

TAXONOMIE VAN DE WEST-INDISCHE SOORTEN VAN HET GENUS *BOA*

TAXONOMY OF WEST INDIAN SPECIES OF THE GENUS *BOA*

Klaus Bonny

Het genus *Boa* op eilanden

Op het eerste gezicht lijkt het voorkomen van afgodslangen op eilanden en de manier waarop zij daar zijn terechtgekomen een raadsel. Tot op de dag van vandaag worden over enkele eilandpopulaties verhitte discussies gevoerd over de manier waarop zij op 'hun' eilanden zijn terechtgekomen. Wat de meeste populaties betreft, bestaat er nauwelijks of geen twijfel dat zij door de stijgende zeespiegel van hun 'vastelandcollega's' werden gescheiden. Het is een feit dat de zeespiegel sinds de oertijd afwisselend is gestegen en gedaald. Op grote overstromingen volgde een niet minder uitgebreide landvorming. Grote gebieden die nu onder de zeespiegel liggen, behoorden vroeger tot het vasteland. Oorzaak is de continentale drift en de daarmee verbonden stijging en daling van de oceaانبodem, evenals de vorming van gebergten, en deels de vorming van grote ijsvlakten. Van de geschiedenis van de aarde weten we dat in veel perioden waarin gebergtevorming plaatsvond, sprake was van een ijstijd. De laatste grote ijstijd begon met het ontstaan van de landbrug tussen Noorden Zuid-Amerika en de als gevolg daarvan veranderde zeestromingen. De tot dan toe ijsvrije Noordpool bevroor en het ijs breidde zich over grote delen van het noordelijk half-

Klaus Bonny

The genus of *Boa* on islands

The presence of *Boa* on islands and how they managed to get there appears to be an enigma to most of us. Until now the way some of the island populations ended up on 'their' islands was subject to heated debate. Without doubt most of the populations have been separated from their mainland relatives due to rise of sea level. The rise and fall of the sea level since pre-historical times is a documented fact. Huge floods were succeeded by the formation of large new landmass. Enormous areas below sea level today, used to be mainland in the distant past. Such changes can be explained by the drift of the continents and with it the rising and subsidence of the ocean floor and the geological formation of mountains, and, also on great glaciation. The history of the earth shows that eras of mountain formation often coincided with ice ages. The emergence of the land bridges between North- and South America and the resulting change of the water-currents marked the beginning of the last major ice age. The North Pole, until then free of ice, froze and the ice expanded over vast areas of the Northern Hemisphere. Due to desiccation in other parts of this hemisphere enormous woods changed into savannas, which sub-





rond uit. Door uitdrijving van grote delen van de rest van de hemisfeer, veranderden enorme woudgebieden in savannen, waarmee ten slotte ook het ontstaan van de *Homo sapiens* werd ingeleid. Deze ijstijd duurt tot op de dag van vandaag. Vanzelfsprekend was en wordt deze gehele tijdspanne niet gekenmerkt door ononderbroken ijsvorming. Sinds het gat tussen Noord- en Zuid-Amerika is gedicht, zijn er ongeveer dertig min of meer grote ijstijden geweest, die door warmere perioden werden afgelost. De laatste grote periode van glaciatie (verijzing) eindigde ongeveer 12.000 jaar geleden; sindsdien warmt de aarde weer op.

Tijdens de grote verijzingsperioden bevroor een ongelooflijke hoeveelheid water tot ijs, waarvan de lagen kilometers dik waren en bijna het hele noordelijke halfrond bedekten. Er werd zoveel water tot ijs omgevormd, dat de zeespiegel ongeveer 120 tot 160 meter daalde. Zodoende behoorden grote delen van wat tegenwoordig ondiepe zeeën zijn toentertijd tot het vasteland. De 'bergtoppen' van het toenmalige vasteland vormen tegenwoordig de eilanden die (min of meer) nabij de kust liggen. Sinds de publicatie van 'Island Life' van Wallace (1880) worden de eilanden als volgt ingedeeld:

1. Oceanische eilanden zijn niet door een continentaal plat met een continent verbonden en zijn nooit verbonden geweest met het vasteland
2. Continentale eilanden zijn door een continentaal plat verbonden met een continent en waren door de sterke zeespiegeldalingen tijdens de ijstijden verbonden met het vasteland of kwamen daardoor niet al te ver buiten de kust te liggen.

Sommige archipels of eilandengroepen zijn niet eenduidig tot één van de twee categorieën te rekenen.

sequently resulted in the rise of the *Homo sapiens*. This Ice Age has lasted to this day and is apparently not characterised by uninterrupted ice-formation. Since the divide between North and South America has been filled, approximately 30 ice ages have passed, all interspersed by warmer episodes. The last great glacial period ended approximately 12,000 years ago, since then the earth has been warming again.

During the great glacial periods huge quantities of water froze, layers of ice several kilometres thick covered most of the Northern Hemisphere, resulting in a fall of sea level of about 120-160 meters. As a consequence a large area of what we know as shallow sea was at that time part of the main land. The tops of the mountains of that former main land are now the islands off our mainland coasts. Wallace (1880) in his 'Island Life' publication classified islands as:

1. Oceanic islands; not being part of the continental shelf and never being connected to the main land
2. Continental islands; being a part of the continental shelf which, due to sea level fall during the ice ages became part of the main land or at least were not far separated from its coastline.

Some archipelagos or groups of islands are part of one or the other definition.

Evolution and Island Boas

Island boas, separated from the main land and therefore from the primary gene pool, are in general more threatened with extinction than boas from the main land, depending on the size of the island and the number of isolated individuals. Their smaller number alone makes them less resistant to selection pressure. Generally islands when com-

Eilandboa's en de evolutie

De zo van het vasteland en daardoor van een groot deel van de genenpool afgescheiden eilandboa's zijn in het algemeen (al naar gelang de grootte van het eiland = het aantal geïsoleerde individuen) sterker met uitsterven bedreigd dan boa's van het vasteland. Alleen al vanwege hun kleiner aantal zijn ze minder goed bestand tegen crises. Door de bank genomen hebben eilanden in vergelijking met even grote gebieden op het vasteland een grotere soortenarmoede. Dit wordt evidenter bij eilanden die verder uit de kust liggen, doordat deze voor dieren vanaf het vasteland moeilijker te bereiken zijn. Eilandboa's maken vaak een snellere evolutie door naarmate

- a. het eiland kleiner is (= hoe minder individuen voldoende voedsel kunnen vinden),
- b. het eiland verder van het vasteland is verwijderd.

Deze theorie mag men niet zonder meer als algemeen geldend beschouwen (men kan niet bij alle populaties uitgaan van een isolatie in de engste betekenis van het woord en evenmin is menselijke invloed in alle gevallen uit te sluiten; zie ook de opmerkingen over de boa-populaties van St. Andres evenals die van Providencia en St. Catalina (zie blz. 55 in *Die Gattung Boa*), maar gaat in de meeste gevallen toch wel op, te meer daar een kleine genenpool op een eiland minder weerstand biedt aan genetische veranderingen dan op een groot eiland of op het vasteland. Eilandboa's onderscheiden zich qua grootte vaak van hun soortgenoten op het vasteland; volgens de regels zouden de dieren op een eiland kleiner moeten blijven. Maar dit is zeker geen wet van Meden en Perzen en is zeer zeker afhankelijk van de grootte van het eiland en het voedselaanbod.

pared with equal sized areas on the main land have less biodiversity. Biodiversity decreases on islands that are more distant from the coast, because they are more difficult to reach from the main land. Therefore, Island boas underwent a differing rate of evolution depending on:

1. The size of an island (the smaller an island is fewer individuals are capable of finding sufficient food);
2. the farther away an island is from the main land.

Of course, this theory cannot be generalised. One cannot assume isolation in its narrowest sense effects all island-populations, neither should human influence be excluded in all cases; see the remarks about boa-populations of St. Andres as well as those of Providencia and St. Catalina (page 55 in *Die Gattung Boa*). In general this theory seems to be valid, all the more so because a small gene pool on an island is less resistant to genetic change compared to the main land. Island boas often differ in size from their conspecifics on the main land; in accordance with the rules island specimens should be smaller in size. But this statement cannot be generalised and is more dependent on the size of the island and the food supply.

The works of Edward Drinker Cope should also be considered; presuming that with evolution animal groups produce larger individuals. Vigorous boa populations, which are not distinguished as dwarfs, are definitely present on islands of less than one square kilometre (250 acres) in size. It is probably more applicable that a limited food supply favours the survival of smaller sized boas which are more easily satisfied; a larger population of small boas has a greater chance of survival than a small





Verder dient men de wet van Edward Drinker Cope in gedachten te houden. Die stelt, dat diergroepen in de loop der evolutie steeds grotere soorten voortbrengen. Vitale populaties van boa's, die zich juist niet door dwergvormen onderscheiden, zijn ook te vinden op eilanden van minder dan één vierkante kilometer oppervlak. Algemeen geldend is waarschijnlijk wel, dat bij een beperkt voedselaanbod boa's overleven kunnen die op grond van hun geringere omvang sneller voldaan zijn en dat grotere populaties van klein blijvende afgodslangen een grotere overlevingskans hebben dan kleine populaties van grote individuen.

Ten slotte dient men nog te bedenken, dat op eilanden eerder inteelt voorkomt, die al naar gelang het aantal individuen, mogelijk kan leiden tot vermindering van de lichaamsomvang en vitaliteit. Uiteindelijk kan men de bovenstaande theorieën slechts van geval tot geval, dus van eiland tot eiland, beoordelen. Maar het grootste gevaar dat de eilandpopulaties vandaag de dag bedreigt, is niet inteelt, natuurrampen, een verminderd voedselaanbod of iets dergelijks, maar de mens.

Over de oorsprong en status van de onderfamilie Boinae op de West-Indische eilanden

De vraag naar de oorsprong van de meeste reptielen op de West-Indische eilanden leidt met name onder Amerikaanse herpetologen en paleobiologen tot verhitte discussies. Al decennia houdt de wetenschap zich bezig met de vraag of de verspreiding via land ('vicariance') of via drift over zee ('dispersal'), of vanuit Midden-Amerika of vanuit Zuid-Amerika plaatsvond – en het ziet er niet naar uit dat deze discussie in de

population of large individuals. Finally inbreeding should be considered. This is a greater risk on islands which, depending on the number of individuals, could result in reduction in body size and vitality. These theories should be judged on an individual basis, e.g. from island to island. The greatest threat of island populations today is not inbreeding, natural disaster, a reduced food supply or such like, but Man.

The origin and status of the subfamily Boinae in the West Indies

The question of the origin of most reptiles of the West Indies, especially amongst American herpetologists and paleo-biologists, leads to controversial discussion. For decades science has questioned if distribution took place by land (vicariance) or drift over the sea (dispersal) originating from Middle America or from South America – it does not look like this discussion will be finalised in the near future. This article does not address this concept in depth and the possibilities of distribution will only broadly be discussed. A detailed account of the theories of distribution would require too much space.

Dispersion on land ('Vicariance')

The Proto-Antilles

At the end of the Mesozoic/ beginning of the (Cenozoic) a land connection between North and South America should have existed (see page 11 in *Die Gattung Boa*, chapter *Stammesgeschichte*). Geologically there is no evidence for such a land bridge, but zoogeographically it is a fact. At the end of the Palaeocene this land bridge either had been flooded (Savage, 1966) or it had broken into pieces, parts having drifted eastwards. The West Indian Islands (the

nabije toekomst kan worden gesloten. Hier kan slechts in grote lijnen op de mogelijkheden van de verspreiding worden ingegaan, zonder de kennis waarvan de thematiek niet verder zou kunnen worden uitgediept. Een diepgaande beschrijving van de verspreidingstheorieën zou echter veel te veel ruimte vergen.

