

GESLACHTSDIMORFISME EN GROEI BIJ DE BOA CONSTRUCTOR DEEL 2

GROEI ALS FUNCTIE VAN DE LEEFTIJD

SEXUAL DIMORPHISM AND GROWTH IN THE BOA CONSTRUCTOR. 2

GROWTH OVER TIME

Charles R. Smith, Siar Anthranir Reptiles,
2309 Aldford Drive, Austin, TX 78745

Charles R. Smith, Siar Anthranir Reptiles,
2309 Aldford Drive, Austin, TX 78745

Methoden

Voor het onderzoek naar de groei als functie van de leeftijd, werden de dieren gegroepeerd volgens geslacht, ondersoort en kruising. De pasgeboren dieren werden verdeeld volgens geslacht (56 mannetjes en 54 vrouwtjes) en worp.

De groei werd onderzocht door de lengte of het gewicht op de verticale as van de grafieken uit te zetten, tegen de leeftijd in dagen op de horizontale as. Ook werden relatieve groeisnelheden onderzocht om na te gaan of zij al dan niet constant waren. Voor het berekenen van de groeicurven aan de hand van de hieronder te bespreken groeimodellen, werden de groeigegevens van elf mannetjes en van dertien vrouwtjes *Boa constrictor* gebruikt.

Door de ingewikkelde aard van de groei bij *Boa constrictor* komen van de mogelijke groeimodellen alleen de zogenaamde curvilineaire modellen (zie de terminologielijst in deel 1) in aanmerking, te weten modellen op basis van de exponentiële functie

Methods

Growth over time was examined separately for the two sexes, two races, and four intergrade offspring. Neonate size was determined directly from 56 males and 54 females in five litters.

Length and weight records were plotted versus age in days to reveal the general nature of the growth trajectories. Relative growth rates over time also were checked to determine their constancy or lack of it. Curves were fitted to the growth records of eleven male and thirteen female *constrictors*.

Investigated models of growth in length and weight over time encompassed polynomial (empirical), linear and curvilinear relationships. Because of the complex nature of boa constrictor growth, only curvilinear models were applicable. Fitted growth functions included the exponential (2), power (3), Von Bertalanffy (4, 5) (Pütter 1920, Von Bertalanffy 1938), logistic (6) (Campana and Jones 1992), and Gompertz (7) (Gompertz 1825; Laird *et al.* 1965) mo-





(Vergelijking 2), de machtsfunctie (Vergelijking 3), de functies van Von Bertalanffy (Vergelijking 4 voor de lengtegroei en Vergelijking 5 voor het gewicht), de logist (Vergelijking 6) en de functie van Gompertz (Vergelijking 7).

In de volgende lijst staat voor deze vergelijkingen de betekenis van de onderdelen a, b en c, van de variabelen X, X_0 en Y en van de parameters A, C, G en K:

- a = algebraïsche beschrijving
- b = modelnotatie voor de actuele berekening
- c = absolute groeisnelheid G op de leeftijd X
- Y = de lengte in cm of het gewicht in g
- X = de leeftijd in dagen
- X_0 = hetzij de leeftijd in dagen bij de theoretische nulwaarde voor lengte of gewicht (Von Bertalanffy), hetzij het inflectiepunt van de groeikromme (Gompertz en de logist)
- A = de asymptotische waarde (eindwaarde)
- C = een constante
- G = de instantane groeisnelheid op de leeftijd die overeenkomt met het inflectiepunt van de groeikromme (Gompertz) of met de oorsprong ervan (de logist)
- K = een parameter voor hetzij de kromming van de functie, hetzij de afname in groeisnelheid

Drie modellen hebben geen S-vorm en kunnen daardoor alleen maar een deel van het groeitraject beschrijven. Dit zijn de machtsfunctie (Vergelijking 2), de exponentiële functie (Vergelijking 3) en de lengtefunctie van Von Bertalanffy (Vergelijking 4). Hierin beschrijft de exponent de kromming van de lijn. De exponentiële functie (Ver-

dels. More sophisticated approaches such as segmented and temperature- or nutrition-dependent models (Brett 1979, Ricker 1979, Campana and Hurley 1989, Campana and Jones 1992) were beyond the scope of this study. The meanings of the parts a, b and c, the variables X and Y and the parameter symbols for the following equations are:

- a = algebraic notation
- b = model notation
- c = absolute growth rate G at age X
- Y = size as length (cm) or weight (g)
- X = age in days
- X_0 = age in days when size = 0 (Von Bertalanffy) or inflection point of the growth curve (Gompertz and logistic)
- A = asymptotic size
- C = a constant
- G = instantaneous growth rate at the age corresponding to the curve inflection point (Gompertz) or the curve origin (logistic)
- K = curvature parameter or a measure of the decline in growth rate

Three examples of non-sigmoidal curvilinear functions used to model growth are power curves (2), exponentials (3), and the length-based version of the Von Bertalanffy equation (4). In all cases, the exponent controls the degree of curvature in the line. The exponential model is inapplicable to growth trajectories other than periods of explosive growth during certain life stages and will not be considered further. The major disadvantage of the remaining two is that they are inappropriate for species with variable growth rates during different life stages, *i.e.*, where the growth trajectory possesses an inflection point. Equation 4, however, adequately describes growth in length even without an inflection point (Figure 6).

gelijking 2) kan niet worden gebruikt, omdat die uitsluitend op explosieve groei kan worden toegepast. Een belangrijk nadeel van de twee andere (Vergelijkingen 3 en 4) is dat deze niet voor soorten met variabele groeiselheden kunnen worden gebruikt, d.w.z. wanneer de groeikromme een inflectiepunt vertoont. Voor de lengte-groei (Figuur 6) vormt Vergelijking 4 een goede beschrijving.

$$Y = C + AX^B \quad (2)$$

$$Y = e^{(A + BX)} \quad (3)$$

Vergelijkingen (2) Machtsfunctie en
(3) Exponentiële functie
Equations (2) Power curve and (3) Exponential

Vergelijking 2 en vergelijking 3
Equation 2 en equation 3.

