



GESLACHTSDIMORFISME EN GROEI BIJ DE BOA CONSTRUCTOR DEEL 3

DISCUSSIE¹

SEXUAL DIMORPHISM AND GROWTH IN THE BOA CONSTRUCTOR PART 3

DISCUSSION¹

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

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

Lichaamsgrootte en de lichaamsverhoudingen

Boa constrictor behoort tot de zwaarst gebouwde reuzenslangen ter wereld. Voor de slangen uit onze verzameling bepaalden wij de relatie tussen lengte en gewicht. Hieruit volgde dat een boa van vier meter - de vermoedelijk maximale lengte voor een vrouwtje uit het Amazonegebied - zo'n 57 kg zou kunnen wegen. De enige andere reuzenslangen met een vergelijkbaar zware bouw zijn de groene anaconda (gewone anaconda), de bloedpython (kortstaartpython) en misschien de tijgerpython. De langste ons bekende boa zou met zijn lengte van 5½ meter op het ontzagwekkende gewicht van zo'n 160 kg kunnen rekenen. De extra gewichtstoename in relatie tot de lengtegroei komt neer op zo'n 19 tot 24%. Hierdoor zijn de boa's bij het ouder worden relatief zwaarder gebouwd.

Body Size and Proportions

The *Boa constrictor* represents one of the heaviest-bodied large snake species in the world. The length-weight relationship for colony animals predicts that a four meter boa, the probable maximum size of an Amazonian female, would weigh 57 kg. The only other large boids with such heavyset bodies are the green anaconda, blood python, and perhaps the Burmese python. The longest reported boa of 5.5 meters would weigh an astounding 160 kg.

The positive allometry of extra weight added with each length increase amounts to 19-24% over that expected with a normal length-weight relationship, and causes boas to become progressively more heavyset as they age.

Body proportion or 'condition' was observed to be different between males

¹ De delen 1 (Inleiding, Schubpatroon, en Lengte - Gewicht Relatie) en 2 (Groeï als functie van de leeftijd) verschenen in *Litteratura Serpentina* 27-1: 6-22 en 27-2: 54-68 (2007).

¹ Parts 1 (Introduction, Scalation, and Length-Weight Relationship) and 2 (Growth over Time) appeared in *Litteratura Serpentina* 27(1): 6-22 & 27(2): 54-68 (2007).

Bij elke gegeven lengte bleek er tussen de mannetjes en de vrouwtjes een klein maar consistent verschil in de lichaamsverhoudingen (de 'conditie') aanwezig te zijn, neerkomend op 0,007% van het bij elke lengte horende lichaamsgewicht. Dit verschil is zó klein, dat het biologisch in het niet valt ten opzichte van de verschillen tussen de groeicurven van mannetjes en vrouwtjes. Met betrekking tot de conditie van de dieren is dit type gegevens beter te gebruiken in studies naar groeivariaties in relatie tot de seizoenen of tot andere omgevingsvariabelen. Hieruit volgt dat de relatie tussen lengte X en gewicht Y voor beide geslachten is te combineren, wat resulteert in

$$\ln(Y) = -8.7235 + 3.2884 * \ln(X)(8)$$

Boa constrictor varieert streekgebonden in grootte van relatief kleine dieren in de gematigde en subtropische gebieden tot de meer dan drie meter lange dieren uit het tropische Amazonegebied. De maten van de subgroepen *imperator* en *constrictor* uit onze verzameling komen hiermee overeen. Deze geografische variatie in de lichaamsgrootte van de boa's contrasteert met de regel van Bergmann, die zegt dat bij warmbloedige dieren de lichaamsgrootte toeneemt naarmate zij op grotere hoogte of grotere geografische breedte leven (Mayr 1956, 1963), dus in relatief koudere streken. Deze regel baseert zich op de fysiologische eigenschap dat het warmteverlies kleiner is naarmate de verhouding tussen het oppervlak en de inhoud (het volume) van het lichaam kleiner is. Uit een overzicht van zoogdieren en vogels blijkt de regel van Bergmann voor warmbloedige dieren op te gaan (Meiri & Daya 2003).

and females at a particular size, but the magnitude only amounts to 0.007% of the weight at any particular age. Such a small difference is not biologically relevant when compared to the large differences in growth trajectories between males and females. Condition indices are more useful in studies of seasonal or environmental variation in growth. For practical herpetocultural purposes though, the differences are minor. The relationship for regression on the combined data is:

$$\ln(Y) = -8.7235 + 3.2884 * \ln(X)(8)$$

Boa constrictors appear to range from relatively small sizes at higher temperate and subtropical latitudes to the 3 meter plus individuals found in the tropics of Amazonia. Body sizes of the colony *imperator* and *constrictor*'s agree with this cline. The geographic variation in size contrasts with Bergmann's rule that endotherms increase in body size with altitude or latitude (Mayr 1956, 1963). A physiological explanation of reducing heat loss through a smaller surface to volume ratio at lower temperatures has been proposed as the mechanism for this clinal increase in size. A survey of mammals and birds supports Bergmann's rule for homeotherms (Meiri and Daya 2003), i.e. in relatively cooler surroundings.

