

*Ervaringen met
een paartje
Boa constrictor
als huisdier*

*13. Vervellen (5):
Ongelijkmatig optreden en
verloop van de vervelfase*

A.A. Verveen
Poelwaai 3
2162 HA Lisse
www.verveen.eu

Iedereen denkt dat het optreden en het verloop van de vervelfase bij slangen over het hele lichaamsoppervlak gelijktijdig plaatsvindt. MADERSON (1985, p. 539) vat deze gedachte als volgt samen (vertaling AAV): “Bij de vorming van de nieuwe opperhuid treden de groei- en differentiatiepatronen van de bijbehorende kiemcellen over het hele lichaamsoppervlak gelijktijdig op.”

Bij *Boa constrictor* bleek dat de vervelfase voor de ogen echter zowel later optreedt als korter duurt dan bij de schubben op de buik van het achterlijf het geval is (VERVEEN, 2007). Praktisch elke houder van *Boa constrictor* moet dit zijn opgevallen. De grijsblauwe verkleuring van de buik begint al enkele dagen vóór de ogen troebel worden.

Deze waarneming voerde mij tot de volgende vraagstelling: (a) Start de huid als geheel overal op hetzelfde ogenblik met de vervelfase, afgezien van de

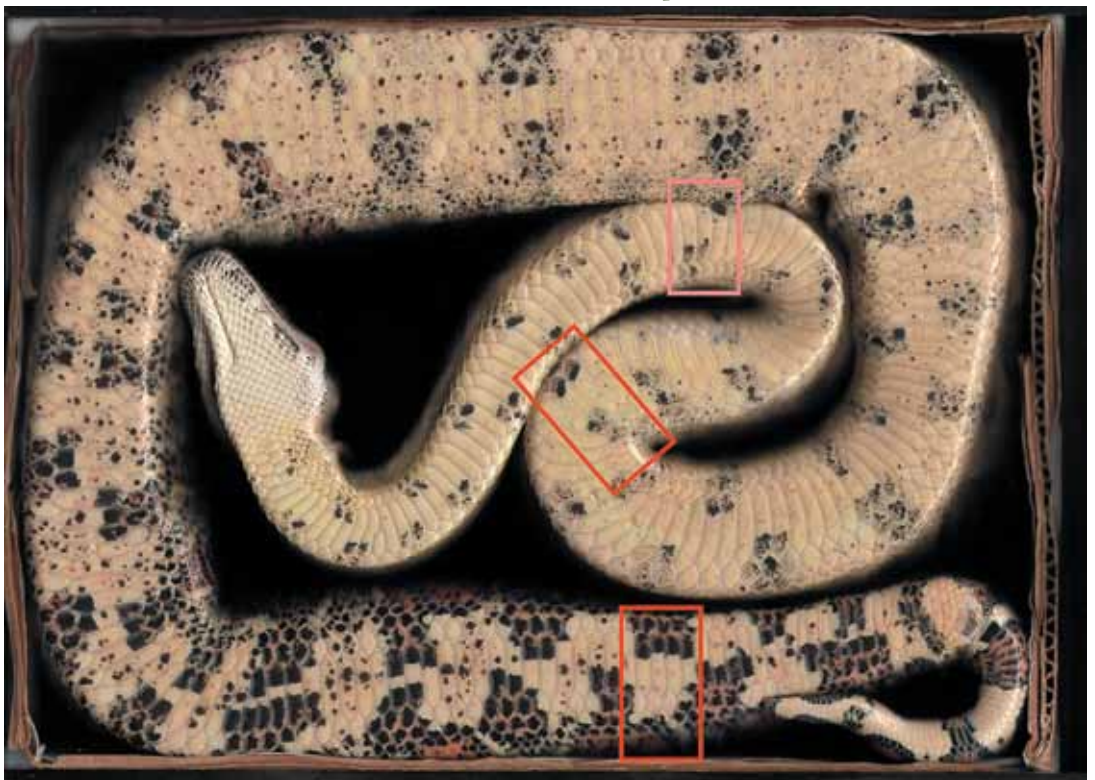
ogen die er later mee beginnen en korter troebel zijn, zodat het slechter zien zo kort mogelijk duurt, of (b) doen de ogen gewoon mee en begint de vervelfase later naarmate het huidgebied dichter bij kop en ogen ligt?

Werkwijze

In 2001 en 2002 maakte ik dagelijks kleurencans van boabuiken. Deze werden telkens met dezelfde vlakke-glasplaat scanner op A4-formaat opgenomen met 300 pixels per inch. Het betrof twee ongeveer twee jaar oude *Boa constrictor*, een vrouwtje dat tussen 1 december 2001 en 17 juli 2002 dagelijks werd gescand (VERVEEN, 2007) en haar even oude broer waarvan in april 2002 ook iedere dag een opname werd gemaakt. De boa's werden hiervoor in een op de glasplaat van de scanner liggende bodemloze kartonnen doos met binnenmaten 20,5

Foto 1. Buikopname van het vrouwtje. De plaatsen waar de helderheid van twee donkere vlekken werd gemeten. De twee naast elkaar gelegen zwarte vlekken in het bovenste, het rostrale, raam (in één geval moest het zalmkleurige raam worden gebruikt); en de twee middelste vlekken in de buikschubben in het onderste, caudale, raam.

Photo 1. Record of the abdomen of the female. Positions of the dark spots used in the measurement of their variation in lightness. Upper windows: the rostral pair of dark spots where in one case the place indicated by the salmon coloured window had to be used; Lower window: the caudal pair in the centre of the four spots.



bij 27,5 cm gelegd. Van mei tot begin juli 2002 werd van het mannetje bovendien een lange serie kleurencans van uitsluitend het achterste deel van de buik gemaakt.

De dieren lieten zich zonder problemen scannen. Desondanks beschouwde ik de decemberscan als een voorlopige oefening om het vrouwtje aan de situatie te laten wennen. De eerste serie scans (in de illustraties met de letter A aangegeven) werd daarom a priori niet voor kwantitatieve metingen gebruikt, hoewel zij ook een vervelperiode bestreken. Naderhand bleek deze eerste vervelfase langer te duren, mogelijk vanwege deze kennismaking, al is een seizoensinvloed (de korte dagen van december) niet uit te sluiten. Latere scans (waarvan de vervellingen in de illustraties met de letters B tot en met E zijn aangegeven) gaven geen problemen; de enige reeks complete buikscans van het mannetje evenmin.

De scans van het vrouwtje werden opnieuw doorgemeten, nu op de veranderingen van de helderheid (die *niet* de doorzichtigheid maar de hoeveelheid wit in de kleur weergeeft) van twee meer naar voren gelegen (*rostrale*, naar de *snuif* gerichte) donkere plekken (foto 1). De resultaten van dit onderzoek

Figuur 1. Helderheidverloop: individuele blauwebuikcurven en grijzeoogencurve voor vier opeenvolgende vervelfasen B tot en met E bij hetzelfde boa constrictor-vrouwtje, afgebeeld in foto's 4. De oefenscans A werden niet doorgemeten.

