



D **T**

E CIRKELDANS VAN DE KOUSENBANDSLANG THAMNOPHIS SIRTALIS SIRTALIS

HE CIRCLE DANCE OF THE GARTER SNAKE THAMNOPHIS SIRTALIS SIRTALIS

Tweede registratie op video

A.A. (Bert) Verveen, Poelwaai 3, NL 2162 HA Lisse. Tjard de Cock Buning, Kerkstraat 471-III, NL 1018 VK Amsterdam

In dit artikel beschrijven wij het ingewikkelde gedrag tijdens een cirkeldans van de mannelijke kousenbandslang *Thamnophis sirtalis sirtalis* zoals wij die na zijn vervelling op 16 augustus 2004 weer op video vast konden leggen.

1 Inleiding en vervelling

1.1 Registratie op video

Tijdens de zomer van 2004 verzorgde één van ons van 7 juli tot 14 augustus weer de mannelijke *Thamnophis sirtalis sirtalis* waarvan wij de dans in ons eerste artikel (Verveen & De Cock Buning, 2003) beschreven. Op 8 augustus weigerde de slang voor het eerst voedsel evenals op de erop volgende dagen. Dit bleek het begin van zijn vervellingperiode te zijn, want op 11 augustus waren zijn ogen een beetje dof. De volgende dag was de dofheid maximaal, om vervolgens geleidelijk op te helderen. Op 15 augustus werd het terrarium op de grond gezet en werd een digitale videocamera (JVC) loodrecht boven het terrarium op een statief in stelling gebracht. De videocamera

Second registration on video

A.A. (Bert) Verveen, Poelwaai 3, NL 2162 HA Lisse. Tjard de Cock Buning, Kerkstraat 471-III, NL 1018 VK Amsterdam.

In this paper we describe the data obtained after our second registration of the circle dance of the male common garter snake *Thamnophis sirtalis sirtalis*, executed shortly after he finished sloughing his skin on August 16th, 2004.

1. Introduction and ecdysis

1-1. Registration on video

During the summer of 2004, between July 7 to August 14, one of us took care again of the male *Thamnophis sirtalis sirtalis* mentioned in our first paper about the circle dance (Verveen & de Cock Buning, 2003). On August 8 the animal declined food. This was the start of his ecdysis cycle, for he kept his fast during the following days while a slight cloudiness of his eyes became visible on August 11. The milky appearance of his eyes was at its maximum on the next day and declined on the subsequent days. On August 15 its terrarium was placed on the ground while a digital videocamera (JVC) was mounted on a tripod viewing the terrarium from straight above. The video-



werd op het totale beeld van het zichtbare deel van de bodem van het terrarium ingesteld. Met behulp van het programma 'Ulead VideoStudio 5' werden afbeeldingen uit de video-opnamen gehaald. In deze beelden is daardoor soms rechts de kartonnen afscheiding te zien, terwijl het spiegelande glas van de voorzijde van het terrarium dikwijls onderaan is te zien. Alle beelden werden twee keer verscherpt met 'Paint Shop Pro 8'. Vervolgens werd het aantal pixels met een apart programma ('GrafX Photo Resizer') drie keer vergroot. Daarna werden de afbeeldingen zó bijgesneden, dat de slang centraal in beeld werd gebracht.

1.2 De vervelling

Op 16 augustus was de slang 's ochtends vrij onrustig. Hij wreef vaak met de kop tegen de glazen wanden van het terrarium. Omstreeks 11.10 u bleek dat hij de oude huid van de bovenkaken en de bovenkant van de kop los had gemaakt. Daarop wreef het dier steeds met zijkan-ten van de onderkaken tegen de glazen wanden van het terrarium. Hij gebruikte hiervoor merkwaardig genoeg niet de ruwere houten en stenen voorwerpen in zijn kooi. Om 11.59 u was hij gereed met de huid van de kop. Direct daarop drukte en schoof hij met de omslagstreek over de kattenbakkorrels van de onderlaag. Vervolgens fixeerde hij de reeds afgeschoven huid aan enkele voorwerpen en trok zich snel uit de resterende oude huid. Om 12.03 u was hij hiermee klaar. Daarop werden alle objecten uit zijn terrarium verwijderd en werd het niet voor de videocamera zichtbare deel met een stuk karton afgesloten.

camera covered the complete terrarium. Images were captured with "Ulead VideoStudio 5". The resulting images may hence show the brown cardboard barrier at right, or the glass front of the terrarium at bottom. All captured images were sharpened two times with the use of the program "Paint Shop Pro 8", after which the number of pixels was increased by three with the use of a special program ("GrafX Photo Resizer"). The images were then cut to a standard size, with the snake in the center.

1-2. Ecdysis

During the morning of August 16 the animal was somewhat restless. It often moved its head along the glass sides of the terrarium. It appeared at about 11:10 a.m. that he had freed the old skin from his upper jaws and the upper side of his head. He then rubbed the sides of his chin along the glass sides of the terrarium. It was strange that he did not use the rougher surfaces of the wooden and stone objects in his cage to free the old skin of his chin. The skin of his head became loose at 11:59. He then pressed the turnover region on the granular cat's box substrate. Then he fixed that part of the skin to some objects and freed himself quickly from it. He finished sloughing at 12:03 whereupon all objects were rapidly removed from his cage. The part of the cage that was out of reach of the videocamera was cut off with a piece of cardboard.

1-3. Interlude

Meanwhile, the snake searched for a way out of the terrarium. After he had been busy with this activity for a period of



1.3 Op zoek

Ondertussen zocht de slang naar een uitgang uit het terrarium. Al doende stuitte hij na circa zes minuten op zijn eigen romp, ongeveer halverwege zijn lengte. Hij stopte onmiddellijk alle activiteit. Zes seconden later bewoog hij de kop naar een positie op wat minder dan éénderde deel van de romp, gerekend vanaf de cloaca. Hij drukte zijn kin op de romp met de kop onder een hoek van 45 graden naar voren gericht. Daarop bleef hij 31 seconden lang weer doodstil liggen.

