



VERVELCYCLUS VAN EEN REUZENSLANG

(Boa constrictor)

5. Celgroei: De blauwebuikcurve en de grijze-ogencurve



ECDYSIS CYCLE OF A GIANT SNAKE

(Boa constrictor)

5. Cell growth: The blue belly curve and the grey eyes curve

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

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

Foto's van de auteur

Illustrations by the author



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 rode buik stadium terwijl de roze kleur in D de overgang naar het blauwe buik stadium laat zien. Kleurverschillen tussen de opnamen zijn op het oog al aan de kleurvariaties van de achtergrond te zien.

Photo 1. Male boa, pictured on various days during its ecdysis cycle while it was resting on a small branch. Photo's A and B were taken before the renewal phase occurred; C shows the red belly stadium while the pink belly in D signals the appearance of the blue belly stadium. Differences between the pictures in colour as well as in intensity are, for instance, visible on the background of the photographs.

In het vorige artikel over het vervellen bij *Boa constrictor* (Verveen, 2010) werden de veranderingen in de kleur van de huid tijdens de vervelfase geïnterpreteerd.

In dit artikel over celgroei en in het hierop volgende over de doorbloeding van de huid worden de veranderingen in de huidskleur van dit dier vóór, tijdens en na de vervelling per dag bekeken en gemeten en vervolgens geïnterpreteerd.

Introductie

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

In de vervelfase groeit onder de oude opperhuid een nieuwe en geleidelijk dikker wordende laag cellen die na verhoorning de nieuwe opperhuid vormen waarna de oude hoornlaag wordt afgestroopt.

Hoe dikker deze laag nieuwe cellen 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).

Wanneer het blozen duidelijk is geeft de combinatie van rood en blauw de indruk van een 'roze buik' (foto 6, rechts). De bruine pigmentatie van de opperhuid van rug en flanken maakt dat de melkachtige ver-

The colour changes of the skin during ecdysis were surveyed in the former paper on *Boa constrictor* ecdysis (Verveen, 2010).

The results of a study of the colour changes of the abdomen of *Boa constrictor* before during and after ecdysis are presented in this paper on cell growth and in the next one on blood flow through the skin.

Introduction

Renewal starts with a gradual increase of the flow of blood through the dermal part of the skin. This causes the initial 'red belly' stage, the blushing of the snake (photo 1C). The beginning of this stage is difficult to observe since the cells of the uppermost layer of the dermis are closely packed with pigment cells.

Renewal implies the growth of a layer of new epidermal cells below the old keratin epidermal layer. After keratin formation this cell layer becomes the new horny epidermis whereupon the old layer will be shed.

The layer of new cells increases in thickness, which increases the visibility of its blue-grey milky colour. This colour change gives rise to the so-called 'blue belly stage' of ecdysis (photo 1D). The change is especially visible on the eye caps, as well as on the dark brown to black pigmented parts of the abdomen and of the undersides of the flanks of the snake.

When blushing is evident then the combination of blue and red generates the impression of a 'pink belly' (photo 6 on the right). The brown pigmentation of the epidermis of back and flanks masks the milky discolouration. The milky colour is also hardly visible on the light-coloured parts of the (abdominal) skin.





kleuring 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 tijdens de vervelfase erg kwetsbaar, doordat de jonge huidcellen niet sterk zijn. Stukken van de opperhuid scheuren er dan gemakkelijk af en kunnen makkelijk infecteren wat de gezondheid van het dier ernstig kan bedreigen (Verveen, 2007a). Ook om deze reden wilde ik de tijdens deze fase optredende veranderingen in de kleur van de huid in detail onderzoeken.

Meting van de kleur van de huid met een kleurens scanner en een 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 fotobewerking programma 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 kleur- en intensiteitsvariaties uit de omgeving.

The snake is very vulnerable during ecdysis. Parts of the old epidermis may easily tear away endangering its health (Verveen, 2007a). This vulnerability was also one of my reasons to study the colour changes of the skin in detail during renewal.

Measurement of skin colour with the use of a flatbed colour scanner and a graphics editor (image editing software)

To map the renewal stage I needed daily registrations of the colour of the abdominal skin of the boa. Photographing the snake sitting on a branch (photo 1) did not work for illumination changes all the time. The different positions of sun and clouds, the amount of artificial illumination, the distribution of light and shadows within our house, the position of the camera, the differences in position of the animal and the resulting variations in the colours projected from the environment on the snake, all these circumstances result in uncontrollable variations in the snake's colour and intensity (photo 1). The question was, therefore, how to eliminate the uncontrollable surround-induced changes in colour and intensity to obtain adequate daily colour pictures of well-defined parts of the boa's abdominal skin.

Colour flatbed scans

At that time, when I once again made flatbed scans of an illustrated paper it dawned upon me that my colour scanner was the right apparatus to register the colour changes in the abdominal skin of my boas. A flatbed colour scanner (in this case a Canon CanoScan N640P of paper sheet A4 size with programme CanoCraft CS-P 3.8) is in fact a camera, but with the significant advantage that these contact colour pictures are not influenced by external circumstances. Flatbed scanners picture only

Kleurencans

Toen ik in die tijd eens met de scanner een kleurenkopie maakte daagde het bij mij dat ik met deze kleurencan (een Canon CanoScan N640P van A4 papier formaat met het scanprogramma CanoCraft CS-P 3.8) het juiste apparaat voor deze kleurencan in huis had. Een kleurencan 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 (foto 2), 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 voor een zuivere afbeelding ervan binnen de gegeven karakteristiek van de kleurencan.

that what lies flatly on the glass plate. Distortions in colour and shape do not occur within the contact region, even in the absence of a cover (photo 2). Such distortions do occur outside this region (photo 2), but that is unimportant. The brilliant illumination by the standard light source that is pulled along from below together with the contact image sensor also lying against the glass sheet generates a clear and sharp picture with a standardised colour spectrum within the given properties of the scanner.

I was now able to generate perfect colour scans of the abdomen of my boa constrictors. The procedure did not disturb the animals, they even seemed to appreciate lying in such a close space, preferably with some pressure on their back. The question was whether or not the illumination would bother them. During a trial period with one boa in December 2001 the snake appeared to adjust relatively quickly to this daily pro-



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

Photo 2. Colour scans of the two-year-old boa situated in his bottomless box on the flatbed colour scanner. The carton lid is missing 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 (red belly stadium).





Voor de boa kon ik toen met deze meetmethode goede kleurenskans van de buik maken. Een van de twee jaar oude boa's werd in een bodem- en dakloos A4-groot 'kistje' iets kleiner als de glasplaat op die plaat gelegd, eventueel afgedekt met een stuk karton. 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 weinig tot niets van aan te trekken. 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 A4-grote scan met een resolutie van 300 dpi (punten per inch, 2,54 cm) werd gemaakt (titelfoto). Mocht het dier zich tijdens de opname te sterk hebben verplaatst, wat afgezien van de initiële testserie 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 proefdraaiperiode in december 2001 werd vanaf 14 januari tot 11 juli 2002 elke dag een kleurenskans 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 de kop zijdelingse scan van

cedure and appeared not to be bothered by the light of the scanner. The animal was placed in a bottomless and open 'box' of A4 size (somewhat smaller than the glass plate) situated on the scanner, and often covered with a separate piece of carton. This worked quite well. Every day the same boa was subjected to this procedure towards the end of the day or during the beginning of the evening. After a wait of a few minutes an A4-size colour scan was made at 300 dots per inch (frontispiece). When the animal moved during the scan, a relatively rare occurrence but for the trial set, the scan was repeated. A repeat was also executed when the standard scutes used for the colour measurements (see below) were absent or not very well visible.

The trial period of December 2001 was followed by daily registration on the same boa from January 14th to July 11th, 2002. That boa had been born on December 24th, 1999 so the animal was then two years old. During the registration period four ecdysis cycles occurred. Within 20 days before ecdysis to five days after it, only five registrations were missed for all four cycles together.

To register the colour changes of the eye caps during ecdysis I tried to make scans of one eye only. This was a procedure the boa evidently disliked so subsequent eye colour changes were described in writing only (*somewhat more clouded or more clouded than yesterday, somewhat clearer or much clearer than yesterday*). These 'values' were transformed ('coded') with the use of the values actually measured during the initial set of daily eye cap scans.

Given the behaviour of the snake I assume that it was not the illumination the animal

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 het licht van de scanner is dat 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 elke scan 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 die respectievelijk de lichte en donkere (buik)vlekken werden genoemd.

