



Figuur 1. Groepje van vier adulte mannen in het GSV. Let op de dofbruine kleur van de ruggen, wat er op wijst dat de dieren weldra gaan vervellen.

Figure 1. Aggregation of four adult male adders at the GSV. Note the dull brown dorsal colouration, indicating that the snakes are about to shed their skin.

SAMENSCHOLINGEN BIJ ZONNENDE ADDERS (*VIPERA BERUS*): SOCIAAL GEDRAG OF SCHAARSTE AAN GESCHIKTE MICROHABITATS?

AGGREGATIONS OF BASKING ADDERS (*VIPERA BERUS*): SOCIAL BEHAVIOUR OR SHORTAGE OF SUITABLE MICROHABITATS?

Dirk Bauwens¹ & Katja Claus¹

¹ Departement Biologie, Laboratorium voor Functionele Morfologie, Universiteit Antwerpen, Universiteitsplein 1, 2610, Wilrijk, België.

Correspondentie: dirkbauwens17@gmail.com; katja.claus@skynet.be

Inleiding

Met de term 'sociaal gedrag' omschrijft men een breed gamma van interacties tussen twee of meer individuen van eenzelfde soort. Hoewel zowat elke soort een zekere vorm van sociaal gedrag vertoont, zoals de interacties tussen mannetjes en vrouwtjes tijdens de paartijd, zijn er binnen de gewervelde dieren enorme verschillen in de frequentie en complexiteit van sociale interacties. Reptielen in het algemeen, en slangen in het bijzonder, leiden een overwegend solitair en verborgen bestaan, en worden dan ook beschouwd als weinig sociaal (Doody *et al.*, 2013). Maar er zijn uitzonderingen. Zo treedt ouderzorg op bij verscheidene soorten groefkopadders en pythons (Alexander, 2018), foerageren Cubaanse boa's gecoördineerd in kleine groepen (Dinets, 2017) en leven sommige soorten zeeslangen in sociale groepen (Shine *et al.*, 2005).

Daarnaast zijn er soorten waarbij verscheidene dieren zich groeperen in specifieke habitats om er te paren, jongen te werpen of te overwinte-

Dirk Bauwens¹ & Katja Claus¹

¹ Departement Biologie, Laboratorium voor Functionele Morfologie, Universiteit Antwerpen, Universiteitsplein 1, 2610, Wilrijk, Belgium.

Introduction

The term 'social behaviour' describes a wide range of interactions between two or more individuals of the same species. Although almost all species exhibit some form of social behaviour, such as the interactions between males and females during the mating season, there are huge differences in the frequency and complexity of social interactions within the vertebrates. Reptiles in general, and snakes in particular, predominantly live a solitary and hidden life, and are therefore considered to be 'non-social' (Doody *et al.*, 2013). Nevertheless, there are exceptions. For example, parental care occurs in various species of pit vipers and pythons (Alexander, 2018), co-ordinated hunting in Cuban boas (Dinets, 2017) and social grouping in some species of sea snake (Shine *et al.*, 2005).

In addition, there are species in which several animals gather in specific habitats to mate, give birth or hibernate (Graves & Duvall, 1995). Such aggregations can be formed when the conditions that are suitable or required for a particular activity are spatially limited and thereby attract a large number of animals. Ex-

ren (Graves & Duvall, 1995). Dergelijke 'samen-schelingen' van soortgenoten kunnen gevormd worden, wanneer de omstandigheden, die geschikt of vereist zijn voor een bepaalde activiteit, slechts beperkt in de ruimte aanwezig zijn en daardoor een groot aantal dieren aantrekken. Voorbeelden hiervan zijn de massale groeperingen van kousenbandslangen bij de schaarse geschikte overwinteringsplekken in Noord-Amerika (Shine *et al.*, 2001) en de concentraties van drachtige ratelslangen op specifieke locaties waar ze hun jongen werpen ('rookeries') (Graves & Duvall, 1995; Clark *et al.*, 2012). Bij deze samenschelingen worden de dieren in de eerste plaats aangetrokken door welbepaalde en schaars aanwezige omgevingsfactoren.

Recent onderzoek heeft evenwel aangetoond dat er complexere mechanismen van individuele herkenning en aantrekking kunnen optreden. Uit onderzoek met genetische markers bleek dat groepjes van drachtige en ook van juveniele ratelslangen overwegend bestonden uit genetisch nauw verwante individuen (Clark *et al.*, 2012). Ook juveniele kousenbandslangen gaan actief sociale interacties opzoeken, vertoeven bij voorkeur in grotere samenschelingen en vormen groepjes met familieleden en/of specifieke individuen (Skinner & Miller, 2020). Gedragingen waarbij dieren actief soortgenoten of zelfs individuen met familiebanden gaan opzoeken worden als sociaal gedrag in de strikte betekenis beschouwd.

De Europese adder (*Vipera berus*) is een overwegend solitair levende slang die zich zelden laat betrappen op interacties met soortgenoten. Uiteraard is er een paringsritueel en zijn er schijngevechten, de bekende 'adderdansen', tussen twee concurrerende mannetjes (Andrén, 1986; Völkl & Thiesmeier, 2002; Otte *et al.*, 2020). Maar daarnaast is er geen enkele vorm van ouderzorg en de jongen uit eenzelfde worp verspreiden zich onmiddellijk na de geboorte en leiden vanaf dan een individueel bestaan. Adders concentreren zich voor de aanvang van de winterslaap wel in de 'wintergebieden', die landschappelijk vrij goed

amples include the massive groupings of garter snakes at wintering sites in North America (Shine *et al.*, 2001) and the concentrations of gravid rattlesnakes at specific locations where they give birth ('rookeries') (Graves & Duvall, 1995; Clark *et al.*, 2012). In these aggregations, the animals are primarily attracted by specific and sparsely available environmental factors.

However, recent research has shown that more complex mechanisms of individual recognition and mutual attraction can occur. Research with genetic markers showed that groups of gravid as well as juvenile rattlesnakes consisted predominantly of genetically closely related individuals (Clark *et al.*, 2012). Juvenile garter snakes will also actively seek social interactions, will preferably remain in larger groups and associate non-randomly with family members and/or specific individuals (Skinner & Miller, 2020). Behaviours by which the animals preferentially interact with some conspecifics over others, are considered as social behaviour in the strict sense of the term.

The European viper or adder (*Vipera berus*) is a generally solitary-living snake that is rarely seen interacting with other conspecifics. They do display, of course, a mating ritual and competing males engage in ritualized fights, the well-known 'adder dances' (Andrén, 1986; Völkl & Thiesmeier, 2002; Otte *et al.*, 2020). On the other hand, there is no form of parental care and the young from a single litter disperse immediately after birth and lead from then on an individual life. Nevertheless, adders concentrate before the onset of hibernation in 'winter habitats', that have distinguished landscape characteristics and are spatially limited. There the animals hibernate individually or in small groups, although concentrations of up to several hundred individuals have been discovered in Scandinavia (Viitanen, 1967).

During the first weeks following emergence from hibernation, the adult males stay in the vicinity of the wintering sites. They spend a lot of time basking, often at very specific sites, where they

herkenbaar en begrensd zijn. Daar overwinteren de dieren individueel of in kleine groepjes (Otte *et al.*, 2020), al zijn er in Scandinavië hibernacula bekend met tot enkele honderden individuen (Viitanen, 1967).