De drie vergelijkingen waarmee S-vormige groeicurve worden onderzocht, zijn: de gewichtsvergelijking van Von Bertalanffy (Vergelijking 5), de logist (Vergelijking 6) en het model van Gompertz (Vergelijking 7). Vergelijking 5 kan bovendien worden gebruikt om de lengtegegevens te evalueren, nadat die met de lengte-gewichtsrelatie in gewichten zijn overgezet. De logist (Vergelijking 6) wordt in de literatuur vooral gebruikt om door bronuitputting beperkte populatiegroei te beschrijven, maar deze vergelijking kan op elke S-vormige groei worden toegepast. Met de relatie van Gompertz kunnen zelfs groeirelaties met een asymmetrie ten opzichte van het

$$Y = A (1 - e^{-K(X - X_0)})^3 \quad (5a)$$

$$Y = A * (1 - \exp\{-K * (X - X_0)\})^3 \quad (5b)$$

$$G_X = K * Y_X * (\ln A - \ln Y_X) \quad (5c)$$

Vergelijking (5). Gewicht naar von Bertalanffy
Equation (5). Weight after von Bertalanffy

Vergelijking 5. Gewichtsgroei volgens Von Bertalanffy
Equation 5. Von Bertalanffy (Weight)

$$Y = A (1 - e^{-K(X - X_0)}) \quad (4a)$$

$$Y = A * (1 - \exp\{-K * (X - X_0)\}) \quad (4b)$$

$$G_X = K (A - Y_X) \quad (4c)$$

Vergelijking (4). Lengte naar von Bertalanffy
Equation (4). Length after von Bertalanffy

Vergelijking 4. Lengtegroei volgens Von Bertalanffy
Equation 4. Von Bertalanffy (Length)

The three sigmoidal curves commonly used to model s-shaped growth trajectories are the weight-based Von Bertalanffy (5), logistic (6), and Gompertz (7) models. The weight-based Von Bertalanffy model can serve as a basis for evaluating length data when the measurements are converted through use of the length-weight relationship. The logistic traditionally has been used to model resource-limited population growth, but it has general applicability to any sigmoidal growth data (Dunham 1978, Schoener and Schoener 1978). The Gompertz curve can accommodate asymmetry about the inflection point, but this property has little utility with most growth data where asymmetry is indiscernible over the normal range of growth.

$$Y = A / (1 - e^{-G(X - X_0)}) \quad (6a)$$

$$Y = A / (1 - \exp\{-G * (X - X_0)\}) \quad (6b)$$

$$G_X = G * Y_X * (A - Y_X) / A \quad (6c)$$

Vergelijking (6). De logist
Equation (6). The logistic function

Vergelijking 6. De Logist / Equation 6. Logistic growth

$$Y = A * e^{-e^{-G(X - X_0)}} \quad (7a)$$

$$Y = A \exp\{\exp\{-G * (X - X_0)\}\} \quad (7b)$$

$$G_X = G * Y_X * (\ln A - \ln Y_X) \quad (7c)$$

Vergelijking (7). De Gompertz vergelijking
Equation (7). The Gompertz function

Vergelijking 7. Groei naar Gompertz
Equation 7. Gompertz growth





inflectiepunt worden onderzocht, maar dat is hier niet nodig, omdat er in de meeste gegevens geen duidelijke asymmetrie is te zien.

Voor elk van de Vergelijkingen 4, 5, 6 en 7 werden met behulp van niet-lineaire, kleinste kwadratenmethoden de parameters van de op de gegevens best passende krommen berekend.

Resultaten

De curven van het verloop van de groei in de tijd zien er heel wat 'slordiger' uit dan de in deel 1 besproken, vrij strakke relatie tussen lengte en gewicht. Lengte en gewicht lopen samen op, terwijl de groei als zodanig sterk door de temperatuur, de hoeveelheid voer, de ontwikkelingstoestand (jong of volwassen) en mogelijk ook de plaats van oorsprong worden beïnvloed.

Voor 29 *Boa constrictor* werden de 275 metingen van de lengte (Figuur 6) en het gewicht (Figuur 7) uitgezet tegen de leeftijd. Tot het vierde of vijfde jaar groeien de dieren snel. Dan zakken deze groeisnelheden tot heel lage groeiniveaus in de daaropvolgende tien of meer jaar. De te bereiken eindwaarden verschillen voor de geslachten, waarbij de mannetjes gemiddeld kleiner blijven dan de vrouwtjes. Binnen elk geslacht komen overigens forse verschillen in eindwaarden voor, met name wat het gewicht van de vrouwtjes betreft.

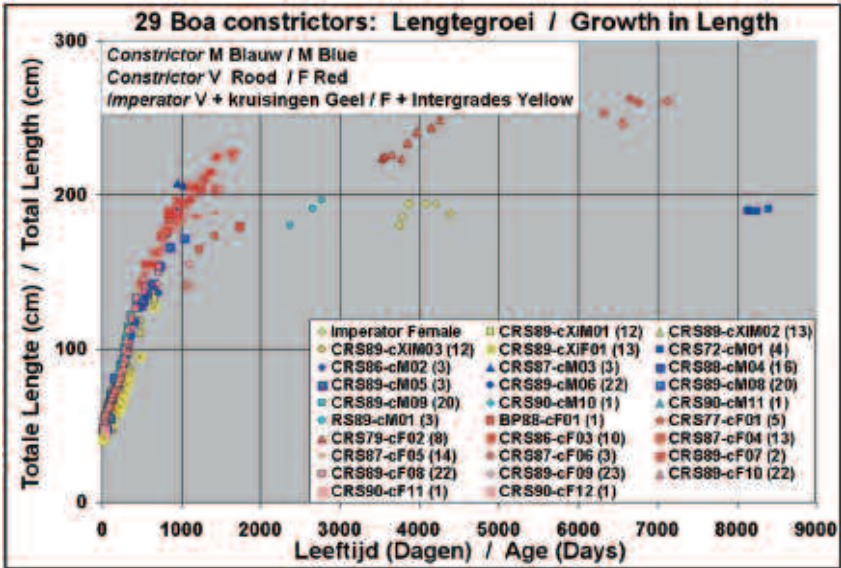
Het tien jaar oude *imperator*-vrouwtje dat nog geen twee meter lang was en ongeveer vier kilo woog, kwam uit Mexico, waar de boa's een kleinere maximale grootte bereiken dan de Zuid-Amerikaanse constrictors doen. Daarom werd dit vrouwtje niet in de onderstaande groei modellen opgenomen.

