

Bemerkung zum Prädator-Abwehrverhalten einer Berg-Strumpfbandnatter *Thamnophis elegans* (Squamata, Colubridae) im Terrarium

PHILIPP BERG

Zusammenfassung

„Fressen oder gefressen werden“ – dieses Motto veranschaulicht die Bedeutung von Prädation beziehungsweise erfolgreichem Abwehrverhalten gegenüber Beutegreifern (Prädatoren). In diesem Beitrag wird das abwehrende und ablenkende Verhalten einer Strumpfbandnatter (*Thamnophis elegans*) gegen die Attacken eines Artgenossen im Terrarium geschildert. Während des Angriffs wurde der Kopf abgedückt und ruhig gehalten, der Schwanz aufgerichtet und mit ihm wellenartige Bewegungen vollführt, die alle Aufmerksamkeit auf sich zogen. Im Weiteren wird die Frage aufgeworfen, ob der Einfluss von Terrarienbedingungen und die Nähe zu potenziellen Futterneidern eine Modifikation des Prädator-Abwehrverhaltens in Richtung eines Ablenkverhaltens bei der Nahrungsaufnahme bedingen könnte.

Summary

“Eating or being eaten” – predation and antipredator behaviour are key elements in the life of any animal. This article describes the defensive behaviour of a garter snake (*Thamnophis elegans*) against an intraspecific attack in captivity. The snake's head was kept flat and motionless while the tail was elevated and moved in a wave-like fashion. In addition, the article mentions the possibility that the captive environment may modify the antipredator behaviour in a way that it acquires a distractive effect on food competitors.

Key words: *Thamnophis elegans*; ophiophagous attack; antipredator behaviour; defensive tail display; food benefit.

Prädations-Abwehrverhalten

Prädation ist eine „Kosten-Nutzen-Abwägung“ und ein effektives Prädations-Abwehrverhalten verändert diese Gleichung dermaßen, dass sie aus Sicht eines Beutegreifers nicht mehr rentabel erscheint (GREENE 1988). Verschiedene Formen an Mimikry haben zum Ziel, den Eindruck der Wehrhaftigkeit oder Ungenießbarkeit zu vermitteln und erhöhen so entweder den vermeintlichen Kosten-Faktor oder vermindern den Nutzen-Faktor einer Prädation. Bekannte Beispiele sind die farbigen Korallenschlangen-Zeichnungen (SMITH 1975, GREENE & MCDIARMID 1981), die Ähnlichkeit der Eier-

schlangen (*Dasypeltis*) mit afrikanischen Vipern (GANS 1961) oder auch die typisch vipernähnliche Kopfform und -färbung bei einigen Nattern (VALKONEN et al. 2011).

Kann die Gefahr einer möglichen Prädation nicht dadurch abgewendet werden, dass ein Tier Fressfeinden aus dem Weg geht oder dank einer guten Tarnung (Krypsis) unentdeckt bleibt, so ist die primäre Reaktion Flucht. Wichtige Faktoren sind dabei Rückzugsmöglichkeiten und Geschwindigkeit, die beispielsweise einigen Echsen eine blitzschnelle Flucht ermöglichen (z. B. BRAÑA 2003). Die Kapazitäten von Schlan-



Abb. 1. Berg-Strumpfbandnatter (*Thamnophis elegans*) im Terrarium.

Foto: Philipp BERG

gen und anderen Reptilien sind hinsichtlich Geschwindigkeit und Ausdauer aber begrenzt. Erscheint eine Flucht aussichtslos, wird sich – als letzte Möglichkeit – dem Prädator direkt gestellt (GREENE 1988) und Gebrauch von Anti-Prädations-Verhaltensweisen gemacht. Solche Verhaltensweisen sind abhängig von zahlreichen Faktoren und sollten der Situation angemessen sein. Umfangreiche Übersichten bezüglich des Repertoires an Abwehr- und Drohverhalten innerhalb der Reptilien gibt es bei MERTENS (1946) und GREENE (1988).