Verspreiding over het land ('Vicariance')

De Proto-Antillen

Al tegen het einde van de middentijd van de aardgeschiedenis (Mesozoïcum) / begin van de nieuwe tijd (Cenozoïcum) moet er een landverbinding tussen Noord- en Zuid-Amerika hebben gelegen (zie blz. 11 e.v. in *Die Gattung Boa*, hoofdstuk 'Stammesgeschichte' (afstamming)).

Geologisch bestaat er geen bewijs voor deze landbrug, maar zoögeografisch is hij een feit. Tegen het einde van het Paleoceen is deze landbrug óf overstroomd (zie met name voor de herpetofauna van Midden-Amerika: Savag, 1966), óf hij is in stukken gebroken, waarbij de delen oostwaarts zijn afgedreven. De West-Indische eilanden (de Grote en Kleine Antillen) dreven af op de Caribische Plaat, die tussen Noord- en Zuid-Amerika door platentektoniek naar het oosten verschuift. De driftsnelheid is in het zuidelijke deel van de plaat hoger dan in het noorden; de oostelijke boog van de Antillen krijgt daardoor aan de zijde van de Atlantische Oceaan zijn ronde, buikige vorm. De tektonische bewegingen duren tot op de dag van vandaag voort, wat af en toe leidt tot aardbevingen en vulkaanuitbarstingen (het laatst op Montserrat). De hypothese van Rosen (1975, 1985) stelt, dat de huidige Grote Antillen tegen het einde van het Krijt (andere aanhangers van deze hypothese gaan uit van het begin respectievelijk midden van het Paleoceen) de plek



*Huidige zeestromen in het Caribisch gebied.
Present currents in the Caribbean area.*

Greater and Lesser Antilles) positioned on the Caribbean Plate, which itself moved eastwards. The drift velocity of the south part of the plate was greater than the north part; the eastern bow of the Antilles therefore developed a round, belly like shape at the side of the Atlantic Ocean. The tectonic movement continues to this day, which occasionally leads to earthquakes and volcanic eruptions (recently on Montserrat). The hypotheses of Rosen (1975, 1985) stated that the present Greater Antilles configured this land bridge, although not necessarily at the present connection points, at the end of Cretaceous (some followers of



*De Proto-Antillen ongeveer 55 miljoen jaar geleden.
The Proto-Antilles about 55 million years ago.*





van deze landbrug vormden (hoewel niet noodzakelijkerwijze op de huidige verbindingpunten) en in de loop van miljoenen jaren naar hun huidige plek zijn gedreven. Een deel van de fauna (respectievelijk voorouders) van de huidige Antillen zou dus met 'droge voeten' naar zijn toenmalige woongebied zijn getrokken. De overeenkomsten tussen de litorale fauna van de Antillen en die van de Midden-Amerikaanse kusten van de Grote Oceaan pleiten voor deze theorie (Sedlag 1995).

De Aves-rug

MacPhee & Iturralde-Vinent (1994) wezen op een andere mogelijke landbrug, de zogeheten Aves-rug (Aves-eilanden). Deze atollen zouden in het Oligoceen een verbinding tussen het noorden van Zuid-Amerika en de Grote Antillen hebben gevormd. Het bestaan van zulk een landverbinding verklaarden MacPhee & Iturralde-Vinent (1994) door het sterke dalen van de zeespiegel zo'n dertig miljoen jaar geleden. Door het stijgen van de zeespiegel in het late Oligoceen (27 miljoen jaar geleden) en het latere dalen van de Aves-rug, zou deze verbinding, als ze al heeft bestaan, slechts van korte duur zijn geweest. Ook als vandaag de dag grote delen van deze rug diep in het water liggen, dan nog is de mogelijkheid van een dergelijke verbinding op zijn minst geologisch gezien niet ondenkbaar.

Daarbij moet worden aangetekend dat de Proto-Antillen en/of de Aves-rug misschien geen onafgebroken landbrug vormden, maar verscheidene, nabij gelegen eilanden vormden. Met name wat de Aves-rug betreft is dit waarschijnlijk. Fossiele vondsten op de Grote Antillen van onder meer grondluiaards uit het Pleistoceen rechtvaardigen de conclusie dat er een landverbinding, in



*De West-Indische eilanden van Trinidad tot Antigua.
The West Indian islands from Trinidad to Antigua.*

welke vorm dan ook, tussen Midden- en/of Zuid-Amerika en de Grote Antillen bestond.

Verbreiding over het water door middel van drift ('Dispersal')

Vanuit Midden-Amerika

Als men uitgaat van de huidige geografische en oceanische feiten, dan zouden twee routes in aanmerking kunnen komen: Route 1: van het schiereiland Yucatan (Mexico) naar Cuba;

Route 2: van Nicaragua / Honduras (inclusief de heden ten dage onder water liggende grote Mosquito-bank, die 50 tot 200 meter diep ligt en tot ver in de Caribische Zee reikt) naar Cuba en / of Jamaica.

Doordat de zeespiegel in het verloop van het Cenozoïcum meerdere malen sterk is gedaald en daarna weer is gestegen, waren de Antillen via de toen smallere zeestraten gemakkelijker te bereiken dan nu. Maar houdt men rekening met de (huidige) zee-stromen, dan lijkt het schiereiland Yucatan minder voor de hand te liggen als springplank naar Cuba.

Noordelijk Zuid-Amerika

Rekening houdend met de (huidige) zee-stromen, lijkt verbreiding via drift vanuit het noordelijke deel van Zuid-Amerika naar de Grote Antillen zeer zeker mogelijk. De gemiddelde afstand bijvoorbeeld vanaf het vasteland van Colombia naar Cuba bedraagt circa 1200 km. Zo'n afstand, op vloten (o.a. boomstammen), zou voor in het bijzonder hongerkunstenaars zoals reuzenslangen geen onneembare hindernis zijn, zeker niet doordat de stroomsnelheid tot 3 km per uur aanzienlijk is. De voorouders van de geslachten *Epicrates* en *Tropidophis* zouden volgens aanhangers van de driftheorie (zie ook o.a. Tolson & Henderson

this hypothesis think at the early or central Palaeocene). It would have taken millions of years to drift towards their present locations. Part of the fauna (ancestors) of the present Antilles should therefore have migrated towards their present territories 'on dry feet' across land. The resemblance between littoral fauna of the Antilles and that of the Central American coastline of the Pacific Ocean are evidence for this theory (Sedlag, 1995).

The Aves-back

Macphee & Iturralde-Vinent (1994) indicated a different possible land bridge, the so-called Aves-back (Aves islands). These atolls would have shaped a connection between the north of South America and the Greater Antilles during the Oligocene. The existence of such a land connection was explained by MacPhee & Iturralde-Vinent (1994) by the dramatic fall of sea level about thirty million years ago. Due to the rise of sea level at the end of the Oligocene (27 million years ago) and the subsequent decline of the Aves-back this connection, had it ever existed, only appeared for a short period of time. Whilst today large parts of the Aves-back lay deep under sea, the possibility of such a connection at least in geological terms is not unthinkable.

It should be noted that the Proto-Antilles and/or the Aves-back may not have shaped a continuous land bridge, but have consisted of several, dispersed islands close to each other. This sounds plausible, particularly regarding the Aves-back. Fossil findings at the Greater Antilles of e.g. ground sloth's from the Pleistocene justify the conclusion that a land connection between Central and/or South America and the Antilles, in whatever form, once existed.





1993) op deze wijze vanuit het noorden van Zuid-Amerika naar de Grote Antillen gekomen zijn. Ook voor de voorouders van het geslacht *Boa*, ook als ze daar recent niet meer voorkomen, zou dit daardoor niet onmogelijk zijn geweest.

Oostelijk Zuid-Amerika

Een kolonisatie vanuit Zuid-Amerika via drift, vooral naar de Kleine Antillen (Kleine Antillen = van Grenada in het zuiden tot aan de Maagdeneilanden in het noorden), wordt voor enkele daar inheemse reptielen aannemelijk geacht. De oorsprongsregio van deze landverhuizers is echter niet, zoals een blik op de kaart zou doen vermoeden, het nabijgelegen Zuid-Amerikaanse vasteland (het noordoosten van Venezuela, als ook de continentale eilanden Trinidad en Tobago), maar de kustgebieden in het oosten van Zuid-Amerika. Hier zouden grote rivieren zoals de Orinoco in Venezuela en in het bijzonder de rivieren van de Guyana's zoals de Essequibo, Corantijn en Marowijne en natuurlijk ook de Amazone als 'genen-leverancier' belangrijk kunnen zijn. De via deze rivieren in de Atlantische Oceaan terechtgekomen boomstammen of vlotten, zouden op de heersende Equatoriale stroming richting de Kleine Antillen gedreven zijn en met wat geluk daar zijn aangespoeld. Lazall (1964), maar ook andere, recentere wetenschappers (Tolson & Henderson 1993; Hedges 1996) verklaarden de aanwezigheid van de geslachten *Corallus* en *Boa* op de Kleine Antillen op basis van zeestromingen. Zowel Tolson & Henderson (1993) als Hedges (1996) gaan uit van een recente kolonisatie van de eilanden en baseren zich daarbij op de geringe verschillen tussen de dieren op de eilanden en het vasteland. Hedges (1996) gaat ervan uit, dat beide geslachten tussen de 0-2 miljoen jaar geleden

Dispersion over water by means of drifting ('Dispersal')

From Central America

If we assume the present geographical and oceanic facts, two routes should be considered:

Route 1: from the Yucatan Peninsula (Mexico) towards Cuba;

Route 2: from Nicaragua / Honduras (including the present submerged greater Mosquito-bank, that is situated 50 to 200 meter (160-655 feet) deep and stretches far into the Caribbean Sea) towards Cuba and/or Jamaica.

Due to the repeated dramatic rise and fall of sea level during the Cenozoic, the Antilles were easier to reach through narrow straits of that period than nowadays. If we consider the (present) currents, the Yucatan Peninsula seems less obvious as a springboard towards Cuba.

Northern South America

Considering the (present) currents, dispersion via drifting from the northern part of South America towards the Greater Antilles seems possible. The average distance between the mainland of Colombia and Cuba is approximately 1200 km (750 miles). Such a distance on rafts (*i.e.* tree-trunks) would not be an insurmountable obstacle for giant snakes that do not require to feed for prolonged periods. This is even more probable with a current speed of up to 3 km/h (1.9 m/h). Followers of the Drift-Theory (Tolson & Henderson, 1993) consider the ancestors of the genera *Epicrates* and *Tropidophis* to have migrated from the north of South America towards the Greater Antilles. This may also have occurred to ancestors of the genus *Boa*, even though they do not appear on the Greater Antilles today.

op de betreffende eilanden arriveerden. Lazell (1964) spreekt in zijn werk over *orophias* en *nebulosa* in het geheel niet over een gering verschil.

Voor het geslacht *Corallus* (hier: *enydris*, 1995) werd het vermoeden van verspreiding door middel van drift vanuit oostelijk Zuid-Amerika versterkt, toen DNA-analyses een engere verwantschap tussen de populaties van de Kleine Antillen en de Guyana's aantoonde dan met de populaties van het nabij gelegen vasteland (Henderson & Hedges 1995). Dat de verschillen met de vastelandsvormen echter toch niet zo 'gering' zijn als voorheen werd aangenomen, toonde de taxonomische revisie van de voorheen nog als monotypisch beschouwde soort *Corallus hortulanus* (voorheen: *enydris*) (Henderson 1997a). De populaties op St. Vincent (nu *Corallus cookii*) en Grenada als ook de Grenadinen (nu *Corallus grenadensis*) kregen zo soortstatus.