Ray (1960) proposed that Bergmann's rule may apply to poikilotherm vertebrates as well because they mature at larger sizes in higher latitudes. Atkinson (1994) found a reduction in ectotherm body size with higher rearing temperature in 84% of the cases investigated. However, Ashton and Feldman (2003) document many reptile exceptions to the rule, particularly in lizards





In 1960 stelde Ray dat de regel van Bergmann ook voor koudbloedige gewervelde dieren op zou gaan, omdat deze op hogere breedten pas bij een grotere lichaamsomvang volwassen worden. In 1994 vond Atkinson dat er in 84% van de gevallen sprake was van een relatieve afname in de lichaamsgrootte bij het opgroeien in hogere omgevingstemperaturen.

Ashton en Feldman (2003) stelden bij reptielen echter veel uitzonderingen op deze stelling vast, in het bijzonder bij hagedissen en slangen (Dunham e.a., 1988). Er zijn verschillende mechanismen voorgesteld om de duidelijke omkering van de regel van Bergmann, met name bij de slangen, te verklaren. Eén daarvan is de dieethypothese. Deze houdt in dat de grootte van het roofdier samenhangt met de grootte van de aldaar aanwezige prooi (Boback 2003). Zo zou *Boa constrictor* op hogere breedtegraden met relatief kleinere prooien genoegen moeten nemen dan in de tropen.

In dit artikel wordt een andere verklaring voorgesteld en wel op basis van de voortplantingsstrategie. *Zo hangt de grootte van de worp bij Boa constrictor nauwkeurig af van de grootte van het vrouwtje. Deze relatie is statistisch significant (20 drachten, $p < 0,001$).* Bij vrouwtjes ovuleren er gemiddeld 2,8 eitjes per kg lichaamsgewicht. Uit incidentele waarnemingen lijkt te volgen dat jongen die op lagere breedtegraden worden geboren gemiddeld groter zijn dan die op hogere ter wereld komen.

Voor het meer stabiele klimaat van de tropen kan men verwachten dat de vrouwtjes een langer groeiseizoen bezitten en op een betere voedselvoorziening kunnen rekenen dan op hogere breedtes het geval is. Als

and snakes (Dunham et al. 1988). A number of hypotheses have been advanced to explain the apparent reversal of Bergmann's rule in snakes, including a diet alteration hypothesis where body size correlates with prey size in different parts of the distribution (Boback 2003). *Boa constrictors* may feed on relatively smaller food items at higher latitudes and on larger prey in the tropics.

Another potential explanation having to do with reproductive strategies is advanced here. *Litter size in boa constrictors is strictly dependent on female size as evidenced by twenty pregnancies ($p < 0.001$).* Females ovulate 2.8 eggs on average for every kilogram of body weight. Anecdotal evidence also exists for larger neonate size in low latitude compared to high latitude populations.

In the stable environment of the tropics, females would be expected to have longer growing seasons and more reliable food supplies than do those at higher latitudes. Greater body size, litter number, offspring, and lifespan may be possible in the tropics as a result. All of these traits except large litter size typically are observed in K-selected species (Pianka 1970).

Boa constrictors at high latitudes where strong seasonality drives an unstable environment would be expected to have characteristics of r-strategists: small body size, small offspring, quick maturation, and short lifespan. A study of geographic variation in the ecology of *boa constrictor* might provide real insight into the nature of selection in different environments as well as latitudinal clines in poikilotherm body size.

gevolg hiervan zal de te bereiken lichaams-grootte groter kunnen zijn, evenals de levensverwachting en het aantal en de grootte van de neonaten per worp. Afgezien van het grotere aantal jongen per worp zijn deze eigenschappen waargenomen bij de zogenaamde K-geselecteerde soorten (Pianka 1970) (zie Deel 1: Terminologie).

Op hogere breedtegraden levende *Boa constrictor* zijn aan een sterkere seizoenswisseling onderworpen. Deze minder stabiele omgeving zal maken dat die dieren de kenmerken van een r-strategie zullen vertonen, te weten een kleinere lichaamsgrootte, kleinere jongen, een snellere volwassenwording en een kortere levensduur. Een ecologische studie naar de invloed van de geografische variatie op *Boa constrictor* zou ons een goed inzicht kunnen verschaffen in de selectiemechanismen met betrekking tot de lichaamsgrootte bij koudbloedige dieren binnen verschillende omgevingen en voor verschillende geografische breedtes.