Gedurende de eerste weken na de winterslaap blijven de adulte mannen in de nabijheid van de overwinteringsplaatsen. Ze brengen dan veel tijd door met zonnen, vaak op zeer specifieke plekken, waar zich dan kleine concentraties kunnen vormen. Opvallend hierbij is dat geregeld twee of meer dieren in nauw fysiek contact, vaak zelfs ineengestrengeld worden opgemerkt (Figuur 1). Een gelijkaardig gedrag wordt ook wel waargenomen bij de volwassen vrouwtjes tijdens de zomermaanden. Deze activiteiten zijn goed bekend bij adderzoekers, natuurfotografen (de Google-zoekopdracht 'adder communal basking' levert talrijke foto's) en wordt vermeld in populariserende salontafelboeken (Ameling, 1978; Stafford, 1987; McPhail, 2011). In de wetenschappelijke literatuur wordt er evenwel geen of slechts zijdelings melding van gemaakt en kwantitatieve informatie ontbreekt volledig.

In dit artikel gaan we dieper in op de waarnemingen van samenliggende adders in een populatie in Noord-België. We baseren ons hierbij op de informatie verzameld tijdens een langdurende (2000-2019) en intensieve populatiestudie (Bauwens & Claus, 2018, 2019a, 2019b). Onze belangrijkste doelstelling is het verstrekken van gedetailleerde kwantitatieve informatie over de addergroepjes en ingaan op de leeftijd- en geslachtsamenstelling ervan en op het seizoenverloop. Daarnaast gaan we na in hoeverre er aanwijzingen zijn dat adders actief hun soortgenoten opzoeken.

Materiaal en methoden

Studiosoort en fenologie

De Europese adder (*Vipera berus*) is een kleine, robuust gebouwde gifslang met een verspreidingsgebied dat grote delen van Europa en Azië beslaat (Otte *et al.*, 2020). In onze studiepopulatie worden mannetjes geslachtsrijp tijdens hun

can form small concentrations. It is striking that two or more animals are regularly observed in close physical contact, often even intertwined (Figure 1). Similar aggregations are also observed sporadically in adult females during the summer months. These activities are well known to adder searchers, nature photographers (the Google search 'adder communal basking' delivers numerous photos) and are mentioned in popularizing coffee table books (Ameling, 1978; Stafford, 1987; McPhail, 2011). However, in the scientific literature there is no or only occasional mention of this behaviour and quantitative information is completely lacking.

In this paper, we present detailed information on the occurrence of adder aggregations in a population in northern Belgium. Our analyses are based on the extensive data collected during a long-term (2000 - 2019) and intensive population study (Bauwens & Claus, 2018, 2019a, 2019b). Our main objective is to provide detailed quantitative information on the incidence of adder aggregations, focusing on their age and gender composition and seasonal occurrence. In addition, we examine to what extent there are indications that adders actively aggregate with conspecifics.

Material & Methods

Study species and phenology

The European adder (*Vipera berus*) is a small, stout-bodied venomous snake that has a broad distribution area covering large parts of Europe and Asia (Otte *et al.*, 2020). At our study site males first engage in reproductive activities during their fourth activity season (snout-vent length (SVL) ≥ 30 cm) and most females during their fifth activity season (SVL ≥ 38 cm); they reach maximum SVL sizes of 55 cm and 60 cm respectively. Females are live-bearing and usually reproduce bi- or triannually. Litter size varies between 4 and 12 and increases with female size. Newborn snakes measure 13-16 cm SVL (Bauwens & Claus, 2019a).

The annual cycle in our study area coincides generally with that observed in other regions

vierde activiteitseizoen (bij een kop-romp-lengte (KRL) ≥ 30 cm) en de meeste vrouwtjes tijdens hun vijfde activiteitseizoen (KRL ≥ 38 cm); ze bereiken een maximale KRL van respectievelijk 55 cm en 60 cm. De vrouwtjes zijn levendbarend, reproduceren zich veelal om de twee of drie jaar en het aantal jongen varieert tussen vier en twaalf. De pasgeboren jongen meten 13 - 16 cm KRL (Bauwens & Claus, 2019a).

De jaarcyclus in onze populatie is erg gelijkend aan die in andere regio's (Prestt, 1971; Völkl & Thiesmeier, 2002; Otte *et al.*, 2020). De mannen ontwaken eind februari of begin maart uit hun winterslaap. Ze blijven dan gedurende ongeveer een maand in de zogenaamde wintergebieden, zonnen vaak om de productie van zaadcellen te bevorderen en ze eten niet. Deze periode eindigt wanneer ze vervellen, waarna ze actief op zoek gaan naar paringsbereide vrouwtjes en deelnemen aan schijngevechten en paringsrituelen. De paartijd duurt tot ruwweg half mei en dan vertrekken de adulte mannen naar de zomer- of foerageergebieden. De vrouwen en onvolwassen dieren beëindigen de winterslaap rond half maart, enkele weken na de adulte mannen. De niet-reproductieve vrouwen en de onvolwassen adders verplaatsen zich vrijwel direct naar de foerageergebieden. De vrouwtjes die zich dat jaar wel voortplanten, blijven in de wintergebieden, waar ze paren en de zomer doorbrengen. Ze reguleren hun lichaamstemperatuur nauwkeurig om de ontwikkeling van de embryo's te bevorderen en ze eten zelden of niet. De meeste jongen worden vanaf half augustus tot begin september geboren. De adders keren terug naar de wintergebieden gedurende september tot oktober en gaan snel daarna in winterslaap.

Studiegebied en gegevensverzameling

Het Groot Schietveld (GSV) is een militair oefenterrein (oppervlakte = 1570 ha) in de provincie Antwerpen, België. Het centrale deel van dit laaggelegen gebied (hoogte varieert 18 - 25 m boven de zeespiegel) bestaat uit een mozaïek van natte gagel-, vochtige dopheide-, gemengde heide- en droge struikheidevelden

(Prestt, 1971; Völkl & Thiesmeier, 2002; Otte *et al.*, 2020). Male adders emerge from hibernation at the end of February or beginning of March. They stay close to their winter dens for about one month, spend much time basking to boost the production of spermatozoa and do not feed during this period. This period ends when they shed their skin and begin to move around in search of females, and engage in courtship and male-male combat. Around mid-May, the mating season ends and the males set off to their 'summer' or feeding habitats. Females and immature animals emerge from hibernation around mid-March, about 2 weeks later than the adult males. Soon hereafter, immature snakes and non-reproducing females move out to the feeding habitats. The reproductive females stay near the overwintering areas, where they mate and spend the summer carefully thermoregulating to enhance development of the embryos. They feed only rarely, or not at all. Most young are born during the second half of August or the beginning of September. Snakes return to the winter habitats during September - October, and enter hibernation soon thereafter.

Study area & data collection

The 'Groot Schietveld' is a military training area (area = 1570 ha) in the province of Antwerp, Belgium. The central part of this lowland area (altitude ranges 18 - 25 m above sea level) consists of a mosaic of various types of heathland, moors and fens. Along the borders, there are locally Scots pine, Oak-Birch and Alder swamp woods (Bulteel, 2006). In the northeastern part, which is separated from the central part by a busy national road (N133), moors, meadows and shrubland are present. Cultivated grasslands and residential areas surround the area.

The viper population consists of several thousand individuals, is the largest in Belgium and probably one of the largest in Western Europe. During the period 2000 - 2019, vipers were intensively monitored in 14 sites (area 1 to 10 hectares) scattered throughout the area. Initially, all but one of them were typical

met verspreid liggende vennen. Langs de grenzen zijn er plaatselijk grove dennen-, eikenberken- en elzenbroekbossen (Bulteel, 2006). In het noordoostelijke deel, dat van het centrale deel is afgescheiden door een drukke gewestweg (N133), zijn naast heidevelden ook uit productie genomen gras- en hooilanden met struwelen aanwezig. Het gebied is omgeven door cultuurgraslanden en bewoning.