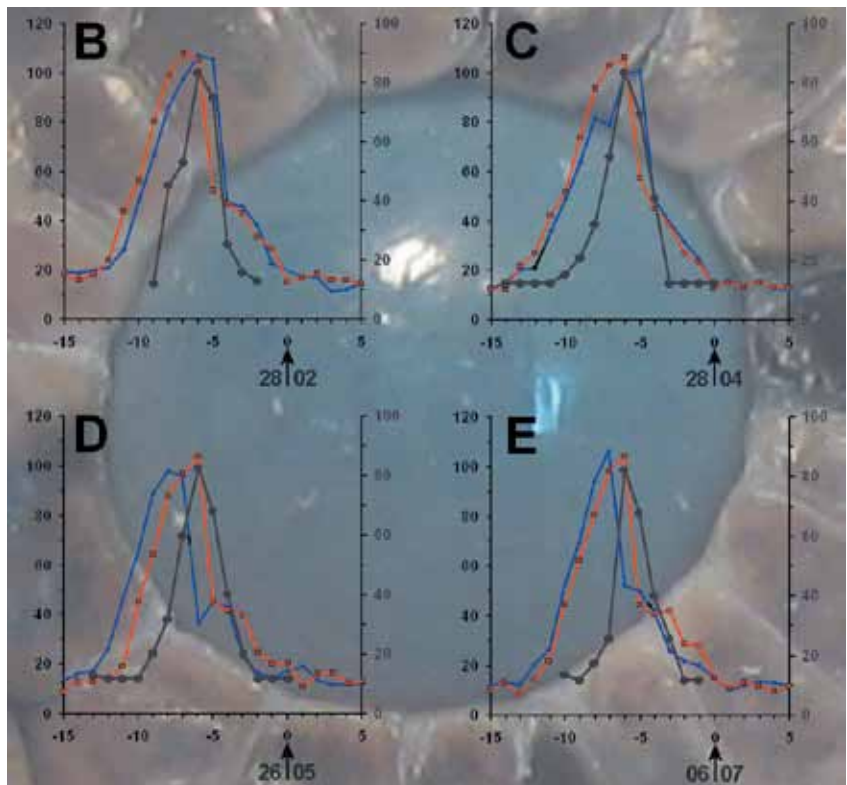
Pijlen: verveldag (dag/maand), donkergrijze krommen: oogkapje, rode krommen: rostrale donkere plekken, blauwe krommen: caudale donkere plekken.

Verticale assen: intensiteit, horizontale as: dag ten opzichte van de verveldag (met pijl en datum in 2002).

Figure 1. Lightness changes: individual blue belly curves and grey eyes curve measured in four successive renewal stages B through E for the same female boa constrictor pictured in photos 4. Scans of the pilot study A were not used to measure colour variations.

Arrows: sloughing day, dark grey curves: eye cap, red curves: rostral dark abdominal spots, blue curves: caudal dark abdominal spots.

Y-axes: lightness intensity, x-axis: day with regard to sloughing day (with arrow and 2002 date).



maakten het nodig alle scans goed op de aanwezigheid van relevante visuele details te bekijken.

Figuur 1 bevat de resultaten (de blauwebuikcurven) van deze helderheidsmetingen, samen met de eerder verkregen gegevens voor de meer naar achter gelegen (*caudale*, naar de *staart* gerichte) donkere vlekken (foto 1) en met de helderheidsgegevens voor de ogen (de grijzeogencurve). Zij werden opgetekend met betrekking tot de dag van de vervelling. In de indertijd weergegeven grafiek voor de in mei begonnen vervelfase (links onder in VERVEEN, 2007, figuur 1) bleek de as een dag te zijn verschoven, wat hier is gecorrigeerd.

Resultaten

De blauwebuikcurven en de grijze-ogencurven

Bij het bekijken van deze grafieken op het gedrag van de blauwebuikcurve (het verloop van de helderheid) in het rostrale deel (rode krommen in figuur 1) valt het S-vormige verloop van de toename ervan op. Typisch is de langdurige gelijdelijk verlopende stijging ervan, evenals de binnen een dag optredende scherpe en sterke daling na het bereiken van de piek. Deze daling gaat vervolgens over in een één of meer schouders tellende afname van de helderheid.

Dit beeld bevestigt de eerder vermelde beschrijving ervan voor de caudaal gelegen donkere buikvlekken (VERVEEN, 2007) (blauw gekleurd in figuur 1).

Meting van de twee blauwebuikcurven van het caudale buikdeel van het mannetje (figuur 2) bevestigt dit beeld eveneens. Of de duur ervan bij het mannetje inderdaad korter is dan bij het vrouwtje kan niet op basis van zo weinig cycli worden vastgesteld.

Wanneer per meetgebied en per dier de blauwebuikcurven worden gemiddeld ten opzichte van de dag van de scherpe daling van de helderheid, dan blijkt dat de *vorm* van de blauwebuikcurve voor de rostrale (meer naar voren gelegen) donkere vlekken praktisch samenvalt en dus gelijk is aan die van de caudaal gelegen donkere vlekken (figuur 3).

De nogal complexe vorm van de blauwebuikcurven is voor alle donkere huidgebieden gelijk, terwijl de grijzeogencurve eenvoudiger is (figuur 1B) en veel korter duurt (figuren 1 en 3).

In alle gevallen komen de oogkapjes het laatst in

de vervelfase. De grijzeogencurve begint en eindigt later en duurt bovendien korter (figuren 1 en 2).

Uit dit resultaat volgt dat mogelijkheid B van onze vraagstelling moet worden doorgestreept, omdat de vervelfase niet systematisch later optreedt naarmate het huidgebied dichter bij kop en ogen ligt. Dit wijst dus op mogelijkheid A, waarin twee aspecten zijn te onderscheiden: de huid als geheel komt overal op hetzelfde ogenblik in de vervelfase, afgezien van de ogen die later beginnen en korter troebel zijn. Maar is dit zo?

De grijzeogencurve (grijs gekleurd in figuur 1) treedt *in alle gevallen* veel later op. De toestand van het oogkapje lijkt het moment van de eigenlijke vervelling te dicteren, onafhankelijk van het helderheidsverloop van de onder de buikschilden gelegen donkere buikvlekken (figuur 3).

Wij kunnen hieruit concluderen dat mogelijkheid (b) klopt: *de vervelstage van de oogkapjes vormt de slotfase in het hele proces van de vorming van de nieuwe opperhuid.*

Mogelijkheid (a) is echter de vraag, want de posities van de rostrale en caudale blauwebuikcurven blijken om elkaar te variëren, zelfs bij hetzelfde dier (figuur 1). Dus blijft het de vraag of het vervelproces nu wel of niet een gelijktijdig gebeuren van de hele huid (afgezien van de oogkapjes) is. Om hier uitsluitsel over te krijgen werden alle opnamen goed bekeken.

Onregelmatig begin en verloop

Bij nadere inspectie van de gemeten huidvlekken bleek dat de met de optredende verhoorning geassocieerde steile afval in helderheid heel goed is te zien (figuur 4). *De donkere buikvlekken worden opeens veel zwarter van kleur en deze verandering treedt binnen het tijdsverloop van één dag op.*

Ook bleek uit deze opnamen dat het moment van de steilste afname voor de twee verschillende plaatsen bij hetzelfde dier bij opeenvolgende vervellingen van volgorde kan wisselen.

Dit resultaat maakte het nodig voor alle opeenvolgende scans van elke vervelcyclus de hele buikhuid grondig te inspecteren op het verloop van de vervelfase in ruimte (uitbreiding over de buikhuid) en tijd.

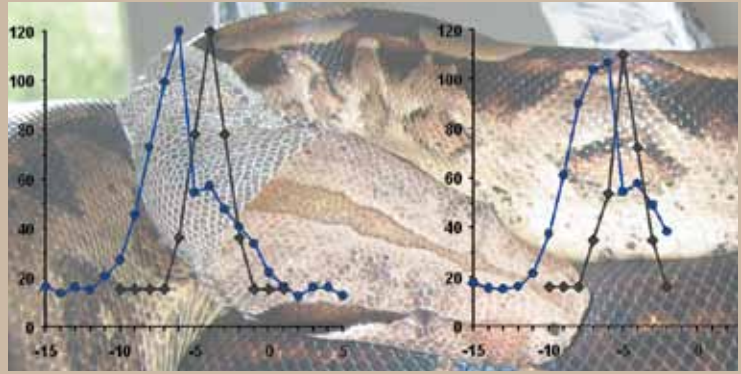
Een eerder waargenomen vervelcyclus (serie A) die optrad tijdens de in december 2001 opgenomen proefserie naar de mogelijkheid van het regis-

treren van de scans (en die om die reden niet in de eigenlijke reeks metingen werd opgenomen) bleek ook relevante visuele details te vertonen, met name omdat de vervelfase toen vrij lang duurde.