De verbreidingstheorieën over het geslacht *Boa* en zijn status op Saint Lucia, Dominica en Antigua (†) een vergelijking

(† = uitgestorven, fossiel bewijs)

Verbreiding vanuit Zuid-Amerika

De degradatie van *Boa orophias* tot ondersoort (en de eerste beschrijving van *nebulosa* tot ondersoort) door Lazell (1964) is alleen gebaseerd op het argument van de klinale verspreiding (met inachtneming van het soortenconcept van Simpson 1961).

Een klinale verspreiding betekent hier: geografisch van het zuiden naar het noorden, dus van het vasteland, inclusief de continentale eilanden Trinidad en Tobago (*Boa constrictor constrictor*) naar St. Lucia (*Boa*

Eastern South America

Colonisation from South America via drifting, especially towards the Lesser Antilles (Lesser Antilles – from Grenada in the south towards the Virgin Islands in the north) is considered to be plausible for some of the indigenous reptiles. The region of origin for these emigrants is not, as could be speculated from the maps, the nearby mainland of South America (the north-east of Venezuela and the continental islands of Trinidad and Tobago), but the coastal areas of eastern South America. Here the great rivers like the Orinoco in Venezuela and particularly rivers from the Guyanas like the Essequibo and the Courantyne as well as the Maroni River and of course the Amazon could have been important 'gene deliverers'. Tree trunks that reached the Atlantic Ocean through these rivers might have drifted on the equatorial flow towards the Lesser Antilles and with a little luck might have washed ashore. Lazell (1964) and also more recent scientists (Tolson & Henderson, 1993; Hedges, 1996) stated the presence of genera *Corallus* and *Boa* on the Lesser Antilles were based on these currents. Tolson & Henderson (1993) as well as Hedges (1996) assumed a 'recent' colonisation of the islands and rely on the few differences between the animals on the islands compared to those on the mainland. Hedges (1996) assumed both genera reached the specific islands approximately 0-2 million years ago. Lazell (1964) in his work on *Boa orophias* and *Boa nebulosa* on no account did speak about minor differences

When considering the genus *Corallus* (previously: *Corallus enydris*, 1995) the presumed dispersion by means of drifting from eastern South America was enhanced after DNA-analyses proved a narrower relation-





orophias), vervolgens van St. Lucia naar Dominica (*Boa nebulosa*). Lazell (1964) gaat echter in zijn werk alleen in op de 'voor de hand liggende' mogelijkheid. Hij beschouwt als oorsprongsregio van de *Boa*-populaties op Dominica/St. Lucia het Zuid-Amerikaanse vasteland, ergo *Boa constrictor constrictor*. Als vergelijkingsmateriaal neemt hij een exemplaar uit Trinidad (MCZ 6106). Men kan tegenwoordig als bewezen beschouwen, dat de zeestroom een bij Trinidad of het vasteland van het noorden van Venezuela naar zee gedreven boomstam (o.i.d.) niet noordwaarts naar de Kleine Antillen, maar westwaarts in de Carabische zee zou laten drijven. De 140 km brede zogenoemde 'Bond-linie' (genoemd naar de West-Indische ornitholoog James Bond, die als eerste de grote verschillen tussen de vogels van Tobago en Grenada opmerkte - zie voor nadere informatie over dit thema Murphy [1996]) tussen Tobago en Grenada, vormt een geweldige barrière tussen de fauna van Zuid-Amerika en die van de Kleine Antillen. Als kolonisatie vanuit Zuid-Amerika door middel van drift heeft plaatsgevonden, dan zal die dankzij de equatoriale stroming vanuit het oosten van Zuid-Amerika tot stand zijn gekomen (zie de uiteenzettingen over *Corallus hortulanus*). Dit wordt hier voor de goede orde genoemd, omdat men er tegenwoordig vanuit gaat, dat de populaties van *Boa constrictor constrictor* op Trinidad identiek zijn aan die uit de Guyana's (zie eveneens de uiteenzettingen over *Corallus hortulanus*).

Lazell (1964) neemt dus aan, dat de twee eilandvormen zich in het kader van een klinale verspreiding (zie boven) hebben ontwikkeld. Een ondersoort, zoals Lazell (1964) zelf benadrukt, geldt als een geografische variant binnen een soort, die een groot ver-

ship between the populations of the Lesser Antilles and Guyana than with the populations of the nearby main land (Henderson & Hedges, 1995). That the genetic differences between the Lesser Antilles and the main land populations were not as minor as previously was assumed the taxonomical revision of the previously monotypic species *Corallus hortulanus* (previously: *Corallus enydris*) was proved otherwise (Henderson, 1997a). In this way the populations in St. Vincent (today: *Corallus cookii*) and Grenada as well as the Grenadines (today: *Corallus grenadensis*) got their species status.

Theories of dispersion of the genus *Boa* and its status on Saint Lucia, Dominica and Antigua (†) – a comparison

(† = extinct, fossil proof)

Dispersion from South America

The reclassification of *Boa orophias* to a subspecies (and the initial description of *nebulosa* as a subspecies) by Lazell (1964) was based upon the argument of kinal distribution (gradual phenotypic variation) based on the concept of species by Simpson, (1961). Here a kinal distribution means: geographically from south to north, in other words from the main land, including the islands of Trinidad and Tobago (*Boa constrictor constrictor*) towards St. Lucia (*Boa orophias*), and subsequently from St. Lucia towards Dominica (*Boa nebulosa*). Lazell (1964) only assumed obvious possibilities in his work. He considered the original region of the *Boa*-population of Dominica/St. Lucia as the South American main land, i.e. *Boa constrictor constrictor*. He used a specimen from Trinidad (MCZ 6106) for comparison. Today it could be determined that a tree trunk would not be

spreidingsgebied heeft, waarbij aan drie hoofdcriteria moet worden voldaan:

1. de ondersoort moet morfologisch goed te onderscheiden zijn;
2. soort en ondersoort dienen onder elkaar vruchtbaar te zijn;
3. de continuïteit van de uitwisseling van genen moet gewaarborgd zijn.

Volgens Simpson (1961) leidt een geografische isolatie ooit eens tot breuk in de continuïteit van de evolutionaire functie, doordat de continue uitwisseling van genen niet meer is gewaarborgd. Lazell (1964) erkent dat hij, indien *Boa nebulosa* niet op Dominica aanwezig zou zijn geweest, *Boa orophias* als volwaardige soort zou hebben beschouwd (om de theorie van een klinale verspreiding overeind te houden, zijn noodzakelijker- en logischerwijze ten minste drie populaties nodig).

Wat betreft de dorsale schubbenrijen en het aantal zadelvlekken, is het vermoeden van klinale verspreiding correct, maar wat betreft de ventrale schubben gaat deze theorie niet op. Het feit dat *Boa orophias* met betrekking tot het hoge aantal ventrale schubben (281) niet als intermediair tussen *Boa constrictor constrictor* (238) en *Boa nebulosa* (268, = gemiddelden) kan worden beschouwd, wordt door Lazell (1964) weliswaar benadrukt, maar desondanks is dit tamelijk opvallende verschil voor hem niet voldoende om zijn mening te herzien. Ook houdt Lazell (1964) in zijn werk geen rekening met de mogelijkheid dat beide populaties 'hun' eilanden onafhankelijk van elkaar en op verschillende tijdstippen zouden kunnen hebben bereikt, en *Boa nebulosa* vanwege de grotere differentiëring al (veel) langer op Dominica aanwezig zou kunnen zijn dan *Boa orophias* op St. Lucia.

propelled by the currents from the coast near Trinidad or the main land of Venezuela towards the northern Lesser Antilles, but west, towards the Caribbean Sea. The 140 km (87 mile) wide 'Bond Line' - named after the West-Indian ornithologist James Bond, the first man to discover the main differences between birds from Tobago and Grenada (Murphy, 1996) that is found between Tobago and Grenada creates a massive barrier between the fauna of South America and that of the lesser Antilles. If colonisation from South America had taken place by drifting, then this would be due to the equatorial currents occurring from the east of South America. This is noted here, because today it is assumed the population of *Boa constrictor constrictor* on Trinidad to be identical to that from Guyana (see the above section regarding *Corallus hortulanus*).

Lazell (1964) assumed the two island forms had developed on the basis of klinale dispersion (see above). According to Lazell (1964) a subspecies, is a geographical variant within a species with a large distribution, where three main criteria have to be met:

1. the subspecies must be morphologically distinguishable;
2. species and subspecies are mutually fertile;
3. the continuity of the gene pool must be guaranteed.

According to Simpson (1961) geographical isolation will eventually result in a breach of the continuity of evolutionary function, because the continuous exchange of genes is no longer guaranteed. Lazell (1964) recognised, if *Boa nebulosa* was not present in Dominica, he would have classified *Boa orophias* as a full species (to support the





Lazell (1964) heeft in zijn werk de voors en tegens tegen elkaar afgewogen; hij twijfelde echter wel over de inschaling als soorten of ondersoorten, zoals uit zijn slotopmerkingen blijkt. Hij benadrukt wel dat, indien een geografisch en reproductief geïsoleerde, duidelijk te onderscheiden populatie als ondersoort wordt beschouwd, dit enkel als een vermoeden mag worden gezien. '[...]Zelfs vanuit conservatief oogpunt beschouwd, kwalificeert zich deze vorm als een zelfstandige soort totaal [...]!' De zeer zeker geenszins geringe afwijkingen van de beide populaties onder elkaar, maken onder het gezichtspunt van een pas 'recente' kolonisatie (zie boven) een klinale verspreiding twijfelachtig. Als de verspreiding klinaal was, dan zou ze toch van oudere datum moeten zijn. Terwijl *Corallus* op zijn minst een onafgebroken kolonisatie van Granada tot St. Vincent kan laten zien, gaapt er tussen St. Lucia en Dominica een 'gat' in de vorm van het Franse Antilleneiland Martinique. Het feit dat op Martinique het geslacht *Boa* ontbreekt, ondersteunt de theorie van de klinale verspreiding in elk geval niet. Het af en toe opduikende gerucht dat een vertegenwoordiger van het geslacht *Boa* op Martinique voorkomt en in fenotype noch op *Boa orophias* noch op *Boa nebulosa* zou lijken, is nergens op gebaseerd. Bij de inheemse bevolking is een dergelijk grote slang niet bekend en evenmin zijn in de vermoedelijke habitats aanwijzingen te vinden dat zulke slangen op het dichtbevolkte eiland voorkomen. De zeestromen verlopen al miljoenen jaren niet anders dan tegenwoordig. Regelmatig woeden er krachtige tropische stormen; daarbij worden tonnen drijvend materiaal vanaf de grote en kleine rivieren van Zuid-Amerika in de Atlantische Oceaan gespoeld, die dan op de Equatoriale stroming in de richting van de Kleine Antillen

theory of klinal distribution, it is necessary and logically that at least three populations are required).

Regarding the dorsal line of scales and the number of saddle patches the presumption of klinal dispersion is correct, but for the ventral scales this theory does not fit. The fact that *Boa orophias* with its high number of ventral scales (average 281 scale count), cannot be considered an intermediate between *Boa constrictor constrictor* (average 238 scale count) and *Boa nebulosa* (average 268 scale count), was stressed by Lazell, but nevertheless this rather remarkable difference was not enough for him to revise his assumption. Lazell (1964) also does not consider the possibility that both populations could have attained 'their' islands independently from each other at different times, and *Boa nebulosa*, due to its general higher differentiation could have been present in Dominica for a much longer period of time than *Boa orophias* in St. Lucia.

Lazell (1964) considered the pros and cons in his work: in his concluding remarks he had his doubts whether to classify it as species or subspecies. He stressed though, if a geographical and reproductive isolated, clearly distinguishable population can be considered a subspecies, this may only be considered to be an assumption. '[...] Conservatively speaking, the form qualifies as a species completely [...]'. Considering a 'recent' colonisation (see above), the marked deviation of both populations make a klinal distribution highly questionable. Were the distribution is klinal, then it should have been older. While *Corallus* at least shows an uninterrupted colonisation from Grenada to St. Vincent, between St. Lucia and Dominica there lies an obvious gap in



Boa orophias. Foto / Photo: André Brückner.



