



13-02-02

gevoerd

urine
17-02-02

21-02-02

25-02-02

vervelt

Ervaringen met een paartje **Boa constrictor** als huisdier

11. Vervellen (3): De kleuren van de vervelfase

In het vorige artikel over het vervellen bij *Boa constrictor* (VERVEEN, 2007) werden de veranderingen in de kleur van de huid tijdens de vervelfase geïnventariseerd. In dit artikel wordt met behulp van dagelijkse kleurencans van de buik van een boa (titelfoto) de volgorde van de veranderingen in de huidskleur van dit dier vóór, tijdens en na de vervelling per dag bekeken.

Het eerste, maar vaak niet erg duidelijk zichtbare, verschijnsel van de komende vervelling is de door toenemende doorbloeding van de huid veroorzaakte “roze buik”, het “blozen” van de slang (foto 1C). Omdat de bovenste laag van de lederhuid dicht met pigmentcellen is bezet is dit blozen moeilijk te zien (Foto 1).

In de vervelfase groeit onder de oude opperhuid een nieuwe en geleidelijk dikker wordende laag cellen die de nieuwe opperhuid gaan vormen. Hoe dikker deze laag wordt hoe duidelijker de blauwgrijze op verdunde melk lijkende verkleuring ervan wordt. Dit is aan de oogkapjes (de schub op elk oog) goed te zien, evenals op de donkerbruin tot zwart gepigmenteerde delen van de buik en van de onderzijde van de flanken. De slang verkeert dan in het “blauwe buik” stadium (foto 1D). De bruine pigmentatie van de opperhuid van rug en flanken maakt dat de melkachtige verkleuring slecht zichtbaar is. Deze verkleuring is ook slechter te zien op de licht gekleurde delen van het lichaam van de boa, met name van de buik.

De slang is in deze fase erg kwetsbaar, doordat de jonge huidcellen niet sterk zijn. Stukken van de opperhuid scheuren er dan gemakkelijk af (VERVEEN, 2007). In dit artikel worden ook daarvoor de tijdens de vervelfase optredende veranderingen in de kleur van de huid van onderzocht.



Foto 1. Mannelijke boa, op verschillende dagen gefotografeerd, terwijl het dier op een kleine tak hoog in het terrarium verbleef. A en B zijn vóór het optreden van de vervelfase genomen, C in het roze buik stadium en D in de overgang naar het blauwe buik stadium. Kleurverschillen tussen de opnamen zijn op het oog al aan de kleurvariëaties van het bruine plafond te zien

Photo 1. Male boa, pictured on several different days during its ecdysis cycle while it was situated upon on a small branch. Photo's A and B were taken before the renewal phase occurred; C shows the pink belly stadium and D the change into the blue belly stadium. Differences between the pictures in colour as well as in intensity are, for instance, visible on the wooden ceiling.

Meting van de kleur van de huid met een kleurens scanner en beeldbewerkingsprogramma

Om de vervellingfase in detail in kaart te brengen moest de huidskleur van de buik elke dag worden vastgelegd. Eerst probeerde ik dit door foto's te nemen van de buik van een langdurig op een tak zittende slang, hoog in het terrarium (foto 1) of hoog aan het plafond in onze huiskamer, om dan met een geschikt fotobewerkingsprogramma de tint van de buikhuid te meten. Elke verandering in de zonnestand of in de kunstmatige verlichting, in de bewolking, in de positie van het dier in ons huis en daardoor in de kleur van naastgelegen objecten, kortom allerlei invloeden uit de omgeving veroorzaken oncontroleerbare veranderingen in kleur en intensiteit (foto 1). Ook al zijn die variaties klein, wat meestal niet het geval is, dan nog maken die de fotomethode ongeschikt voor het uitvoeren van nauwkeurige metingen van de huidskleur. Dus was het de vraag hoe ik kleurmetingen uit zou kunnen

voeren zonder last te hebben van de storende kleuren en intensiteitsvariëaties uit de omgeving.

Kleurens c a n s

Toen ik in die tijd eens met de scanner een kleurenkopie maakte ontdekte ik dat ik met deze kleurens scanner (een Canon CanoScan N640P met het scanprogramma CanoCraft CS-P 3.8) het juiste apparaat voor deze kleurregistratie in huis had. Een kleurens scanner is in feite een fototoestel voor het maken van contactfoto's in kleur, zonder last te hebben van invloeden van buiten. Doordat dit toestel alleen voorwerpen die vlak op de glasplaat liggen afbeeldt, treedt zelfs bij een open deksel aan de rand van het voorwerp geen vertekening van de kleuren op (foto 2). Buiten het contactgebied gebeurt dit wel, maar dat is niet van belang. Het felle licht van de standaard lichtbron die samen met de voelers onder en tegen de glasplaat vlak langs het te belichten en af te beelden voorwerp schuift zorgt



Foto 2. Kleurencans van de twee jaar oude boa in zijn van onderen open kistje op de kleurencanner. Links ligt geen karton op de doos, in het midden wel, waardoor daar geen licht invalt. Rechts een scan waarbij de slang zich tijdens de opname had bewogen

Foto 2. Colour scans of the two-year-old boa situated in his bottomless box on the colour scanner. The carton lid misses at left, hence the entrance of outside light, visible by the grey colour of the spaces in between the snake. Right: effect of a change of position during the scan.

voor een zuivere afbeelding ervan binnen de gegeven karakteristiek van de kleurencanner (foto 2).

Voor de boa konden met deze meetmethode goede kleurencans van de buik worden gemaakt. De dieren hadden hier geen problemen mee. Zij gaven zelfs de indruk ook deze nauwe ruimte op prijs stellen, liefst zelfs met enige druk op de rug. De vraag was toen wel of het licht van de scanner hen problemen zou geven. Tijdens een proefperiode in december 2001 bleken de boa's zich daar ook niets van aan te trekken. Een van de twee jaar oude boa's werd in een bodem- en dakloos "kistje" ter grootte van de glasplaat gelegd, eventueel afgedekt met een stuk karton. Dit bleek heel goed te werken. Elke dag werd dezelfde boa tegen het eind van de middag of aan het begin van de avond in dit kistje op de scanner gelegd, waarna na enige tijd wachten een scan met een resolutie van 300 dpi (punten per inch, 2,54 cm) werd gemaakt (foto 2). Mocht het dier zich tijdens de opname te sterk hebben verplaatst, wat weinig voorkwam, dan werd na enige tijd wachten een nieuwe scan uitgevoerd. Hetzelfde gebeurde wanneer op de scan bleek dat de standaard op te meten schubben (zie hieronder) niet of slecht te zien waren.

Na een proefdraai-periode in december 2001 werd vanaf 14 januari tot 11 juli 2002 elke dag een kleurencan van dezelfde op 24 december 1999 geboren en toen dus twee jaar oude boa gemaakt. Tijdens deze meetperiode bleken vier vervellingen op te treden. Hiervan viel binnen 20 dagen vóór

en vijf dagen ná de vervelling in totaal vijf keer een registratiedag uit.

Om de kleurverandering van de ogen te registreren probeerde ik tijdens de eerste vervellingfase, toen de ogen wat begonnen te vertroebelen, een zijdelingse scan van de kop te maken. Dit lukte wel, maar de boa sribbelde hierbij wél tegen, zodat ik verder volstond met een standaard verbale beschrijving (*iets troebeler dan wel troebeler dan gisteren, iets helderder dan wel helderder dan gisteren*) waaraan waarden konden worden toegemeten via de door de scan tijdens de genoemde oogmeting geregistreerde helderheden. Aan het gedrag van het dier te zien vermoed ik dat het niet de lichtinval is die het dier stoorde, maar het zijdelings verdraaien van de kop, een houding die de boa bij mijn weten nooit spontaan aanneemt zolang de lengteas van de kop ongeveer horizontaal is. Wanneer tijdens de voeding bij een boa die in een tak of op een trap hangt bij het kopzoeken de lengteas van de kop evenwijdig aan de richting van de zwaartekracht wordt gehouden, treden zijdelingse verdraaiingen wel op.

Kleurmeting

Met het beeldbewerkingprogramma PAINTSHOP PRO® werd de opname elke dag op de volgende manier verwerkt.

Op het achterlijf werd steeds hetzelfde goed te herkennen patroon uitgezocht (foto's 3 en 4). Daarop waren vier ongeveer even grote, duidelijke en half "wit" en half "zwart" gekleurde schubben te zien.



Foto 3. (boven) Kleurenscaan. In het raam is dat deel van de buik aangegeven waarvan dagelijks van dezelfde twee lichte en twee donkere vlekken de lichtste, respectievelijk donkerste kleur werd opgemeten.

Foto 4. (onder) Schermbeelden. Detail van het te onderzoeken deel van de buik, waarop rechts de raampjes zijn geplaatst waarbinnen voor de donkere vlekken de donkerste kleur werd opgezocht en voor de lichtste vlekken de lichtste kleur. Voor alle vier de plekken werden de RGB waarden vastgelegd.

