

## SCHEVE SEX-RATIO BIJ SLANGEN.

Door: P. Schiereck, Fysiologisch Laboratorium,  
Vondellaan 24, 3521 GG Utrecht.

Inhoud: Inleiding - Primaire sex-ratio - Secundaire sex-ratio - Parthenogenese - Appendix - Referenties.

### INLEIDING

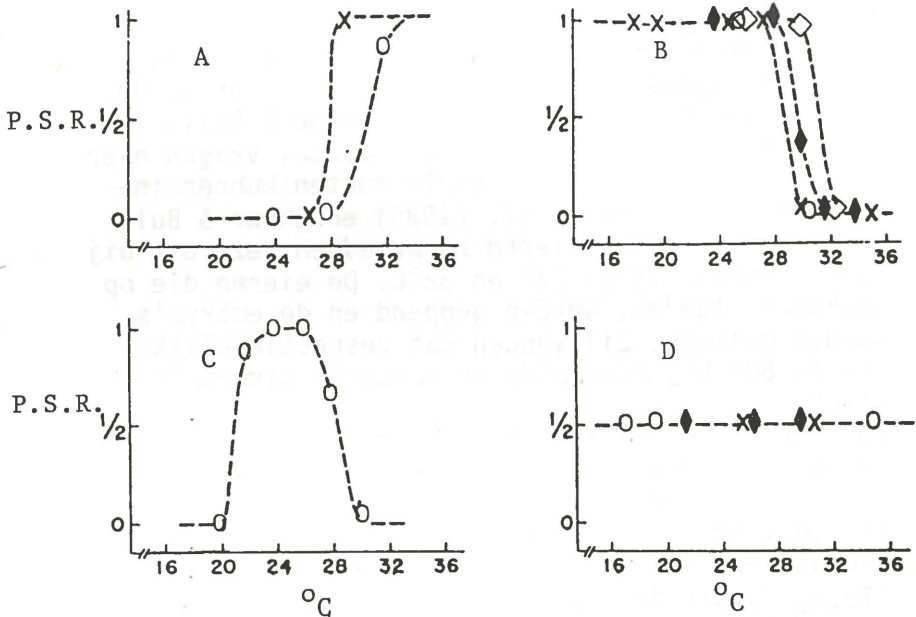
Fisher (1930) postuleerde zijn theorie over de verdeling van individuen over mannelijk en vrouwelijk geslacht. Hij stelde dat de natuurlijke selectie zorgt voor gelijke verdeling over beide sexen. Dit is waar als het 'maken' van een mannetje of vrouwtje energetisch even 'duur' is. Om dit effect tot uitdrukking te brengen wordt de sex-ratio gedefinieerd als het aantal mannetjes gedeeld door het totaal aantal individuen in een populatie. Deze ratio is  $1/2$  in de Fisher-theorie. Voor een aantal slangen is het bekend dat de sex-ratio significant afwijkt van  $1/2$ . Echter, mannetjes hebben in ongeveer hetzelfde aantal soorten de overhand als vrouwtjes (zie Appendix). Er zijn verschillende invloeden, die afwijking van de sex-ratio veroorzaken. We zullen twee verschillende sex-ratio's onderscheiden: primaire en secundaire sex-ratio.

### PRIMAIRE SEX RATIO

De sex-ratio bij de geboorte (primaire sex ratio) is in het algemeen niet significant afwijkend van  $1/2$ . In een paar gevallen zijn afwijkingen gerapporteerd. Sommige zijn in het voordeel voor mannetjes (*Agkistrodon contortrix*, Fitch, 1960; *Elaphe quadrivirgata*, Fukada, 1960; *Notechis scutatus*, Shine & Bull, 1977; *Pituophis melanoleucus*,

Gutzke et al., 1985). Eén is in het voordeel van de vrouwen (*Elaphe climacophora*, Fukada, 1965). Hierdoor zijn er verscheidene aanvullingen op de theorie van Fisher voorgesteld (Shine & Bull, 1977). Maar er zijn nog wel een aantal vragen over onzekerheden die experimentele fouten kunnen introduceren. Gutzke et al. (1985) en Shine & Bull (1977) verzamelden eieren en broedden deze uit bij temperaturen tussen 22<sup>0</sup> en 32<sup>0</sup>C. De eieren die op uitkomen stonden, werden geopend en de embryo's werden gesexed. Zij vonden dat respectievelijk 66% en 60% bij *Pituophis* en *Notechis* mannetjes waren.

