

# GESLACHTSDIMORFISME EN GROEI BIJ DE BOA CONSTRUCTOR DEEL 1

INLEIDING; SCHUBPATROON; LENGTE - GEWICHT RELATIE

## SEXUAL DIMORPHISM AND GROWTH IN THE BOA CONSTRUCTOR. 1

INTRODUCTION; SCALATION; LENGTH-WEIGHT RELATIONSHIP

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

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

### Samenvatting

Bij *Boa constrictor* variëren het schubpatroon, de groei en de lichaamsgrootte zowel geografisch als met de sekse van het dier (geslachtsdimorfisme). Een groep boa constrictors van bekende leeftijden werd hierop onderzocht. Zij werden ook bestudeerd op de relatie tussen lengte en gewicht en voor hun groei werd gekeken of een drietal groeimodellen die redelijk kon beschrijven.

De geografische variatie in lichaamsgrootte wordt waarschijnlijk veroorzaakt door verschillen in voortplantingsgedrag. De tropen zijn immers relatief stabiel vergeleken met de seizoenen kennende gematigde en subtropische gebieden. Geslachtsgebonden verschillen in groei en in lichaamsgrootte worden waarschijnlijk door seksuele selectie bepaald.

### Inleiding

Het verspreidingsgebied van *Boa constrictor* reikt van de noordelijke kusten van Mexico tot de pampa's van West-Argen-

### Abstract

The boa constrictor (*Boa constrictor*) shows geographic variation and sexual dimorphism in scalation, growth, and adult size. A colony of boa constrictors of known age were investigated to quantify growth rates and sexual dimorphism. The length-weight relationship was determined and three sigmoid growth models were applied to measured lengths and weights. Each model was evaluated for its applicability to the data.

Selection for different reproductive strategies in seasonal temperate and subtropical areas compared to the relatively stable tropics may drive the geographic variation in body size.

Sexual selection may cause the dimorphism in growth and body size.

### Introduction

Ranging from the pampas of western Argentina to both northern coasts of Mexico, the boa constrictor (*Boa constrictor*) represents one of the widest ranging





tinië. Onder de slangen van het Westelijk Halfrond is dit het grootste gebied, mogelijk zelfs het grootste van de hele wereld. Hoewel deze zwaargebouwde soort voornamelijk in de lager gelegen tropische regenwouden leeft, komt zij ook elders voor: in de pampa's met hun grasvlakten en struiken, in bergachtig tropisch regenwoud, in aan de kust gelegen moerassen, in de met doornstruiken begroeide vlakten van Yucatan en op de herbeboste Caraïbische eilanden.

Taxonomen onderscheiden tegenwoordig een tiental ondersoorten van *Boa constrictor*. Deze zijn echter niet duidelijk van elkaar te onderscheiden. Drie daarvan komen alleen op eilanden in de Golf van Panama en op de Kleine Antillen voor. De gewone boa-constrictorgroep (*Boa constrictor constrictor* Linnaeus 1758) komt in het hele onder invloed van de Amazone staande deel van Zuid-Amerika voor. Deze slang wordt het meest geïmporteerd. De *imperator*-groep (*Boa constrictor imperator* Daudin 1803) leeft in noordelijker streken: het gebied dat van Mexico tot in het noordwestelijke deel van Zuid-Amerika reikt.

*Boa constrictor* vertoont zowel een geografische als een sekseafhankelijke variatie in lichaamsgrootte en schubpatroon. Zo hebben mannetjes relatief langere staarten én meer staartschilden dan vrouwtjes. De kleinere boa's komen in Mexico en in Argentinië voor. De grotere vindt men in het Zuid-Amerikaanse Amazonegebied.

Bij de geboorte zijn *Boa constrictor* 40 tot 55 cm lang. Zij kunnen in het eerste jaar tot één meter, in het tweede 1,5 m, in het derde 2 m, en - de vrouwtjes - in het vierde jaar 2,5 m lang worden. Ofschoon er in de

snakes in the Western Hemisphere, if not the world. This heavy-bodied species primarily inhabits lowland tropical rainforest, but also occurs in arid pampas grasslands and scrub, mountainous tropical rainforest, coastal scrubs and marshes, thorn scrubs in the Yucatan, and second-growth forests on Caribbean islands and elsewhere in the range. Systematists currently recognize nine or ten poorly differentiated *constrictor* subspecies (Forcart 1951, Stimson 1969, Peters and Orejas-Miranda 1970, Langhammer 1983, Price and Russo 1991), three of which occur only on individual islands in the Gulf of Panama and the Lesser Antilles. The common boa constrictor, *Boa c. constrictor* Linnaeus 1758, is the most frequently imported subspecies and lives throughout Amazonian South America. The Mexican or Central American boa constrictor, *imperator* (Daudin 1803), is the northernmost race found from Mexico to northwestern South America.

The species exhibits both geographic and sexual variation in body size and scale characters. Males have proportionally longer tails and more subcaudals than females. Average maximum size may vary geographically with smaller boa constrictors occurring in northern Mexico and Argentina, while larger ones are found in Amazonian South America.

Boa constrictors range from 40 to 55 cm at birth and may grow to one meter in the first year, one and a half in the second, two in the third, and two and a half meters (females only) in the fourth year. Maturity typically occurs at four years of age. Growth rate depends greatly upon the ambient temperature, amount of food, and life stage. Though literature reports of 4 to 5.5 m exist (Greene 1983), the typical

literatuur lengten van 4 tot 4,5 m worden genoemd, is die voor de meeste populaties en in gevangenschap aanzienlijk kleiner. Meestal worden zij tijdens het vierde jaar geslachtsrijp. De groeisnelheid wordt sterk door de omgevingstemperatuur, de hoeveelheid voedsel en door de leeftijd bepaald.

Deze studie gaat over een groep reeds lang in gevangenschap levende boa's van bekende ouderdom. Omdat boa's meer dan twintig jaar oud kunnen worden, moest het onderzoek zich beperken tot een kortere periode: 3,6 jaar. Om het leeftijdstraject te bestrijken werden individuen van wisselende uitgangleeftijd opgemeten met betrekking tot schubgegevens, gewicht en lengte; ook om de aan de sekse gebonden verschillen uit te zoeken.

