



Ervaringen met een paartje *Boa constrictor* als huisdier

14. Vervellen (6): *Doorbloeding van de huid*

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

Bij het onderzoek naar de kleurveranderingen tijdens de vervelfase (VERVEEN, 2007b) bleek dat de verandering van de huidskleur door de doorbloeding van de huid niet goed was te bepalen omdat de daarbij gebruikte meting van de intensiteit van de troebele verkleuring verre van optimaal was. Daarom werd hiervoor een betere meetmethode ontwikkeld.

Aanmaak van de nieuwe opperhuid (VERVEEN, 2007b, recapitulatie)

De rodebuikfase

Voor de aanmaak van nieuwe opperhuidcellen zal de bloedstroom naar en door de leerhuid toe moeten nemen, en “bloost” de slang. Het begin van de vervelfase kenmerkt zich dan ook door een rode verkleuring van de buikhuid, de “rodebuikfase” (foto 1, rechtsboven). Door de sterke pigmentatie van de buitenste laag cellen van de leerhuid is dit blozen alleen op de van lichtgekleurde pigmenten voorziene delen van de buikhuid zichtbaar en zelfs daar door de dichte pigmentatie nog maar met moeite, met name in de beginfase. Op flanken en rug is deze verkleuring helemaal niet waar te nemen, mede door de melanine pigmentatie van de epidermale hoornlaag (VERVEEN, 2007a). (Zie foto 1: de flank in PB).

De blauwebuikfase

De erop volgende groei van epidermale cellen die hun eigen blauwgrijze melkkleur vertonen resulteert via een roze fase (PB in foto 1) in de veel

beter zichtbare “blauwebuikfase” die wordt veroorzaakt door de in intensiteit toenemende troebele blauwgrijze verkleuring van de donkere buikvlekken (foto 1: BB). Dit geldt ook voor de blauwgrijze verkleuring van de op elk oog liggende schub.

De nieuwe epidermale cellen vormen na verhoorning de nieuwe opperhuid. Op het moment van de verhoorning verdwijnt de blauwgrijze verkleuring haast op slag. Op de flanken en de rug zijn ook deze verkleuringen nauwelijks te zien.

Dit proces kan worden gevolgd aan de hand van metingen van de helderheid van de donkere buikvlekken (VERVEEN, 2007b). Hieruit is het gedrag van twee significante kleurcomponenten te destilleren. De eerste is de “blauwebuikcurve” (de blauw gekleurde helderheidscurve in figuur 1) die de ontwikkeling van de helderheid beschrijft (de intensiteit van de troebele verkleuring). Deze komt overeen met de dikte van de nieuwgevormde laag levende cellen.

N.B. Het begrip “helderheid” duidt niet op de doorzichtigheid maar op de hoeveelheid wit. Hoe witter de kleur is, dus hoe troebeler, des te groter is de gemeten helderheid. In het vervelproces duidt *afname van de helderheid* op verhoorning en de daarbij horende *toegenomen doorzichtigheid* van de buikopperhuid en van de oogschilden. Deze troebele kleur wordt dus sterker naarmate de laag nieuwe cellen dikker is en zwakker naarmate die tijdens het verhoornen weer dunner wordt. Deze verkleuring is elders slecht zichtbaar vanwege de in

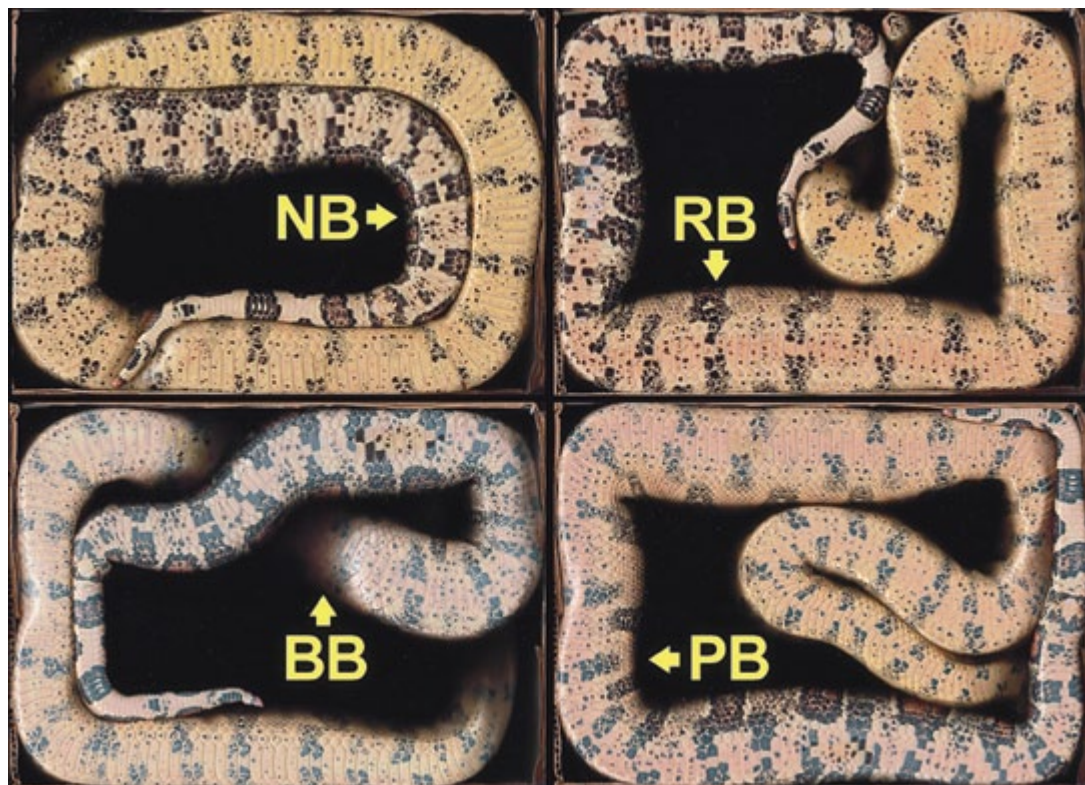


Foto 1. Karakteristieke kleurensens van de buik tijdens de vervelcyclus van een Boa constrictor.