Beobachtung an *Thamnophis elegans* im Terrarium

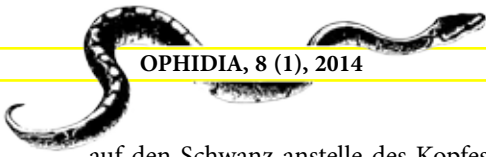
Anlass für diesen Beitrag ist eine Beobachtung an einem Pärchen *Thamnophis elegans vagrans* (BAIRD & GIRARD 1853) in einem Terrarium mit den Maßen 80 × 40 × 50 cm (Länge × Breite × Höhe). Trotz einiger experimenteller Studien zu solchen Verhaltensweisen (siehe unten), ist mir keine Erwähnung in der neueren deutschsprachigen Terraristikliteratur bekannt. Daher möchte ich dieses Verhalten hier im Folgenden kurz thematisieren. Während einer Fütterung der beiden Schlangen mit aufgetauten Stinten und Mäusebabys begann das Weibchen (Gesamtlänge [GL] etwa 60 cm) das kleinere Männchen (GL ca. 50 cm) zu attackieren. Die Bisse des Angreifers zielten dabei vorrangig auf den Kopfbereich, den das Männchen sofort in Sicherheit zu bringen versuchte. Dabei duckte es den Kopf auf den Boden und nutzte den Schwanz, um die Aufmerksamkeit der attackierenden Schlange umzulenken. Die Schwanzspitze, der sich das Weibchen sodann zuwandte, wurde aufgerichtet und vollführte wellenartige Bewegungen. Zunächst begann das Männchen sich wieder einem Fisch zu widmen. Als es sich aber kurze Zeit später wieder Angriffen des Weibchens ausgesetzt sah, wiederholte sich das beschriebene Abwehrverhalten (Abducken und Ruhighalten des Kopfes; angehobener,

sich wellenartig bewegender Schwanz). Das Weibchen fokussierte erneut den sich bewegenden Schwanz, schien aber kein konkretes Ziel für weitere Bisse ausmachen zu können und stoppte die Attacke, während das Männchen die Flucht ergriff.

Das hier geschilderte Abwehrverhalten entspricht einer der Varianten, die ARNOLD & BENNETT (1984) für neugeborene *Thamnophis radix* (Prärie-Strumpfbandnatter) beschrieben haben. Diese Autoren beobachteten eine enorme Variabilität von passivem bis zu offensivem Abwehrverhalten, das vermutlich durch den eingesetzten Stimulus bedingt war. In dem hier geschilderten Fall dürfte für das Männchen die den Kopf schützende Abwehrhaltung die adäquate Reaktion gewesen sein, da eben dieser ein besonders schützenswertes Körperteil darstellt. Ein Verhalten, das auch im Experiment bestätigt wurde: Scheinangriffe, die auf den Kopf von *Thamnophis sirtalis* zielten, führten zu deutlich passiveren Reaktionen als Angriffe, die sich gegen den Schlangenkörper richteten und häufiger offensives Drohverhalten auslösten (LANGKILDE et al. 2004).

„Defensive tail displays“

Die gezielte Nutzung des Schwanzes für Abwehrverhalten („defensive tail displays“) kann bei einer Vielzahl von Schlangen beobachtet werden und geht in einigen Fällen sogar mit morphologischen Anpassungen einher (MERTENS 1946, GREENE 1973). Zum einen wird die Aufmerksamkeit eines Angreifers vom Kopf abgelenkt und vermindert so die unmittelbare Verletzungsgefahr, die zum Beispiel von Bissen ausgeht. Zum anderen attackieren viele Beutegreifer primär den Kopf von Schlangen und werden durch die Ablenkung ihres vorangigen Zieles beraubt, was die Angriffe, wie in dem hier beschriebenen Fall, abmildern könnte (Verwirrung des Angreifers). Die Möglichkeit einer Flucht wird auf jeden Fall erhöht, wenn ein Beutegreifer seine Aufmerksamkeit



auf den Schwanz anstelle des Kopfes fokussiert. Eine extreme Form dieser Abwehrstrategie stellt die Autotomie bei Eidechsen und anderen Reptilien dar, die zwar einen kurzfristigen Überlebensvorteil mit sich bringt, aber nach einer gelungenen Flucht vor dem Prädator mit einigen Nachteilen (Einbußen in ihrer Fitness) für die schwanzlosen Echsen einher geht (BATEMAN & FLEMING 2009). Interessanterweise gibt es auch bei einigen Schlangen eine Form von Autotomie, allerdings ohne die sonst kennzeichnenden Schwanzwirbel mit Sollbruchstellen oder eine nachfolgende (teilweise) Regeneration des Schwanzes (SAVAGE & SLOWINSKI 1996). Eine sogenannte Pseudoautotomie wurde auch für Arten der Gattung *Thamnophis* beschrieben (beispielsweise *Thamnophis sirtalis*, FITCH 1965, COOPER & ALFIERI 1993; *Thamnophis sauritus*, TODD & WASSERSUG 2010).