The length-based Von Bertalanffy and three sigmoidal curves were fit to the boa constrictor measurements with a nonlinear least-squares regression procedure (NLIN) in the SAS Version nine statistical package (SAS Institute, Inc., Cary, North Carolina, US). The various models were specified along with initial estimates of their parameters. The routine determines derivatives of the sum of squared error with respect to the parameters and uses them in an iterative process as a guide to the set of parameters resulting in the lowest residual error.

Results

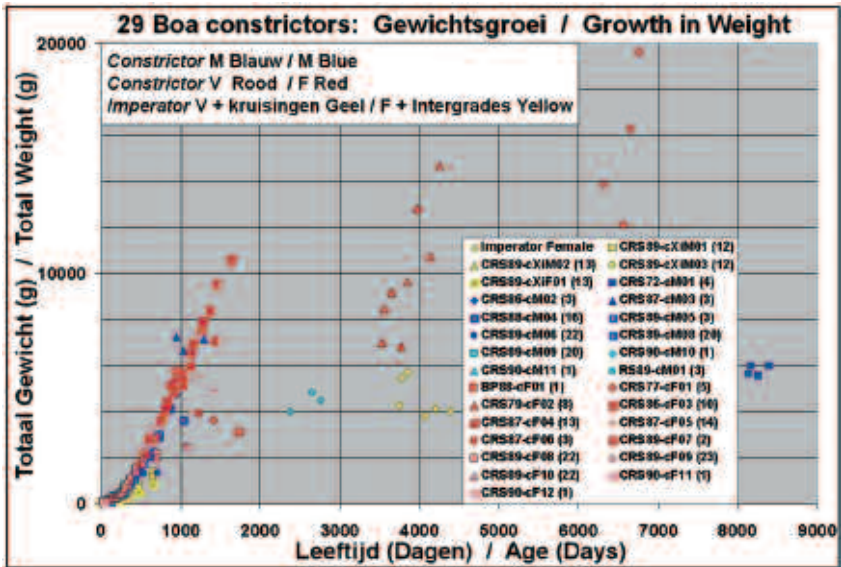
Growth over time is a great deal messier than the length-weight relationship, since growth is affected strongly by temperature, amount of food, sex of the boa constrictor, its maturity, and probably the snake's area of origin.

To gain insight into the growth trajectories of *Boa constrictor*, 275 length and weight records of 29 specimens were plotted against age (Figures 6 and 7). After an initial period of fast growth lasting four to five years, growth rates drop quickly to low levels during the subsequent period of ten or more years. In addition, the males and females attain markedly different final sizes on the graphs. Males attain smaller sizes than do females. The size of mature animals, particularly weight in females, varies greatly. The data include a ten-year-old *imperator* female that measured not quite two meters, weighed about four kilograms, and came from Mexico, an area where individuals attain a smaller maximum size than do the *constrictor*'s of South America. Because of her low adult size, the fitted growth models did not include data from this female.



Figuur 6. Waargenomen lengtegroei van de boa constrictors.

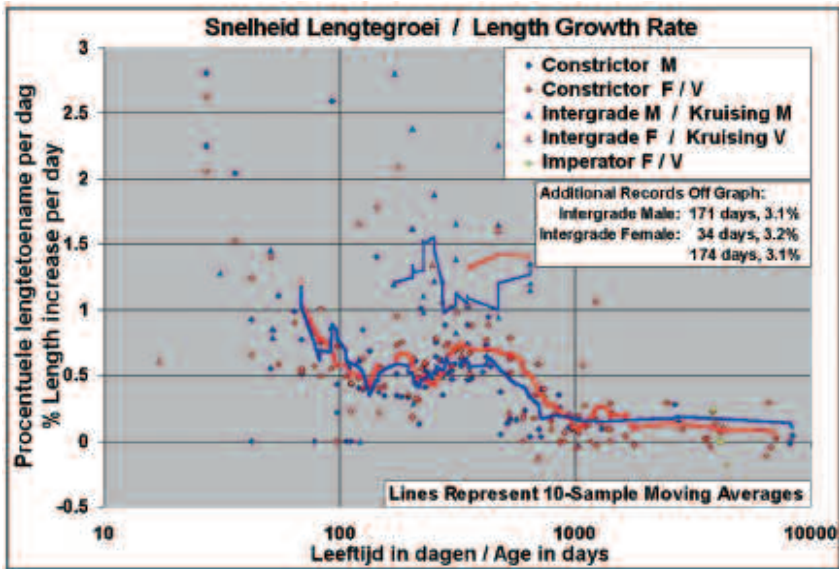
Figure 6. Observations on Growth in Length for Boa Constrictors in the Colony.



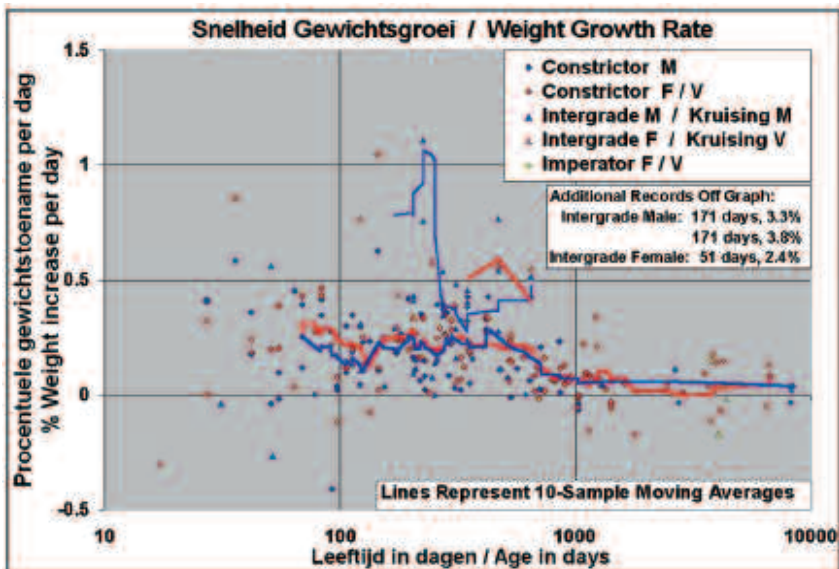
Figuur 7. Waargenomen gewichtsgroei van de boa constrictors.