De temperatuur waarbij de eieren werden bebroed zou van invloed zijn op het geslacht van het jonge dier. Dit effect is voornamelijk bestudeerd bij schildpadden en hagedissen (Bull, 1980) en bij slechts één slangensoort (*Nerodia fasciata*, Osgood, (1978). Omdat deze slang levendbarend is, werden de volwassen zwangere vrouwtjes bij verschillende temperaturen gehouden tot de geboorte van de jongen. Figuur 1 laat het effect van de temperatuur voor verschillende reptielen zien (gemodificeerd naar Bull, 1980). Het zal duidelijk zijn, dat dit temperatuureffect afwezig is als we met heteromorfe geslachtschromosomen te maken hebben, wat het geval is bij slangen (Jones & Singh, 1985). Dat betekent dat na de bevruchting het geslacht van het embryo vast ligt en temperatuur alleen nog maar de periode van prenatale ontwikkeling beïnvloedt. Of de bovengenoemde scheve sex-ratio's werkelijk afwijkingen van de Fisher-theorie zijn, is zeer de vraag. Ofschoon een redelijk aantal eieren is bestudeerd, verzameld over een redelijk, maar beperkt gebied, blijft de vraag of locale en seizoengebonden invloeden hier een rol spelen, onbeantwoord.



Figuur 1

## SECUNDAIRE SEX-RATIO

De sex-ratio, waargenomen in latere leeftijdsgroepen, secundaire sex-ratio, wijkt vaak van 1/2 af. De vraag is echter of deze afwijking reëel is, de actuele populatieverdeling weerspiegeland, of schijnbaar, de afwijkende gedragingen van mannetjes en vrouwtjes weergevend.

Seizoenseffecten kunnen deze sex-ratio beïnvloeden. Mannen overheersen vaak in de lente vanwege hun grote sexuelle activiteit in deze periode, terwijl vrouwen veel later uit de overwinteringsplaats te voorschijn komen (Gregory, 1974). Terwijl mannen in het gebied van de overwinteringsplaats blijven, gaan de vrouwen na de paring meestal snel weg uit dit gebied. Dit verschil in gedrag zal de sex-ratio bij de overwinteringsplaats laten toenemen

en in het open veld laten afnemen.

De fysiologische kant van het seizoengebonden verschil is gelegen in de hormoonsecretie in de voortplantingscyclus van de slangen. Het is bekend dat het gedrag van een zwanger vrouwtje heel anders is dan van een mannetje, bijvoorbeeld met betrekking tot het eetgedrag. Als dan ook in jachtgebieden wordt verzameld, zal er zeker een scheve sex-ratio zijn te verwachten.

Een ander biologisch aspect is, dat de mortaliteit ook geslachtsgebonden kan zijn. Terwijl over een periode van een jaar geen verschil in sterfte tussen mannen en vrouwen is te vinden bij *Nerodia fasciata*, liet Feaver (1977) zien dat 47% van de totale sterfte onder mannen tijdens de paringstijd, in de lente plaatsvond, terwijl 50% van de sterfte onder vrouwen in de zomer, tijdens de periode van toegenomen jachtactiviteit optrad.

Voor 19 colubride en viperide soorten zijn afwijkende secundaire sex-ratio's gepubliceerd (zie Appendix). In 9 soorten overheersen mannen (a-i) en in 9 soorten vrouwen (k-s). In een soort (j en t) wordt voor beide gerapporteerd. Dit is te begrijpen op grond van de bovengenoemde argumenten.

Een van de theorieën over structurele afwijking van de sex-ratio betreft de relatie tussen de grootte van de slang en de kans om te overleven. Feaver (1977) stelt, dat het sneller groeiende geslacht meer voedsel nodig heeft, waardoor hij/zij aan grotere risico's wordt blootgesteld. Dus het grotere geslacht heeft een groter sterftcijfer, en daarom zal de secundaire sex-ratio in het voordeel zijn van het kleinere geslacht. In 8 van de 9 soorten waarin de vrouwen in de meerderheid zijn, zijn de vrouwen groter, en in 5 van de 9 soorten waarin de mannen in de meerderheid zijn, zijn de mannen groter. Dus grotere sterfte onder het grootste geslacht wordt niet door de gegevens ondersteund. Het tegengestelde lijkt eerder waar.

Misschien is het zo dat als je groter bent, je aan meer gevaren blootstaat, maar je overlevingskansen ook toenemen: de wet van de sterkste.