Boa orophias. Foto / Photo: Klaus Bonny.



Boa orophias. Foto / Photo: Klaus Bonny.



Boa orophias. Foto / Photo: Klaus Bonny.

drijven. Indien dus als vrijwel zeker mag worden aangenomen dat een verspreiding via de zee eveneens al sinds miljoenen jaren met enige regelmaat plaatsvindt, dan zou het geslacht *Boa* eigenlijk ook te vinden moeten zijn op andere eilanden waarvan de habitats zo goed als identiek zijn als die van St. Lucia en Dominica. Verder zouden de beide eilanden van tijd tot tijd 'bezoek' moeten krijgen van boa's van het vasteland. Het wel interessantste bericht in dit verband stamt al van Wallace (1876). Een *Boa constrictor* uit Zuid-Amerika bereikte kennelijk zwemmend of drijvend het eiland St. Vincent, ogenschijnlijk in goede conditie. Als deze afgodsslang inderdaad uit Zuid-Amerika is gekomen, dan zou ze een afstand van minstens 300 tot 400 kilometer hebben afgelegd, waarschijnlijk zelfs nog aanzienlijk meer (zie stroming). Daar moet nog wel bij worden opgemerkt dat het niet onwaarschijnlijk is dat het hierbij om *Boa orophias* van het noordelijke buureiland St. Lucia ging, dat vanaf St. Vincent te zien is. Overigens liggen bijna alle eilanden van de Kleine Antillen in elkaars zichtveld; voor goede zwemmers (wat de leden van het geslacht *Boa* zijn) zou het zeker mogelijk moeten zijn om ondanks tegenstroom steeds het zuidelijker gelegen eiland te bereiken. Voor de populaties op Dominica en St. Lucia zou dit in elk geval betekenen, dat er vaker 'aanvoer' van genetisch materiaal zou moeten plaatsvinden. Van isolatie in eigenlijke zin zou dan geen sprake zijn. Dientengevolge zouden de twee vormen meer overeenkomsten met de vastelandspopulaties moeten laten zien dan feitelijk het geval is – op zijn minst zouden er in elk geval deels intermediaire vormen op St. Lucia en/of Dominica te vinden moeten zijn. Maar dat is niet het geval. Hieruit kan men maar één conclusie trekken: de populaties

the shape of the French Antilles island of Martinique. The fact that the genus *Boa* is missing in Martinique does not support the clinal distribution theory. The occasional rumour that a representative of the genus *Boa* does occur in Martinique, with no phenotypical resemblance to either *Boa orophias* or *Boa nebulosa*, is unverified. To the indigenous people such a giant snake is not known, neither are there any indications of the existence of such snakes in probable habitats on this densely populated island. Today the currents run the way they have done for millions of years. Fierce tropical storms regularly rage in the region; tons of floating material washes from the rivers of South America, floating on the equatorial current towards the Lesser Antilles. If we assume distribution across the sea occurs quite regularly and has done for millions of years, the genus of *Boa* should also be found on other islands where the habitat is almost identical to those of St. Lucia and Dominica. Both islands should have 'visitors' from time to time of main land boas. Probably the most interesting reference to this comes from Wallace (1876). A *Boa constrictor* from South America obviously while swimming or floating reached the island of St. Vincent, apparently in good shape. If this boa indeed had come from South America, it would have covered a distance of at least 300-400 kilometres (185-250 miles), probably much more. It should be emphasised here that this boa might not have drifted from South America but could have been *Boa orophias* from the northern neighbouring island St. Lucia, which you can see from St. Vincent. Almost all islands of the Lesser Antilles are within sight of each other; good swimmers (which members of the genus *Boa* are) certainly should be able, despite the counter current, to reach the more





van *Boa orophias* en *Boa nebulosa* zijn al 'resistent' voor nieuwkomers (!). Zover we kunnen beoordelen is het bij de beide eilandvormen al tot een breuk in de evolutionaire functie gekomen; ze zijn geografisch geïsoleerd, een uitwisseling van genen is niet meer mogelijk. Een dergelijke afsplitsing zou niet mogelijk zijn geweest, als bij beide populaties regelmatig nieuwkomers zouden zijn gearriveerd die oorspronkelijk erf materiaal in de reeds veranderde genenpool zouden hebben kunnen binnenbrengen. Zodoende is het derde punt van het species-concept van Simpson (1961) niet vervuld, en zeer waarschijnlijk ook het tweede punt niet. Gaat men uit van nieuwere soortconcepten, bijvoorbeeld het fylogenetische soortconcept van Rosen (1978, 1979) of het meer cladistische, evolutionaire soortconcept van Frost & Hillis (1990), dan zijn zowel *Boa orophias* en *Boa nebulosa* elk als zelfstandige soort te beschouwen.

Verspreiding van west naar oost (Midden-Amerika of Proto-Antillen)

Langhammer (1983) merkt niet geheel ten onrechte al op, dat Lazell (1964) in zijn discussie niet op de mogelijkheid ingaat dat beide vormen van *Boa constrictor imperator* zouden kunnen afstammen. Langhammer (1983) maakt duidelijk dat naar zijn mening de meest noordelijke emigratie van *Boa constrictor constrictor* tot op het eiland Tobago reikt. Inderdaad vertonen *Boa nebulosa* en *Boa orophias* aanzienlijk meer overeenkomsten met *Boa constrictor imperator* dan met *Boa constrictor constrictor*. Al naar gelang welke verspreidings-, respectievelijk afstammingstheorie men eerder geneigd is te volgen, zou het hierbij natuurlijk ook om een samenvallen van gebeurtenissen kunnen gaan. Price & Russo (1991) gaan ervan uit, dat het geslacht *Boa* pas na het herstel

southern islands. In summary, for populations in Dominica and St. Lucia this would mean an increased frequency in the arrival of a 'supply' of genetic material; meaning no isolation would occur. Consequently the two forms should show more resemblances with the main land populations than they actually do – at least intermediate forms should be found in St. Lucia or Dominica which is not the case. It may be concluded: the populations of *Boa orophias* and *Boa nebulosa* are 'immune' to further ingress. As far as can be determined the evolutionary function has been separated for both islands; they are geographically isolated, an exchange of genes is no longer possible. Such a division would not have been possible if both populations experienced ingress on a regular basis, introducing original, and thus new genetic material into the already changing gene pool. Therefore the third point of the species concept of Simpson (1961) has not been fulfilled, and very probably neither has the second point. In more recent species concepts, like the phylogenetic species concept of Rosen (1978, 1979) or the more Cladistic, evolutionary species concept of Frost & Hillis (1990), are considered both *Boa orophias* and *Boa nebulosa* are determined to be autonomous species.

Dispersion from west to east (Central America or Proto-Antilles)

Langhammer (1983), not without justification noted that Lazell (1964) did not consider the possibility that both forms could descend from *Boa constrictor imperator*. Langhammer (1983) stated that in his opinion the northward migration of *Boa constrictor constrictor* ended with its colonisation of Trinidad and Tobago. In fact, *Boa nebulosa* and *Boa orophias* showed



Boa nebulosa. Foto / Photo: Klaus Bonny.

van de landbrug van Zuid-Amerika naar Midden-Amerika is geëmigreerd. Zij merken op dat de mogelijkheid van een verspreiding van west (Midden-Amerika) naar oost (Kleine Antillen) binnen 'slechts' 3 tot 4 miljoen jaar klein is. Zolang echter weinig bekend is over de snelheid van verspreiding en het koloniseren van nieuwe habitats door reuzenslangen, blijft dit een puur speculatieve opvatting. Zoals al gemeld, zou een verspreiding via drift echter ook 'te allen tijde' vanuit Zuid-Amerika naar de Antillen hebben kunnen plaatsgevonden. De grotere gelijkenis met *Boa constrictor imperator* hoeft niet per se te betekenen dat de West-Indische populaties van *Boa constrictor imperator* afstammen; dezelfde 'voorouder' van *Boa constrictor imperator* zou hier al voldoende zijn.

much more resemblance to *Boa constrictor imperator* than to *Boa constrictor constrictor*. Whichever dispersion mechanism or descendant theory is followed, it may also consider duplicity of events. Price & Russo (1991) assumed the genus *Boa* emigrated from South America to Central America after recovery of the land bridge. They noted that the possibility of dispersion from west (Central America) to east (Lesser Antilles) within 'only' 3 to 4 million years was low. Whilst little is known about the rate of dispersion and the colonisation of new habitats by giant snakes, this remains a purely speculative interpretation. As already discussed, dispersion by drift could always have taken place from South America to the Antilles. The greater similarity with *Boa constrictor imperator* does not necessarily mean that the West-Indies population descend from



Of het nu pas 3 tot 4 miljoen jaar geleden was, of nóg langer geleden (zie Verspreidingstheorieën), als alternatief voor de drifttheorie vanuit het oosten van Zuid-Amerika kan men niet zonder meer de mogelijkheid uitsluiten dat de kolonisatie van de (in allereerste instantie Grote) Antillen door het geslacht *Boa* vanuit het westen heeft plaatsgevonden. Om deze theorie nader te belichten, moet eerst een uitstapje worden gemaakt naar een ander geslacht.

Zoals boven al gemeld, ondersteunt het geslacht *Corallus* de verspreidingstheorie via drift (vanuit het oosten van Zuid-Amerika); diezelfde weg zou men ook voor het geslacht *Boa* kunnen vermoeden. Ter staving van een mogelijke verspreiding van west naar oost, kan hier het geslacht *Epicrates* dienen. Als mogelijk uitgangspunt van de

Boa constrictor imperator; the same 'ancestors' of *Boa constrictor imperator* would have been sufficient in this instance.

Whether it was 3 to 4 million years ago or even longer (see Dispersion theories), the possibility of colonisation of the genus *Boa* from West to the (initially) Greater Antilles as an alternative for the east of South America drift theory cannot be excluded. To further highlight this theory comparisons can be made with another genus.

As discussed above, the genus *Corallus* supports the dispersion theory through drift, from the east of South America; the same route could be presumed for the genus *Boa*. To support a possible dispersion from west to east, the genus *Epicrates* may be considered. Several authors mention



Boa nebulosa. Foto / Photo: Klaus Bonny.

verspreiding van het geslacht *Epicrates* op de Antillen noemen verschillende wetenschappers (Savage 1966; Sheplan & Schwarz 1974; Rosen 1975) noordelijk Zuid-Amerika. In vergelijking met het vasteland met maar één soort, heeft het geslacht op de Antillen (en de Bahama's) met negen soorten al een hoge mate van differentiatie bereikt. *Epicrates cenchria* is op het Zuid-Amerikaanse vasteland ver verbreid, maar komt in Midden-Amerika in noordelijke richting niet verder dan Costa Rica, een omstandigheid die niet gemakkelijk lijkt te verklaren. Een verder raadsel rond *Epicrates cenchria* is, dat deze soort in vergelijking met *Epicrates* op de Antillen in Zuid-Amerika slechts een geringe differentiatie kent (zoals overigens ook *Boa constrictor constrictor* in vergelijking met *Boa constrictor imperator*). Als mogelijke oorzaak voor een geringe differentiatie kan een pas recente kolonisatie van het Zuid-Amerikaanse territorium niet worden uitgesloten. Zolang er geen fossiele vondst is van *Epicrates* in het noordelijke deel van Zuid-Amerika, blijft kolonisatie van de Antillen daarvandaan twijfelachtig. De meest oorspronkelijke vertegenwoordiger van het geslacht op de Antillen, zo wordt algemeen erkend, is *Epicratis angulifer* (Sheplan & Schwartz 1974; Tolson 1987; Kluge 1989). Interessant genoeg komt deze soort op het meest westelijke (en dus het dichtst bij het Midden-Amerikaanse vasteland gelegen) Antillen-eiland voor, namelijk op Cuba. Met *Epicrates monensis* op de Maagdeneilanden bereikt het geslacht zijn meest westelijke verspreiding. Dat de verdere verspreiding van het geslacht *Epicrates* op de Antillen in het algemeen van west naar oost heeft plaatsgevonden, is onomstreden.