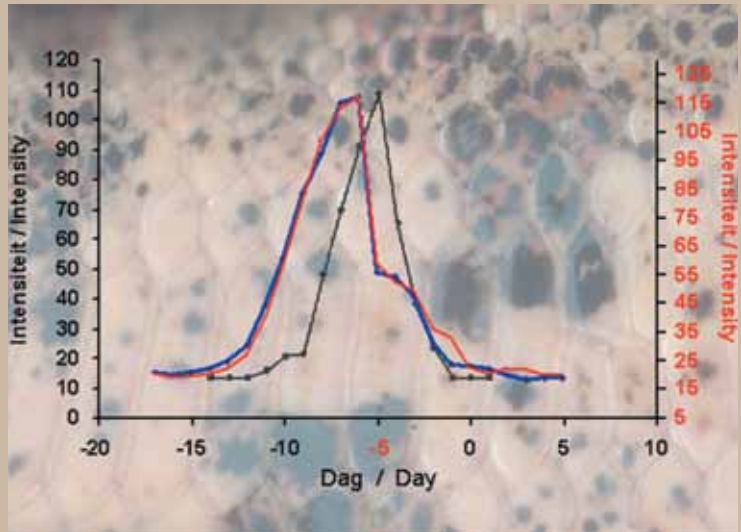
Hiermee bleek een aaneengesloten reeks van vijf vervellingen van één dier te kunnen worden geïnspiceerd. Bovendien was een redelijk goede reeks beschikbaar van de buik als geheel van een andere boa, een twee jaar oud broertje (foto 2).

De beschrijving van de lokale buikkleurveranderingen begint met die van dit mannetje.

Lokale variatie bij het mannetje *Boa constrictor* (foto 2)
 Hoewel het mannetje op 5 april 2002 nog in de interfase leek te verkeren, was er op de verder heldere buik in het caudale deel een centraal gelegen kleine grijsblauw verkleurde vlek te zien (gele pijlen in foto 2). Op een op die dag niet zichtbaar meer rostraal gelegen deel van de buik bleek de volgende dag een slecht zichtbaar klein haardje grijzer te zijn geworden (rode pijlen in foto 2). Op 7 april hadden deze haarden zich niet of nauwelijks uitgebreid, terwijl er een vage rode lijn van uitgang langs de middellijn van de buik in de richting van de kop. Op 8 april zette de rode buik zich door en verhoorden de oorspronkelijke plekje, zichtbaar door hun oorspronkelijke donkere kleur. Tijdens dagen 9 tot en met 11 verhelderden



Figuur 2. Individuele blauwebuikcurven en grijze-ogencurve voor twee opeenvolgende vervelfasen van hetzelfde boa constrictor mannetje
 Figure 2. Individual blue belly curves and grey eyes curve measured in two successive renewal stages for the same male boa constrictor

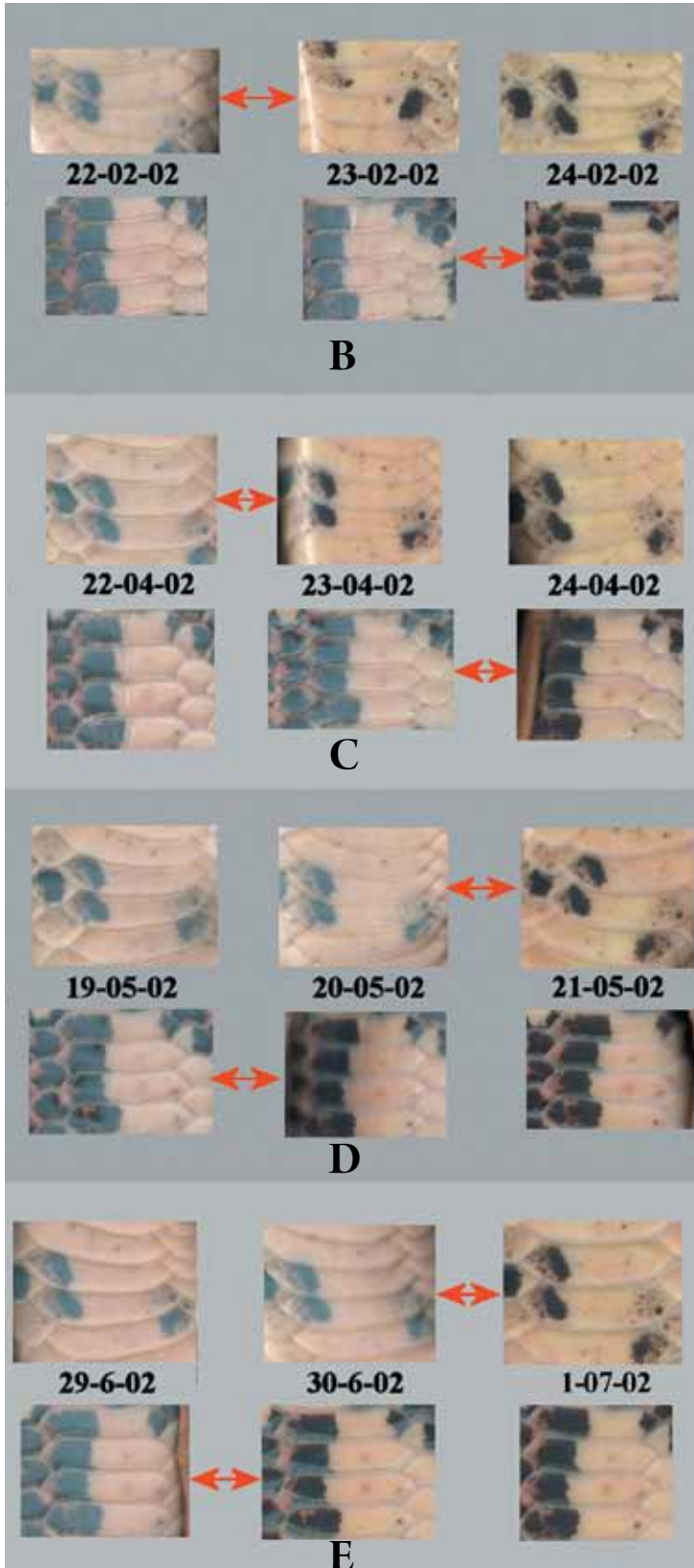


Figuur 3. Vorm van de blauwebuikcurven van a. de caudale donkere buikkvlekken (blauwe lijn, linker y-as) en b. de rostrale donkere buikkvlekken (rode lijn, rechter y-as). De curven zijn gemiddelden uit vier reeksen, telkens gerefereerd aan dag -5, de dag voor de steilste afname van de helderheid. De vervelling valt dan op dag 0 ± 1. De rechter as is in intensiteit bijgesteld om de krommen op elkaar te laten vallen.

Ook is de gemiddelde curve voor de oogkapjes weergegeven (donkergrijs, arbitraire intensiteiteenheid)

Figure 3. Shape of the blue belly curves for a. the caudal dark abdominal spots (blue line, intensity plotted on the left y-axis) and b. the rostral dark abdominal spots (red line, right axis). Each curve forms the average of four renewal series, all with respect to day -5, the day before the steepest decline in lightness. Sloughing then occurred on day 0 ± 1. Note that the right axis has been scaled to project the two curves onto each other.

The averaged curve for the eye caps has been drawn too (dark grey line, arbitrary units)



←Figuur 4. Rostrale (bovenste rij) en caudale (onderste rij) meetra- men per vervelling B tot en met E (zie foto's 4). Dubbele rode pijlen: het optreden van de snelle ophel- deringsfase.

←Figure 4. Rostral windows (upper row) and caudal ones (lower row) per renewal stage (series B through E, see Photos 4). The double arrows indicate the occurrence of the sudden steep decline.

→Foto 2. Scans van de vervelfase van een twee jaar oud boamannetje bepaald in april 2002

Pijlen: twee haarden (gele en rode pijlen), initiële startpunten van de vervelfase die tijdens de hele vervelfase op de rest voor blijven lig- gen. Blauwe cirkel: verveldag.

→Photo 2. Scans of the April 2002 renewal stage of a two-year-old male boa constrictor

Arrows: two initial focal points (yellow and red arrows). They stay ahead of the rest of the body during the complete renewal stage. Blue filled circle: sloughing day.