Deze studie heeft betrekking op de twee groepen ondersoorten, *constrictor* en *imperator*, én op enkele kruisingen hiertussen. De gemoedelijke aard van deze dieren vergemakkelijkte de metingen. Hierdoor kon de relatie tussen lengte en gewicht worden vastgelegd en konden verschillende groeimodellen worden onderzocht. Uit dit werk volgt, dat seksuele selectie tussen verschillende voortplantingsstrategieën het dimorfisme in grootte en groei kan verklaren.

### Methoden

De boa's waren afkomstig uit de handel, wildvang of nakweek. Voor de aan de leeftijd gekoppelde studie van lengte en gewicht werden vijftien vrouwtjes en veertien mannetjes, in leeftijd variërend van pasgeboren tot 23 jaar gebruikt. Zelden is van oudere boa's de geboortedatum bekend. Daarom werd van enkele dieren

length attained in most populations and in captivity is considerably less.

A colony of long-term captive boa constrictors of known age was studied. Since boas may live considerably more than twenty years (Bowler 1977, Huff 1980), a number of individuals with widely varying ages were investigated over a much shorter period to determine growth trajectories. Meristic, weight, and length data were taken over 3.6 years to identify differences between the sexes with regard to scalation, body proportions, and growth. Two races, *constrictor* and *imperator*, as well as four intergrade individuals, were included in the study. The easy-going temperament of this species allowed the manipulations necessary to collect data. The length-weight relationship was quantified and various growth models were applied to the size records. Sexual selection for different reproductive strategies in each sex is proposed as an explanation for the dimorphism in size and growth observed in boa constrictor.

### Methods

The boa constrictors used for study were obtained from the pet trade, collected from the wild, or bred in captivity. Fifteen female and fourteen males varied from newborn to 23 years old and provided the age-related length and weight data. The ages of a few specimens were estimated for yearlings with unknown birthdates or older animals with inexact birthdates. These animals were five or more years of age and past their periods of greatest growth when measured, so their estimated birthdates would have little effect in biasing results. Old boa constrictors with known ages are relatively rare and their scarcity is reflected



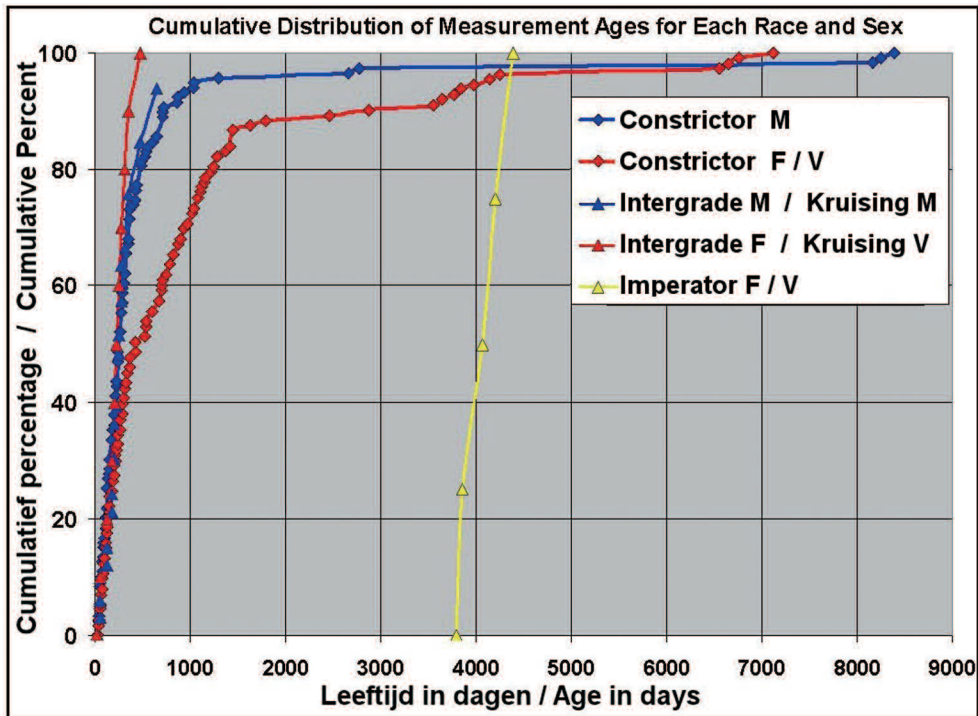


met onbekende of onzekere geboortedatum de leeftijd geschat. Omdat die tenminste vijf jaren oud waren en dus nog maar weinig groeiden, zullen deze schattingen weinig invloed op de resultaten hebben. Dat oudere dieren relatief zeldzaam zijn, blijkt uit de gegevens: 80% van de boa's uit figuur 1 is minder dan drie jaar oud. Gelukkig vindt het grootste deel van de groei op jonge leeftijd plaats. Daardoor zijn relatief weinig gegevens voldoende voor de toepassing van de groei modellen op leeftijden tussen vijf en twintig jaar.

in the data set. Figure 1 shows that around 80% of the observations are on boas less than three years of age. Fortunately, most growth takes place early in the lifespan, so relatively few samples are required in the five to twenty year range to fit a model.

#### Identification

Since biometric properties vary geographically, scalation and color pattern of specimens were analyzed to confirm subspecies designations and area of origin. Six animals in the colony probably were imported from northern Colombia. Fifteen individuals bred



Figuur 1 / Figure 1.