De adderpopulatie bestaat uit enkele duizenden individuen, is de grootste in België en waarschijnlijk een van de grootste in West-Europa. Adders werden tijdens de periode 2000 - 2019 intensief opgevolgd in veertien deelgebieden (oppervlakte elk één à tien ha) die verspreid in het terrein liggen. Aanvankelijk waren het, op één na, allemaal typische wintergebieden die in de heide lagen. Vanaf 2011 wordt in toeneemende mate ook aandacht besteed aan zomergebieden in de niet-heidevegetaties langs de randen van het GSV (Claus *et al.*, 2016).

Het onderzoek wordt uitgevoerd door een zeztal onbezoldigde vrijwilligers die daartoe werden opgeleid en een strikt veldprotocol hantieren. De basis van het onderzoek is de klassieke 'vangen-merken-vrijlaten-hervangen'-methode. We doorkruisen een studiegebied en trachten elke adder die wordt opgemerkt met de hand te vangen. Elk dier wordt geïdentificeerd aan de hand van een foto van het unieke kop-schildpatroon (Bauwens *et al.*, 2018). We noteren datum, tijdstip, GPS-locatie en gegevens over het dier zoals geslacht, lichaamslengte (= kop-romplengte), massa, vervellingsfase, afwijkingen, reproductieve toestand en indicaties van recente voedselopname. Op basis van lichaamslengte en de vang-hervang-geschiedenis van individuele dieren, onderscheiden we drie leeftijdsgroepen: juvenielen (geboren in het lopende kalenderjaar), subadulten (dieren in hun tweede of derde kalenderjaar) en adulten (dieren in hun vierde kalenderjaar of ouder).

We bezochten elk deelgebied verscheidene keren per jaar, bij geschikte weersomstandigheden en gedurende het hele activiteitsei-

winter habitats in the heathlands. From 2011 onwards, we also surveyed the adders' summer areas in non-heath vegetation along the edges of the area (Claus *et al.*, 2016). Data were collected during a citizen science project by a group of six trained volunteers who follow a strict study protocol. The basis of the population study is the classic 'capture-mark-release-recapture' method. Snakes were located by sight while walking slowly and erratically through the terrain, captured by hand and released immediately after handling. A digital photograph of the upper side of the head allows individual identification of adders, based on the number, shape and arrangement of the head scales (Bauwens *et al.*, 2018). At every encounter, we also recorded date, time, exact location (GPS coordinates), sex, snout-vent length (SVL), body mass, shedding status, abnormalities, breeding status of females and indications of recent food intake. Based on their previous capture history and/or on SVL-criteria we distinguished between 3 age classes: juveniles (born in the current calendar year), subadults (animals in their second or third calendar years) and adults (animals in at least their fourth calendar year).

We visited each study site several times per year, during favourable weather and throughout the adders' active season (late February to late October). For every visit to a study site, we recorded date, start and end time, and number of trained field assistants participating. This enabled calculation of the number of search hours. At the end of 2019, the database contained approximately 9500 records of about 4350 individually recognizable adders. These data were collected during approximately 5850 search hours.

During the field surveys, we also paid attention to direct interactions between the animals. When two or more adders were observed having clear physical contact with each other (Figure 1), we recorded them as 'aggregated'. We then recorded for each group or 'cluster', the number of animals, their identity, gender and

zoen van de adders (einde februari tot einde oktober). Bij elk bezoek aan een studiegebied noteren we begin- en eindtijd en het aantal adderzoekers, zodat we de zoektijd nauwkeurig kunnen bepalen. Eind 2019 bevatte de databank circa. 9500 records van ongeveer 4350 individueel herkenbare adders. Die gegevens werden verzameld tijdens circa 5850 zoekuren.

Tijdens het veldonderzoek besteden we ook aandacht aan directe interacties tussen de dieren. Wanneer twee of meer adders ineengestrengeld lagen (Figuur 1), met duidelijk lichamelijk contact met elkaar, noteren we ze als 'samenliggend' (synoniem: 'samenscholend'; Engels: 'aggregated'). We noteerden dan voor elk 'groepje' (Engels: 'cluster') het aantal dieren, hun identiteit, geslacht en leeftijd. Indien we niet alle dieren in een groepje konden vangen en identificeren, noteerden we wel het vermoedelijke geslacht en de leeftijdsgroep van de dieren die ontsnapten. Adders die we waarnamen op korte (tien - honderd cm) of langere (> 1 m) afstand van een soortgenoot en er geen direct fysiek contact mee hadden, noemen we 'solitair'.

Op basis van de verzamelde gegevens berekenen we het aantal samenliggende dieren en het aantal groepjes in relatie tot leeftijdsgroep, geslacht en seizoen. Die frequenties zijn uiteraard ook afhankelijk van het totaal aantal waarnemingen van adders in een bepaalde groep of periode. Om na te gaan of adders afhankelijk van leeftijdsgroep, geslacht of seizoen een tendens vertonen tot het vormen van groepjes, berekenen we telkens het verwachte aantal samenscholende dieren uitgaande van het aantal solitaire adders (het 'nul-model'). Vergelijking van het waargenomen met het verwachte aantal samenliggende dieren laat toe uitspraken te doen over het al dan niet willekeurig voorkomen van de waargenomen verschillen en trends.

Resultaten

De resultaten die we hier tonen, zijn gebaseerd op een totaal van 8295 records (= vangsten + waarnemingen) van levende dieren, waarvan we de overgrote meerderheid (95%) konden

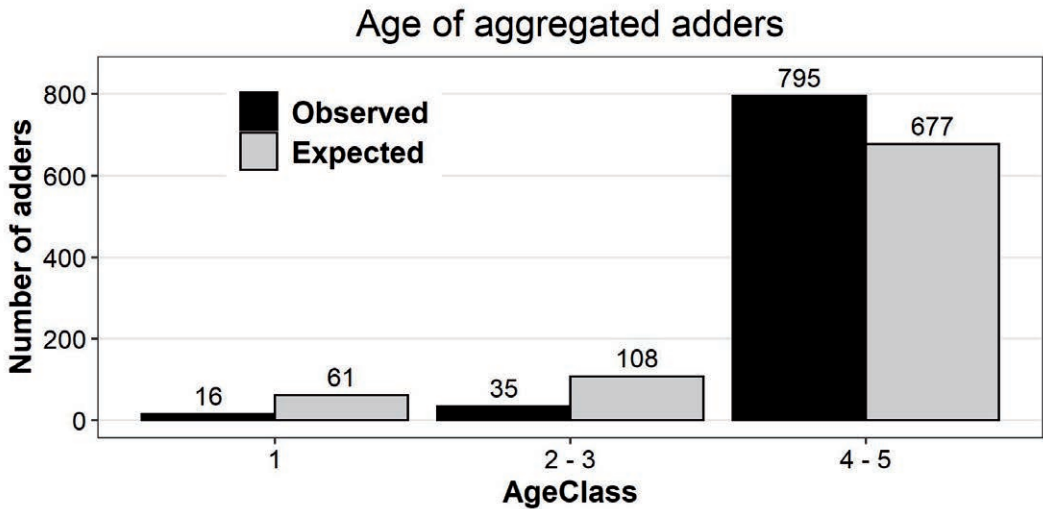
age. If we could not catch and identify all animals in a group, we did record the probable sex and age of the animals that evaded capture. Adders that were observed at a short (10-100 cm) or longer (>1 m) distance of a conspecific, but without touching it, were called 'solitary'.

Based on the collected data, we calculated the number of aggregated animals, and the number of clusters, according to gender, age class and season. These frequencies depend, of course, on the total number of sightings of adders in a given age-sex group or period. To determine whether adders tend to form groups depending on age class, gender or season, we calculated the expected number of aggregated animals based on the number of solitary adders (the 'null model'). Comparison of the observed with the expected number of aggregated animals allows making statements about whether or not the observed differences and trends can be expected by chance alone.