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 afzonderlijke pixels onderzocht (foto 5).

did not like, but the rotation of its head over a distance of ninety degrees away from its usual position with regard to gravity (a horizontal position of the longitudinal axis of the head). Only when suspended from a branch do such head rotations occur, but then its position with respect to gravity is different with the longitudinal axis of head and neck held in a vertical position. This occurs when the snake consumes a prey or when it climbs up or down.

Colour measurement

The colour scans were processed with the use of the graphics editor *PaintShop Pro*®.

On the scans of the caudal part of each abdomen the same easily recognisable pattern was selected (photo's 3 and 4) showing four abdominal scutes each with a 'black' and a 'white' part, respectively called the dark and light (abdominal) spots.

Two standard windows were projected on each of the two central abdominal scutes (photo 4: right picture), one centred on the dark spot and the other one centred on the light spot. Within each window the lightness of the pixels was measured with the use of a special cursor of the graphics editor, the 'colour pipette' (photo 5).

Lightness was chosen because the new cells are characterised by their milky grey colour.

A dust particle on the light spot darkens the measurement while it lightens the measurement when situated on the dark spot in each window. For these reasons the measurements consisted of a record of the size of the three colour components on the lightest pixel within the window of each





Gekozen werd voor de helderheid omdat de nieuwe cellen zich door hun helderheid, dat wil zeggen de blauwgrijze verkleuring, kenbaar maken.

Omdat een stofje of vuiltje het meetpunt op een lichte vlek donkerder maakt en op een donkere vlek juist lichter, werd voor de eerste serie metingen binnen dit raampje voor elke donkere vlek het qua helderheid donkerste punt uitgezocht en voor elke lichte vlek het lichtste (foto 5). Voor de uitgezochte plaatsen werden vervolgens de waarden van de kleurcomponenten vastgelegd.

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 Wikipedie: Kleurruimte)

Elke dag werd zo voor elke vlek de getallenreeks R, G en B genoteerd. Dit leverde drie kleurparen op voor de twee donkere vlekken en drie paren voor de twee lichte buikvlekken.

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 RBG-waarden genoteerd. In de volgende reeksen werd vanuit de gecodeerde waarnemingen de troebeling van het oogkapje in fracties van de minimaal en maximaal waargenomen helderheid overgezet.

Verwerking van de kleurgegevens

Met behulp van het *Microsoft Office*® programma *Excel*® (een spreadsheet program-

light spot (photo 5) and of the darkest pixel within each dark spot window.

For each measurement point the intensities of the corresponding colour components R (red), G (green) and B (blue) were recorded. The value of each component lies between zero (0 % with 8-bit computer value 0) and maximal (100 %, 8-bit computer value 255) (cf. Wikipedia: Colour_space).

One RGB set of data for each measured abdominal spot resulted per day in three pairs of data for each black abdominal spot and three pairs of data for each light spot.

For the eye cap the pixel with the lowest lightness was searched for on the darkest part of the eye, the pupil, of which the RGB set of values was recorded. For the subsequent series the coded observations were converted in 'approximate' values with regard to the minimal and maximal values measured in the first series.

Processing the colour data

The records were mapped with the use of the *Microsoft Office*® spreadsheet programme *Excel*®. For each kind of abdominal spot (dark or light) each R, G and B pair of data was averaged. For the single eye cap series only one RGB set was available and used. This resulted in one R, one G and one B value per type of spot per day.

These data were at first analysed per ecdysis series. Details with regard to the basal colour components R, G and B will not be mentioned since all information is already contained in the RGB equivalent HSL representation. The RGB system represents the physical properties of the sensors in our eye, while the HSL system corresponds



Foto 3. 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.

Photo 3. 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.

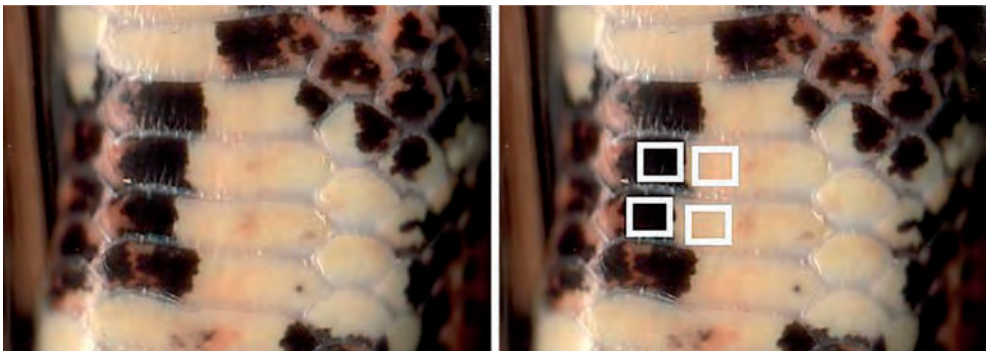


Foto 4. Schermbeelden. Detail van het te onderzoeken deel van de buik, waarop rechts de raampjes zijn geplaatst waarbinnen voor de donkere vlekken de donkerste kleur werd opgezocht en voor de lichtste vlekken de lichtste kleur. Voor alle vier de plekken werden de basale kleurwaarden vastgelegd.

Photo 4. Screen shots. The investigated part of the belly was pictured in detail (left). The spots were searched within the windows: the dark spots for the darkest point, the light ones for the lightest one. The R, G and B values were recorded for each point.

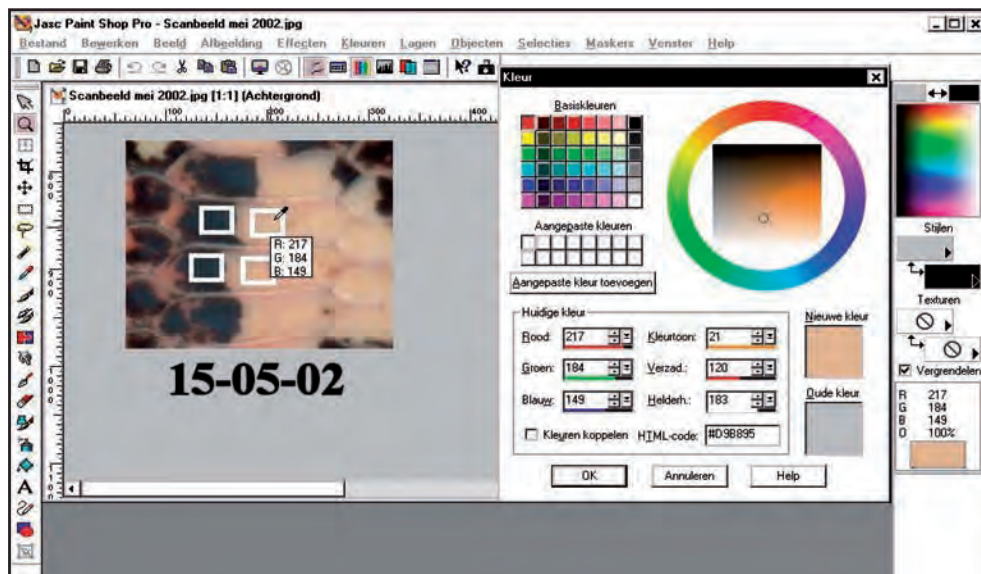


Foto 5. Schermbeeld van de vastgelegde kleurmeting per pixel met de "kleurpipet". Links staan de waarden van de basale kleurcomponenten rood, groen en blauw, rechts die van de kleurtoon, verzadiging en helderheid.

Photo 5. Screen shot of the colour measurement per pixel with the use of the "colour pipette". Lightness may be read from the lower right panel, while the RGB components are given on the three panels situated just right from centre.

ma of elektronisch rekenvel) werden de waarnemingen in kaart gebracht, waarbij per vlektype (licht en donker) voor elk R-, G- en B-paar de gemiddelde waarde werd gebruikt. Voor de oogkapjes was slechts één set RGB waarden per dag beschikbaar. Voor elke dag werden zo per vlektype één R-, één G- en één B-waarde verkregen, die tenslotte in de overeenkomstige H, S en L waarden werden overgezet (zie hieronder).

Deze gegevens werden eerst per vervelreeks geanalyseerd. Details over het verloop van de basale kleuren R, G en B worden niet besproken omdat alle informatie al in het equivalente HVK systeem aanwezig is en dit systeem beter op onze kleurbeleving aansluit. Het RGB systeem represen-

with the way we experience colour, that is to say how our brain analyses these data. In this system hue H represents our colour sensation, saturation S its purity, while lightness L stands for the 'greyiness' of the colour. For details see the mentioned Wikipedia reference and its links.

