

EUROPESE WATERSLANGEN EN HET PRINCIPE VAN COMPETITIEVE EXCLUSIE

EUROPEAN WATER SNAKES AND THE COMPETITIVE EXCLUSION PRINCIPLE

Paul Storm
Docent Biologie, Hogeschool Rotterdam
www.waterslangen.nl

Paul Storm
Biology lecturer, University Rotterdam
www.waterslangen.nl

Inleiding

Jaren geleden, toen ik als gastmedewerker bij Naturalis werkte, stelde een Italiaanse wetenschapper mij een mooi vooruitzicht. Noordwest-Italië, dat was het gebied waar ik heen moest, daar kwamen alle waterslangen van Europa voor (Fig. 1, 2 en 3). Dat klonk als het beloofde land: een gebied waar adderringslangen (*Natrix maura*) en dobbelsteenslangen (*Natrix tessellata*) samen voorkomen met ringslangen (toentertijd nog één soort *Natrix natrix*). Samen voorkomen is in dit geval eerlijk gezegd een misleidende uitspraak. Het is waar dat adderringslangen en dobbelsteenslangen samen worden aangetroffen in hetzelfde gebied, notabene in dezelfde rivier, de Trebbia (Scali, 2011), maar de overlap is werkelijk maar een fractie van de immens grote verspreidingsgebieden van beide soorten. Een stukje naar het westen en je komt alleen nog maar adderringslangen tegen (Fig. 2), een stukje naar het oosten en je vindt alleen nog maar dobbelsteenslangen (Fig. 3). Dat maakt het beloofde land wel erg klein. De term 'uitsluiten' is toepasselijker wat betreft het voorkomen van deze twee slangensoorten. De verspreiding van beide soorten in ogenschouw nemend, drong bij mij het principe van competitieve exclusie, zich vanzelf op.

Grofweg komt dit principe (Hardin, 1960) erop neer dat binnen een geografisch gebied twee soorten, die precies dezelfde ecologische niche bezetten, niet naast elkaar kunnen

Introduction

Years ago, when I worked as a guest worker at Naturalis, an Italian scientist gave me a beautiful prospect. Northwest-Italy, that was the region where I had to go, all the water snakes of Europe could be found there (Fig. 1, 2 and 3). That sounded like the promised land: an area where viperine snakes (*Natrix maura*) and dice snakes (*Natrix tessellata*) coexist with grass snakes (back then this still was one species *Natrix natrix*). To be honest, coexist is a misleading phrase in this case. It is true that viperine snakes and dice snakes are found together in the same area, even in the same river, the Trebbia (Scali, 2011), but this intersection is a fraction of the gigantic distribution area of both species. If you go a little bit more to the west, you will only find viperine snakes (Fig. 2), a little bit more east and you will only find dice snakes (Fig. 3). This makes the promised land fairly small. The term 'exclusion' is more fitting according to the occurrence of these two snake species. Taking into account the distribution of both species, the competitive exclusion principle came to me automatically.

Roughly, this principle (Hardin, 1960) states that within a geographic area two species, which occupy exactly the same geographical niche, cannot coexist: 'complete competitors cannot coexist'. Competition between the two species will lead to only one of the two surviving and it happens to be the one who is (a little)



Fig. 1. Verspreidingsgebied van ringslangen. Nog niet zo lang geleden 1 soort maar recent onderzoek geeft aan dat we met drie soorten te maken hebben: Spaanse ringslang (*Natrix astreptophora*); Gevlekte ringslang (*Natrix helvetica*); Ringslang (*Natrix natrix*). (Bron afbeelding: Wikipedia).
Fig. 1. Distribution area of grass snakes. Not so long ago only 1 species but recent studies show we are dealing with three species: Iberian grass snake (*Natrix astreptophora*); Barred grass snake (*Natrix helvetica*); Grass snake (*Natrix natrix*). (Source picture: Wikipedia).



Fig. 2. Verspreidingsgebied van de Adderringslang (*Natrix maura*). (Bron: Wikipedia).
Fig. 2. Distribution area of the Viperine snake (*Natrix maura*). (Source: Wikipedia).

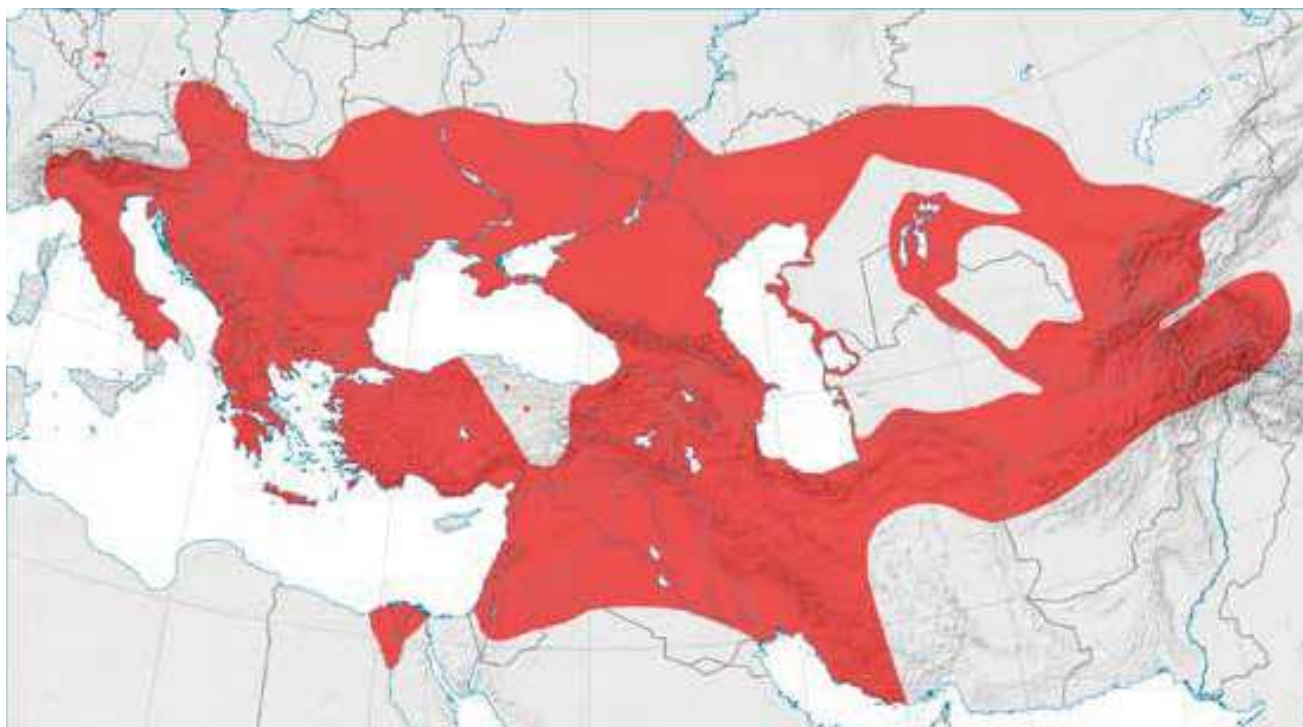


Fig. 3. Verspreidingsgebied van de Dobbelsteenslang (*Natrix tessellata*). (Bron: Wikipedia).

Fig. 3. Distribution area of the Dice snake (*Natrix tessellata*). (Source: Wikipedia).

voorkomen: 'complete competitors cannot coexist'. Competitie tussen de twee soorten zal ervoor zorgen, dat slechts één van de twee zal overleven, namelijk degene die (net iets) beter is in het bezetten van de betreffende ecologische niche. In dit artikel wordt met ecologische niche, ook wel kortweg niche, bedoeld op de rol van een organisme binnen een leefgemeenschap, in het bijzonder wat betreft zijn voedselconsumptie. Niet te verwarren met de term 'habitat', want hiermee wordt de omgeving waarin een soort voorkomt, bedoeld.

Met slechts een handjevol soorten die samen voorkomen of elkaar wederzijds uitsluiten, lijkt het voorkomen van het geslacht *Natrix* in Europa een schoolvoorbeeld te vormen van het principe van competitieve exclusie (Storm, 2009, 2011). Deze groep waterslangen (familie Naticidae) is te verdelen in enerzijds ringslangen (tot voor kort dus één soort *Natrix natrix*), die zich vaak voeden met amfibieën en anderzijds met twee slangensoorten, de adderringslang (*Natrix maura*) en de dobbelsteenslang (*Natrix tessellata*), die het vooral hebben voorzien op

better at occupying the mentioned ecological niche. In this article ecological niche, or short niche, refers to the role of an organism within a community, in particular concerning its food intake. Not to be confused with the term 'habitat', because this refers to the environment in which a species exists.

With only a handful of species that coexist together or mutually exclude each other, it seems that the occurrence of the genus *Natrix* within Europe is a classic example of the competitive exclusion principle (Storm, 2009, 2011). This group of water snakes (family Naticidae) can be divided in on the one hand grass snakes (until recently just one species *Natrix natrix*), which often feed on amphibians and on the other hand two snake species, the viperine snake, (*Natrix maura*) and the dice snake (*Natrix tessellata*), which mainly eat fish. Put simplistically: amphibian eaters and fish eaters can coexist, but the fish eaters exclude each other. Metzger *et al.*, (2009) presented in their article the uniting of the viperine snake and the dice snake, with the introduction of

vissen. Kort door de bocht: amfibie-eters en viseters kunnen samen voorkomen, maar de viseters sluiten elkaar uit. Metzger *et al.* (2009) presenteerden in hun artikel het samenbrengen van adderringslangen en dobbelsteenslangen, door de introductie van laatstgenoemde soort bij het meer van Genève in Zwitserland, zelfs als een test van het principe van competitieve exclusie. Toch kunnen er vraagtekens worden gezet bij het gebruik van dit principe. Is het in de praktijk allemaal wel zo duidelijk? In dit artikel ga ik nader in op het voorkomen van het geslacht *Natrix* in Europa en de werking van het principe van competitieve exclusie bij deze groep. In eerste instantie door naar argumenten te kijken die dit principe lijken te ondersteunen: het sympatrisch voorkomen van amfibie-eters en viseters, en het elkaar uitsluiten van de viseters. In tweede instantie zal ik aandacht besteden aan de vraagtekens over de werking van dit principe; uiterlijke verschillen en nicheverschillen tussen de viseters en de flexibiliteit van eetgewoonten.

Naamgeving ringslangen in beweging

Tot voor kort was er slechts één ringslangensoort (*Natrix natrix*) met een aantal ondersoorten. Met zoveel variatie binnen één soort en een opvallend groot verspreidingsgebied wekt het niet echt verwondering dat er niet alleen verschil van mening bestond over het aantal ondersoorten (Guicking *et al.*, 2006), maar ook over de soortstatus. Begin jaren negentig van de vorige eeuw is er een claim geweest voor het bestaan van een zelfstandige soort: *Natrix megalcephala* (Orlov & Tuniyev, 1992), welke daarna weer in twijfel is getrokken (Kindler *et al.*, 2013). Nu worden we wederom getraceerd; dit keer op twee nieuwe soorten. Recent onderzoek wijst namelijk uit dat, naast *Natrix natrix*, nu ook *Natrix astreptophora* (Pokrant *et al.*, 2016) en *Natrix helvetica* (Kindler *et al.*, 2017) aan de soortenlijst moeten worden toegevoegd. De grens tussen soorten en ondersoorten is niet altijd duidelijk en met de ontwikkeling van nieuwe technieken is het afwachten of er nog meer taxonomische verschuivingen gaan plaatsvinden.

the latter species at the lake of Geneva in Switzerland, as a test of the competitive exclusion principle. Yet the use of this principle could be called into question. Is it really that clear in practice? In this article, I would like to comment further on the existence of the genus *Natrix* in Europe and how competitive exclusion works in this group. In the first place, by looking at arguments that seem to support this principle: the sympatric occurrence of amphibian-eaters and fish-eaters, and the mutual exclusion of fish-eaters. Secondly, I will pay attention to the question marks about the effect of this principle; the differences in appearance and differences in niche between the fish-eaters, and the flexibility of their eating habits.