Figure 7. Observations on Growth in Weight for Boa Constrictors in the Colony.





Figuur 8. Relatieve snelheid van de lengtegroei van de boa constrictors gegroepeerd naar ondersoort en naar geslacht.
Figure 8. Relative Length Growth Rates for Boa Constrictors in the Colony by Age for Each Race and Sex.



Figuur 9. Relatieve snelheid van de gewichtsgroei van de boa constrictors gegroepeerd naar ondersoort en naar geslacht.
Figure 9. Relative Weight Growth Rates for Boa Constrictors in the Colony by Age for Each Race and Sex.

Groeisnelheden

De relatieve groei per dag in lengte L (cm) of in gewicht G (g) wordt berekend uit (hier voor de lengte L):

$$100 * (L_y - L_x) / (L_x * (y - x))$$

waarin L_x de lengte L in cm op dag x is, en $(y - x)$ het interval in aantal dagen tussen twee opeenvolgende metingen voorstelt.

De relatieve groei per dag werd uitgezet tegen de leeftijd (Figuren 8 en 9). Sommige waarden in het gebied tussen twee tot drie procent zijn het gevolg van het feit dat metingen aan kleine snelgroeiende, jonge dieren lastig zijn uit te voeren. Hoewel de metingen een stevige onregelmatige variatie vertonen, krijgen wij redelijk bruikbare trendlijnen door over tien dagen voortschrijdende gemiddelden te gebruiken.

Alles bij elkaar genomen, vertonen pasgeboren dieren de sterkste groeisput, die snel inzakt. Vanaf de leeftijd van enkele maanden versnelt de groei weer en bereikt vrij hoge niveaus op twee- tot driejarige leeftijden. Tenslotte daalt de groeisnelheid tot het bijzonder lage niveau dat omstreeks het vierde tot vijfde jaar wordt bereikt. Deze versnellingen en vertragingen voeren tot buigpunten in de groeikrommen, met name in de gewichtsgroei, waar ook een vroeg buigpunt zichtbaar lijkt te zijn (Figuur 7). De groeikrommen van mannetjes en vrouwtjes lopen ongeveer gelijk op. De grotere volwassen lengte van de vrouwtjes wordt waarschijnlijk bepaald door een grotere groeisnelheid op twee- tot driejarige leeftijd.

Wat ook interessant is, zijn de hoge groeisnelheden bij de vier kruisingen tussen *constrictor* en *imperator*. De lijnen voor hun groeisnelheden liggen duidelijk hoger

Growth rates

Plots of relative percent growth per day against age (Figures 8 and 9) provided further preliminary information on growth trajectories. Some records of apparent growth rates in the two to three percent range resulted from rapidly growing young animals that were difficult to measure in a consistent manner because of their small size. Trend lines plotted on ten-sample rolling averages smoothed out the noise in the data.

Overall, growth rates are highest in neonates, decline fairly rapidly until several months of age, rebound somewhat to high levels until two to three years of age, and finally decline to very low levels at four to five years of age. These accelerations and decelerations in growth rate evidence one or more inflection points in the growth trajectories. Examination of the actual plotted trajectories, particularly for weight (Figure 7), also suggests an early inflection point. Male and female growth rates tracked together fairly closely. The longer length at maturity in females compared to males appears to arise from greater female growth rates in a two- to three-year-old window of growth.

Of interest are the records of high growth (separate plots in Figures 8 and 9) for four intergrades between *constrictor* and *imperator*. These specimens bring to mind the concept of hybrid vigor to explain their rapid growth. Because their growth is probably anomalous, their records were excluded from the growth modeling.

Model analysis

In view of the growth trajectories, variable growth rates, and differences between





(Figuren 8 en 9). Deze waarneming klopt met de gedachte dat bastaarden vaak heel krachtige dieren zijn. Gezien deze duidelijke uitzondering, werden hun gegevens niet verwerkt in de onderstaande analyse met behulp van groeimodellen.

Modelanalyse

Vanwege de vorm van de groeikrommen, de variabele groeisnelheden en de verschillen tussen de geslachten, komen alleen modellen met gekromde lijnen voor nadere analyse in aanmerking. De mannetjes en de vrouwtjes werden apart bekeken. Hoewel na sommige transformaties de uit Vergelijking 2 en 3 berekende krommen op 50 tot 90 procent van de waarnemingen betrekking bleken te hebben, tastte de ongelijk-

sexes, only curvilinear models were considered and they were fitted separately for each sex. Log-transformed age and power curve models had R^2 's in the range from 0.52 to 0.90, but had poor fits as evidenced by heteroscedastic residual distributions, particularly with respect to weight data. Because relative growth rates gradually approach zero in older specimens, models incorporating a size limit are more appropriate than non-asymptotic growth models.