Verschiedene Faktoren beeinflussen das Abwehrverhalten

Eine Anzahl an Studien hat sich dem Einfluss verschiedener Faktoren auf das Abwehrverhalten von Strumpfbandnattern gewidmet. Beweglichkeit und Fortbewegung von wechselwarmen Tieren sind maßgeblich temperaturabhängig. Untersuchungen hinsichtlich der Temperaturoptima verschiedener Körperfunktionen bei *Thamnophis elegans* ergaben, dass die Körpertemperatur für eine schnelle Flucht idealerweise zwischen 25 und 35 °C liegen sollte (STEVENSON et al. 1985). Da bei niedrigen Temperaturen die Mobilität von Schlangen stark vermindert ist, tendieren Strumpfbandnattern in diesem Fall dazu, entweder unbeweglich zu verharren oder eine Verteidigungshaltung einzunehmen (PASSEK & GILLINGHAM 1997, SHINE et al. 2000). Ergebnisse hinsichtlich geschlechtsspezifischer Unterschiede in den

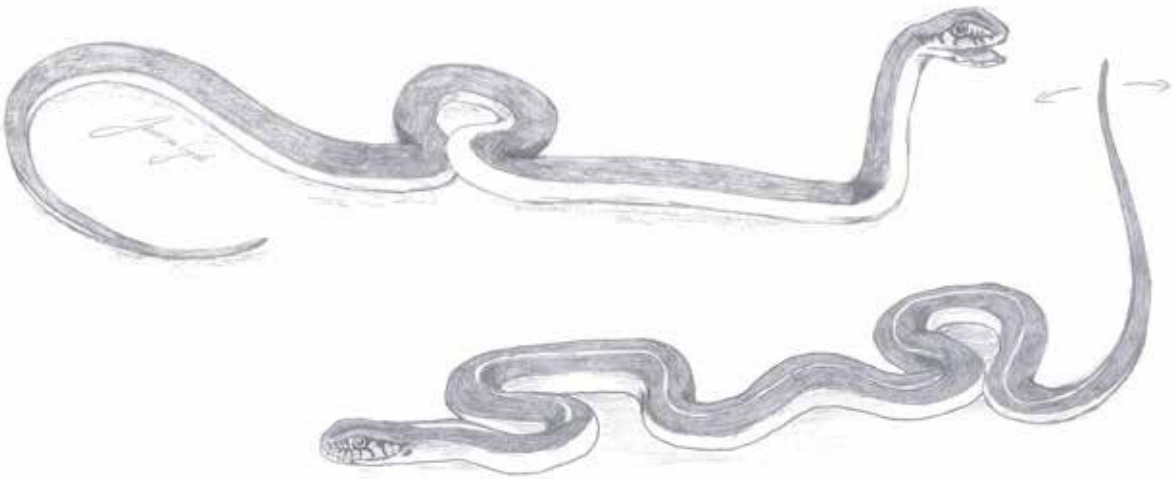


Abb. 2. Das attackierte Männchen duckte den Kopf auf den Boden und nutzte den Schwanz, um die Aufmerksamkeit des angreifenden Weibchens umzulenken. Die Schwanzspitze, der sich das Weibchen sodann zuwandte, wurde aufgerichtet und vollführte wellenartige Bewegungen.

Zeichnung: Jessica GREB



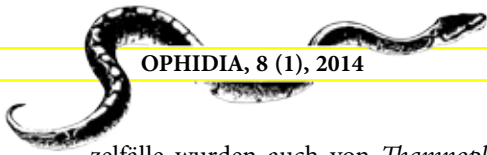
Abb. 3. Das *Thamnophis-elegans*-Weibchen attackiert das kleinere Männchen; die Bisse zielten dabei vorrangig auf den Kopfbereich. Foto: Philipp BERG

Reaktionen von Strumpfbandnattern sind widersprüchlich und nicht abschließend geklärt (SHINE et al. 2000). Da sich solche Studien über das Abwehrverhalten bei *Thamnophis* in verschiedenen Parametern unterscheiden (Freiland vs. Terrarium; verschiedene [Unter-]Arten und Lokalitäten; Jahreszeiten; Art der Prädationsimitation etc.), sind Schlussfolgerungen nicht immer einfach.