Maar de zeestroming gooit bij de aanhangers van de drifttheorie in dit geval roet in

northern South America (Savage, 1966; Sheplan & Schwarz, 1974; Rosen, 1975) as a possible starting-point of the dispersion of the genus *Epicrates* found on the Antilles. Compared to the main land which has only one species this genus with nine island species has reached a high level of differentiation on the Antilles (and the Bahamas). *Epicrates cenchria* is widespread on main land South America, but does not extend beyond Costa Rica in Central America; a circumstance that is not easily explained. Another enigma about *Epicrates cenchria* is that this species when compared to *Epicrates* on the Antilles in South America has only reached minor differentiation (as indeed has *Boa constrictor constrictor* compared to *Boa constrictor imperator*). A possible cause for the minor differentiation which cannot be excluded is that the colonisation of the South American territories is only recent. Since there has been no fossil discovery of *Epicrates* in northern Central America, colonisation of the Antilles from there remains doubtful. The most primitive representative of the genus on the Antilles, that is widely recognised, is *Epicratis angulifer* (Shepan & Schwarz, 1974; Tolson, 1987; Kluge, 1989). Interestingly this species occurs on the most western (and therefore closest to the Central American main land) isle of the Antilles; Cuba. With *Epicrates monensis* on the Virgin Islands the genus reaches its most eastern point of dispersion. There is no doubt about the general dispersion of the genus *Epicrates* on the Antilles from west to east.

The prevailing current goes against the supporters of the drift theory though. Dispersion from west to east by drift is virtually impossible since the prevailing currents are from east to west. Has *Epicrates* not obeyed the





het eten. Een verspreiding van west naar oost via drift valt op grond van de overheersende zeestroming (die van oost naar west verloopt) zo goed als uit te sluiten. Heeft *Epicrates* zich domweg niet aan de spelregels gehouden, of zouden hier toch weer de Proto-Antillen een rol kunnen spelen? Wat dus voor *Epicrates* op de Antillen, hoe ze het ook tot stand gebracht mogen hebben, als een feit geldt, mag men voor het geslacht *Boa* niet op voorhand categorisch afwijzen, enkel omdat hun recente restpopulaties zo te zeggen aan het andere einde en slechts (nog) op twee eilanden te vinden zijn.

Fossielen uit het Pleistoceen (zowel op de Grote Antillen als op de Bahama's), die vroeger gerekend werden tot *Epicrates*, *Paraepicrates* en *Pseudoepicrates*, blijken volgens recenter onderzoek verwant aan onder andere het geslacht *Boa* (Kluge 1988a); een ooit groter verspreidingsgebied van het geslacht *Boa* op de Antillen gold tot dan toe als een pure utopie. Aan de hand van de tot nu toe gevonden fossielen (onder meer van grote landschildpadden, zoetwaterschildpadden, slangen en hagedissen), kan men nu al stellen dat de herpetofauna van de gezamenlijke Antillen nog aan het begin van het holoceen aanzienlijk rijker was dan tegenwoordig. Maar niet alleen de herpetofauna: rond 80% van de toentertijd op de Antillen inheemse landzoogdieren bestaat niet meer (Morgan & Woods 1986; Mac-Phee & Marx 1997). Ook de paleofauna van de Kleine Antillen-eilanden Anguilla, Antigua en Barbuda bijvoorbeeld kende reptielen die tegenwoordig nog slechts zijn te vinden op de Grote Antillen (Pregill & Crother 1998). Een ooit vermoede, verdere verspreiding van afgodslangen op de Antillen werd een feit, toen fossielen van het geslacht *Boa* uit het Holoceen werden ont-

'rules' or could there be a role for the Proto-Antilles? What can be considered as a fact for *Epicrates* on the Antilles, whichever way this was achieved, should categorically not be rejected for the genus of *Boa*, if only because their living remnants reside at the more eastern end of the Antilles and so far are found on two islands.

Fossils from the Pleistocene (found both in the Greater Antilles and the Bahamas), which were previously thought to be *Epicrates*, *Paraepicrates* and *Pseudoepicrates*, appear, according to recent research related to the genus *Boa* (Kluge, 1988a), to be evidence that a wider range of the genus *Boa* on the Antilles than was previously considered existed. On the basis of the fossils found so far (including large tortoises, freshwater turtles, snakes and lizards) it can be determined that the herpetofauna of the West Indies, still common at the beginning of the Holocene, was considerably richer than today. This is not only restricted to herpetofauna, about 80% of the then indigenous land mammals on the Antilles now no longer exist (Morgan & Woods, 1986; Mac-Phee & Marx, 1997). The paleofauna of the Lesser Antilles islands of Anguilla, Antigua and Barbuda for example, contained reptiles, which are only found alive today on the Greater Antilles, (Pregill & Crothers 1998). A formerly suspected more widespread dispersion of *Boa* in the Antilles was proved when fossils of the genus *Boa* from the Holocene were discovered on Antigua (Pregill *et al.* 1994). Although this discovery on Antigua at the first glance sheds no light on the dispersion direction, it is notable. The cooling climate during the last glacial peak may have led to the extinction of many species. The findings suggest that focus on this area will certainly reveal more surpris-

dekt op Antigua (Pregill et al. 1994). Hoewel deze vondst op Antigua op de eerste blik geen licht werpt op de verspreidingsrichting, is hij toch opmerkelijk. Mogelijk leidde het verslechterde klimaat (afkoeling) tijdens de laatste ijstijd tot het uitsterven van veel soorten. De vondsten wijzen erop, dat ons op dit gebied zeer zeker nog meer verrassingen wachten. Of nu kolonisatie van west naar oost via de Grote Antillen plaatsvond, of dit met droge 'buik' of via drift geschiedde, of dat een verspreiding via drift vanuit het oosten van Zuid-Amerika plaatsvond, dat alles zal voorlopig nog wel niet snel worden opgelost. Argumenten pro en contra zijn er wel te vinden, maar ondertussen is nog niets wetenschappelijk bewezen. Maar juist daarom kan men er zo treffend over speculeren. Verdere antwoorden zouden in de niet al te verre toekomst ook kunnen komen van nieuwe fossiele vondsten; dit terrein is bij gebrek aan evolutionaire snelheid nog lang niet uitgeput. Verder wachten de boa's nog altijd op een vergelijkend onderzoek met behulp van moleculair-biologische analyses. Eerdere onderzoekers (Price & Russo 1991; Bosch 1994) overwogen al *Boa orophias* en *Boa nebulosa* soortstatus toe te kennen. Niet in de laatste plaats door zijn langdurige verzorging van deze vormen, beschouwt de auteur de afwijkingen van beide eilandvormen, zowel onder elkaar als met *Boa constrictor*, als absoluut significant.

Na afweging van alle genoemde criteria staat het volgens de auteur buiten kijf dat beide geïsoleerde eilandvormen, *Boa orophias* en *Boa nebulosa*, in de toekomst niet meer als ondersoorten van *Boa constrictor* maar als zelfstandige soorten, *Bora orophias* Linnaeus, 1758 en *Boa nebulosa* (Lazell 1964) moeten worden beschouwd.

es. Whether colonisation from west to east through the Greater Antilles took place, whether this occurred by drift, or through the movement of the 'Proto-Antilles', or dispersion through drift from the east of South America took place, will not be resolved soon. Arguments for and against are there to be found, to date nothing has been scientifically proven and because of this it can be speculated about it so eloquently. In the not too distant future further responses may come from new fossil finds. Due to the lack of evolutionary velocity this scientific area still is far from exhausted. Furthermore, the *Boas* are still waiting for a comparative study using molecular biological analysis. Previous researchers (Price & Russo, 1991; Bosch, 1994) considered species status to *Boa orophias* and *Boa nebulosa*. In addition to his long-term care of these forms, the author considers the deviations of both island forms, both among themselves and with *Boa constrictor*, as highly significant.

After consideration of all criteria, the author has no doubt that both isolated island forms, *Boa nebulosa* and *Boa orophias* can no longer be considered as subspecies of *Boa constrictor*, but should be considered as independent species, *Boa orophias* (Linnaeus, 1758) and *Boa nebulosa* (Lazell, 1964).

Translation from the Dutch by ir. Erwin Al.

***Boa orophias* Linnaeus, 1758**

1758 *Boa orophias* Linnaeus,
Systema Naturae, Ed. 10, 1: 215
1768 *Constrictor diviniiloquus* Laurenti,
Syn. Rept.: 108
1844 *Boa diviniiloqua* Dumeril & Bibron,
Erp. Gen., 6: 515





***Boa orophias* Linnaeus, 1758**

1758 *Boa orophias* Linnaeus,
Systema Naturae, Ed. 10, 1: 215
1768 *Constrictor diviniloquus* Laurenti,
Syn. Rept.: 108
1844 *Boa diviniloqua* Dumeril & Bibron,
Erp. Gen., 6: 515
1893 *Boa diviniloqua* (part) Boulenger
(non Laurenti, 1768),
Cat. Snakes Brit. Mus., 1: 118
1929 *Constrictor constrictor orophias*
Amaral, Mem. Inst. Butantan, Sao Paulo,
4: 142
1935 *Constrictor orophias* (part) Stull,
Boston Soc. Nat. Hist., 40 (8): 405
1951 *Boa orophias* Forcart, Herpetologica,
San Diego, 7: 197–199
1964 *Constrictor constrictor orophias*
Lazell, Bull. Mus. Comp. Zool., 132,3: 261
1969 *Boa constrictor orophias* Stimson,
Das Tierreich, Lfrg. 1969: 4

Terra typica: Praslin, St. Lucia,
West-Indische eilanden (Lazell 1964).

Holotype: In NRS (geen nummer).

Verdere typen: MCZ 6710–11, MCZ 6659,
alsook een niet genummerd exemplaar in
het Museum De Geer (Lazell 1964).

Volksnaam: Tet'chien (patois = hondskop).

Duitse en Nederlandse naam: St. Lucia
Boa

Verspreidingsgebied: St. Lucia, overwegend
aan de oost- (Monchy-Praslin) en westkust
(Castries-Canaries) van het eiland.

Beschrijving

De grondkleur van jonge dieren is crème-
tot lichtblauw, sommige exemplaren heb-
ben rose tonen; de rug is met kleine, zwarte
spikkels bezaaid. De zadelvlekken respec-
tiefelijk de vlekken op de staart zijn op het
achterste derde deel van het lichaam ver-
miljoenrood. Naarmate de dieren groter en

1893 *Boa diviniloqua* (part) Boulenger
(non Laurenti, 1768),
Cat. Snakes Brit. Mus., 1: 118
1929 *Constrictor constrictor orophias*
Amaral, Mem. Inst. Butantan, Sao Paulo,
4: 142
1935 *Constrictor orophias* (part) Stull,
Boston Soc. Nat. Hist., 40 (8): 405
1951 *Boa orophias* Forcart, Herpetologica,
San Diego, 7: 197–199
1964 *Constrictor constrictor orophias*
Lazell, Bull. Mus. Comp. Zool., 132, 3: 261
1969 *Boa constrictor orophias* Stimson,
Das Tierreich, Lfrg. 1969: 4

Terra typica: Praslin, St. Lucia, West-Indies
(Lazell 1964)

Holotype: In NRS (no number). Additional
types: MCZ 6710–11, MCZ 6659, includ-
ing an unnumbered specimen in De Geer
Museum (Lazell 1964)

Venacular/Common name:

Tet'chien (patois = dog head)

German and Dutch name: St. Lucia Boa

Distribution: St. Lucia, mainly at the East
coast (Monchy-Praslin) and West coast
(Castries-Canaries).