Vanaf linksboven met de klok mee: de “normale” buik NB (20 april 2002, opname tussen twee vervellingen in); de rode buik RB, met name in de middellijn (8 april 2002); de roze buik PB (“pink belly”, 11 april 2002); en de blauwe buik BB (13 april 2002).

Photo 1. Characteristic abdominal colour scans of the ecdysis cycle of a Boa constrictor.

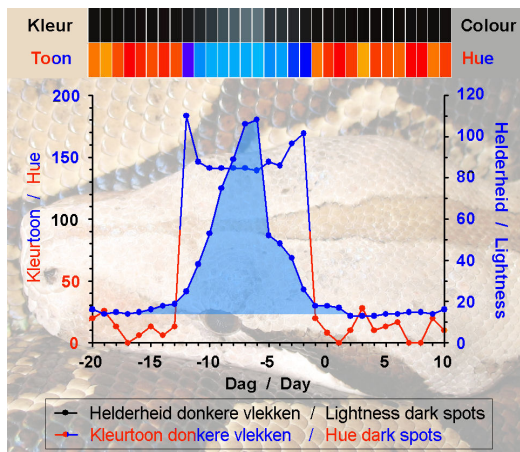
Clockwise from top left: resting cycle: NB, “normal” belly (scan of April 20th, 2002), other scans: renewal cycle: RB, red belly, especially the midline region (April 8th, 2002); PB, pink belly (April 11th, 2002); BB, blue belly (April 13th, 2002).

de opperhuid aanwezige melanine. Het enige wat wij daar waarnemen is een wat doffe verkleuring van het dier.

De tweede component geeft de ontwikkeling van de tint, de kleurtoon weer (de oranje-en-blauw gekleurde kleurtoon curve in figuur 1 en 6, plus de in figuur 1 afgebeelde bijbehorende kleurtonen). Hoewel al een dag of drie tevoren de intensiteit van de blauwebuikcurve toeneemt, is de blauwe tint van de nieuwe levende opperhuidcellen pas meetbaar vanaf het moment dat de kleurtooncurve van de donkere buikvlekken op dag 13 ± 1 vóór de vervelling de helderheidcurve kruist. De kleurtoon van de donkere buikvlekken verandert dan plotseling van oranjeachtig in een soort blauw. De meetbaar blauwe kleurtoon verdwijnt relatief laat in de vervelfase, namelijk ongeveer een dag vóór de vervelling plaats vindt.

De dikte van de laag nieuwe en levende opperhuidcellen volgt uit de intensiteit van de troebele verkleuring. Deze is te meten via de helderheidscomponent van de kleur (de eigenlijke blauwebuikcurve, de blauwe kromme in figuur 1 en volgende figuren): hoe troebeler de verkleuring is des te groter is de gemeten helderheid. Deze troebele kleur wordt sterker naarmate de laag nieuwe cellen dikker is en zwakker naarmate die tijdens het verhoornen weer dunner wordt.

Vanaf dag 5 ± 1 vóór de eigenlijke vervelling vermindert de vertroebeling in drie stappen. De snelle, binnen een dag optredende sterke daling van de helderheid wordt gevolgd door een schoudervormige verdere daling tot ongeveer een dag na de vervelling (dag -1 ± 1) wanneer een nieuwe, veel lagere schouder verschijnt die duurt tot dag -2 ± 1 , dus duidelijk ná de eigenlijke vervelling op dag 0 ± 1 .



Figuur 1. De kleurcurven van de donkere buikvlekken. Oranje en hemelsblauw: de verandering van de kleurtoon van de donkere buikvlekken. Blauw: de blauwebuikcurve: de verandering van de intensiteit van de troebele verkleuring van de donkere buikvlekken. De laatste curve beschrijft het tijdsverloop in dikte van de laag levende nieuwe opperhuidcellen. Het uiterlijk van de kleur van de donkere buikvlekken staat op de bovenste rij balken afgebeeld, de bijbehorende kleurtonen staan daar onder.

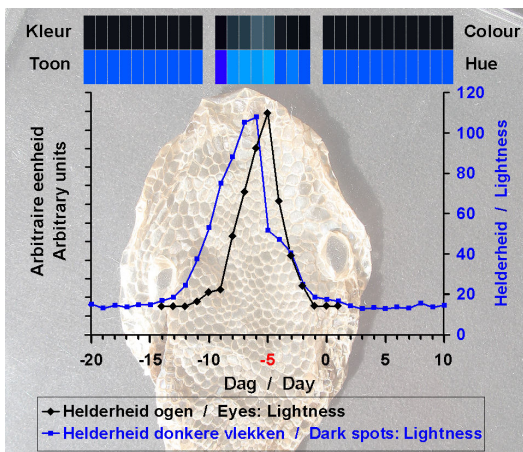
Alle krommen in deze en volgende figuren zijn gemiddelden over vier vervellingen. De oogkromme in figuur 2 is gemiddeld ten opzichte van de verveldag (dag 0), de overige krommen zijn gemiddeld ten opzichte van de dag van de steile afval van de blauwebuikcurve (dag -5, met vervellingen op dag 0 ± 1) (VERVEEN, 2007b).

Figure 1. Colour curves of the dark abdominal spots. Orange and cyan: change of hue of the dark abdominal spots. Dark blue: the blue belly curve: the change of lightness (cloudiness) of the dark abdominal spots. This curve describes the time course of the thickness of the layer of new and still living epidermal cells. The last curve describes the time course of the thickness of the layer of new and still living epidermal cells. Bars: daily aspects of the colour of the dark abdominal spots (above) and the corresponding hue (lower row).

All curves in these figures are averages of four ecdysis cycles. The eye curve in figure 2 was averaged with respect to sloughing day 0, the other curves were averaged with regard to the day of steepest decline of the blue belly curve (day -5, where the sloughing occurred on day 0 ± 1) (VERVEEN, 2007b).