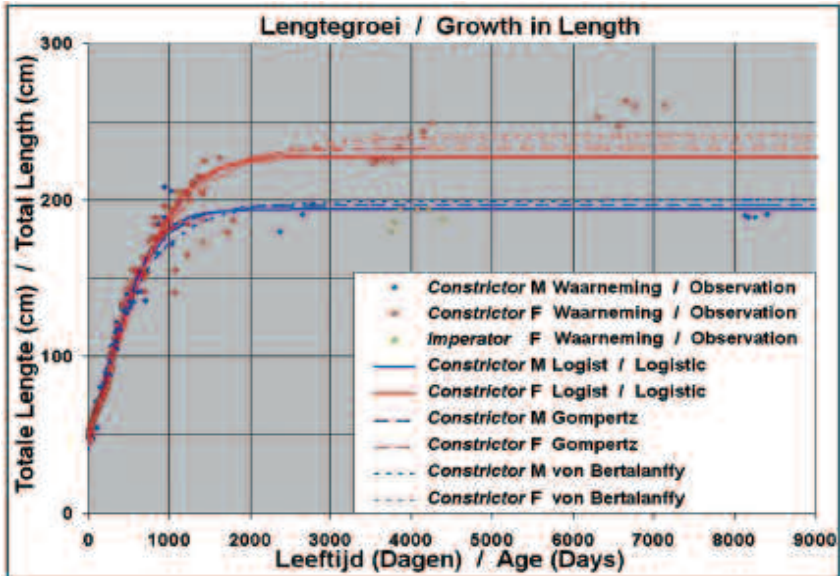
The Von Bertalanffy, logistic, and Gompertz models achieved R^2 's from 0.90 to 1.0. Table 5 summarizes the model parameters. All approaches estimate the same asymptotic male weight of 5.6 kg ($p > 0.05$,

Tabel 5. Schattingen van de parameters van de groeimodellen voor *Boa constrictor*
Table 5. Parameter Estimates of Models for Boa Constrictor Growth

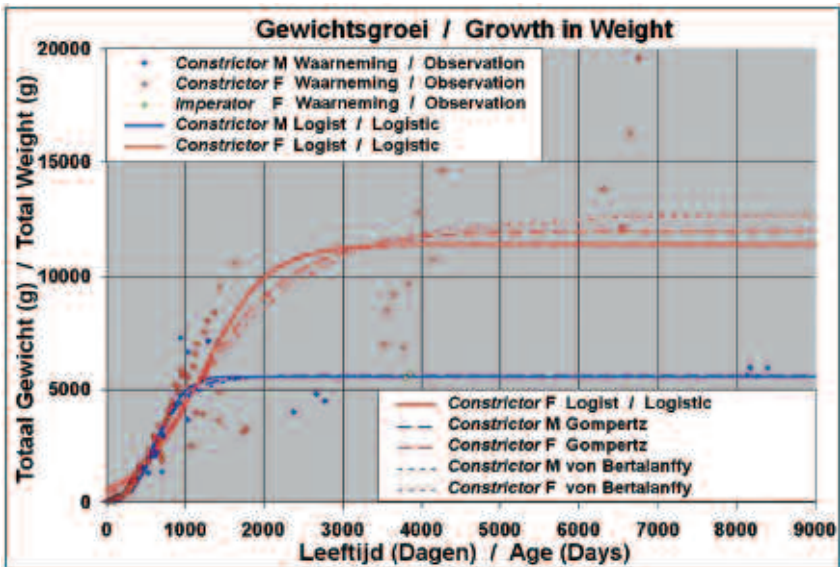
Length Growth (cm) by Day		Von Bertalanffy	Logistic	Gompertz
Male	Asymptote	200 cm	194 cm	197 cm
	G or K	0.00175 per day	0.00377 per day	0.00269 per day
	X_0	-129 days	282 days	139 days
	Size at $X = 0$	40.3 cm	49.8 cm	45.9 cm
	R^2	0.9610	0.9958	0.9953
Female	Asymptote	241 cm	227 cm	233 cm
	G or K	0.00123 per day	0.00280 per day	0.00195 per day
	X_0	-158 days	409 days	221 days
	Size at $X = 0$	42.5 cm	54.9 cm	50.1 cm
	R^2	0.9676	0.9908	0.9926
Weight Growth (g) by Day		Von Bertalanffy	Logistic	Gompertz
Male	Asymptote	5617 g	5572 g	5600 g
	G or K	0.00287 per day	0.00609 per day	0.00360 per day
	X_0	81 days	664 days	535 days
	Size at $X = 0$	-101 g	96 g	6 g
	R^2	0.9375	0.9519	0.9432
Female	Asymptote	12652 g	11380 g	11999 g
	G or K	0.000893 per day	0.00242 per day	0.00128 per day
	X_0	-346 days	1210 days	1004 days
	Size at $X = 0$	239 g	577 g	346 g
	R^2	0.9075	0.8858	0.9004

Asymptotic male weights do not differ significantly between the models ($p > 0.05$).

Tabel 5. Schattingen van de *Boa constrictor*-parameters voor de verschillende groeimodellen.
Table 5. Parameter Estimates of Models for Boa Constrictor Growth

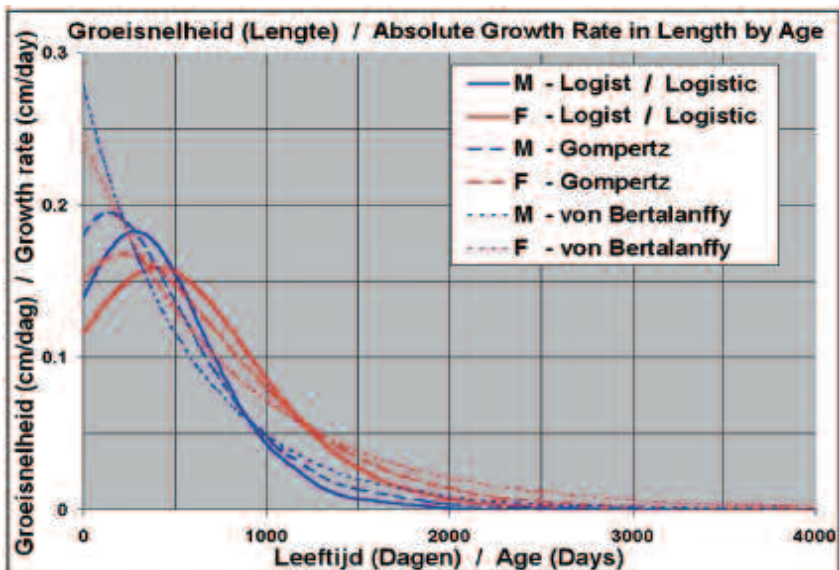


Figuur 10. De best passende modellen voor de lengtegroei van de onderzochte boa constrictor.
 Figure 10. Fitted Length Growth Models for Boa Constrictors in the Colony.