1.4 Het begin van de dans

Om 12.10 u begon hij vanuit deze positie tegen de klok in rondjes over zijn lijf te draaien. Een verkenning van de staart bleef dus uit en de dans begon daarmee niet in de halsketting-fase, maar in de "kousenband-fase". Omdat ons bleek dat de kousenband als kledingstuk, althans binnen de Angelsaksische wereld, nog in gebruik is (zoek hiervoor op het Internet met behulp van de twee Engelse termen voor kousenband ('garter') en huwelijk ('marriage')), noemen wij deze fase nu zo. In ons vorige artikel spraken wij nog over de 'ruime-armbandfase'. Na zes rondjes in 84 seconden te hebben gedraaid, onderbrak hij de dans en zocht weer een uitweg uit het terrarium.

1.5 Het vervolg

Na 42 seconden ontmoette hij weer zijn eigen lijf en hervatte hij de dans. Nu echter in tegengestelde richting en in de meer opeengepakte armband-fase (door ons vroeger 'nauwe-armbandfase' genoemd), waarin hij zijn staart voor de tweede keer was gepasseerd. Zoals wij in ons eerste artikel al beschreven, is dit

about six minutes he encountered his own body at about half his length whereupon he suspended all activity. After six seconds he moved his head onto a position of somewhat less than 1/3d of his rump as measured from the vent. He pressed his chin on his rump with his head inclined forward at an angle of about 45 degrees. He then froze again for a period of 31 s.

1-4. The beginning of the dance

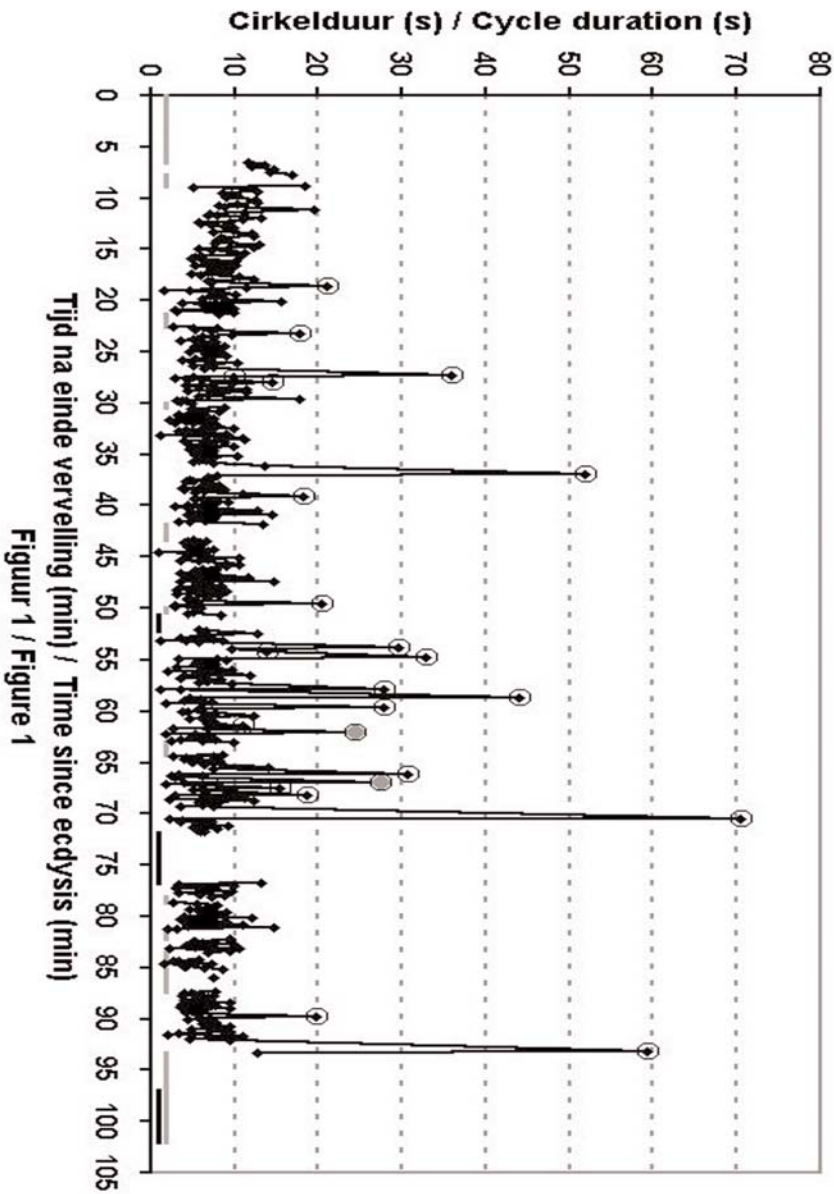
The snake started his dance at 12.10 out of this position and circled counterclockwise over his body. He hence skipped the necklace phase mentioned in our former paper and he started his dance in the garter phase.

Since the garter piece of clothing appeared to be still in use within at least the Anglo-Saxon tradition (cf. the Internet with the use of the term 'garter' and 'marriage') we now use the term 'garter' for this phase of the dance. In our former paper we called it the 'wide bracelet phase'. He interrupted his dance after six rounds within 84 s to search for a way out of his cage.

1-5. The main part of the dance

He resumed the dance (which he had interrupted for 42 s) after he had encountered his body again. This time with a clockwise circling movement and also with a more compact shape of the loop. He had entered the (formerly called tight-) bracelet phase of the dance since he had passed his tail for the second time. This is a more complex phase, as was already noted in our first paper on the dance. He now showed us a far more

Cirkeldans 16 aug 2004 / Cycle dance 16th August 2004



Figuur 1 / Figure 1

Figuur 1



een vrij complexe fase van de dans. Dit keer bleek deze fase nog veel ingewikkelder en uitgebreider te zijn en ook veel langer te duren dan wij eerder hadden waargenomen.