De grijze-ogencurve

Een met de blauwebuikcurve te vergelijken proces van celvorming en verhoorning, maar mogelijk eenvoudiger van vorm is dat van de oogschubben (de "grijze-ogencurve", de grijs gekleurde curve in figuur 2). De oogschubben vertroebelen pas enkele dagen later en hun opheldering treedt ongeveer



Figuur 2. De grijze-ogencurve, de helderheidcurve voor de ogen (zwart, codering in arbitraire eenheden) met ter vergelijking de blauwebuikcurve (donkerblauw). De balken erboven beelden de kleuren van de ogen (bovenste rij) en de bijbehorende kleurtonen (tweede rij) per dag af. Details zie tekst figuur 1.

Figure 2. Lightness curve for the eyes (black, coded in arbitrary units). The blue belly curve is drawn for comparison (dark blue). Bars: daily aspects of colour (upper row) and hue (second row) of the eyes. For further information see text of figure 1.

een dag na het helder worden van de donkere buikvlekken op. Hieruit kan men concluderen dat het vermoedelijk de staat van de oogkapjes (de oogschubben) is die het moment bepaalt dat de slang de oude opperhuid afstroopt (VERVEEN, 2009a).

De rodebuikcurve

Recapitulatie en vraagstelling (VERVEEN, 2007b) Het onderzoek naar de kleurveranderingen tijdens de vervelfase werd uitgevoerd aan de kleurencans van de buik van een anderhalf jaar oude boa constrictor (foto 2) die gedurende de maanden december 2002 tot half juli 2003 dagelijks waren opgenomen. Voor de eigenlijke kleurmeting (op de scans van 14-1-2002 tot 14-7-2002) werden standaardgebieden in twee donkere en twee lichte vlekken op de buikschubben in het achterste deel van de buikhuid uitgekozen (foto 2, insertie).

Hierin werden toen bij beide typen buikvlekken die plekken op kleur (rood R, groen G, blauw B, en kleurtoon K, verzadiging V en helderheid H) bemonsterd die wat de lichte buikvlekken betreft de grootste helderheid vertoonden en voor de donkere buikvlekken de laagste helderheid.



Foto 2. Overzicht van de buik van een boa met het standaard meetgebied (wit omlijnde rechthoek).
 Inserie: meetgebied vergroot, met de plaatsen waarin gezocht werd naar de maximale helderheid (in de vierkantjes op de donkere vlekken links) respectievelijk de minimale waarde van de kleurtoon (vierkantjes op de lichte buikvlekken rechts). Elk paar vlekken (donker en licht) wordt telkens door één buikschild bedekt.

Na de verwerking van deze gegevens bleek dat de blauwebuikcurve het verloop van de helderheid, dus de hierboven beschreven ontwikkeling van de vertroebeling van de donkere buikvlekken, goed weergaf.

Voor de lichte buikvlekken wees de kleurtoon component uit de metingen van de maximale helderheid op de voor de aanleg van de nieuwe opperhuid benodigde verandering van de doorbloeding. De verkregen kleurtoon curve varieerde echter te sterk en te grillig om uit deze metingen details over het proces van de doorbloeding van de onderliggende delen van de huid te weten te komen.

Een betere meetmethode

Omdat het uit de helderheidmetingen volgende gedrag van de kleurtoon op een toegenomen doorbloeding wees, was het zinnig de metingen optimaal ten opzichte van de doorbloeding uit te voeren. Daartoe werd binnen de gemarkeerde delen van de lichte buikvlekken (foto 2) naar die plaatsen gezocht waar het door de onderhuid stromende bloed het sterkst doorschemerde. Op de voor de lichte buikvlekken vastgelegde en telkens aan elkaar gelijke plaatsen werd daarom niet meer de helderste plek opgezocht maar juist die plaats waar de tint, dus de kleurtoon het meest naar rood neigde (de laagste waarden uit de kleurtoonschaal had: zuiver rood heeft de kleurtoon nul). Om de variabiliteit in meetresultaten te verminderen werden de metingen uitgevoerd met de maximale grootte van de punt van de aanwijzer (de kleurmeter of “pipet”), te weten elf bij elf pixels (Corel Paint Shop Pro Photo XI), hetgeen overeenkomt met 1 mm². De op die plek gemeten waarden van de kleurcomponenten werden dan genoteerd. Dit resulteerde in één reeks R, G, en B waarden, en hun equivalenten K, V en H voor elk van de twee lichte buikvlekken per dag.

Per dag werden de kleurcomponenten voor de twee lichte buikvlekken gemiddeld. Voor de vier

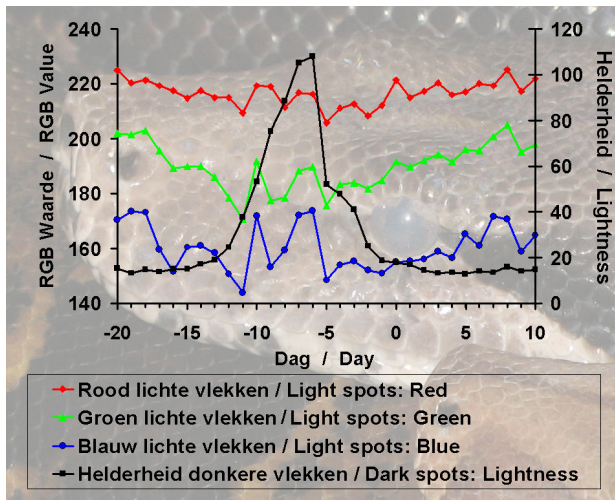
vervelcycli werd het verloop ook weer per overeenkomstige dag gemiddeld, en wel voor elke component met betrekking tot de dag waarop de helderheid van de donkere buikvlekken het sterkst inzakte. Deze dag werd dag -5 genoemd. Dit wil zeggen dat dit plotseling weer donkerder worden van de donkere buikvlekken vijf dagen plus of min één dag vóór de vervelling optrad. De vervelling trad dus op dag 0 ± 1 op (VERVEEN, 2007b). De dagnummers van de vervelfase werden in de figuren op de horizontale as uitgezet. Op de verticale assen staan de waarden van de verschillende kleurcomponenten aangegeven.