Nomenclature grass snakes in motion

Until recently there was only one species of grass snake (*Natrix natrix*) with a few subspecies. With that much variety within one species and a noticeably large distribution area, it isn't surprising that not only was there a disagreement about the number of subspecies (Guicking *et al.*, 2006) but also about the species status. In the early nineties of the last century, there was a claim for the existence of an independent species: *Natrix megalcephala* (Orlov & Tuniyev, 1992), which later was put into question again (Kindler *et al.*, 2013). Now we are being treated; this time with two new species. As it happens, recent studies show that besides *Natrix natrix*, now also *Natrix astreptophora* (Pokrant *et al.*, 2016) and *Natrix helvetica* (Kindler *et al.*, 2017) have to be added to the species list. The border between species and subspecies is not always clear and with the development of new techniques, time will tell if more taxonomic shifting will take place.

In short, with the emergence of genetical analysis, the taxonomy of the genus *Natrix*, such as many other taxa, is set into motion. It makes me think of a quote that was made more than 150 years ago. Darwin remarked in his world-renowned work (1859, page 64): 'The term species thus comes to be a mere

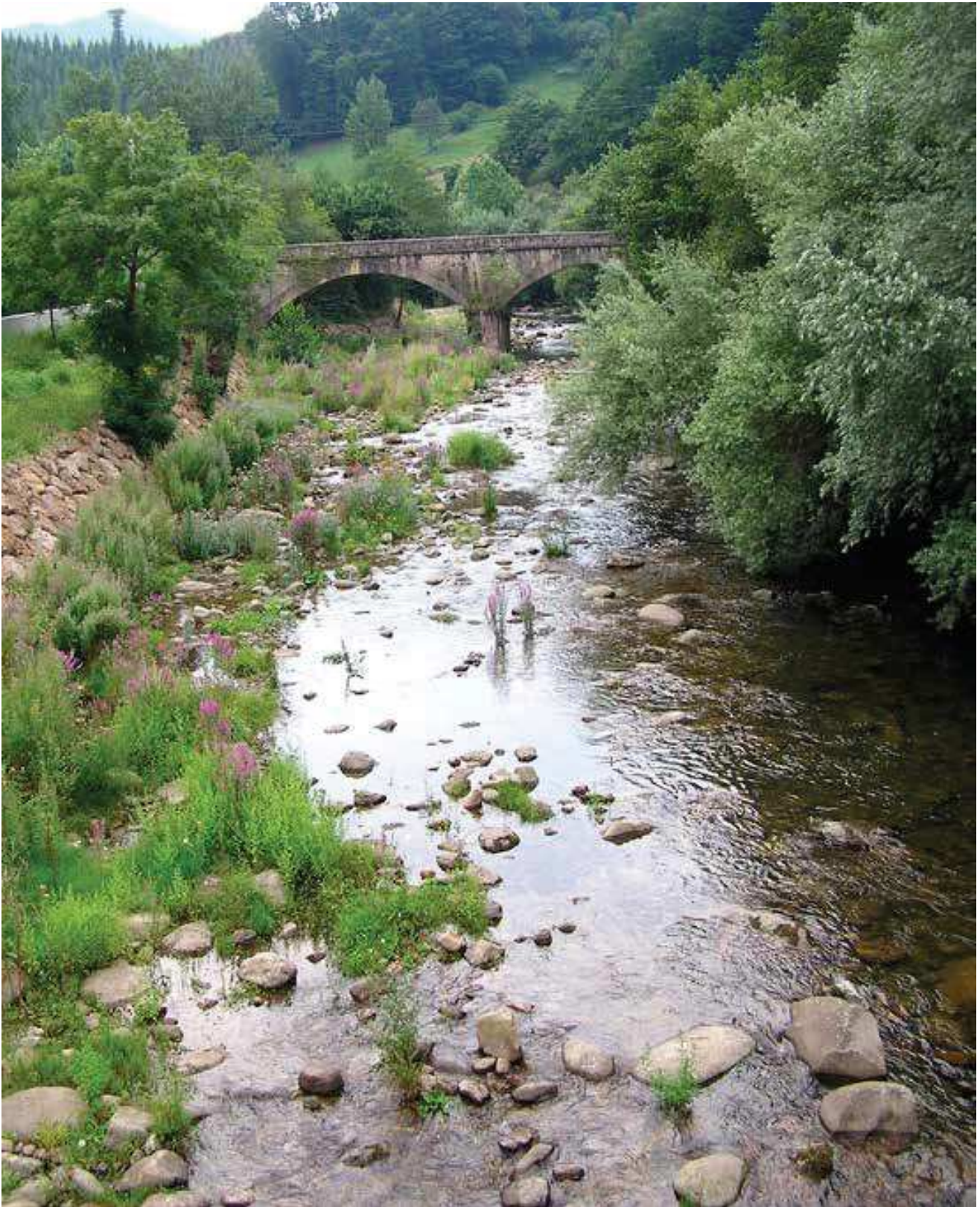


Fig. 4. Rio Nansa, Cantabrië, Spanje, waar de Spaanse ringslang (*Natrix astreptophora*) en de Adderringslang (*Natrix maura*) zijn aangetroffen. (Foto Paul Storm, 2004).

Fig. 4. Rio Nansa, Cantabria, Spain, where the Iberian grass snake (*Natrix astreptophora*) and the Viperine snake (*Natrix maura*) were found. (Picture Paul Storm, 2004).



Fig. 5. Spaanse ringslang (*Natrix astreptophora*), Cantabrië, Spanje. (Foto Paul Storm, 2004).

Fig. 5. Iberian grass snake (*Natrix astreptophora*), Cantabria, Spain. (Picture Paul Storm, 2004).

Kortom, met de opkomst van genetische analyses is de taxonomie van het geslacht *Natrix*, net als vele andere taxa, in beweging gekomen. Het doet me denken aan een uitspraak die al meer dan 150 jaar geleden is gemaakt. Darwin merkte op in zijn wereldberoemde werk (1859, pagina 64): 'The term species thus comes to be a mere useless abstraction, implying and assuming a separate act of creation.' Evolutie vindt altijd en overal plaats. De levende wereld om ons heen is niet gefixeerd, maar continu in beweging, waarbij levensvormen overgaan in andere, divergeren in allerlei andere vormen of uitsterven. Ons leven is te kort om deze continue beweging te zien. Wij zien als het ware

useless abstraction, implying and assuming a separate act of creation.' Evolution happens always and everywhere. The living world around us isn't fixated, but moves constantly, whereby life forms move over into others, diverge into all kinds of other forms or die out. Our life is too short to see this constant movement. We see a still image as it were. As a result, we get the impression that life-forms around us exist out of a definite unit, but this isn't the case (Storm, 2009). Having said that, concerning the nomenclature for grass snakes in this article I will follow the presentation from Kindler *et al.* (2017). For Europe, this means five watersnake species within the genus *Natrix*.

een stilstaand beeld, waardoor we makkelijk de indruk krijgen dat levensvormen om ons heen bestaan uit vaste eenheden, maar dit is niet het geval (Storm, 2009). Dit neemt niet weg dat ik in dit artikel, wat de naamgeving van ringslangen betreft, het voorstel van Kindler *et al.* (2017) zal volgen. Dit betekent voor Europa momenteel vijf waterslangsoorten binnen het geslacht *Natrix*.

De veronderstelde amfibie-eters, kortweg ringslangen

- Spaanse ringslang (*Natrix astreptophora*)
- Gevlekte ringslang (*Natrix helvetica*)
- Ringslang (*Natrix natrix*)

De veronderstelde viseters

- Adderringslang (*Natrix maura*)
- Dobbelsteenslang (*Natrix tessellata*)

Het sympatrisch voorkomen van ringslangen en adderringslangen

De Spaanse ringslang (Iberian grass snake / 'Ibero-Maghrebian grass snake', *Natrix astreptophora*) komt, zoals de Engelse naam aangeeft, voor op het Iberisch schiereiland en in het noorden van Afrika (Fig. 1). In Europa wordt deze soort, naast Spanje en Portugal, ook aangetroffen in de regio van de Franse Pyreneeën (Pokrant *et al.*, 2016). De adderringslang ('viperine snake', *Natrix maura*) komt eveneens voor in het noorden van Afrika en het zuidwesten van Europa, in de landen Spanje en Portugal, maar ook noordelijker, zoals de zuidelijke helft van Frankrijk, het zuidwestelijk gedeelte van Zwitserland en het noordwesten van Italië (Fig. 2).

De Spaanse ringslang en de adderringslang komen in Noord-Spanje samen voor bij rivieren met veel keien; ik heb ze daar aangetroffen in de zomer van 2004, zowel bij de Rio Saja, als bij de Rio Nansa (Tabel 1; Fig. 4, 5 & 6). Heel spannend was het moment dat ik onder een steen langs de Rio Nansa, een zwarte juveniele slang aantrof met een totale lengte van twintig cm. (Fig. 7) Op dat moment was ik nog niet zeker om welke soort het ging. Door nauwkeuriger te kijken naar de schubben van de kop werd duidelijk dat het

The supposed amphibian-eaters, in short grass snakes

- Iberian grass snake (*Natrix astreptophora*)
- Barred grass snake (*Natrix helvetica*)
- Common grass snake (*Natrix natrix*)

The supposed fish eaters

- Viperine snake (*Natrix maura*)
- Dice snake (*Natrix tessellata*)

The sympatric appearance of grass snakes and viperine snakes

The Iberian grass snake ('Ibero-Maghrebian grass snake', *Natrix astreptophora*) can be found, as the English name implies, on the Iberian peninsula and in the northern regions of Africa (Fig. 1). In Europe, this species is also found in the region of the French Pyrenees (Pokrant *et al.*, 2016), besides Spain and Portugal. The viperine snake (*Natrix maura*) can also be found in the northern regions of Africa and the south-west of Europe, in Spain and Portugal but also further north, such as the south half of France, the south-west of Switzerland and the north-west of Italy (Fig. 2).