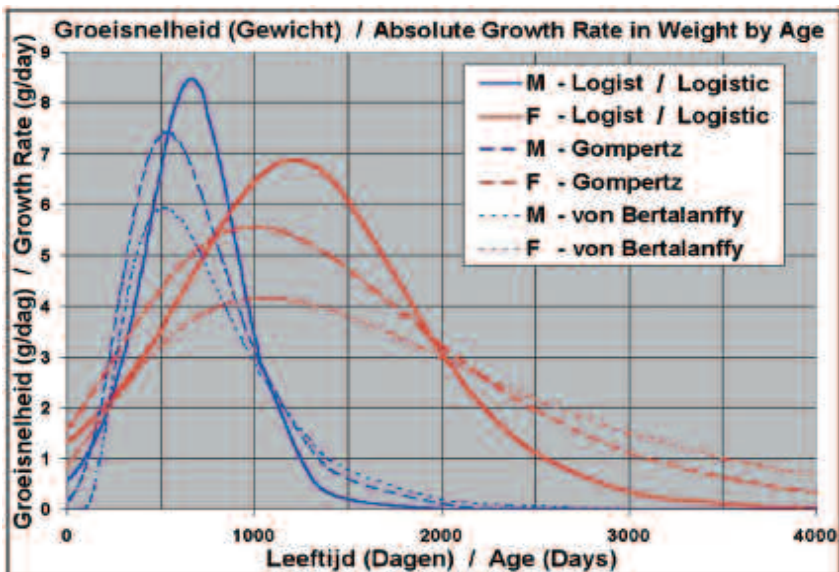


Figuur 11. De best passende modellen voor de gewichtsgroei van de onderzochte boa constrictor.
 Figure 11. Fitted Weight Growth Models for Boa Constrictors in the Colony.





Figuur 12. Uit elk model volgende absolute snelheden voor de lengtegroei.
Figure 12. Modeled Absolute Growth Rate in Length for Boa Constrictors in the Colony.



Figuur 13. Uit elk model volgende absolute snelheden voor de groei in gewicht.
Figure 13. Modeled Absolute Growth Rate in Weight for Boa Constrictors in the Colony.

heid van de residuele verdelingen de aanpassing aan. Omdat de relatieve groeisnelheden bij oudere dieren geleidelijk tot nul naderen, zijn modellen met een gefixeerde eindwaarde (Vergelijkingen 4 t/m 7) geschikter dan de geen begrenzing kennende Vergelijkingen 2 en 3.

De vergelijkingen van Von Bertalanffy (Vergelijking 4 voor de lengte en 5 voor het gewicht), de logist (Vergelijking 6) en die van Gompertz (Vergelijking 7), bleken tussen 90 en 100 procent van de waarnemingen te beschrijven. De parameters van deze modellen staan in Tabel 5 (die niet is vertaald, omdat de relevante delen hier worden besproken). Alle modellen komen uit op een eindwaarde van 5,6 kg (Figuur 11, $p > 0,05$) voor de mannetjes, maar verschillen significant voor de andere eindwaarden. Het verschil tussen mannetjes en vrouwtjes is duidelijk en significant, iets wat voor de andere parameters minder sterk uitgesproken is. *De vergelijkingen voorspellen eindwaarden van 5,6 kg bij eindlengtes van 194 tot 200 cm voor de mannetjes en 11,4 tot 12,7 kg eindgewicht bij 227 tot 241 cm eindlengte voor de vrouwtjes.*

De andere parameters zijn moeilijker zinvol te interpreteren. De instantane (op elk gegeven moment aanwezige) groeisnelheden G zijn niet met elkaar te vergelijken, omdat deze parameter in de logist bij de oorsprong hoort, maar in het model van Gompertz bij het buigpunt. De parameter K bepaalt niet de groeisnelheid, maar juist de snelheid waarmee de groeisnelheid verandert. De parameter X_0 tenslotte, correspondeert in de logist en in het model van Gompertz met de leeftijd (in dagen) op het moment waarop het buigpunt optreedt. Op

Figure 11), but differ significantly in all other asymptotic sizes. Every model shows large sexual dimorphism in asymptotic sizes and generally lesser significant differences between the sexes in other parameters. The formulas predict asymptotic sizes of 5.6 kg at 194-200 cm for males and 11.4-12.7 kg at 227-241 cm for females.

Other model parameters generally are more difficult to interpret in a meaningful way. The instantaneous growth rate G is taken at the curve origin in the logistic and the inflection point in the Gompertz model, so these values are not comparable. K does not represent a growth rate at all, but sets the rate at which the growth rate changes. X_0 corresponds to the time in days of the inflection point in the logistic and Gompertz equations. At this age, the growth rate peaks and begins to decline. It should be noted that the negative (or positive for male weight!) time values of the von Bertalanffy model for X_0 refer to the predicted age at which size is zero.

All models do a reasonable job of predicting neonate lengths, but fail miserably in the case of weight data, especially in females. Size measurements were obtained from four litters ($n = 1, 7, 23, 25$) for males and five litters ($n = 1, 2, 9, 18, 24$) for females.

The sigmoidal logistic and Gompertz curves provided the best estimates of observed male (50.6 ± 0.99 cm) and female (50.5 ± 0.53 cm) neonate lengths, respectively.

The models considerably overestimate measured weights of newborns with the logistic coming closest to males (66 ± 3 g) and Von Bertalanffy to females (68 ± 2 g).





die leeftijd bereikt de groeisnelheid het hoogtepunt, om vervolgens in te zakken. In het model van Von Bertalanffy verwijst X_0 echter naar de leeftijd die dit model voorspelt voor het moment waarop de grootte van het dier de waarde nul heeft. Deze waarde is meestal negatief, maar is hier voor het gewicht van de mannetjes positief.