Subcaudale schubben; procentuele variatie van de staartlengte

De verschillen tussen mannetjes en vrouwtjes met betrekking tot het aantal subcaudale schubben (op de onderzijde van de staart) vormen een veel betrouwbaarder aanwijzing voor het geslacht van het dier dan de procentuele lengte van de staart. Dit geldt in het bijzonder voor kleine vrouwtjes. Dit anatomische verschil tussen de seksen is een gevolg van het feit dat de twee hemipenes in de staart zijn opgeborgen. Dit verschil in het aantal subcaudalen vormt daarom géén voorbeeld van seksuele selectie. Dat seksuele selectie daarentegen wél een rol speelt in de groei en in de grootte van *Boa constrictor*, komt in het nu volgende deel aan de orde.

Subcaudal Plates and Tail Proportion

The difference in subcaudal number provides a much more reliable indicator of sex than does tail proportion, especially in small females. This sexual dimorphism is a direct consequence of structural accommodation of the hemipenes in males. As such it is not an example of sexual selection, except perhaps in the trivial sense. Sexual selection does play a part in the growth and size of *boa constrictor* as discussed below.

Growth over Time

Boa constrictor growth is considerably more complex than one might at first think. Considerable dimorphism exists between the sexes, plus growth rate varies depending upon the life stage. Properties considered to be desirable in a model were:

- the design should be biologically meaningful;
- a reasonable fit to observed data should be achieved as measured by r^2 ;
- the number of estimated parameters should be minimized;
- parameters should be interpretable and relevant on a biological basis;
- the model should provide accurate estimates across the range of observations.

Few simple models possess all of these qualities. In addition, the models examined here require specimens of known ages. Interval versions of the growth models (Dunham 1978, Schoener and Schoener 1978) do not require ages and can circumvent this problem, but may be misleading when predicting neonate and adult size unless this information is available independently. The range and variability of *boa constrictor* weight at age data, particularly in females, make accurate models difficult to come by.





Groei als functie van de leeftijd

De groei van *Boa constrictor* is ingewikkelder dan men zo op het eerste gezicht zou denken. Niet alleen zijn er grote verschillen tussen de seksen, maar de groeisnelheid varieert bovendien met de fase van de levenscyclus. Met behulp van een aantal verschillende groeivergelijkingen ('groei-modellen'), werd getracht greep op deze ingewikkelde materie te krijgen. Daarvoor moeten de groei modellen aan de volgende eisen voldoen:

- de structuur ervan moet biologisch relevant zijn;
- een model moet redelijk op de gegevens passen, zoals aangegeven door de statistische parameter r^2 ;
- het aantal te schatten parameters moet minimaal zijn;
- bovendien moeten deze zowel redelijk te interpreteren als biologisch relevant zijn;
- tenslotte moet het model over het bereik van de waarnemingen redelijk nauwkeurige schattingen geven.

Er bestaan maar weinig relatief eenvoudige modellen die hieraan voldoen. Bovendien vereisen alle hier onderzochte modellen dat de leeftijd van elk dier bekend is. Er bestaan wel groei modellen die dit probleem omzeilen door met intervallschattingen te werken (Dunham 1978, Schoener and Schoener 1978), maar die kunnen ons op een dwaalspoor leiden, met name bij de voorspelling van de neonatale en de volwassen grootte. Zowel het bereik als het gewicht van *Boa constrictor* als functie van de leeftijd is heel variabel, wat met name bij de vrouwtjes het geval is. Dit maakt het probleem extra lastig.

Om de groei van *Boa constrictor* redelijk goed te beschrijven, moet het model aan de volgende twee eigenschappen voldoen.

Two model features are necessary to describe *Boa constrictor* growth in an adequate manner. Because the growth trajectories include variable rates during different life stages, *s-shaped curves* generally provide better approximation than do other simpler curves. Models with *asymptotic maxima* also are more appropriate than non-limited functions. Though reptiles often are described as having indeterminate growth, this does not necessarily mean that they grow without limit. Indeterminate processes simply refer to those situations where the endpoint is not fixed. With respect to growth, the term usually is applied to plants where meristematic growth makes form and size largely unpredictable. Its use with respect to animal growth is questionable. The growth rate in boa constrictors clearly declines to near zero in older animals, so asymptotic models are fully adequate to describe their growth. They may never stop growing, but adults grow ever slower and slower as they age.