The Iberian grass snake and the viperine snake coexist in the north of Spain at rivers with a lot of cobblestones; I found them there in the summer of 2004, at the Rio Saja, as well as the Rio Nansa (Table 1; Fig. 4, 5 & 6). Very exciting was the moment I found a juvenile black snake with a total length of twenty cm (Fig. 7) underneath a stone alongside the Rio Nansa. At that moment I wasn't sure which species it was. By looking more carefully at the scales on the head it became clear it was an Iberian grass snake. One day later, I saw a big snake move underwater in the Rio Saja. But once emerged, it turned out it was no longer in the land of the living. This also was a melanistic specimen of the Iberian grass snake, this time a bigger specimen of 80 cm long. The other two, not melanistic Iberian grass snakes, I found underneath rocks alongside the Rio Saja. I found viperine snakes 4 times underneath a rock on dry land and twice in the water. Regarding potential prey items, both in the Rio Saja as well



Fig. 6. Adderringslang (*Natrix maura*), Cantabrië, Spanje. (Foto Paul Storm, 2004).
 Fig. 6. Viperine snake (*Natrix maura*), Cantabria, Spain. (Picture Paul Storm, 2004).

om een Spaanse ringslang ging. Een dag later, zag ik in de Rio Saja onder water een grote slang bewegen. Maar eenmaal opgedoken, bleek deze slang niet meer tot het rijk der levenden te behoren. Het ging hier eveneens om een melanistisch exemplaar van de Spaanse ringslang, dit keer een groter exemplaar van tachtig cm lang. De andere twee, niet-melanistische Spaanse ringslangen, trof ik onder stenen aan die langs de Rio Saja lagen. De adderringslangen vond ik viermaal onder een steen op het droge en tweemaal in het water. Wat potentiële prooidieren betreft, zijn zowel in de Rio Saja als in de Rio Nansa met name veel elritsen waargenomen en werden regelmatig larven van Anura (kikkers en padden) aangetroffen. Onder vochtige stenen werd nog weleens een worm aangetroffen en in langzamer stromende en stilstaande stukken van de rivier ook bloedzuigers.

as the Rio Nansa a lot of Eurasian minnows were mainly observed and frequently larvae of Anura (frogs and toads) were found. Underneath moist rocks every now and then a worm was found and in more slow flowing and still parts of the river also leeches.

Hailey and Davies (1986) studied the occurrence of grass snakes and viperine snakes at a small river in Spain (the Jalon). They considered grass snakes as day-active terrestrial predators of frogs; viperine snakes on the other hand as day and night operating semi-aquatic sit-and-wait predators of fish. That is a clear difference in timing, hunting strategy, how they forage and prey preference. From this point of view, it isn't surprising both species coexist together.

Hailey en Davies (1986) hebben het voorkomen van ringslangen en adderringslangen bestudeerd in een kleine Spaanse rivier (de Jalon). Zij schilderen ringslangen af als dagactieve, terrestrische predatoren van kikkers; adderringslangen daarentegen als dag en nacht opererende semi-aquatische zit-en-wacht predatoren van vissen. Dat is een duidelijk verschil in timing, jachtstrategie, foerageergebied en prooivoorkeur. Vanuit dit oogpunt gezien, is het dus niet verwonderlijk dat beide soorten sympatrisch voorkomen.

Het verspreidingsgebied van de nieuwste ringslangsoort, de gevlekte ringslang ('barred grass snake', *Natrix helvetica*) omvat het verspreidingsgebied van vijf vroegere voorgaande ondersoorten van *Natrix natrix*: *cetti*, *corsa*, *helvetica*, *lanzai* en *sicula* (Kindler *et al.*, 2017). Dit houdt in dat de gevlekte ringslang volgens het nieuwe voorstel een verspreidingsgebied heeft dat landen omvat als Engeland, Nederland, België, Duitsland, Frankrijk, Zwitserland, Italië en de eilanden Corsica en Sardinië. Gevlekte ringslangen en adderringslangen overlappen niet alleen op de globale verspreidingskaart (Fig. 1 en 2); ervaring leert dat ze ook daadwerkelijk samen in dezelfde habitat worden aangetroffen.

De gevlekte ringslang heb ik samen met de adderringslang aangetroffen in Frankrijk, langs rivieren met veel keien, zoals bij de Ceze en de Gardon d'Anduze (Tabel 1; Fig. 8, 9 & 10). Beide slangensoorten zijn ook in de Limousin in de buurt van de Petite Creuse aangetroffen, bij een stuk met veel keien, maar niet in hetzelfde jaar. Bovendien trof ik de gevlekte ringslang hier wat verder van het water aan. Hiermee komt de vraag op, of het samen voorkomen van deze twee waterslangsoorten mogelijk niet alleen een kwestie is van niche, maar ook van (micro)habitat. Dit laatste zou betekenen dat er op kleinere schaal wel degelijk sprake kan zijn in bepaalde gebieden van een gedeeltelijke scheiding van gevlekte ringslangen en adderringslangen. In 2002 vroeg ik aan Rob Veen wat zijn idee was over het naast elkaar kunnen leven

The distribution area of the newest grass snake species, the barred grass snake (*Natrix helvetica*) encompasses the distribution area of five earlier antecedent subspecies of *Natrix natrix*: *cetti*, *corsa*, *helvetica*, *lanzai* and *sicula* (Kindler *et al.*, 2017). According to the new proposal this means that the barred grass snake has a distribution area that exists out of England, the Netherlands, Belgium, Germany, France, Switzerland, Italy and the islands Corsica and Sardinia. Barred grass snakes and viperine snakes don't only overlap on the global distribution map (Fig. 1 en 2); experience shows that they're also actually found in the same habitat.

I found the barred grass snake together with viperine snakes in France, alongside rivers with a lot of cobblestones, such as at the Ceze and the Gardon d'Anduze (Tabel 1; Fig. 8, 9 & 10). Both snake species were also found in the Limousin close to the Petite Creuse, in an area with a lot of cobblestones, but not in the same year. Besides, I found the barred grass snake here a little further from the water. This raises the question, if the coexistence of these two water snake species possibly isn't only a matter of niche but also (micro)habitat. The latest would mean that on a smaller scale it certainly could be a matter of a partial segregation of the barred grass snake and viperine snakes in certain areas. In 2002 I asked Rob Veen what his idea was about the possibility of the coexisting of these two species in his focus area. He gave the next answer: '.....in the Creuse *Natrix helvetica* is much more numerous and lives in the whole area. *Natrix maura* only lives in stream valleys below six hundred meters. As habitat choice I found *Natrix maura* exclusively at streams and rivers with sandy and or gravelly shores, as a preference between three hundred and five hundred meters. *Natrix helvetica* is more bound to lakes, damp meadows with ditches, alongside hedges, village ponds and also anywhere where green frogs exist.' In this perspective it is also interesting to note that Rob Veen later stated that on September 23rd of 2014, at an estimated 40 meter high rock-formation approximately sixty meters from the

van deze twee soorten in zijn aandachtsgebied. Hij gaf toen het volgende antwoord: ‘.....in de Creuse is *Natrix helvetica* veel talrijker, en komt in het hele gebied voor. *Natrix maura* komt alleen voor in de beekdalen onder zeshonderd meter. Als habitatkeuze vind ik *Natrix maura* uitsluitend bij beken en rivieren met zandige en of grindoevers, bij voorkeur tussen driehonderd en vijfhonderd meter, *Natrix helvetica* is meer gebonden aan meren, natte weilanden met sloten, langs heggen, dorpspoelen, en eigenlijk overal waar groene kikkers voorkomen.’ Interessant is om in dit verband ook te vermelden dat Rob Veen later meldde dat hij op 23 september 2014, op een naar schatting veertig meter hoog rotsplateau, ongeveer zestig meter van de rivier de Cher, twaalf juveniele adderslangen en twee juveniele gevlekte ringslangen samen met vijftien lege eieren in een ± twintig cm diep gat in de rotsen op vochtig zand had aangetroffen. In de zomer van 2017 heeft hij mij deze plek laten zien en er waren nog steeds lege eieren te zien (Fig. 11 & 12). Dit geeft aan dat deze twee slangensoorten ook in de Creuse (ten dele) in dezelfde habitat worden aangetroffen.

Het sympatrisch voorkomen van ringslangen en dobbelsteenslangen

De dobbelsteenslang (‘dice snake’, *Natrix tessellata*) heeft een indrukwekkend groot verspreidingsgebied, dat delen van Europa, Azië en Afrika omvat (Mebert, 2011; Fig. 3). Vanuit het westen naar het oosten loopt dit gebied van Noordwest-Italië tot en met het uiterste westen van China. In het westelijke deel van zijn verspreidingsgebied, komt deze soort in het zuiden voor in Egypte en het Midden Oosten; in het noorden in Tsjechië en Duitsland.

Ook voor dobbelsteenslangen geldt dat ze op de kaart duidelijk overlappen met ringslangen (Fig. 1 en 3). Dobbelsteenslangen komen in uiteenlopende omgevingen voor. Zo worden ze aangetroffen in zoet-, brak- en zoutwater (Mebert, 2011). In Italië heb ik ze aangetroffen in grotere meren en in snelstromende rivieren

river the Cher, in a ± twenty cm deep hole in the rocks on moist sand, he found twelve juvenile viperine snakes and two barred grass snakes together with fifteen empty eggs. In the summer of 2017, he showed me this spot and you could still see the empty eggs (Fig. 11 & 12). This shows that these two snake species also can (partially) be found in the same habitat in the Creuse.

The sympatric appearance of grass snakes and dice snakes

The dice snake (*Natrix tessellata*) has an impressively large distribution area, that consist of parts of Europe, Asia and Africa (Mebert, 2011; Fig. 3). From the west to the east this area goes from Northwest-Italy up to and including the utmost west of China. In the west part of its distribution area, this species occurs in the south in Egypt and the middle east; in the north in the Czech Republic and Germany.

For dice snakes, it also applies that on the map they clearly overlap with grass snakes (Fig. 1 en 3). Dice snakes exist in a diverse environment. So they are found in fresh-, brackish- and saltwater (Mebert, 2011). In Italy, I found them in big lakes and in fast flowing rivers (Storm, 2016). Since dice snakes don’t seem to be picky when it comes to their habitat as long as there’s water nearby, there’s a good chance they can be found in the same habitat as the grass snake.

As such, I found two dice snakes and a death barred grass snake in the river the Torrente Arbia, in the summer of 2006 (Storm, 2016; Table 1), where a large number of stones were present and the river was shallow. One afternoon I found an impressive dice snake female there, with a total length of no less than 106 cm. Up until now the longest dice snake I’ve ever found. The air temperature in the shadow was 33°C and the temperature of the water was 30°C. Days later I found a juvenile dice snake with a total length of 29 cm in the same river at a shallow part of only 7 cm. On that same day, I found a beautiful but unfortunately death and



Fig. 7. Spaanse ringslang (*Natrix astreptophora*) (melanistisch) Cantabrië, Spanje. (Foto Paul Storm, 2004).

Fig. 7. Iberian grass snake (*Natrix astreptophora*) (melanistic) Cantabria, Spain. (Picture Paul Storm, 2004).

(Storm, 2016). Aangezien dobbelsteenslangen niet kieskeurig lijken wat hun leefomgeving betreft, zolang er maar water in de buurt is, is de kans groot is dat ze in dezelfde habitat worden aangetroffen als ringslangen.

Zo heb ik in de zomer van 2006 in de rivier de Torrente Arbia twee dobbelsteenslangen en een dode gevlekte ringslang aangetroffen (Storm, 2016; Tabel 1). Het was er rijk aan stenen en de rivier was ondiep. Hier trof ik op een middag in een kleine stroomversnelling een imposante vrouwelijke dobbelsteenslang aan met een totale lengte van maar liefst 106 cm. Tot nu toe de langste dobbelsteenslang die ik ooit heb gevonden. De luchttemperatuur in de schaduw was 33°C en de temperatuur van het water was 30°C. Dagen later vond ik in dezelfde rivier op

partially eaten barred grass snake. A question I immediately asked with this find was: does the barred grass snake really live in this part of the Torrente Arbia? Theoretically speaking the snake could've ended up there by a predator moving its prey.