Results

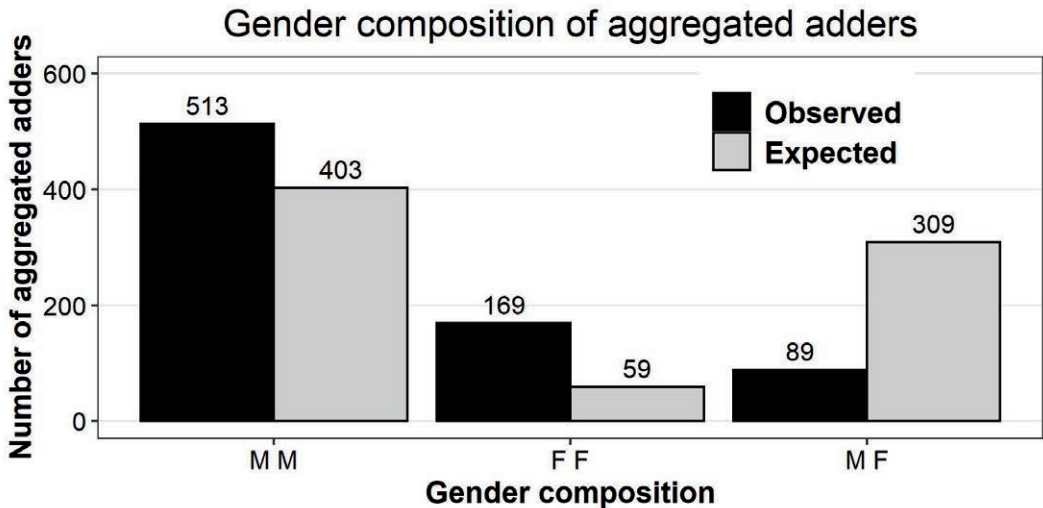
The results shown here are based on a total of 8295 records (= captures + sightings) of live adders, the vast majority of which (95 %) were caught and identified. For 846 individual records (10.2%), we recorded that the adder was seen in physical contact with a conspecific. These data represented 378 groups of aggregated vipers.

The age distribution of the aggregated adders shows a clear predominance of the adult animals (Figure 2). This is not entirely unexpected, as adult vipers are found more frequently in the field than juveniles and subadults. Therefore, we calculated for each age class the expected number of aggregated animals, assuming that the probability of seeing an animal (from a given age class) in a cluster is proportional to the number of observations of solitary adders for that age class. This shows that fewer aggregated juveniles and subadults and more intertwined adults were seen than would be expected on the observation frequency of solitary vipers (Figure 2). Hence, the adult animals clearly aggregate more frequently than the younger adders.



Figuur 2. Aantal samenliggende adders in onderscheiden leeftijdsklassen. Het verwachte aantal is gebaseerd op de leeftijdsverdeling bij de solitaire adders.

Figure 2. Number of aggregated adders in distinct age classes. The expected number of aggregated adders is based on the age class distribution of solitary adders.



Figuur 3. Aantal samenliggende volwassen adders in de drie categorieën van geslachtsamenstelling (MM: adulte mannen, FF : adulte vrouwen, MF: gemengde adulte mannen-vrouwen). De verwachte aantallen reflecteren de globale geslachtsverhouding bij de samenliggende adders.

Figure 3. The number of aggregated adult adders in three categories of gender composition (MM: adult males only, FF : adult females only, MF: mixed adult male-female groups). The expected number is based on the overall sex ratio of aggregated adders.

vangen en identificeren. Bij 846 individuele records (10,2%) werd genoteerd dat de adder fysiek contact had met een soortgenoot. Die gegevens waren verdeeld over 378 groepjes samenscholende adders.

De leeftijdsverdeling van de samenliggende adders toont duidelijk een overwicht van de adulte dieren (Figuur 2). Dat is niet helemaal onverwacht, omdat adulte adders in het veld frequenter worden aangetroffen dan juvenielen en subadulten. Daarom berekenden we voor elke leeftijdsklasse het verwachte aantal samenliggende dieren, uitgaande van de veronderstelling dat de kans om een dier (uit een gegeven leeftijdsklasse) in een groepje te zien, evenredig is met het aantal waarnemingen van solitaire adders voor die leeftijdsklasse. Daaruit blijkt dat er minder samenscholende juvenielen en subadulten en meer samenliggende adulten gezien werden dan je zou verwachten op basis van de waarnemingsfrequentie van solitaire adders (Figuur 2). De adulte dieren vertoeven dus duidelijk frequenter in groepjes samen dan de jonge dieren.

Samenscholende juvenielen werden vrijwel steeds aangetroffen samen met één ander juveniel of subadult. Eenmaal werden vijf pasgeboren juvenielen samen gevonden met een adult vrouwtje dat recent geworpen had en waarvan we aannemen dat ze de moeder was van de jonge dieren. Samenliggende subadulten werden meestal gezien in het gezelschap van één juveniel, één andere subadult of één adult. Uitzondering hierop waren vier groepjes waarin één of meer subadulten samen lagen met twee of drie adulte dieren. Vermeldenswaard is dat die vier groepjes alle gezien werden tijdens de laatste dagen van maart 2008.

Gezien het overwicht van adulte dieren bij de samenscholende adders, beperken we de volgende analyses tot groepjes waarin uitsluitend adulte dieren aanwezig waren ($n = 348$).

Bij de adulte samenliggende adders ($n = 771$) waren er duidelijk meer mannen (72,3%) dan vrouwen (27,7%). Die waarden wijken zeer

Aggregated juveniles were almost always found together with one other juvenile or subadult adder. On a single occasion, 5 newly born juveniles were found together with an adult female that had recently given birth and which we assume was the mother of the juveniles. Aggregated subadults were usually seen in the company of one juvenile, one other subadult or one adult viper. The exceptions were 4 clusters in which one or more subadults were together with two or three adult animals. It is worth noting that those 4 groups were all seen during the last days of March 2008.

Given the prevalence of adult animals in the adder clusters, we limit the following analyses to groups in which only adult animals were present ($n = 348$). Among the adult aggregated adders ($n = 771$), there were clearly more males (72.3%) than females (27.7%). These values differ greatly from the sex ratio in the solitary adult animals, namely 53.1% males versus 46.9% females. Adult males are therefore much more likely than adult females to lie together with one or more other adult vipers.

Is there a preference among adult animals to aggregate with adders of the same or the opposite sex? We divided the adder clusters into 3 categories: all male, all female and mixed male-female groups. The observed numbers were compared to the expected numbers if there was no preference; these expected numbers reflect the overall sex ratio of the aggregated vipers. The differences are strikingly large (Figure 3): males and especially females were found much more than expected in single gender clusters. On the other hand, male-female aggregations were seen much less frequently than expected (Figure 3).

The number of adders that composed a cluster was very similar in the 3 categories of sex composition (Table 1). In all three categories, >95% of the groups consisted of 2 or 3 intertwined vipers. Exceptionally, we observed groups with 5 to 7 male adders.