Description

The basic colour of young animals is cream
to light grey. Some animals have rosy tones.
The dorsum is covered with small black
speckles. The saddle spots on the poste-
rior of the body, especially those on the tail,
are vermilion red. As the animals become
larger and older, the basic colour changes
to yellow-brown/ochre, and the dark colour
pigment increases toward the tail. In speci-
mens 2 to 3 years of age the spots on the
tail are black, in contrast to their yellow or
white edges. The light to dark brown saddle
spots are sometimes longer than wide and

ouder worden, verandert de grondkleur in geelbruin/oker. In de richting van de staart nemen de donkere kleurpigmenten meer toe. Bij twee- tot driejarige dieren zijn de vlekken op de staart al zwart, waarbij de gele of witte randen van deze vlekken een heel mooi contrast vormen. De licht- tot donkerbruine zadelvlekken zijn soms langer dan breed en veelal onregelmatig gevormd, meestal echter min of meer kwadraatvormig. Ze staan op de zijden niet met elkaar in verbinding en hebben vaak veel, meestal heldere cirkelvormige kernen – vanwege hun vorm doen deze zadelvlekken soms denken aan het keurmerk voor echte lederwaren. De constatering van Binder (2002) dat 'rouwkant' als patroon van de zadelvlekken typerend is voor *Boa orophias* kan de auteur na bezichtiging van meer dan vijftig exemplaren niet bevestigen. Bij veel exemplaren zijn de vlekken op de zijden in tegenstelling tot *Boa constrictor constrictor* niet diamant-respectievelijk ruitvormig; deze zijn minder breed, maar daarentegen heel hoog en ze lijken eerder rechthoekig. Ze liggen dicht naast elkaar langs de flanken.

De kop van *Boa orophias* is in het algemeen smaller, platter en langer dan die van *Boa constrictor constrictor*. Het achterhoofd lijkt ronder en minder ver uitstekend, de snuit loopt vanaf het oog tot aan de neus relatief spits toe en is zowel aan de zijden als naar voren toe sterker naar beneden toe gewelfd dan bij *Boa constrictor constrictor*. De donkere lengtestreep op de kop is deels gebogen en heeft deels een sterk zigzagpatroon; de lengtestreep loopt niet altijd helemaal door en kan bij sommige exemplaren grillige vormen aannemen. Bij sommige exemplaren vormen de bogen ter hoogte van de ogen het eigenlijk voor *Boa constrictor imperator* zo typerende kruis.

often irregular; they are usually squarish. They are not connected on the sides and have light, circular shaped blotches within.

Due to their shape these saddle spots sometimes remind one of the hallmarks of true leather products. After having observed over 50 specimens, the author cannot confirm the statement of Binder (2002) that a 'Widows-Peak' pattern of saddle spots is typical for *Boa orophias*. In many specimens the spots on the sides are, contrary to *Boa constrictor constrictor*, not diamond shaped or rhombic. They are less wide, but rather high and they look fairly rectangular. They are situated close to each other along the sides.

The head of *Boa orophias* is generally narrower, more flat and longer than that of *Boa c. constrictor*. The back of the head appears more round and less projecting. The snout tapers relatively sharply from the eye to the nose and is more strongly arched downward at the sides as well as to the front contrary to *Boa constrictor constrictor*. The dark longitudinal stripe on the head is partly bulged, sometimes twice. This stripe doesn't always continue in some specimens.

In a few specimens the bulge near the eyes forms a cross, which is actually typical for *Boa c. imperator*. The sides of the head often show pink tones; in some specimens the entire head is pink coloured. The venter is porcelain coloured with black speckles. *B. orophias* is more slender relative to its length compared to *Boa c. constrictor*. This is also clearly expressed in the ratio of body weight and length in both species. On the west coast *B. orophias* seems to have a lighter basic colouration than animals from the east coast.





De zijanten van de kop hebben vaak ro-sekleurige tonen; bij sommige exemplaren is dat zelfs op de gehele kop het geval. De buikzijde is porseleinkleurig, met zwarte spikkels. In verhouding tot haar lengte is *Boa orophias* vergeleken met *Boa constrictor constrictor* slanker, wat ook duidelijk tot uitdrukking komt in de verhouding tussen het gewicht en de lichaamslengte bij beide soorten. Aan de westkust zou *Boa orophias* een lichtere grondkleur hebben dan dieren die van de oostkust stammen. Lazell (1964) maakt melding van onder meer een nabij het dorp Anse-La-Raye (westkust) gevangen mannelijk dier dat een lengte had van 236 cm. En hij zag daar een nog groter exemplaar. De auteur kon in 1990 eveneens bij Anse-La Raye een vrouwelijk dier fotograferen dat aanzienlijk langer was dan twee meter. Een vrouwelijk dier van de auteur had op een leeftijd van tien jaar een totale lengte van 244 cm en een gewicht van 8,5 kg. Vergelijkbare vrouwelijke dieren van *Boa constrictor constrictor* of *Boa constrictor occidentalis* zijn minstens 30 tot 40% zwaarder. Mannelijke dieren, zoals bij *Boa* algemeen het geval is, blijven aanzienlijk slanker en lichter; ook bereiken ze niet de lengte van de vrouwelijke dieren. De maximale grootte van *Boa orophias* zou bij volwassen vrouwtjes rond de 300 cm kunnen liggen.

Taxonomie

Het gehele verschijningsbeeld van *Boa orophias* is binnen het geslacht *Boa* onverwisselbaar. Recente publicaties (bijv. Bosch 1994) wijzen op de autonomie van de St. Lucia Boa; ook Price & Russo (1991) vragen *Boa orophias* en *Boa nebulosa* te zien als zelfstandige soorten. Een samenvatting van de verschillende kenmerken in vergelijking tot *Boa nebulosa* en *Boa constrictor*

Lazell (1964) reported a male specimen captured at Anse-La-Raye (west coast) measuring 236 cm in length. He also observed an even longer snake. The author was able to photograph in 1990, also at Anse-La-Raye, a female specimen, which was significantly longer than two meters. A ten year old female snake belonging to the author had a total length of 244 cm and a weight of 8.5 kg. Comparable female *Boa c. constrictor* or *Boa c. occidentalis* specimens are at least 30 to 40 % heavier. Male *B. orophias*, as is generally the case in *Boas*, remain significantly more slender and lighter; they don't reach the length of female specimens. The maximum length of adult females could reach about 300 cm.

Taxonomy

From a morphological point of view, *Boa orophias* is clearly distinguishable from other *Boa* species. Recent publications (Bosch 1994) indicated full species status of the St. Lucia Boa. Price & Russo (1991) also discern both *Boa orophias* and *Boa nebulosa* to full species. A summary of the differing characteristics of *Boa orophias*, *Boa nebulosa* and *Boa constrictor constrictor* can be found in Appendix 1.

Biotope

Boa orophias is found on St. Lucia (Lesser Antilles) and is endemic there. The repeatedly emerging reports that *Boa orophias* is also found on Trinidad have no foundation in fact and are likely due to a mistake: Boulenger (1893) in his *Catalogue of the snakes in the British Museum* (See specimen d and e) erroneously introduced under *Boa divinitoqua* (= *Boa orophias*) animals from Trinidad. In later lists of the snake fauna of

constrictor is te vinden in *Die Gattung Boa* bijlage 1 op blz. 253.

Biotoop

Boa orophias komt voor op St. Lucia (Kleine Antillen) en is daar endemisch. De steeds weer opduikende meldingen dat *Boa orophias* ook op Trinidad zou voorkomen, worden niet gestaafd door feiten en berusten op een verwisseling: Boulenger (1893) voerde in zijn *Catalogue of the snakes in the British Museum* (hier: specimen d en e) onder *Boa diviniloqua* (= *Boa orophias*) abusievelijk dieren uit Trinidad op. In latere opsommingen van de slangenfauna van Trinidad werd dit door de toenmalige bewerkers steeds weer klakkeloos overgenomen (bijvoorbeeld door Amaral 1930a; Oliver 1952; Wehekind 1953). Ook de vermelding van de vindplaats van het type-exemplaar MCZ 6659 (gekregen van de New York Zool. Soc.), '[...] vermoedelijk gevangen op St. Kitts [...]', zou fout kunnen zijn.

St. Lucia heeft een totale oppervlakte van 616 km² en is 44 kilometer lang en 16 kilometer breed. Het is van vulkanische oorsprong en kent veel kloven en bergen. Met 950 meter boven NAP is de Mount Gimie het hoogste punt. Ongeveer de helft van het bosbestand bestaat uit secundair bos, vooral in de toegankelijke kustregio's. Een groot deel van het primaire woud is nog in het centrale deel van het eiland te vinden, in het bijzonder op de hoger gelegen ontoegankelijkere plaatsen. De gemiddelde maandtemperatuur ligt tussen de 24-27°C. De primaire habitat van *Boa orophias* ligt langs delen van de oost- en westkust, waar ze in lichte bossen en bananen- en kokosplantages vanaf de zeespiegel tot aan een hoogte van circa 350 meter is te vinden,

Trinidad the then revisers copied this again and again without review (Amaral 1930a; Oliver 1952; Wehekind 1953). Additionally listing of the location of type specimen MCZ 6659 (obtained from the New York Zool. Soc.), '[...] possibly captured on St. Kitts [...]', has surely been made erroneously. The total area of St. Lucia is 616 km²; it is 44 km long and 16 km wide. St. Lucia is of volcanic origin and shows a rugged and mountainous topography. Mount Gimie (950 m.a.s.l.) is the highest point.

About half of the forest is secondary, especially in the accessible coastal areas. A large part of primary forest can still be found in the central region of the island, especially at the higher located, inaccessible regions. The average monthly temperature varies between 24 and 27°C. The primary habitat of *Boa orophias* is located along parts of the east and west coast. This snake is not uncommon there in open forests and banana and coconut plantations, from sea level up to an altitude of about 350 m. Young and semi-adult specimens can almost always be found in trees and shrubs. According to many local people this snake can also be found on the flanks of Mount Gimie. *Boa orophias* doesn't occur in the dry north and south of the island. The strong growth of the human population and increasing tourism (especially at the west coast) may lead in the not too distant future to a further reduction of the habitat of this extraordinary unique snake. The St. Lucia-Boa is strongly protected by the Government. Despite this, many animals are killed by man with machetes, partly because of fear, partly by calculation. In addition the Fer de Lance Snake (*Bothrops caribbaea*), which is very much feared by the local population, occupies the same habitat.





waarbij ze zeker niet zeldzaam is. Jonge en halfwas dieren zijn bijna altijd aan te treffen op bomen en in struiken. Volgens veel autochtonen is ze ook te vinden op de flanken van Mount Gimie. In het droge noorden en zuiden van het eiland komt *Boa orophias* niet voor. De sterke groei van de inheemse bevolking en het toenemende toerisme (in het bijzonder aan de westkant) kan in afzienbare tijd de habitat van deze buitengewone afgodsslang verder reduceren. Op St. Lucia geniet *Boa orophias* strenge bescherming. Desondanks sneuvelen nog veel dieren door de machete, deels uit angst, deels uit berekening. Daar komt nog bij, dat in dezelfde habitat de door de inheemse bevolking zo gevreesde lanspuntslang (*Bothrops caribbaea*) voorkomt.