Schlangen zum (Fress-)Feind

Neben anderen Fressfeinden, hauptsächlich Vögeln und verschiedenen Säugetieren, stehen Strumpfbandnattern in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet auch auf dem Speiseplan anderer Schlangenarten (z. B. *Coluber constrictor* [Schwarznatter], *Lampropeltis* spp. [Königsnattern], *Sistrurus catenatus* [Massasauga]; MUTSCHMANN 1995, ROSSMAN et al. 1996). Interessant ist die Beobachtung, dass Strumpfbandnattern unterschiedlich auf den

Geruch von ophiophagen und nicht-schlangenfressenden Schlangen reagieren, was auf eine olfaktorische Erkennung solcher Prädatoren hindeutet (WELDON 1982). Im Labor geborene Jungschlangen von *Thamnophis sirtalis* (Gewöhnliche Strumpfbandnatter) reagieren bereits auf Duftstoffe von *Lampropeltis triangulum* (Dreiecksnatter), selbst wenn sie aus einem Lebensraum stammen, in dem diese ophiophage Art nicht vorkommt (PLACYK & BURGHARDT 2011). In seltenen Fällen werden Strumpfbandnattern auch Opfer von Artgenossen. Dies wird in der Sekundärliteratur hinsichtlich der gemeinschaftlichen Haltung von *Thamnophis elegans* verschiedentlich angemerkt, in der Regel allerdings ohne Angaben von Quellen. In der Literatur finden sich einzelne Hinweise auf Fälle von Kannibalismus in der Natur (WHITE & KOLB 1974, MITCHELL 1986) und im Terrarium (KUITEMS 2003, BERG 2004). Ähnliche Ein-



zelfälle wurden auch von *Thamnophis sauritus* (Östliche Bändernatter) und *Thamnophis sirtalis* berichtet (MITCHELL 1986, GRAY 2007). Obwohl das Nahrungsspektrum von *Thamnophis elegans* sehr breit gefächert ist und auch verschiedene Reptilien umfasst (vgl. ROSSMAN et al. 1996), deuten Untersuchungen von Mageninhalten darauf hin, dass Schlangen nur sehr selten gefressen werden (WHITE & KOLB 1974, GREGORY 1978).

Einfluss der Terrarienbedingungen

Das geschilderte Abwehrverhalten, unter Einsatz des Schwanzes zur Ablenkung vom Kopf und zur Verwirrung des Angreifers, wird meiner Kenntnis nach hier zum ersten Mal für *Thamnophis elegans* dokumentiert. Besondere Erwähnung verdient der Umstand, dass der Angriff, der das Verhalten auslöste, ophiophager – sogar kannibalistischer – Natur war.

Interessant ist zudem, dass das attackierte Männchen zwar seinen Kopf wegduckte und die Aufmerksamkeit des Weibchens auf die sich bewegende Schwanzspitze lenkte, sich dann aber zunächst weiter dem angebotenen Futter widmete. Erst nach weiteren Attacken durch das Weibchen verlor es den Appetit. Schwanzbewegungen sowie -schlagen und ein damit einhergehender ablenkender Effekt kann bei verschiedenen Strumpfbandnatter-Arten während der Fütterung im Terrarium beobachtet werden (BOL pers. Mittl., HALLMEN pers. Mittl.). In geräumigeren Freilandterrarien scheint ein solches Verhalten während Fütterungen in vermindertem Maße vorzukommen (HALLMEN pers. Mittl.).

In der Natur stellen effektive Prädator-Abwehrverhalten eine Schlüsselrolle im Kampf um das eigene Überleben dar, im Terrarium entfällt ein solcher Selektionsdruck (abgesehen von seltenen kannibalistischen Übergriffen). Flucht- und Abwehrverhalten sind zu einem gewissen Grad plastisch und können durch Erfahrung sensibilisiert (GREGORY 2013) oder abgeschwächt

(z. B. HERZOG et al. 1989) werden. Die Nähe zu Futterneidern ist im Terrarium besonders hoch und es kann der Eindruck entstehen, dass das Abwehrverhalten unter diesen veränderten „Lebensraumbedingungen“ zu einem Ablenkverhalten wird. Auf diese Weise könnte es einen Vorteil gegenüber Konkurrenten – anderen Terrarienbewohnern – bei der Nahrungsaufnahme mit sich bringen.