Seasonal occurrence of adder aggregations

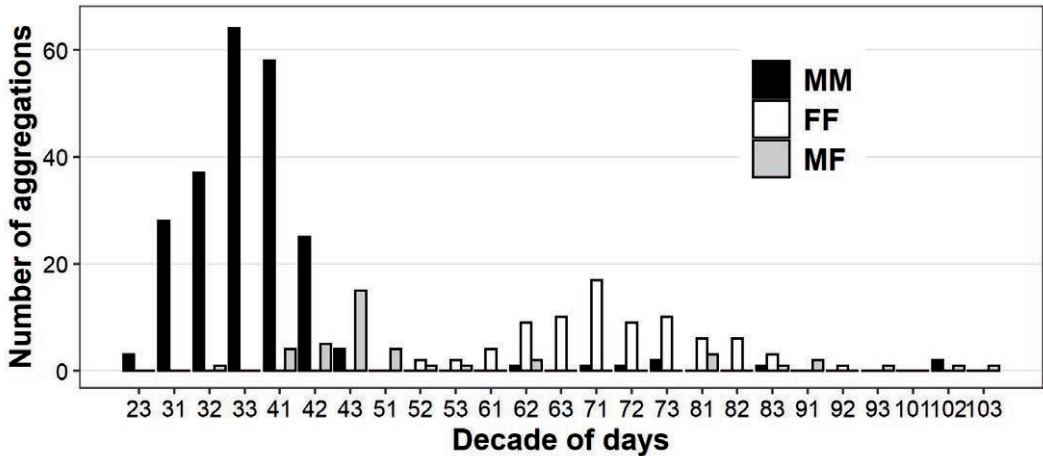


Figure 4. Het aantal waargenomen addergroepjes in de drie categorieën van geslachtsamenstelling (MM: adulte mannen, FF : adulte vrouwen, MF: gemengde adulte mannen-vrouwen) per decade (10-dag periodes).

Figure 4. The observed number of adder aggregations in three categories of gender composition (MM: adult males only, FF : adult females only, MF: mixed adult male-female groups) by decade of days (10-day intervals).

sterk af van de geslachtsverhouding bij het aantal waargenomen solitaire adulte dieren, namelijk 53,1% mannen versus 46,9% vrouwen. De adulte mannen zijn dus veel meer dan de adulte vrouwen geneigd om samen te liggen met één of verscheidene andere adders.

Is er bij de adulte dieren een voorkeur om met dieren van hetzelfde of het andere geslacht samen te liggen? We verdeelden de addergroepjes in drie categorieën: allemaal mannen, allemaal vrouwen en gemengd man-vrouwgezelschappen. De waargenomen aantallen vergeleken we met het aantal dat we verwachtten indien er geen voorkeur zou zijn; deze verwachte aantallen reflecteren de globale geslachtsverhouding bij de samenscholende adders. De verschillen zijn opvallend groot (Figuur 3): groepjes met enkel mannen of vrouwen werden veel meer gevonden dan verwacht. Daarentegen werden gemengde man-vrouwgroepjes veel minder frequent gezien dan verwacht (figuur 3).

Het aantal samenscholende dieren per groepje was erg gelijkend tussen de drie categorieën van geslachtssamenstelling (Tabel 1). In alle drie

group size	percentage		
	MM	FF	MF
2	81.1	87.3	88.1
3	15.4	11.4	11.9
4	1.8	1.3	0.0
5	0.4	0.0	0.0
6	0.9	0.0	0.0
7	0.4	0.0	0.0
Ngroups	227	79	42

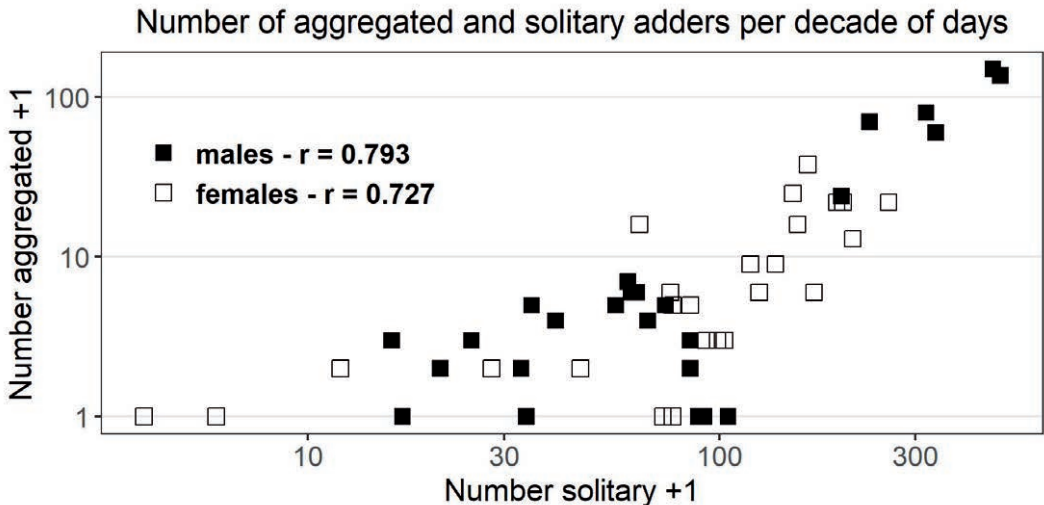
Tabel 1. Relatieve frequentie (percentage) van de groepsgrootte (aantal samenliggende adders) bij de drie categorieën van geslachtsamenstelling (MM: adulte mannen, FF : adulte vrouwen, MF: gemengde adulte mannen-vrouwen). Ngroups geeft het aantal groepen in elke categorie van geslachtsamenstelling.

Table 1. Relative frequency (percentage) of group size (number of aggregated adders) in three categories of gender composition (MM: adult males only, FF : adult females only, MF: mixed adult male-female groups). Ngroups shows the number of groups in each sex composition category.

categorieën bestond >95% van de groepjes uit twee of drie samenliggende adders. Uitzonderlijk werden groepjes met maximaal vijf tot zeven samenliggende addermannen opgemerkt.

We bepaalden ook het seizoenverloop van het aantal addergroepjes bij elk van de drie categorieën van geslachtssamenstelling (Figuur 4). Daartoe telden we het aantal addergroepjes waargenomen per decade (tiendaagse periode). Groepjes met alleen adulte mannen werden vrijwel uitsluitend gezien tijdens het vroege voorjaar: 95% van dergelijke groepjes werd opgemerkt tijdens maart en de eerste twee decades van april (Figuur 4). Tijdens die periode werd er bij 20,4% van de waargenomen addermannen direct fysiek contact vastgesteld. Opvallend daarbij is dat 97% van deze samenscholende mannen nog niet klaar was met zijn voorjaarsverveling (Figuur 1). Groepjes met alleen adulte vrouwen werden vooral opgemerkt vanaf begin juni tot en met de tweede decade van augustus (Figuur 4). 9,5% van de dan waargenomen addervrouwen lag ineengestrengeld met andere

We also determined the seasonal pattern of occurrence of adder clusters for each of the 3 categories of gender composition (Figure 4). To this end, we counted the number of viper clusters observed per decade of days (10-day period). Groups with only adult males were seen almost exclusively during early spring: 95% of such groups were observed during March and the first 2 decades of days of April (Figure 4). During that period, 20.4% of the observed males were seen having direct physical contact with one or more other males. It is striking that 97% of these aggregated males had not finished their first spring moult (Figure 1). Groups with only adult females were mainly noticed from the beginning of June to the 2nd decades of days of August (Figure 4). During that period 9.5% of the observed adult females were intertwined with other females. The vast majority (86%) of the aggregated females were gravid. Most groups with adders of both sexes were observed from early April to mid-May, not surprisingly coinciding with the mating season (Figure 4).



Figuur 5. Het aantal samenliggende volwassen adders per decade als functie van het aantal solitaire dieren waargenomen in diezelfde decade. Bij de mannen en de vrouwen is er een duidelijke en sterk gelijkende positieve correlatie tussen beide reeksen aantallen. Let op de logaritmische schaal op x- en y-assen.

Figure 5. The number of aggregated adult adders observed per decade of days as a function of the number of solitary snakes in the same decade of days. In males and females there is a clear and highly similar positive correlation between both series of numbers. Note the logarithmic scale on both x- and y-axes.

vrouwtjes. De overgrote meerderheid (86%) van de samenliggende vrouwen was drachtig. De meeste groepjes met dieren van beide geslachten werden waargenomen vanaf begin april tot half mei, wat niet onverwacht samenvalt met de paartijd (Figuur 4).