2 Analyse van de dans

2.1 Overzicht van de verkregen getalsmatige gegevens

De vervelling eindigde om 12.03 uur. De dans begon om 12.10 en eindigde omstreeks 13.47. De eigenlijke dans duurde dus ongeveer 97 minuten.

Voor elke rondgang is de duur door een ruitje in figuur 1 aangegeven. De slang onderbrak de dans elf keer (de grijze balken in fig. 1, behalve die aan het begin en het eind van de dans) en zocht dan een uitweg uit het terrarium. De duur van deze onderbrekingen was $54,8 \pm 22,8$ seconden (gemiddelde \pm standaard deviatie, een maat voor de variabiliteit van de gegevens).

Tijdens de dans verloren wij door twee wisselingen van de videoband 1,5 minuut en na afloop van de registratie nog eens circa 5 minuten. Deze verliezen zijn door de zwarte balken in figuur 1 aangegeven.

De resterende 90,5 minuten op videotape werden op de rondetijden doorgemeten. Daarbij gingen wij uit van de positie van de kop (horizontaal of verticaal) bij de hernieuwde start van de dans na elke door de slang uitgevoerde onderbreking van de dans. In totaal werden 554 rondes gezien en gemeten. Het overzicht hiervan staat in figuur 1.

Uit figuur 1 valt af te leiden, dat het merendeel van de cycli relatief snel was.

complex dance as well as a far longer lasting one than we had ever seen before.

2. Analysis of the dance

2-1. Summary of the numeric data


The snake finished ecdysis at 12:10 o'clock. He started the dance at 12:10 and ended it at about 13.47. The dance hence lasted about 97 minutes.

The diamonds in fig. 1 indicates cycling times. The snake interrupted circling 11 times to try to find a way out of his terrarium. The interruptions are indicated by the grey bars in fig. 1 (apart from the beginning and the end of the dance). The duration of these interruptions was 54.8 ± 22.8 s (average \pm S.D.).

Loss of registration (black bars in fig. 1) by two changes of videotape amounted to 1.5 min while we ran out of tape at the end of the dance, creating an additional loss of about five minutes.

The remaining 90.5 minutes on tape were analysed for the lap times. These were measured at the horizontal or vertical position of the head, dependent upon head position upon the restart of the dance after each interruption of it by the snake. A total of 554 circles was present on the tapes and measured. The results are depicted in fig. 1.

It follows from fig. 1 that the majority of the cycles are quite fast. Some lap times peak much higher, however. Though some increases of lap time are caused by delays as such, some others show an interesting pattern. Slow tonic movements of the snake together with an interruption



Maar er zijn er die langer tot veel langer duurden. Daarvan werden verschillende veroorzaakt door eenvoudige vertragingen in de beweging van het dier. Reeds tijdens de analyse vielen enkele cycli op, doordat het dier daarin langdurige tonische activiteit vertoonde waarbij de slang praktisch stil lag. Deze werden apart opgetekend. Deze 'tonische cycli' zijn in figuur 1 aangegeven door open rondjes om de meetpunten. Zij duurden $28,1 \pm 15,6$ seconden.

Van de overige snelle cycli toonden circa 45 enige geringe tonische activiteit, maar deze werden niet nader geanalyseerd maar als 'normale' cycli geregistreerd. Totaal registreerden wij 531 snelle cycli, met een duur van $6,9 \pm 2,6$ seconden. Deze waarden zijn te vergelijken met die voor de cyclusduur uit onze vorige waarneming. Afgezien van de eerste vier langer durende cycli uit de initiële 'halsband-fase' zagen wij daar in totaal 23 cycli waarvan de duur $6,6 \pm 1,3$ seconden bedroeg.

Voorts werd bij elke rondgang de bewegingsrichting genoteerd: met de klok mee ('linksom') of er tegen in ('rechtsom'). Hier vielen twintig cycli af om redenen waar naderhand op wordt ingegaan. Van de overblijvende 534 cycli draaide de slang in 52 procent van de gevallen linksom en in 48 procent rechtsom. Wanneer wij de 27 cycli uit de waarneming van 2003 meerekenen (27 cycli met de klok mee) komen wij respectievelijk op 50 en 50 procent uit. Ofschoon deze slangen asymmetrieën in hun gedrag kunnen laten zien (Shine et al., 2000), vertoont dit dier waarschijnlijk geen voorkeursrichting tijdens de dans, is het qua voortbeweging niet 'links- of rechtshandig'.

of his crawling movements were observed in 23 cycles. These were separately noted on paper. We could hence indicate these 'tonic cycles' in fig. 1 with the use of additional open circles. Their duration lasted 28.1 ± 15.6 s.

Some other 45 fast cycles showed minimal tonic activity and were considered to be 'normal' i.e. non-tonic cycles. We recorded a total of 531 fast cycles. Their duration was 6.9 ± 2.6 s. They may be compared with the 23 non-necklace type of cycles from our former recording, which showed lap times of 6.5 ± 1.3 s.

His direction of movement was noted for every cycle apart from 20 special ones that will be mentioned below. Of the remaining 534 cycles the snake turned to the left (counterclockwise) in 52% of the cases and he turned right (clockwise) in the remaining 48%. In 2003 the snake danced 27 cycles, in all of which he turned to the right. Taken together these data resulted in 50% left turns and, of course, 50% right turns. These snakes may exhibit behavioural asymmetry (Shine et al., 2000), but this animal probably does not show a preferred direction of movement during the dance; it is not 'left- or right-handed' with regard to locomotion.

2-2. Patterns of movement in fast cycles

Fig. 2 shows the different patterns of movement of the snake. For each typical pattern four images were captured from the video at successive though variable intervals A to D to also show the direction of his movements.



2.2 Bewegingspatronen tijdens snelle cycli

In figuur 2 zijn de verschillende typische patronen uit de dans afgebeeld. Voor elk werden vier in de tijd op elkaar met variabel gekozen intervallen volgende afbeeldingen uit de video-opname gebruikt in de volgorde A tot en met D. Wij deden dit ook om de bewegingsrichting van het dier te laten zien.