Op de middelste schubben werden twee standaard raampjes geprojecteerd (foto 4 rechts) waarvan een op de donkere vlek werd gecentreerd en de andere op de lichte vlek. Binnen elk raampje werd met de kleurenmeter (de "pipet") de helderheid van de

Photo 3. (top) Colour scan. The window indicates the part of the snake's belly of which the colours of the same two dark spots and of the same two light ones were measured daily.

Photo 4. (bottom) Screen shots. The investigated part of the belly was pictured into detail (left). The dark spots were searched for the point with minimal brightness, the light ones for that with maximal brightness. The RGB values were registered for each point.

afzonderlijke pixels onderzocht (foto 5).

Omdat een stofje of vuiltje het meetpunt op een lichte vlek donkerder maakt en op een donkere vlek juist lichter, werd binnen dit raampje voor elke donkere vlek het donkerste punt uitgezocht en voor

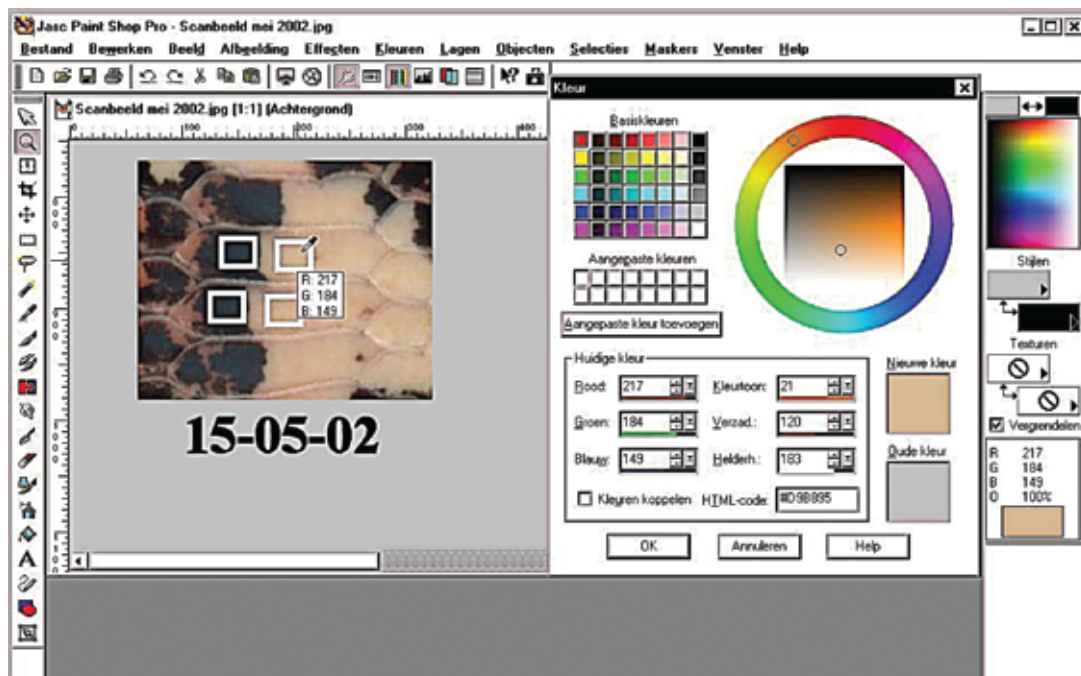


Foto 5. Schermbeeld van de vastgelegde kleurmeting per pixel met de "pipet". De helderheid wordt in het rechter venster afgelezen, voor de lichte vlekken volgt links ervan de bijbehorende samenstelling in de intensiteit van de kleurcomponenten rood, groen en blauw.

Photo 5. Screen shot of the colour measurement per pixel. Lightness is read from the lower right panel, while the colour components are given on the three panels situated just right from centre.

elke lichte vlek het lichtste (foto 5).

Voor elk meetpunt werden de intensiteiten genoteerd van de bijbehorende drie kleurcomponenten, te weten de basiskleuren R (rood), G (groen) en B (blauw). De waarde van elke component varieert van afwezig = 0 % met computerwaarde 0, tot maximaal aanwezig = 100 % met de computerwaarde van 255 (zie het kader "Verven met licht" in VERVEEN, 2007).

Elke dag werd zo voor elke vlek de getallenreeks R, G en B genoteerd. Dit leverde twee drietallen op voor de twee donkere vlekken en twee drietallen voor de twee lichte. Voor het oogkapje (-schub of -schild) werd op het donkerste deel van het oog, de pupil, in de eerste vervelreeks afzonderlijk het punt met de laagste helderheid opgemeten en in RGB-waarden genoteerd. In de volgende reeksen werd vanuit de gecodeerde waarnemingen de troebeling van het oogkapje in fracties van de maximaal waargenomen helderheid overgezet.

Verwerking van de kleurgegevens

Met behulp van het programma EXCEL[®] werden de waarnemingen in kaart gebracht, waarbij per vlektype (licht en donker) voor elk paar de gemid-

delde waarde werd gebruikt. Voor de vier vervelreeksen werden de reeksen per dag gemiddeld ten opzichte van een speciale dag in de vervelfase (zie hieronder) en uitgezet tegen de gemiddelde vervellingdag (dag 0 in figuren 1 en verder), ook werd voor enkele krommen de standaarddeviatie bepaald en ingetekend. Negatieve waarden voor de dagen duiden op het dagnummer vóór de vervelling: dag -15 is de 15e dag plus of min 1 vóór de gemiddelde vervellingsdag.

De helderheid H of lichtheid ("lightness" L in het Engels) van de kleur werd met de vergelijking $Helderheid = \{max(R,G,B) + min(R,G,B)\} / 2$ uit de RGB-waarden berekend. De termen max(R,G,B) respectievelijk min(R,G,B) stellen de maximale dan wel minimale waarde voor van de tussen haakjes staande drie getallen R, G en B. De waarde 0 is zwart, 255 is wit en de tussenliggende waarden kunnen wij opvatten als een bijmenging van zwart bij het omlaag gaan van de waarde van de helderheid dan wel een bijmenging van wit licht bij een toename van de helderheid.

Voor donker gekleurde objecten zoals de pupil en de donkere vlekken op de buik moeten wij er aan denken dat toename van de troebele verkleuring

zich in de getallen manifesteert als een toename van de helderheid. *Het probleem is dat deze specifieke kleurterm, de helderheid, niet moet worden verward met doorzichtigheid.* Hoe groter de helderheid van bijvoorbeeld het oogkapje is, hoe troebeler het er uit ziet en hoe minder doorzichtig het dus is.

Hoewel de kleurencans en de bijbehorende metingen in 2001 en 2002 werden gemaakt, wordt dit onderzoek pas op dit moment gepubliceerd omdat dit de logische plaats is in deze serie artikelen over *Boa constrictor* tijdens zijn complete vangst-, eet-, verteer-, vervel- en jachtcyclus.

Resultaat van de kleurmetingen

In dit artikel worden de resultaten besproken van de dagelijkse kleurencans van de buikhuid van één *Boa constrictor* die toen twee tot 2½ jaar oud was. In deze periode van een maand of zeven vielen vier verschillende vervelcyclussen. De consequentie van deze lage aantallen (één dier, vier vervellingen) is dat de resultaten van deze arbeidsintensieve studie desondanks toch als de uitkomsten van een “pilot-study” moeten worden beschouwd: ze zijn voorlopig en fungeren als leidraad voor meer uitgebreide studies aan de vervellingen bij meerdere dieren.

Omdat de melkblauwe verkleuring van de ogen

en buik het meest in het oog springt, begon ik dit onderzoek met het verloop van de helderheid H, zowel voor de afzonderlijke vervelreeksen als voor de per dag gemiddelde waarden ervan. Hierna komen in dit onderdeel achtereenvolgens de basale kleurcomponenten R (rood), G (groen) en B (blauw), de verzadiging V en tenslotte de kleurtoon K aan de orde.

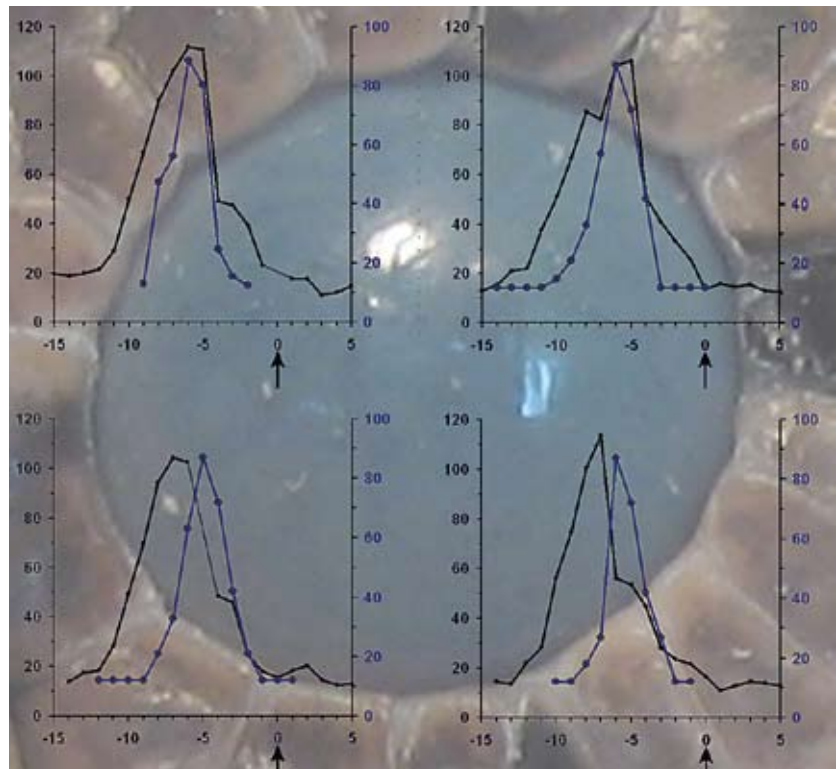
1. Het verloop van de helderheid H In figuur 1 staat voor elke van de vier vervellingreeksen het verloop van de helderheid van het oogkapje (blauw) en van de donkere vlekken (zwart getekend) afgebeeld.