In welke mate is de seizoensvariatie in het aantal samenscholende adders terug te brengen tot tijdsgebonden verschillen in de waarnemingskansen van de dieren? Daartoe vergeleken we, per decade en voor groepjes met uitsluitend mannetjes of vrouwtjes, het aantal samenliggende adders met het aantal solitaire adders in dezelfde decade. In beide gevallen was er een duidelijke positieve correlatie tussen die aantallen (Figuur 5). Wat betekent dat we, voor beide geslachten, meer samenscholende adders zagen tijdens perioden waarin ook de vangkansen van solitaire adders het hoogst zijn. Er zijn dus geen aanwijzingen dat in bepaalde perioden, adders elkaar actief opzoeken om samen te liggen met soortgenoten.

Bij de samenliggende adders werd vrijwel steeds vastgesteld dat een of meer dieren lagen te zonnen met het lichaam afgeplat en loodrecht op de invalshoek van de zonnestralen gericht. Dat was vrijwel steeds op tijdstippen en bij weersomstandigheden met beperkte mogelijkheden tot het bereiken van de optimale lichaamstemperatuur. Bij de adulte mannen in het voorjaar was dat veelal in de vroege ochtend of late namiddag, op de schaarse locaties die beschenen werden door de eerste of laatste zonnestralen. Tijdens de zomer werden samenscholende adulte vrouwen niet zelden aangetroffen op bewolkte dagen, soms zelfs na of tijdens een regenbui.

We kunnen ook nagaan of sommige individuele adders meer dan eens in een groep werden opgemerkt. Bij de adulte mannen tijdens het vroege voorjaar werden zestig individuele dieren tweemaal in een groep aangetroffen, tien dieren in drie groepjes en één dier werd in vijf samenscholingen gezien. Bij de adulte vrouwen in de periode juni tot half augustus

To what extent does the temporal variation in aggregated adders reflect differences in detectability between decades of days? To this end, we compared, per decade of days and for single gender groups of males and females, the number of aggregated vipers with the number of solitary vipers in the same decade of days. In both cases, there was a clear positive correlation between those numbers (Figure 5). Which means that, for both males and females, we saw more aggregated vipers during periods when the number of solitary adders observed was also highest. Hence, there are no indications that at certain times vipers actively seek out to aggregate with conspecifics.

In the single gender groups, we almost always observed that one or more animals were basking with the body flattened and perpendicular to the sun's rays. This occurred almost always at times and during weather conditions with limited opportunities to attain the optimal body temperature. For the adult males during spring, this happened most often in the early morning or late afternoon, at the sparse locations that were lit by the first or last rays of the sun. During the summer, aggregated adult females were often found on cloudy days, sometimes after or even during a rain shower.

We can also check whether some individual adders were noticed more than once in a cluster. In the adult males during early spring, 60 individual animals were found twice in a cluster, 10 animals in three clusters and one animal was seen in five clusters. Among the adult females between June and mid-August, there were 13 individuals seen in two clusters. Based on the frequency of observations of aggregated adders, we calculated the likelihood that the same animal would be seen in a cluster more than once. This shows that the number of individuals observed in more than one cluster is actually smaller than one might expect by chance alone. These results do not allow to conclude that certain individuals have a preference to aggregate with other adders.

Discussion

Over the entire activity season and all gender/age groups, approximately 1 out of 10 ob-

waren er dertien individuen die in twee groepjes gezien werden. Uitgaande van de frequentie van de waarnemingen van samenliggende dieren berekenden we de kans dat eenzelfde dier meer dan eens in een groepje gezien werd. Daaruit blijkt dat het aantal dieren waargenomen in meer dan één groepje, kleiner is dan je louter door toeval mag verwachten. Deze resultaten laten dus niet toe te beweren dat bepaalde individuen een voorkeur hebben om samen te liggen met andere adders.

Discussie

Over het hele activiteitseizoen en alle geslachts/leeftijdsgroepen lagen ongeveer één op de tien waargenomen adders (exact 10,2%) samen met een soortgenoot. Dat is een verrassend hoog aantal, zeker in het licht van de hier gehanteerde definitie voor 'samenscholend', namelijk dat er direct fysiek contact was tussen de betrokken dieren. Een minder beperkende definitie, gebaseerd op een maximale afstand van bijvoorbeeld vijftig cm tussen de individuen, zou een nog hoger aantal hebben opgeleverd. Het relatieve aantal samenliggende dieren was het hoogst bij de adulte mannen tijdens het voorjaar, wanneer fysiek contact werd waargenomen bij één op de vijf waargenomen dieren (exact 20,4%) en bij de adulte vrouwen tijdens de zomer (9,5%). Deze gegevens bevestigen de indrukken van veldwerkers en meldingen in populariserende boeken. Niets nieuws onder de zon, denk je dan. Inderdaad, maar onze bevindingen hebben wel een solide kwantitatieve ondersteuning, niet alleen door het hoge aantal observaties maar ook en vooral doordat we jaarrond gegevens verzamelden voor alle geslachts/leeftijdsgroepen. Anders gezegd, onze gegevens laten niet alleen toe om vast te stellen welke samenscholingen zich wanneer voordoen, maar ook wanneer dat niet het geval is.

Bij de overgrote meerderheid van de samenscholingen lagen twee of drie dieren samen. Bij de adulte mannen waren er uitschieters met vijf tot zeven ineengestrengelde exemplaren. Dat komt goed overeen met de schaarse literatuur-

served adders (exactly 10.2%) was seen together with a conspecific. That is a surprisingly high number, especially considering our definition of 'aggregation', namely that there was direct physical contact between the animals involved. A less restrictive definition, based on a maximum distance of e.g. 50 cm between the individuals, would have yielded an even higher frequency. The relative number of aggregated adders was highest in the adult males during the spring, when physical contact was observed in 1 out of 5 animals observed (exactly 20.4 %) and in adult females during the summer (9.5%). These data confirm the impressions of field workers and notifications in the popular literature. Nothing new under the sun, you may think. Yes, but our findings do have solid quantitative support, not only because of the high number of observations, but also and especially because we collected data year round and for all gender/age groups. In other words, our data allow us not only to determine what aggregations occur at what times, but also when they do not take place.

In the vast majority of the aggregations, 2 or 3 animals were seen together. Among the adult males, there were outliers with 5 to 7 intertwined adders. That corresponds well to the scarce literature data (Phelps, 2004; Otte *et al.*, 2020), even though there are also anecdotal mentions of larger groups with 17 - 19 adult males (Lenders, 2003; Stafford, 1987).

A seemingly striking and counterintuitive finding was that mixed male-female groups were seen much less frequently than expected based on the sex ratio of the aggregated adders. Does that indicate that the vipers avoid contact with individuals of the opposite sex? That seems to be a questionable interpretation. After all, it is known that adult males actively seek out receptive females during the mating season, picking up scent marks and moving purposefully over relatively large distances (Andrén, 1986; Madsen, 1988). So rather than avoiding contact, the males are attracted to the females, at least during the mating period. The limited number of male-fe-

gegevens (Phelps, 2004; Otte *et al.*, 2020), al zijn er ook anekdotische meldingen van grotere groepjes met zeventien tot negentien adulte mannen (Stafford, 1987; Lenders, 2003).