Alle verschillende groeimodellen voorspellen de geboortelengte redelijk goed, maar faalden volledig bij het voorspellen van de geboortegewichten aan de hand van metingen bij pasgeboren mannetjes uit vier worpen (aantallen $n = 1, 7, 23$ en 25 dieren) en pasgeboren vrouwtjes uit vijf worpen ($n = 1, 2, 9, 18, 24$).

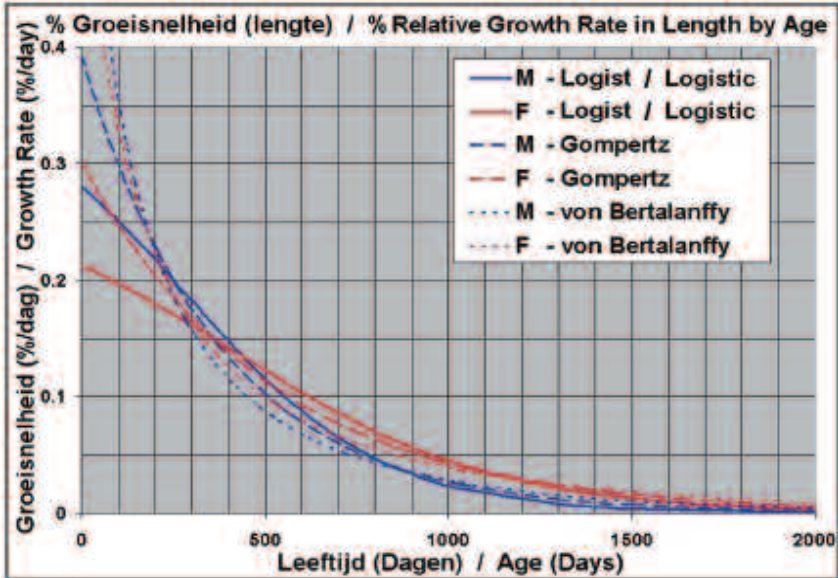
De beste schattingen van geboortelengtes volgden uit de logist (Vergelijking 3) en uit het model van Gompertz (Vergelijking 5), met $50,6 \pm 0,99$ cm voor de mannetjes en $50,5 \pm 0,53$ cm voor de vrouwtjes. De geboortegewichten werden systematisch te hoog geschat. De logist benaderde deze het best voor de mannetjes (66 ± 3 g) en Von Bertalanffy voor de vrouwtjes (68 ± 2 g).

Wanneer je de krommen bestudeert die uit de groeimodellen volgen, blijkt in elk geval dat mannetjes en vrouwtjes *Boa constrictor* duidelijk verschillende groeitrajecten vertonen (Figuren 10 en 11.) De maximale lengtegroei bij de mannetjes vertoont een snelheidsconstante van 0,003 tot 0,004 per dag op de leeftijd van 139 tot 282 dagen. Bij de vrouwtjes is dit 0,002 tot 0,003 per dag op de leeftijd van 221 tot 409 dagen. De overeenkomstige constante voor de gewichtsgroei varieert bij de mannetjes van 0,003 tot 0,006 per dag op de leeftijd van 535 tot 664 dagen en bij de vrouwtjes van 0,001 tot 0,002 per dag op de leeftijd van 1004 tot

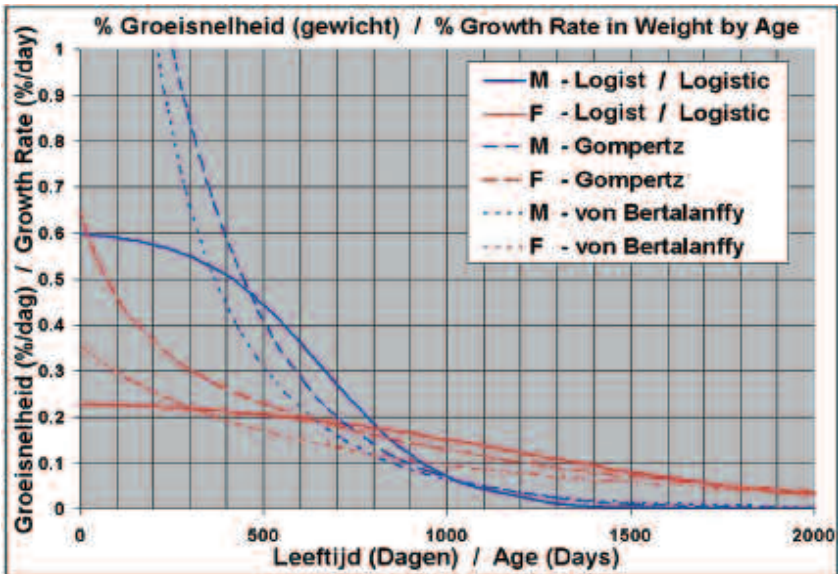
One general trend that becomes apparent when examining the models is that male and female boa constrictors exhibit very different growth trajectories (Figures 10 and 11). Males achieve higher growth rates at an earlier age than do females. Maximum growth in length corresponds to rate constants of 0.003-0.004 per day at 139-282 days for males versus 0.002-0.003 per day at 221-409 days for females. The corresponding constants for weight growth are 0.003-0.006 at 535-664 days for males and 0.001-0.002 per day at 1004-1210 days for females. Males grow fast early in their lives, but females have sustained growth long after males have ceased significant increase in size. In addition, length increases quickly for both sexes when the animals are young, but most weight gain occurs later in life, particularly for females.