For the four series the daily values of each series per type of abdominal spot were then averaged with respect to a type specific day (see below). All curves are presented, nevertheless, with respect to average sloughing day. In all graphs this day is indicated by day 0 ± 1 (see below) of the abdominal spots and by day 0 for the eye caps. Standard deviations were also calculated and here mapped in addition in one case (see

teert the fysische analyse van licht door de drie typen sensoren in onze ogen. Het HVK systeem vertegenwoordigt onze waarneming van kleuren, de manier waarop ons brein de RGB gegevens verwerkt. Hierin staat H voor de helderheid ('lightness' L in het Engels) van de kleur, ook wel lichtheid of *grijsheid* genoemd. V geeft de verzadiging weer ('saturation' S in het Engels), en is een maat voor de *zuiverheid* van de kleur. K staat voor de kleurtoon, dat wat wij als kleur ervaren, onze feitelijke kleurwaarneming ('hue' H in het Engels).

De H, S en L waarden kunnen uit die van R, G en B worden berekend, of via de kleurpijpet uit de tabel worden afgelezen (foto 5). Zie hiervoor ook de genoemde Wikipedia referentie en verwijzingen.

Voor de vier vervelreeksen werden vervolgens de reeksen per vlektype per dag gemiddeld ten opzichte van een speciale dag in de vervelfase - zie hieronder - en uitgezet tegen de gemiddelde vervellingdag. Deze dag is gegeven door dag 0 ± 1 in alle figuren voor de buikvlekken (zie beneden) en door dag 0 zelf voor de oogkapjes. Ook werd de standaarddeviatie berekend en hier in één geval ingetekend (zie figuur 9). Negatieve waarden voor de dagen duiden op het dagnummer vóór de vervelling: dag -15 is: de 15^e dag plus of min 1 vóór de gemiddelde vervellingdag.

De computer resolutie (8-bit waarde: $255+1 = 2^8$) van de helderheid H (ook grijsheid of lichtheid genoemd; 'lightness' L in het Engels) van de kleur werd vervolgens met de vergelijking

$$\text{Helderheid } H = (\max\{R,G,B\} + \min\{R,G,B\}) / 2$$

uit de vastgelegde RGB-waarden berekend. De termen $\max\{R,G,B\}$ respectie-

figure 9). Negatively numbered days imply day number before average sloughing day. Day -15 for example is the 15th day (plus or minus one day) before sloughing day.

Colour lightness L was calculated from the recorded RGB-values (8-bit values: $255+1 = 2^8$) with the use of the following equation:

$$\text{Lightness } L = (\max\{R,G,B\} + \min\{R,G,B\}) / 2.$$

The terms $\max\{R,G,B\}$ and $\min\{R,G,B\}$ indicate the maximal respectively the minimal value taken from each set of three R, G and B values. A lightness value of $L = 0$ is black, while $L = 255$ is white. Values in between indicate different shades of grey and may be interpreted as follows: the addition of black decreases lightness while the addition of white increases its value.

Hue and saturation were read from the *Paint-Shop Pro*® measuring system (photo 5).

For dark-coloured substrates such as the pupil of the eye and the dark abdominal spots we have to keep in mind that the growth of new cells and therefore of the cloudy discolouration caused by the increased thickness of the cell layer manifests itself by an increase of its greyness and therefore of its lightness L. This does not apply to the light abdominal spots (see below).

Result of the colour measurements

The results reported in this paper were obtained from colour scans made from the abdominal skin of a then, in 2002, two to 2.5 year old *Boa constrictor*. The seven-month series of daily scans contained four complete ecdysis cycles apart from an end-of-2001 pilot set of experimental scans containing the very first ecdysis recording





lijk $\min(R,G,B)$ stellen de maximale dan wel minimale waarde voor van de tussen haken 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.

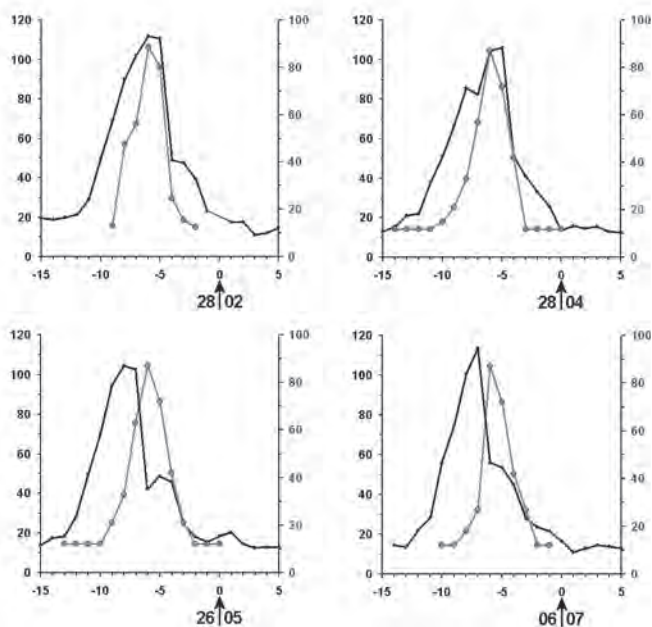
De waarden van de kleurtoon en verzadiging werden vanuit de RGB waarden via het *PaintShop Pro*® meetsysteem afgelezen (foto 5).

Bij donker gekleurde ondergronden zoals de pupil in het oog en de donkere vlekken op de buik moeten wij er aan denken dat toename van de nieuwe cellen en dus van de troebele verkleuring door het dikker worden van de laag nieuwe levende huidcellen zich in de getallen manifesteert als een toename van de grijsheid dus van de helderheid. Dit geldt niet voor de lichte buivlekken (zie beneden).

Het probleem is dat deze specifieke kleurterm, de helderheid H, niet moet worden verward met doorzichtigheid. H is in feite een maat voor de grijsheid van de kleur. Hoe groter de helderheid van bijvoorbeeld het oogkapje is, hoe troebeler het er uit ziet en hoe minder doorzichtig het dus is.

that was discarded for that very reason. The consequence of these low numbers (one boa, and four cycles only) is that the results of this labour-intensive study must be considered a preliminary pilot study.

The investigation starts with the course of the lightness L curve over time because the cell-growth-dependent colour change is such a distinct phenomenon. Both the different renewal cycles as well as their average behaviour in time will be studied. This is followed by an inspection of the saturation S and hue H.



Figuur 1. Helderheidsvariatie H van de donkere buivlekken (zwart) en van het oogkapje (grijs, rechter as). Verticale assen: variatie van zwart = 0 tot wit = 255. Horizontale as (in all grafieken): dagen rond dag 0, de vervellingsdag (pijlen). Dunne lijn: gemiste dag. Voor het oogkapje staan linksboven de gemeten helderheden afgebeeld. De overige curven zijn gebaseerd op de beschreven codering die voor de mate van troebelheid van de oogkapjes werd gebruikt.

Figure 1. Lightness L of the dark spots (black, left vertical axis) and for the eye-cap (blue, right axis). lightness range varies from black = 0 to white = 255. Horizontal axis in all graphs: days around sloughing day 0, (arrows). Thin line: missing day. For the eye cap data lightness measurements are present in the upper left graph. The other graphs contain the values derived from the greyness codes used to describe the state of the eye caps.

Resultaat van de kleurmetingen

In dit artikel worden de resultaten besproken van de dagelijkse kleurencans van de buikhuid van één *Boa constrictor* die toen, in 2002, twee tot 2½ jaar oud was. In deze periode van een maand of zeven vielen vier verschillende vervelcyclussen. Een vervelcyclus die tijdens de allereerste 'experimentele' serie scans optrad werd om die reden niet meegenomen. 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.

Omdat de door celgroei veroorzaakte melkblauwe verkleuring van de ogen en buik zowel het meest als heel duidelijk in het oog springt, begon ik dit onderzoek met het tijdsverloop van de curve voor de helderheid H, zowel voor de afzonderlijke vervelreeksen als voor de per cyclusedag gemiddelde waarden ervan. Hierna komen in dit onderdeel de verzadiging V en de kleurtoon K aan de orde.

Het verloop van de helderheid H

In figuur 1 staat voor elk van de vier vervelgreekseen het tijdsverloop van de helderheid H van het oogkapje (grijs) en van de donkere vlekken (zwart getekend) afgebeeld.