### Bepaling van de ondersoort

Om de dieren naar ondersoort en plaats van oorsprong onder te kunnen brengen, werden zowel de schub- als de kleurpatronen onderzocht. Zes dieren waren vermoedelijk uit Noord-Columbia afkomstig. Van hen werden vijftien nakomelingen ook in de studie betrokken. Verder werd een *Boa constrictor imperator* uit Tamaulipas in Mexico onderzocht, evenals vier van dit dier afkomstige kruisingen met *Boa constrictor constrictor*. Uit de gegevens (Tabel 1) werden met een statistische analyse (PCA) de onafhankelijke variabelen gedis-tilleerd, om zo de geldigheid van de toe-

from these six also were included in the study. In addition, a known *imperator* from Tamaulipas, Mexico was investigated as were four of its intergrade offspring. A principal components analysis was run on the characters in Table 1 to determine the validity of subspecific assignments and their concordance with published literature values.

For subspecific assignments, scale counts were taken from whole shed skins obtained from individual snakes. Dorsal and tail spots were counted directly for the pattern characters. Blotches smaller than half the

**Table 1. Subspecific Assignments and Meristics of Boa Constrictors in the Colony.**  
**Tabel 1. Ondersoorten en bijbehorende schubgegevens.**

Subspecies	Ventral Plates	Sub-caudal Plates	Midbody Scale Rows	Supra-labials	Circum-orbitals	Lori-Inter-oculars	labial Rows	Body Blotches	Tail Blotches
<b>Ondersoort</b>	<b>Buik-schilden</b>	<b>Staart-schilden</b>	<b>Schub-reeksen halverwege het lijf</b>	<b>Bovenlip-schubben</b>	<b>Schubben rond het oog</b>	<b>Idem tussen de ogen</b>	<b>Rijen teugel-schubben</b>	<b>Zadel-vlekken</b>	<b>Staart-vlekken</b>
Female / Vr. Imperator	229	49	69	39	34	13	2	21	5
Male / Man Constrictor	248	57	82	41	34	15	3	22	5
Male / Man Constrictor	244	60	85	42	34	14	4	21	5
*Female / Vr. Constrictor	239	48	88	46	36	18	2	20	5
*Male / Man Constrictor	237	54	90	46	36	18	2	22	4
Female / Vr. Constrictor	250	50	90	43	34	18	4	20	3
Female / Vr. Constrictor	245	50	93	42	34	15	4	20	4

\*Littermates / jongen uit dezelfde worp





kenning van ondersoorten en hun overeenstemming met in de literatuur gepubliceerde waarden te bepalen.

Voor het tellen van de schubben werden complete vervellingen gebruikt. De aantallen zadel- en staartvlekken werden bij de dieren zelf geteld. Vlekken kleiner dan de helft van hun directe burens werden niet meegerekend. Verlengde vlekken werden als één vlek geteld, behalve wanneer een duidelijke constrictie wees op twee samenloeiende vlekken.

Na een voorbereiding werden de gegevens met het PCA-programma op onafhankelijke variabelen onderzocht. In Figuur 2 staan de eerste (PC1) en de tweede hoofdcomponent (PC2) tegen elkaar uitgezet. Hierin staan de resultaten uitgezet van de drie *constrictor*-mannetjes en de drie *constrictor*-vrouwtjes van onbepaalde oorsprong, evenals van de uit Mexico afkomstige *imperator*.

De interoculaire en supralabiale schubaantallen en het aantal rijen halverwege het lichaam droegen het meeste bij aan de eerste component en besloegen samen 40% van de variabiliteit. De aantallen lorilabiale rijen, circumorbitale schubben en ventrale schilden speelden de grootste rol in de tweede component en droegen aan een bijkomende 32% van de variatie bij. De *imperator* had de grootste afwijking in de eerste component. De aantallen zadelvlekken en staartvlekken bleken geen relevante informatie te leveren. Dit resultaat komt overeen met de in de literatuur gepubliceerde beschrijvingen (Tabel 2), met name voor het aantal rijen halverwege het lichaam en voor het aantal interoculaire schubben. Al deze schubeigenschappen

size of their immediate neighbors were not counted. Elongated blotches were counted as one spot unless a significant constriction suggested the presence of two connected spots.

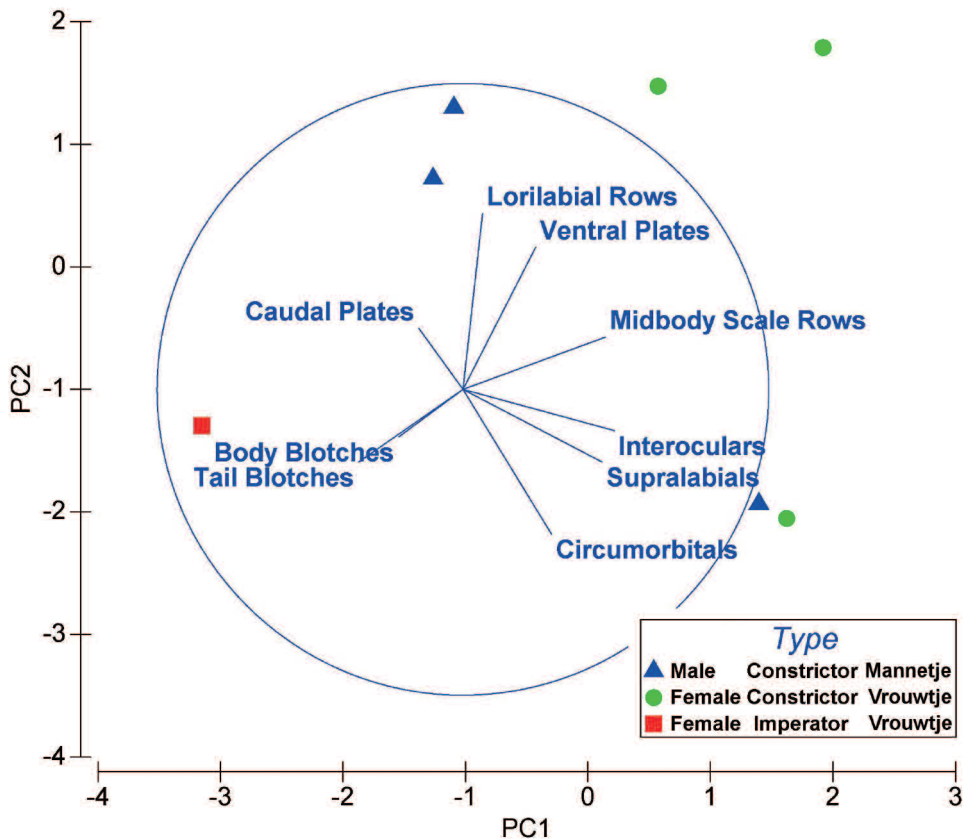
Data were fourth-root transformed and normalized to make their scales comparable, and then analyzed by use of a principal components routine in the Primer Version 6 multivariate analysis package (Primer-E, Ltd., Plymouth, UK). The ordination graph in Figure 2 shows the results for three male and three female *constrictor* of suspect origin as well as for the *imperator* collected from Mexico.