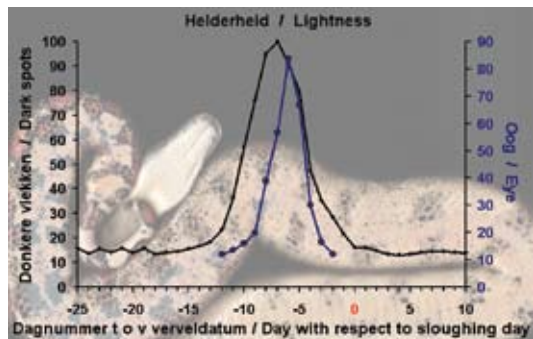
Uit figuur 1 zijn verschillende conclusies te trekken. De eerste is dat de troebele verkleuring van het oogkapje (die blijkt uit de toename van de helderheid, van de witheid ervan) twee tot drie dagen *later begint* dan de troebele verkleuring van het lijf, maar er wel parallel aan loopt. Het verschil bedraagt 2, 2½, 3 en 3 dagen (gemiddeld ongeveer 2½ dag). Het verdwijnen ervan verloopt bij het oogkapje met een flink kleinere vertraging van 0, 0, 1½ en 2 dagen (gemiddeld ongeveer een dag).

Hieruit volgt dat de *duur* van de troebele fase van de buikvlekken langer is dan die van de ogen. Als maat kan hiervoor de breedte in dagen op

Figuur 1.
Helderheidsvariatie (bereik van zwart = 0 tot wit = 255) voor de donkere vlekken (zwart, linker verticale as) en voor het oogkapje (blauw, rechter as). Horizontale as: dagen rond dag 0, de vervellingsdag (pijlen). Dunne lijn: gemiste dag.

Figure 1.
Lightness for the dark spots (black, left vertical axis) and for the eye-cap (blue, right axis). Range varies from black = 0 to white = 255. Horizontal axis: days around day 0, the sloughing day (arrows). Thin line: missing day.





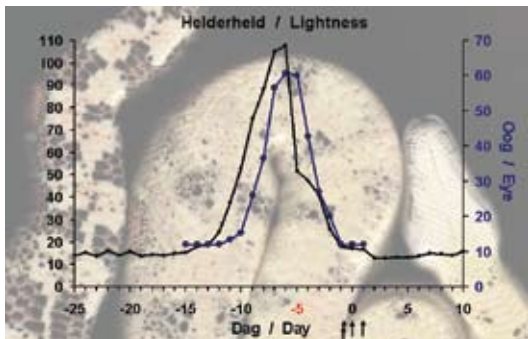
Figuur 2. Helderheid van de donkere vlekken (zwart, linker y-as) en van het oogkapje (blauw rechter y-as) gemiddeld van vier vervelreeksen, gemiddeld ten opzichte van de dag van de vervelling (dag 0).

Figure 2. Lightness of the dark spots (black line, left vertical axis) and of the eye-cap (blue, right axis) average of four renewal series, averaged with respect to sloughing day = 0.

het moment van het snelle inzakken tot op het begin van de voet van de helderheidsberg worden gebruikt (figuur 1). Op dit niveau heeft de helderheid ongeveer de helft van de maximale waarde, en verloopt de vertroebeling binnen dit traject van half-maximaal tot maximaal en terug tot half-maximaal. Uit de grafieken van figuur 1 volgt voor de bijbehorende duren van de fors-troebele fase van de donkere buikvlekken 6, 6, 6 en 4 dagen, met gemiddeld ongeveer $5\frac{1}{2}$ dag. Voor de ogen is dit 4+, 4-, 4- en $2\frac{1}{2}$ dagen, gemiddeld ongeveer $3\frac{1}{2}$ dag. Hieruit volgt dat de flink troebele fase voor de ogen ongeveer twee dagen korter duurt dan voor de donkere buikvlekken het geval is.

De volgende conclusie is dat de *intensiteit* van de vertroebeling (het lichter worden van de grijsblauwe verkleuring) van de donkere vlekken geleidelijk begint en versnelt oploopt tot er tegen het maximum een vertraging optreedt. Na het maximum neemt de helderheid plotseling heel sterk af (dit betekent dat de vertroebeling opeens sterk afneemt), om vervolgens geleidelijk verder in te zakken. De "berg" heeft rechts een duidelijk uitgesproken "voet". Voor het oogkapje lijkt het er op dat de curve eenvoudiger is omdat de rechter "voet" ontbreekt. Voor het oogkapje liggen er respectievelijk vier, drie tot vier, drie en vier dagen tussen de steilste afname van de helderheid en de dag van de vervelling (figuur 1) met een gemiddelde van vier dagen (figuur 2).

Het steile verloop van de helderheid van de donkere buikvlekken en van het oogkapje maakt deze krommen bij het middelen in de tijd ten opzichte van bijvoorbeeld de dag van de vervelling erg



Figuur 3. Helderheid van de donkere vlekken (zwart, linker y-as) en van het oogkapje (blauw, rechter y-as). In deze en alle volgende grafieken zijn de kleuren gemiddelden van vier vervelreeksen, gemiddeld ten opzichte van de dag van de steilste afname (rood). De zwarte pijlen geven de dag van de vervelling aan.

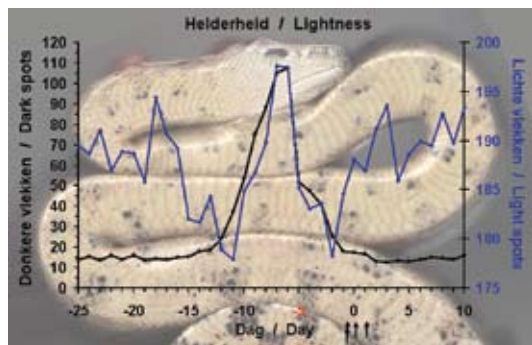
Figure 3. Lightness of the dark spots (black line, left vertical axis) and of the eye-cap (blue line, axis at right). Average of four renewal series, here and in the following graphs averaged with respect to the day with the steepest downward lightness trend of the dark spots (red). Black arrows: sloughing days.

gevoelig voor geringe verschuivingen in het ogenblik van optreden, bijvoorbeeld door variaties in de omgevingstemperatuur.

Wanneer de dag van de vervelling als referentiepunt wordt gebruikt zien wij dat er na het middelen van de vier reeksen metingen een forse "uitsmering" van de helderheidsverdeling van de donkere vlekken optreedt (figuur 2) en verdwijnt de typische vorm van de curve die het verloop van de helderheid beschrijft. Voor het oogkapje blijft bij deze middeling (figuur 2) de vorm bestaan die in de vier afzonderlijke registraties (figuur 1) tot uiting kwam.

Wanneer de vorm van de intensiteitskromme voor de middeling van de vier vervelcycli werd gebruikt bleek de structuur ervan goed te worden bewaard (figuren 1 en 3). Dit werd bereikt door als uitgangspunt voor de middeling de dag van de direct op het maximum van de blauwgrijze verkleuring volgende snelle daling te gebruiken, te weten de eerste dag van de rechter "voet" van de berg. Wel werd om het verloop van de verkleuringen ten opzichte van de plaatsing in de vervelfase aan te houden de gemiddelde waarde van de dag van de eigenlijke vervelling als dag nul gebruikt. Op figuur 7 na zijn alle volgende grafieken (figuur 3 en verder) op deze wijze berekend en weergegeven.

In figuur 3 is het verloop van de helderheid van de donkere buikvlekken fraai te zien. Het geleidelijk en vervolgens versneld oplopen tot praktisch tegen het lichter grijze maximum een vertraging optreedt,



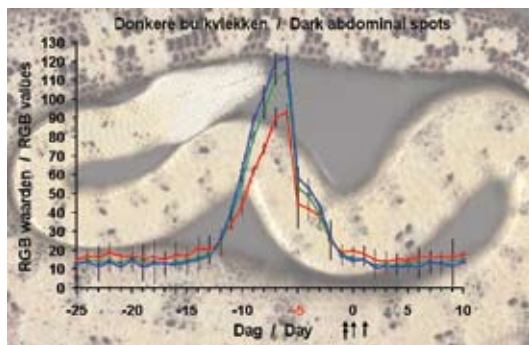
Figuur 4. Helderheid van de donkere buikvlekken (zwart, linker y-as) en van de lichte vlekken (blauw, rechter y-as).