Het resultaat van de metingen aan de lichte buikvlekken

Uit de zo verkregen gegevens bleek dat de verzadiging V en de helderheid H nauwelijks varieerden (figuur 4) terwijl er tijdens de vervelfase een lichte daling waarneembaar was voor de drie kleurcomponenten (figuur 3). De variaties ervan bleken te sterk te zijn om de grafieken makkelijk te interpreteren. Voor de kleurtoon K waren de variaties daarentegen gering (de rode kromme in figuur 4) en leek er van een duidelijke samenhang met de vervelcyclus sprake te zijn. De waarden van de kleurtoon K varieerden tussen 27 (geeloranje) en 15 (oranjerood). De eigen oranje pigmenten van de lichte vlekken van de buikhuid waren in deze metingen dus duidelijk aanwezig.

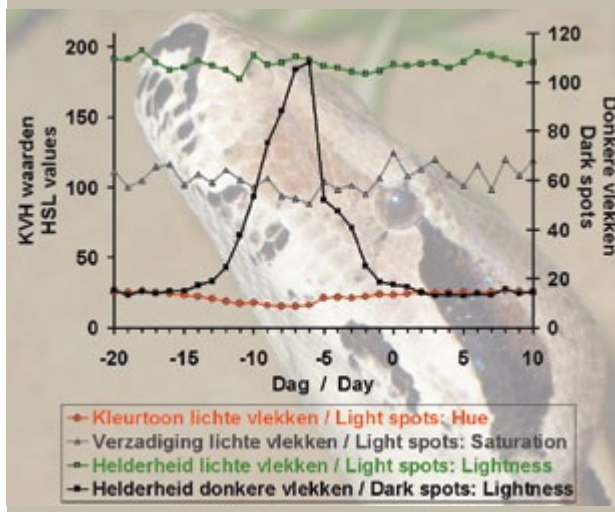
Om de samenhang met de vervelcyclus beter af te kunnen beelden werd een “maat voor de roodheid” gedefinieerd (fel rood heeft de kleurtoon K gelijk aan nul) door hiervoor de grootste gemeten waarde (27, een oranje tint) van de kleurtoon K te gebruiken: roodheid = $27 - K$. Hierdoor werd het grafische beeld van het gedrag van de kleurtoon (de rode curve uit figuur 4) omgekeerd en direct vergelijkbaar met de blauwebuikcurve. Het resultaat werd in de grafiek van figuur 5 op de linker as uitgezet tegen de dag van de vervelfase op de horizontale as. Op de rechter as werd de intensiteit van de blauwebuikcurve uitgezet. Deze curve fungeert ook als referentie. Bovenaan staan de gemiddelde actuele kleuren van de buik (kleurbalken) en de bijbehorende kleurtonen (toonbalken).

Photo 2 (opposite page). Abdominal scan with standard measuring area indicated (rectangle). Insert: measurement locations for maximal lightness (windows on the two dark abdominal spots) and for the minimal value of hue (windows on the two light abdominal spots). Note that a single abdominal scute covers each black-and-white pair of spots.



Figuur 3. Uitkomst van de metingen bij de minimale waarde van de kleurtoon van de lichte buikvlekken van een *Boa constrictor*: curven van de drie kleurcomponenten R, G en B (rood, groen en blauw), gemiddeld over vier verschillende vervelcycli ten opzichte van dag -5 zoals vastgelegd door de helderheidsvariatie van de blauwe buik. Ter vergelijking is ook het gemiddelde verloop van de helderheidsvariatie van de donkere buikvlekken aangegeven (de hier zwart gekleurde blauwebuikcurve).

Figure 3. Results of the measurements of the minimal value of the hue for the light abdominal spots of a *boa constrictor*: curves of the three colour components, R, G and B (red, green and blue). Each curve has been averaged over four sloughing cycles and with respect to day -5 of the blue belly situation. Curves are to be compared with the lightness curve of the dark abdominal spots (the blue belly curve, here drawn in black).



Figuur 4. Uitkomst van de metingen bij de minimale waarde van de kleurtoon van de lichte buikvlekken van een *boa constrictor*: kleurtoon K, verzadiging V en helderheid H curven voor een *boa constrictor*, gemiddeld over vier verschillende vervelcycli. Ter vergelijking is ook de hier zwart gekleurde blauwebuikcurve aangegeven.

Figure 4. Results at the minimal hue measurement for the light abdominal spots of a *boa constrictor*. H, S and L curves (hue, saturation, and lightness) averaged over four sloughing cycles. Curves are to be compared with the blue belly curve.

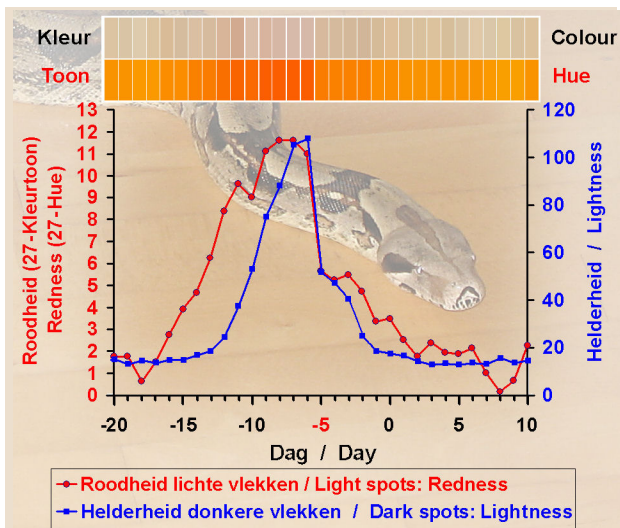
De rodebuikcurve

Het van links naar rechts oplopen van de kromme die de roodheid beschrijft (de *rodebuikcurve*, figuur 5) betekent dat de buikhuid roder wordt naarmate het dier verder in de vervelfase komt. Dit houdt in dat de doorbloeding van de leerhuid toeneemt. Omgekeerd betekent het omlaag gaan van deze curve in de tweede helft van de vervelfase dat de buikhuid minder rood wordt. Dit betekent dat de doorbloeding van de leerhuid afneemt. Ook deze teruggang verloopt in meerdere fasen. Een snelle en vrij grote terugval op dag -5 valt samen met dezelfde teruggang van de blauwebuikcurve. Dit wordt gevolgd door een langzamer teruglopen tijdens de erop volgende dagen, mogelijk ook in twee stappen die dan met de twee schouders van de blauw buik curve kunnen corresponderen.

