen van herstel. Jongen van hetzelfde jaar, onvolwassen en jongvolwassen dieren, jonger dan 4 jaar worden waargenomen met ongeveer hetzelfde percentage bij beide soorten. In het algemeen zijn pasgeboren en jonge dieren buitengewoon moeilijk te vinden en te kwantificeren in het veld, echter de meeste van deze waarnemingen werden gemaakt als de slangen zonder dat ze dit door hadden in de achtertuinen van woningen bevonden die om het reservaat staan. Als slechts één enkele soort was vertegenwoordigd bij de opvolging, kan dit een aanwijzing zijn voor concurrentie en het uitsluiten van een minder aangepaste vorm.

Er schijnt geen overeenstemming te zijn over de vraag hoe deze twee vergelijkbare slangen er toe kwamen om beide hetzelfde gebergte gebied in de Sonora Desert te gaan bewonen. Fowlie (1965) theoretiseert, dat gedurende het laatste gedeelte van het pleistoceen *Crotalus tigris* zich noordwaarts verspreidde vanuit noordelijk Mexico, om vervolgens het Arizona Development te bezetten, waarbij zij gedeeltelijk *Crotalus molossus* tijdens het proces verving. Fowlie (1965) suggereert verder, dat *Crotalus mitchelli* migreerde vanuit het westen en het aangrenzende homologe gebied ging bewonen, op deze manier tegendruk vormend tegen verdere expansie van *Crotalus tigris*. Dit kan betekenen, dat deze morfologisch overeenkomstige en ecologisch equivalente ratelslangen afstammen van duidelijk verschillende lijnen en dat zij niet van zustersoorten afstammen, zoals voorgesteld door Brattstrom (1964) en Klauber (1972). Analyse van de eiwitten uit het gif (Foote en MacMahon, 1977) en micro-dermatoglyfische structu-

ren (Stille, 1987) ondersteunen de waarschijnlijkheid van twee aparte lijnen. Tenslotte stelt Fowlie (1965) voor, dat als gevolg van het 'principe van verdringing' de primitievere vormen zoals *Crotalus mitchelli* en *Crotalus tigris* op hun beurt werden verdrongen door binnenvallende 'hoog ontwikkelde vormen' zoals *Crotalus cerastes*, *Crotalus atrox* en *Crotalus scutulatus* en op deze manier werden verdrongen naar gefragmenteerde, geïsoleerde rotsachtige heuvelgebieden in de woestijn.

VERZORGING IN GEVANGENSCHAP

De laatste tijd zijn er tegenovergestelde berichten betreffende het huisvesten van reptielen in gevangenschap, vooral over de inrichtingsmaterialen (Warwick en Steedman, 1995). De voordelen van natuurlijke inrichting tegenover klinische omgeving werden met elkaar vergeleken, met een algemene voorkeur voor een natuurlijke omgeving als dat mogelijk was. *Crotalus mitchelli* en *Crotalus tigris* werden in hun natuurlijke omgeving gehuisvest in de dierentuin van Phoenix in de voor publiek zichtbare onderkomens en op een klinische manier gehuisvest in de quarantaine-afdeling en in de onderkomens die niet voor het publiek zichtbaar waren. Dit is de algemene praktijk in dierentuinen en wetenschappelijke instituten. Als gevolg van de opkomende herpetologische industrie in Noord-Amerika, worden klinische behuizingen voor gevangen reptielen steeds meer aangeraden, gewoonlijk om het gemak te dienen. Als van oorsprong honkvaste en energiebesparende wezens, schijnen ratelslangen een klinische omgeving te tolereren en het er zelfs erg goed in te doen. Vooropgesteld dat er wordt voldaan aan de fundamentele fysiologisch en psychologische vereisten (bijvoorbeeld warmtebron voor de thermoregulatie, adequate voeding en schoonhouden, het voorkómen van stimuli die stress veroorzaken en de nodige ver-

rijkig voor het gedrag), kan worden bereikt dat ze zich voortplanten en oud worden.

Crotalus mitchelli heeft zich rijkelijk voortgeplant in zowel natuurlijk ingerichte onderkomens met inheemse planten, vol spectrumverlichting en ontelbare schuilplaatsen tussen granieten stenen, als in de strenge eenvoud van een aquarium van veertig liter met houtsnippers.

In het wild kunnen gevlekte en tijgerratelslangen een redelijk nerveus tot zeer opvliegend gedrag vertonen, vooral de gevlekte ratelslang. Ze verschillen echter wat betreft hun mogelijkheid zich aan te passen aan het leven in gevangenschap. Wildvang *Crotalus mitchelli*, in het bijzonder volwassen dieren, passen zich vaak (ca 50%) slecht aan de gevangenschapscondities aan en behouden een prikkelbaar, agressief gedrag. Zulke dieren eten zelden goed, als ze al eten, zelf als een grote variatie van natuurlijke prooidieren wordt aangeboden; en als ze in gevangenschap blijven, kwijnen ze meestal weg.