In serie 1 zien wij de 'kousenbandvorm', waarin de slang de staart één keer is gepasseerd. Hier draait het dier linksom. Wij spreken hier van 'vorm' in plaats van 'fase', omdat deze beelden allemaal uit de complexe armband-fase stammen.

In serie 2 is de slang de staart twee keer gepasseerd (de 'armband-vorm'), terwijl hij op deze plaat rechtsom draait.

In de series 3 (linksom) en 4 (rechtsom) passeert de slang al cirkelend zijn staart voor de derde keer. Gezien de kleine centrale ruimte die hierbij overblijft, kunnen wij dit de 'ringvorm' noemen. De omvang van de ring is groter, omdat de slang bij deze nauwe bedekking er niet meer in slaagt boven op zichzelf te blijven. Met de kop probeert hij dat wel, maar de rest van zijn lijf komt naast de vorige windingen terecht.

Meestal maakt de slang niet zulke mooie cirkels als in de series 1 tot en met 4 zijn afgebeeld, maar is de vorm op één of meer plaatsen, vaak tweezijdig, ingedeukt. Deze vaak optredende typische 'haltervormen' staan in serie 5 (rechtsom) en in serie 6 (linksom).

Bij versneld afspelen valt het op, dat het dier ook rondtoelt: de hoofdas van het hele

Series 1 pictures the 'garter shape' of the dance, where it has passed its tail one time. Here the snake turned to the left. Note that the term 'garter shape' here describes the shape of the cycle and not one of the two possible early phases of the dance (necklace phase and garter phase). All the images shown here stem from the final and complex 'bracelet phase' of the dance.

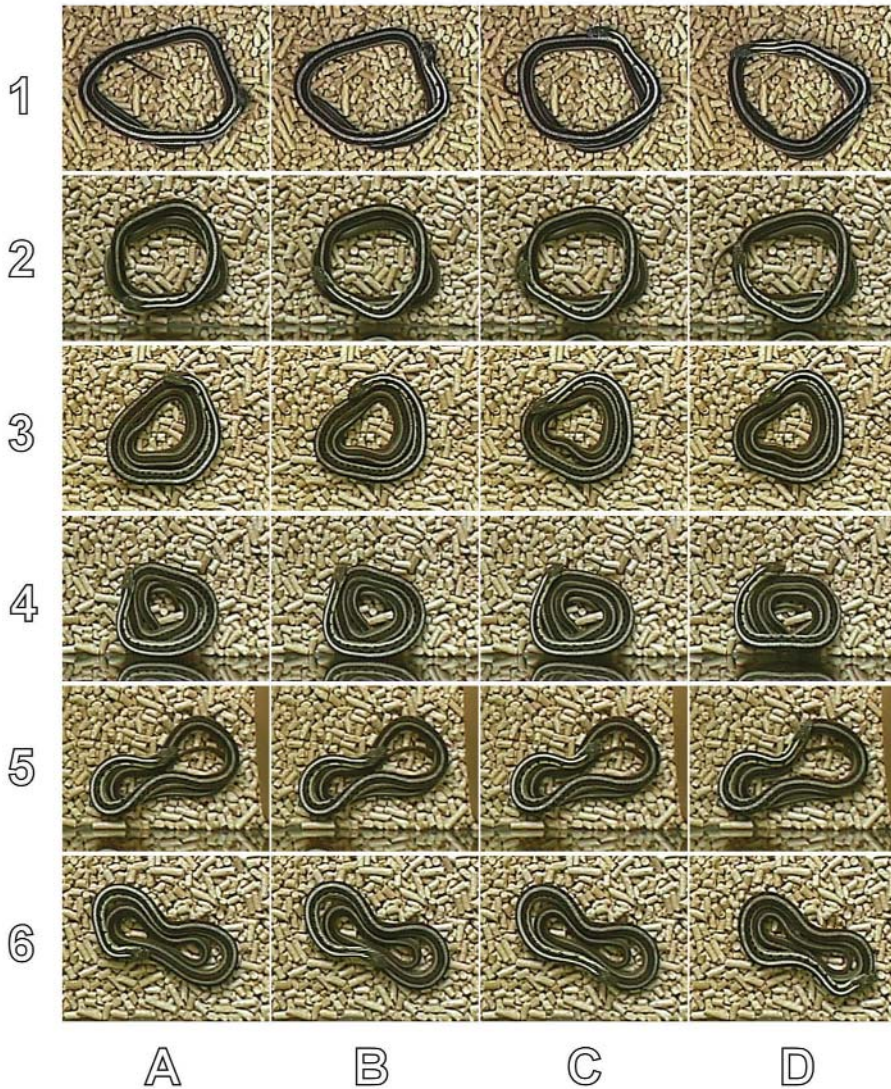
Series 2 depicts the bracelet shape in a right turn. This shape applies to the situation where the snake passed his tail two times.

In series 3 (left turn) and 4 (right turn) the snake did cover his tail for the third time, too. The small size of the remaining snake-free centre warrants the term 'ring shape', although the outer size of the whole animal is larger. The snake tries to cover his body from above, but succeeds with its head and neck only. The remaining part of his body lies besides his former coils, often apart from the end of his tail.

The snake usually does not display such beautiful circles as depicted in series 1 through 4. The circle is usually more or less dented in several places, often forming the shape of a halter. They are depicted in figs. 5 (right turn) and 6 (left turn).