Kijken naar de buikkleur (figuur 5)

Bij het kijken naar de kleur van de buik blijkt dat voor de troebele verkleuring van de zwarte buikvlekken (balken “Kleur” in figuur 1) de kleurtoon inderdaad blauw wordt (balken “Toon” in deze figuur) en de naam “blauwe buik” dus terecht is gekozen. De blauwe tint is de tint van de eigen melkkleur van de levende nieuwe huidcellen van de slang (VERVEEN, 2007a, blz. 111 en foto 8). Ook de blauwe tint van de levende doorschijnende cellen van het oogkapje wijst hierop (kleurtoon in figuur 2).

Voor de lichte buikvlekken (kleur en toonbalken in figuur 5) is bij de kleurtoon (onderste rij: “Toon”balken) zo op het oog wel wat rode verkleuring waar te nemen. Maar uit de vergelijking van de kleuren en de grafieken in de figuren 1, 2



Figuur 5. De rodebuikcurve, de kleurtooncurve voor de lichte buikvlekken (rood gekleurde kromme), waarbij de gemeten kleurtoon is getransformeerd naar roodheid (zie de tekst). Deze curve beschrijft de doorbloeding van de onder de opperhuid gelegen lederhuid. Ter vergelijking is de bijbehorende blauwebuikcurve van de naast de lichte buikvlekken gelegen donkere buikvlekken afgebeeld (donkerblauw). Bovenste rijen: het uiterlijk van de kleur van de lichte buikvlekken (boven) en de kleurtoon (eronder), weergegeven als de over vier vervelcycli gemiddelde kleur (toon) per dag.

Figure 5. The red belly curve, the hue curve for the light abdominal spots (red coloured curve), transformed for redness (see text). It describes the flow of blood in the underlying dermis. The blue belly curve of the adjoining dark abdominal spots is added for comparison (dark blue curve). Upper rows: averaged daily aspects of the colour of the light abdominal spots, above, with the corresponding hues below.

en 5 blijkt dat de *kleurmetingen* en hun grafische voorstellingen een duidelijker en beter te interpreteren beeld van het gebeuren geven dan uit de directe visuele kleurwaarneming mogelijk is.

Voor de huidskleur zelf (bovenste reeks in figuur 5) is de rode buik maar lastig waar te nemen. Het is mogelijk dat de bloedvaten wat beter doorstromen als een deel van de buik vrij in de lucht hangt (foto's 4 en 5 in VERVEEN, 2007a). Daardoor kan een rodere indruk ontstaan dan wanneer het dier op de buik ligt, iets wat dus ook op de kleurens scanner het geval is. Een kleurens can is echter meer betrouwbaar, omdat de belichting niet van de omstandigheden afhangt.

Het is hoe dan ook duidelijk dat uit de metingen een meer betrouwbare beschrijving volgt dan als zodanig uit het kijken naar de kleuren mogelijk is.

Interpretatie

1. Doorbloeding van de buikhuid (figuur 5)

Hoewel het bereik van de rodebuikcurve betrekkelijk smal is (figuur 3), is het verloop duidelijk zichtbaar (figuur 5). De rodebuikfase treedt ongeveer drie dagen vóór de blauwebuikfase op en loopt er evenwijdig mee omhoog.

Uit de stijging van de roodheid blijkt dat de lichte plekken van de buikhuid tijdens de blauwebuikfase hun (veranderende) oranje-rode tint houden tijdens het groeien van de nieuwe cellen van de opperhuid dus tijdens de blauwgrijze verkleuring van de donkere buikvlekken. Dit betekent dat de bloedkleur hier overheerst boven de melkkleur van de nieuwe huidcellen. Dit is ook duidelijk op de buikscans te zien (foto 1 rechtsboven en -onder: respectievelijk RB en PB). De oorzaak hiervan is dat de lichte vertroebeling boven op de al lichte huidskleur niet duidelijk is te zien noch te meten, het beeld zelfs donkerder kan maken (zie figuur 4 in VERVEEN, 2007b). Dit houdt in dat de kleur van de eigen lichte pigmenten in de bovenste cellagen van de leerhuid het kleurbeeld blijft overheersen.

Uit het verloop van de rodebuikcurve kunnen wij concluderen dat het optreden en het stijgende verloop ervan en dus van de doorbloeding van de huid ongeveer drie dagen vóórluopt op de celgroei zoals die zich in de sterk stijgende blauwebuikcurve en de bijbehorende kleurverandering uit.

Dat men over *roze buik* spreekt ligt waarschijnlijk aan het ná het driedaagse begin met de rode buik verder tegelijk aanwezig zijn van de roodachtige verkleuring van de lichte buikvlekken en de geleidelijk toenemende blauwe verkleuring van de donkere buikvlekken. Op enige afstand zal de waargenomen kleur dan door "pixelmenging" een licht paarse, dus roze indruk maken (foto 1: PB).

Op de dag waarop de blauwebuikcurve plotseling sterk inzakt -wat er op wijst dat de opperhuid flink verhoort- zakt ook de rodebuikcurve dus de rode verkleuring van de buikhuid fors in. Dit betekent dat

er op dat moment een flinke afname van de doorbloeding optreedt. Zowel de rode als de blauwebuikcurven zakken vervolgens langzamer en in twee stappen ("schouders") verder in. Dit houdt in dat de meeste nieuw gevormde en te vormen opperhuidcellen in twee langzame stappen verder verhoornen en dat de bloedvoorziening parallel daaraan verder daalt tot het voor de rustende huid normale activiteitsniveau van de echte tussenfase.