Interocular, midbody scale row, and supralabial counts loaded highest on the first principal component, which accounted for 40% of the variation. Lorilabial row, circumorbital, and ventral plate numbers were most important in the second component which corresponded to an additional 32% of the variation in characters. The *imperator* exhibited the largest absolute deviation on the first component. Number of pattern blotches does not appear to be diagnostic for *imperator* and *constrictor*. This outcome agrees with the published descriptions of boa constrictor races (Table 2), particularly with respect to the number of midbody scale rows and interoculars. It should be noted, however, that all of these scale characters appear to be part of a latitudinal cline where numbers generally increase from north to south and may be a consequence of larger body sizes in southern populations. In addition, the putative *constrictor*'s show the influence of *imperator*, which would be expected in northern Colombia.

zijn bovendien afhankelijk van de geografische breedte, waarbij de aantallen toenemen van gematigd naar tropisch. Dit kan met de gemiddelde lichaamsgrootte samenhangen. Voorts vertonen de zes vermoedelijk uit Noord-Colombia afkomstige *constrictors* de invloed van *imperator*, die in dit overgangsterrein tussen hun verspreidingsgebieden is te verwachten.

#### Housing and Maintenance

Boas were housed in aquaria and 1.2- to 2.4-meter wooden cages with sliding glass doors at 24 to 32 ° C. They were fed euthanized birds or mammals *ad libitum* to prevent injury to the snakes and to avoid undue stress and pain to the prey. Considerable latitude exists in food item size, amount of food per feeding, and fre-



Figuur 2 / Figure 2.





**Table 2. Literature Reports of Meristic Characters in the Boa Constrictor.**  
**Tabel 2. In de literatuur vermelde kenmerkende getallen bij de boa constrictor**

Subspecies	Ventral Plates	Subcaudal Plates	Midbody Scale Rows	Supra-Labials	Circum-Orbitals	Inter-Oculars	Lorilabial Rows	Dorsal Spots
<b>Ondersoort</b>	<b>Buik-schilden</b>	<b>Staart-schilden</b>	<b>Schub-reeksen halverwege het lijf</b>	<b>Bovenlip-schubben</b>	<b>Schubben rond het oog</b>	<b>Idem tussen de ogen</b>	<b>Rijen teugel-schubben</b>	<b>Zadel-vlekken</b>
<i>constrictor</i>	231250	43-62	77-95	20-25	16-20	16-22	2-3	14-22
<i>imperator</i>	225260	47-70	55-79	17-23	14-20	13-16	1-2	22-30

**References: / Literatuur:**

*Constrictor* - Boulenger (1893 [1961]), Stull (1932), Lazell (1964), Roze (1966), Peters and Orejas-Miranda (1970), Hoge, Romano, and Cordeiro (1976/1977), Langhammer 1983, Dixon and Soini 1986)  
*Imperator* - Boulenger (1893 [1961]), Stull (1932), Stuart (1935, 1948), Smith (1943), Davis and Smith (1953), Zweifel (1960), Hardy and McDiarmid 1969), Wilson and Meyer (1982), Langhammer 1983)

**Table 3. Typical Diet and Feeding Frequency (on average)**

Length of Boa	Size and Type of Food Item	Frequency of Feeding
40-50 cm	baby to 3-week-old rats, mice	1 mouse per week
0.5-1 m	3-week-old rats, mice	2-4 mice per week
1-1.5 m	half-grown rats, chicks	2 rats per week
1.5-2 m	rats, 1-month-old chickens	2 rats per week
2-2.5 m	rats, half-grown chickens	3-4 rats every two weeks
2.5 m	rats, chickens, rabbits	1 rabbit every 3 weeks

**Tabel 3. Dieet en voerfrequentie (gemiddeld)**

Boa lengte	Grootte en aard van de prooi	Voerfrequentie
40-50 cm	baby tot 3 weken oude ratten of muizen	1 muis per week
0.5-1 m	3 weken oude ratten of muizen	2 tot 4 muizen per week
1-1.5 m	halfwas ratten of kuikens	2 ratten per week
1.5-2 m	ratten of 1 maand oude kuikens	2 ratten per week
2-2.5 m	ratten of halfwas kuikens	3 tot 4 ratten per 2 weken
2.5 m	ratten, kuikens of konijnen	1 konijn per 3 weken



### *Behuizing en verzorging*

De boa's werden bij 24 tot 32°C gehouden in terraria en in 1,2 tot 2,4 meter grote houten kooien met glazen schuifdeuren. Ze werden *ad libitum* gevoed met snel gedode vogels of zoogdieren. Dit om pijn en stress bij de prooidieren te voorkomen en om verwondingen van de slangen te vermijden. De speelruimte met betrekking tot prooidiergrootte, hoeveelheid voedsel per keer en voerfrequentie is ruim. Tabel 3 laat zien wat er gemiddeld werd gegeten. Deze voedselopname kan variëren van de helft tot het dubbele van de aangegeven hoeveelheid. Dit hangt ook af van de temperatuur, evenals van de nagestreefde groeisnelheid. Kenmerkend voor boa constrictor is, dat zij 's winters veel minder eten dan 's zomers, en dat drachtige vrouwtjes stoppen met eten.