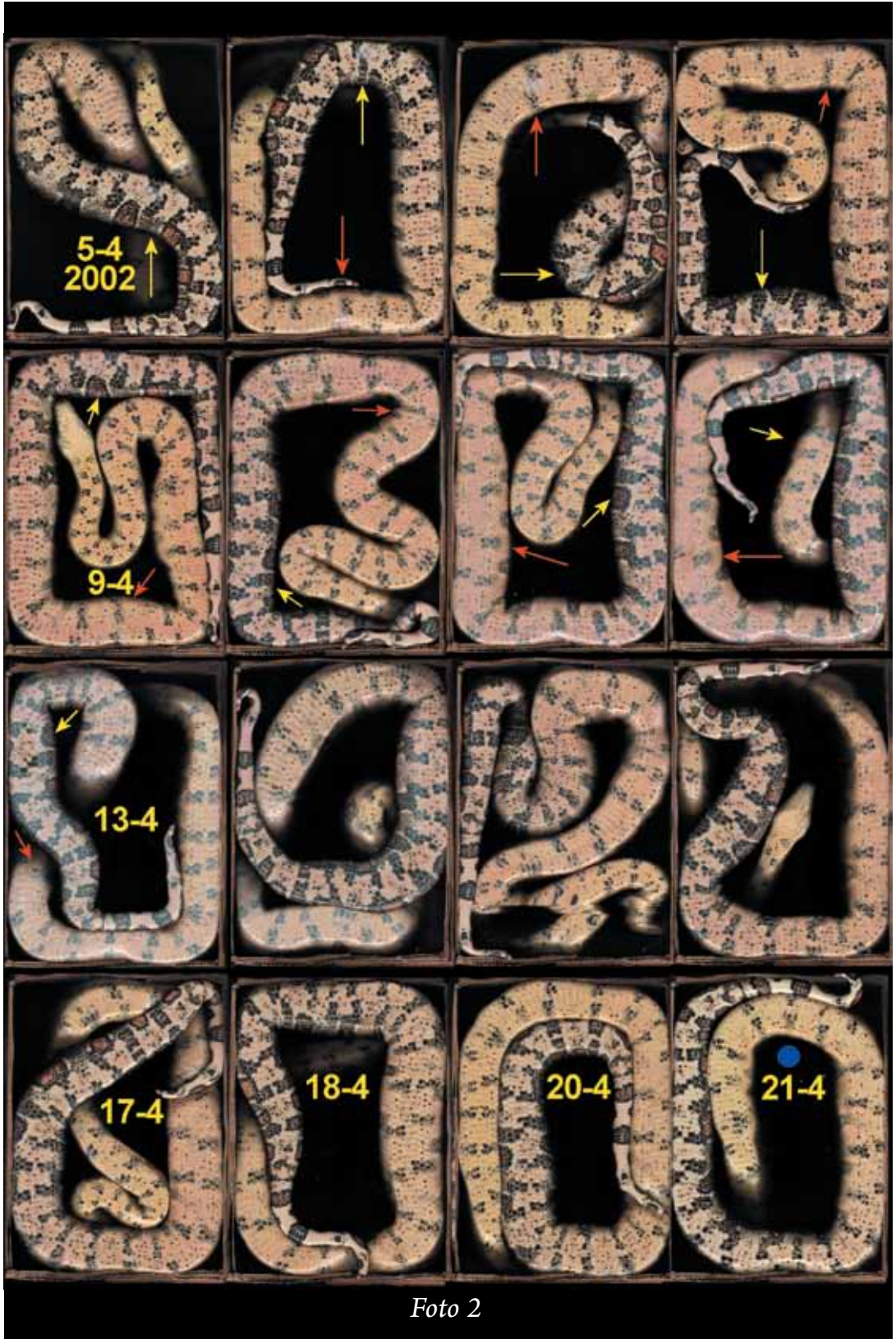


Foto 2

de originele gebieden verder, terwijl de buik verder van staart naar kop in het blauwebuikstadium overging. Op 11 april verkeerde het dier in het stadium van de blauwe buik, terwijl het originele gebied helemaal helder was geworden. Op de 14^e verhelderde het caudale deel van de buik, gevolgd door de rest van de buik op de volgende dag. Op 21 april, kort voor de op dezelfde dag optredende normale vervelling, was het hele dier al lang weer opgehelderd en viel er op de originele plaatsen van de verkleuring niets bijzonders te ontdekken.

Uit deze bespreking volgt dat het verloop van de verkleuring goed kan worden bestudeerd aan de hand van het patroon van *de plotselinge snelle opheldering* die als het ware het negatief vormt van de start van de blauwgrijze verkleuring (zie ook foto 3).

Lokale variatie bij het vrouwtje *Boa constrictor* (foto's 4A tot en met 4E)

De serie scans van de vervelfasen van het jonge vrouwtje is afgebeeld in foto's 4A tot en met 4E van respectievelijk december 2001 (A), en februari (B), april (C), mei (D) en juni-juli 2002 (E).

Uit de bestudering van deze scans, gevoegd bij die van het mannetje, volgt dat er *in geen enkele vervelfase sprake is van een homogene synchrone ontwikkeling over de totale lengte van het dier*.

De plekken die éérder verkleuren liggen tijdens de hele vervelfase vóór op de later verkleurende delen van de huid.

→→Foto's 4A tot en met E (in volgorde van plaatsing). Scans van de vervelfase van het twee jaar oude boavrouwtje bepaald in december 2001 (Foto 4A), februari 2002 (Foto 4B), april 2002 (Foto 4C), mei 2002 (Foto 4D) en juni-juli 2002 (Foto 4E). Uitleg in de tekst.

Gekleurde cirkels (indien aanwezig): rood: dag van de maaltijd, geel: productie van urine, donkerrood: ontlasting, blauw: verveldag.

→→Photo's 4A through E (in sequence). Scans of the renewal stage of a two-year-old female boa constrictor taken in December 2001 (Photo 4A), February 2002 (Photo 4B), April 2002 (Photo 4C), May 2002 (Photo 4D) and June-July 2002 (Photo 4E). Explanation: see text.

Filled circles (if present): red: meal day, yellow: urine deposit, dark red: defecation, blue: sloughing day.

↙Foto 3. Drie scans van het mannetje van foto 2 om het grotere focus, het initieel lokale optreden van de blauwe buik op 5-4-2002 en de er op volgende opheldering op 8-4-2002 beter te laten zien. Deze opheldering vindt hier plaats nog voor de blauwe buik op 11-4-2002 is doorgezet.

↙Photo 3. Three scans of the male of photo 2 to show the larger focus in detail; its initial occurrence of the local blue belly stage on April 5th 2002, its clearing on April 8th, while the blue belly stage as a whole is present on April 11th.