Trends in absolute (Figures 12 and 13) and relative (Figures 14 and 15) growth rates generally correspond with respect to the two sexes, but differ in their timing. Absolute growth rates for length peak around 211 days for males and 315 days for females. Time of maximum growth differs more dramatically for weight: 600 days for males versus 1100 days for females. *Boa constrictors primarily increase in length early in life and then gain weight during maturity.*

The highest relative growth rates occur in young animals at around 0.3% per day for length and 0.5% per day for weight. Both measures indicate that males initially grow faster than females until around 400 days for length and 800 days for weight when growth rates switch and females outstrip males. Figures 16 and 17 summarize the differences in relative growth rates

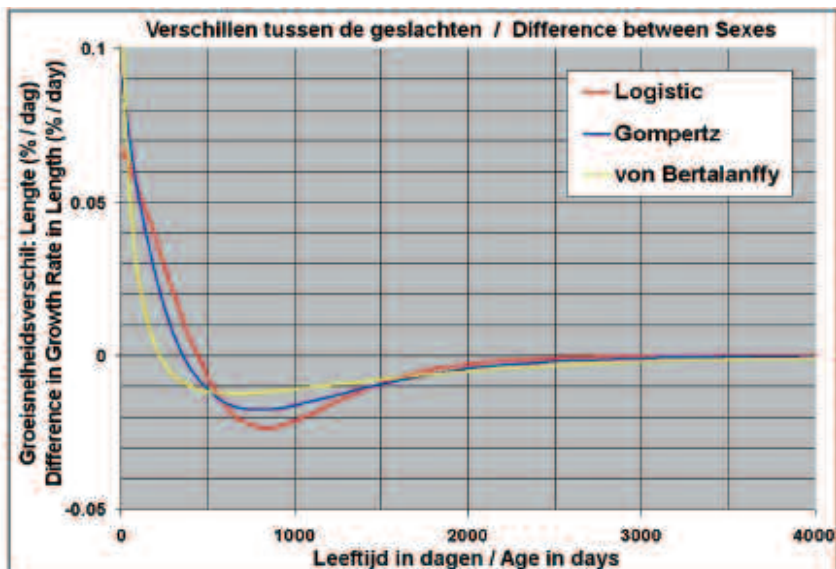


Figuur 14. Uit elk model volgende relatieve snelheden voor de lengtegroei.
 Figure 14. Relative Growth Rate in Length for Boa Constrictors in the Colony.

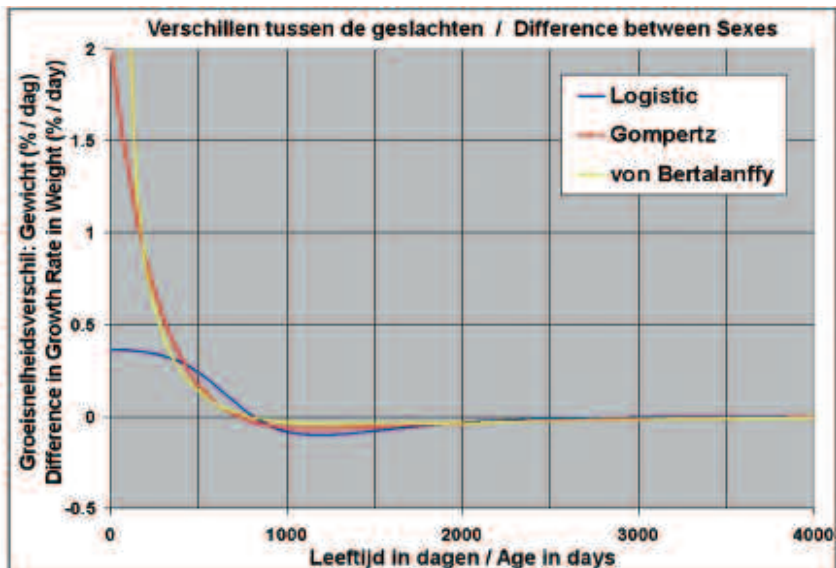


Figuur 15. Uit elk model volgende relatieve snelheden voor de groei in gewicht.
 Figure 15. Relative Growth Rate in Weight for Boa Constrictors in the Colony.





Figuur 16. Verschillen tussen de geslachten met betrekking tot de relatieve snelheden voor de lengtegroei.
Figure 16. Difference Between Sexes for Relative Growth Rate in Length for Boa Constrictors in the Colony.



Figuur 17. Verschillen tussen de geslachten met betrekking tot de relatieve snelheden voor de groei in gewicht.
Figure 17. Difference Between Sexes for Relative Growth Rate in Weight for Boa Constrictors in the Colony.

1210 dagen. De mannetjes groeien het snelst op relatief jonge leeftijd en eerder dan de vrouwtjes. De vrouwtjes groeien daarentegen nog door lang nadat de groei bij de mannetjes praktisch is gestopt. De lengtegroei vindt voornamelijk op jonge leeftijd plaats, terwijl de gewichtstoename later optreedt, met name bij de vrouwtjes.

Voor de groeisnelheden, zowel absoluut (in cm of g per dag, Figuren 12 en 13) en relatief (in % per dag: zowel voor de lengte - Figuur 14 - als voor het gewicht - Figuur 15) komen de trends voor beide geslachten met elkaar overeen, afgezien van de leeftijden waarop deze plaatsvinden. Wat de lengte betreft, piekt de absolute groeisnelheid bij de mannetjes op dag 211 en bij de vrouwtjes op dag 315. Voor het gewicht zijn deze verschillen dramatischer met de piek op dag 600 bij de mannetjes en op dag 1100 bij de vrouwtjes. *Bij Boa constrictor vindt de lengtetoe name primair tijdens de jeugd plaats, en de gewichtstoename tijdens de volwassenheid.*

De hoogste relatieve (dus procentuele) groeisnelheden vinden ook op jonge leeftijd plaats en bedragen 0,3% per dag voor de lengte en 0,5% per dag voor het gewicht. Voor beide geldt, dat de mannetjes in het begin sneller groeien tot omstreeks dag 400 voor de lengte en dag 800 voor het gewicht, waarna de vrouwtjes de mannetjes verslaan. In de Figuren 16 en 17 zijn de verschillen in relatieve groeisnelheden tussen de geslachten (man - vrouw) voor elk groeimodel samengevat.

Einde van deel 2

Deel 3 (Discussie) verschijnt in een volgend nummer van dit blad

Vertaling uit het Engels door Bert Verveen.

between sexes (male - female) for each model.

End of part 2.

Part 3 (Discussion) will appear in the next issue of this journal.