### *Het verzamelen van de gegevens*

Gegevens over het geslacht werden verkregen door observaties van de spoorontwikkeling, de paringen, en tijdens de obductie. Pasgeboren slangen werden gesekst met de speciale, door herpetologen voor jonge boa's ontworpen techniek. Hierbij pakt men met de ene hand de slang bij het onderlijf. Met de wijsvinger van de andere hand omcirkel je het dier, terwijl de duim op de anale plaat ligt. Op deze manier houd je de basis van de staart tussen duim en gebogen wijsvinger vast. Men oefent nu een lichte druk uit, terwijl de onderkant van de staart onder de duim doorglijdt. Bij de mannetjes wordt hierdoor het bloed in de in de staart liggende hemipenes gestuwd. Men kan dan de koppen ervan voelen wanneer deze onder de duim door glijden. Deze geslachtsbepaling werd later door één van de bovenstaande methoden bevestigd. *Het is dus niet nodig de hemipe-*

quency of feeding. Table 3 shows quantities and feeding frequencies used in the boa colony. Amount of food eaten can vary easily from one half to twice as much as indicated in the table. Amount of food given also depends upon temperature and how high a growth rate is desired. Boa constrictors typically eat much less in winter than in summer, and pregnant individuals cease feeding during gestation.

### *Data Collection*

Data on the true sex were obtained by necropsy, spur development, or breeding. Newborns also can be sexed by a technique used by herpetoculturalists for small boids. The technique involves catching the base of the tail between the thumb tip and curved index finger, applying light pressure, and pulling the tail caudally through the opening. In males, blood appears to be trapped in the hemipenes within the tail and the heads of the hemipenes can be palpated as they pass beneath the thumb tip. Sex determined by this technique was independently confirmed later by the methods mentioned above. *Eversion of the hemipenes or probing is unnecessary in sexing boa constrictors. Both approaches may be inaccurate and potentially dangerous to the animal.*

All measurements and counts were repeated as necessary to obtain stable values whenever the situation called for it, such as for large uncooperative individuals. All specimens had full tails. The number of subcaudal plates was counted directly on the snake or on a shed skin. The relative tail length as a proportion of total length was determined by measuring the tail from the end of the anal plate to the tail tip to the nearest half-centimeter. A meter stick was





*nes naar buiten te persen of de dieren met een sonde te seksen, methoden die zowel potentieel gevaarlijk als onnauwkeurig zijn.*

De metingen en tellingen werden zo nodig herhaald, met name bij grote tegenstribbelende dieren. Alle boa's hadden intacte staarten. Het aantal subcaudale schilden werd op de slang zelf geteld dan wel op de vervelde huid. De relatieve staartlengte werd als fractie van de totale lengte bepaald. Hiervoor werd de staart vanaf het anaalschild tot de staartpunt op een halve centimeter nauwkeurig opgemeten. De totale lengte werd voor kleine boa's met een meetlat tot op een halve centimeter bepaald; voor grotere dieren tot op een centimeter nauwkeurig met een meetlint van glasvezel. Heel grote dieren werden met behulp van hun zadelvlekken in onderdelen opgemeten, eveneens tot op één centimeter nauwkeurig. Voor pasgeboren slangen werden de maten en gewichten direct bepaald (vijf worpen met samen 56 mannetjes en 54 vrouwtjes).

Omdat boa's makkelijk tot éénderde van het eigen gewicht op kunnen eten (maar soms ook alles weigeren), werd elke slang pas op de dag vóór de maaltijd opgemeten. Hierdoor werd een mogelijke verstoring door eventuele onverteerde resten geminimaliseerd. Omdat het verzamelen van de gegevens samenhang met de voeding, werden oudere grotere boa's minder vaak opgemeten dan de, overigens toch sneller groeiende, jongere en kleinere boa's. De boa's werden tot op één gram nauwkeurig gewogen. Afhankelijk van de grootte gebeurde dit met een mechanische balans of met een weegschaal. Het komt goed uit dat zij door hun gemoedelijke aard niet alleen zulke uitvoerige manipulaties

used with small boas, while a fiberglass metric tape was used with large boas to obtain total lengths. Large specimens were usually measured in segments with dorsal blotches serving as landmarks. Lengths were recorded to the nearest half-centimeter for small boas and one centimeter for large individuals.

Since boas can easily eat up to a third of their body weight or may refuse food altogether at times, individual snakes were measured within one day prior to feeding to minimize variability due to the unpredictable presence of undigested matter. Because data collection corresponded to feeding times, larger snakes tended to be measured at longer intervals than smaller ones that were growing faster in any event. Depending upon size, specimens were weighed on a mechanical Ohaus Harvard Trip balance or a bench scale to the nearest gram. Fortunately, the mild temperament of these individuals typically allowed extensive manipulation for measurements without interfering with their normal feeding responses.

#### *Size and Growth Analysis*

The standard length-weight relationship (1) was determined separately for each sex by running ordinary least squares regressions on log-transformed measurements. Confidence intervals permitted checks for differences between the sexes with respect

$$Y = A * X^B \quad (1a)$$

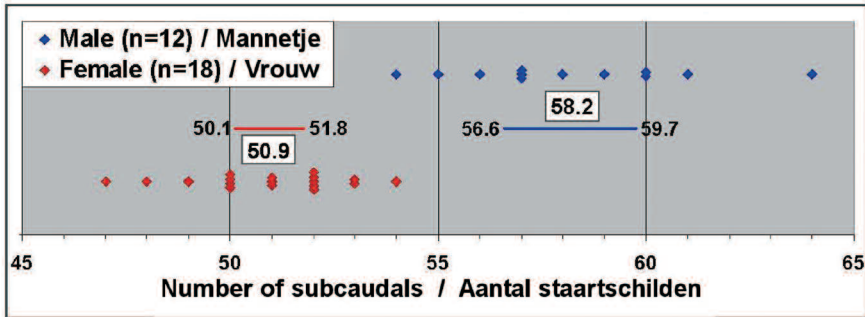
$$\ln(Y) = \ln(A) + B * \ln(X) \quad (1b)$$