Foto 4A



Foto 4B



Foto 4C

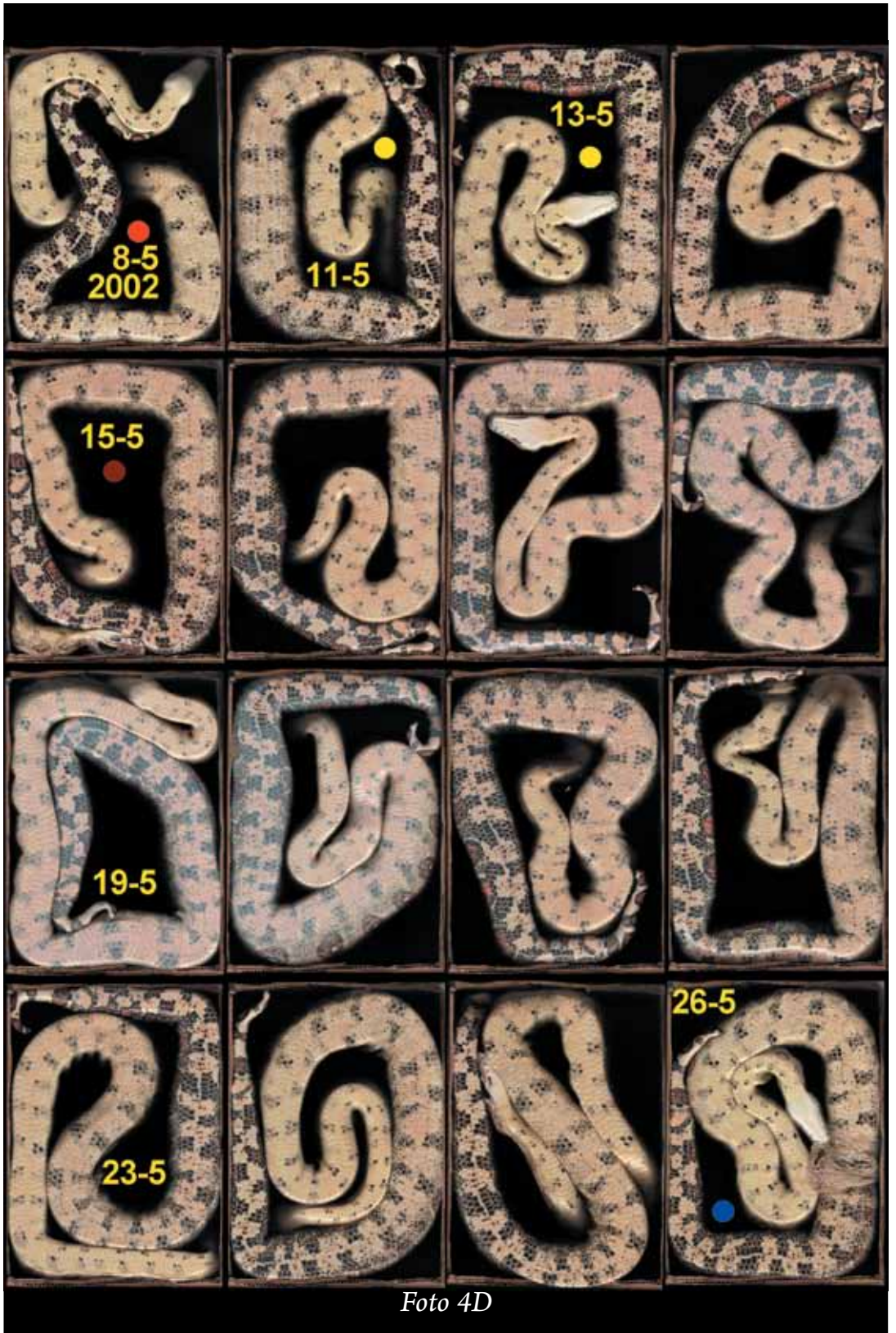


Foto 4D

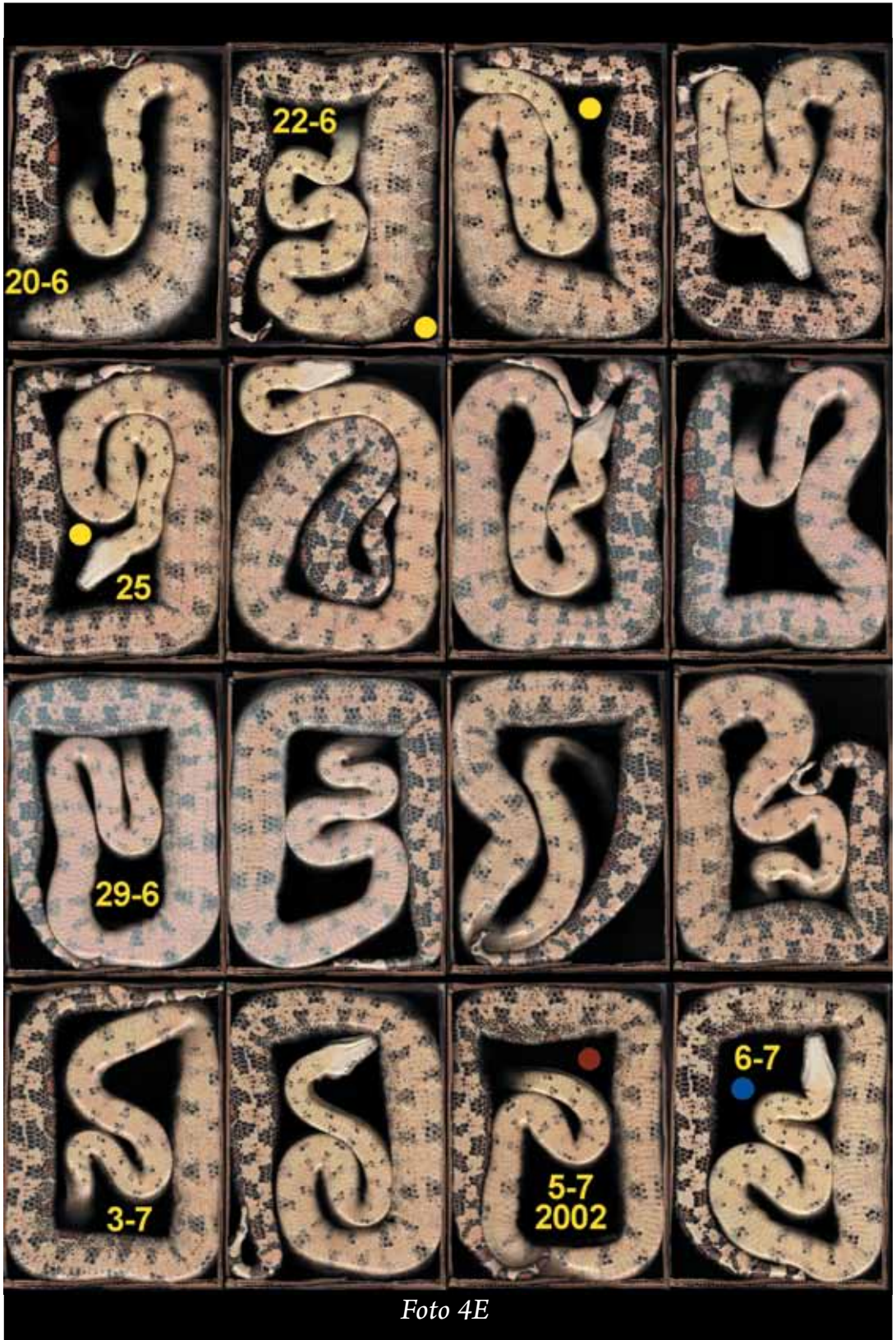


Foto 4E

Door van de snelle fase van de opheldering gebruik te maken kon voor hetzelfde dier de uitbreiding van de vervelfase in ruimte en tijd voor alle vijf de op elkaar volgende cycli worden gevolgd en op een kaart vastgelegd.

In de kaarten van figuur 5 en 6 staan de resultaten samengevat in de vorm van een tekening op de in grijstinten gerepresenteerde buik (vanaf de staartpunt tot ergens rond de maagstreek) van het boa constrictor-vrouwtje. Relevante delen van de scans werden er aan toegevoegd om de tekeningen te completeren.