Een op het eerste gezicht opvallende en contraintuïtieve vaststelling was dat gemengde man-vrouwgroepjes veel minder frequent gezien werden dan verwacht op basis van de sexratio bij de samenliggende adders. Wijst dat er op dat de adders contact mijden met individuen van het andere geslacht? Dat lijkt een weinig plausible interpretatie. Het is immers geweten dat adulte mannen tijdens de paartijd actief op zoek gaan naar paringsbereide vrouwen, waarbij ze geursporen oppikken en zich doelgericht over relatief grote afstanden verplaatsen (Andrén, 1986; Madsen, 1988). Eerder dan contact mijden, worden de mannen - althans tijdens de paartijd - dus aange trokken door de vrouwen. Het geringe aantal gemengde man-vrouwgroepjes, relatief tot de samenscholingen met uitsluitend mannen of vrouwen, moeten we toeschrijven aan andere aspecten van de levenswijze van adders. De eenvoudigste en plausibelste verklaring is dat het een gevolg is van de opvallende verschillen tussen mannen en vrouwen in jaarritmiek en habitatgebruik (Claus *et al.*, 2016; Bauwens & Claus, 2019b). De adulte mannen zijn vooral zichtbaar actief in de wintergebieden tijdens het voorjaar. Vanaf half mei trekken ze naar de zomergebieden, waar ze meer verscholen leven en veel minder frequent gezien worden. De adulte vrouwen worden daarentegen tijdens het voorjaar erg weinig gezien. Ze worden het vaakst waargenomen tijdens de zomer, wanneer de drachtige vrouwtjes in de wintergebieden vertoeven (Claus *et al.*, 2016; Bauwens & Claus, 2019b). Door de tijdsgebonden verschillen in habitatgebruik is het dus tijdens het grootste deel van het activiteitseizoen weinig waarschijnlijk om mannen en vrouwen samen waar te nemen. De twee geslachten verblijven wel samen in de wintergebieden tijdens de paarperiode in april en mei. Niet toevallig werden precies dan het gros van de addergroepjes van gemengde-sekse waargenomen.

male groups, relative to the single gender aggregations, should therefore be attributed to other aspects of the adders' biology. The most simple and plausible explanation is that it is a result of the large differences between males and females in annual rhythms and habitat use (Claus *et al.*, 2016; Bauwens & Claus, 2019b). The adult males are particularly visibly active in the winter areas during the spring period. From mid-May they move to the summer areas, where they live more secretly and are seen much less frequently. Adult females, on the other hand, are seen rarely during the spring period. They are most often observed during the summer, when the gravid females reside in the winter areas (Claus *et al.*, 2016; Bauwens & Claus, 2019b). Therefore, due to the time-related differences in habitat use, it is unlikely to observe males and females together during most of the activity season. The two sexes do reside together in the winter areas during the mating period in April and May, which is not coincidentally when the bulk of the mixed-sex adder groups were observed.

The number of aggregations varied widely during the course of the activity season. In the adult males, the number was clearly highest during early spring (March - early April). Aggregated adult females were most frequently seen during summer (June - mid-August). Does this indicate that adders will actively look up conspecifics during certain periods, or does it reflect time and gender differences in the 'visibility' of the animals? To explore the latter possibility, we compared the variation among decades of days in the number of aggregated vipers with the number of solitary adders. The latter is an integrated measure that depends on the number of active animals, their duration of activity, thermoregulatory behaviour, mobility and reactions towards the researchers (Bauwens & Claus, 2019b). Because we only consider solitary adders, it is a yardstick that is independent of the behaviour of the aggregated adders. The number of solitary males was highest during early spring, when the animals bask frequently because the thermal environment imposes strong restrictions

Het aantal samenscholingen varieerde sterk in de loop van het activiteitseizoen. Bij de adulte mannen was het aantal duidelijk het hoogst tijdens het vroege voorjaar (maart - begin april). Samenliggende adulte vrouwen werden vooral opgemerkt tijdens de zomer (juni - half augustus). Betekent dit dat adders tijdens bepaalde perioden actief soortgenoten gaan opzoeken, of reflecteert het tijds- en geslachtsgebonden verschillen in de 'zichtbaarheid' van de dieren? Om hierover een uitspraak te doen, vergeleken we de variatie in het aantal samenliggende adders per decade met het dan waargenomen aantal solitaire adders. Dit laatste is een geïntegreerde maat die afhankelijk is van het aantal actieve dieren, hun activiteitsduur, thermoregulatief gedrag, mobiliteit en reacties tegenover de onderzoekers (Bauwens & Claus, 2019b). Omdat we hierbij uitsluitend solitaire adders beschouwen, is het een maatstaf die onafhankelijk is van het gedrag van de samenliggende dieren. Het aantal solitaire mannen is het hoogst tijdens het vroege voorjaar, wanneer de dieren frequent zonnen, doordat de thermische omgeving sterke beperkingen oplegt op de lichaamstemperatuur die ze kunnen bereiken (Herczeg *et al.*, 2007). De drachtige adulte vrouwen zijn daarentegen weinig mobiel tijdens de zomer (Madsen & Shine, 1992), spenderen veel tijd aan thermoregulatie (Lourdais *et al.*, 2013) en zijn dan erg zichtbaar voor adderzoekers (Bauwens & Claus, 2019b). Bij zowel de mannen als de vrouwen was er een zeer sterke correlatie tussen de waargenomen aantallen samenscholende en solitaire dieren. Het tijdsverloop van het aantal samenscholende dieren verloopt dus parallel aan de globale 'zichtbaarheid' van de solitaire adders. Dit wijst er niet op dat de seizoenvariatie van de samenscholingen het resultaat is van in de tijd wisselende sociale aantrekking tussen de dieren.

De hierboven besproken resultaten geven evenwel geen uitsluitsel over het directe motief van de samenscholingen. Samenscholingen met soortgenoten kunnen ontstaan door

on the body temperature that can be attained (Herczeg *et al.*, 2007). The gravid females on the other hand, are highly sedentary during the summer (Madsen & Shine, 1992), spend a lot of time thermoregulating (Lourdais *et al.*, 2013) and are very visible to viper seekers (Bauwens and Claus, 2019b). In both males and females, there was a very strong correlation between the observed numbers of aggregated and solitary animals. The seasonal variation in the number of aggregated adders thus parallels the overall 'visibility' of the solitary vipers. This does not indicate that the seasonal variation of the adder groupings is induced by temporal changes in the social behaviour of the animals.

However, the results discussed above do not give an answer as to the direct reasons for the aggregations. Aggregations with conspecifics can be induced by two types of reasons (Doody *et al.*, 2013; Graves & Duvall, 1995; Skinner & Miller, 2020). A first type assumes that the animals aggregate because there is a limited availability of suitable environmental conditions for a particular activity. Social behaviour may occur in such aggregations, but social interactions are not the origin of group formation. The second type states that the groups are created because the animals are mutually attracted to each other. In this situation, the 'fitness' of the aggregated individuals will be higher than that of solitary individuals.

Our analyses and field observations show that the observed aggregations in adult adders are primarily caused by the fact that several animals simultaneously select thermally suitable microhabitats. They do so especially when suitable microhabitats are scarce due to adverse climate and weather conditions. This occurs in the adult males especially during the spring, when the thermal conditions constrain the range of body temperatures that can be attained (Herczeg *et al.*, 2007) and precise thermoregulation accelerates the production of sperm (Nilson, 1980). In the adult females, precise and sustained thermoregulation during the summer is essential for accelerating the devel-

twee types van aanleidingen (Graves and & Duvall, 1995; Doody *et al.*, 2013; Skinner & Miller, 2020). Een eerste type gaat ervan uit dat de dieren samenscholen, doordat er een beperkt aanbod is van geschikte omgevingsfactoren voor een bepaalde activiteit. Bij dergelijke aggregaties kan sociaal gedrag optreden, maar de eventuele sociale interacties zijn niet de ontstaansreden van de groepsvorming. Het tweede type stelt dat de samenscholingen ontstaan, doordat de dieren wederzijds tot elkaar worden aangetrokken. Hierbij zal de 'fitness' van de samenscholende dieren hoger zijn dan die van solitaire individuen.