Vergelijking (1). Lengte – gewicht relatie

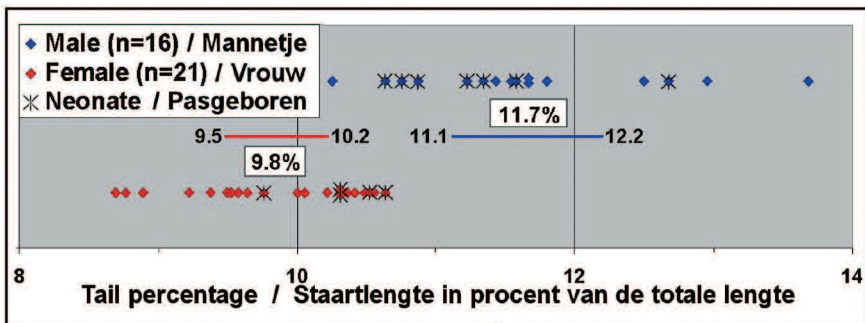
Y gewicht in gram, X lengte in cm, parameters A en B

Equation (1). Length – weight relation

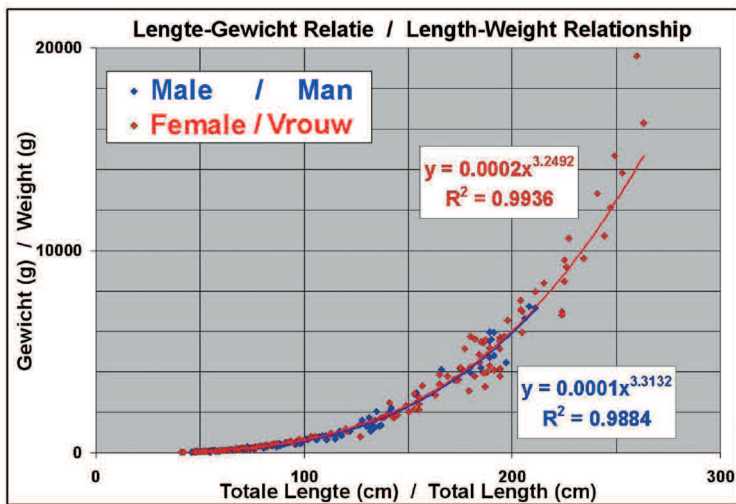
Y weight in gram, X length in cm, parameters A and B



Figuur 3 / Figure 3.



Figuur 4 / Figure 4.



Figuur 5 / Figure 5.





toestaan, maar zich daardoor ook niet in hun eetgedrag laten verstoren.

#### *Groeianalyse*

De relatie tussen lengte en gewicht (vergelijking 1 (vgl. 1a)) werd voor elk geslacht afzonderlijk berekend met de methode van de kleinste kwadraten, toegepast op de logaritmische transformatie (vgl. 1b) van de gegevens. De A-coëfficiënt wordt soms als een maatstaf voor de conditie beschouwd, terwijl parameter B de proportionele veranderingen in de groeirelatie beschrijft.

#### **Resultaten**

##### *Staartschilden en relatieve staartlengten*

Wij kunnen de mannetjes van de vrouwtjes onderscheiden door de grotere sporen, het grotere aantal staartschilden en de evenredig langere en dikkere staarten (Tabel 4, Figuren 3 en 4). Volgens de literatuur bestaat er een overlapping in het aantal staartschilden, zowel tussen de seksen als tussen de ondersoorten *constrictor* en *imperator* (Tabel 4.1). De hier bekeken boa's kunnen echter eenvoudig op basis van hun staartschilden worden gesekst. Dit gaf maar in twee op de dertig slangen een probleem (Tabel 4.2 en Figuur 3). De vrouwtjes kwamen op gemiddeld 50,8 staartschilden uit, tegen 58,2 voor de mannetjes. De overlap bedroeg maar één schild en lag op nummer 54.

De relatieve staartlengten vertoonden met tien boa's uit de 37 (waaronder vier pasgeboren vrouwtjes) een veel grotere overlap tussen de seksen. De relatieve staartlengte bedroeg bij de vrouwtjes gemiddeld 9,8% en bij de mannetjes 11,7%.

##### *Lengte-gewicht-relatie*

Voor elke sekse werd de relatie tussen lengte X en gewicht Y bepaald (figuur 5), te

to parameters. The A coefficient is sometimes interpreted as a relative measure of condition, while the B parameter provides the degree of allometry in length and weight growth.

#### **Results**

##### *Subcaudal Plates and Tail-to-Body Proportion*

Males may be distinguished from females by their greater development of "spurs," higher number of subcaudal plates, and proportionately longer and stockier tails (Table 4, Figures 3 and 4). Literature reports exhibit a great deal of overlap in subcaudal plate number, both between sexes and across the *constrictor* and *imperator* subspecies (Table 4.1). The boa constrictors investigated here, on the other hand, are easily sexed by subcaudal plate number in all but two out of thirty cases (Table 4.2, Figure 3). Females averaged 50.8 subcaudals compared to 58.2 for males. The only overlap in range of subcaudals was at a count of 54.

Tail proportions showed considerably more overlap between the sexes, in part due to the difficulty of accurate length measurement in small boas (Table 4.3, Figure 4). Ten out of 37 boas overlapped in tail percentage, four of which were neonate females. Tail percentage averaged 9.8% for females and 11.7% for males.