Verzorging in het terrarium

Boa orophias past zich goed aan gevangenschap aan. De constatering van Binder (2002) dat *Boa orophias* (en ook *Boa nebulosa*) '[...] zeker de meest agressieve ondersoort van de afgodsslang is[...]' en '[...] met name jonge dieren tijdens de periode dat ze actief zijn naar alles happen wat beweegt [...]' is geenszins correct en mist elke grond. In tegenstelling tot andere vertegenwoordigers van het genus in het terrarium, zijn jonge dieren van *Boa orophias* iets beweeglijker en actiever. Tijdens de inmiddels meer dan zestien jaar ervaring met soms meer dan twintig dieren heeft de auteur nooit agressief gedrag kunnen vaststellen. Misschien zijn dergelijke berichten (oorspronkelijk) afkomstig uit hun natuurlijke verspreidingsgebied. Als een afgodsslang in haar habitat een mens tegenkomt en zich bedreigd voelt, spreidt ze meestal haar repertoire aan verdedigingsmechanismen ten toon, zoals de 'S'-vorm, het opensperren van de bek, blazen en als klap op de vuur-

Care in the terrarium

Boa orophias adapts well to captivity. The statement of Binder (2002) that *Boa orophias* (and also *Boa nebulosa*) '[...] is certainly the most aggressive subspecies of the Genus BOA [...]' and '[...] especially young animals in periods when they are active snap at everything that moves [...]' isn't correct at all and is without foundation. Contrary to other representatives of the Genus in the terrarium, young *Boa orophias* are somewhat more agile and active. The author never saw any aggressive behaviour during his 18 years of experience with sometimes over 20 animals. Perhaps such reports originate from their natural distribution area. When *Boa orophias* encounters a human in its habitat and feels threatened, it usually displays its full repertoire of defence mechanisms, such as the 'S' shape, widening of the mouth, hissing, sham attacks and defensive bites. But this is in fact the natural behaviour of almost all Boas, irrespective of variety.

Boa orophias is sexually mature at an age of 3.5 to 4.5 years. The mating season starts in the middle or at the end of December and may continue to March. Between mid-November and mid-January the temperature at night was reduced to 24°C; the daytime temperature was 28-29°C. From mid-January the temperatures were increased to 26°C at night and 31°C during the day.

Mating was observed in February and March. The young were born between mid-August and the beginning of September. Up to four weeks before birth the female ate regularly. Raising the young didn't present problems. One has to take into account that the size of the food animals offered has to be adapted to the body size of the slen-

pijl schijnaanvallen en verdedigingsbeten – maar dit is feitelijk natuurlijk gedrag van bijna alle boa's, ongeacht hun variëteit.

Geslachtsrijp wordt *Boa orophias* op een leeftijd van 3½ - 4½ jaar. De paartijd begint midden/eind december en kan tot in maart duren. Tussen medio november en medio januari werd 's nachts de temperatuur teruggebracht tot 24°C; overdag bedroeg de temperatuur 28–29°C. Vanaf half januari werden de temperaturen 's nachts tot 26°C en overdag tot 31°C verhoogd. Paringen konden in februari en maart worden waargenomen; de geboorte van de jongen vond dan half augustus respectievelijk begin september plaats. Tot vier weken voor de geboorte aten de moederdieren nog regelmatig. Het opkweken van de jongen leverde geen problemen op. Wel dient men erop te letten dat de grootte van de aangeboden voedseldieren aangepast moet zijn aan de lichaamsomvang van de buitengewoon slanke jongen, zeker in de eerste levensmaanden. *Boa orophias* is nooit in grote aantallen gehouden en inmiddels zo goed als verdwenen uit de terraristiek. Dat heeft echter meer te maken met de beschikbaarheid dan met de absoluut onterechte 'slechte naam' van deze slangen.

***Boa nebulosa* (Lazell, 1964)**

1844 *Boa diviniloqua* Dumeril & Bibron, Erp. Gen., 6: 515
1893 *Boa diviniloqua* (part) Boulenger, Cat. Snakes Brit. Mus., 1: 118
1935 *Constrictor orophias* (part) Stull, Boston Soc. Nat. Hist., 40 (8): 405
1951 *Boa orophias* Forcart, Herpetologica, San Diego, 7: 197–199
1964 *Constrictor constrictor nebulosus* Lazell, Bull. Mus. Comp. Zool., Vol.132, 3: 264

der juveniles, especially in their first months of life. *Boa orophias* has never been kept in significant quantities in captivity and has to date practically disappeared from the terrarium keeping world. This is caused by the lack of availability, rather than the absolutely unjust 'bad name' of these snakes.

***Boa nebulosa* (Lazell, 1964)**

1844 *Boa diviniloqua* Dumeril & Bibron, Erp. Gen., 6: 515
1893 *Boa diviniloqua* (part) Boulenger, Cat. Snakes Brit. Mus., 1: 118
1935 *Constrictor orophias* (part) Stull, Boston Soc. Nat. Hist., 40 (8): 405
1951 *Boa orophias* Forcart, Herpetologica, San Diego, 7: 197–199
1964 *Constrictor constrictor nebulosus* Lazell, Bull. Mus. Comp. Zool., Vol.132, 3: 264
1969 *Boa constrictor nebulosa* Stimson, Das Tierreich, Lfrg.1969: 4

Terra typica: Woodford Hill, Dominica
Holotype: MCZ 65493, coll. by Lazell 30.7.1959
Paratypes: MCZ 6106, MCZ 58772, 65492, 94–95, 74371
Venacular/Common name: Tet'chien
German and Dutch name: Dominica Boa
Distribution: Dominica, West-Indies

Description

The basic colour varies from light grey via grey-brown/ochre to chocolate brown. Older animals often look almost uniform dark brown; at first sight a pattern is almost invisible. Young animals usually have a lighter basic colour; often the pattern is clearly visible. The spots on the tail of young animals show red to red-brown tones. With increasing age they turn to brown to dark brown





1969 *Boa constrictor nebulosa* Stimson,
Das Tierreich, Lfrg.1969: 4

Terra typica: Woodford Hill, Dominica
Holotype: MCZ 65493, ges. v. Lazell
30.7.1959 Paratypen: MCZ 6106, MCZ
58772, 65492, 94-95, 74371
Volksnaam: Tet'chien
Duitse en Nederlandse naam:
Dominica-boa
Verspreidingsgebied:
Dominica, West-Indische eilanden

Beschrijving

De basiskleur varieert van lichtgrijs via grijs-bruin/oker tot chocoladebruin. Oudere dieren ogen vaak bijna helemaal donkerbruin, een tekening is op het eerste oog bijna niet meer te zien. Jonge dieren hebben doorgaans een lichtere grondkleur, de tekening is vaak nog goed te herkennen. Ook hebben de vlekken op de staart bij deze dieren nog rode tot roodbruine tonen. Met stijgende leeftijd worden die bruin tot donkerbruin en ze zijn dan geel tot oranjegeel omkaderd. De donkerbruine tot bijna zwarte, in hun vorm tamelijk variabele zadelvlekken liggen dicht bijeen en zijn vaak met elkaar verbonden. De lichtere tussenruimtes zijn daardoor vaak erg smal. In samenspel met de eveneens lichtere vlekken en de donkere zadelvlekken, die vaak met de vlekken op de flanken zijn versmolten, vormen zich deels wolkenvormige patronen. Daarom is de benaming 'nebulosa' en ook de Engelse naam 'clouded'-boa (cloud = wolk) buitengewoon treffend. De zeer smalle, lange en spits toelopende snuit maakt een sterk afgeplatte indruk en is aan de zijkanen, als ook tussen de ooghoeken en het uiteinde van de snuit, naar onderen toe gewelfd. De middenstreep op de kop is bij jonge en halfwas dieren nog goed te zien en is

and are bordered with yellow to orange-yellow. The dark brown to almost black saddle spots, which are rather variably shaped, are located close together and are frequently interconnected. Therefore the lighter interspaces are very narrow; the lighter spots within the darker saddle spots, which often are fused with the spots on the sides, partly form cloud shaped patterns. Hence the name 'nebulosa' and also the English name 'Clouded' Boa are extraordinarily striking in appearance. The very narrow, long and tapering snout gives a strongly flattened appearance and is arched downward to the sides and also between the eye corners and the end of the snout. The median stripe on the head is still visible in the young and semi-adult animals and is interrupted in some specimens. In young animals there is usually a dark transverse stripe (the so-called 'imperator cross') between the eyes. In older animals the entire head usually appears dark brown to almost black; a pattern is scarcely visible. The Dominica Boa has a rather slender build in relation to its length. The author considers it as the most slender of the Genus *BOA*. Superficially this snake resembles an adult *Epicrates inornatus*. The author often observed specimens to become significantly lighter coloured during the course of the day. This could be related to increasing temperature and decreasing humidity. The venter is light to dark grey; the colour becomes increasingly darker towards the posterior of the body.

Taxonomy

The appearance of *Boa nebulosa* differs strongly from the other representatives, so that within the genus it cannot be confused with other species. Until the 1950's the forms of both Dominica and St. Lucia were

niet bij alle dieren ononderbroken. Tussen de ogen loopt bij jonge dieren meestal een donkere dwarsstreep (het zogenoemde 'imperatorkruis'). Bij oudere dieren oogt de kop meestal in zijn geheel donkerbruin tot bijna zwart; structuren zijn nauwelijks nog te zien. De Dominica-boa heeft in verhouding tot haar lengte een tamelijk slanke lichaamsbouw. Volgens inschatting van de auteur is ze de slankste van het genus *Boa*. Bij oppervlakkige beschouwing herinnert ze enigszins aan een volwassen *Epicrates inornatus*. De auteur heeft vaak kunnen constateren dat de dieren in de loop van de dag aanzienlijk lichter van kleur worden. Dit zou te maken kunnen hebben met de stijgende temperatuur en verminderde luchtvochtigheid. De buikzijde is licht- tot donkergrijs, naar het uiteinde van het lichaam toe wordt de kleur steeds donkerder.

Taxonomie

Het uiterlijk van *Boa nebulosa* wijkt sterk af van andere afgodsslangen, zodat ze binnen het geslacht niet te verwisselen is met andere soorten. Dat tot in de jaren vijftig van de vorige eeuw de vormen van Dominica en St. Lucia beide *orophias* werden gerekend, is waarschijnlijk te wijten aan het feit dat voor Lazell (1964) op Dominica klaarblijkelijk geen grote veldstudies hebben plaatsgevonden. Een samenvatting van de onderscheidende kenmerken in vergelijking tot *Boa orophias* en *Boa constrictor constrictor* staat in Appendix 1 op blz. 253 van *Die Gattung Boa*.

Biotoop

Het eiland Dominica ligt tussen de beide Franse Antillen-eilanden Guadeloupe in het noorden en Martinique in het zuiden. Het heeft een oppervlakte van 751 km² en is zoals de meeste Kleine Antillen van vulkanische oorsprong. Dit bergachtigste eiland

wordt beschouwd als *Boa orophias*. Dit was waarschijnlijk due to the fact that preceding Lazell (1964), apparently no large-scale field studies had been carried out on Dominica. A summary of the distinguishing characteristics of *Boa nebulosa*, *Boa orophias* and *Boa constrictor constrictor* is presented in Appendix 1.

Biotope

Dominica Island is located between the French Antilles islands of Guadeloupe in the north and Martinique in the south. Its area is 751 km² and its origin is volcanic like most of the Lesser Antilles. It is the Lesser Antilles most mountainous island and estimated to be covered with primary forest for 60 to 70 %. The highest point on Dominica is Mount Morne Diablotin (1447 m). Thanks to its topography and the fact that there are only a few, mostly grey to black lava beaches, Dominica has remained free of mass tourism. Although *Boa nebulosa* has been found in the rainforest at an altitude of 800 m.a.s.l. (Day 1990), this snake lives usually in the somewhat lighter secondary forests, as well as on cultivated ground, such as banana plantations. Lazell (1964) reported that *B. nebulosa* occurred from sea level up to at least 350 m.a.s.l.. He also mentioned that after several weeks many specimens could be found still at the same location where they had been initially observed. Up to 12 animals were encountered in the same hiding-place.