When one plays the tape at a higher speed another phenomenon becomes visible: the main axis of the loop spins. The direction of the spin opposes the direction of the crawl of the snake. When it crawls to the left (counterclockwise), the shape of circle or halter spins to the right (clockwise) and vice versa. Since

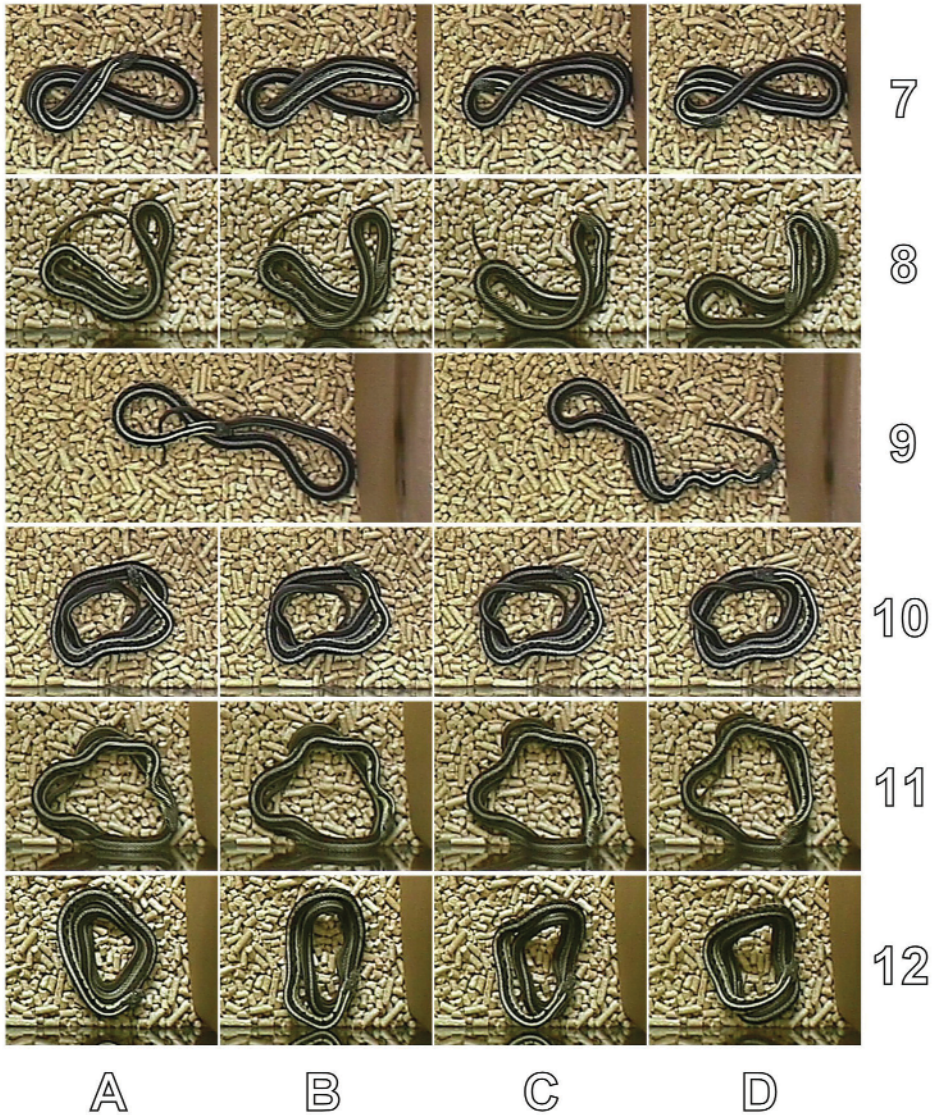
Cirkeldans van de Kousenbandslang



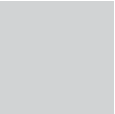
Figuur 2A



Circle dance of the Gartersnake



Figuur 2B



dier draait ook, en wel tegen de richting van de kop in (wanneer de slang linksom kruipt tolt het hele dier rechtsom en omgekeerd). Omdat bij cirkels deze tolbeweging niet zo in het oog springt, is zij het duidelijkst zichtbaar tijdens de haltervorm.

Een enkele maal, d.w.z. in deze serie drie keer met in totaal twintig cycli uit de 554 geregistreerde cycli, draaide de slang in een geheel andere vorm, in die van het cijfer 8. In serie 7 is een van de mooie beelden uit de reeks getoond. Een gebogen acht staat in serie 8. Het dier nam in deze sequentie snel de rechtere vorm aan.

Nu heeft het cijfer 8 meestal een relatief breed middel. De vormen die de slang aanneemt lijken beter op het symbool voor oneindig uit de wiskunde (figuur 3). Daarom noemen wij dit de 'oneindigheidsvorm'. Een draairichting is niet aan te geven, omdat het dier in deze situatie aan de ene kant tegen de klok in draait en aan de andere kant met de klok mee. Het rondtollen van de hoofdas van het lichaam treedt bij het dansen in deze vormen dan ook niet op.

Wanneer wij in figuur 3 de oneindigheidsvorm voor de bovenovergang van de slang dikker tekenen en voor de onderdoorgang dunner (linker kolom in fig. 3), dan blijken er voor het dier vier kruipmogelijkheden te zijn (schuine pijlen in fig. 3). De bovenovergang loopt of (A) van linksonder naar rechtsboven (serie 7) of (B) omgekeerd (hier gezien maar niet afgebeeld), of (C) van linksboven naar rechtsonder (serie 8), of (D) ook het omgekeerde van C (hier niet gezien). De draairichting in het uiteinde van elke lus

circles are round the spin is more clearly visible when the snake exhibits the, more often occurring, halter shape.

A completely different shape, namely that of the figure eight, occurred too, although quite rarely: three times in this series. Taken together these sequences occupied a total of only 20 turns.

Since the figure eight usually has a broader waist, that of the infinity symbol used in mathematics better describes the picture. We hence called it the "infinity shape".

A straight infinity shape is depicted in series 7, while series 8 shows a bent one. During the latter sequence the snake quickly assumed the straighter shape of this symbol.

It is difficult to assign a preferred direction to its turns, since, within one cycle, it crawls in a clockwise direction on one side while it runs counterclockwise at the other side. A spin of the main axis does, hence, not occur.