Figure 4. Lightness of the dark abdominal spots (black line, left vertical axis) and of the light abdominal spots (blue, right axis).

direct gevolgd door een snelle afname van de vertroebeling, die dan acuut overgaat in een langzaam en geleidelijk dalen tot het oorspronkelijke lage bijna zwarte niveau, mogelijk zelfs iets verlaagd na het afstoten van de oude opperhuid. Het beeld lijkt op dat van een explosieve groei die omstreeks dag -8 (dus acht dagen vóór de gemiddelde vervellingsdag) snel afneemt. Na het maximum rond de dag -7 zakt de helderheid van de donkere buikvlekken op dag -6 sterk, haast “implosief” in.

Wel is het zo dat de helderheidsvariatie van het oogkapje bij deze voorstelling meer wordt uitgesmeerd dan in figuur 2 het geval is. Voor de interpretatie van het gedetailleerde tijdsverloop is dit niet van belang, omdat de eigenschappen van de helderheidsvariatie van het oogkapje al aan de hand van de figuren 1 en 2 voldoende duidelijk zijn geworden.

Het verloop van de helderheid van de lichte vlekken (blauw in figuur 4) ligt vergeleken met dat van de donkere vlekken (zwart in figuur 4) op een veel hoger niveau (vergelijk hiervoor beide verticale assen in figuur 4). Dit is te begrijpen omdat het een melkachtige verkleuring van een toch al lichte vlek betreft. Deze ‘verdrinkt’ er als het ware in en kan zelfs het geheel wat donkerder maken. In vorm en tijdsverloop komen de twee curven met elkaar overeen. Wel is het beeld bij de lichte vlekken grilliger. De vorm van het centrale deel van de “berg” komt er in terug, zij het dat die in een “dal” is opgenomen waarvan de randen aan elke kant wat uitsteken. Het patroon van opgeworpen randen en een centrale berg doet denken aan de doorsnede van een krater op de maan. De snelle terugval van de helderheid valt voor beide typen buikvlekken precies op elkaar en in het patroon voor de lichte



Figuur 5. Verloop van de intensiteit van elk van de drie componenten R (rood), G (groen) en B (blauw) bij de donkere buikvlekken. De spreiding is door zwarte lijntjes aangegeven (standaard deviaties). De helderheidsverdeling staat in figuur 6. Vervelling op dag 0 ± 1 (pijlen).

Figure 5. RGB values with corresponding standard deviations of the dark abdominal spots, plotted against time about and during the renewal phase. The lightness (H) distribution is given in figure 6. Sloughing occurred on day 0 ± 1 .

vlekken is ondanks de grote fluctuaties ook de rechter voet zichtbaar.

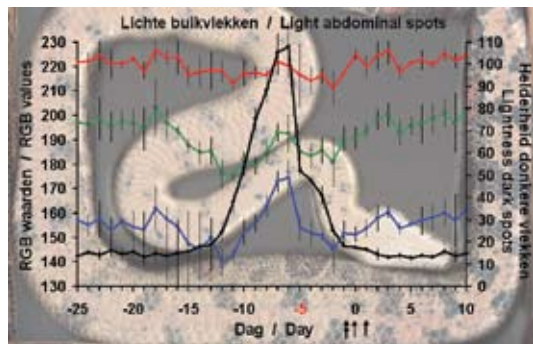
2. Het gedrag van de drie kleurcomponenten R (rood), G (groen) en B (blauw)

In de figuren 5, 6 en 7 staan de waarden van de drie basale kleurcomponenten afgebeeld. Voor figuur 5 (donkere buikvlekken) en 6 (lichte buikvlekken) betreft het per dag gemiddelde waarden met hun variaties (standaard deviaties), gemiddeld ten opzichte van dag -5, de gemiddeld vijfde dag voor de vervelling. De eigenlijke vervelling gebeurde op dag 0 ± 1 . Figuur 7 geeft de eenmalige meting van de reeks voor het oogkapje weer, relatief ten opzichte van dag nul, de dag van de vervelling.

In figuur 7 is ter oriëntatie ook een meting opgenomen van de kleuren van de zwarte pupil in de periode buiten de vervellingsfase, toen het dier inmiddels vier jaar ouder was geworden. Deze waarden staan in de grafiek op dag -20 ingeboekt.

In de figuren 5 en 6 staat ter vergelijking ook het eerder besproken verloop van de helderheid van de donkere buikvlekken afgebeeld.

Wij zien dat de kleurcomponenten voor de donkere buikvlekken het patroon van de helderheidsverdeling volgen (figuren 5 en 4). In het diepe zwart, links en rechts, overheerst rood boven groen en die weer boven blauw, zodat de kleurtoon daar oranje is (figuur 9), terwijl in de piek de verhoudingen zijn omgekeerd, met blauw boven groen en die weer boven rood, dus met lichter blauw (cyaan) als kleurtoon.



Figuur 6. Verloop van de intensiteit van elk van de drie componenten R (rood), G (groen) en B (blauw) bij de lichte buikvlekken en van de helderheidsverdeling van de donkere buikvlekken. Zie verder figuur 4.

Figure 6. RGB values with corresponding standard deviations of the light abdominal spots. The black line describes the lightness distribution of the dark abdominal spots. See figure 4.

In de voet kruisen de drie componenten elkaar ongeveer gelijktijdig, waardoor een sterke omslag in de kleurtoon optreedt (figuur 9).

Bij de lichte buikvlekken overheerst rood overal over groen en groen op zijn beurt weer over blauw (figuur 6), waardoor de kleurtoon overal een variant op oranje is. De piek is overal terug te vinden, maar het sterkst bij de blauwe component.

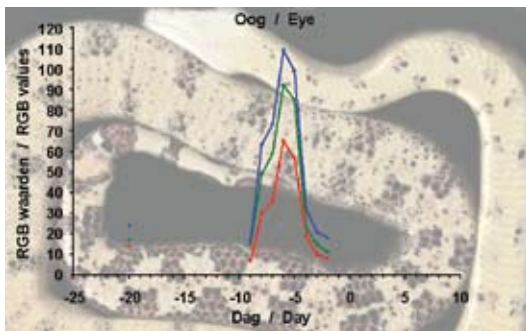
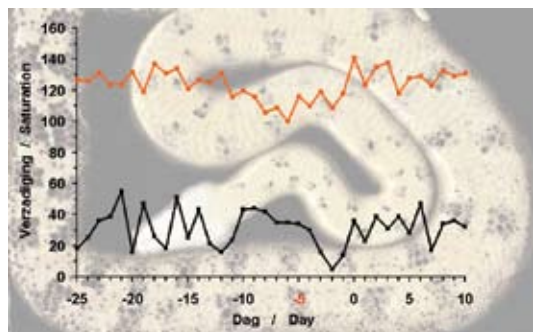
Voor het oogkapje (figuur 7) lijkt het RGB patroon sterk op dat van de donkere buikvlekken, maar hier ontbreekt de kruising. Dit wordt bevestigd door een veel later gemaakte opname van de pupil in de interfase van hetzelfde dier, waar de kleurvolgorde niet is gewijzigd. Dit betekent dat de kleurtoon overal blauw is (figuur 11).

3. De verzadiging V

De verzadiging V is voor de twee typen buikvlekken weergegeven in figuur 8.

Figuur 8. Verloop van verzadiging bij de lichte (bruin) en de donkere (zwart) buikvlekken

Figure 8. Saturation for the light abdominal spots (brown) and for the dark ones (black)



Figuur 7. Verloop van de intensiteit van elk van de drie componenten R (rood), G (groen) en B (blauw) van de eerste en enige reeks kleurmetingen aan het oogkapje. Tevens is het resultaat van een meting van de pupil in de interfase, vier jaar later bij hetzelfde dier uitgevoerd weergegeven op dag -20.

Figure 7. RGB values for the single eye-cap series measured during the renewal phase, plus an isolated measurement of the pupil during the resting phase, here positioned on day -20.

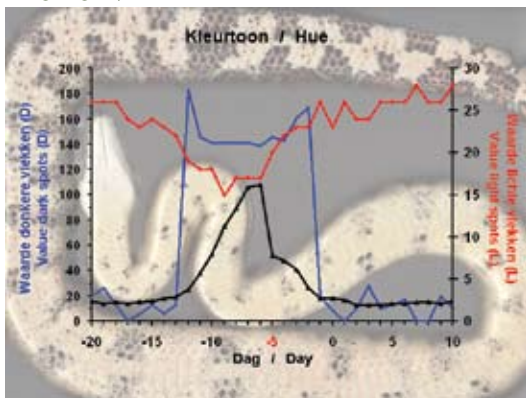
Deze grootte geeft de zuiverheid van de gemeten kleuren weer. Het verschil ten opzichte van de complete verzadiging (255 min de gemeten waarde van de verzadiging V) geeft de grijsheid van de kleur aan. Voor de donkere buikvlekken valt het op dat de variaties van deze waarden tijdens de vervelfase klein zijn vergeleken met de schommelingen ervoor en erna.