When disturbed this boa hisses and tries to defend itself with sham attacks. Of course, such behaviour is common to each healthy boa in its natural environment. Young animals usually stay in branches, similar to most representatives of the genus. There they will





van de Kleine Antillen is naar schatting nog met 60 tot 70% bedekt met primair bos. Het hoogste punt op Dominica is de Morne Diablotin met 1447 meter. Dankzij de topografie en het feit dat Dominica slechts een paar, meestal grijze tot zwarte lavastranden heeft, is het eiland massatoerisme bespaard gebleven. Hoewel *Boa nebulosa* ook in het regenwoud op een hoogte van 800 meter boven NAP is aangetroffen (Day 1990), houdt ze zich meestal op in de wat lichtere secundaire wouden als ook op in cultuur gebrachte grond, zoals bananenplantages. Lazell (1964) merkt op dat *Boa nebulosa* vanaf de zeespiegel tot op hoogten van minstens 350 meter boven NAP voorkomt. Hij meldt verder dat veel exemplaren deels nog weken daarna op hun oorspronkelijke vindplaats gezien werden. Tot twaalf dieren konden in dezelfde schuilplaats worden aangetroffen.

Voelt deze boa zich verstoord, dan blaast ze en probeert ze zich met schijnaanvalen te verdedigen. Dit gedrag komt overeen met dat van elke andere gezonde *Boa* in haar natuurlijke omgeving. Jonge dieren houden zich meestal in takken op, zoals bij de meeste vertegenwoordigers van het geslacht het geval is. Daar zullen ze hoofdzakelijk jagen op jonge vogels en hagedissen van het geslacht *Anolis*; later staan vooral ratten en agoesti's op het menu.

Anders dan op St. Lucia hoeven de bewoners van Dominica geen gifslangen te vrezen. Toch hebben velen groot respect en zelfs angst voor boa's. Ondanks een verbod, doden de inheemse bananentelers de dieren met een machete zodra ze ze in het oog krijgen. Day (1990) maakte al melding van olie die gewonnen wordt uit het vet van gekookte Dominica-boa's. Deze olie wordt in flessen verkocht en volgens Day zouden

predominant hunt young birds and lizards of the genus *Anolis*. As they mature rats and agoutis will form part of their diet.

Unlike in St. Lucia, the inhabitants of Dominica don't have to fear for venomous snakes. Nevertheless they have great respect for and even fear boas. Despite protection by the government, most native banana farmers kill the animals with a machete as soon as they spot them. Day (1990) reported that oil from boiled Dominica-Boas is frequently sold, and that two individuals on Dominica hunt boas full-time in order to sell the oil. This oil is sold in bottles and is available for Euro 33 (equivalent) per litre and is used to treat arthrosis or burns. Because of the relative poverty and above all as a consequence of superstition of large parts of the local population, this lucrative branch of industry will continue to exist. Despite this the Dominica Boa is still dispersed over large parts of the island and is certainly not rare. Due to the continuing deforestation of tropical rainforests for the construction of banana plantations, as well as the ruthless pursuit by farmers, the outlook is not too bright. The longest specimen, found by Lazell (1964), was a female specimen of almost 185 cm. One of the female snakes of the author had a total length of about 230 cm at an age of 15 years; the smallest animal (a male of the same age) measured only 160 cm. Rene Honegger (Zürich Zoo) reports a specimen of 300 cm (Lazell 1964), which was born in 1958 in Philadelphia Zoo. Such an enormous growth in only six years seems not very likely for *Boa nebulosa*, although it could perhaps be achieved by excessive feeding. There are other reports of such big animals in the wild. These usually are older females, which have grown over many years.

twee inheemse eilandbewoners de jacht en vangst van *Boa nebulosa* als kostwinning hebben. Boa-olie is voor omgerekend € 33,- per liter verkrijgbaar en wordt bij artrose, maar ook bij verbrandingen toegepast. Vanwege de armoede en vooral als gevolg van het bijgeloof bij grote delen van de lokale bevolking, zal deze lucratieve bedrijfstak wel blijven bestaan. Toch is de Dominica-boa op 'haar' eiland ver verbreid en zeker niet zeldzaam. Maar door de voortdurende kap van regenwouden voor de aanleg van bananenplantages, als ook de meedogenloze vervolging door boeren, zijn de vooruitzichten niet bepaald rooskleurig.

Het grootste, door Lazell (1964) gevonden exemplaar was een vrouwelijk dier van amper 185 cm. Eén van de vrouwelijke dieren van de auteur heeft een totale lengte van ongeveer 230 cm bij een leeftijd van vijftien jaar; het kleinste dier (een man van dezelfde leeftijd) meet slechts 160 cm. Rene Honegger (dierentuin Zürich) maakt melding van een 300 cm lang exemplaar (in Lazell 1964), dat in 1958 in de dierentuin van Philadelphia was geboren. Zo'n enorme groei in slechts zes jaar lijkt niet erg waarschijnlijk voor *Boa nebulosa*, hoewel door bovenmatig voeren wel wat te bereiken valt. Er zijn andere berichten over dergelijk grote dieren in de vrije natuur. Hierbij gaat het waarschijnlijk om vrouwelijke dieren die de nodige tijd in hun groei hebben geïnvesteerd.

Verzorging in het terrarium

De auteur kan de vaak beschreven agressiviteit van deze dieren in terraria geenszins bevestigen. Hun gedrag komt overeen met dat van de andere vertegenwoordigers van het geslacht, hoewel jonge dieren, zoals ook bij *Boa ophioides* het geval is, iets meer temperament hebben en bewegelijker zijn

Care in the terrarium

The author cannot confirm the often described aggressiveness of these animals in terrariums. Their behaviour is in agreement with that of other members of the genus, although young animals, as is the case in *Boa ophioides*, have somewhat more temperament and are more lively (see *Boa ophioides*). Possibly this prejudice originates from the book *Living Snakes of the World* (Merthens 1987), which shows a picture of a boa with wide open mouth, apparently ready to strike. This image however, doesn't show a *Boa nebulosa*, as the legend makes one believe, but a 'Hog Island' Boa. It has to be pointed out here that many such erroneous papers – whether they deal with behaviour or length – which repeatedly emerge in recent professional literature, over many years. Most people who kept or still keep *Boa nebulosa* in terrariums – and that has been/is only a few – did not observe any aggressive behaviour.

Mating activity coincides with the beginning of the dry period, approximately mid-December, and was observed by the author to April. A considerable decrease of temperature in this period to values somewhat below 20°C (minimum temperature at night) seems to stimulate reproduction. The young are born between June and September. Raising the young usually doesn't cause any problems, but some keepers have also experienced the contrary. The statement that *Boa nebulosa* only feeds on birds is incorrect. This species also accepts mice and rats rather easily, like other representatives of the genus. But it is self-evident that this snake isn't disdainful of feathered prey items. *Boa nebulosa* makes a robust terrarium animal. Good terrarium conditions, similar to those for other representatives





(zie *Boa ophioides*). Mogelijk vindt dit vooroordeel zijn oorsprong in het *Living Snakes of the World* (1987) van John M. Merthens, waarin op een foto een *Boa* is te zien die met ver opengesperde bek klaarblijkelijk wil toeslaan. Deze foto toont echter niet, zoals het bijschrift wil doen geloven, *Boa nebulosa*, maar een Hog Island-boa. Hier moet worden opgemerkt dat veel van dergelijke foutieve publicaties – of het nou over het gedrag gaat of over de lengte – zelfs na vele jaren, steeds weer in recente vakliteratuur opduiken. De meeste verzorgers van *Boa nebulosa* in terraria – en dat zijn er maar enkelen – hebben echter geen agressief gedrag kunnen constateren.

De paringsactiviteit valt samen met het begin van de droge periode, ongeveer midden december en kon door de auteur steeds tot in april worden waargenomen. Een sterke daling van de temperatuur in deze periode tot waarden die ook lichtelijk onder de 20°C liggen (nachtelijke minimumtemperatuur) schijnt de voortplanting te stimuleren. De jongen worden tussen juni en september geboren. Het opkweken levert gewoonlijk geen problemen op. Hoewel, andere verzorgers hebben het tegendeel ervaren. Dat *Boa nebulosa* enkel gevogelte eet, klopt niet. Zoals alle andere vertegenwoordigers van het geslacht, accepteert ze gemakkelijk muizen en ratten, maar versmaadt ze vanzelfsprekend een gevederd prooidier niet. *Boa nebulosa* is een uitstekend terrariumdier. Goede terrariumcondities, die in grote lijnen overeenkomen met die voor andere vertegenwoordigers van het geslacht, zijn natuurlijk wel noodzakelijk. Helaas is ze in de terrariumwereld zo goed als niet meer vertegenwoordigd.

Vertaling uit het Duits door Jan-Cor Jacobs.




of the genus, are of course necessary. Unfortunately this species is almost no longer represented in the terrarium world.

Engelse vertaling: Ruud de Lang.
English corrections Dr. Lawrence J Smith.



Bijlage 1

Overzicht van de essentiële, distinctieve eigenschappen tussen *Boa nebulosa* en *Boa orophias*, alsmede van de nauwst betrokken vertegenwoordiger op het continent van het geslacht *Boa*, *Boa constrictor constrictor*.

Merkteken	<i>Boa nebulosa</i>	<i>Boa orophias</i>	<i>Boa c. constrictor</i>
1) Dorsalen, midden van het lichaam, gemiddelde waarden	66 (31*)	73 (30*)	88 (27*)
2) Ventralen, gemiddelde waarden	266 (31*)	277 (30*)	239 (27*)
3) Subcaudalen, gemiddelde waarden	58 (24*)	66 (20*)	54 (27*)
4) Aantal zadelvlekken, gemiddelde waarden	33 (31*)	29 (30*)	18 (12*)
	*Aantal bij de voor het onderzoek gebruikte exemplaren		
5) Vorm van de kop, zijkant	Zie de voorbeeldfoto's		
6) Vorm van de zadelvlekken	Zie de voorbeeldfoto's		
7) Lichaamskleur, lichaamsbouw	Zie de voorbeeldfoto's		
8) Kleur van de staartvlekken	Bruin (tinten!), zwart omrand, tussenruimten geel tot oranje	Zwart tot blauwzwart, geel tot wit omrand, tussenruimten donker, gedeeltelijk net als de lichaamskleur	Oranje tot diverse tinten rood, zwart omrand, tussenruimten wit tot geel omrand
9) Vorm van de zijvlekken			



Appendix 1

Schedule of the essential, distinctive properties of *Boa nebulosa* and *Boa orophias*, and of the closest relative on the continent of the genus *Boa*, *Boa constrictor constrictor* as well.

Marks	<i>Boa nebulosa</i>	<i>Boa orophias</i>	<i>Boa c. constrictor</i>
1) Dorsals, mid body, average values	66 (31*)	73 (30*)	88 (27*)
2) Ventrals, average values	266 (31*)	277 (30*)	239 (27*)
3) Subcaudals, average values	58 (24*)	66 (20*)	54 (27*)
4) Number of saddle spots, average values	33 (31*)	29 (30*)	18 (12*)
*Number counted in the species, involved in the investigation			
5) Shape of the side of the head	See pictures		
6) Shape of the saddle spots	See pictures		
7) Body colour, body shape	See pictures		
8) Colour of the tail spots	Brown (tones!); black bordered; intervening space yellow up to orange	Black up to blueblack; yellow up to white bordered; intervening space dark, partial like body colour	Orange up to diverse tones of red; black bordered; intervening space white up to yellow bordered.
9) Shape of the side spots	