Uit figuur 1 zijn twee 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; grijze krommen in figuur 1) twee tot drie dagen *later begint* dan de troebele verkleuring van het lijf (zwarte krommen) maar er wel evenwijdig mee loopt. Per vervelcyclus bedraagt het verschil 2, 2½, 3 en 3 dagen (gemiddeld ongeveer 2½ dag).

Development of the lightness L

We start the description with the time course of the lightness L value for each separate ecdysis cycle. The data are mapped in the graph of figure 1 for the dark abdominal spots (black lines) as well as for the eye caps (grey).

Two conclusions may be drawn from the results presented in figure 1. The first one is that the increase of the lightness change of the eye caps (grey curves) lags behind that of the abdomen (black curves) by two to three days although their up sweeps are parallel. The differences amount to 2, 2.5, 3 and 3 days per cycle, i.e. about 2.5 days on average. The second conclusion is that the subsequent lightness decrease of the eye caps is much less delayed: with 0, 0, 2 and 2 days respectively, so about one day on average.

From these observations follows that the duration of the cloudy stage of the eye caps is shorter than that of the abdominal spots. I measured the width of the lightness curves at half-maximal intensity, in days. Within this part of the trajectory lightness and thus cloudiness changes from half-maximal to maximal and then down to half-maximal. From the graphs of figure 1 the corresponding lengths of the blue belly stages are 6, 6, 5 and 4 days, i.e. 5¼ days on average. For the eye caps the data are 4+, 4-, 4- and 2½ days respectively, hence on average about 3½ days. It follows that the cloudy state of the eyes lasts about two days shorter than that of the dark abdominal spots.

The intensity of the cloudy discolouration of the dark abdominal spots (the value of their lightness L) starts gradually and accelerates followed by a short duration decel-





De tweede dat het verdwijnen ervan bij het oogkapje met een flink kleinere vertraging van 0, 0, 2 en 2 dagen (gemiddeld ongeveer één dag) verloopt.

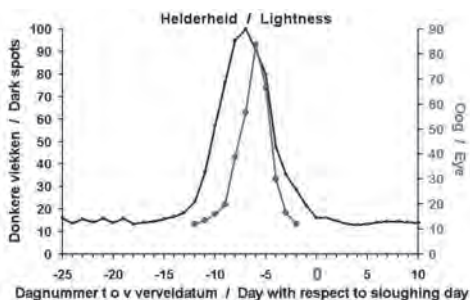
Hieruit volgt dat de *duur* van de troebele fase van de buikvlekken langer is dan die van de ogen. Als maat kan hiervoor de breedte in dagen op het moment van het snelle inzakken tot op het begin van de voet van de helderheidsberg worden gebruikt (figuur 1). Op dit niveau heeft de helderheid ongeveer 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, 5 en 4 dagen, met gemiddeld ongeveer 5¼ dag. Voor de ogen is dit 4+, 4-, 4- en 2½ dagen, met gemiddeld ongeveer 3½ 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 *intensiteit* van de troebeling (de grijsblauwe verkleuring) van de donkere vlekken begint geleidelijk en loopt versneld op tot er tegen het maximum een vertraging optreedt. Na het maximum neemt de helderheid plotseling heel sterk af –dit betekent dat de troebeling opeens sterk vermindert– om vervolgens geleidelijk verder in te zakken tot het rustniveau. De ‘berg’ heeft rechts een duidelijk uitgesproken ‘voet’. Deze afnamen in helderheid corresponderen met de overgang van de levende opperhuidcellen in het dode keratine van de opperhuid.

De vergelijkbare curve voor vervelgroei en verhoorning van het oogkapje is eenvoudiger omdat de rechter ‘voet’ ontbreekt. Voor

eration near its apex. Then a sudden and strong decrease of lightness occurs which A further but gradual decrease to resting stage values marks the end of the renewal phase. The ‘mountain’ has a marked ‘foot’ on its right side. These decreases correspond with different stages in the transformation of living epidermal cells into dead epidermal keratin.

Renewal behaviour of the eye caps seems to be simpler since the corresponding curve lacks the right foot of the blue belly curve. From the day of steepest decrease of eye cap lightness it takes 4, 3½, 3 and 4 days respectively to sloughing day (figure 1) so about 4 days on average (figure 2). The large decrease of abdominal lightness is ahead of that of the eye caps between zero and two days (figure 1), or about 1 day on average.



Figuur 2. Helderheidsverloop van de donkere vlekken (blauwebuikcurve, zwart, linker y-as) en van het oogkapje (grijsogencurve grijs, rechter y-as). Vier vervelreeksen per curve, gemiddeld ten opzichte van de dag van de vervelling (dag 0).
Figure 2. Lightness time courses of the dark spots (blue belly curve: black line, left vertical axis) and of the eye-cap (grey eyes curve, grey, right axis). Four renewal series per curve, averaged with respect to sloughing day (day 0).

Blue belly curve and grey eyes curve

The steep decreases of the lightness curves obtained for the dark abdominal spots and

het oogkapje liggen er respectievelijk 4, 3½, 3 en 4 dagen tussen de steilste afname van de helderheid en de dag van de vervelling (figuur 1) met een gemiddelde van ongeveer vier dagen (figuur 2).

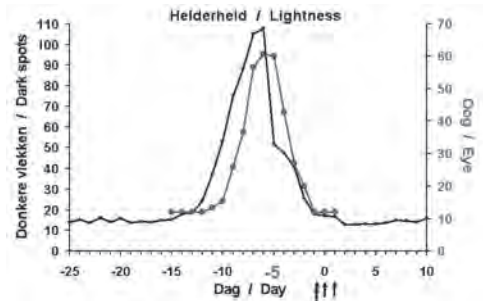
blauwebuik- en grijze-ogencurve

Het steile verloop van de helderheid van de donkere buikvlekken en van het oogkapje maakt deze krommen bij het middelen in de tijd erg gevoelig voor geringe verschuivingen in de tijd, bijvoorbeeld als gevolg van 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 (zwarte kromme in figuur 2, te vergelijken met die in figuren 1 en 3) en verdwijnt de typische vorm van de curve die het verloop van de helderheid beschrijft.

Voor het oogkapje blijft bij deze middeling (grijze kromme in figuur 2) de vorm bestaan die in de vier afzonderlijke registraties (grijze curven in figuur 1) tot uiting kwam. Deze (gemiddelde) kromme zullen wij de 'grijze-ogencurve' noemen.

Wanneer echter de vorm van de intensiteitskrommen van de donkere buikvlekken voor de middeling van de vier vervelcycli werd gebruikt bleek de structuur ervan goed te worden bewaard (figuren 1 en 3). Deze gemiddelde kromme zullen wij de 'blauwebuikcurve' noemen. 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.



Figuur 3. Blauwebuikcurve (zwart, linker y-as, gemiddeld, en weergegeven ten opzichte van dag -5, de steilste afname) en grijze-ogencurve (grijs, rechter y-as, gemiddeld en in kaart gebracht ten opzichte van de verveldag: dag nul). Vier vervelreeksen per curve. De zwarte pijlen geven de actuele dag van de vervelling aan (zie de tekst).

Figure 3. Blue belly curve (black line, left vertical axis) and grey eyes curve (grey line, axis on the right). Each curve consists of four renewal series averaged with respect to day -5 on which the steepest downward lightness trend of the dark abdominal spots occurred. Black arrows: sloughing days for the original blue belly curves (see text).

also for the eye caps hamper finding the average because of their sensitivity to slight temporal shifts, such as may be caused by variations in ambient temperature.

When sloughing day is used as the reference day in the construction of the average lightness curve the abdominal lightness distribution becomes spread out, and loses its typical shape (black curve in figure 2, as compared with figures 1 and 3).

This procedure does not change the average eye cap lightness curve (grey curve in figure 2) as much when compared with their individual shapes (grey curves in figures 1). This curve will be called the 'grey eyes curve'.

The structure of the averaged lightness curve of the dark abdominal spots became nicely visible, however, when the large de-



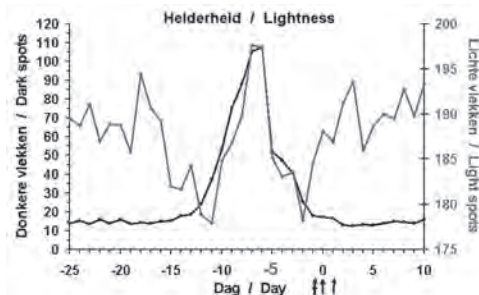


Om het verloop van de verkleuringen ten opzichte van de plaatsing in de vervelfase aan te houden werd de gemiddelde waarde van de dag van de eigenlijke vervelling als dag 0 ± 1 gebruikt. Hierdoor komt de knik in de blauwebuikcurve op dag 5 voor de vervelling terecht.