4. Het verloop van de kleurtoon K

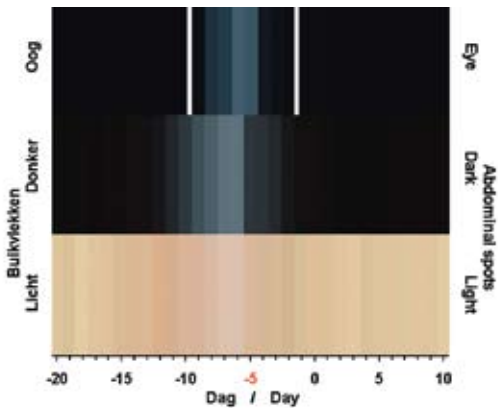
De grafieken van de kleurindruk of kleurtoon K staan in figuur 9 afgebeeld, ter oriëntatie samen met het verloop van de helderheid van de donkere buikvlekken. Voor de lichte buikvlekken (rode kromme in figuur 9)

Figuur 9. Verloop van de kleurtoon, verzadiging en helderheid van de donkere buikvlekken D, en van de kleurtoon en de verzadiging van de lichte buikvlekken L tegen de tijd rond de vervelfase. Vervelling vond plaats op dag 0 $\pm$ 1.

Figure 9. Time course of hue, saturation and lightness of the dark abdominal spots D as well as of hue and saturation of the light abdominal spots L. Time in days with regard to average sloughing day 0 $\pm$ 1).

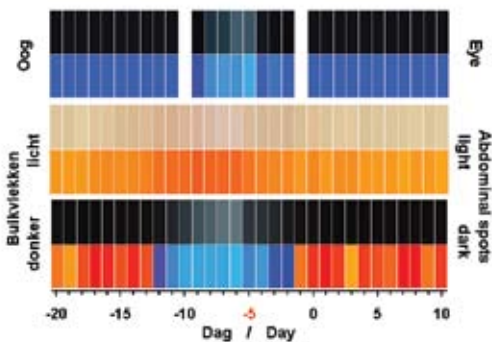


heeft de kleurtoon lage waarden. Deze liggen in het gebied van de oranje kleuren (waarden rond de 20 eenheden). Tijdens de vervellingsfase daalt



Figuur 10. Gemiddelde van de kleuren gemeten voor, tijdens en na de vervelfase. Vervelling vond plaats op dag 0 ± 1 . Voor het oogkapje vond slechts kleurmeting tijdens één vervelfase plaats plus één dag erbuiten. Deze waarde is buiten de witte lijnen herhaald.

Figure 10. Averages of the colours measured daily before, during and after the renewal phase. Averages were taken with regard to the steepest decline of the lightness of the dark spots which occurred on day -5 (red). Sloughing occurred on day 0 ± 1 . Only one set of measurements was available for the colours of the eye-cap and during the renewal phase only. The result of the single measurement in the resting phase has been repeatedly drawn in the region outside the white bars.



Figuur 11. Gemeten kleuren (bovenste rij van elk paar) en de bijbehorende kleurtonen (verzadigd en gemiddeld helder) (onderste rij van elk paar) voor het oogkapje (bovenste paar), de lichte buikvlekken (middelste paar) en de donkere buikvlekken (onderste paar).

Figure 11. Measured colours (upper row of each pair of rows) versus corresponding hues (lower row of each pair), saturated and with average lightness, for the eye-cap (upper pair), for the light abdominal spots (central pair) and for the dark abdominal spots (bottom pair).

de waarde om tegen het eind weer te stijgen. Dit betekent dat de kleur eerst een beetje roder wordt om tegen het eind van deze fase weer naar de oorspronkelijke tint terug te keren. Voor de donkere buikvlekken heeft de kleurtoon vóór en na de vervellingsfase ook lage waarden die eveneens in het oranje gebied liggen en soms zelfs helemaal rood zijn (waarde ongeveer 0), om in het begin van de vervellingsfase scherp naar hoge waarden om te slaan en evenzo scherp terug te slaan tegen het eind ervan. In dit gebied van hogere waarden met een kleurtoon van circa 140 is de indruk ervan die van hemelsblauw (cyaan).

Voor het oogkapje zijn de actuele kleuren niet zo uitgesproken als uit de kleurtoon volgt. Dit komt door de lichte kleur ("bijmenging van wit") voor de lichte buikschubben en door de troebeling die bij de hogere waarden van de donkere buikschubben en bij de ogen optreedt, terwijl voor de donkere vlekken en het oogkapje de kleuren buiten de vervelfase zo donker zijn (er als het ware zoveel zwart is "bijgemengd") dat de kleurtoon ervan ons niet opvalt.

Om dit verschijnsel te laten zien staan in figuur 10 de actuele kleuren van het oogkapje, van de donkere en van de lichte buikvlekken afgebeeld. Dit zijn de gemiddelde waarden van de op de aangegeven dag gemeten kleuren. De dagen zijn teruggeteld vanaf de dag van de vervelling, maar ook weer gecentreerd op dag -5, de dag van de sterkste afname van de helderheid van de donkere buikvlekken. Voor het oogkapje van de boa is de gemeten reeks korter en zijn de uiterste waarden buiten de witgelaten dagdelen herhaald.

In figuur 11 staan de kleurtonen standaard afgebeeld, steeds onder de eigenlijke kleuren. De standaard houdt in dat voor elke kleurtoon de toonwaarde bij maximale verzadiging ($V = 255$) en gemiddelde helderheid ($H = 128$) is afgebeeld. Op deze manier zijn de kleurtonen door ons visueel met elkaar te vergelijken. Voor de metingen aan het oogkapje is de bovengenoemde procedure weer gevolgd.

Wij zien dat de kleurtoon van het oogkapje over de hele cyclus in het blauw ligt met een overgang naar cyaan in de vervelfase. Voor de lichte buikvlekken is de toon over het geheel oranje, met een neiging tot roder worden in de vervelcyclus. Voor de donkere buikvlekken treedt een scherpe omslag van oranje naar hemelsblauw op in het begin van de vervelfase en van hemelsblauw naar oranje tegen

het eind ervan, met een vleugje paars tijdens het omslagmoment.

Voor de lichte buikvlekken treedt misschien al vroeg, op dag -15, mogelijk al rond dag -18 een geleidelijke roder worden van de (heel licht) oranje kleurtoon 26 op, die omstreeks dag -8 het sterkst is met een waarde van ongeveer 17, waarna omstreeks dag -1 de oorspronkelijke kleurtoon weer lijkt te zijn bereikt. Toch maakt het effect van de daling van de verzadiging de kleur (bij gelijk blijvende kleurtoon) lichter.

In de linker en rechter plateaus van de donkere buikvlekken (figuur 5) zijn de componenten R, G en B minimaal. Zij variëren tussen 11 en 21 (dus tussen 4 en 8 procent van de grootst mogelijke waarde). De sterkste twee bepalen via de kleurtoon de tint van het zwart. De kleurtoon varieert van twintig tot nul en heeft dus een orangerode tot rode inslag. Voor het ongewapende oog maakt dit niet veel uit. Tijdens de kruising is groen even de kleur met het laagste niveau, vandaar de dan overheersend paarse toon van de linker rand van het (Figuur 11) uit blauwe tonen bestaande centrale kleurtoonplateau.

Omdat de kleuren van de buik helderder zijn is het schijnbare verschil tussen kleurindruk (de derde rij van boven in figuur 11) en kleurtoon (de vierde rij in deze figuur) niet zo groot als voor de lichtarme donkere buikvlekken het geval is (de onderste twee rijen in figuur 11).

Het kleurverloop is hierdoor echter ook wat minder uitgesproken. De oranje inslag wordt vanaf ongeveer dag -15 geleidelijk wat roder tot dag -8, om vervolgens weer meer oranje te worden.

Uit Figuur 10 blijkt weer dat het oogkapje een verkorte regeneratiecyclus vertoont. De veranderingen aan het oogkapje beginnen twee of drie dagen later, en lopen zelfs sneller terug als voor de buikvlekken het geval is. De kleurtoon ervan is altijd blauw en de waarde ervan ligt tussen 135 en 156.

Bespreking

RGB versus KVH analyse Op het eerste gezicht lijkt het logisch met de analyse van de kleurcomponenten R (rood), G (groen) en B (blauw) te beginnen. Per slot van rekening vindt precies zo'n analyse in de netvliezen van onze ogen plaats en vormt het gebruik van de drie kleurcomponenten de basis van onze kleurproduktietechnieken, met name de afbeeldingen via foto, film en beeldscherm, waarbij de kleuren van het beeld worden samengesteld uit

de drie pixels R, G en B per beeldpunt.

Het gedrag van deze componenten en, behalve voor het oog, hun standaarddeviaties vóór, tijdens en ná de vervelfase is in de figuren 5, 6 en 7 weergegeven. Hoewel alle informatie in deze twee figuren besloten zit, is het interpreteren van deze grafieken lastig omdat wij weliswaar met onze netvliezen de kleuren zo ontleden, maar ze –met onze hersenen– niet zo zien. Wij kijken niet in termen van rood, groen en blauw, de “dimensies” waarin de kleurinformatie door onze netvliezen wordt uiteengelegd en naar het centrale zenuwstelsel wordt getransporteerd. Wat onze grote hersenen hiervan maken en wat wij dus zien zijn alle kleuren in het spectrum van de regenboog plus de roze en paarse kleuren die op combinaties van rood en blauw berusten. Ook zien wij hoe zuiver deze kleuren zijn en hoe helder. De bewerkingen die onze grote hersenen op de drie gegevensstromen toepassen kunnen wij tegenwoordig ook op de RGB gegevens toepassen. Dit geeft ons de kleurinformatie in drie anders geordende “dimensies”: de kleurtoon K (de essentie van de kleur of tint), de verzadiging V (de zuiverheid van de kleur) en de helderheid H (de “wit-inhoud”). Wanneer wij dit doen merken wij dat de op deze manier bewerkte gegevens makkelijker zijn te interpreteren.