The logistic and Gompertz models generally provided better fits to the data than did the Von Bertalanffy. In addition, their parameters (G and X_0 , Table 5) have more biological relevance with respect to their interpretation. All models adequately estimated maximum average lengths and weights, but had difficulty with neonate size, particularly the overestimation of weight. The Gompertz curve accommodates asymmetry about inflection point, but this did not appear to aid in the size modeling. It should be noted that the Gompertz inflection point is fixed at 37% of the asymptotic size, and maximal growth may occur well before this. A better fit for smaller size classes might be achieved with a

Omdat de groeisnelheden tijdens het leven variëren, voldoen modellen die een *s-vormig verloop* vertonen beter dan die dit verloop ontberen. Ook voldoen modellen die een *asymptotisch groeimaximum* vertonen beter dan die met een doorgaande groei. Ofschoon van reptielen dikwijls wordt gesteld dat hun groei onbepaald is, betekent dit niet dat er geen bovengrens aan is. De term 'onbepaald' duidt op situaties waarin het eindpunt niet vastligt. Met betrekking tot de groei wordt deze term hoofdzakelijk bij die van planten gebruikt, want hun groei-eigenschappen maken zowel hun vorm als hun grootte in sterke mate onvoorspelbaar. Het is twijfelachtig of dergelijke modellen op de groei van dieren kunnen worden toegepast. De groeisnelheid daalt bij oudere *Boa constrictor* duidelijk naar heel kleine waarden. Daardoor zijn asymptotische groeimodellen geschikt voor de beschrijving van hun groei. Hoewel deze dieren mogelijk nooit met groeien stoppen, gebeurt dit bij volwassen dieren wel steeds langzamer naarmate zij ouder zijn.

Zowel de logist als het model van Gompertz past in het algemeen beter op de gegevens dan de modellen van Von Bertalanffy. Ook was de biologische betekenis van hun parameters (G en X_0 , Tabel 5 in Deel 2) redelijk te interpreteren. Alle modellen gaven adequate schattingen van de gemiddelde maximale lengten en gewichten. Zij hadden echter problemen met de schatting van de grootte van de pasgeboren dieren; die werd namelijk systematisch te zwaar berekend. De curve van Gompertz kan de asymmetrie rond het buigpunt beschrijven, maar dit leverde geen bijzondere hulp op bij de schatting van de groottes. Daar komt bij dat het buigpunt bij Gompertz op 37% van de uiteinde-

four-parameter curve such as the generalized logistic or Richards curve (Richards 1959) that includes an extra factor to determine an unfixed asymmetrical inflection point. Alternatively, subadult growth could be investigated separately. If study constraints permit, the best initial approach might be to model length data using the logistic or Gompertz functions and to investigate growth in weight through the length-weight relationship.

Figure 18 summarizes neonate, age-specific, and asymptotic sizes for male and female boa constrictors. The graph shows that the highest growth rates, especially in length, occur in the first three or four years of life. After this, males approach a maximum of 197 cm and 5.6 kg, while females continue to grow to much larger sizes of 234 cm and 12 kg.

The high relative growth rates in neonates (Part 2, Figures 8 and 9) steadily decline over three to four months. Newborn boa constrictors typically have a large amount of yolk in the gut and do not feed at all for several weeks until they have had their natal shed. Yolk utilization drives the initial high growth rate that declines as the animals transition to solid food during the coming months. Growth rates rebound slightly and are sustained at a relatively high level for the next two years. At three to five years of age, boa constrictors begin to mature and males cease most growth. Females gain an additional thirty percent of their final weight after maturing.

Sexual Selection

Several snake species with female bias in body size have been investigated in the context of sexual selection (Brown and





lijke grootte ligt, terwijl de maximale grootte al veel eerder kan worden bereikt. Met name voor dieren die niet zo groot worden, kan men een betere aanpassing bereiken door een door vier parameters te beschrijven curve te gebruiken, zoals de gegeneraliseerde logist (ook de kromme van Richards (1959) genoemd), die een extra factor bevat om een onbepaald asymmetrisch buigpunt te bepalen. Als alternatieve methode zou men de groei vóór de volwassen toestand apart kunnen analyseren. Wanneer het binnen de beperkingen van de studie past, kan men het beste beginnen met het modelleren van de lengte met behulp van de logist of de functie van Gompertz om vervolgens de gewichtsgroei met de relatie tussen lengte en gewicht te onderzoeken.

In figuur 18 staan de grootte bij de geboorte, de specifieke leeftijdsgroepen en de eindwaarden voor de grootte van mannelijke en vrouwelijke *Boa constrictor* samengevat. Uit deze grafiek blijkt dat de grootste groeisnelheden, met name in de lengte, in de eerste drie tot vier levensjaren optreden. Daarna naderen de mannetjes een maximum van 197 cm en 5,6 kg, terwijl de vrouwtjes langer doorgaan met groeien en daardoor veel groter worden; hun maximum ligt rond 234 cm en 12 kg.

