

---

## VERSCHIL IN GROOTTE EN GEDRAG TUSSEN DE VERSCHILLENDE SEXEN.

Dit artikel is een vrije bewerking van het artikel van Shine, Richard, 1978. *Sexual Size Dimorphism and Male Combat in Snakes. Oecologia* (Berl.) 33:269-277.

Door: Hans van der Rijst, Wolweverslaan 38, De Meern.

Inhoud: Inleiding - Resultaten - Discussie - Vechtende kleine mannen - Niet-vechtende grote mannen - Tot besluit - Bijlage.

### INLEIDING

Bij veel soorten dieren zijn de mannetjes en de vrouwtjes verschillend van grootte. Verschil in grootte - ongeacht of de mannetjes dan wel de vrouwtjes groter zijn - is vaak een gevolg van intrasexuele competitie (wedijver binnen de geslachten). Dit wil zeggen, dat er wedijver ofwel concurrentie plaatsvindt tussen de vrouwtjes onderling, of tussen de mannen onderling. Het meest bekend is in dit verband het onderlinge vechten van de mannen om de vrouwen. Het sterkste (en dat is vaak het grootste) mannetje zal zo'n gevecht meestal winnen en met het vrouwtje paren. Daarmee geeft die sterkste man zijn erfelijke eigenschappen aan het nageslacht door, waardoor de kans dat daaruit grote mannetjes zullen voortkomen, toeneemt. Je zou nu verwachten, dat de mannen binnen zo'n soort voortdurend groter zouden worden, maar dat is natuurlijk niet zo: er zijn weer andere factoren die de groei remmen.

D

---

Bij veel slangen vinden deze gevechten plaats tussen de mannetjes ('male combat'). Deze gevechten heten geritualiseerd of ritueel, omdat het niet meer gaat om echte gevechten, maar om een soort symbolische strijd volgens vaste patronen, waarin wordt uitgemaakt wie de sterkste is, en wie dus met de vrouwtjes mag paren.

Shine heeft de veronderstelling getoetst, dat deze geritualiseerde gevechten bij slangen inderdaad leiden tot het voorkomen van grotere mannetjes.

Om deze hypothese te kunnen toetsen, heeft hij via literatuuronderzoek van zoveel mogelijk soorten achterhaald welk van de twee sexen groter is, en of die soort geritualiseerde gevechten kent. Van veel soorten is echter niet bekend of ze wel of geen rituele gevechten kennen.

## RESULTATEN

Van de 224 onderzochte soorten bleek bij 148 (66%) het vrouwtje groter te zijn dan het mannetje. Rituele gevechten zijn maar bij 33 van de onderzochte soorten bekend. Verschillen in grootte tussen de sexen en rituele gevechten komen binnen alle families voor. Van de 33 soorten die rituele gevechten kennen, hebben meer soorten grotere mannen dan op grond van toeval verwacht mocht worden. Dit steunt de veronderstelling, dat rituele gevechten uiteindelijk leiden tot het verschijnen van grotere mannen.

## DISCUSSIE

De bovengenoemde onderzoeksresultaten doen vermoeden, dat bij slangen het verschil in

---

grootte tussen beide geslachten veroorzaakt wordt door hetzelfde principe dat al bij warmbloedige dieren bekend was, namelijk intrasexuele competitie (wedijver tussen mannen onderling of vrouwen onderling). Hoewel het verband (correlatie) tussen het houden van rituele gevechten en het voorkomen van grotere mannen groot is, is deze lang niet honderd procent. De uitzonderingen vallen uiteen in twee groepen:

- a. soorten met vechtende mannetjes waarbij de vrouwtjes groter zijn (3% van de 224 soorten);
- b. soorten zonder vechtende mannetjes, waarbij de mannetjes groter zijn dan de vrouwtjes (18% van de onderzochte soorten).

Beide groepen worden hieronder apart besproken.

#### VECHTENDE KLEINE MANNEN

Dit verschijnsel komt onder andere voor bij de adder, *Vipera berus*. Shine concludeert dat rituele gevechten alleen niet voldoende zijn om tot grotere mannen te komen. Hij verklaart dit als volgt: bij bepaalde soorten kunnen rituele gevechten leiden tot grotere mannen, maar tegelijkertijd zorgen andere factoren ervoor, dat de vrouwen nog groter worden. De mannen worden dan wel groter, maar halen de vrouwen niet meer in.