Het roze buik stadium De “roze buik” blijkt het best aan de kleurtoon K te volgen te zijn (figuren 9 en 11). Mogelijk begint dit stadium omstreeks de 15^e dag vóór dag nul, de gemiddelde vervellingsdag. Misschien zelfs wat eerder, maar de variabiliteit van de meetresultaten maakt het lastig hier nu meer over te zeggen. De schommeling tussen dag -18 en -15 zou net zo goed geen betekenis kunnen hebben. De kleurtoon K is het laagst, dus het meest rood, rond de negende tot zesde dag voor dag nul. Op die dag is de kleurtoon K ongeveer gelijk is aan 19.

Op dag -5 vermindert de rode tint al sterk (de kleurtoon stijgt) om in enkele dagen in het crème bereik terug te keren.

Het stadium van de blauwe buik Kijken wij naar het verloop van de kleurtoon van de donkere vlekken (figuren 9 en 11) dan zien wij op dag -13 een omslag van rood naar blauw, en terug op dag -1. Deze overgang komt overeen en hangt samen met de kruising van de kromme voor de intensiteit van de R, G en B kleurcomponenten (figuur 5).

In tegenstelling tot het “roze buik” stadium is het “blauwe buik” stadium zowel duidelijk aanwezig als onmiskenbaar blauw. De dan plotseling optredende opheldering voltrekt zich vanaf dag -6 nog in een “blauwe sfeer” maar bij een sterk teruglopende helderheid waardoor het zwart duidelijk overheerst. Er treedt in dit traject een sterkere afname van blauw dan van rood op (figuur 5), waardoor een paarse kleurtoon ontstaat voor het beeld terugslaat naar dat van de crème kleurtoon van de interfase.

De totale kleurimpressie van de buik Voor zowel de donkere als de lichte buikvlekken blijkt dat de verzadiging gedurende deze veranderingen nauwelijks varieert, zulks in tegenstelling tot de kleurtoon en de helderheid. Aan het verloop van de fluctuaties van de verzadiging is te zien waar de kleurmetingen meer of minder variabel zijn. De variabiliteit neemt toe naarmate de intensiteiten extremer zijn (zowel laag, in de buurt van zwart, als hoog in die van wit) en is in het middengebied het laagst.

Voor de lichtgekleurde delen van de buikhuid geldt in feite dat er van een geleidelijke toename van de kleurtoon in rode richting sprake is, gevolgd door een geleidelijke afname ervan. Een blauwe verkleuring zit er niet in omdat uit figuur 6 blijkt dat blauw de laagste intensiteit heeft en houdt. Ondanks de sterkere toename rond dag -10 tot -6, waardoor er meer wit wordt bijgemengd (figuren 9 en 11), blijft dit de derde component. Deze component draagt dus niet bij aan de kleurtoon (zie het eerder genoemde kader) maar uitsluitend aan de helderheid van de lichte buikvlekken. De kleurtoon van de lichte gebieden blijft oranje-rood, óók tijdens het blauwe buik stadium. In dit stadium is de kleurtoon van de donkere buikvlekken duidelijk blauw wat voor de buik als geheel een overwegend blauwe dan wel blauw-plus-roze indruk geeft.

De waargenomen kleurovergangen treden geleidelijk op (figuur 10). Het blauwe buik stadium is op het oog redelijk goed te zien. In het middelste kleurblok –de donkere buikvlekken– binnen het bereik vanaf ongeveer tien à twaalf tot vijf dagen vóór de eigenlijke vervelling op dag nul. Ook is in het bovenste blok –dat van het oogkapje– zowel de aanloop tot, als het grijze ogen stadium zelf duidelijk te zien vanaf ongeveer negen dagen tot een dag of vier voor dag nul. Het stadium van de roze buik is lastiger te zien (figuur 12), ook in werkelijkheid. In het onderste blok van figuur 11 (de lichte buikvlekken) lijkt de roze buik vanaf zo

te zien dertien of veertien dagen tot een dag of tien voor de vervelling aanwezig te zijn. De huid is met name wat verderop in dit stadium wat donkerder en iets roder, zij het minder uitgesproken dan op de foto's van de dieren het geval lijkt te zijn (foto 1C). Het is mogelijk dat de buikligging de doorbloeding van de buikhuid wat vermindert. De scans van de buikhuid kunnen daardoor minder sprekend zijn dan in foto's het geval kan zijn.

Het oogkapje Het verloop van de vertroebeling van de oogkapjes vertoont drie karakteristieke eigenschappen:

- a. Het troebel worden van de oogkapjes loopt parallel aan dat van de helderheidsverandering van de donkere vlekken, maar met een vertraging van twee tot drie dagen (figuur 1, foto 6).
- b. Het ophelderen van de ogen verloopt snel en treedt gelijk aan dat van de zwarte buikvlekken op of met een vertraging van ongeveer een dag (figuur 1).
- c. De duur van deze fasen, gemeten op half-maximale hoogte via het maximum terug op half-maximale hoogte bedraagt voor de donkere vlekken ongeveer 5,5 dag en voor de ogen circa 3,5 dag, dus twee dagen korter.

Het moment van de eigenlijke vervelling Voor zover het uit de vier series kan worden bepaald (figuur 1) treedt de vervelling in deze reeks bij deze boa iets minder dan vier dagen na de sterke terugval van de helderheid van de ogen op.

Interpretatie

De hier bestudeerde boa heeft een lichtgeel getinte buik. De toenemende doorbloeding van de onderliggende lederhuid wordt door de lichtgele kleur behoorlijk afgedekt, terwijl de ligging van de slang op de buik op de scan de stroming door de haarvaten ook zal verminderen. Op foto's van de vrij in de lucht hangende buik lijkt de kleurindruk en de kleurtoon sterker naar het rood te neigen (foto 7

Figuur 12. Gemiddelde buikkleur van de lichte vlekken. Links in de interfase op dag -19, rechts in het roze buik stadium op dag -11 (elf dagen voor de vervelling)

Figure 12. Average colour of the light abdominal spots. Left: resting phase, on day 19 before sloughing on day zero, right: pink belly stadium, average colour on day -11





Foto 6. Vier jaar oud boa vrouwtje dat net in het blauwe buik stadium van de vervelfase is gekomen. De melkachtige verkleuring is goed te zien op de onderkant van de flanken en de buik. Het oogkapje is nog helder (de foto van de inzet werd een uur later genomen) met nog geen of misschien een heel flauwe aanzet tot vertroebeling.

Photo 6. Early blue belly stadium of the renewal phase of a four-year-old female Boa constrictor. Note that the eye-cap is still clear (see also the insert, taken one hour later), perhaps showing only a hint of the approaching cloudiness.

links). Dat wat er aan bloedkleur doorheen schemert, draagt bij aan de lichtrode verkleuring van geel en creëert daardoor de licht oranje kleurtoon.

Celgroei De toenemende licht blauwgrijze verkleuring die afkomstig is van de nieuwe huidcellen heeft op deze lichte ondergrond een wat donker worden tot gevolg. Voor de donkere vlekken (door het blauw over het rood) geeft dit een zweem van paars, wat voor de buik als geheel de roze indruk veroorzaakt. Daardoor is de roze buik in feite weinig anders als het begin van het blauwe buik stadium. Tegen het hoogtepunt van de celaanmaak wordt de kleur wat lichter door de toegenomen bijmenging van wit vanuit de nu dikke laag nieuwe cellen.

In figuur 13 staan de resultaten nog eens grafisch samengevat, ditmaal in combinatie met de in het vorige artikel afgedrukte tekening van de microscopische ontwikkeling van de opperhuid, die hiervoor op dezelfde tijdsas is geprojecteerd.

De celgroei wordt gedacht te zijn weergegeven door de helderheidskromme van de donkere buikvlekken, die niet zozeer de cellen zelf als wel de hoeveelheid water (met de daarin opgeloste eiwitten) in deze cellen weerspiegelt. De intensiteit ervan zal dan evenredig zijn met de dikte van de cellaag. De

sterke terugval in de helderheid zal het resultaat zijn van de verhoorning met het bijbehorende waterverlies van de verhoornende cellen. Vervolgens loopt de intensiteit verder terug evenredig met de in de hoornlaag gestaag verder afnemende hoeveelheid celwater. Dit proces verloopt langzaam vanwege het toenemend waterdicht worden van de nieuwe opperhuid.