Het wordt uit de verkregen beelden meteen duidelijk dat *zelfs bij dezelfde slang elke vervelfase weer anders verloopt en dat er van een gelijkmatig en gelijk-tijdig optreden geen sprake is.*

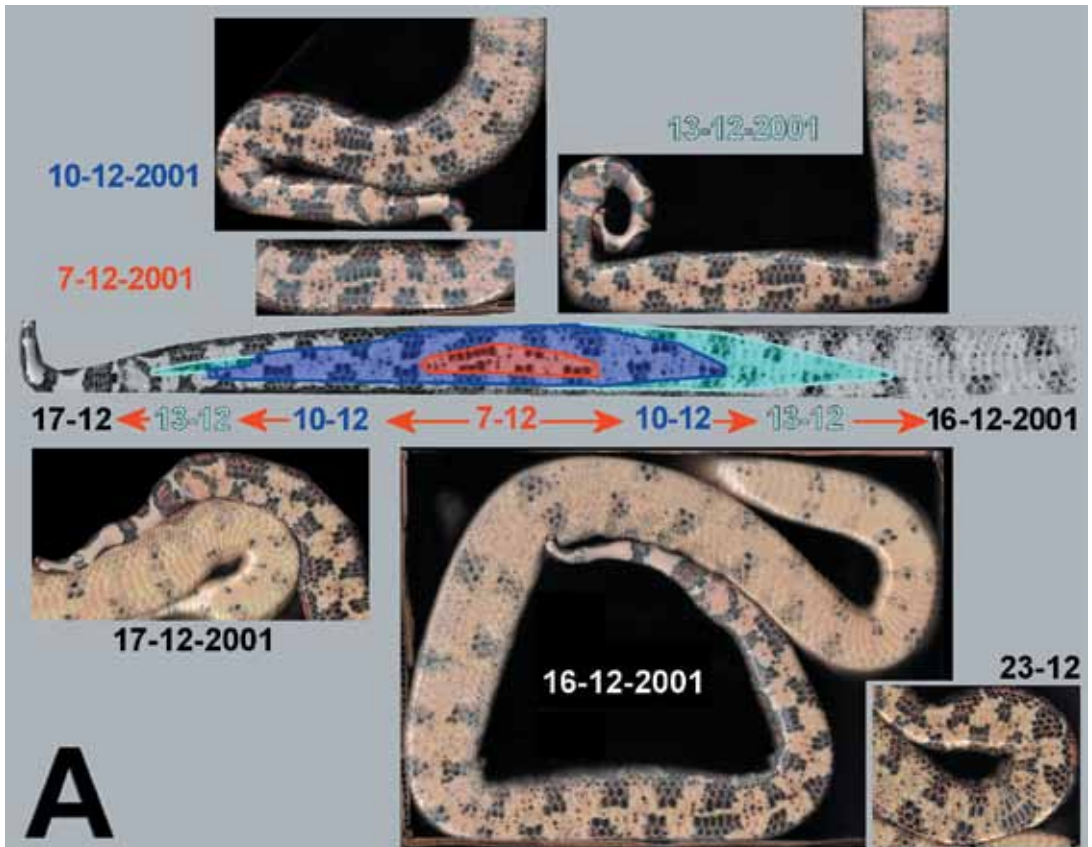
Bespreking van het verloop

In drie gevallen was er sprake van een min of meer globale ontwikkeling, waarbij twee keer sprake was van een rostrocaudaal verloop (van kop naar staart) (B en C in foto's 4 en figuur 6) en één keer in omgekeerde zin: caudorostraal (foto 4E

en figuur 6E). Mocht er in deze gevallen van een duidelijke plaats van oorsprong ("focus" of haard) sprake zijn geweest, dan kon het niet door mij worden waargenomen, hetzij door de snelheid waarmee het proces zich verspreidde, hetzij door het ontbreken van voldoende donkere vlekken of van een duidelijk scanbeeld van het desbetreffende lichaamsdeel. Hierbij moet worden aangetekend dat de term 'caudaal' in feite neerkomt op 'laagabdominaal'.

↓Figuur 5. Ontwikkeling van de vervelfase van het vrouwtje boa constrictor aan de hand van de snelle ophelderingsfase van de in 2001 gemaakte scans (A, zie foto 4A). Buikschema in grijstinten. Insertie rechtsonder: vervroegd loslaten van de oude opperhuid op het reeds voltooide deel.

↓Figure 5. Development of the renewal stage of the female boa constrictor, derived with the use of the steep decline in lightness for the abdominal scans made in 2001 (A, see photo 4A). Abdominal representation in shades of grey. Bottom right insert: early finish of renewal with detachment of the old epidermal skin layer.

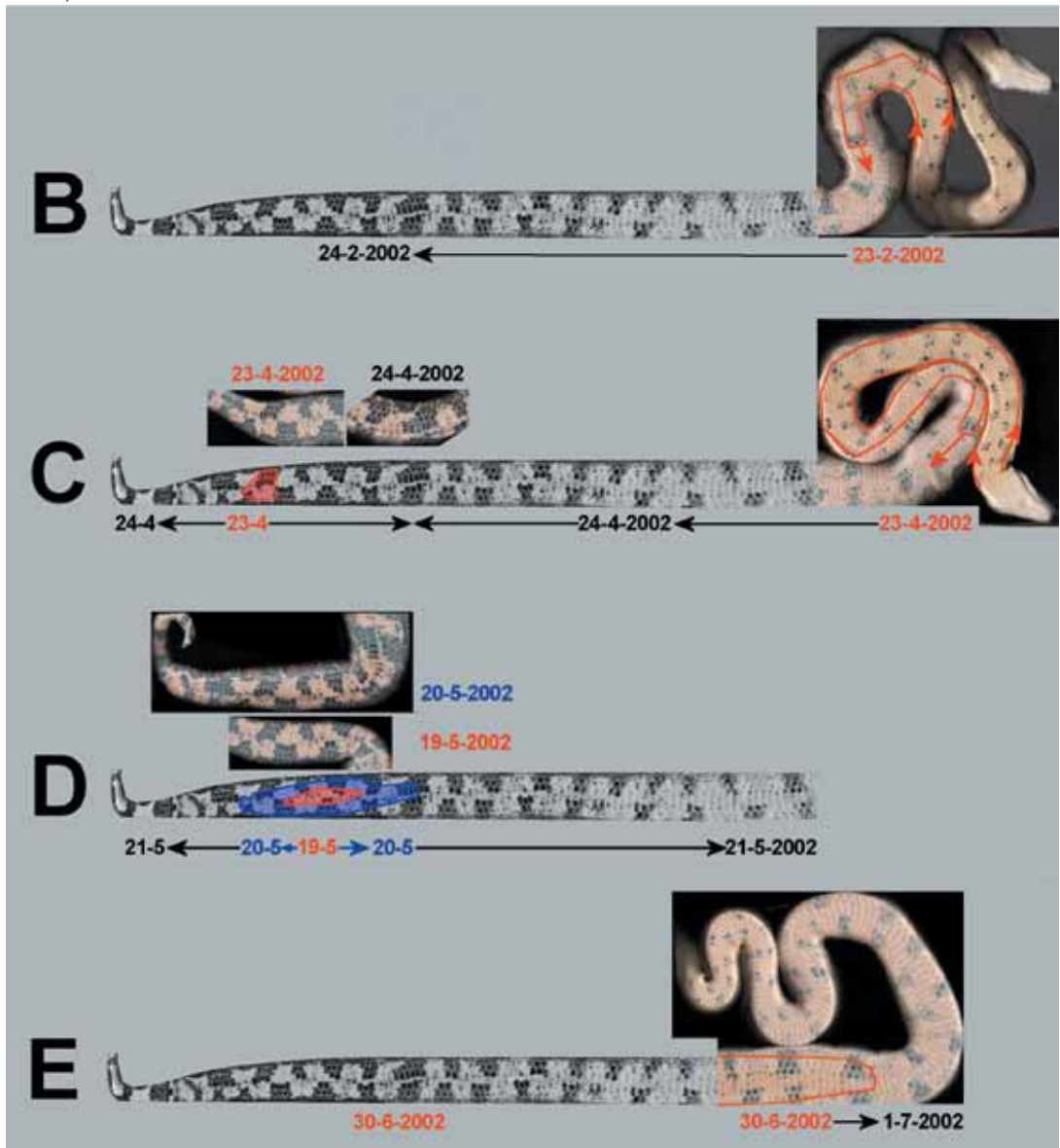


Bij het vrouwtje was in drie gevallen sprake van een goed omschreven focus (A, C en D in foto's 4 en figuren 5 en 6), allen gelokaliseerd op het achterlijf, maar telkens op duidelijk van elkaar verschillende plaatsen. Goed omschreven focussen werden ook bij het mannetje geconstateerd (foto's 2 en 3). Interessant is dat er in twee gevallen van meer dan één focus sprake is, zowel bij het mannetje (foto's 2 en 3) als bij het vrouwtje. Bij de laatste trad een caudaal focus op plus een snelle rostrocaudale (van

snuit naar staart) uitbreiding (foto 4C en figuur 6: C). Deze snelle uitbreiding gaf het caudale focus niet meer de gelegenheid zich verder te ontwikkelen.