Een voorbeeld van zo'n remmende factor is het volgende. Bij de adder zijn er bijvoorbeeld grofweg twee kleurvormen bij de mannen te onderscheiden: de normale met zilvergrijze grondkleur, en geheel zwarte. De zwarte mannen kunnen zich beter en sneller opwarmen en groeien waarschijnlijk daardoor sneller dan de 'wildkleur' mannen. De zwar-

---

te mannen worden dan ook groter. Bij de adder paren de vrouwtjes in de meeste gebieden om het jaar. Er zijn evenveel mannen als vrouwen, maar meer geslachtelijk actieve mannen dan vrouwen! De mannen vechten vaak onderling om de paringsgelegenheid. Het blijkt dat de zwarte mannen (die zwaarder zijn) het gevecht meestal winnen en derhalve met de vrouwtjes paren. Op deze manier zouden er steeds meer zwarte mannen moeten komen. Een remmende factor is echter, dat de zwarte mannen meer opvallen en daardoor vaker ten prooi vallen aan roofvogels dan de wildkleur mannen. De winst die zij boeken door het vaker winnen van de rituele gevechten, gaat dus weer verloren door de grotere kans ten prooi te vallen aan natuurlijke vijanden.

#### NIET VECHTENDE GROTE MANNEN

Dit verschijnsel lijkt verhoudingsgewijs vaak voor te komen (18% van de gevallen). De gegevens zijn echter onbetrouwbaar. Het is bijna zeker dat rituele gevechten bij meer soorten voorkomen dan tot nu toe gerapporteerd is.

Van de 40 soorten die onder deze groep vallen, zijn er 26 afkomstig uit geslachten waarin rituele gevechten wel bekend zijn van andere soorten uit dit geslacht. Al deze 26 soorten vertonen waarschijnlijk ook rituele gevechten.

De overige 14 soorten zijn alle Aziatische soorten, waarvan nog weinig bekend is. Het zou dus heel goed zo kunnen zijn, dat grotere mannetjes zelfs alleen maar ontstaan als gevolg van ritueel vechten.

---

## TOT BESLUIT

De studie van Shine laat zien, dat het verschijnsel van grotere mannen waarschijnlijk het gevolg is van intrasexuele competitie. Het blijft daarnaast echter opvallend, dat bij de meeste slangensoorten de vrouwtjes groter zijn dan de mannetjes. Shine geeft twee interessante suggesties die dit verschijnsel zouden kunnen verklaren.

De eerste suggestie is, dat natuurlijke selectie grotere vrouwtjes bevoordeelt, doordat deze meer (of evenveel maar wel grotere) nakomelingen ter wereld brengen. De tweede suggestie is, dat de natuurlijke selectie kleinere mannen bevoordeelt, doordat ze beweeglijker zijn en op die manier sneller en vaker vrouwtjes kunnen bereiken. Beide hypothesen vullen elkaar aan en zijn allebei in beginsel te toetsen. Juist omdat de evolutie van lichaamsgrootte nog nauwelijks wordt begrepen, is het zinvol Shine's hypothesen te onderzoeken. Dit zou het beste kunnen bij soorten die behoren tot de families *Crotalus*, *Elaphe*, *Naja* en *Vipera*.

## BIJLAGE: LIJST

### Opmerkingen:

1. In de onderstaande lijst geldt de volgende codering: als de mannen groter worden dan de vrouwen, staat er een 1 achter; als de vrouwen groter worden, staat er een 2 achter; is er geen verschil, dan staat er het cijfer 3.
2. Een sterretje achter het cijfer betekent, dat bij deze soort rituele gevechten geconstateerd zijn.
3. Een sterretje achter de naam betekent, dat deze vermelding niet afkom-

stig is uit de lijst van Shine, maar door Hans van de Rijst of Ton Steehouder is toegevoegd.

4. De lijst is uiteraard niet volledig.

*Boidae*

Boa constrictor		2
Charina bottae		2
Chondropython viridis*	2*	
Eryx conicus		2
Eryx johni	2	
Lichanura t. roseofusca		2

*Colubridae*

Achalinus spinalus		2
Amphiesma stolata	2	
Aspidura brachyorros		2
Aspidura trachyprocta		2
Boaedon fuliginonus		2
Boaedon lineatus	2	
Boiga blandingii	3	
Calamaria septentrionalis		2
Calamelaps unicolor		2
Carphophis amoenus		2
Carphophis vermis	2	
Cerberus rhynchops		2
Coluber constrictor		2
Coluber spinalis	2	
Coronella austriaca		3*
Crotaphopeltis hotamboeia		2
Dasypeltis medici	2	
Dasypeltis scabra	2	
Dendrophis pictus	2	
Diadophis punctatus		2
Dinodon flavozonatum		1
Dipsadomorphus ceylonensis		1
Dipsadomorphus trigonatus		1
Dryophis mycterizans		2
Duberria lutrix		2
Elaphe dione		2
Elaphe longissima*		*
Elaphe obsoleta		1*