#### PARTHENOGENESE

In verschillende hagedissensoorten is aangetoond, dat voortplanting met betrokkenheid van slechts een geslacht, parthenogenese optreedt. McDowell (1974) rapporteert dat van de meer dan 100 door hem onderzochte exemplaren van *Typhlina braminus*, verzameld over een zeer groot verspreidingsgebied (Australië, China, Bali, India, Madagascar, Mexico), geen enkel mannelijk exemplaar werd aangetroffen. Ook Nussbaum (1980) en Darevsky et al. (1985) melden over *Ramphotyphlops braminus*, dat zij op een aantal eilanden van de Seychellen uitsluitend vrouwelijke exemplaren hebben gevonden. Er kan gesteld worden dat deze slang zich dus via parthenogenese kan voortplanten. Een bijkomstigheid is, dat hierdoor verspreiding ook op afgelegen eilanden niet moeilijk is. Voor *Acrochordus javanicus* wordt door Magnussen (1979) gemeld, dat bij sectie op een exemplaar dat na zeven jaar geïsoleerd in gevangenschap te hebben geleefd, een ei met een volledig ontwikkeld embryo werd aangetroffen. Echter, ook dit embryo was dood. Maar de beschubbing en het kleurpatroon waren gelijk aan die van het ouderdier.

Dus de waargenomen sex-ratio's kunnen misleidend zijn als niet een degelijke kennis van de soort en de omstandigheden waaronder de waarnemingen zijn gedaan, aanwezig is.

#### APPENDIX

Scheve secundaire sex-ratio's in het voordeel van mannen:

- a) *Coluber constrictor*; Brown & Parker, 1984.
- b) *Diadophis punctatus*; Fitch, 1975.
- c) *Heterodon platyrhinos*; Platt, 1969.
- d) *Phyllorhynchus decurtatus*; Brattstrom, 1953.
- e) *Pituophis melanoleucus*; Gutzke et al., 1985.
- f) *Tantilla coronata*; Semlitch et al., 1981.
- g) *Agkistrodon contortrix*; Fitch, 1960.
- h) *Crotalus viridis*; Klauber, 1972.
- i) *Vipera berus*; Viitanen, 1967.
- j) *Masticophis taeniatus*; Julian, 1951.

in het voordeel voor vrouwen:

- k) *Lycodonomorphus bicolor*; Madsen & Oosterkamp, 1982.
- l) *Nerodia cyclopion*; Mushinsky et al., 1980.
- m) *Nerodia fasciata*; Mushinsky et al., 1980.
- n) *Nerodia sipedon*; Fitch, 1982.
- o) *Opheodrys aestivus*; Plummer, 1985.
- p) *Storeria dekayi*; Freedman & Catling, 1978.
- q) *Thamnophis elegans*; Fleharty, 1967.
- r) *Thamnophis radix*; Seibert & Hagen, 1947.
- s) *Thamnophis sauritus*; Carpenter, 1952.
- t) *Masticophis taeniatus*; Hirth & King, 1968.

## REFERENTIES

- Brattstrom, B.H., 1953. Notes on a population of leaf-nosed snakes *Phyllorhynchus decurtatus perkinski*. *Herpetologica*, Vol. 9: 57-64.
- Brown, W.S. & W.S. Parker, 1984. Growth, reproduction and demography of the racer *Coluber constrictor mormon* in northern Utah. In: Vertebrate ecology and Systematics ed. R.A. Seigel et al. Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Spec. Publ., Vol. 10: 13-40.
- Bull, J.J., 1980. Sex determination in reptiles. *Quart. Review Biol.*, Vol. 55: 3-21.
- Carpenter, C.C., 1952. Comparative ecology of the

- common garter snake (*Thamnophis sirtalis sirtalis*), the ribbon snake (*Thamnophis sauritus sauritus*) and Butler's garter snake (*Thamnophis butleri*) in mixed populations. Ecol. Mongr., Vol. 22: 235-258.
- Darevsky, I.S., L.A. Kupriyanova & T. Uzzell, 1985. Parthenogenesis in reptiles. In: Biology of the Reptilia, Vol. 15. Ed. C. Gans & T. Billett, Wiley N.Y. pp. 411-526.
- Feaver, P.E., 1977. The demography of a Michigan population of *Natrix sipedon* with discussions of ophidian growth and reproduction. Ph.D. thesis, Univ. Michigan.
- Fisher, R.A., 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford.
- Fitch, H.S., 1960. Autecology of the copperhead. Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Publ., Vol. 13: 85-288.
- , 1975. A demographic study of the ringneck snake (*Diadophis punctatus*) in Kansas. Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Publ., Vol. 62: 1-53.
- , 1982. Resources of a snake community in prairie-woodland habitat of northeastern Kansas. U.S. Fish Wildl. Res. Rep., Vol. 13: 83-97.
- Fleharty, E.D., 1967. Comparative ecology of *Thamnophis elegans*, *Thamnophis cyrtopsis* and *Thamnophis rufipunctatus* in New Mexico. Southwest. Nat., Vol. 12: 207-229.
- Freedman, W. & P.M. Catling, 1978. Population size and structure of four sympatric species of snakes at Armhertsburg, Ontario. Can. Field. Nat., Vol. 92: 167-173.
- Fukada, H., 1956. Biological studies on snakes. III. Observation on hatching of *Elaphe climacophora*, *Elaphe conspicillata*, and *Natrix vi-*