Wat de kleurtoon van de donkere buikvlekken betreft stelt de eerste piek (met paarse kleurtoon) het duidelijkste moment van het inleidende deel van de "blauwe buik" voor, te weten de "roze buik", spoedig gevolgd door de zichtbare manifestatie van de "blauwe buik" (foto 7). Vanaf de terugval van de helderheidskromme zit de slang in het stadium van de opheldering van de nieuwe opperhuid die tenslotte uitmondt in het afstropen van de oude opperhuid.

Doorbloeding van de huid Om de groei van nieuwe huidcellen mogelijk te maken moet de huid sterker worden doorbloed gezien de benodigde toevoer van bouwmaterialen en zuurstof. Door de dichte pakking van chromatoforen is de door de toegenomen doorbloeding veroorzaakte verandering van de kleur van de huid lastig te zien. De metingen van de kleurtoon van de lichte huidcellen laten toch



Foto 7. Foto's van in een TV-antenne zittende boa's. Onder in de linker foto een kleinere en niet vervellende boa, het dier waarvan alle metingen zijn gedaan. Het grotere dier verkeert in het stadium van de rode buik. Rechts verkeert de grotere boa in het stadium van de blauwe buik. Deze opname werd zes dagen later gemaakt.

Photo 7. Photographs of two boas sitting on an old-fashioned TV-aerial (antenna). The lowest and smaller animal is in the resting stage, while the upper and bigger one shows the pink belly stadium of the renewal phase. Six days later this animal exhibits the fully developed blue belly stadium. It is this animal on which all colour measurements were made.

een toename van de rode inslag zien. Deze volgt uit de daling van de waarde van de kleurtoon. Door nu het oppervlak onder de kleurtoon van de lichte buikvlekken rood te kleuren krijgen wij een indruk van het verloop van de toe- en afname van de doorbloeding (figuur 13).

Dat het hier om een doorbloeding gaat, wordt ook aannemelijk doordat de kleurtoon weer minder rood wordt op dag -5, het moment dat ook de grootste helderheid van de donkere vlekken opeens afneemt. Dit wijst er op dat de aanmaak van nieuwe huidcellen acuut is gestopt en de opperhuid daardoor minder bloed nodig heeft.

Bij de donkere buikvlekken is niets van de toegenomen doorbloeding meetbaar (figuren 9 – 11). De lage RGB-waarden van de zwart lijkende vlek-

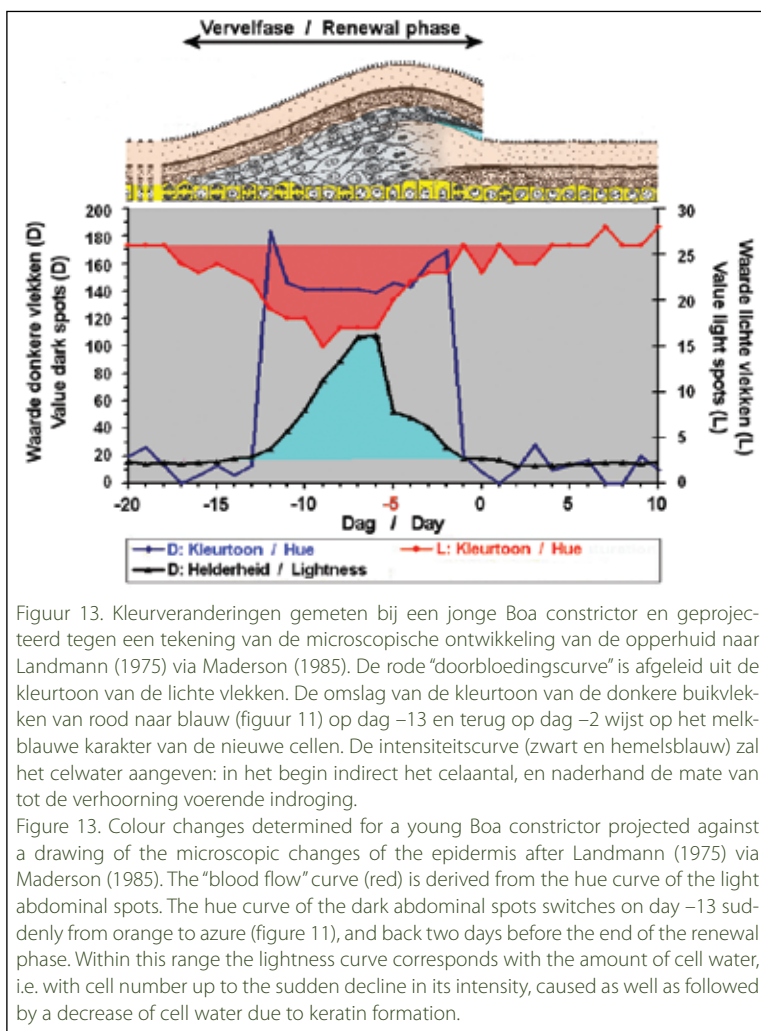
ken maken dat kleine variaties in de meting grote schommelingen veroorzaken. De hier heersende kleurtoon ligt tussen oranje en rood, de "basis-kleur" van de buik van deze boa, en overheerst in het hele traject van de lage waarden het beeld. De sterke schommeling ervan laat geen interpretatie in termen van doorbloeding toe. Deze kleurtoon is dezelfde als die van de lichte vlekken, maar die is door de lage intensiteiten, dus door de zwarte kleur voor ons niet zichtbaar.

In de kleur van de ogen van de boa is geen effect van een toegenomen doorbloeding te zien, ook niet tijdens een meting in de interfase (figuur 11). De kleurtoon ligt overal in het blauwe gebied. In feite is dit ook te verwachten. Er liggen geen bloedvaten onder het hoornvlies omdat die het

zien belemmeren, De voor de groei benodigde voedingsstoffen komen uit het oogkammervocht dat aan de zijkan-ten vanuit bloedvaten wordt aangevuld. De in het blauwe gebied liggende kleurtoon zal hier door de eigen celkleur van het hoornvlies en het oogkapje zijn bepaald.

Celgroei, celwater en verhoor-ning Aan de lichte huid-delen zijn de kleurverande-ringen die door de celgroei worden opgewekt moeilijk te zien. Ook de kleurmetingen geven pas in het centrale deel van de vervelfase een met die van de donkere vlekken samenvallende toename van de helderheid te zien (figuren 6 en 4). Als zodanig hoeft dit niet te verbazen omdat een witter worden van iets dat al behoorlijk wit is moeilijk valt waar te nemen, en zich mogelijk eerder als een lichte vergrijzing zal manifesteren. Dit komt overeen met de iets donkerder indruk die de lichte delen van de huid tij-dens de vervelfase maken.

Het verloop van de toenemende helderheid van de donkere vlekken lijkt op de tekening van de groei van de huidcellen (figuur 13). Daarin is te zien dat de vervelcyclus “begint voor zij begint”. Nieuwe cellen ontstaan al voor de formele vervelfase start. De schrijvers (Maderson, 1985, Landmann, 1975 via Maderson, 1985) geven dit zo weer, zonder dat duidelijk is waar deze indeling op berust. Maar het klopt vermoedelijk wel met de hier beschreven resultaten waarbij wij in het bijzonder in de kleurtoon van de lichte buikvlekken (figuur 6) al een vroeg begin vinden aangeduid. Ook treedt de toename van de helderheid van de donkere vlekken zo geleidelijk op dat er geen duidelijk beginpunt voor is aan te geven (figuren 1 en 3). Wat in dit verband voor de lichte buikvlekken de mogelijke betekenis van de eventueel aanwezige “kraterranden” (figuur 4) is, is een open vraag. Mogelijk is dit het gevolg



Figuur 13. Kleurveranderingen gemeten bij een jonge *Boa constrictor* en geprojecteerd tegen een tekening van de microscopische ontwikkeling van de opperhuid naar Landmann (1975) via Maderson (1985). De rode “doorbloedingscurve” is afgeleid uit de kleurtoon van de lichte vlekken. De omslag van de kleurtoon van de donkere buikvlekken van rood naar blauw (figuur 11) op dag -13 en terug op dag -2 wijst op het melkblauwe karakter van de nieuwe cellen. De intensiteitscurve (zwart en hemelsblauw) zal het celwater aangeven: in het begin indirect het celaan-tal, en naderhand de mate van tot de verhoorning voerende indroging.

Figure 13. Colour changes determined for a young *Boa constrictor* projected against a drawing of the microscopic changes of the epidermis after Landmann (1975) via Maderson (1985). The “blood flow” curve (red) is derived from the hue curve of the light abdominal spots. The hue curve of the dark abdominal spots switches on day -13 suddenly from orange to azure (figure 11), and back two days before the end of the renewal phase. Within this range the lightness curve corresponds with the amount of cell water, i.e. with cell number up to the sudden decline in its intensity, caused as well as followed by a decrease of cell water due to keratin formation.

van een overheersen van een verdonkering door de beginnende celgroei en tegen het eind van de verhoorning, terwijl bij het dikker worden van de laag nieuwe cellen de invloed van de melk-witte kleur ervan sterker wordt.