Voor sommige, in gevangenschap gekweekte jongen (zelfs in tweede of derde generatie), geldt hetzelfde; ze hebben moeilijkheden met het herkennen en accepteren van voedsel. Mijn ervaring is, dat twee of drie jongen uit één worp het slecht doen (weigeren alle prooien, levend of dood, ongeacht de presentatie - slecht-aangepast-syndroom) en dat ze vaak wegwijnen, ondanks de grootst mogelijke inspanning. Deze verhouding zou overeen kunnen komen met de in het wild geboren aantallen slangen met een gedragsafwijking.

Een techniek om in het wild gevangen ratelslangen aan het eten te krijgen is met matig succes toegepast. Een dode muis aanbieden (in een vertrouwde omgeving), vergiftigd en gedood door een soortgenoot, kan een voedsel weigerende slang verleiden

om te eten. Soms is het effectief om een niet-eter op te sluiten met een prooi in zijn directe nabijheid, voor pasgeboren slangen een levende muis (onbehaard of lichtbehaard) in een klein bakje.

Tijgerratelslangen passen zich evenwel verrassend goed aan gevangenschap aan. Van 18 wildvangdieren *Crotalus tigris* (pasgeboren, onvolwassen, volwassen) accepteerden alle dieren binnen een week na het vangen levende of gedode laboratoriummuisen. Murphy en Armstrong (1978) bevelen aan, dat buitensporig hoge luchtvochtigheden moeten worden vermeden voor gevangen ratelslangen uit de droge gebieden, bijvoorbeeld voor *Crotalus mitchelli stephensi*. Eén keer per week 's avonds water sproeien heeft bewezen voldoende te zijn voor beide soorten.

Tijgerratelslangen schijnen echter gunstig te reageren op een hevige sproeibeurt eens per week, gedurende de moessonperiode 's zomers (een stimulus voor eet- en paargedrag).

Paargedrag en paring zijn waargenomen van april tot juli bij gevangen *Crotalus mitchelli* met geboortes in oktober en november (6 worpen, 3 generaties). Paargedrag bij *Crotalus tigris* trad sporadisch op in juli en augustus en een enkele waarneming van een paring op 1 augustus.

De worpgrootte van de gevlekte ratelslang varieerde van zes tot acht nakomelingen die 17 tot 22 gram wogen. De gegevens van de reproductie van *Crotalus tigris* blijven onduidelijk. Jongen kunnen geboren worden vroeg in juni tot laat in september. Tryon (1992) vermeldt een enkel geval van nakweek in de Knoxville dierentuin in 1992 en herinnert aan een eerder geval in de dierentuin van St.-Louis in het midden van de jaren zeventig. Dit lijken de enige meldingen te zijn van na kweek van de tijgerratelslang in dierentuinen.





LITERATUUR

Brattstrom, B. H. 1964. *Evolution of the pit vipers*. Trans. San Diego Soc. Natur. Hist. 13:185-268.

Brown, D. E., ed. 1982. *Biotic communities of the American Southwest United States and Mexico*. Desert Plants. 4:1-342.

Campbell, J. A., and W. W. Lamar. 1989. *The venomous reptiles of Latin America*. Comstock Publ. Assoc., Cornell Univ. Press, Ithaca, N.Y.

Dunbier, R. 1968. *The Sonoran desert*. Univ. of Arizona Press, Tucson.

Footo, R., and J. A. MacMahon. 1977. *Electrophoretic studies on rattlesnake (Crotalus and Sistrurus) venom: taxonomic implications*. J. Biochem. Physiol. 57B:235-241.

Fowlie, J. A. 1965. *The snakes of Arizona*. Azul Quinta Press, Falibrook, California.

Gause, G. F. 1934. (1971 reprint). *The struggle for existence*. Dover Publ., New York.

Klauber, L. M. 1972. *Rattlesnakes: their habits, life histories, and influence on mankind*. 2nd ed. Univ. California Press, Berkeley.

Lowe, C. H., C. R. Schwalbe, and T. B. Johnson. 1986. *The venomous reptiles of Arizona*. Arizona Game and Fish Dept., Phoenix.

Murphy, J. B., and B. L. Armstrong. 1978. *Maintenance of rattlesnakes in captivity*. Univ. Kansas Mus. Natur. Hist. Spec. Pub. (3):1-40.

Pianka, E. R. 1975. *Niche relations of desert lizards*. Cody, M. and Diamond, J. ed. *Ecology and evolution of communities*. Harvard. Univ. Press, Cambridge.

Schoener, T. W. 1974. *Resource partitioning in ecological communities*. Science 174:27-37.

Stille, B. 1987. *Dorsal scale microdermatoglyphics and rattlesnake (Crotalus and Sistrurus) phylogeny (Reptilia: Viperidae: Crotalinae)*. Herpetologica 43:98-104.

Tryon, B. 1992. *Communique 6, December*. 1992:18.

Warwick, C. and C. Steedman. 1995. *Naturalistic versus clinical environments in husbandry and research*. In C. Warwick, F. L. Frye, and J. B. Murphy eds., *Health and welfare of captive reptiles*. Chapman and Hall, London.

Vertaling uit het Engels: Jan van Duinen.