The next observation of a barred grass snake in the habitat of dice snakes, seen in the summer of 2010, also carries some uncertainty. Early in the afternoon, I visited the small town Passignano at the north-side of the lake of Trasimeno. The weather was favourable for observing water snakes, that means, it was sunny and there was no strong wind, so the water was calm. In contrast to four years earlier (Storm, 2016), I didn't see any dice snakes in the water. The water was less clear than in 2006. This time

een ondiep stuk van slechts zeven cm een juveniele dobbelsteenslang, met een totale lengte van 29 cm. Op die zelfde dag trof ik ook een fraaie maar helaas dode en deels aangevreten gevlekte ringslang aan. Vraag die ik me hierbij wel direct stel: komt de gevlekte ringslang daadwerkelijk in dit deel van de Torrente Arbia voor? Theoretisch gezien kan de slang daar zijn terechtgekomen door een predator die de prooi heeft verplaatst.

Ook de volgende observatie van een gevlekte ringslang in de omgeving van dobbelsteenslangen, gemaakt in de zomer van 2010, draagt wat onzekerheid met zich mee. Vroeg in de middag bezocht ik het plaatsje Passignano aan de noordkant van het meer van Trasimeno. Het weer was gunstig voor het observeren van waterslangen, dat wil zeggen het was zonnig en er stond geen harde wind, dus het water was rustig. In tegenstelling tot vier jaar daarvoor (Storm, 2016) zag ik geen dobbelsteenslangen in het water. Het water was nu minder helder dan in 2006. Dit keer geen grote groepen vissen; wel kleinere visjes. Het waterniveau leek ook lager. In de middag naar de oostkant van het meer gereden, naar San Feliciano. Hier zag ik op een gegeven ogenblik een dobbelsteenslang in het water en zeer waarschijnlijk ook een gevlekte ringslang. Dit gebaseerd op het feit dat dobbelsteenslangen bij verstoring snel onderduiken, terwijl mijn indruk is dat ringslangen vaker relatief lang aan het oppervlak blijven zwemmen.

Los van bovenstaande, onzekere anekdotische vakantiewaarnemingen, blijkt uit onderzoek dat dobbelsteenslangen en ringslangen inderdaad sympatrisch voorkomen, zoals bij de meren van Baćina in Zuid-Kroatië, waar ze in dezelfde habitat voorkomen, maar verschillen in voorkeur wat betreft microhabitat en prooi (Janev Hutinec & Mebert, 2011). Laatstgenoemde auteurs vonden dat dobbelsteenslangen zich uitsluitend voedden met vissen, terwijl het dieet van ringslangen merendeels uit amfibieën en weleens uit vissen bestond. Filippi *et al.* (1996) publiceert

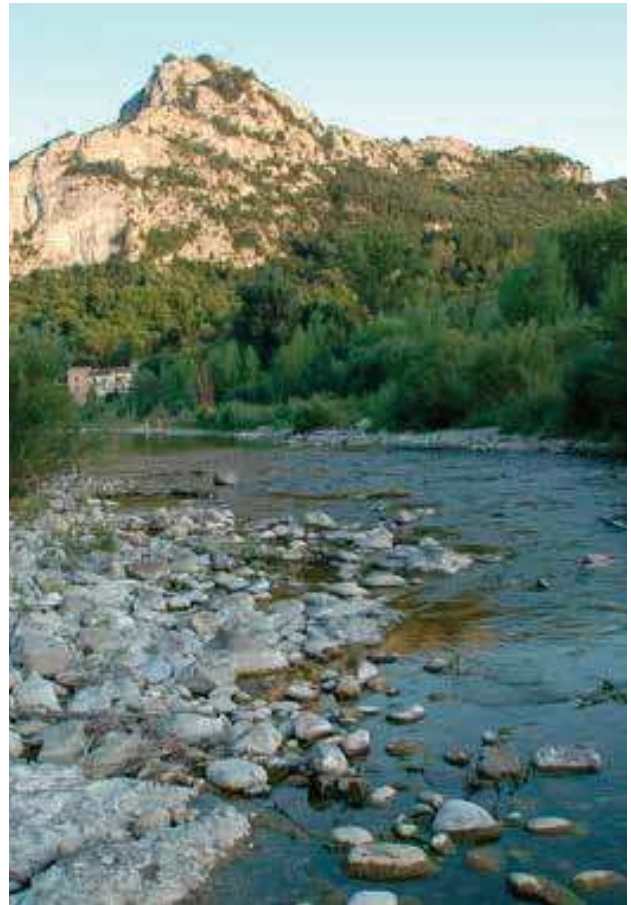


Fig. 8. Gardon d'Anduze, Gard, Frankrijk, waar de Gevlekte ringslang (*Natrix helvetica*) en de Adderringslang (*Natrix maura*) zijn aangetroffen. (Foto Paul Storm, 2011).

Fig. 8. Gardon d'Anduze, Gard, France, where the Barred grass snake (*Natrix helvetica*) and the Viperine snake (*Natrix maura*) were found. (Picture Paul Storm, 2011).

no large groups of fish; but there were smaller fish. The water level seemed lower as well. In the afternoon I drove to the east-side of the lake, to San Feliciano. At a certain moment, I saw a dice snake here and most likely also a barred grass snake. This is based on the fact that dice snakes will quickly dive under when disturbed, while my impression of grass snakes is that they'll stay at the surface relatively long more often.

Apart from the above mentioned, unsure anecdotal vacation observations, research shows that dice snakes and grass snakes do sympatrically appear, such as at the lakes of Baćina in South-Croatia, where they live in the same habitat, but differ in preference regarding mi-

den al in een eerdere studie, aangaande het sympatrisch voorkomen van beide slangensoorten in Centraal-Italië, dat het dieet van dobbelsteenslangen voor meer dan 97% uit vis bestond, terwijl dit bij ringslangmannen en vrouwen respectievelijk 17% en 9% was. In Zuid-Kroatië hadden dobbelsteenslangen een voorkeur voor langzaam stromend water en consumeerden meer bentische vissen, terwijl ringslangen vaker werden aangetroffen in rustiger water zoals in plassen (Janev Hutinec & Mebert, 2011). Verder melden deze onderzoekers dat dobbelsteenslangen vaker in een stenige omgeving voorkwamen en dat de twee soorten verschillen in het gebruik van de waterkolom; dobbelsteenslangen werden vaak foeragerend aangetroffen in de bentische zone en in de middelste waterlaag, terwijl ringslangen bijna altijd aan het wateroppervlak werden geobserveerd.

Interessant is dat ook Ioannidis & Mebert (2011) constateerden dat in het zuiden van Griekenland dobbelsteenslangen en ringslangen weliswaar de meeste beschikbare habitats in de buurt van water gebruiken, maar dat er een verschil is tussen beide wanneer je inzoomt op de verschillende typen waterrijke gebieden. Zo maken ringslangen, in tegenstelling tot dobbelsteenslangen, vooral gebruik van tijdelijke plassen, natte graslanden, moerassen en kleine kunstmatige greppels. Daarentegen zijn dobbelsteenslangen vaker aangetroffen bij brak- en zoutwaterlagunes. Het kan haast niet anders dat deze habitatvoorkeuren in verband staan met de favoriete prooien van beide groepen. De verschillen in habitatvoorkeuren van ringslangen en dobbelsteenslangen (Janev Hutinec & Mebert, 2011; Ioannidis & Mebert, 2011) doen deels ook denken aan de eerder aangehaalde opmerking van Rob Veen over de habitatkeuzen van gevlekte ringslangen en adderringslangen in de Creuse. Dit zou kunnen betekenen dat dobbelsteenslangen en adderringslangen ecologisch gezien dicht bij elkaar staan en dienovereenkomstig de kans op competitie tussen deze twee soorten groter is.



Fig. 9. Gevlekte ringslang (*Natrix helvetica*), Gard, Frankrijk. (Foto Paul Storm, 2011).

Fig. 9. Barred grass snake (*Natrix helvetica*), Gard, France. (Picture Paul Storm, 2011).

crohabitat and prey (Janev Hutinec & Mebert, 2011). Last named authors found out that dice snakes exclusively fed on fish, while the diet of grass snakes mostly exists of amphibians and, every now and then, fish. Filippi *et al.* (1996) already published in an earlier study, concerning the sympatric appearance of both species in Central-Italy, that the diet of dice snakes exists for more than 97% out of fish, while with grass snakes males and females this was respectively 17% and 9%. In South-Croatia dice snakes had a preference for slow running water and consumed more benthic fish, while grass snakes were more frequently found in still water such as puddles (Janev Hutinec & Mebert, 2011). These researchers also reported that dice snakes occurred more often in a rocky environment and that the two species differ in the use of the water column; dice snakes where

Adderringslangen en dobbelsteenslangen en het principe van competitieve exclusie

Het beeld dat zich opdringt bij het bekijken van de verspreiding van adderringslangen, dobbelsteenslangen en ringslangen (Fig. 1, 2 en 3) komt goed overeen met het globale beeld dat we hebben van de niches van deze dieren. Ringslangen overlappen met adderringslangen en dobbelsteenslangen, maar de twee laatstgenoemde soorten overlappen niet met elkaar. Ringslangen zijn met name amfibie-eters (Creemers & Van Delft, 2009; Janev Hutinec & Mebert, 2011). De Europese waterslangen die het vooral hebben voorzien op vis zijn adderringslangen (Patterson & Davies, 1982) en dobbelsteenslangen (Filippi *et al.*, 1996; Janev Hutinec & Mebert, 2011; Sterijovski *et al.*, 2011). Volgens Capula *et al.* (2011) lijken adderringslangen en dobbelsteenslangen veel op elkaar wat betreft seksueel dimorfisme (grootteverschil tussen vrouwen en mannen), jachtstrategie (zit-en-wachtpredator) en samenstelling van het dieet (vooral visetend). Beide soorten bezetten dus een overeenkomstige ecologische niche (Guicking *et al.*, 2006) en kunnen, gezien vanuit het oogpunt van het principe van competitieve exclusie (Hardin, 1960), niet goed samen voorkomen. Mogelijk belet de dobbelsteenslang een verdere oostwaartse verspreiding voor de adderringslang en belet op zijn beurt de adderringslang een verdere westwaartse verspreiding voor de dobbelsteenslang (Fig. 2 en 3).

Sinds de herfst van 2015 verzorg ik een vrouwelijke zuidelijke wipneusadder (*Vipera latastei gaditana*). Adderringslangen en dobbelsteenslangen zijn in het terrarium een stuk levendiger dan deze zit-en-wachtpredator. Wat wil ik hiermee zeggen? Je kunt je afvragen of beide bovengenoemde waterslangsoorten gezien kunnen worden als typische zit-en-wachtpredatoren. Wat jagen betreft bezitten zowel adderringslangen als dobbelsteenslangen meer dan alleen een passieve zit-en-wachtstrategie. Aanwijzingen hiervoor zie je niet alleen binnen in het terrarium, maar ook buiten in het veld (Storm, 2016). Volgens Metzger *et al.* (2011)

often found foraging in the benthic zone and in the middle water layer, while grass snakes were almost always seen at the water's surface.

Interesting is that also Ioannidis & Mebert (2011) established that in the south of Greece dice snakes and grass snakes admittedly use most of the available habitats near water, but that there is a difference between both when you zoom in on the different types of areas abounding in water. Such as, grass snakes, in opposition to dice snakes, will mostly use temporary puddles, wet grasslands, swamps and small artificial ditches. On the other hand, dice snakes were more often found at brackish- and saltwater lagunes. It's very likely that these habitat preferences have a connection with the favorite prey items of both groups. The differences in habitat preferences of grass snakes and dice snakes (Janev Hutinec & Mebert, 2011; Ioannidis & Mebert, 2011) partially also brings to mind the previously mentioned comment of Rob Veen about the habitat choice of barred grass snakes and viperine snakes at the Creuse. This could mean that, ecologically seen, the dice snakes and viperine snakes are closer together and accordingly there's a bigger chance at competition between these two species.