Op de grijze-ogencurven van figuur 2 (en de kleurblokken ervan in figuren 7 en 8) na (die in *absolute* zin 'op' dag 0 zijn gemiddeld) zijn alle volgende grafieken (figuur 3 en verder) op deze wijze berekend ('op'dag -5 gemiddeld en geplot) en weergegeven ten opzichte van de *gemiddelde* verveldag 0.

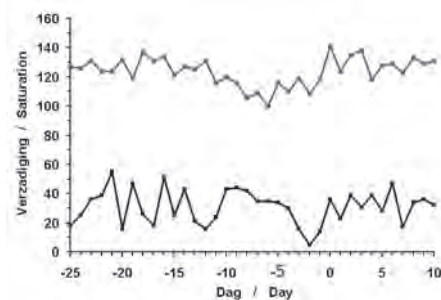
In figuur 3 is het verloop van de blauwebuikcurve fraai te zien. Het geleidelijk en vervolgens versneld oplopen tot praktisch tegen het lichter grijze maximum een vertraging optreedt, direct gevolgd door een snelle afname van de vertroebeling, die dan acuut overgaat in een langzaam en geleidelijk dalen 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.

De helderheidsvariatie van het oogkapje wordt bij deze voorstelling (figuur 3) meer 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. Wel wordt uit het gedragsverschil tussen de oogkapjes en de donkere



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

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

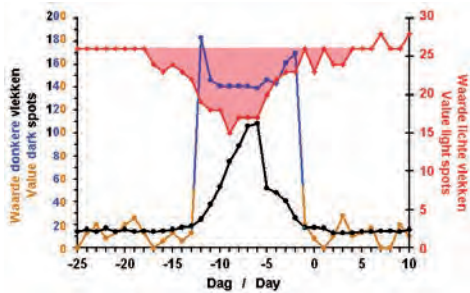


Figuur 5. Tijdsverloop (in dagen) van de verzadiging V bij de lichte buikvlekken (grijs) en de donkere (zwart).

Figure 5. Saturation S time course (days) for the light abdominal spots (grey) and for the dark ones (black).

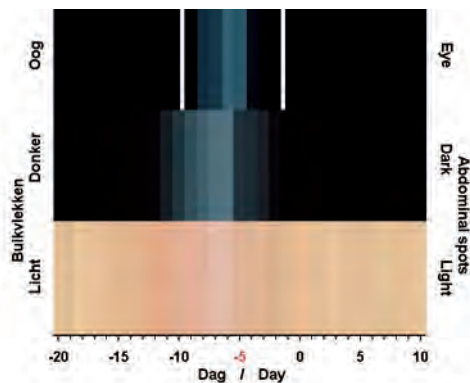
crease in lightness was used for the generation of the average curve, to be called the 'blue belly curve' (black curve in figure 3). The day of its *transition* into the 'foot of the mountain' was used as reference day. It occurs at 5 ± 1 day before sloughing day.

To plot comparable graphs for the blue belly curve and the grey eyes curve sloughing day was set at 0 for the grey eyes curve and at day 0 ± 1 for the blue belly curve. The



Figuur 6. Verloop van de kleurtoon van de donkere buikvlekken (oranje-en-blauwe lijn) en van de lichte buikvlekken (rode lijn) tegen de tijd rond de vervelfase. Vervelling vond plaats op dag 0 ± 1. Zwarte lijn: blauwebuikcurve.

Figure 6. Time course of hue H for the dark abdominal spots (orange-and-blue curve) as well as for the light abdominal spots (red curve). Time in days with regard to average sloughing day 0 (± 1). Black line: blue belly curve.



Figuur 7. Gemiddelde waarden van de waargenomen kleuren. Dagelijks dagelijks gemeten voor, tijdens en na de vervelfase. Gemiddeld ten opzichte van de dag van de steilste afname van de blauwebuikcurve. Vervelling vond plaats op dag 0 ± 1. Voor het oogkapje vond slechts kleurmeting tijdens één vervelfase plaats, plus op één dag erbuiten. Deze laatste waarde is buiten de witte lijnen herhaald.

Figure 7. Averages of the colours measured daily during the renewal cycle. Averages were taken with regard to the steepest decline on day -5 (red) of the blue belly curve. 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 (within the white bars). The result of the single measurement in the resting phase has been repeated in the regions outside the bars.

mentioned transition day of the blue belly curve then falls on day -5, the fifth day before the moult.

The grey eyes curve of figures 2 (and its corresponding bars in figures 7 and 8) are averaged with respect to sloughing day 0 (*absolute*). The blue belly graphs of figure 3 and others are calculated and represented centred on day -5, where day 0 is *average* sloughing day.

The average time course of the blue belly curve is nicely visible in figure 3. A rather abrupt slowing down near its maximal value follows the gradual but accelerating increase in lightness. Then all of a sudden a large decrease occurs followed by an equally sudden transition into a much slower descent, possibly in two phases ('shoulders') and perhaps followed by a dip appearing shortly *after* the snake moulted. The picture is that of an explosive growth, decelerating on day -8 and partially imploding on day -6.

In this representation (figure 3) the averaged lightness curve of the eye caps loses its structure since it is spread out in time. One sees this when figure 3 is compared with figure 2. This is not of interest because of the explicit eye cap data given by figures 1 and 2, but the differences between the behaviour of eye caps and abdominal spots shows that eye cap ecdysis differs in behaviour from that of the abdominal skin.

The light abdominal spots

The lightness course of the light abdominal spots (grey in figure 4) lies on a much higher level than that of the dark spots (black in figure 4) (compare the corresponding vertical axes of figure 4). The cloudy discoloura-



buikvlekken duidelijk dat het vervelproces van de oogkapjes duidelijk verschilt van dat van de buikhuid.

De lichte buikvlekken

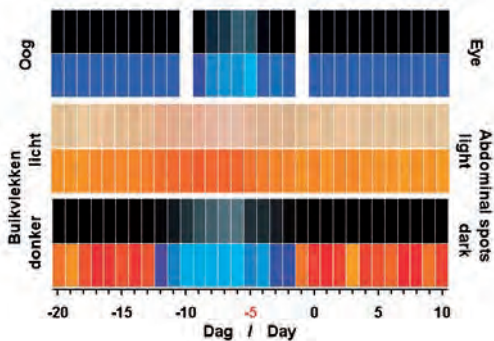
Het verloop van de helderheid van de lichte vlekken (grijs in figuur 4) ligt vergeleken met dat van de donkere vlekken (zwart in figuur 4) op een veel hoger niveau (vergelijk hiervoor beide verticale assen in figuur 4). Dit is te begrijpen omdat het een melkachtige verkleuring van een toch al lichte vlek betreft. Deze 'verdrinkt' er als het ware in en kan zelfs het geheel wat donkerder maken. Let daartoe op de inzinking voor en na de piek in figuur 4. Het is daarom niet erg zinnig de helderheidsvariaties van de lichte buikvlekken verder te bekijken.

Verloop van de verzadiging V (figuur 5)

Het verloop van de verzadiging V is voor de twee typen buikvlekken weergegeven in figuur 5. 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.

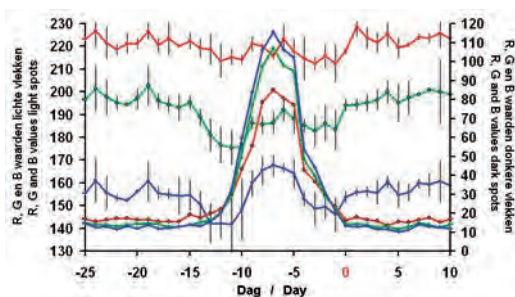
Het verloop van de kleurtoon K (figuur 6)

De grafieken van de kleurindruk K (meestal kleurtoon genoemd en in de spreektaal kleur of tint) staan in figuur 6 afgebeeld, ter oriëntatie samen met de blauwebuikcurve.. Voor de lichte buikvlekken (rode kromme in figuur 6) heeft de kleurtoon lage waarden. Deze liggen in het gebied van de oranje kleuren (waarden rond de 20 eenheden). Tijdens de vervellingsfase daalt de waarde om tegen het eind weer te stijgen. Dit betekent dat de



Figuur 8. 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 8. Measured colours (upper row of each pair of rows) versus corresponding hues (lower row of each pair). Hues were pictured saturated and with average lightness. Pairs from top to bottom: eye-cap series, light abdominal spots, and dark abdominal spots.