Danksagung

Mein Dank gilt den *Thamnophis*-Kennern Martin HALLMEN und Steven BOL für den aufschlussreichen Erfahrungsaustausch sowie Rainer BERG für hilfreiche Kommentare zum Manuskript und Jessica GREB für ihre stetige Unterstützung beim Schreiben des Artikels und die Bereitstellung ihres zeichnerischen Geschicks.

Literatur

ARNOLD, S. J. & A. F. BENNETT (1984): Behavioural variation in natural populations. III: Antipredator displays in the garter snake *Thamnophis radix*. – *Animal Behaviour*, **32**: 1108–1118.

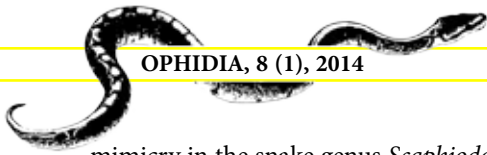
BAIRD, S. F. & C. GIRARD (1853): Catalogue of North American Reptiles in the Museum of the Smithsonian Institution. Part 1. – *Serpents*. Smithsonian Inst., Washington, xvi + 172 S.

BATEMAN, P. W. & P. A. FLEMING (2009): To cut a long tail short: a review of lizard caudal autotomy studies carried out over the last 20 years. – *Journal of Zoology*, **277**: 1–14.

BERG, P. (2004): Strumpfbandnatterweibchen verzehrt nach der Geburt die Jungtiere. – *The Garter Snake 4/2004*: 18–21.

BRAÑA, F. (2003): Morphological correlates of burst speed and field movement patterns: the behavioural adjustment of locomotion in wall lizards (*Podarcis muralis*). – *Biological Journal of the Linnean Society*, **80** (1): 135–146.

- COOPER, W. E. & K. J. ALFIERI (1993): Caudal autotomy in the eastern garter snake, *Thamnophis s. sirtalis*. – *Amphibia-Reptilia*, **14**: 86–89.
- FITCH, H. S. (1965): An ecological study of the garter snake, *Thamnophis sirtalis*. – University of Kansas publications, Museum of Natural History, **15**: 493–564.
- GANS, C. (1961): Mimicry in Procryptically Colored Snakes of the Genus *Dasypeltis*. – *Evolution*, **15**: 72–91.
- GRAY, B. S. (2007): A Note on Cannibalism in the Common Garter Snake, *Thamnophis sirtalis sirtalis*. – *Bulletin of the Chicago Herpetological Society*, **42** (1): 6.
- GREENE, H. W. (1973): Defensive tail display by snakes and amphisbaenians. – *Journal of Herpetology*, **7** (3): 143–161.
- GREENE, H. W. (1988): Antipredator mechanisms in reptiles. S. 1–152 in: GANS, C. & R. B. HUEY (Hrsg.): *Biology of Reptilia, Ecology B: Defense and Life history*, Band 16, New York, 758 S.
- GREENE, H. W. & R. W. MCDIARMID (1981): Coral snake mimicry: Does it occur? – *Science*, **213**: 1207–1212.
- GREGORY, P. T. (1978): Feeding habits and diet overlap of three species of garter snakes (*Thamnophis*) on Vancouver Island. – *Canadian Journal of Zoology*, **56** (9): 1967–1974.
- GREGORY, P. T. (2013): Once Bitten, Twice Shy: Does Previous Experience Influence Behavioural Decisions of Snakes in Encounters with Predators? – *Ethology*, **119**: doi: 10.1111/eth.12132
- HERZOG, H. A. JR., B. B. BOWERS & G. M. BURGHARDT (1989): Development of anti-predator responses in snakes: IV. Interspecific and intraspecific differences in habituation of defensive behavior. – *Developmental Psychobiology*, **22** (5): 489–508.
- KUITENS, W. (2003): Kannibalisme bij *Thamnophis elegans vagrans*. – *Lacerta*, **61** (2): 69–72.
- LANGKILDE, T., R. SHINE & R. T. MASON (2004): Predatory Attacks to the Head vs. Body Modify Behavioral Responses of Garter Snakes. – *Ethology*, **110**: 937–947.
- MERTENS, R. (1946): Die Warn- und Drohreaktionen der Reptilien. – *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, **471**: 1–108.
- MITCHELL, J. C. (1986): Cannibalism in reptiles: a worldwide review. – *Herpetological circular (Society for the Study of Amphibians and Reptiles)*, **37** S.
- MUTSCHMANN, F. (1995): Die Strumpfbandnattern. – *Magdeburg (Westarp Wissenschaften)*, 172 S.
- PASSEK, K. M. & J. C. GILLINGHAM (1997): Thermal influence on defensive behaviours of the Eastern garter snake, *Thamnophis sirtalis*. – *Animal Behaviour*, **54** (3): 629–633.
- PLACYK, J. S. JR. & G. M. BURGHARDT (2011): Evolutionary persistence of chemically elicited ophiophagous antipredator responses in gartersnakes (*Thamnophis sirtalis*). – *Journal of Comparative Psychology*, **125**: 134–142.
- ROSSMAN, D. A., N. B. FORD & R. A. SEIGEL (1996): *The Garter Snakes. Evolution and Ecology*. – Norman (University of Oklahoma Press), 332 S.
- SAVAGE, J. M. & J. B. SLOWINSKI (1996): Evolution of coloration, urotomy and coral snake