De bij pasgeboren boa's heel hoge groeisnelheid (deel 2, figuren 8 en 9) daalt geleidelijk in de loop van drie tot vier maanden. Pasgeboren *Boa constrictor* hebben veel eigeel in de buik en eten enige weken lang in het geheel niet. Daarmee wachten zij meestal tot na de vervelling van de neonatale opperhuid. De vertering van de dooier bestuurt de initiële hoge groeisnelheid. Deze neemt de komende maanden gelei-

Weatherhead 1999, Prossera *et al.* 2002, Brito and Rebelo 2003). Sexual dimorphism in boa constrictors involves spur development, scalation, body proportions, and phases of growth in both length and weight. Strong differential and opposing selection between the sexes probably accounts for this dimorphism. Males evidently grow quickly early in life and then slow down as they approach a minimally necessary small breeding size. Females, on the other hand, prolong growth after males have stopped and achieve much larger body sizes than males. Litter number depends upon female size, so larger females produce more offspring. The sexual dimorphism in size and growth of the boa constrictor arises from different selective pressures on reproduction in the two sexes.

Conflicting sexual selection on body size and growth for reproductive reasons differs markedly from the two situations generally attributed to this theory (Darwin 1871): increased body size and weaponry in the males of territorial polygynous species (the deer) and male ornamentation resulting from female choice (the peacock). The debate about sexual selection has concentrated on 'positive' male characters such as antlers or ornamental plumage and ignored female characters that are just as important. *Seldom is it recognized that for a male character to be selected in a dimorphic species, an equivalent counterselection must occur to prevent its development in the female.* This mechanism is, after all, the basis for the manifestation of sexual dimorphism in the first place. Hornlessness and drab colorations must be as selectively valuable to females as antlers and bright feathers are to males.

delijk af tijdens de overgang van de dieren op vast voedsel. Dan treedt weer enige versnelling op en blijft de groeisnelheid gedurende de twee volgende jaren relatief hoog. Op de leeftijd van drie tot vijf jaar worden de boa's volwassen en houden de mannetjes min of meer op met groeien. De vrouwtjes gaan er na het volwassen worden nog enige tijd mee door. Zij winnen op die manier zo'n dertig procent aan gewicht.

Seksuele selectie

Verschillende soorten slangen waarbij de vrouwtjes uitgesproken groter zijn dan de mannetjes werden onderzocht op een mogelijke invloed van seksuele selectie (Brown and Weatherhead 1999, Prossera *et al.* 2002, Brito and Rebelo 2003). Het seksuele dimorfisme bij *Boa constrictor* heeft betrekking op de ontwikkeling van de sporen, de verdeling van de schubben, de lichaamsverhoudingen en op de groeifasen, zowel met betrekking tot de lengte als tot het gewicht. Dit dimorfisme berust vermoedelijk op sterke en mogelijk zelfs aan elkaar tegengestelde verschillen in de selectiedruk. De mannetjes groeien vrij vroeg vrij snel, een groei die sterk vermindert wanneer zij de voor de voortplanting minimaal vereiste lichaamsgrootte bereiken. De vrouwtjes groeien daarentegen verder en langer door en worden veel groter dan de mannetjes. Nu berust het aantal jongen per worp op de grootte van het vrouwtje: grotere vrouwen produceren dus meer nageslacht. Het seksuele dimorfisme is daarom het gevolg van de verschillende reproductieve selectiedrukken tussen de seksen.

Deze aan elkaar tegengestelde effecten van de voortplanting op lichaamsgrootte en groei verschillen aanmerkelijk van de twee situaties die normaliter aan de theorie

Fisher (1930) pointed out with regard to sexual selection that "Well-marked sexual differentiation must on this view be ascribed to a condition in which the selective agencies acting on the two sexes oppose each others influence." The outcome of sexual selection through counterselection on the two sexes is a sex-limited trait underlying the dimorphism.

Although female bias in body size relative to males is common in lower vertebrates and invertebrates, it is often simply ascribed to correlated fecundity selection. However, if sexual size dimorphism exists, then sexual selection must be acting on the males as well. In boa constrictors where males grow more quickly as young snakes and mature earlier than do females, the interpretation is that large body size and enhanced egg production is a sex-limited trait of females. Alternatively, small body size, fast early growth, and early maturation represent a sex-limited trait of males.

Acknowledgements

I would like to express my appreciation to prof. dr. A.A. Verveen for his encouragement in putting together this research for publication and for his hard work on translating the manuscript.