<i>Elaphe quadrivirgata</i>		1*
<i>Elaphe rufodorsata</i>		2
<i>Elaphe scalaris*</i>	*	
<i>Enhydris bocourti</i>	2	
<i>Enhydris jagorii</i>	2	
<i>Eurypholis major</i>	1	
<i>Farancia erythrogramma</i>		2
<i>Fordonia leucolabia</i>		2
<i>Haplocercus ceylonensis</i>	2	
<i>Helicops schistosus</i>		2
<i>Heterodon nasicus</i>	2	
<i>Heterodon platyrhinos</i>		2
<i>Holarchus formosanus</i>		1
<i>Holarchus violaceus</i>		1
<i>Homalopsis buccata</i>		2
<i>Lampropeltis triangulum</i>	1*	
<i>Lamprophis inornatus</i>		2
<i>Lycodon aulicus</i>		2
<i>Lycodonomorphus rufulus</i>	2	
<i>Macropisthodon plumbicolor</i>		2
<i>Macropisthodon rudis</i>		2
<i>Malpolon monspessulanus*</i>		1*
<i>Masticophis taeniatus</i>		1*
<i>Mehelya capense</i>		2
<i>Mehelya poensis</i>		2
<i>Meizodon semiornatus</i>		2
<i>Natrix maura</i>		2
<i>Natrix</i>	2	
<i>Nerodia</i> (9 soorten)		2
<i>Oligodon ornatus</i>	1	
<i>Opheodrys aestivus</i>		2
<i>Opisthotropis balteata</i>	2	
<i>Opisthotropis latouchii</i>	2	
<i>Oxybelis aeneus</i>	2	
<i>Pareas carinatus</i>	1	
<i>Passerita prasina</i>	2	
<i>Philothamnus irregularis</i>		2
<i>Pituophis melanoleucus</i>	3*	
<i>Psammodynastes pulverentulus</i>	2	
<i>Psammophis condanarus</i>		2
<i>Psammophis subtaeniatus*</i>		1
<i>Pseudoxenon fukiensis</i>		2

Pseudoxenon macrops		1
Pseudoxenon striaticaudatus		1
Prosymna ambigua	2	
Pseudaspis cana		2/3*
Ptyas korros		1
Ptyas mucosus		1
Regina grahami		2
Regina septemvittata		2
Rhabdophis tigrinus		2
Rhodinea flavilata		2
Rhamphiophis oxyrhynchus		3
Scaphiophis albopunctatus		2
Seminatrix pygaea	2	
Sibynophis chinensis		2
Sibynophis collaris		2
Sinonatrix (India, 19 soorten)		2
China, 8 soorten)		2
Maleisië, 4 soorten		2
Sonora episcopa		3*
Spalerosophis cliffordi	2	
Storeria dekayi		2
Storeria occipitomaculata		2
Thamnophis (7 soorten)	2	
Trirhinopholis styani		2
Virginia striatula		2
<i>Crotalidae</i>		
Agkistrodon contortrix	1*	
Agkistrodon halys	2/3	
Agkistrodon hypnale		3
Agkistrodon piscivorus	1*	
Crotalus adamanteus		1*
Crotalus atrox		1*
Crotalus cerastes	2*	
Crotalus durissus	1*	
Crotalus horridus	1*	
Crotalus lepidus	1*	
Crotalus mitchelli		1*
Crotalus ruber		1*
Crotalus scutulatus		1*
Crotalus viridis	1*	



---

Crotalus (20 soorten)		1
(Klauber)		
Sistrurus miliarius		1*
Trimeresurus (12 soorten)		2
<i>Elapidae</i>		
Austrelaps superbus		1
Bungarus candidus	1*	
Bungarus fasciatus		1
Dendroaspis jamesoni		2*
Dendroaspis polylepis		2
Hemiaspis daemellii		3
Hemiaspis signata	3	
Maticora intestinalis		1
Naja haje		1*
Naja	2*	
Naja tripudians		1*
Notechis scutatus	3*	
Pseudechis porphyriacus	1*	
Pseudonaja nuchalis		3
Pseudonaja textilis		3*
Unechis gouldii		1
<i>Hydrophiidae</i>		
Enhydris chinensis		2
Enhydris plumbea	2	
Lapemis curtus		3
Pelamis platurus	2	
<i>Laticaudidae</i>		
Laticaudus colubrina		2
<i>Typhlopidae</i>		
Typhlina nigrescens		2
<i>Viperidae</i>		
Atractaspis irregularis	2	
Amblyodipsas unicolor		2
Atheris nitschei	2	
Atheris squamiger	2	
Bitis arietans		2*
Bitis gabonica		2

---

Bitis nasicornis	2	
Echis carinatus		2
Echis colorata		1
Pseudocerastes fieldi		3
Vipera ammodytes	1*	
Vipera aspis		2*
Vipera berus		2*
Vipera latastei		3
Vipera lebetina		1
Vipera ursinii		2
Vipera xanthina		1