In twee gevallen ontwikkelde de vervelfase zich eerst relatief langzaam om vervolgens over het lijf te "exploderen" (A en D in foto's 4 en figuur 6). Het valt op dat er een tendens is naar een initiële uitbreiding via de middellijn van de buik, pas daarna gevolgd door een min of meer explosieve

Figuur 6. Als fig. 5. Alfabetische aanduiding B tot en met E aan de hand van de in 2002 gemaakte scans (foto's 4B-4E).
Figure 6. See figure 5. Alphabetic numeration B up to and including E for the abdominal scans made in 2002 (photo's 4B-4E).



zijdelingse uitbreiding naar de flanken, wat zich vermoedelijk doorzet tot over de rug. Het beeld lijkt op de golfvorm van een boot die door open water vaart.

De verdeling van de ontstaansplekken van de vervellingfase (foto's 2 - 4, figuren 5 en 6) zou op een kenmerkende voorkeur kunnen wijzen: twee "explosies" vanuit het kopgebied plus één onbepaalde "explosie" vanuit de buik en vier haarden achter in het gebied van de onderbuik. De haarden hiervan lagen op 24,8, 23,2, 12,0 en 16,0 procent STL (Snuit tot het Topje van de staart Lengte) verwijderd van de staartpunt. De grote haard bij het mannetje lag op 24,8 procent ervan verwijderd.

Nadere inspectie van de scans liet geen bijzonderheden zien op de plaatsen van oorsprong van de vervelfase. Er waren ook geen sporen van eventuele beschadigingen waar te nemen.

Het moment van optreden van het begin van de roze buik en dus van de start van de vervelfase was (en is) lastig waar te nemen, zowel in de kleurmetingen als op het oog (VERVEEN, 2007). De hier gemelde rol die de middellijn van de buik in de vervelfase speelt doet vermoeden dat ook voor de roze buik van een initieel optreden in deze middellijn sprake zou kunnen zijn. Bij inspectie van de scans (foto's 2 - 4) lijkt dit het geval te zijn. Hoewel dit vermoeden niet getalsmatig hard kan worden gemaakt is het wel waarschijnlijk omdat de rode of roze buik wijst op de toegenomen bloedcirculatie door de huid, nodig voor de aanmaak van de nieuwe huidcellen.

Discussie

Er is nog maar weinig bekend over mechanismen die de vervelfase aansturen. Men denkt dat de waterdoorlaatbaarheid van de huid een belangrijke rol speelt (MADERSON, 1984), mogelijk via hormonale aansturing. Van schildklierhormoon is bekend dat het de duur van de interfase verlengt (een samenvatting hiervan is te vinden in JACOBSON, 1977 en in MADERSON, 1985 pag. 543 en 557).

Dit zou echter betekenen dat het hele proces uniform en synchroon verloopt (hypothese 1). Dat in dit geval de ogen later met de vervelfase beginnen en gelijk eindigen zou dan aan de andere aard van het weefsel van het oogkapje kunnen liggen. Zoals

al gezegd is dit echter een open vraag, omdat er een alternatieve hypothese mogelijk is: er zou een gradiënt in gevoeligheid voor het starten van de vervelfase kunnen bestaan, die in plaats en tijd van achter naar voor zou verlopen (hypothese 2). In dat geval zouden de grijze ogen passen in het algemene patroon van de vervelling. Het hier te rapporteren onderzoek werd opgezet om te kunnen beslissen tussen deze twee alternatieven.

In deze fase van de analyse van de vervelfase, halverwege maart 2008 en dus zeven jaar na het scannen van de boa's, kwam ik voor de grote verrassing te staan dat de in figuur 1 aanwezige onderlinge verschillen tussen de blauwebuikcurven, evenals die tussen de blauwebuikcurven en de grijzeoogcurven reëel waren. Hieruit volgde dat door de verschillen in gedrag tussen de blauwebuikcurven van de rostrale donkere buikvlekken (de rode lijnen in figuur 1) en die van de caudale vlekken (de blauwe lijnen erin) beide hypothesen over de uitbreiding van de vervelfase over het hele lijf moesten worden verworpen.

Hoewel het veronderstelde verloop van achter naar voor (de caudorostrale gradiënt) inderdaad in de vervelcycli van december 2001 (figuur 5) en van mei en juni-juli 2002 (D en E in de figuren 1 en 6) zichtbaar was, bleek het gedrag in de cycli van februari en maart 2002 hieraan tegengesteld te zijn: deze verliep toen van voor naar achter (B en C in de figuren 1 en 6).

In alle gevallen kwam de vervanging van de oogkapjes achteraan (de zwarte curven in figuur 1). Dit gedrag versterkt de veronderstellingen dat (a) het zien voor deze dieren zo belangrijk is dat de aantasting ervan zo kort mogelijk moet duren, en (b) dat de rijping van de nieuwe oogkapjes het eigenlijke moment van het afstropen van de huid bepaalt.

Een hormoon als het schildklierhormoon zou bij de vervelling kunnen zijn betrokken, met name door de interfase te verlengen. Dit beëindigen van de tussenfase zou een ander type proces kunnen zijn dan het activeren van de vervelfase. Zo nee, dan zou je een uniforme activering en een uniform, synchroon verloop van de vervelfase verwachten. Integendeel, haarden van vervelactiviteit ontstaan op verschillende plaatsen, met name in het gebied van of bij de kop en in het buikdeel van het achterlijf. De laatste ontstonden op een afstand van circa

10 tot ongeveer 30 procent STL vanaf de staartpunt. Van daaruit expandeerden deze gebieden in eerste instantie langs de middellijn van de buik, in beide richtingen, gevolgd door een ondertussen optredende zijdelingse expansie.

Het grillige gedrag van de haarden en gradiënten is lastig te begrijpen. Mogelijk is het gerelateerd aan de aanwezigheid van beschadigde of potentieel zwakke plekken in de (opper)huid, alhoewel daarvan zo op het oog geen directe tekenen waren te zien. Zo is het bekend dat beschadigingen, bijvoorbeeld door mijten, het optreden van een vervelling kunnen bespoedigen (HOPPMANN & BARRON, 2007).

Boa constrictor valt weliswaar niet onder de langste reuzenslangen, het is wel het meest gedrongen dier en een van de zwaarste in relatie tot de lengte ervan, terwijl zij tijdens de groei zelfs relatief zwaarder worden (SMITH, 2007, VERVEEN, 2008). Hoewel niet alle volwassen boa's ervan houden om in bomen te klimmen, zijn er volwassen dieren die dat toch graag doen (eigen observaties). Daarbij gebruikt boa de kin heel intensief en brengt een

groot deel van het lichaamsgewicht over op de onderkant van het kin- en nekgebied. Met het achterlijf houdt het dier zich ondertussen krachtig aan stevige objecten vast om niet te vallen. Voor zo'n zwaargebouwd dier moet dit gedrag met name de opperhuid van de onderkant van het lijf fors belasten. Slijtage van de opperhuid is daarbij niet te vermijden.

Andere processen die in dit patroon misschien een rol kunnen spelen zijn het transport van signalen van cel op cel en via het lymfatische systeem, maar vermoedelijk zijn deze twee processen te traag om van belang te zijn. Mogelijk relevant in deze context is de aanwezigheid van een in de opperhuid gelegen terugkoppelsysteem (FLAXMAN e. a., 1968, genoemd door MADERSON (1984, blz. 115). Verder is het mogelijk dat lokale reflexen, zogenaamde axon reflexen, een rol spelen.