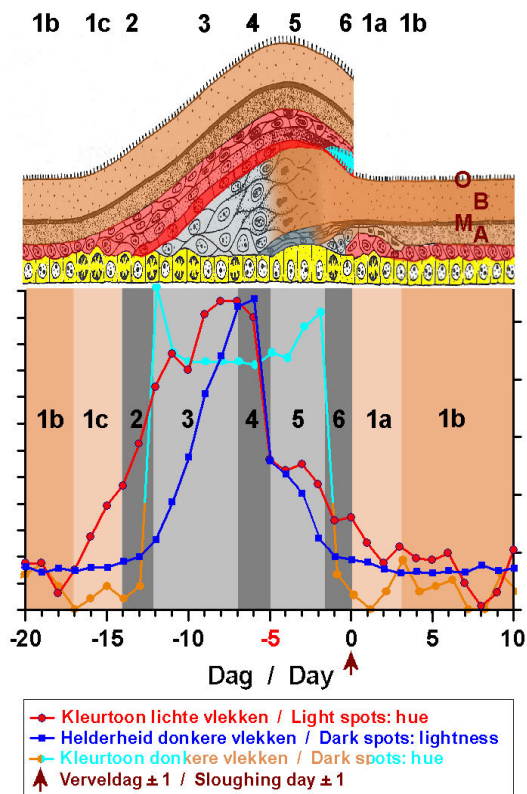
Uit de grijze-ogencurve volgt dat de niet doorbloede buitenlaag van de ogen hun eigen weg volgen. Wel verloopt deze kromme parallel aan de blauwebuikcurve en dus ook aan de rodebuikcurve, maar alleen met betrekking tot het overheersende gedrag ervan. Van schouders is in het verloop van de oogcurve weinig tot niets te zien. Reeksen betere opnamen van het gedrag van de oogkapjes zijn nodig om hier meer over te kunnen zeggen.

De afwezigheid van doorbloeding van het hoornvlies en het oogkapje volgt ook uit de kleurtoon, die overal de kleur van levende cellen aanduidt (Figuur 2) met afwezigheid van het rood van het bloed. De troebele verkleuring van de oogschubben volgt het verloop van de blauwebuikcurve met een vertraging van een dag of twee, en zakt ongeveer een dag later in. Dit proces duurt dus het kortst, wat voor het zien gunstig is. Hierbij moeten wij bedenken dat de duur van de gemiddelde grijze-ogencurve door de variatie in optreden ten opzichte van de blauwebuikcurve wat breder is dan per oog per vervelcyclus het geval is (VERVEEN, 2007b, figuren 1 tot en met 3). Het is in dit kader van belang te bedenken dat de submicroscopische structuur van de cellen die de oogkapjes vormen veel eenvoudiger is dan die van de schubben en buikschilden (VERVEEN & ROUWKEMA, 2007).

De wat uitgerekte "staart" van het lage deel van de rode en de tweede schouder van de blauwebuikcurve blijft zichtbaar tot een dag of drie na de vervelling (Figuur 5). Dit duidt er op dat na de vervelling de nieuwe opperhuid nog wat tijd nodig heeft om gereed te komen (MADERSON, 1985, blz.538).

2. Doorbloeding, celgroei en verhoorning in relatie tot de weefselstructuur (figuur 6)

MADERSON (1976, 1984, 1985) bestudeerde de weefselstructuur van de opperhuid van reptielen in detail. Zijn fraaie histologische werk over de vervelling bij slangen en hagedissen werd door



LANDMANN in een mooie tekening samengevat. Een bewerking van zijn tekening staat in figuur 6 afgebeeld. Ook staan de door MADERSON gebruikte fasen van de cyclus hierbij. Fase 1 is de interfase, terwijl stages 2 tot en met 6 onderling min of meer arbitrair begrensde delen van de vervelfase 2 tot en met 6 vormen. Een gedetailleerde beschrijving hiervan is in VERVEEN (2009b) te vinden. Nieuwe cellen worden door de kiemlaag gevormd, de basale laag die in figuur 6 geel is gekleurd.

◇ Stage 1c

Tegen "het eind van de interfase" (stage 1c in figuur 6) neemt de doorbloeding van de leerhuid toe, wat blijkt uit het stijgen van de rodebuikcurve (zie ook foto 1, rechtsboven). Tevens is een lichte toename van de intensiteit van de blauwebuikcurve te zien. Dit duidt op beginnende celgroei.

Uit het bijgaande deel van de plaat van LANDMANN over de cellulaire opbouw van de huid tijdens de vervelfase volgt dat het hier de cellen van het zogenaamde "vervelcomplex" betreft (de lichtrood gekleurde lagen in figuur 6). Deze zijn bij de latere afsplitsing van de oude opperhuid betrokken als de onderste laag ervan.

← **Figuur 6.** Grafiek (*onderste helft*): De kleurcurven van de vervelcyclus: de rodebuikcurve (rood, kleurtoon-transformatie), de blauwebuikcurve (donkerblauw, helderheid) plus de bijbehorende kleurtoon curve (oranje en lichtblauw). De assen zijn indicatief. Zie de figuren 1, 2 en 5 voor de actuele waarden. Tijd in dagen ten opzichte van de vervelling op dag 0 (± 1 , pijl).

Bovenste gedeelte: Diagram van de ontwikkeling van de opperhuid van slangen en hagedissen gedurende iets meer dan één volledige vervelcyclus. Naar de tekening die LANDMANN (1975, *Israel Journal of Zoology* 24, 99-135) op basis van de studies van MADERSON en medewerkers samenstelde. De tekening is afkomstig uit MADERSON (1985, blz. 538) en werd met toestemming van de *Israel Science Journals* door de schrijver (AAV) overgenomen, gemodificeerd en ingekleurd.

Legenda:

Geel: basale cellaag of kiemlaag.

Bruin: hoornlaag, met buitenhuidje (Oberhäutchen) O, β -keratinelaag B, waterimpermeabele mesos laag M en α -keratinelaag A.

Rood: voor de splitsing verantwoordelijke lagen die samen "het vervel complex" worden genoemd. Uit de onderste, iets donkerder roodgekleurde laag hiervan ontstaat het nieuwe Oberhäutchen.

Grijsblauw: cellen die de hoornlaag zullen vormen. Hierin zijn de drie (wat verschillend getinte) qua formatie en ligging in plaats en tijd te onderscheiden componenten van de te vormen hoornlaag al te herkennen.

IP, 1: Interfase, met rijpingsstage 1a, echte interfase 1b (variabel in duur) en inleiding tot de vervelstage 1c.