References

- Ashton K.G., and C.R. Feldman. 2003. 'Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it'. *Evolution* 57: 1151-1163.
- Atkinson, D. 1994. 'Temperature and organism size - a biological law for ectotherms?' *Advances in Ecological Research* 25: 1-58.
- Bertalanffy, L. von. 1938. 'A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II)'. *Human Biol.* 10: 181-213.
- Boback, S.M. 2003. 'Body Size Evolution in Snakes: Evidence from Island Populations'. *Copeia* 2003(1): 81-94.
- Brett, J.R. 1979. 'Environmental factors and growth.'





van de seksuele selectie worden toegeschreven (Darwin 1871), te weten de toegenomen lichaamsgrootte én bewapening van de man bij territoriale soorten die er een harem op na houden, zoals het hert, en het pronken van de uitgedoste mannetjes op basis van de keus van het vrouwtje, zoals de pauw. De discussie over seksuele selectie heeft zich steeds gericht op 'positieve' mannelijke aspecten, zoals het gewei of het versierende verenkleed, terwijl even belangrijke vrouwelijke eigenschappen werden genegeerd. *Men erkent maar zelden, dat er binnen een dimorfe soort voor de selectie van een mannelijk kenmerk een equivalente tegenselectie moet optreden om de ontwikkeling ervan bij het vrouwtje tegen te gaan.* Dit mechanisme vormt tenslotte toch de primaire basis voor het optreden van seksueel dimorfisme. Het ontbreken van horens of het bezitten van een onopvallend verenkleed moet voor de vrouwtjes een bepaald even grote selectieve waarde hebben als het gewei of het pronkkleed voor de mannetjes heeft. Al in 1930 wees Fisher er in het kader van de seksuele selectie op dat binnen deze visie het optreden van duidelijke verschillen tussen de seksen toe moet worden geschreven aan de omstandigheid dat de selectiedruk tegengestelde invloeden op de twee seksen uitoefent. Het resultaat van de seksuele selectie via tegengestelde selectiedruk op de beide seksen vormt de grondslag voor het seksuele dimorfisme.

Ofschoon de vrouwtjes bij lagere vertebraten en bij invertebraten in het algemeen fors zijn dan de mannetjes, schrijft men dit meestal toe aan een ermee gecorreleerde selectie op de vruchtbaarheid. Als seksueel dimorfisme in lichaamsgrootte bestaat, dan moet de seksuele selectie ook op de man-

Pp. 599-675 in Hoar, W.S., D.J. Randall, and J.R. Brett, Eds. Fish Physiology. Vol. VIII. *Bioenergetics and Growth*. New York: Academic Press.

Boulenger, G.A. 1893 [1961]. *Catalogue of Snakes in the British Museum (Natural History)*. New York: Hafner Publishing Company.

Bowler, J.K. 1977. 'Longevity of reptiles and amphibians in North American collections as of 1 November 1975'. *Soc. Study Amphib. Rept. Misc. Publ. Herpetol. Circular* No. 6: i-iv + 1-32.

Brito, J.C., and R. Rebelo. 2003. 'Differential growth and mortality affect sexual size dimorphism in *Vipera latastei*'. *Copeia* 2003(4): 865-874.

Brown, G.P., and Weatherhead P.J. 1999. 'Growth and sexual size dimorphism in northern water snakes (*Nerodia sipedon*)'. *Copeia* 1999:723-732.

Campana, S.E. and P.C.F. Hurlley. 1989. 'An age- and temperature-mediated growth model for cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) larvae in the Gulf of Maine'. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 603-613.

Campana, S.E., and C.M. Jones. 1992. 'Analysis of otolith microstructure data.' Pp. 73-100 in Stevenson, D.K., and S.E. Campana, Eds. *Otolith Microstructure Examination and Analysis*. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 117.

Darwin, C. 1871 [1981]. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

Davis, W.B., and H.M. Smith. 1953. 'Snakes of the Mexican State of Morelos'. *Herpetologica* 8: 133-143.

Dixon, J.R., and P. Soini. 1986. *The Reptiles of the Upper Amazon Basin, Iquitos Region, Peru*. Part 1. *Lizards and Amphisbaenians*. Part 2. *Crocodylians, Turtles, and Snakes*. Milwaukee, Wisconsin: Milwaukee Public Museum.

Dunham, A.E. 1978. 'Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*'. *Ecology* 59(4): 770-778.

Dunham A.E., D.B. Miles, D.N. Reznick. 1988. 'Life history patterns in squamate reptiles'. Pp. 441-522 in Gans, C., and R.B. Huey, Eds. *Biology of the Reptilia*. Vol. 16. Ann Arbor, Michigan: Branta Books.

Fisher, R.A. 1930 [1958]. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Second Revised Edition. New York: Dover Publications, Inc.

Forcart, L. 1951. 'Nomenclature remarks on some generic names of the snake Family Boidae.' *Herpetologica* 7: 197-199.

Gompertz, B. 1825. 'On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies'. *Phil. Trans. Royal Soc. Lond.* 115: 515-585.