Viperine snakes and dice snakes and the competitive exclusion principle

The image that presents itself by looking at the distribution of Viperine snakes, Dice snakes and Grass snakes (Fig. 1, 2 en 3) matches with the global image that we have of the niches of these animals. Grass snakes overlap with viperine snakes and dice snakes, but the latter two species don't overlap with each other. Grass snakes are mostly amphibian eaters (Creemers & Van Delft, 2009; Janev Hutinec & Mebert, 2011). The European watersnakes that are especially interested in fish are the viperine snakes (Patterson & Davies, 1982) and dice snakes (Filippi *et al.*, 1996; Janev Hutinec & Mebert, 2011; Sterijovski *et al.*, 2011). According to Capula *et al.* (2011), viperine snakes and dice snakes look a lot alike regarding sexual di-



Fig. 10. Adderringslang (*Natrix maura*), Gard, Frankrijk. (Foto Paul Storm, 2011).

Fig. 10. Viperine snake (*Natrix maura*), Gard, France. (Picture Paul Storm, 2011).

vertonen zowel adderringslangen als dobbelsteenslangen vijf duidelijke jachtstrategieën, die te verdelen zijn in passieve en actieve manieren van jagen:

1. passief, buiten het water, met het hoofd boven water;
2. passief, buiten het water, met het hoofd onderwater;
3. passief, in het water, zichzelf verankerend met de staart;
4. actief zwemmend in open water;
5. actief zwemmend over de bodem, zoekend tussen de rotsen.

Het is frappant dat de twee verschillende Europese visetende waterslangsoorten niet alleen een sterke overlap vertonen wat betreft hun dieetsamenstelling (Metzger *et al.* (2009),

morphism (difference in size between females and males), hunting strategy (sit- and wait-predator) and composition of diet (mostly fish eating). So both species occupy a similar ecological niche (Guicking *et al.*, 2006) and looking from the perspective of the competitive exclusion principle (Hardin, 1960), cannot coexist well together. Possibly the dice snake prevents a more eastwards distribution for the viperine snake and on its turn the viperine snake prevents the more westwards distribution of the dice snake (Fig. 2 en 3).

Since the fall of 2015, I take care of a female Lataste's Viper (*Vipera latastei gaditana*). Viperine snakes and dice snakes are much more active in their terrarium than this sit-and-wait, predator. What do I want to say with this? You



Fig. 11. Rotsplateau, niet ver van de rivier de Cher, Creuse, Frankrijk, waar lege eieren zijn aangetroffen samen met juveniele adderringslangen (*Natrix maura*) en juveniele gevlekte ringslangen (*Natrix helvetica*) in een gat in de rotsen (informatie Rob Veen). (Foto Paul Storm, 2017).

Fig. 11. Rock-formation, not far from the river the Cher, Creuse, France, where empty eggs were found together with juvenile viperine snakes (*Natrix maura*) and juvenile barred grass snakes (*Natrix helvetica*) in a hole between the rocks (information Rob Veen). (Picture Paul Storm, 2017).

maar ook wat betreft hun jachtstrategie (Metzger *et al.*, 2011). In dit verband is het onderzoek van Schaeffel en Mathis (1991) uitermate interessant. Uit hun onderzoek blijkt namelijk dat ringslangen onder water de ooglen niet accommoderen, terwijl adderringslangen en dobbelsteenslangen in zowel lucht als water adequaat kunnen scherpstellen. Dit is een aanwijzing dat, in tegenstelling tot ringslangen, adderringslangen en dobbelsteenslangen in de loop van de evolutie aangepast zijn aan het jagen onder water. Vanuit dit oogpunt gezien zijn ringslangen dus slecht toegerust om op vis te jagen. Bovenstaande wijst er duidelijk op dat adderringslangen en dobbelsteenslangen een overeenkomstige ecologische niche bezetten.

Het idee dat adderringslangen en dobbelsteenslangen niet samen kunnen voorkomen op grond van nicheoverlap wordt ondersteund door een onderzoek uitgevoerd bij het meer van Genève, Zwitserland (Metzger *et al.*, 2009). Wat geschreven is in deze alinea, is gebaseerd op het hierboven aangehaalde onderzoek. Van oorsprong komt de adderringslang voor in het meer van Genève. In het begin van de jaren twintig van de vorige eeuw werd de dobbelsteenslang in dit meer geïntroduceerd (zie ook Mazza *et al.*, 2011), gevolgd door verscheidene introducties in de jaren vijftig en zestig, hetgeen aan de noordkant van het meer leidde tot een grote populatie van honderden individuen (Metzger *et al.*, 2011). Vanaf het moment dat deze twee soorten werden gemonitord in de jaren negentig, heeft men een drastische afname van de populatie geconstateerd bij adderringslangen. De studie toonde aan dat de prooicompositie en prooigrootte van beide soorten veel op elkaar leken. De onderzoekers vonden een grote overlap wat betreft de niches van beide slangensoorten. Dit zou de drastische achteruitgang van de adderringslang, na de introductie van de dobbelsteenslang, kunnen verklaren. De dobbelsteenslang is in het meer van Genève dus te beschouwen als een invasieve soort, die zijn ecologische 'evenbeeld' aan het verdringen is.

can ask yourself if both above-mentioned water snake species could be seen as typical sit-and-wait-predators. When it comes to hunting both the viperine snakes and dice snakes are capable of more than just a passive sit and wait strategy.

You don't only see indications for this inside the terrarium, but also in the field (Storm, 2016). According to Metzger *et al.* (2011) viperine snakes, as well as dice snakes, show five obvious hunting strategies, that can be separated in passive and active ways of hunting:

1. passive, outside of the water, with the head above the water
2. passive, outside of the water, with the head underwater;
3. passive, in the water, anchoring itself with the tail;
4. active swimming in open water;
5. actively swimming over the bottom, searching between rocks.

It is striking that two different European fish-eating water snake species not only show a strong overlap regarding their diet composition (Metzger *et al.* (2009), but also regarding their hunting strategy (Metzger *et al.*, 2011). In this relation, the research of Schaeffel and Mathis (1991) is extremely interesting. Because their research shows that grass snakes don't accommodate their lens underwater, while viperine snakes and dice snakes can adequately focus in the air as well as water. This is a clue that, in contrast to grass snakes, viperine snakes and dice snakes in the course of evolution are adjusted to hunting underwater. Looking from this perspective, grass snakes are badly equipped for hunting on fish. The above clearly shows that viperine snakes and dice snakes occupy a similar ecological niche.

The idea that viperine snakes and dice snakes cannot coexist on grounds of the niche overlap is supported by a research done at the lake of Geneva, Switzerland (Metzger *et al.*, 2009). What is written in this paragraph, is based on the above-mentioned research. Originally the

Vraagtekens

Bovenstaande in overweging nemende, lijkt het voorkomen van adderringslangen en dobbelsteenslangen een treffend voorbeeld te zijn van het principe van competitieve exclusie. Beide in Europa voorkomende slangensoorten bezetten voor een groot deel dezelfde ecologische niche, ze lijken te kunnen worden omschreven als niet al te grote semi-aquatische predatoren die het met name hebben voorzien op vis. Geen wonder dat ze doorgaans niet samen worden aangetroffen en daar waar ze zijn samengebracht, het meer van Genève, ontstaan er problemen. Maar als je nader inzoomt op beide soorten, doemen er toch schimmen op.

Uiterlijke verschillen en nicheverschillen tussen adderringslangen en dobbelsteenslangen

Laat ik beginnen met het uiterlijk. Globaal gezien lijken adderringslangen en dobbelsteenslangen natuurlijk op elkaar: niet al te grote slangen, vaak met een grijzige, bruinige, legergroenachtige grondkleur en wat contrast. Maar dobbelsteenslangen zijn gemiddeld gezien langer en slanker dan adderringslangen. Zo halen vrouwelijke dobbelsteenslangen gemakkelijk een totale lengte van meer dan negentig cm (Bol, 1998; voor 'snout vent length' zie Ajtić *et al.*, 2013), terwijl veel vrouwelijke adderringslangen niet veel langer worden dan zo'n 65 cm. (Storm, 2011). De dobbelsteenslang heeft verhoudingsgewijs een wat langere kop dan de adderringslang. Het zou mij niet verbazen als bovenstaande verschillen tussen deze twee slangensoorten prooiverschil impliceert. Bovendien heeft de adderringslang doorgaans, voor een niet-adder, een bijzonder opvallende tekening, de zigzagtekening op de rug waaraan hij in belangrijke mate zijn naam heeft te danken.

Het idee is dat visetende waterslangen een tendens vertonen dat ze een smalle gestroomlijnde kop hebben, terwijl soorten die zich voeden met kikkers een bredere kop hebben (Brecko *et al.*, 2011). De logica achter deze gedachte is

viperine snakes existed in the lake of Geneva. In the early twenties of the last century the dice snake was introduced into this lake (see also Mazza *et al.*, 2011), followed by several introductions in the fifties and sixties, which led to a large population of hundreds of individuals at the north side of the lake (Metzger *et al.*, 2011). From the moment these two species were being monitored in the nineties, a drastic decrease in the population of viperine snakes was observed. The study showed that prey composition and prey size were very similar in both species. The researchers found a large overlap regarding the niches of both snake species. This could explain the drastic decrease of the viperine snake after the introduction of the dice snake. The dice snake could be considered an invasive species in the lake of Geneva, who is replacing its ecological "image".

Question marks

Taking into account the above, it seems that the appearance of viperine snakes and dice snakes is an outstanding example of the competitive exclusion principle. Both in Europe existing snake species for a large part occupy the same ecological niche, it seems they can both be described as not too big semi-aquatic predators who are in particular after fish. No wonder they're usually not found together and that where they have been brought together, the lake of Geneva, problems occur. But if you zoom in closer on both species, shadows do loom up.

Differences in appearance and niche differences between viperine snakes and dice snakes

Let me start with the differences in appearance. Looking superficially, viperine snakes and dice snakes, of course, look alike: not too big snakes, often with a greyish, brownish, army green basic color and some contrast. But on average dice snakes are longer and slimmer than viperine snakes. As such, female dice snakes can easily reach a total length of more than ninety cm (Bol, 1998; for 'snout-vent length' see Ajtić *et al.*, 2013), while a lot of fe-



Fig. 12. Het gat in het rotsplateau (Fig. 11) waar (nog zichtbare) lege eieren zijn aangetroffen samen met juveniele adderringslangen (*Natrix maura*) en juveniele gevlekte ringslangen (*Natrix helvetica*) (informatie Rob Veen). (Foto Paul Storm, 2017).