Figuur 9. RGB gegevens, daggemiddelden van vier series, gemiddeld ten opzichte van de verveldag 0. Op de assen van boven naar beneden: R, G en B voor de lichte vlekken (met standaard deviaties) gevolgd door R, G en B voor de donkere buikvlekken.

Figure 9. RGB data. Daily averages of four ecdysis series, averaged with respect to sloughing day 0. Read from both vertical axis from up to down: R, G and B for the light abdominal spots (with standard deviations), followed by R, G and B for the dark spots.

kleur door een toegenomen bloedstroom eerst een beetje roder wordt om tegen het eind van deze fase door verhoorning weer naar de oorspronkelijke tint terug te keren. De kromme fluctueert te sterk om hier meer over te kunnen zeggen.

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). Dit klopt dus met de waargenomen blauwzeem waaraan de blauwebuik en bijbehorende curve haar naam dankt.

De kleuren die men tijdens de vervelcyclus in werkelijkheid ziet staan in figuur 7. Deze zijn veel minder uitgesproken als uit de kleurtoon zou volgen. (grafiek in figuur 6 en afgebeeld in figuur 8). Dit komt door de lichte kleur ('bijmenging van wit') voor de lichte buikschubben 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 (blauw voor de ogen en oranje voor de donkere buikschubben) ons niet opvalt.

In figuur 8 staan de kleurtonen standaard afgebeeld, steeds onder de door ons waargenomen kleuren. De term 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 visueel met elkaar te vergelijken. Voor de metingen

tion of a light spot drowns in the lightness of the original colour, may even darken it somewhat (note the dips before and after in figure 4). It is, therefore, not useful to further study the properties of the lightness variations of the light abdominal spots.

Time course of the saturation S (figure 5)

The saturation S represents the purity of the measured colour. The difference between the measured value of S (between 0 and 255) and complete saturation (value: 255) represents the greyness of the colour. For both types of abdominal spots the time course of their saturation is given in figure 5. Irregular variations dominate the picture, apart from the smooth part for the dark abdominal spots present during the renewal stage.

Time course of the hue component H (figure 6)

The time courses of the hue (vernacular: tint, tone, colour) components H are presented in figure 6, both for the dark and the light abdominal spots. The blue belly curve is drawn in for reference. The red curve drawn depicts the values of hue H for the light abdominal spots (axis on the right side). The values are low, indicating hues within the orange range (20 is orange, 0 is red). The decrease during the initial stage of renewal indicates an increase of redness followed by a decrease. This is to be expected since blood is needed for the growth of new epidermal cells while blood flow decreases during keratin formation. The curve is, however, much too noisy to study details.

For the dark abdominal spots hue also has very low values before and after renewal, therefore also within the orange to red level.





aan het oogkapje is de bovengenoemde procedure weer gevolgd. Vermeld zijn de actuele metingen tijdens de eerste vervelcyclus (begrensd door de witte kolommen) terwijl de overige waarden zijn ingevuld met één interfase meting.

Wij zien dat de kleurtoon van het oogkapje over de hele cyclus in het blauw ligt met een overgang naar cyaan in de vervelfase. Dit klopt met de afwezigheid van pigmenten en van bloed in het hoorvlies van de ogen.

Voor de lichte buikvlekken is de toon over het geheel oranje, overeenkomend met de lichte, crèmekleurige, pigmenten van de buikhuid, met een neiging tot roder worden in de vervelcyclus vanwege de slecht zichtbare toegenomen doorbloeding van de huid.

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. Het oranje zal duiden op enige bijmenging van crème pigment pixels verdrinkend in de grote aantallen melanine pixels.

Omdat de kleuren van de lichte buikvlekken helderder zijn is het schijnbare verschil tussen kleurindruk (de derde rij van boven in figuur 8) 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 8). Het kleurverloop is hierdoor echter ook wat minder uitgesproken.

Uit de figuren 7 en 8 blijkt weer dat het oogkapje een verkorte regeneratiecyclus vertoont. De veranderingen aan het oogkapje beginnen twee of drie dagen later, en lopen

During renewal the hue value H suddenly increases a lot, to an equally sudden return to the original level near the end of renewal. The larger hue values of about 140 correspond with the blue impression of blue-green (cyan), in line with the observed bluish nature of the abdomen during renewal, tallying with the names 'blue belly' and 'blue belly curve'.

The actually perceived colours of abdominal skin and eye caps as visible during the ecdysis cycle are presented in figure 7. These colours are much less pronounced than you may think given the hues graphed in figure 6 and mapped in figure 8. The 'discrepancy' is caused by the light colour of the light abdominal spots (mixed with white), while the dark colours of pupils and dark abdominal spots are 'mixed with so much black' that their true hue (blue for the eyes and orange for the abdominal spots) is quite difficult to discern.

The hues of eye caps, light and dark abdominal spots are pictured in figure 8, each time in the row below the actually perceived colours. They are all presented at maximal saturation ($S = 255$) and average lightness ($L = 128$). This 'standard presentation' makes it possible to visually compare the colours with each other and to follow their development in time. For the eye caps the set of actual measurements is restricted to the renewal stage proper (bordered by white bars) and with only one measurement made during the resting state. This value is used to fill the series.

Note that the hue of the eye caps is blue throughout, changing to cyan during renewal. This is consistent with the absence of pigments as well as of blood within the cornea.

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. Dit geeft aan dat er levende cellen aanwezig zijn terwijl er geen bloedvaten onder dit weefsel liggen.

Bespreking

Het bleek al doende dat de gegevens makkelijker waren te interpreteren in de vorm van de drie kleurcomponenten kleurtoon (tint) K, verzadiging V en helderheid H dan die van de oorspronkelijk gemeten 'basale' kleurcomponenten rood R, groen G en blauw B. Over de vier series gemiddelde RGB gegevens zijn afgebeeld in figuur 9 en kunnen hiertoe worden vergeleken met de KVH gegevens in de figuren 3 tot en met 6.

Zo is, bijvoorbeeld, het sterke verspringen van de kleurtoon (tint) K die in figuur 6 zo duidelijk naar voren komt, niet makkelijk direct uit de in figuur 9 afgebeelde RGB gegevens af te leiden, alhoewel die informatie wel degelijk in deze RGB gegevens aanwezig is.

Doorbloeding, celgroei en hoornvorming

De hier bestudeerde boa heeft een lichtgeel getinte buik. De toenemende doorbloeding van de onderliggende lederhuid wordt door de dichtheid van de lichtgele kleur pigmenten behoorlijk afgedekt, terwijl de ligging van de slang op de buik op de scan de stroming door de haarvaten ook kan verminderen. Op foto's van de vrij in de lucht hangende buik lijkt de kleurindruk sterker naar het rood te neigen (Foto 6, links).

De iets later optredende verkleuring van de donkere vlekken geeft in de combinatie (oranjerood en grijsblauw naast elkaar) een roze indruk (foto 6, rechts). Daardoor is de

For the light abdominal spots the hue is orange throughout, corresponding with the colours of its light pigments, with a tendency to become redder during renewal, dependent upon the blood flow through the skin.

At the entry of renewal the hue of the dark abdominal spots changes quite suddenly from orange to cyan, and the other way around at its finish. The orange hue may indicate the additional presence of light cream-coloured pigment pixels sparingly mixed with melanin pixels.

The intrinsic lightness L of the colour of the light abdominal spots is much larger than that of the dark abdominal spots. For the light abdominal spots the difference between colour impression (third row from above in figure 8) and hue (fourth row) is much less than that for the dark abdominal spots (rows 5 and 6 in figure 8), and the changes in time are, therefore, less distinct.

From figures 7 and 8 follows, again, that the eye caps exhibit a renewal cycle that is shorter than applies to the rest of the body. Their start lags two to three days and the overall changes recede even faster than happens with the abdominal spots. Their hue is always blue (values between 135 and 156), indicating clear living cells without pigment and without blood supply.

Discussion

Analysis in terms of the three colour components hue H, saturation S and lightness L led to more meaningful interpretations than the analysis in terms of the equivalent basal components red R, green G and blue B. Averaged RGB data are given in figure 9 for the reader to compare these with the HSL data in figures 3 up to and including 6.