To study the possible configurations of the snake in its infinity shape we use a broader line to indicate where it crawls over the centre (left column in figure 3). There are four different configurations which the snake may use to crawl about (slanted arrows in fig. 3) over the top of the infinity symbol: (A) from lower left to upper right (series 7) or (B) the other way around (shown by the snake in this recording but not depicted) or (C) from upper left to lower right (series 8), or (D) the reverse situation with regard to C (not shown by the snake in this recording). Note that the directions in which the



(verticale pijlen in fig. 3) is of omhoog (A als in serie 7, en D) of omlaag gericht (C als in serie 8, en B).

Omdat de slang tijdens de drie keren dat hij deze vorm draaide telkens een andere mogelijkheid realiseerde, lijkt het waarschijnlijk dat hij ook hier geen voorkeursrichting heeft.

Het viel ons op, dat het dier de boven-overgang vlot neemt, maar even wat werk blijkt te hebben om de onderdoor-gang te maken. Het is duidelijk dat hij zijn weg vervolgt op het stuk romp waarover hij aan het kruipen is. Dit lukt hem niet altijd, waardoor hij soms een verkeerde afslag neemt, in de foute richting verder gaat en op zijn staart uitkomt (serie 9). Meestal corrigeert hij dit ergens onderweg en vervolgt zijn dans.

2.4 Gedrag patronen tijdens de tonische cycli

In de 23 tonische cycli, waarvan het merendeel zich tussen 50 en 70 minuten na de vervelling afspeelde (fig. 1), stopte de slang vrij lang met het cirkelen en leek het erop of zijn lijf sterk was gespannen (fig. 2 series 10, 11 en 12). Zijn lichaam vertoonde dikwijls meerdere kronkels (serie 11), terwijl het er vaak op leek dat zijn achterlijf een eigen leven leidde. Het deel rond de overgang tussen romp en staart, waar de lichaamsopening (cloaca) zit, vouwde hij dikwijls lusvormig over het aanliggende deel over de romp (serie 10). Soms vertoonde het dier vervolgens een serie regelmatig optredende, kortdurende, vrij forse schokken, iets wat statisch is af te beelden. De schokken deden denken aan de regelmatig optredende contracties van de staart die bij de

snake turns (vertical arrows in fig. 3) are within each case either up (A as in series 7, and D) or down (C as in series 8, and B).

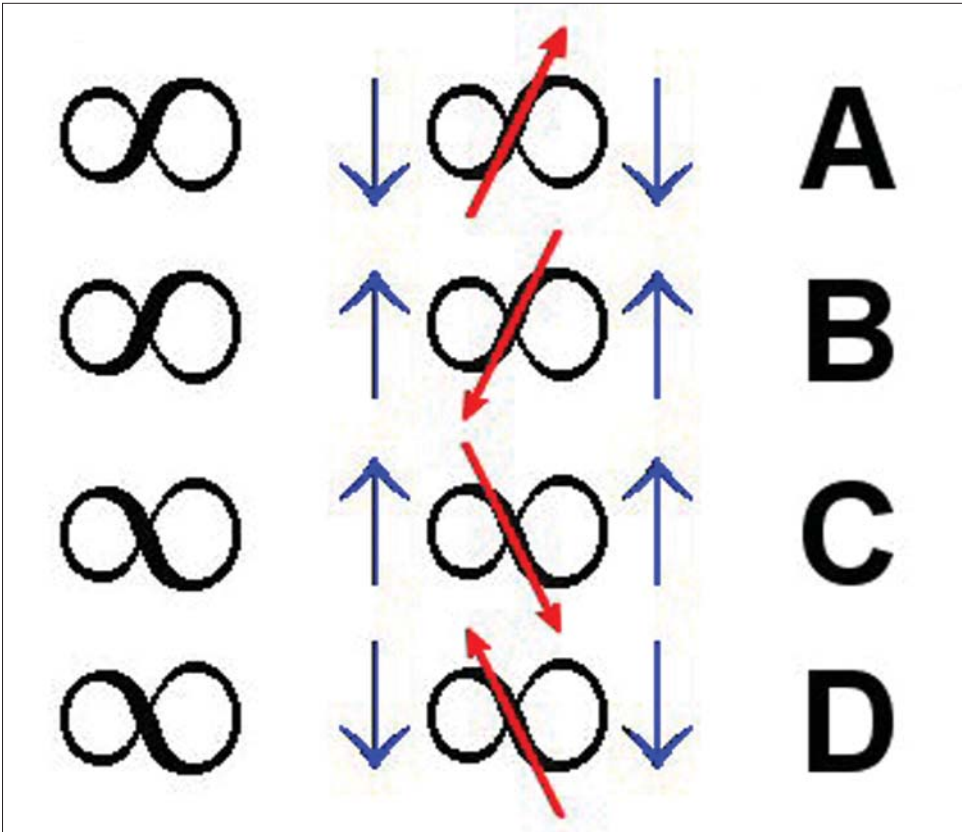
In his three manifestations of the infinity shape the snake followed a different pattern each time. He therefore did not show a preferential crawling direction with regard to this pattern either.

In addition, we noted that the animal slowed down when he tried to crawl below the top layer. He did not slow down when he crawled over the top. He hence followed that part of the body on which he was climbing and with which his head stayed in contact.

However, this was not always successful. He sometimes made a wrong turn, which guided him into the wrong direction as well. This led him to the tip of his tail (series 9). Usually he noted his error, however, and corrected it more or less quickly to continue his dance in some other shape.

2-4. Behavioural patterns during tonic cycles

In 23 tonic cycles, which occurred mainly between 50 and 70 minutes after ecdysis (fig. 1), the snake halted its circling movement for relatively long times (28.1 15.6 s). He then made the impression of being in a tensed (tonic) state (fig. 2 series 10, 11 and 12). The body often showed several twists (series 11). The hind part of his body often gave us the impression of "leading its own life" in such situation. The part of it containing the cloaca was often bent over the adjoining part of the snake's rump (series 10). In some cases



Figuur 3 / Figure 3

Mogelijke bewegingspatronen van de slang in de oneindigheidsvorm.