Fig. 12. The hole between the rocks (Fig. 11) where (still visible) empty eggs were found together with juvenile viperine snakes (*Natrix maura*) and juvenile barred grass snakes (*Natrix helvetica*) (information Rob Veen). (Picture Paul Storm, 2017).

als volgt. Over het algemeen genomen hebben slangen een voordeel bij een brede kop als het louter gaat om het naar binnenwerken van volumineuze prooien zoals kikkers en padden. Echter, een brede kop kan ook in de weg zitten, zoals bij slangen die vissen moeten vangen onder water. Met een brede kop kom je minder snel vooruit in water. Om onder water snel vooruit te komen, heb je een smalle gestroomlijnde kop nodig. Dit verschil is heel fraai te zien, wanneer we dobbelsteenslangen en ringslangen met elkaar vergelijken. De dobbelsteenslang (Fig. 13) heeft een wat smallere kop dan de ringslang (Fig. 14). Interessant is dat de adderringslang, als viseter, niet de lange, smalle kop lijkt te bezitten van de dobbelsteenslang. Het uiterlijk van de dobbelsteenslang doet sterk denken

male viperine snakes will not get much longer than approximately 65 cm (Storm, 2011). The dice snake has a somewhat longer head proportionally, than the viperine snake. It wouldn't surprise me if the above-mentioned differences between these two snake species imply differences in prey. Besides, the viperine snake usually, has a very outstanding pattern for a non-viper, the zigzag pattern on the back, from which he mostly got his name.

The idea is that fish-eating water snakes show a tendency to have a slim streamlined head, while species that feed on frogs have a wider head (Brecko *et al.*, 2011). The logic behind this thinking goes as followed. Generally speaking, snakes have an advantage with a wider head



Fig. 13. Dobbelsteenslang (*Natrix tessellata*), Gardameer, Italië. Deze slang heeft duidelijk nog niet zolang geleden gegeten. (Foto Paul Storm, 2016).

Fig. 13. Dice snake (*Natrix tessellata*), Lake Garda, Italy. This snake clearly has eaten not long before. (Picture Paul Storm, 2016).

aan de Amerikaanse, eveneens op visjagende soort *Thamnophis rufipunctatus* (Rossman *et al.*, 1996; Salo, 2017). De snuit van de aderringslang toont ziet er wat boller uit.

Qua uiterlijk, dat wil zeggen, wat betreft lengte, postuur, tekening en vorm van de kop, lijken adderringslangen en dobbelsteenslangen dus niet zoveel op elkaar als je misschien op het eerste gezicht zou denken; dit zou kunnen betekenen dat er ten dele sprake is van een nicheverschil tussen deze twee soorten. Dit nicheverschil lijkt er inderdaad te zijn. Als verzorger van beide slangensoorten realiseer ik mij dit maar al te goed. In het terrarium accepteert de adderringslang, naast vis, gemakkelijker andersoortig voedsel dan de dobbelsteenslang. Zo is het heel handig dat jonge adderringslangen wormen eten, hetgeen dobbelsteenslangen, voor zover ik weet, niet

if it's solely about eating voluminous prey such as frogs and toads. However, a wider head can also be in the way, which is the case with snakes that need to catch fish underwater. With a wider head, you won't move so fast in water. To move fast in water, you need a slim streamlined head. This difference can be beautifully seen when we compare dice snakes and grass snakes with each other. The dice snake (Fig. 13) has a somewhat slimmer head than the grass snake (Fig. 14). Interesting is that the viperine snake, as a fish-eater, doesn't seem to possess the long slim head of the dice snake. The appearance of the dice snake strongly reminds of the American, also fish hunting species, *Thamnophis rufipunctatus* (Rossman *et al.*, 1996; Salo, 2017). The snout of the viperine snake looks a bit puffier.

In terms of appearance, this means, regarding length, posture, pattern, and shape of the head,

doen. Vanuit het oogpunt van voedergemak, kweek ik liever adderringslangen dan dobbelsteenslangen. Dit verschil blijkt ook uit studies. Dobbelsteenslangen eten vaak voor een overgroot deel vis (Filippi *et al.*, 1996; Capula *et al.*, 2011; Janev Hutinec & Mebert, 2011; Sterijovski *et al.*, 2011; Ajtić *et al.*, 2013), terwijl adderringslangen zich, naast het verorberen van vis, ook voeden met wormen, bloedzuigers, amfibieën en hun larven (Hailey, 1981; Santos Llorente, 1998; Rugiero *et al.*, 2000; Scali, 2011). Het ziet er dus naar uit dat de kleinere adderringslang zich globaal gezien met een wat breder spectrum van verschillende diergroepen voedt dan de sterker gespecialiseerde dobbelsteenslang.

Verschillende soorten kousenbandslangen in een duingebied bij San Francisco

Ondanks morfologische en nicheverschillen sluiten adderringslangen en dobbelsteenslangen elkaar uit (Fig. 2 en 3). Blijkbaar is de competitie tussen deze twee slangsoorten ondanks deze verschillen zó groot, dat het onmogelijk is dat ze samen voorkomen. Behalve natuurlijk dat piepkleine stukje in Italië. Des te verbaasder was ik te vernemen dat er aan de andere kant van de Atlantische Oceaan, in de buurt van San Francisco, een duingebied is waar maar liefst drie verschillende kousenbandslangsoorten samen voorkomen. Overigens, ze behoren net als het geslacht *Natrix*, bij de familie van de waterslangen (Natricidae). Het gaat om de volgende soorten: *Thamnophis atratus*, *Thamnophis elegans* en *Thamnophis sirtalis*. 'Zien is geloven'. In het voorjaar van 2014 hadden we de kans dit gebied te bezoeken en vonden op een mistige, klamme voorjaarsdag met nauwelijks zon alle drie de bovenstaande soorten, niet ver van elkaar vandaan! Nu zou je kunnen denken, net als in het geval van adderringslangen en dobbelsteenslangen, dat de overlap van deze drie kousenbandslangsoorten verwaarloosbaar klein is, maar op de kaart overlappen ze in een groot deel van het westen van de Verenigde Staten (Rossman *et al.*, 1996). De indruk is dat *Thamnophis atratus* het met name heeft voorzien op vissen en amfibieën; net zoals het voedselspectrum van

the viperine snakes and dice snakes don't look so much alike as you would assume at first sight; this could partially mean that there is a niche difference between these two species. This niche difference does seem to be there. As a keeper of both snake species, I realize this all too well. In the terrarium, the viperine snakes also accept other kinds of food more easily, besides fish, than the dice snake. Such as, it is very convenient that young viperine snakes eat worms, which dice snakes, as far as I know, don't do. From the perspective of easier feedings, I rather breed viperine snakes than dice snakes. This difference also becomes apparent from studies. Dice snakes often eat fish for the most part (Filippi *et al.*, 1996; Capula *et al.*, 2011; Janev Hutinec & Mebert, 2011; Sterijovski *et al.*, 2011; Ajtić *et al.*, 2013), while viperine snakes, besides eating fish, also feed on worms, leeches, amphibians and their larvae (Hailey, 1981; Santos Llorente, 1998; Rugiero *et al.*, 2000; Scali, 2011). So it seems, looking globally, that the smaller viperine snake feeds itself with a wider spectrum of different groups of animals than the more strongly specialized dice snake.

Different species of garter snakes in a dune-area in San Francisco

Despite morphological and niche differences the viperine snakes and dice snakes exclude each other (Fig. 2 en 3). Apparently, the competition between these two snake species despite these differences is so big, that it is impossible they coexist together. Except for of course that very small part in Italy. The more surprised I was to find out that on the other side of the Atlantic Ocean, near San Francisco, there's a dune area with no less than three different garter snakes species coexisting together. In addition, as the genus *Natrix*, they also belong to the family of water snakes (Natricidae). It's about the following species: *Thamnophis atratus*, *Thamnophis elegans* and *Thamnophis sirtalis*. 'Seeing is believing'. In the spring of 2014 we had the chance to visit this area and on a misty, damp spring day with barely any sun, we found all three above mentioned species, not far away from each other! Now you could

Thamnophis elegans, is het dieet van *Thamnophis sirtalis* breed, maar in Californië lijkt deze laatstgenoemde soort vooral amfibieën te eten (Rossman *et al.*, 1996).

Mogelijk komen *Thamnophis atratus*, *Thamnophis elegans* en *Thamnophis sirtalis* naast elkaar voor in dezelfde habitat, doordat ze deels verschillende niches bezetten, maar het is goed om zich te realiseren dat er binnen een soort sprake kan zijn van ontogenetische en geografische verschillen. Zo bestond bij een Noord-Californische populatie *Thamnophis elegans* het dieet van juvenielen uit bloedzuigers, terwijl de volwassen slangen veldmuizen aten (Rossman *et al.*, 1996). Verder bleek uit onderzoek dat populaties die voorkomen bij de kust een sterkere genetische aanleg hebben voor het eten van bananennaaktslakken dan populaties in het binnenland. Flexibiliteit van een soort in ruimte en tijd wat betreft het dieet kan er dus voor zorgen dat het lastig is om een bepaalde soort vast te pinnen op een precies omschreven ecologische niche.

Flexibiliteit van eetgewoonten van Europese waterslangen

Deze flexibiliteit geldt niet alleen voor Noord-Amerikaanse Natricidae, maar ook voor Europese Natricidae. Doorgaans wordt de dobbelsteenslang gezien als een typische viseter en verschillende studies bevestigen dit beeld, maar de werkelijkheid blijkt weerbarstiger. Zo bestond het dieet van deze slangen bij Chinese visvijvers inderdaad bijna geheel uit vis, terwijl dobbelsteenslangen in rijstvelden op kleine padden en kikkervissen joegen maar niet op vis, en in andere leefomgevingen aten ze zelfs insecten en knaagdieren (Liu *et al.*, 2011). Ook Göçmen *et al.* (2011) maken melding van het eten van insecten en zoogdieren door dobbelsteenslangen, in dit geval in Turkije; ze geven de volgende percentages: vis (72,4%); amfibieën (14,5%); insecten (7,9%) slakken (2,6%); reptielen (1,3%) en zoogdieren (1,3%). Opmerkelijk is in deze context het artikel van Brecko *et al.*, (2011), dat ingaat op museum-exemplaren, waarbij dobbelsteenslangen met vis in hun maag een smallere en gestroomlijndere

think, as with the case of the viperine snakes and dice snakes that the overlap of these three garter snake species is negligibly small, but on the map, they overlap in a large part of the west of the united states (Rossman *et al.*, 1996). The impression is that *Thamnophis atratus* is mostly after fish and amphibians; just like the food spectrum of *Thamnophis elegans*, the diet of *Thamnophis sirtalis* is wide, but in California this last mentioned species seems to be eating mostly amphibians (Rossman *et al.*, 1996).

Possibly, *Thamnophis atratus*, *Thamnophis elegans* and *Thamnophis sirtalis* live next to each other in the same habitat, because they occupy partially different niches, but it is good to realize that within a species there could be ontogenetic and geographical differences. Such as, at a North-California population of *Thamnophis elegans* the diet of juveniles existed out of leeches, while the adult snakes ate voles (Rossman *et al.*, 1996). Furthermore, based on research data it seemed that populations that live near the coast have a stronger genetic predisposition for eating banana slugs than populations in the mainland. The flexibility of a species in space and time regarding the diet could have as a result that it is hard to tie one species to an exact described ecological niche.

The flexibility of eating habits of European water snakes

This flexibility doesn't only concern the North-American Natricidae, but also the European Natricidae. Generally, the dice snake is seen as a typical fish eater and different studies confirm this image, but the reality is more complex. As so, at Chinese fishponds the diet of these snakes indeed existed almost completely out of fish, while dice snakes in rice fields hunted on small toads and tadpoles but not on fish and in other area's they even ate insects and rodents (Liu *et al.*, 2011). Also Göçmen *et al.* (2011) made a notion about dice snakes eating insects and rodents, in this case in Turkey; they gave the following percentages: fish (72,4%); amphibians (14,5%); insects (7,9%) slugs (2,6%); reptiles (1,3%) and mammals (1,3%).