##### *Length-Weight Relationship*

The length-weight relationships for each sex (Figure 5) were determined from 134 male, 148 female, and 6 litter mean size measurements, and account for 99% of the variation in size. The sex-specific log-transformed equations were:

$$\text{Male: } \ln(Y) = -8.9 + 3.31 * \ln(X)$$

$$\text{Female: } \ln(Y) = -8.5 + 3.25 * \ln(X)$$

**Tabel 4. Geslachtsdimorfisme bij *Boa constrictor*. M: mannetjes, F: vrouwtjes**  
**Table 4. Sexual Dimorphism in *Boa Constrictor*. M: males, F: females**

**4.1. Literatuurgegevens over aantallen staartschilden bij mannetjes en vrouwtjes**  
**4.1. Literature Records of Subcaudal Plate Numbers in Males and Females.**

Subspecies Ondersoort	M	F	References Literatuur
<i>constrictor</i>	52 - 58	43 - 59	Hoff <i>et al.</i> (1984), Dixon and Soini (1986)
<i>imperator</i>	55 - 70	48 - 61	Stuart (1935), Smith (1943), Schwartz and Thomas (1975)

**4.2. Aantallen staartschilden bij de onderzochte mannetjes en vrouwtjes**  
**4.2. Subcaudal Plate Numbers of Males and Females in the Colony.**

Sex	N	Mean	Range	95% Confidence Interval
M	12	58.2	54 - 64	56.6 - 59.7
F	18	50.8	47 - 54	50.1 - 51.8
Sekse	Aantal	Gemiddelde	Spreiding	95% Betrouwbaarheidsinterval

**4.3. Relatieve staartlengte bij de onderzochte mannetjes en vrouwtjes**  
**4.3. Tail Length as a Percentage of Total Length for Males and Females**  
**in the Colony.**

Sex	N	Mean	Range	95% Confidence Interval
M	16	11.7%	10.3 - 13.7%	11.1 - 12.2%
F	21	9.8%	8.7 - 10.6%	9.5 - 10.2%
Sekse	Aantal	Gemiddelde	Spreiding	95% Betrouwbaarheidsinterval





weten bij 134 mannetjes, 148 vrouwtjes en zes worpen waarvoor de gemiddelde waarden werden berekend (zie vergelijking 1a). Uit deze berekeningen volgde ook, dat deze relaties zo'n 99% van de variatie in grootte dekken. De seksspecifieke vergelijkingen (zie vgl. 1b) die hieruit volgden zijn:

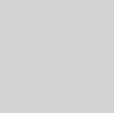
Mannetjes:  $\ln(Y) = -8,9 + 3,31 * \ln(X)$  (1c)  
Vrouwtjes:  $\ln(Y) = -8,5 + 3,25 * \ln(X)$  (1d)

Hoewel de groeibescrijvende coëfficiënten B (vergelijkingen 1a en 1b) (man:  $B = -3,31 \pm 0,06$ , vrouw:  $B = -3,25 \pm 0,04$ ) tussen de seksen significant verschillen ( $p < 0,001$ ), is dit verschil biologisch irrelevant, wat volgt uit het praktisch samenvallen van de beide lijnen in Figuur 5. Omdat lengte een lineaire maat is en gewicht evenredig is met het volume, zal de exponent van de lengte-gewicht-relatie theoretisch gelijk zijn aan 3. Dit betekent, dat bij verdubbeling van de lengte het gewicht acht keer groter wordt. De waarde van de hier vastgestelde coëfficiënten (gemiddeld 3,28 dus groter dan 3), waarvoor de kans op een toevallig optreden ervan kleiner is dan 0,001, houdt in dat er tijdens de groei een vrij forse verandering in de vormverhoudingen optreedt. *Boa constrictor* wordt aanmerkelijk zwaarder bij het ouder worden en groeit zo'n 19 tot 24% extra in gewicht, dus *boven op* de achtvoudige toename bij lengteverdubbeling.

Hoe groot is de *variatie* van de gewichten in relatie tot de lengte? De maat hiervoor, de standaarddeviaties van de logaritme van de gewichten zijn 0,152 (mannetjes) en 0,141 (vrouwtjes). Deze waarden komen overeen met een bij elke lengte horende gewichtsvariatie van +16% tot -14% bij de mannetjes en van +15% tot -13% bij de

The allometric coefficients (male  $B = -3.31 \pm 0.06$ , female  $B = -3.25 \pm 0.04$ ) differ significantly ( $p < 0.001$ ) between the sexes but the difference is insignificant biologically, as evidenced graphically by the close concordance of the lines in Figure 5. Because length is a linear measure and weight is proportional to volume, the exponent of the length-weight relationship is expected to be 3, *i.e.*, weight increases eightfold for every doubling of length. However, the exponents observed here (with an average value of 3.28 much larger than 3) indicate the presence of considerable positive allometry in growth ( $p < 0.001$ ). Boa constrictors become progressively more heavyset as they age and grow 19-24% by weight *in addition* to the eightfold increase when length doubles.

How large is the *variation* of weight with respect to length? The standard deviation of log-weight about the regression line is 0.152 for males and 0.141 for females. After exponentiation and conversion to a percent-based confidence interval, these values correspond to length-based variations in body mass varying from +16%, -14% for male boas and +15%, -13% for females, so a weight within 15% of that predicted by the equations (1c) and (1d) is an appropriate range to maintain an animal's weight within. Without any kind of Body Mass Index data to go by, *it seems reasonable that an animal weighing less than two standard deviations (thirty percent) below the weight calculated for its length definitely requires more food. Conversely, if the snake is over thirty percent heavier than its predicted weight, it is too obese.* It should be noted that the weight data for the above regression relationships were obtained for snakes *just*



vrouwjes. Hieruit volgt, dat de ligging van het gewicht binnen een variatie van 15% van het uit de lengte volgens vergelijking (1c) en (1d) berekende gewicht een goede streefwaarde is. *Het is redelijk om aan te nemen, dat een afwijking van meer dan twee keer deze variatie ons leert, dat het dier dan ofwel te zwaar is, dan wel moet worden bijgevoerd.* Hierbij moeten wij wel bedenken, dat al deze gewichten op een 'lege boa' betrekking hebben, gemeten vlak vóór de voeding. Wij weten immers, dat een boa per keer makkelijk tot 25% van haar eigen gewicht naar binnen kan werken.

De eerste parameter, A [ met  $\ln(A)$ : - 8,9 (m) en - 8,5 (v); zie vergelijking (1b), (1c), (1d) ], geeft de kruisingen van de lijnen met de Y-as weer. Ofschoon de waarden hiervan voor de seksen significant van elkaar verschillen, komt dit maar neer op 0,007 % van het gewicht bij elke lengte. Deze parameter is lastig biologisch te interpreteren en is misschien van belang voor de beschrijvingen van de groei als functie van de leeftijd.