2-6: Vervelfase, met door MADERSON gebruikte stages 2 tot en met 6 (zie de tekst), die onderling min of meer arbitrair zijn begrensd

← **Figure 6.** Graph (*upper part*): Colour curves of the sloughing cycle: the red belly curve (red, hue-transformation), the blue belly curve (dark blue, lightness) with its accompanying hue curve (orange to light blue, hue). Axes in arbitrary units. For actual values see figures 1, 2 and 5. Time in days with respect to sloughing day 0 (± 1 , arrow).

Upper part: Diagram of the development of the squamate

epidermis including one complete shedding cycle.

After a drawing by LANDMANN, 1975, *Israel Journal of Zoology* 24, 99-135, based on data by MADERSON ET AL. and published in MADERSON (1985, p. 538). With permission from the *Israel Science Journals* reproduced, modified and coloured by the writer (AAV).

Legend:

Yellow: basal layer or stratum germinativum.

Brown: keratin layers with Oberhäutchen O, β -keratin layer B, water impermeable "mesos" layer M, and α -keratin layer A.

Red: shedding complex. Its lowest part, coloured a darker red, is responsible for the formation of the Oberhäutchen.

Grey blue: cells from which the mature epidermal (keratin) layer will be formed. The three components ultimately generating the B, M and A layers are recognizable by their differences in structure and spatiotemporal occurrence.

1: resting phase, with post-shedding resting stage 1a, perfect resting stage 1b (variable duration) and late resting stage 1c.

2-6: renewal phase, with more or less arbitrary stages as indicated by Maderson (see summary).

◇ Stage 2

Wanneer in stage 2 de celgroei toeneemt wat aan de toenemende helling van de blauwebuikcurve is te zien terwijl de omslag naar de blauwe kleurtoon nog niet heeft plaatsgevonden, ontstaat als eerste de cellaag die het buitenhuidje (Oberhäutchen O in figuur 6) van de nieuwe opperhuid zal gaan vormen (de donkerder rood gekleurde laag in de figuur).

Volgens de conventie markeert stage 2 het eigenlijke begin van de vervelfase. In werkelijkheid begint deze fase al in stage 1c namelijk wanneer de doorbloeding toeneemt en de vorming van nieuwe cellen begint.

◇ Stage 3

Stage 3 wordt door de blauwe kleurtoon gekenmerkt, evenals door de snelle eenparige stijging van de helderheid van de blauwebuikcurve, dus van de dikte van nieuw gevormde laag cellen. Deze verschijnselen zijn hoofdzakelijk met de vorming van de levende cellen van de te vormen β -keratinelaag B te associëren (de blauwgrijs gekleurde laag in figuur 6). De doorbloeding ligt nog steeds ongeveer drie dagen vóór op de celgroei en bereikt tijdens deze fase haar maximum.

◇ Stage 4

De vertraging in de toename van de doorbloeding weergegeven in de rodebuikcurve kondigt de een

dag of twee later optredende stage 4 aan. Kenmerk van deze stage is de vertraging van de blauwebuik-curve, dus van de groei van met name de B-laag vormende cellen, gevolgd door de snelle afval van *beide* curven dus van zowel het aantal levende cellen als van de bijbehorende doorbloeding. Deze verschijnselen duiden op het afsterven van de nieuwe huidcellen door hun transformatie in de relatief harde β -keratinelaag B (de overgang van de bovenste blauwgrijs gekleurde cellaag naar bruin gekleurd keratine in figuur 6).

◇ Stage 5

Stage 5 wordt door de eerste schouder in de rode en blauwebuikcurven gekarakteriseerd. Deze langzamer verlopende dalingen in doorbloeding en in het aantal “mesos” cellen hebben waarschijnlijk betrekking op de mogelijke doorgroei en zeker de voortgaande celdood via hun transformatie in de vethoudende α -keratinelaag M (de van donkergrijs naar donkerbruin veranderend gekleurde laag in figuur 6). In deze periode beginnen de cellen van het “vervelcomplex” (roze en rood in figuur 6) te

Summary

Keeping a pair of *Boa constrictor* as pets: 14. Ecdysis (6): Dermal blood flow

Four instances of the renewal cycle of the abdominal skin of a *Boa constrictor* were mapped by daily colour scans (photo 1). The minimal values of the hue of two light abdominal spots were then measured as well as the maximal values of the lightness of two dark abdominal spots (photo 2, figures 3 and 4). Eye cap cloudiness was separately encoded. The results are given by the red belly curve and the blue belly curves (shown in figure 5 and figure 1 respectively) and by the grey eyes curve of figure 2.

The red belly curve (figure 5) describes the changes in redness of the light coloured sections of abdomen of the snake and reflects blood flow through the skin. The blue belly curve describes the cloudiness of the dark coloured abdominal regions and reflects the thickness of the layer of new and living epidermal cells. This also applies to the grey eyes curve.

Near the end of the resting phase (stage 1c in figure 6) the flow of blood through the skin increases while a slow and gradual increase of the blue belly curve occurs, probably indicating the growth of cells of the “shedding complex”.

The cells of its lowest layer, forming the Oberhäutchen of the new epidermal skin, are probably generated during the accelerating stage of the blue belly curve (stage 2, the start of the renewal stage).

Then follows a steep rise of the red belly curve and thus of the flow of blood through the skin. The similar rise of the blue belly curve follows with a time lag of about three days (see also photo 1, bottom left). This curve represents the growth of the new epidermal cells. These cells will later on become transformed into the β -keratin layer B (stage 3). Some two days later the growth of cells forming the new eye caps becomes visible by their increased cloudiness as follows from the grey eyes curve (figure 2).

About five days (plus or minus one day) before sloughing day keratin formation sets in all of a sudden (stage 5 of the renewal stage). This is reflected by the sudden collapse of both the red and the blue belly curves, showing a drastic decrease of the flow of blood through the dermis. These phenomena represent the reduction of the number of living cells by their transformation into the β -keratin upper layer of the new epidermis.

The onset of the similarly fast keratin formation of the eye caps occurs about one day later.

Cell formation followed by keratin transformation of the remaining epidermal cells then generates the fatty water-resistant mesos layer (stage 5). Later on, the formation of the lower, α -keratin, layer of the epidermis (stages 6 and 1a) occurs in a similar way but at a somewhat slower pace. All this may be read off from the shoulders of the tails of the red and blue belly curves.