Ook kan het zenuwstelsel hierbij zijn betrokken, en wel het zogenaamde autonome zenuwstelsel (ARIËNS KAPPERS, 1937, p. 248) met name het op het onderhoud van het lichaam ingestelde parasymphatische deel van dit zenuwstelsel. Bij reptie-

Literatuur

- ARIËNS KAPPERS, C.U. avec la collaboration de E.H. STRASBURGER, 1947. Anatomie comparée du système nerveux, particulièrement de celui des mammifères et de l'homme. De Erven F. Bohn, Haarlem, Masson & Cie, Paris.
- HOPPMANN, E. & H.W. BARRON, 2007. Dermatology in reptiles. *Journal of Exotic Pet Medicine* 16 (4): 210-224.
- JACOBSON, E.R., 1977. Histology, endocrinology, & husbandry of ecdysis in snakes (a review). *Veterinary Medicine/Small Animal Clinician*, February: 275-280.
- LANDMANN, L., 1975. The sense organs in the skin of the head of squamata (Reptilia). *Israel Journal of Zoology* 24: 99-135.
- MADERSON, P.F.A., 1984. The squamate epidermis: new light has been shed. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 52: 111-126.
- MADERSON, P.F.A., 1985. Some developmental problems of the reptilian integument. *Biology of the reptilia*. 14 Development A: 523-598
- SMITH, C.R., 2007. Sexual Dimorphism and Growth in the Boa Constrictor. 1 (Introduction, scalation, and length-weight relationship), 2 (Growth over time) and 3 (Discussion). *Litteratura Serpentina* 27 (1): 6-22, (2): 54-68, (3): 105-116.
- SMITH, C.R., 2007. Geslachtsdimorfisme en groei bij de boa constrictor. 1 (Inleiding, schubpatroon, en lengte-gewicht relatie), 2 (Groei als functie van de leeftijd) en 3 (Discussie). *Litteratura Serpentina* 27 (1): 6-22, (2): 54-68, (3): 105-116.
- VERVEEN, A.A., 2007. Keeping a pair of Boa constrictor as pets 11. *Ecdysis* (3): Colour changes of the renewal phase. *Lacerta* 65 (4): 150-167.
- VERVEEN, A.A., 2007. Ervaringen met een paartje Boa constrictor als huisdier 11. *Vervellen* (3): De kleuren van de vervelfase. *Lacerta* 65 (4): 150-167.
- VERVEEN, A.A., 2008. Groei in gewicht en lengte bij Boa constrictor. *Litteratura Serpentina*, 28 (1): 6-25, 28 (2): 68-86.
- VERVEEN, A.A., 2008. Growth in weight and length of Boa constrictor. *Litteratura Serpentina*, 28 (1): 6-25, 28 (2): 68-86.
- ZUG, G.R., L.J. VITT & J.P. CALDWELL, 2001. *Herpetology. An introductory biology of amphibians and reptiles.* Academic Press, San Diego, etc.

len is over de gedetailleerde werking echter nog haast niets bekend (ZUG, e.a., 2001, blz. 62). Dit deel van het zenuwstelsel stroomt in het kopgebied en in het gebied van het onderlichaam uit het centrale zenuwstelsel. Het is mogelijk dat de overeenkomst tussen de distributie van dit zenuwstelsel en de localisatie van de activiteitshaarden relevant is. Ofschoon de resultaten waarover in dit artikel wordt gerapporteerd de theorie van de gelijke ontwikkeling in tijd en ruimte van de vervelfase (MADERSON, 1985) in haar algemeenheid onderuit hebben gehaald, moet worden gesteld dat het grillige optreden in tijd en plaats vooralsnog alleen voor *Boa constrictor* is aangetoond. Ook is het mogelijk dat boa's, pythons en andere evolutionair "oude" slangen (Zug, e.a., 2001, p. 103), in het gedrag van de vervelfase van "moderne" slangen verschillen. Het is interessant weer vast te kunnen stellen dat

men niet ziet wat men ziet wanneer men niet geleerd heeft het te zien en dat men het ieder keer weer ziet zodra men geleerd heeft het te zien. Ik zal vaak de asynchrone ontwikkeling, soms zelfs de oorspronkelijke haard van een zich ontwikkelende blauwe buik moeten hebben gezien, zonder dat het tot mij doordrong wat ik zag. Wel is het zo dat ik al jaren even naar de huid van de onderbuik kijk om te zien of het dier al dan niet in de vervelfase zit, zonder mij bewust te zijn van de betekenis van deze gewoonte.

Uit de hier gerapporteerde resultaten volgt dat het schijnbaar eenvoudige gebeuren van de vervelling bij nadere bestudering behoorlijk ingewikkeld blijkt te zijn en tot veel nieuwe en behoorlijk lastige vragen aanleiding geeft. Een open vraag is bijvoorbeeld ook wat er nu precies met de kop en wel met de vorming van het oogkapje en van de omringende opperhuid gebeurt.

Summary

Keeping a pair of *Boa constrictor* as pets:

Ecdysis (S): Irregular spatiotemporal origin and spread of the renewal stage

It is generally assumed that the renewal stage of snake ecdysis occur simultaneously over the whole body surface (Maderison (1985, p. 539), but is it true?

This question was investigated for *Boa constrictor*. Two two-year-old boas were subjected to daily whole-belly scans for a period of from one month for the male to seven months for the female, combined with eye cap clarity coding during the renewal stages that occurred during the observation periods (VERVEEN, 2007). Lightness measurements were then made on dark spots of the belly, one pair located in the caudal region and one pair located in the rostral part of the belly (photo 1).

All graphs of the lightness changes of the two abdominal parts (the "blue belly curves" figures 1 and 2) were identical in shape but showed temporal differences (figure 3) that appeared to be real. The eye caps, moreover, always started late in the cycle and their renewal needed the shortest period of time. The steep decline of the blue belly curves, always occurring within a single day may be generated by keratinization of the cells forming the outer layer of the epidermis. This instance in time is easily visible on the dark abdominal spots of the belly of *Boa constrictor*. Upon visual inspection the renewal stage appeared to start at loci in different positions on the abdomen (caudal as well as rostral, or both), to develop according to a strict time course to always end with the development of the eye caps (figure 3). Some appeared somewhere rostral of the vent in the region of the lower abdomen at distances from the tail of between 12 and 25 percent STL (photo 2, photos 3 and figures 5 (A) and 6: C, D, F and (not localised) E). Others originated in the region of the head or neck (photos 3 and figures 6: B and C), and at one time even on both positions together (photo 3C and figure 6: C). The process seems to move up along the flanks onto the back of the boa.

From the observations reported in this paper follow that initiation and development of the renewal process in *Boa constrictor* ecdysis may start on different places on the body surface and at different times, hence shows irregular behaviour in both space and time. The development may be characterized by the fast disappearance of the cloudiness of the dark spots on the abdomen of the snake. Renewal probably depends on a quite complex set of processes. The only benchmarks with regard to sloughing as such are given by the onset and time course of eye cap renewal. The state of the eye caps may actually time the occurrence of sloughing since clearing of the eye caps always occurs several days before the snake sheds its old skin.

Finally, several suggestions are given about possible mechanisms involved in the initiation of the renewal stage. Mechanical influences (wear and tear) may determine the positions of the initial focal points, possibly influenced by activity of the parasympathetic nervous system.

A.A. Verveen, 2013.
Ervaringen met een paartje Boa constrictor als huisdier.
13. Vervellen 5
Ongelijkmatig optreden en verloop van de vervelfase
Lacerta 67 (2) 69-86

A.A. Verveen, 2013.
Keeping a pair of Boa constrictor as pets:
13. Ecdysis 5 Irregular spatiotemporal origin
and spread of the renewal stage
Lacerta 67 (2) 69-86

© Copyright:

Creative Commons Licentie

volgens: / according to:

<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/>

berust bij: / belongs to:

Litteratura Serpantium & A.A. Verveen

Zie: / See:

<http://www.verveen.eu/Page002PublicDomain.htm>

Men mag de inhoud van dit artikel gebruiken mits er adequaat naar wordt verwezen (zie hierboven) en dat het in de bijbehorende lijst van publicaties wordt opgenomen, dit alles naar goed wetenschappelijk gebruik.

Bij het publiceren van een foto of grafiek moet de auteur ervan in het onderschrift worden vermeld.

The content may be used freely, under the condition adequate reference (see above), and that it is mentioned in the list of references accompanying the publication, on paper or other medium, such according to good scientific and public usage.

The author of a picture or graph also should be mentioned in the caption.