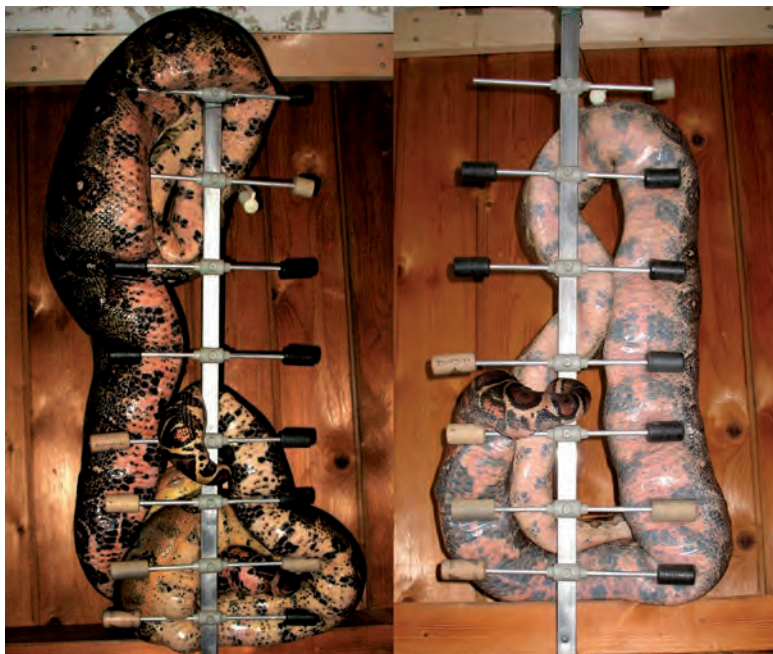


Foto 6. Foto's van in een TV-antenne zittende boa's. Onder in de linker foto een kleinere en niet vervellende boa, het dier waaraan alle metingen zijn gedaan. Het grotere dier verkeert in het stadium van de rode buik. Rechts verkeert de grotere boa in het stadium van de blauwe buik. Deze opname werd zes dagen later gemaakt.

Photo 6. Boas sitting on an old-fashioned TV-aerial (antenna). Left: The lowest and smaller animal is in the resting stage, while the upper bigger one shows the pink belly stadium of the renewal phase. Right: Six days later this animal exhibits the fully developed blue belly stadium. It is on this animal that all colour measurements were made.



Foto 7. 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 7. 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 discolouration.

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 (Foto 6, rechts).

De celgroei wordt gedacht te zijn weergegeven door de amplitude van de blauwe-buikcurve, die niet zozeer de cellen zelf als wel de hoeveelheid plasma (celwater (met de daarin opgeloste eiwitten) in deze cellen weerspiegelt. De intensiteit ervan, weergegeven door de amplitude van de blauwe-buikcurve, zal dan evenredig zijn met de dikte van de cellaag (de celwaterkolom).

De opheldering wordt zowel bij de donkere als bij de lichte buikvlekken heel duidelijk gemarkeerd door de tengevolge van de verhoorning plotseling optredende sterke daling van de helderheid (dus van de witte verkleuring, van de amplitude van de blauwe-buikcurve) op dag -5 (zie figuur 4), die vervolgens door een meer geleidelijke terugkeer naar de voor de donkere vlekken diepzwarde kleur wordt gevolgd. Hierbij lijkt het erop dat de afname verloopt in de vorm van een forse 'schouder'gevolgd door een veel kleinere. Dit gebeuren markeert de verhoorning die kennelijk in meerdere fasen verloopt.

De blauwe tint van deze ophelderingsfase (figuren 6 en 8) zal samenhangen met het 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 gezien de vorm van de twee op elkaar volgende aflopende schouders van de berg (figuur 6),

Blood-flow, cell growth and keratin formation

The dominant pigment colour of this boa's abdomen is light yellow (cream-coloured). The density of pigmentation quite effectively masks colour changes caused by changes in blood flow. Positioned on the scanner capillary blood may diminish by compression of the abdominal skin vessels. Pictures for a boa with a free hanging abdomen suggest the presence of a more intense reddish hue (photo 6, on the left).

The somewhat later occurring change in colour of the dark abdominal spots creates an overall impression of a rose colour ('pink belly', photo 6 on the right). The mixture of orange-red and grey-blue spots causes this phenomenon. The 'pink belly' therefore signals the start of the blue belly stage.

By the time of maximal cell growth the increased cloudiness may lighten the colour of the abdomen as a whole because of the mix with milky white out of the now rather thick layer of living cells (photo 6, right).

The amplitude of the blue belly curve represents cumulative cell growth. Not so much by cell number as well as by the amount of cell water (including the proteins dissolved in it). Its intensity, reflected by the amplitude of the blue belly curve, will then be proportional with the thickness of the layer of living cells (the cell water column).

The subsequent clearing of the abdominal skin is quite distinctly marked by the sudden decrease in lightness (the amplitude of the blue belly curve) on day -5 (cf. figure 4), followed by a return to the deep black colour of the dark abdominal spots. This return seems to occur in two steps: a large





Oogkapjes, schubben en de 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 (foto 7).

Er is nog een factor die een rol zou kunnen spelen. De schubben van rug en flanken iriseren en bezitten 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 troebelings 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 is nog een openstaande vraag.

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 (figuren 2 en 3) 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 zoals in de lite-

'shoulder' followed by a much smaller one. These events mark the transformation of the new epidermal cells into dead keratin, a process that evidently occurs in several phases.

The bluish tones still present during the fast down slope of the blue belly curve (figures 6 and 8) signal the presence of protein containing cell water. During keratin formation the amount of cell water decreases quite fast at first, followed by a much slower rate as follows from the decreasing slope of the 'two successive shoulders of the mountain' (figure 6).

Eye caps, scutes and sloughing date

The cloudy stage of the eye caps has a much shorter duration than that of the dark abdominal spots. This means that the period of hampered eyesight that occurs during renewal is kept as short as possible. It also occurs as late as feasible (photo 7).

Another factor may also play a role, however. The scales of back and flanks are iridescent. A submicroscopic grid present on the outside of the horny epidermal layer (the Oberhautchen / Oberhäutchen) causes the iridescence. The lines of the grid run parallel with the main body axis of the snake (Verveen and Rouwkema, 2007). The grid is missing on the eye caps (l.c.). Since the fine structure of the eye caps is, therefore, much less complex than that of the other scales their generation may take place within a shorter interval of time, thus enabling a later start. In this case a difference must be present between the lightness curves of the eye caps and of the surrounding scales on the head of the snake. This hypothesis needs further investigation.

ratuur wordt gesteld (Maderon, 1985, blz. 556) maar door dat van de ogen.

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 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 makkelijk hanteren nadat de oude huid is afgestroopt.

Samenvatting en conclusies

Voor vier vervelstages werden de kleurveranderingen van de buik van een destijds twee jaar oude *Boa constrictor* geregistreerd door middel van dagelijkse kleurencans (titelfoto). De kleuren van twee lichte en twee donkere buikvlekken en één serie voor het oogkapje werden met een beeldbewerkingprogramma opgemeten door naar respectievelijk de lichtste en de donkerste punt te zoeken. De gegevens werden opgeslagen in en bewerkt met een spreadsheet programma. De intensiteit

The spread of the intervals between the blue belly curves and sloughing day is larger than that between grey eyes curves and sloughing day (compare figures 2 and 3). This may mean that the initiation of the act of sloughing is determined by the state of eye cap renewal and not so much by that of the rest of the skin. This means that the idea that sloughing is determined by the maturity of the new epidermis as a whole (cf. Maderon, 1985, p. 556) needs to be revised.

Registrations of the date of strongest decrease of each grey eye curve as well as that of the corresponding sloughing day should enable prediction of sloughing dates to be based on the state of the eye caps. The observations presented in this paper imply intervals of between 3.5 to 4 days between significant eye clearing date and date of sloughing (figure 1). We have to keep in mind, however, that ambient temperature plays an important role in the behaviour of poikilothermic animals.

We may also conclude from these data that the animal is vulnerable during the duration of renewal. It may easily lose large flakes of skin when handled in a rough way or when crawling in too narrow spaces. When in need of manipulation first inspect its abdomen for the presence of a blue belly. In this case refrain and wait till the animal has moulted.