The cells of the shedding complex die at about stage 6. Their slimy and sometimes pheromone containing (MASON ET AL., 1989) content fills the space between the old and the new epidermis. It eases sloughing.

Actual sloughing (which marks the end of the renewal stage) occurs about five days after the onset of keratin formation (plus or minus one day), and is probably determined by the state of the newly formed eye caps.

It takes a few more days (stage 1a, extending after moulting day) for the α -keratin layer of the new epidermal skin to reach the true resting state (stage 1b) as is depicted by the gradual decrease of the blue belly curve.

The curves and their physiological interpretation fit the histological results of MADERSON (1985) as drawn by LANDMANN in 1975 (figure 6).

veranderen in de slijmerige vloeistoflaag (lichtblauw in de figuur) die essentieel is voor de in stage 6 optredende scheiding tussen de oude en de nieuwe opperhuid.

◇ Stages 6 en 1a

Stage 6 wordt ingeluid door de tweede schouder van beide curven die de finale daling van huid-doorbloeding en van het celaantal tot op het niveau van de interfase beduiden. De oude en de nieuwe opperhuid splitsen zich waarbij een dunne laag slijmerige vloeistof tussen beide lagen ontstaat. Deze vloeistof bevat soms feromonen (KUBIE *ET AL.*, 1978; MASON *ET AL.*, 1989) en ontstaat vermoedelijk uit de afgestorven cellen van het vervel complex. Voorloper cellen van de α -keratinelaag A groeien en verhoornen tot deze relatief zachte α -keratinelaag (de in figuur 6 onderste blauwgrijs gekleurde laag die in een bruin gekleurde laag overgaat). Hoewel de eigenlijke vervelling zowel stage 6 als de hele vervelfase afsluit loopt zowel het fysiologische als het histologische gebeuren nog door in het begin van de interfase, stage 1a. De duur deze stage is nogal variabel (MADERSON, 1985: onderschrift van zijn figuur 5 op blz. 538). Deze variabiliteit zal verantwoordelijk zijn voor het variabele patroon van de langzame daling van de curven tijdens stages 5 tot en met 1a (figuur 6).

◇ Stage 1b

Dit is de rustfase tussen de vervellingen in (de werkelijke interfase).

Tot slot

Dit onderzoek heeft betrekking op kleurencans van de buik van een paar twee jaar jonge boa's die gedurende de periode januari tot en met half juli 2002 dagelijks werden opgenomen. Het is opvallend dat de gevonden resultaten zo goed zijn te duiden, temeer daar deze periode reikte van midwinter tot midzomer op 52° noorderbreedte en de dieren in onze zitkamer leefden in variabele thermische omstandigheden, waarin zij wel zelf de door hen gewenste omgevingstemperatuur in meerdere of mindere mate op konden zoeken.

De interpretatie van de curven in relatie tot het histologische tijdsverloop van de vervelfase zoals door MADERSON werd beschreven en door LANDMANN getekend, was op een eenvoudige

manier te realiseren. In figuur 6 werd de histologische tekening met behulp van maar één verandering van de lineaire tijdschaal zo op die van de fysiologisch geïnterpreteerde kleurcurven geplaatst dat het begin van stage 2 tot en met het eind van stage 6 (dus de hele vervelfase) precies op elkaar paste. Er waren geen aanpassingen nodig om de tussenliggende fasen kloppend te maken. Wel werd de verticale schaal van de tekening twee keer vergroot om deze beter leesbaar te maken.

De gedetailleerde overeenkomst tussen de histologische bevindingen van MADERSON en de rode- en blauwe-buikcurven plus hun fysiologische interpretatie (respectievelijk als doorbloeding en als celgroei gevolgd door verhoorning) overtuigden mij van de correctheid van mijn waarnemingen en interpretaties.

Literatuur

- KUBIE, J.L., J. COHEN & M. HALPERN, 1978. Shedding enhances the sexual attractiveness of oestradiol treated garter snakes and their untreated penmates. *Animal Behavior* 26: 562-570.
- MADERSON, P.F.A., 1985. Some developmental problems of the reptilian integument. In: C. GANS, F. BILLET & P.F.A. MADERSON (red.). *Biology of the reptilia*. 14 Development A., Chapter 7: 523-598.
- MASON, R.T., H.M. FALES, T.H. JONES, J.W. CHINN, L.K. PANNELL & D. CREWS, 1989. Sex pheromones in snakes. *Science* 245: 290-293.
- VERVEEN, A.A., 2007a. Ervaringen met een paartje *Boa constrictor* als huisdier: 10. Vervellen (2). De kleuren van de huid. *Lacerta* 65 (3): 104-119.
- VERVEEN, A.A., 2007b. Ervaringen met een paartje *Boa constrictor* als huisdier: 11. Vervellen (3). De kleuren van de vervelfase. *Lacerta* 65 (4): 150-167.
- VERVEEN, A.A., 2009a. Ervaringen met een paartje *Boa constrictor* als huisdier: 13. Vervellen (5): Ongelijkmatig optreden en verloop van de vervelfase. *Lacerta* 67 (2): 69-86.
- VERVEEN, A.A., 2009b. Vervelcyclus van een reuzenslang (*Boa constrictor*): De opperhuid. *Litteratura Serpentina* 29 (4): 172-183
- VERVEEN, A.A. & J. ROUWKEMA, 2007. De iriserende opperhuid van *Boa constrictor*. *Litteratura Serpentina* 27 (3): 117-136

A.A. Verveen, 2010.
Ervaringen met een paartje *Boa constrictor* als huisdier

14. Vervellen (6):
Doorbloeding van de huid
Lacerta **68** (4): 144-155

A.A. Verveen, 2007.
Keeping a pair of *Boa constrictor* as pets

14. Ecdysis (6):
Dermal blood flow
Lacerta **68** (4): 144-155

© Copyright:
Creative Commons Licentie

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

berust bij: / belongs to:
Lacerta & 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.

This paper may be used, but it is, of course, understood that any use of the work mentioned in this paper will be adequately referred to (see above), as well as mentioned in the list of references accompanying such a publication, on paper or for a different medium, according to good scientific and public usage.

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