Het stadium van de opheldering wordt zowel bij de donkere als bij de lichte buikvlekken heel duidelijk gemarkeerd door de plotseling optredende sterke daling van de helderheid (dus van de witte verkleuring) op dag -5 (figuur 4), die vervolgens door een meer geleidelijke terugkeer naar de voor de donkere vlekken diepzwarte kleur wordt gevolgd. Dit gebeuren markeert de verhoorning door de nu zichtbare vermindering van de hoeveelheid celwater.

De blauwe tint van deze ophelderingsfase zal samenhangen met de hoeveelheid eiwithoudend water die zich in de cellen bevindt, het celwater. Tijdens de verhoorning van de cellen loopt de

hoeveelheid celwater eerst heel snel en vervolgens langzaam tot heel lage waarden terug. Dit blijkt uit zowel de vorm van de aflopende voet van de berg, als uit de lang blauw blijvende en bij het sterker teruglopen ervan paars wordende tint van de donkere vlekken (die in de twee tot drie dagen vóór de eigenlijke vervelling plaatsvindt nauwelijks meer direct is waar te nemen (figuren 9, 11 en 13).

Ogen, buikhuid en verveldatum Uit de verschillen in de duur van de troebele fase van de oogkapjes en van de buikhuid volgt dat in de vervelfase de periode van het slechter zien zo kort mogelijk wordt gehouden en daardoor ten opzichte van de opperhuid als geheel ook zo laat mogelijk begint.

Het kan zijn dat dit karakteristiek is voor de ogen en dat de vervelfase het voor de overige huid “kalmere” aan doet. De gemeten buikvlekken liggen echter relatief achteraan zodat het ook mogelijk is dat de vervelfase van achter naar voren voortschrijdt waardoor in dat geval zowel de kop als de ogen later aan bod komen.

Er is nog een factor die een rol zou kunnen spelen. De opperhuid van de rug en de flanken iriseert en bezit daarvoor op de buitenkant een evenwijdig aan de lichaamsas verlopend microscopisch raster (Verveen en Rouwkema, 2007). Dit raster ontbreekt op de oogkapjes (Verveen en Rouwkema, 2007). De minder complexe structuur van de oogschub zou bij kunnen dragen aan de kortere duur van de troebeling van het oog doordat de vorming van de definitieve hoornlagen zich in een kortere tijd af zou kunnen spelen, waardoor een latere start mogelijk wordt. Wanneer dit de bepalende factor is, dan moeten de genoemde verschillen ook bestaan tussen de helderheidskromme voor de kopschubben en die voor de ogen. Dit zijn nog openstaande vragen.

Door de verschillen in het “uitsmeren” van de helderheidsvariatie van het oog en van de buikvlekken lijkt de oogcurve sterker aan de dag van de vervelling te zijn gekoppeld (figuur 2) dan voor de helderheidsvariatie van de buikvlekken het geval is (figuur 3). Dit kan betekenen dat het moment van het afstropen van de oude opperhuid sterker door het gebeuren met de ogen dan door dat van de rest van de huid wordt bepaald. Dit resultaat suggereert dat het ogenblik van de eigenlijke vervelling niet primair door de “rijpheid van de nieuwe opperhuid” als geheel wordt bepaald (Maderison, 1985, blz. 556). Gezien de geringere variabiliteit

ten opzichte van het verloop van de verkleuring en opheldering van de ogen vermoed ik dat het de rijpheid van de opperhuid van de oogkapjes is die het moment van de eigenlijke vervelling bepaalt. Kennelijk is de hele procedure er op gericht het zien zo lang en zo goed mogelijk intact te houden. Uit verdere registraties van zowel de dag waarop de troebeling van het oogkapje sterk afneemt als van de dag van de eigenlijke vervelling, zou het mogelijk kunnen worden per vervelfase de dag van de vervelling aan de hand van de ontwikkeling van het oogkapje te voorspellen. Uit de hier vermelde waarnemingen zou het interval hiertussen 3,5 tot vier dagen tellen (figuur 1). Hiermee moeten wij echter wel heel voorzichtig zijn omdat de omgevingsafhankelijke variatie in lichaamstemperatuur een behoorlijke rol zal spelen.

Uit al deze gegevens volgt dat het dier vrijwel de hele vervellingfase van zo'n 15 dagen lang kwetsbaar is, makkelijk een huidwond op kan lopen en bij voorkeur niet of heel voorzichtig moet worden gehanteerd. Wanneer je het dier wilt hanteren en je er niet zeker van bent of het in de vervelfase is gekomen is het zinnig het achterlijf voorzichtig op te lichten om te zien of het dier al dan niet in het stadium van de blauwe buik is gekomen. Zo ja dan kan men het dier pas weer hanteren nadat de oude huid af is gestroopt.

Literatuur

- MADERISON, P.F.A., 1985. Some developmental problems of the reptilian integument. In: C. Gans, F. BILLET & P.F.A. MADERISON, Eds. *Biology of the reptilia*. 14 Development A., Chapter 7.
- VERVEEN, A.A. & J. ROUWKEMA, 2007. De iriserende opperhuid van *Boa constrictor*. The iridescent epidermis of *Boa constrictor*. *Litteratura Serpentina* 27 (3): 107-136.
- VERVEEN, A.A., 2007. Ervaringen met een paartje *Boa constrictor* als huisdier: 10. Vervellen (2). De kleuren van de huid. *Lacerta* 65 (3): 104-119.

Summary

Keeping a pair of *Boa constrictor* as pets: 11. Ecdysis (3): Colour changes of the renewal phase

Colour changes covering four renewal stages were obtained from daily colour scans of the abdomen of a then two-years-old *Boa constrictor* (photo 2). Colours of two light and two dark abdominal spots, as well as of one eye-cap series were measured with a graphics editor (image editing software) (photo's 3, 4 and 5), subsequently stored in and processed with a spread sheet programme. The intensity of the cloudiness of the three succeeding eye-cap series was coded visually.

Analysis in terms of the three colour components hue H, saturation S and intensity I (figures 1 – 3 and 8 – 13) led easier to meaningful interpretations than the analysis in terms of the equivalent colour components red R, green G and blue B (figures 5, 6 and 7).

The upsweep of the cloudy discoloration of the black abdominal spots on the hind body of *Boa constrictor* parallels that of the eye-caps and leads it with between two and three days (figures 1 and 2) (2.6 days on average). The downgrades also run in parallel to each other, but the lead time is much shorter and varies between zero and two days (0.9 days on average). The colour change of the eye-caps hence lasts much shorter than that of the (hind)body.

Sloughing occurred between four to three days after the instant of steepest decline of the cloudy colour change of the eye-cap (figures 1 and 2). We have to keep in mind, however, that these intervals of time will be influenced by the variable levels of the environment-depending body temperatures.

The intensity of the cloudy discoloration of the black abdominal spots on the hind body of the snake starts gradually and accelerates. After the maximal value has been reached a sudden large decrease occurs, followed in turn by a slow gradual decrease towards the original low values (figures 1 and 3).

Averaging the series with respect to the common averaging day of sloughing or to the steepest decline in intensity mentioned under point 3 showed a difference due to the steep slopes of the curves. The eye-cap series appeared to fit better to sloughing day (figure 2), while other data showed a more meaningful shape when averaged with respect to the day of steepest decline of the intensity series for the dark abdominal spots (figure 3).

This result may imply that the moment of actual sloughing is mainly determined by the development of the replacement of the eye-cap and not so much by what happens with the rest of the epidermis. It would seem that the system strives to keep the period of bad eyesight as short as possible.

/--/follow from

The change of blood perfusion of the skin may ~~be read out~~ the hue of the light abdominal spots (figures 9 and 13). Increase of the perfusion may start sometime between day 15 through 18 before day 0 (average sloughing day). Its decrease begins on day -5.

On day -13 the hue of the dark abdominal spots switches quite suddenly from orange to blue colours (figures 9, 11 and 13). The accompanying change in intensity (mentioned under point 3) is most probably related to the size of the cell water column in the newly to be formed epidermal layer. On day -5 the intensity decreases suddenly, indicating the start of keratinisation, the drying out. This period then completes slowly as indicated by the continuing slow decrease of colour intensity, down to its original resting values.

Since epidermal formation weakens the outer layers of the skin it follows that the boa is vulnerable during nearly the complete renewal stage which lasts about 15 days. It may easily lose even dangerously large patches of its epidermis.

It is, hence, advisable not to handle the animals during this period or quite carefully anyhow. If you have to handle the snake than first lift its rump to inspect the abdomen for signs of entry into the blue belly stadium of the renewal stage. If true then try to avoid handling the animal until after sloughing has occurred.

*Omdat de in dit artikel vermelde resultaten en conclusies betrekking hebben op gegevens die maar over één *Boa constrictor* zijn verkregen, moeten zij als voorlopige uitkomsten worden beschouwd. Eigen onderzoek door andere bezitters van reuzenslangen of van andere slangen die de hinderlaagjacht beoefenen is noodzakelijk om de gemelde uitkomsten en ideeën te testen. De lezers worden daartoe van harte uitgenodigd.*

A.A. Verveen, 2007.
Ervaringen met een paartje *Boa constrictor* als huisdier

11. Vervellen (3):
De kleuren van de vervelfase
Lacerta 65 (4): 150-167

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

11. Ecdysis (3):
The colours of the renewal phase
Lacerta 65 (4): 150-167

© 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.