mimicry in the snake genus *Scaphiodontophis* (Serpentes: Colubridae). – Biological Journal of the Linnean Society, **57**: 129–194.

SHINE, R., M. M. OLSSON, M. P. LEMASTER, I. T. MOORE & R. T. MASON (2000): Effects of sex, body size, temperature, and location on the antipredator tactics of free-ranging gartersnakes (*Thamnophis sirtalis*, Colubridae). – Behavioral Ecology, **11**: 239–245.

SMITH, S. M. (1975): Innate Recognition of Coral Snake Pattern by a Possible Avian Predator. – Science, **187**: 759–760.

STEVENSON, R. D., C. R. PETERSON & J. S. TSUJI (1985): The thermal dependence of locomotion, tongue flicking, digestion, and oxygen consumption in the wandering garter snake. – Physiological Zoology, **58** (1): 46–57.

TODD J. & R. WASSERSUG (2010): Caudal pseudoautotomy in the Eastern Ribbon

Snake *Thamnophis sauritus*. – Amphibia-Reptilia, **31**: 213–215.

VALKONEN, J. K., O. NOKELAINEN & J. MAPPE (2011): Antipredatory Function of Head Shape for Vipers and Their Mimics. – PLoS ONE, **6** (7): e22272. doi:10.1371/journal.pone.0022272.

WELDON, P. J. (1982): Responses to Ophiophagous Snakes by Snakes of the Genus *Thamnophis*. – Copeia, **1982** (4): 788–794.

WHITE, M. & J. A. KOLB (1974): A preliminary study of *Thamnophis* near Sagehen Creek, California. – Copeia, **1974** (1): 126–136.

Autor

Philipp Berg

Kumeliusstraße 28

61440 Oberursel

E-Mail: p_berg@gmx.de

Homepage: www.schlangeninfos.de

Korrektur

In meinem Bericht „Schlangenbeobachtungen während einer Reise durch Costa Rica“ in der *ophidia*-Ausgabe 2-2013 schlichen sich bei den Fotos drei Bestimmungsfehler ein.

Abbildung 7 zeigt keine *Cerrophidion godmani*, sondern eine *Bothrops asper*. Bild 8 porträtiert keine *Bothriechis schlegelii*, sondern eine *Bothriechis lateralis*. Beide Fotos entstanden im *Zoológico* in San José, und leider hat wohl die zoologische Leitung diese beiden Bestimmungsfehler gemacht, die ich übernommen habe. Bei der Schlange auf Abbildung 11 handelt es sich wahrscheinlich um eine *Stenorrhina degenhardtii*. Dies wäre sogar ein eher seltener Fund für die Region um den Tenorio.

Es hat mich sehr gefreut, dass ich wirklich nette Leserbriefe erhielt, in denen neben natürlich korrektem Zweifel an besagten Bestimmungen auch immer positive Rückmeldungen bezüglich des Artikels enthalten waren. Was will man als Verfasser mehr, als zu wissen, dass der Artikel mit Freude aufmerksam gelesen wurde!

Gerrit WEHRENBURG