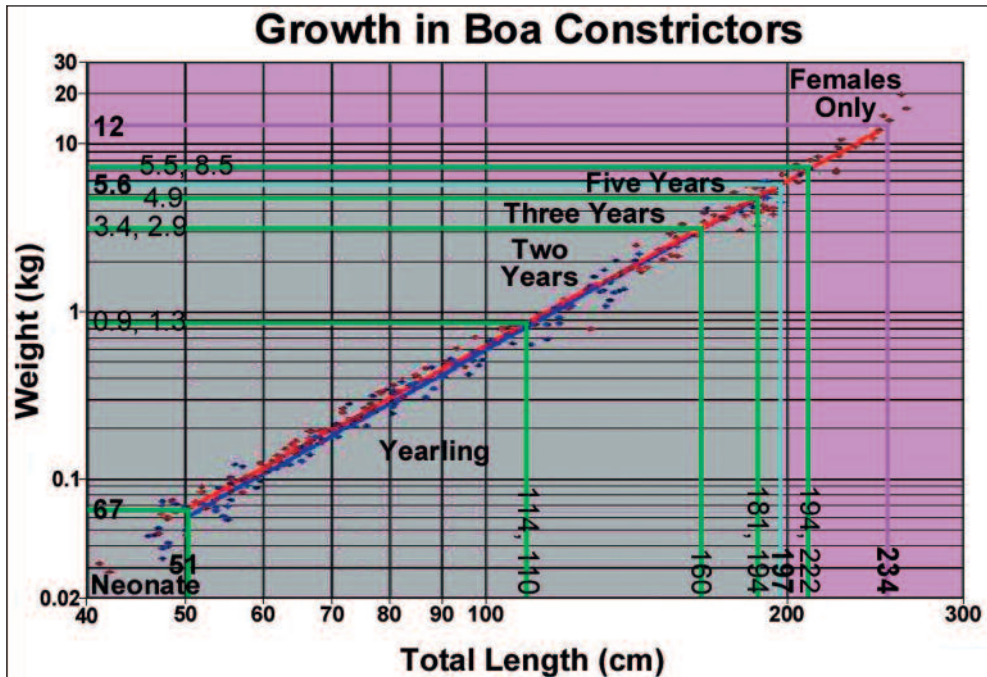
Greene, H.W. 1983. '*Boa constrictor* (boa, béquer, boa constrictor)'. Pp. 380-382 in Janzen, D.H., Ed. 1983.

netjes inwerken. Bij *Boa constrictor*, waar de jonge mannetjes sneller groeien en eerder rijpen dan de vrouwtjes, denkt men dat het forse lichaam en de toegenomen productie van eieren een door het geslacht bepaalde eigenschap van de vrouwtjes is. Maar dan moeten, omgekeerd, het kleinere

Costa Rican Natural History. Chicago and London: The University of Chicago Press.

Hardy, L.M., and R.W. McDiarmid. 1969. *The amphibians and reptiles of Sinaloa, México*. Univ. Kans. Publ. Mus. Nat. Hist. 18: 39-252.

Hoge, A.R., S.A.R.W.D.L. Romano, and C.L. Cordeiro. 1976/1977. 'Contribuição ao conhecimento das serpentes do Maranhao, Brasil. (Serpentes, Boidae, Colubridae e Viperidae)'. *Mem. Inst. Butantan* 40/41: 37-52.



Figuur 18. Grootte en groei

Deze figuur komt overeen met de lengte-gewichtrelatie van figuur 5 uit deel 1, uitgezet aan de hand van vergelijking 1a. Hier zijn de gegevens echter op logaritmische assen uitgezet (te vergelijken met vergelijking 1b in deel 1).

De blauwe lijnen en symbolen geven de gegevens voor mannetjes weer, terwijl de gegevens voor vrouwtjes met rode lijnen en symbolen zijn getekend. De benaderende maximale waarden zijn voor de mannetjes lichtblauw gekleurd en roze voor de vrouwtjes. Bij paren van getallen staat eerst het mannetje genoemd en dan het vrouwtje. Tegen het vijfde levensjaar wijkt de groei bij de mannetjes sterk af van die bij de vrouwtjes.

Figure 18. Size Relationships and Growth

This graph corresponds with the length-weight relationship presented in Figure 5 (Part 1), which was plotted according to equation 1a. Here the data are plotted on logarithmic axes (comparable with equation 1b, Part 1).

The blue line and markers denote male data, while the red line and markers indicate female data. Asymptotic sizes are indicated by the light blue and pink lines for males and females, respectively. Paired values list male size first and then female. Male growth has diverged strongly from female growth by five years of age.





lichaam, de snelle groei tijdens de eerste jaren en de vroege rijping door het geslacht bepaalde eigenschappen van de mannetjes zijn.

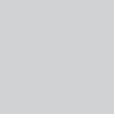
Dankbetuiging

Ik stel er prijs op prof. dr. A.A. Verveen te bedanken voor zijn aanmoedigen om deze onderzoeken te bundelen en te publiceren, evenals voor zijn werk aan de vertaling van het manuscript.