Fig. 14. Ringslang (*Natrix natrix persa*), Lesbos, Griekenland (Foto Paul Storm, 2009).

Fig. 14. Grass snake (*Natrix natrix persa*), Lesbos, Greece (Picture Paul Storm, 2009).

kop hadden dan individuen met kikkers in hun maag. Bovenstaande suggereert voorzichtigheid wat betreft een te nauw beeld ten opzichte van de ecologische niche van dobbelsteenslangen.

Het beeld dat amfibie-etende ringslangen en viseters, zoals adderringslangen, zonder problemen samen voorkomen, gaat waarschijnlijk niet altijd op. Onderzoek van Rugiero *et al.* (2000) van twee populaties van adderringslangen op Sardinië gaf aan dat bij één van de populaties amfibieën een belangrijk deel uitmaakten van het dieet (86,6%). Daarmee komt de adderringslang theoretisch gezien in het vaarwater van de plaatselijke ringslang. Scali (2011) geeft dan ook aan dat er op Sardinië een sterke competitie is geobserveerd tussen adderringslangen en ringslangen (*Natrix natrix cetti*). Beide slangensoorten voeden zich merendeels met amfibieën en er is dan ook sprake van een grote overlap in dieet (Scali, 2011).

Remarkable in this context is the article of Brecko *et al.*, (2011), that talks about museum specimens, the dice snakes with fish in their stomachs had a narrower and more streamlined head than individuals with frogs in their stomach. The above suggests caution regarding a too narrow view in relation to the ecological niche of dice snakes.

The idea that amphibian-eating grass snakes and fish eaters, such as viperine snakes, co-exist together without any problems, probably isn't always right. Research from Rugiero *et al.* (2000) on two populations of viperine snakes on Sardinia showed that with one of the populations amphibians were an important part of the diet (86,6%). Theoretically speaking, the viperine snake therewith comes into the food territory of the local grass snake. Scali (2011) does note that in Sardinia there's a strong competition between viperine snakes and grass



Fig. 15. Adderringslang (*Natrix maura*), onderwater in een meertje in de Provence, Frankrijk, waarschijnlijk op jacht. (Foto Paul Storm, 2015).

Fig. 15. Viperine snake (*Natrix maura*), underwater in a small lake in the Provence, France, probably hunting. (Picture Paul Storm, 2015).

Niet alleen dobbelsteenslangen en adderringslangen kunnen hun dieet verschuiven, ook ringslangen blijken flexibel. Het opportunistische karakter van deze slangen blijkt uit een onderzoek, uitgevoerd in Zuidoost-Engeland; ringslangen eten naast amfibieën (63%), ook zoogdieren (25%), vis (10%) en vogels (1%) (Gregory & Isaac, 2004). Bij een schaarste van amfibieën kan het aandeel andere prooien hoger liggen (Creemers & Van Delft, 2009).

Flexibiliteit blijkt niet alleen uit het feit dat waterslangen verschillende groepen dieren bejagen, maar ook uit het gemak waarmee ze overschakelen op het eten van niet-inheemse soorten. In de Provence, Frankrijk, heb ik in het voorjaar van 2015 een jonge adderringslang geobserveerd, zwemmend in de buurt van Amerikaanse muskietenvisjes (*Gambusia holbrooki*) en zon-

snakes (*Natrix natrix cetti*). Both snake species mostly feed on amphibians and there is a great overlap in their diet (Scali, 2011).

Not only dice snakes and viperine snakes can change their diet, grass snakes also seem flexible. The opportunistic character of these snakes shows through in a research, done in southeast England; grass snakes also eat mammals (25%), fish (10%) and birds (1%) besides amphibians (63%) (Gregory & Isaac, 2004). With a shortage of amphibians, the relative proportion of other prey can be higher (Creemers & Van Delft, 2009).

Flexibility doesn't only show in the fact that water snakes hunt on different groups of animals, but also the convenience with which they switch over to eating non-native species. In the

nebaarzen (*Lepomis gibbosus*), waarschijnlijk op jacht (Fig. 15). Doorgaans gaan adderringslangen namelijk het water in om te foerageren. Een eigenschap waar je dankbaar gebruik van kunt maken bij de verzorging in het terrarium; gaan adderringslangen het water in, dan is er een grote kans dat ze honger hebben. Bij een andere gelegenheid heb ik in Zuid-Frankrijk weleens een adderringslang met een zonnebaars in zijn bek aangetroffen. Uit terrariumervaringen weet ik dat adderringslangen zonder problemen levende muskietennisjes en zonnebaarzen accepteren als voedsel. Uit onderzoek blijkt dat ringslangen en dobbelsteenslangen in staat zijn zich snel aan te passen aan beschikbare prooien en zich ook voeden met niet-inheemse soorten (Šukalo *et al.*, 2014). Zo geven bovengenoemde onderzoekers aan dat na het droogleggen van het merendeel van de wateren in Bardača, ringslangen zich (uitsluitend) begonnen te voeden met niet-inheemse vissen in plaats van met Anura (kikkers en padden). Kortom, ook voor waterslangen geldt waarschijnlijk: specialisme betekent geen uitsluitel van opportunisme (Storm, 2009).

Concluderende opmerkingen

Eenzijds hebben we te maken met indrukwekkende gegevens, zoals het globale verspreidingspatroon, dieetcompositie, jachtstrategie, anatomische aanpassing en verdringing bij introductie, die het idee ondersteunen dat in Europa het geslacht *Natrix* een sterk voorbeeld vormt van het principe van competitieve exclusie. Anderzijds zijn er ook vraagtekens wat betreft de werking van dit principe, zoals de uiterlijke verschillen en ecologische nicheverschillen tussen adderringslangen en dobbelsteenslangen en de flexibiliteit van eetgewoonten die het lastig maakt soorten vast te pinnen op een bepaalde niche.

Hebben we hier een kloof te pakken tussen theorie en praktijk? Het ziet ernaar uit van wel. Hardin (1960, pagina 1293) merkt op: 'The "truth" of the principle is and can be established only by theory, not being subject to proof or disproof by facts, as ordinarily understood.'

spring of 2015, in the Provence, France, I observed a young viperine snake, swimming near eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) and pumpkinseeds (*Lepomis gibbosus*), probably hunting (Fig. 15). As it happens most of the time viperine snakes go into the water to forage. A characteristic you can thankfully use with the care inside the terrarium; if viperine snakes go into the water, there's a good chance they're hungry. At another occasion in South-France, I once found a viperine snake with a pumpkinseed in its mouth. From my terrarium experiences, I know that viperine snakes will accept live mosquitofish and pumpkinseeds as food. Research shows that grass snakes and dice snakes are capable of adapting quickly and will also feed on non-native species (Šukalo *et al.*, 2014). As such, the above-mentioned researchers declare that after the drainage of most of the waters in Bardača, grass snakes started to feed on non-native fish (exclusively) instead of Anura (frogs and toads). In a word, for water snakes probably also counts: specialism doesn't mean the exclusion of opportunism (Storm, 2009).

Concluding remarks

On one hand, we are dealing with impressive data, such as the global distribution area, diet composition, hunting strategy, anatomical adjustment and displacement with introduction, that support the idea that in Europe the genus *Natrix* forms a strong example of the competitive exclusion principle. On the other hand, there are also question marks regarding the operation of the principle, such as the differences in appearance and ecological niche differences between the viperine snakes and the dice snakes and the flexibility of eating habits which makes it hard to pin down species on one specific niche.

Have we reached a gap between theory and practice? It seems so. Hardin (1960, page 1293) writes: 'The "truth" of the principle is and can be established only by theory, not being subject to proof or disproof by facts, as ordinarily understood.' With the competitive exclu-

Bij het principe van competitieve exclusie gaat het om een logische theoretische gedachtegang, die in de praktijk weerbarstig blijkt door een grote hoeveelheid variabelen die een rol spelen bij het wel of niet voorkomen van een soort in een bepaald gebied. Neem bijvoorbeeld het feit dat ringslangen onder water de ooglen niet accommoderen. Een duidelijk aanwijzing dat ze minder goed zijn aangepast op het bejagen van vis dan adderringslangen en dobbelsteenslangen, maar dit neemt niet weg dat uit onderzoek blijkt dat ringslangen vis eten en daarmee de niche binnendringen van deze twee visetende slangen. Hoe succesvol ringslangen hierin zullen zijn, zal afhangen van verschillende factoren die per gebied sterk kunnen verschillen. Zo kan ik mij goed voorstellen dat ringslangen in een situatie waarbij er sprake is van een lage waterstand en grote hoeveelheden vis, veel gemakkelijker in staat zijn om vis te verschalken dan in een situatie met diep water en lage visdichtheden.

Moeten we het idee van het principe van competitieve exclusie dan maar verlaten als een te theoretisch niet te testen gedachedwaling? Ik denk het niet, in tegendeel, door dit principe kunnen we vragen stellen, hypothesen formuleren, die mijns inziens leiden tot een beter begrip van het voorkomen van organismen in oorspronkelijke en invasieve situaties. Het voorkomen van de Europese waterslangen vormt een prachtige case door het zeer wijdverspreide voorkomen van verschillende soorten, morfologische aanpassingen, de invasieve rol van de dobbelsteenslang bij het meer van Genève en de vaak duidelijke zichtbaarheid van waterslangen in het wild. Dit laatste is waarschijnlijk de reden waarom er relatief gezien al zoveel is gepubliceerd over deze groep slangen; ik heb er in ieder geval al aardig wat plezierige uren aan te danken.

Dankwoord

Rob Veen wil ik bedanken voor de informatie die hij heeft gegeven over het voorkomen van gevlekte ringslangen en adderringslangen in de Creuse, Frankrijk. Emma Versteegh ben ik

sion principle, it's about a logical theoretical train of thought, which seems contumacious in practice, because of a lot of variables that play a role in the appearance of a species in a certain area. Take for example the fact that grass snakes don't focus their lens underwater. A clear indication that they're less well adapted on hunting on fish than the viperine snakes and dice snakes, but this doesn't take away that research shows that grass snakes do eat fish and therefore come into the niche of these two fish eating snakes. How successful grass snakes will be in this depends on different factors which will differ per area. As such I can imagine that grass snake could catch fish more easily in a situation where there are low water levels and large amounts of fish than in a situation with deep water and lower fish counts.

So must we leave the idea of the competitive exclusion principle as a too theoretical, impossible to test error of thought? I don't think so, on the contrary, because of this principle we can ask questions, formulate hypotheses, which in my mind leads to a better understanding of the existence of organisms in original and invasive situations. The occurrence of the European watersnakes forms a beautiful case because of the extreme widely spread occurrence of different species, morphological adaptations, the invasive role of the dice snake at the lake of Geneva and the often clear visibility of water snakes in the wild. The last mentioned could well possibly be the reason why relatively seen there's already been so much published about this group of snakes; I for one already have numerous joyful hours to thank for.

Words of thanks

I want to thank Rob Veen for the information he's given about the appearance of barred grass snakes and viperine snakes at the Creuse, France. Emma Versteegh, I am grateful for her remarks about the concept version of this article. Without the indications of Steven Bol we probably never would've been so successful in finding three different garter snake species in a dune area near San Fransisco.

erkentelijk voor haar opmerkingen op de conceptversie van dit artikel. Zonder de aanwijzingen van Steven Bol waren we zeer waarschijnlijk niet zo succesvol geweest met het vinden van drie verschillende kousenbandslangsoorten in een duingebied bij San Francisco. Laatst maar niet het minst wil ik mijn echtgenote Barbara van der Hout bedanken voor haar acceptatie wat betreft het uitoefenen van mijn hobby en haar opmerkingen om het geheel leesbaarder te maken.