Summary and conclusions

Colour changes covering four renewal stages were registered with the use of daily colour scans of the abdomen of a then two-year-old *Boa constrictor* (frontispiece). Colours of two light and two dark abdominal spots, as well as of one eye-cap series were measured with the use of a graphics editor (image editing software) (photo's 3, 4





van de troebelheid van de volgende reeksen van het oogkapje werd visueel gecodeerd.

1. Het was makkelijker de gegevens te interpreteren in termen van de drie kleurcomponenten kleurtoon (tint) K, verzadiging V en met name de helderheid H dan in die van de basale kleuren rood R, groen G en blauw B.
2. De kromme die voor de troebele verkleuring van de donkere buikvlekken het verloop van de helderheid H grijsheid L beschrijft zal 'blauwebuikcurve' worden genoemd. De overeenkomstige curve voor de troebele verkleuring van de oogkapjes de 'grijze-ogencurve'.
3. De amplitudetoename van de blauwebuikcurve loopt evenwijdig aan die van de grijze-ogencurve waarbij de blauwebuikcurve tussen de twee tot drie dagen vóórloopt (gemiddeld ongeveer 2,5 dag) (figuren 1 en 2). De afnamen ervan lopen ook parallel maar hierbij is de voorsprong van de blauwebuikcurve veel korter en ligt tussen nul en twee dagen, met een gemiddelde van ongeveer één dag. De duur van de troebele fase van van de ogen is dus duidelijk korter dan die van de buikschubben.
4. De eigenlijke vervelling vond 3½ tot vier dagen na het moment van de sterkste afname van de grijze-ogencurve plaats (figuren 1 en 2). Hierbij moeten wij er wel aan denken dat de buitentemperatuur deze intervallen zal beïnvloeden.
5. De blauwebuikcurve neemt eerst geleidelijk toe waarna er een versnelling optreedt. Nadat het maximum is bereikt

and 5) by searching for maximal or minimal spot lightness respectively. The data were stored in and processed with the use of a spread sheet programme. The intensity of the cloudiness of the succeeding eye-cap series was coded visually.

1. Analysis in terms of the three colour components hue H, saturation S and lightness L led to more meaningful interpretations than the analysis in terms of the equivalent basal components red R, green G and blue B.
2. The lightness L curve describing the cloudy discolouration of the dark abdominal spots on the hind body of *Boa constrictor* will be called the 'blue belly curve'. The comparable curve for the eye caps will be called the 'grey eyes curve'.
3. The upswing of the blue belly curve parallels that of the grey eyes curve and precedes it by between two and three days (figures 1 and 2) (about 2.5 days on average). Its downgrade also is parallel to the grey eyes curve, but with the much shorter leading time of between zero and two days (about one day on average). It follows that the discolouration of the eyes lasts much shorter than that of the abdomen.
4. Sloughing occurred between 3.5 to four days after the moment of steepest decline of the grey eyes curve (figures 1 and 2). We have to keep in mind, however, that the variable levels of the environment-depending body temperatures influence these intervals.
5. The increase of the blue belly curve starts gradually and accelerates. After the max-

treedt er binnen een dag een plotse-
linge sterke afname van de helderheid
op. Deze wordt gevolgd door een min
of meer geleidelijke verdere dalingen tot
het uitgangsniveau (figuren 1 en 3).

6. De curven werden gemiddeld met be-
trekking tot de verveldag of tot de dag
waarop de sterke daling van de blau-
webuikcurve optrad (zie punt 3 en punt
5). Door de snelle en sterke daling is
de vorm van de gemiddelde curve erg
afhankelijk van het middelinterval. De
vorm van de gemiddelde grijze-ogen-
curve blijft het best bewaard bij mid-
delling ten opzichte van de verveldag
(figuur 2). Die van de gemiddelde blau-
webuikcurve is het duidelijkst bij mid-
delling ten opzichte van de dag van de
steilste afname (figuur 3). Hierbij lijkt
het erop dat de verdere afname ver-
loopt in de vorm van een forse 'schou-
der' gevolgd door een veel kleinere.
De termen blauwebuikcurve en grijze-
ogencurve worden in het vervolg voor-
namelijk voor deze gemiddelde krom-
men gebruikt.
7. Dit resultaat betekent in feite dat de
eigenlijke vervelling met name door de
toestand van de oogkapjes wordt be-
paald en niet zozeer door die van de
rest van de opperhuid. Daarnaast mo-
gen wij wel stellen dat het systeem er-
naar streeft de duur van het slechte zien
zo kort mogelijk te houden.
8. Omstreeks dag -13 verandert de kleur-
toon van de donkere buikvlekken plot-
seling van blauw naar oranje (figuren
6 en 8). De bijbehorende toename van
de helderheid van de blauwebuikcurve
is zal zijn gegeven door de dikte van
imal value has been reached a sudden
large decrease happens within the time
span of one day, followed in turn by two
slower gradual decreases towards the
original low values (figures 1 and 3).
6. Averaging the lightness series with re-
spect to the common averaging day of
sloughing or to the steepest decline in
intensity mentioned under points 3 and
5 showed a difference due to the steep
slopes of the curves. The eye-cap se-
ries appeared to fit better to sloughing
day (figure 2), while abdominal dark
spots data showed a more meaningful
shape when averaged with respect to
the day of steepest decline (figure 3).
The final and much slower decrease of
this 'blue belly curve' seems to occur in
two steps: a large 'shoulder' followed
by a much smaller one. De terms 'blue
belly curve' and 'grey eyes curve' will
be used further on primarily for the av-
eraged curves.
7. This result may imply that the instant of
actual sloughing is mainly determined
by the development of the eye-cap re-
placement and not so much by what
happens with the rest of the epidermis.
In addition it seems that the system
strives to keep the period of bad eye-
sight as short as possible.
8. About day -13 the hue of the dark ab-
dominal spots switches quite suddenly
from orange to blue colours (figures 6
and 8). The accompanying upswing in
lightness of the blue belly curve is most
probably related to the size of the cell
water column in the newly forming epi-
dermal layer. On day -5 lightness L de-
creases suddenly, indicating the start





de waterkolom in de vorm van de laag nieuwvormende cellen. De afname ervan op dag -5 zal het begin van de verhoorning van de cellen inluiden, sterk om te beginnen en dan in twee langzamer fasen aflopend.

9. Omdat de vorming van de nieuwe opperhuid inhoudt dat de sterkte van de opperhuid door de aanwezigheid van de laag levende huidcellen sterk is verlaagd zal het dier tijdens de hele vervelfase heel kwetsbaar zijn. De kans op gevaarlijke verwondingen door het verliezen van grote stukken onrijpe opperhuid is dan niet denkbeeldig.
10. Het is daarom verstandig de slangen tijdens de vervelfase niet of bijzonder voorzichtig te hanteren. Til eerst de staart op om te zien of er een blauwe buik aanwezig is. Als dat het geval is laat dan het dier tot na afloop van de vervelling met rust.

De verandering in de doorbloeding van de leerhuid kan aan de kleurtoon K worden afgelezen (figuur 6). Het uitvoeren van de meting door het punt van maximale helderheid op te zoeken is echter suboptimaal. Dit onderwerp vormt het onderwerp van het volgende artikel.

Voetnoot

De inhoud van dit artikel komt voor een groot deel uit A.A. Verveen, 2007b. Ervaringen met een paartje *Boa constrictor* als huisdier: 11. Vervellen (3): De kleuren van de vervelfase *Lacerta* 65 (4): 151-167. Overgenomen, gereviseerd en vertaald met toestemming van de redactie van *Lacerta*.

of keratin formation. This period then completes slowly and in two phases.

9. 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 even easily lose dangerously large patches of its epidermis.
10. It is, therefore, sensible not to handle the animals during this period or with great care anyhow. If one has to handle the snake first lift its rump to inspect the abdomen for signs of entry into the blue belly stadium of the renewal stage. If so then try to avoid handling the animal until after sloughing has occurred.

The changes in the flow of blood through the dermis may be deduced from the hue measurements of the light abdominal spots (red curve in figure 6). However, the search for the point of maximal lightness proved to lead to suboptimal data. This subject will be covered in the following paper.

Note

This paper is a translation of the main part of A.A. Verveen, 2007b. Keeping a pair of *Boa constrictor* as pets: 11. Ecdysis (3): The colours of the renewal phase. *Lacerta* 65 (4): 151-167. Republished, revised and translated by courtesy of the editors of *Lacerta*.

English corrections: Maureen Bleeker-Turner