Links: twee mogelijke vormen ervan voor een dik getekende overgang (A is gelijk aan B, en C aan D).

Midden: de vier mogelijke vormen tijdens de dans. Schuine pijlen (rood): richting van de bovenovergang, verticale pijlen (blauw): bewegingsrichting van de slang in de buitenkant van elke lus.

Patterns of movements of a snake executing the infinity shape.

Left: two possibilities of drawing the symbol (A equals B and C equals D).

Thicker part indicates a crossing over. Centre: the four possible shapes during the dance. Slanted arrows (red): direction of the snake at crossing over, vertical arrows (blue): direction of movement of the snake within the outer segments of each loop.



mannelijke *Boa constrictor* tijdens de copulatie optreden. Er waren echter geen tekenen die op cloacale activiteit wezen.

Nadat de videobanden vol waren en de slang inmiddels met het rondcirkelen was gestopt, bleek dat ze even later toch weer rondjes ging cirkelen. Daarop werd het dier in handen genomen. Hier vormde het weer een cirkel, maar het draaide niet rond. Er werden toen ongeveer vijf minuten lang stevige contracties langs de hele lus gevoeld en gezien. Nadat de slang zich ontspande, werd hij weer teruggezet, maar dit bleek het definitieve einde van de dans te zijn.

Een bijzondere houding werd tot twee keer toe heel duidelijk gezien. Terwijl de slang zich aanspande, verhief hij een relatief grote sector van de uit meer lagen bestaande lus recht omhoog (serie 12). Men kan er een driedimensionale indruk van krijgen door scheel te kijken naar de afbeeldingen van serie 12 B en C. Wanneer die samenvloeien, zie je de lus rechtop in de ruimte staan. Hij hield dit ongeveer 14 seconden vol.

3 Discussie


De nieuwe aspecten van het gedrag van de net vervelde, mannelijke kousenband-slang kloppen met de beschrijvingen van het baltsgedrag zoals die bijvoorbeeld in het boek van Rossman et al. (1996, blz. 11) en in het heel interessante artikel van Shine et al. (2004), zijn te vinden. Het gaat nu niet alleen om het beklimmen van de romp en op het drukken van de kin op de rug van de partner zoals in ons vorige artikel al werd beschreven, maar ook over drie andere fenomenen. Ten eerste de vorming van de lussen over het partnerlijf (zoals die nu te zien waren, zie serie 11).

this was followed by a series of jerks, quite strong contractions of a short duration, much like the regularly occurring jerks of the tail a male *Boa constrictor* exhibits during copulation. There was no visible sign of cloacal opening or hemipenial extrusion, nor of ejaculation.

When our videotapes were filled up and the snake had stopped circling as well, the snake started again after some time. It was then taken into both hands. He assumed a circular position, but he did not circle anymore. However, the snake then showed a long lasting series of tonic, cramping contractions (like those pictured in series 11) which could be felt clearly. The contractions did not appear to move along its body. This period lasted for about 5 minutes. He was put back in its terrarium after it had relaxed. That turned out to be the end of his dance. The snake showed a quite peculiar kind of behaviour twice. While in a tonic state it lifted a large sector of the two-layered loop straight up into the air. It is possible to obtain a three-dimensional impression of this kind of behaviour by squinting at the images of series 12 B and C. After fusion the loop is seen to stand straight up. He kept at it for a period of about 14 s (in the case depicted here).

3. Discussion

The new aspects of the behaviour of the snake that appeared in this long-duration dance agree with the descriptions of male garter courtship behaviour that can be found in for instance Rossman et al. (1996, p. 111) and in the quite interesting paper of Shine et al. (2004). Not only the behaviour described as climbing upon the back of the female and as chin-pressing



Vervolgens de golvende samentrekkingen. Deze zouden zowel van achter naar voor als omgekeerd kunnen lopen. Wij merkten dit laatste niet op en wij kregen zowel visueel als tactiel meer de indruk van 'staande golven'. Tenslotte de activiteiten die zij als 'krachtige, met behulp van de zoekende staart uitgevoerde copulatiepogingen' beschrijven: deze werden door ons dikwijls gezien (zie bijvoorbeeld serie 10).

Wij interpreteren deze dansen daarom als bronstgedrag in de afwezigheid van een geschikte partner. Deze hofmakerij van de 'travestiet' ('she-male'), die door de vervelling van een vrouwelijk feromoon op de huid moet zijn voorzien, is haast paradoxaal. Hij, het mannetje, bestijgt haar, het vrouwtje zoals hij zich in deze situatie aan zichzelf voordoet.

Op de oproep waarmee wij ons artikel over de cirkeldans afsloten, ontvingen wij eerder al de volgende twee reacties.

Uit Alkmaar stuurde De Boer (2004) ons een e-mail waarin hij schreef (citaat):

'Ik heb dit gedrag ook waargenomen, maar dan bij een *Thamnophis proximus*. Dit was een mannetje, dat dit gedrag meerdere keren vertoond heeft. Ik had het dier bij een andere *Thamnophis* zitten. Dit was een vrouwelijk dier, dat geen interesse in hem vertoonde. Dus hij probeerde altijd te paren met haar en ging daarna over in het rondcirkelen over zichzelf.'

Het was hem niet bekend of er tevoren een vervelling had plaatsgevonden. Uit zijn observaties blijkt, dat dit gedrag

as was mentioned in our first paper on the dance, but also the formation of multiple loops over it (such as are visible in series 11) are typical. Rossman and others write that waves will pass over the male, both cephalocaudally as well as the other way around (1996). We also saw -and felt- the waves though they gave more an impression of "standing waves". Activities described by them as "forceful tail-search copulatory attempts" were often encountered in the second dance as depicted in series 10.