Vertaling uit het Engels:
prof. dr. A.A. Verveen.



- Huff, T.A. 1980. 'Captive propagation of the Subfamily Boinae with emphasis on the Genus *Epicrates*'. Pp. 125-134 in Murphy, J.B., and J.T. Collins, Eds. 1980. *SSAR Contributions to Herpetology* Number 1: 'Reproductive Biology and Diseases of Captive Reptiles'. Lawrence, Kansas: Society for the Study of Amphibians and Reptiles.
- Laird, A.K., S.A. Tyler, and A.D. Barton. 1965. Dynamics of normal growth. *Growth* 29: 233-248.
- Langhammer, P. 1983. 'A new subspecies of boa constrictor, *Boa constrictor melanogaster*, from Ecuador (Serpentes: Boidae). [description of *melanogaster*]. *Trop. Fish Hobbyist* 32: 70-79.
- Lazell, J.D., Jr. 1964. 'The Lesser Antillean representatives of *Bothrops* and *Constrictor*. [description of *nebulosa* and resurrection of *orophias*]. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 132: 245-273.
- Lindsey, C.C. 1966. 'Body sizes of poikilotherm vertebrates at different latitudes.' *Evolution* 20: 456-465.
- Mayr, E. 1956. 'Geographical character gradients and climatic adaptation.' *Evolution* 10: 105-108.
- Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Peters, J.A., and B. Orejas-Miranda. 1970. *Catalogue of the Neotropical Squamate: Part I. Snakes*. United States National Museum Bulletin 297. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Price, R.M., and P. Russo. 1991. 'Revisionary comments on the Genus *Boa* with the description of a new subspecies of *Boa constrictor* from Peru.' *The Snake* 23: 29-35.
- Pianka, E.R. 1970. 'On *r* and *K* selection'. *American Naturalist* 104: 592-597.
- Prossera, M.R., P.J. Weatherhead, H.L. Gibbs, and G.P. Brown. 2002. 'Genetic analysis of the mating system and opportunity for sexual selection in northern water snakes (*Nerodia sipedon*)'. *Behavioral Ecol.* 13(6): 800-807.
- Pütter, A. 1920. Studien über physiologische Ähnlichkeit. VI. Wachstumsähnlichkeiten. *Pflüger Arch. Ges. Physiol.* 180: 298-340.
- Ray, C. 1960. 'The application of Bergmann's and Allen's rules to the poikilotherms.' *J. Morphol.* 106: 85-108.
- Ricker, W.E. 1979. 'Growth rates and models.' Pp. 677-743 in Hoar, W.S., D.J. Randall, and J.R. Brett, Eds. *Fish Physiology*. Vol. VIII. *Bioenergetics and Growth*. New York: Academic Press.
- Richards, F.J. 1959. 'A flexible growth function for empirical use.' *J. Exp. Botany* 10: 290-300.
- Roze, J.A. 1966. *La Taxanómia u Zoogeografía de los Ofidios en Venezuela*. Caracas, Venezuela: Universidad Central de Venezuela.
- Schoener, T.W., and A. Schoener. 1978. 'Estimating and interpreting body-size growth in some *Anolis* lizards.' *Copeia* 1978(3): 390-405.



Schwartz, A., and R. Thomas. 1975. *A Check-List of West Indian Amphibians and Reptiles*. Pittsburgh, Pennsylvania: Carnegie Museum of Natural History.

Smith, H.M. 1943. 'Summary of the collections of snakes and crocodylians made in Mexico under the Walter Rathbone Bacon Traveling Scholarship. [description of *sigma*]'. *Proc. U.S. Nat. Mus.* 43(3169): 393-504.

Stimson, A.F. 1969. 'Liste der rezenten amphibien und reptilien. Boidae (Boinae + Bolyeriinae + Loxoceminae + Pythoninae)'. *Das Tierreich* 89: 1-49.

Stuart, L.C. 1935. 'A contribution to a knowledge of the herpetology of a portion of the savannah region of central Petén, Guatemala'. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 29: 1-56.

Stuart, L.C. 1948. 'The amphibians and reptiles of Alta Verapaz, Guatemala.' *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 69: 1-109.

Stull, O.G. 1932. 'Five new subspecies of the Family Boidae. [description of *amarali*]'. *Occ. Pap. Boston Soc. Nat. Hist.* 8: 25-30.

Wilson, L.D., and J.R. Meyer. 1982. *The Snakes of Honduras*. Milwaukee, Wisconsin: Milwaukee Public Museum.

Zweifel, R.G. 1960. 'Results of the Puritan-American Museum of Natural History Expedition to western Mexico. 9. Herpetology of the Tres Mariás Islands. [synonymized *sigma* with *imperator*]'. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 119: 81-128.