Last but not least I want to thank my wife Barbara van der Hout for her acceptance regarding the pursuit of my hobby and her notes to make the article more readable.

Year	Area	Close to	Species
2004	Spain, Cantabria	River Rio Saja	<i>N. astreptophora</i> + <i>N. maura</i>
2004	Spain, Cantabria	River Rio Nansa	<i>N. astreptophora</i> + <i>N. maura</i>
2001	France, Gard	River Cèze	<i>N. helvetica</i> + <i>N. maura</i>
2002/2007/2014*	France, Creuse	River Petite Creuse	<i>N. helvetica</i> + <i>N. maura</i>
2003	France, Hérault	Man-made small lakes	<i>N. helvetica?</i> + <i>N. maura</i>
2011	France, Gard	River Gardon d'Anduze	<i>N. helvetica</i> + <i>N. maura</i>
2018	France, Aude	River Orbieu	<i>N. helvetica</i> + <i>N. maura</i>
2006	Italy, Tuscany	River Torrente Arbia	<i>N. helvetica</i> # + <i>N. tessellata</i>
2010	Italy, Umbria	Lake of Trasimeno	<i>N. helvetica?</i> + <i>N. tessellata</i>

Tabel 1: sympatrisch voorkomen van Europese *Natrix* soorten (observaties auteur).

*= *Natrix maura* geobserveerd in 2002 en 2007, *Natrix helvetica* in 2014.

?= determinatie onzeker, slang niet rustig kunnen observeren.

#= het betrof een dode slang die daar door een predator terecht kan zijn gekomen.

Table 1: sympatric appearance of European *Natrix* species (observations author).

*= *Natrix maura* observed in 2002 en 2007, *Natrix helvetica* in 2014.

?= determination somewhat unsure, couldn't observe snake quietly.

#= it was a dead snake that could have gotten there because of a predator.

Translation into English: Soleya Witte.

Literature

- Ajtić, R., Tomović L., Sterijovski B., Crnobrnja-Isailović J., Djordjević S., Djurakić M. Golubović A., Simović A., Arsovski D., Andjelković M., Krstić M., Šukalo G., Gvozdenovič S., Aïdam A., Michel C.L., Ballouard J-M., Bonneti X. 2013. Unexpected life history traits in a very dense population of dice snakes. *Zoologischer Anzeiger* 252, pp. 350-358.
- Brecko, J., Vervust B., Herrel A. & Van Damme R. 2011. Head morphology and diet in the dice snake (*Natrix tessellata*). In: (Ed. Konrad Mebert) *Mertensiella 18: The Dice Snake, Natrix tessellata: Biology, Distribution and Conservation of a Palaeartic Species*, pp. 20-29.
- Bol, S. 1998. De dobbelsteenslang (*Natrix tessellata tessellata*) in het terrarium en in de natuur. *Lacerta* 56 (5), pp. 177-194.
- Capula, M., Filippi E., Rugiero L. & Luiselli L. 2011. Dietary, thermal and reproductive ecology of *Natrix tessellata* in central Italy: a synthesis. In: (Ed. Konrad Mebert) *Mertensiella 18: The Dice Snake, Natrix tessellata: Biology, Distribution and Conservation of a Palaeartic Species*, pp. 147-153.
- Creemers, R.C.M. & Van Delft J.J.C.W. 2009. De amfibieën en reptielen van Nederland. KNNV Uitgeverij.
- Darwin C. 1859. The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. A mentor book, New York.
- Filippi, E., Capula M., Luiselli L. & Agrimi U. 1996. The prey spectrum of *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) and *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) in sympatric populations. *Herpetozoa* 8 (3/4), pp. 155-164.
- Göçmen, B., Çiçek K., Yıldız M.Z., Atatür M.K., Dinçaslan Y.E. & Konrad Mebert 2011. A Preliminary study on the Feeding Biology of the Dice snake (*Natrix tessellata*) in turkey. In: (Ed. Konrad Mebert) *Mertensiella 18: The Dice Snake, Natrix tessellata: Biology, Distribution and Conservation of a Palaeartic Species*, pp. 365-369.
- Gregory, P.T. & Isaac L.A. 2004. Food habits of the grass snake in Southeastern England: Is *Natrix natrix* a generalist predator? *Journal of Herpetology* 38(1), pp. 88-95.
- Guicking, D., Lawson R., Joger U. & Wink M. 2006. Evolution and phylogeny of the genus *Natrix* (Serpentes: Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 87, pp. 127-143.
- Hailey, A. 1981. Ophiophagy in *Natrix maura*. *The British Herpetological Society Bulletin* No.4, pp. 51.
- Hailey, A. & Davies P.M.C., 1986. Lifestyle, latitude and activity metabolism of natricine snakes. *Journal of Zoology* 209, pp. 461-476.
- Harding, G. 1960. Competitive exclusion principle. *Science* 131, pp. 1292-1297.
- Ioannidis, Y & Mebert K. 2011. Habitat preferences of *Natrix tessellata* at Strofylia, Northwestern Peloponnese, and comparison to syntopic *N. natrix*. In: (Ed. Konrad Mebert) *Mertensiella 18: The Dice Snake, Natrix tessellata: Biology, Distribution and Conservation of a Palaeartic Species*, pp. 302-310.
- Janev Hutinec, B. & Mebert K. 2011. Ecological partitioning between dice snakes (*Natrix tessellata*) and grass snakes (*Natrix natrix*) in southern Croatia. In: (Ed. Konrad Mebert) *Mertensiella 18: The Dice Snake, Natrix tessellata: Biology, Distribution and Conservation of a Palaeartic Species*, pp. 225-233.
- Kindler, C., Böhme W., Corti C., Gvoždík V., Jablonski D., Jandzik D., Metallinou M., Široký P. & Fritz U. 2013. Mitochondrial phylogeography, contact zones and taxonomy of grass snakes (*Natrix natrix*, *N. megaloccephala*). *Zoologica Scripta* Vol. 42 (5), pp. 458-472.
- Kindler, C., Chèvre M., Ursenbacher S., Böhme W., Hille A., Jablonski D., Vamberger M. & Fritz U. 2017. Hybridization patterns in two contact zones of grass snakes reveal a new Central European snake species. *Scientific Reports* 7, 7378,
- Liu, Y., Mebert K. & Shi L. Notes on distribution and morphology of the dice snake (*Natrix tessellata*) in China. In: (Ed. Konrad Mebert) *Mertensiella 18: The Dice Snake, Natrix tessellata: Biology, Distribution and Conservation of a Palaeartic Species*, pp. 430-436.
- Mebert, K. (Ed.) 2011. *Mertensiella 18: The Dice Snake, Natrix tessellata: Biology, Distribution and Conservation of a Palaeartic Species*, pp. 1-456.
- Mazza, G., Monney J-C. & Ursenbacher S. 2011. Structural habitat partitioning of *Natrix tessellata* and

- Natrix maura* at Lake Geneva, Switzerland. In: (Ed. Konrad Mebert) *Mertensiella 18: The Dice Snake, Natrix tessellata: Biology, Distribution and Conservation of a Palaeartic Species*, pp. 80-85.
- Metzger, C., Ursenbacher S. & Christe Ph. 2009. Testing the competitive exclusion principle using various niche parameters in a native (*Natrix maura*) and an introduced (*N. tessellata*) colubrid. *Amphibia-Reptilia* 30, pp. 523-531.
- Metzger, C., Christe Ph. & Ursenbacher S. 2011. Diet variability of two convergent Natricine Colubrids in an invasive-native interaction. In: (Ed. Konrad Mebert) *Mertensiella 18: The Dice Snake, Natrix tessellata: Biology, Distribution and Conservation of a Palaeartic Species*, pp. 86-93.
- Orlov, N.L. & Tuniyev B., 1992. A new species of grass snake, *Natrix megalcephala*, from the Caucasus (Ophidia: Colubridae). *Asiatic Herpetological Research* Vol. 4, pp. 42-54.
- Patterson, J. W. & Davies, P. M. C. 1982. Predatory behaviour and temperature relations in the snake *Natrix maura*. *Copeia* 1982, pp. 472-474.
- Pokrant, F., Kindler C., Ivanov M., Cheylan M., Geniez Ph., Böhme W. & Uwe Fritz U. 2016. Integrative taxonomy provides evidence for the species status of the Ibero-Maghrebian grass snake *Natrix astreptophora*. *Biological Journal of the Linnean Society*.
- Rossmann, D.A., Ford N.B. & Seigel R.A. 1996. *The Garter Snakes. Evolution and Ecology*. University of Oklahoma Press, Norman and London.
- Rugiero, L., Capula M., Persichetti D., Luiselli L. & Angelici F.M. 2000. Life-history and diet of two populations of *Natrix maura* (Reptilia, Colubridae) from contrasted habitats in Sardinia. *Miscelanea Zoologica* 23.1: 41-51.
- Salo, P. 2017. Alsof er branden geblust worden: het van uitroeiing redden van een verborgen bedreigde slang. Like putting out fires: saving a secretive endangered snake from extinction. *Litteratura Serpentina*, jaargang 37,4, pp. 179-200.
- Santos, X. & Llorente G.A. 1998. Sexual and size-related differences in the diet of the snake *Natrix maura* from the Ebro Delta, Spain. *Herpetological Journal* Vol.8, pp. 161-165.
- Scali, S. 2011. Ecological comparison of the dice snake (*Natrix tessellata*) and the viperine snake (*Natrix maura*) in Northern Italy. In: (Ed. Konrad Mebert) *Mertensiella 18: The Dice Snake, Natrix tessellata: Biology, Distribution and Conservation of a Palaeartic Species*, pp. 131-144.
- Schaeffel, F. & Mathis U. 1991. Underwater vision in semi-aquatic European snakes. *Naturwissenschaften* 78, pp. 373-375.
- Sterijovski, B., Ajtić R., Tomović L., Djordjević S., Djurakić M., Golubović A., Crnobrnja-Isailović J., Ballouard J-M., Desmont D., Groumpf F. & Bonnet X. 2011. *Natrix tessellata* on Golem Grad, FYR of Macedonia: a natural fortress shelters a prosperous snake population. In: (Ed. Konrad Mebert) *Mertensiella 18: The Dice Snake, Natrix tessellata: Biology, Distribution and Conservation of a Palaeartic Species*, pp. 298-301.
- Storm, P. 2009. Korte hoektanden, lange benen en een sexy brein. Het ontstaan van de mens door natuurlijke en seksuele selectie. Uitgeverij DrukWare, Norg.
- Storm, P. 2011. De adderringslang (*Natrix maura*) in de natuur en in het terrarium. The viperine snake (*Natrix maura*) in nature and in the terrarium. *Litteratura Serpentina*, jaargang 31,1, pp. 43-68.
- Storm, P. 2016. Opmerkelijke gedragingen van dobbelsteenslangen (*Natrix tessellata*) Distinctive behaviour of dice snakes (*Natrix tessellata*) *Litteratura Serpentina*, jaargang 36, 2, pp. 60-71.
- Šukalo, G., Đorđević S., Gvozdenović S., Simović A., Anđelković M., Blagojević V. & Tomović L. 2014. Intra- and inter-population variability of food preferences of two *Natrix* species on the Balkan Peninsula. *Herpetological Conservation and Biology* 9(1), pp. 123-136.