We hence consider these dances to express she-male courtship behaviour in the absence of a (suitable) female. It is a somewhat paradoxical situation since he, the male, mounts she, the female he seems to be to himself.

This conclusion as regards courtship behaviour is substantiated by two responses we received upon our request for other observations at the end of our former paper on circling behaviour of the garter snake.

The circle dance was observed in two other (sub)species: *Thamnophis proximus* (De Boer, 2004) and *Thamnophis sirtalis parietalis* (Shine 2004).

De Boer's observation points to a clear relationship with reproduction. In his words (translated citation):

"I observed this behaviour on *Thamnophis proximus*. This animal was a male who exhibited this behaviour several times. I kept the male together with another *Thamnophis*, a female. She was not interested in him. When he tried to court her he, hence, always ended by circling around over his own body."



direct aan de voortplanting is gekoppeld. Uit Australië stuurde Shine (2004) ons een e-mail over het cirkelgedrag van de ondersoort *Thamnophis sirtalis parietalis*, dat hij in Canada waarnam bij de slangen die na de winterslaap uit hun grotten in Manitoba, tevoorschijn kwamen. Hij beschreef dit als volgt (letterlijk vertaald citaat):

'Ik heb dit gedrag vermoedelijk een stuk of twintig keer gezien, hoewel soms maar kort, omdat andere mannetjes dit travestiet-mannetje het hof gaan maken. Hij wordt daardoor afgeleid en kruipt weg met de andere mannetjes die hem het hof maken. Dit gedrag is hier niet geassocieerd met een vervelling, omdat de slangen in de grot waarin zij overwinteren niet vervellen.'

Deze observaties aan *Thamnophis sirtalis parietalis* en *Thamnophis proximus*, gevoegd bij onze originele waarnemingen aan *Thamnophis sirtalis sirtalis* maken het waarschijnlijk dat de cirkeldans bij alle kousenbandslangen (het geslacht *Thamnophis*) kan optreden. Dit treedt op in de travestiet-fase van de mannetjes als onderdeel van hun hofmakerij, met name wanneer er geen willige vrouwtjes of paringsgezinde andere mannetjes in hun buurt zijn.

Uit de mededeling van Shine volgt bovendien, dat deze slangen ook in het wild hun cirkeldans uitvoeren, zij het dat die in de door hem beschreven situatie door andere mannetjes werd onderbroken.

Op het internet vonden wij een rapport dat heel laconiek de volgende medede-

It was not known whether sloughing had occurred or not. It follows from his observations that this kind of behaviour is directly related to procreation.

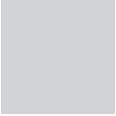
Shine reports on she-males of *Thamnophis sirtalis parietalis*. Circling behaviour appears just after their emergence from their hibernation den in Manitoba, Canada (citation):

"I have probably seen this behaviour about 20 times, although often only briefly - usually, other males arrive and start courting the she-male, so it then is distracted and starts to move away with the other males courting it. However, the behaviour is not associated with skin-shedding in our system, because the snakes do not slough while they are at the den."

From these observations on the garter snake *Thamnophis sirtalis parietalis* and on the ribbon snake *Thamnophis proximus* as well as from our original observations on the common garter snake *Thamnophis sirtalis sirtalis* follows that the circle dance may occur as a part of the courtship ritual of she-males of all members of the genus *Thamnophis* in the absence of receptive females and of other actively courting males.

Shine's observation also shows that these snakes exhibit their dance in the wild, although they were rapidly overrun by other males.

We discovered a report on the Internet, which contained the following quite laconical statement by Bower (2002) (citation):



ling bevatte (Bower, 2002 - vertaald citaat):

'Ook vond ik een kousenband-slang die op een omgevallen boomstam bezig was zich tot het cijfer acht te vermommen. Inderdaad maakte ik enkele foto's voor het dier verdween.'

Dus voeren deze dieren ook in het wild hun cirkeldans uit! Zelfs een heel ingewikkelde, zoals uit deze observatie blijkt. Gezien de locatie van dit dier op Petrie Island in Canada moet het een *Thamnophis sirtalis sirtalis* zijn (Rossman c.s. blz. 263).

Houders van kousenbandslangen worden daarom uitgenodigd op dit gedrag attent te zijn en na waarneming van de cirkeldans dit aan de schrijvers te melden, graag met vermelding van de soort en, zo mogelijk, ook de ondersoort.

'Also found one Garter Snake practising a figure-eight disguise on a log. Actually got a couple shots before it left.'

This means that these animals may indeed perform their circle dance in the wild state! Even a quite complicated one, as proven by this statement. The location of Petrie Island in Canada implies that the mentioned snake is a *Thamnophis sirtalis sirtalis* (Rossman et al, 1996, p. 263).

Owners of garter snakes or ribbon snakes are, hence, invited to keep a keen eye on their snakes for circling behaviour and its circumstances and to please report their observations to the writer mentioning species and, if possible, subspecies.

Referenties / Literature

Boer, M. de, 2004. E-mail January 26th.

Bower, B., 2002. Dispatches from Petrie Island (Canada), Report of 1 October 2002.

<http://www.fallingbrook.com/petrieisland/dispatches2002b.htm>.

Rossman, D.A., N.B. Ford & R.A. Seigel, 1996. *The garter snakes. Evolution and ecology*. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.

Shine, R., M.M. Olsson, M.P. LeMaster, I.T. Moore & R.T. Mason, 2000. Are snakes right-handed? Asymmetry in

hemipenis size and usage in garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). *Behavioral Ecology* 11-4, 411-415.

Shine, R., 2004. E-mail, January 13th.

Shine, R., T. Langkilde & R.T. Mason, 2004. Courtship tactics in garter snakes: how do a male's morphology and behaviour influence his mating success? *Animal Behaviour* 67, 477-483.

Verveen, A.A. & Tj. De Cock Buning, 2003. De rondcirkelende slang / The circling serpent (2) *Thamnophis sirtalis*. *Litteratura Serpentina* 23-3, 109-123.