- bakari*. Bull. Kyoto Gakugei Univ. Ser. B. Math. Nat. Sci., Vol.: 21-29.
- , 1960. Biological studies on snakes. VII. Growth and maturity of *Elaphe quadrivirgata*. Bull. Kyoto Gakugei Univ. Ser. B. Math. Nat. Sci., Vol. 16: 6-21.
- Gregory, P.T., 1974. Patterns of spring emergence of the red-sided garter snake (*Thamnophis sirtalis parietalis*) in the Interlake region of Manitoba. Can. J. Zool., Vol. 52: 1063-1069.
- Gutzke, W.H.N., G.L. Paukstis & L.L. McDaniel, 1985. Skewed sex ratios for adult and hatching bullsnake, *Pituophis melanoleucus*, in Nebraska. Copeia, 1985: 649-652.
- Hirth, H.F. & A.C. King, 1968. Biomass densities of snakes in the cold desert of Utah. Herpetologica, Vol. 24: 333-335.
- Jones, K.W. & L. Singh, 1985. Snakes and the evolution of sex chromosomes. TIG, Vol. 2, 1985: 55-61.
- Julian, G., 1951. Sex ratios of the winter population. Herpetologica, Vol. 7: 21-24.
- Klauber, L.M., 1972. Rattlesnakes: Their habits, Life history, and Influence on Mankind. 2nd ed. 2 Vols. Univ. Calif. Press, Berkely.
- Magnussen, W.E., 1979. Production of an embryo by an *Acrochordus javanicus* isolated for seven years. Copeia, 1979, Vol. 4: 744-745.
- McDowell, S.B., 1974. A catalogue of the Snakes of New Guinea and the Solomons, with special reference to those in the Bernice P. Bishop Museum, part I, *Scolecophidia*. J. Herpetol., Vol 8 (1): 1-57.
- Mushinsky, H.R., J.H. Hebrard & M.G. Walley, 1980. The role of temperature on the behavioral and



- ecological associations of sympatric water snakes. *Copeia*, 1980: 744-754.
- Nussbaum, R.A., 1980. The Brahmini blind snake (*Ramphotyphlops braminus*) in the Seychelles Archipelago: distribution, variation and further evidence for parthenogenesis. *Herpetologica*, Vol. 36: 215-221.
- Osgood, D.W., 1978. Effects of temperature on the development of meristic characters in *Natrix fasciata*. *Copeia*, 1978: 33-47.
- Platt, D.R., 1969. Natural history of the hognose snakes, *Heterodon platyrhinos* and *Heterodon nasicus*. Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Publ., Vol. 18: 253-420.
- Plummer, M.V., 1985. Demography of green snakes (*Opheodrys aestivus*). *Herpetologica*, Vol. 41: 373-381.
- Seibert, H.C. & C.W. Hagen, 1947. Studies on a population of snakes in Illinois. *Copeia*, 1947: 6-22.
- Semlitch, R.D., K.L. Brown & J.P. Caldwell, 1981. Habitat utilization, seasonal activity, and population size structure of the southeastern crowned snake *Tantilla coronata*. *Herpetologica*, Vol. 37: 40-46.
- Shine, R. & J.J. Bull, 1977. Skewed sex ratios in snakes. *Copeia*, 1977: 228-235.
- Viitanen, P., 1967. Hibernation and seasonal movements of the viper *Vipera berus berus* in southern Finland. *Ann. Zool. Fennici*, Vol. 4: 472-546.

---

## ERRATUM

*Litteratura Serpentium* vol 8, nr 5.

Scheve sexratio bij slangen, door P. Schiereck.

Onderschrift figuur op pg. 212.

Figuur 1: Primaire sexratio van verschillende reptielensoorten als functie van de broedtemperatuur.

A): Hagedissen: X: *Agama agama*, O: *Eublepharis macularius*.

B): Schildpadden: X: *Emys orbicularis*,  $\diamond$  : *Testudo graeca*,  $\blacklozenge$  : *Caretta caretta*, O: *Chrysemys picta* and 3 spp van *Graptemys*.

C): Schildpad: O: *Chelydra serpentina*.

D): Slang:  $\diamond$  *Natrix fasciata*, hagedis: O: *Lacerta viridis*, schildpad: X: *Trionyx spiniferus*.