Uit onze analyses en veldobservaties blijkt dat de waargenomen samenscholingen van adulte adders in de eerste plaats ontstaan, doordat verscheidene dieren thermisch geschikte microhabitats opzoeken. Dat doen ze vooral wanneer die door ongunstige klimaat- en weersomstandigheid in beperkte mate aanwezig zijn. Dat gebeurt bij de adulte mannen vooral tijdens het voorjaar, doordat de thermische omstandigheden dan vaak niet toelaten om de optimale lichaamstemperatuur te bereiken (Herczeg *et al.*, 2007) en doordat tegelijkertijd precieze thermoregulatie dan belangrijk is om de zaadcelvorming te versnellen (Nilson, 1980). Voor de adulte vrouwen is precieze en volgehouden thermoregulatie tijdens de zomer van essentieel belang voor het versnellen van de ontwikkeling van de embryo's in het moederlichaam (Lourdais *et al.*, 2013). We kunnen evenwel niet uitsluiten dat er ook indirecte voordelen verbonden zijn aan de samenscholingen. Een eerste mogelijkheid is dat predatoren afgeschrikt kunnen worden door de gelijktijdige aanwezigheid van verscheidene dieren (Graves & Duvall, 1995), al kan omgekeerd een samenscholing ook predatoren aantrekken (Shine *et al.*, 2001). Een tweede mogelijkheid is dat de lichaamstemperatuur trager afneemt bij samenliggende slangen dan bij solitaire dieren (Graves & Duvall, 1987). Op basis van onze louter beschrijvende gegevens kunnen we slechts speculeren over de mate waarin deze voordelen voldoende groot zijn om sociale interacties tussen de

opment of the embryos (Lourdais *et al.*, 2013). However, we cannot rule out the possibility that there are also indirect benefits to the formation of aggregates. A first possibility is that predators can be deterred by the simultaneous presence of several animals (Graves & Duvall, 1995), although on the other hand an aggregation can also attract predators (Shine *et al.*, 2001). A second possibility is that the body temperature decreases more slowly in aggregated than in solitary animals (Graves & Duvall, 1987). Based on our purely descriptive data, we can only speculate on the extent to which these benefits are sufficiently large to induce social interactions between the animals. To this end, studies with an experimental design tailored to the specific question are required.

Acknowledgements

Many thanks to Tina de Swert, Bart Hoeymans, Wim Mathijssen and Jurgen Melis for their enthusiastic and professional participation in the fieldwork. This citizen science project was executed completely on a volunteer basis, without any form of funding or compensation. The military government of the 'Groot Schietveld' and the 'Agentschap voor Natuur en Bos' (ANB) granted permission to access the terrain and study the adders there.

dieren te bewerkstelligen. Daartoe zijn studies vereist met een experimentele opzet die is afgestemd op de specifieke vraagstelling.

Dankwoord

Veel dank aan Tina De Swert, Bart Hoeymans, Wim Mathijssen en Jurgen Melis voor hun enthousiaste en deskundige deelname aan het veldwerk. Dit burgerwetenschapsproject werd integraal uitgevoerd op vrijwillige basis, zonder enige vorm van financiering of vergoedingen. De militaire overheid van het 'Groot Schietveld' en het 'Agentschap voor Natuur en Bos' (ANB) verleenden toestemming om het terrein te betreden en er de adders te bestuderen.

Literatuur/Literature

- Alexander, G.J., 2018. Reproductive biology and maternal care of neonates in southern African python (*Python natalensis*). *Journal of Zoology* 305:141-148.
- Ameling, A.D., 1978. *Dieren dichterbij - de adder*. Het Spectrum, Utrecht/Antwerpen.
- Andrén, C., 1986. Courtship, mating and agonistic behaviour in a free-living population of adders, *Vipera berus* (L.). *Amphibia-Reptilia* 7: 353-383.
- Bauwens, D., and K. Claus., 2018. Do newborn adders suffer mass mortality or do they venture into a collective hide-and-seek game? *Biological Journal of the Linnean Society* 124: 99-112.
- Bauwens, D., and K. Claus., 2019a. Intermittent reproduction, mortality patterns and lifetime breeding frequency of females in a population of the adder (*Vipera berus*). *PeerJ* 7: e6912.
- Bauwens, D., and K. Claus., 2019b. Seasonal variation of mortality, detectability, and body condition in a population of the adder (*Vipera berus*). *Ecology and Evolution* 9: 5821-5834.
- Bauwens, D., K. Claus, and J. Mergeay., 2018. Genotyping validates photo-identification by the head scale pattern in a large population of the European adder (*Vipera berus*). *Ecology and Evolution* 8: 2985-2992.
- Bulteel, G., 2006. De vegetatie van het Groot Schietveld. *Jaarboek ANKONA 2004-2005*: 77-101.
- Clark, R.W., W.S. Brown, R. Stechert, and H.W. Greene., 2012. Cryptic sociality in rattlesnakes (*Crotalus horridus*) detected by kinship analysis. *Biology Letters* 8: 523-525.
- Claus, K., D. Bauwens, B. Hoeymans, and T. De Swert., 2016. Vergeten adderhabitats en het behoud van adderpopulaties. *Ravon* 18: 28-32.
- Dinets, V., 2017. Coordinated hunting by Cuban boas. *Animal Behavior and Cognition* 4: 24-29.
- Doody, J.S., G.M. Burghardt, and V. Dinets., 2013. Breaking the Social-Non-social Dichotomy: A Role for Reptiles in Vertebrate Social Behavior Research? *Ethology* 119: 95-103.
- Graves, B.M., and D. Duvall., 1987. An Experimental Study of Aggregation and Thermoregulation in Prairie Rattlesnakes (*Crotalus viridis viridis*). *Herpetologica* 43: 259-264.
- Graves, B.M., and D. Duvall., 1995. Aggregation of squamate reptiles associated with gestation, oviposition, and parturition. *Herpetological Monographs* 9: 102-119.
- Herczeg, G., J. Saarikivi, A. Gonda, J. Perälä, A. Tuomola, and J. Merilä., 2007. Suboptimal thermoregulation in male adders (*Vipera berus*) after hibernation imposed by spermiogenesis. *Biological Journal of the Linnean Society* 92: 19-27.
- Lenders, A.J.W., 2003. Overwinteringsplekken en voorjaarszonplekken van de adder in Nationaal Park de Meinweg. *Natuurhistorisch Maandblad* 92: 181-189.

- Lourdais, O., M. Guillon, D. DeNardo, and G. Blouin-Demers., 2013. Cold climate specialization: Adaptive covariation between metabolic rate and thermoregulation in pregnant vipers. *Physiology & Behavior* 119:149-155.
- Madsen, T., 1988. Reproductive success, mortality and sexual size dimorphism in the adder, *Vipera berus*. *Holarctic Ecology* 11: 77-80.
- Madsen, T., and R. Shine., 1992. Determinants of reproductive success in female adders. *Oecologia* 92: 40-47.
- McPhail, R., 2011. *The private life of adders*. Merlin Unwin Books, Ludlow.
- Nilson, G., 1980. Male reproductive cycle of the European Adder, *Vipera berus*, and its relation to annual activity periods. *Copeia*, 1980: 729-737.
- Otte, N., D. Bohle, and B. Thiesmeier., 2020. *Die Kreuzotter, ein Leben in ziemlich festen Bahnen*. Laurenti-Verlag, Bielefeld. 256 pp.
- Phelps, T., 2004. Population dynamics and spatial distribution of the adder *Vipera berus* in southern Dorset , England. *Mertensiella* 15: 241-258.
- Prestt, I., 1971. An ecological study of the viper *Vipera berus* in southern Britain. *Journal of Zoology* 164: 373-418.