#### **Einde van deel 1**

Deel 2 (Groei en leeftijd) en Deel 3 (discussie) verschijnen in respectievelijk de nummers 2 en 3 van *Litteratura Serpentina*.

Vertaling uit het Engels: Bert Verveen.

*prior* to feeding. A boa constrictor easily can eat without harm up to a quarter of its body weight during a feeding session.

Though the intercepts differ significantly for the two sexes ( $p < 0.001$ ), the difference only amounts to 0.007% of the weight for any particular length. Their biological interpretation is difficult, particularly since the strong positive allometry seen here can mask any potential use for them as an indicator of "condition" or body proportion. Since the intercept's use as a condition factor has more utility as a relative measure of body proportion at different ages, it is more relevant to the growth models than to potential sex-related differences in the length-weight relationship.

#### **End of part 1.**

**Part 2 (Growth over Time) and Part 3 (Discussion) will appear in the following issues of this journal**





## Terminologie (zie ook Tabel 1) - Samengesteld door Bert Verveen.

*	teken voor vermenigvuldigen (zie hieronder)
^	teken voor machtsverheffen, bv. $3^4 = 3^4 = 3 * 3 * 3 = 81$
Allometrisch	aan de groei gekoppelde verandering van de verhoudingen van delen van een organisme (allos = andere, duidt op een verandering, variatie, verschil of tegenstelling, metron = maat)
Asymptotische waarde	limietwaarde, waarde die op den duur bijna wordt bereikt a = negatief voorzetsel; sym = met, samen; ptotos = vallen)
Biometrisch	op metingen aan planten of dieren betrekking hebbend (bios = leven; metron = maat)
Cumulatief	(cumulare = ophopen). Voorbeeld: de cumulatieve verdeling van de reeks 1, 3, 2, 5 is 1, 4, 6, 11 en wordt gevormd door opeenvolgende optelling: 1, 1+3, 1+3+2, 1+3+2+5.
Curvilineair	wiskundige term voor de beschrijving van een gebogen lijn (curvus = gebogen; linea = lijn)
Dimorfisme	in twee verschillende vormen optredend (di = twee; morphe = vorm)
Empirisch	op de ervaring berustend, uit de praktijk volgend (empiricus = ervaren)
Exponent	machtsfactor: naam voor de waarde B in de vergelijking $A^B$ (als B = 3 is $A^3 = A * A * A$ , enz.)
Heteroscedastische verdeling	verdeling van residuele waarden, waarvan de spreiding niet constant is
Inflectiepunt	het punt waar de vorm van kromme van hol in bol - of omgekeerd - verandert (in = in; flectere = buigen)
Instantaan	op dat moment, onmiddellijk, ogenblikkelijk, geen tijd in beslag nemend
Kleinste kwadratenmethode	statistische methode om een best passende relatie te bepalen
Lineaire vergelijking	(linearis = door lijnen gemaakt; linea = lijn) algebraïsche vergelijking voor een rechte lijn $y = a + bx$
Logist	groei-kromme volgens de groeivergelijking $x$
Lorilabiale(n)*	teugelschub(ben), gelegen boven de schubben van de bovenlip tussen de neuschub en de rond het oog gelegen schubben (lore = teugel, labium = lip)
Meristisch	1. segmentaal, gesegmenteerd, symmetrisch; 2. verandering van lichaamsdelen in aantal of in plaats (meros = deel)
Meristematisch	als bij de groeiplaatsen (meristemen) in planten (meris = deel; meristos = deelbaar)
Parameter	groottheid die een karakteristieke waarde vertegenwoordigt, getalsmatige beschrijving van een eigenschap (para = naast; metron = maat; parameter = bijkomende maat)
PCA	Principal Component Analysis. Een methode om de onafhankelijke variabelen (principal components = hoofdcomponenten) te destilleren (analysis) uit een groep afhankelijke waarnemingen, de gegevens (data)
Polynomen	vergelijkingen van de vorm $y = a + bx + cx^2 + dx^3 + \dots$ . Als c, d, enz. gelijk aan nul zijn wordt $y = a + bx$ een lineaire vergelijking genoemd (polys = veel; nomen = naam, term)
r- en K-geselecteerde soorten	r-selectie: soort met geringe lichaamsgrootte, snelle voortplanting, grote vruchtbaarheid, vermogen tot grote verspreiding van het nageslacht
K-selectie	soort met een groot lichaam, langere levensduur, en met minder nageslacht dat goed wordt verzorgd <a href="http://en.wikipedia.org/wiki/K-selection">http://en.wikipedia.org/wiki/K-selection</a>





Referenties	literatuurverwijzingen in de tekst werden beperkt tot de Engelse tekst
Residuele waarden	de waargenomen afwijkingen van de gemiddelde waarde; de (verticale) afwijking van de afzonderlijke punten ten opzichte van de regressielijn. Zie Wikipedia: <a href="http://en.wikipedia.org/wiki/Residual_(statistics)">http://en.wikipedia.org/wiki/Residual_(statistics)</a>
Subcaudalen**	staartschilden (sub = onder, cauda = staart)
Subspecies	ondersoort (sub = onder, species = soort)
Staartschilden	de brede schubben (schilden) die onder de staart liggen
Voortschrijdend gemiddelde	gemiddelde waarden berekend over een vast aantal achtereenvolgende meetwaarden, waaraan telkens de eropvolgende meting wordt toegevoegd terwijl de laatste meting afvalt

\* Bekijk voor de schubben op de kop / See for the scales of the head:

[http://www.itg.be/itg/DistanceLearning/LectureNotesVandenEndenE/imagehtml/ppages/CD\\_1014\\_028c.htm](http://www.itg.be/itg/DistanceLearning/LectureNotesVandenEndenE/imagehtml/ppages/CD_1014_028c.htm),

\*\* Bekijk voor de schubben van kop en staart / See for the scales of head and tail:

<http://www.worldwidesnakes.com/ri-reptile-basic-anatomy-Scales.php>

