

VERVELCYCLUS VAN EEN REUZENSLANG (BOA CONSTRICTOR). DE OPPERHUID

ECDYSIS CYCLE OF A GIANT SNAKE (BOA CONSTRICTOR). THE EPIDERMIS

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

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

Samenvatting

Aan de hand van gegevens uit de literatuur wordt in dit artikel de weefselstructuur van de opperhuid van schubreptielen (squamata: hagedissen en slangen) besproken, evenals de hormonale factoren die mogelijk de vervelfase in gang zetten. Tenslotte wordt kort verteld hoe een afgestroopt opperhuidje mooi kan worden bewaard.

Slangen zijn uniek in de manier waarop zij hun opperhuid vernieuwen. Zij vervellen in één keer door hun hele oude opperhuid af te stropen. Hagedissen houden er ook een hiermee te vergelijken vernieuwing van hun oude opperhuid op na, maar die stropen zij in grote lappen af, dus niet in één keer.

In de vervelcyclus van een reuzenslang zullen allerlei aspecten van het vervellen bij *Boa constrictor* aan de orde komen. In dit kader zijn de volgende aspecten van belang:

1. Mijn resultaten en conclusies zijn in deze artikelen getrokken op basis van mijn waarnemingen aan mijn eigen weinige en bovendien onderling verwante boa's. Daarom moeten mijn conclusies als

Summary

This papers concerns a description of the histological structure of the epidermal skin of snakes (and other squamata) as reported in the literature as well as the hormonal factors influencing the onset of the renewal phase. A short description of the preservation of a sloughed skin closes the paper.

A unique property of all snakes is given by the renewal of their entire epidermis in a two-week session followed by the act of sloughing. Lizards exhibit a similar kind of renewal, but they do not strip the old skin off at once. It is peeled away in large pieces.

In the ecdysis cycle of a giant snake many different aspects of *Boa constrictor* ecdysis will be considered. Within this context the following aspects are of importance:

1. My results and conclusions are based on my observations on only a few and mutually related Boa. The results to be presented in this series are therefore preliminary. Within medical circles this kind of report is called a 'case history'. However, we have to consider each





voorlopig worden beschouwd. In medische kringen wordt zo'n rapportage 'casuïstiek' genoemd.

2. Maar wij moeten ons wel realiseren dat elke waarneming, hoe eenvoudig ook, voor ons van belang is, oftewel: 'volgens de wet van Van der Tweel is één oneindig veel meer dan nul.' (Meyler, 2007, blz. 390). Onderzoek door andere bezitters van reuzenslangen of van andere slangen die vanuit een hinderlaag jagen is gewenst om de gemelde uitkomsten en ideeën te testen die in de reeks 'Boa constrictor vervelt' zullen verschijnen. De lezers worden daartoe van harte uitgenodigd.
3. De hier te publiceren artikelen zijn soms meer of minder bewerkte versies van de eerder in *Lacerta* verschenen artikelen over het vervellen van *Boa constrictor* (Verveen, 2006 en verder); die met haar toestemming werden overgenomen.

Voor deze serie artikelen over de vervelling is een korte beschrijving van bekende en voor ons relevante eigenschappen van de opperhuid van slangen en hun vervelling voor ons van belang. Dit inleidende artikel is hieraan gewijd. De inhoud stoelt op het bijzonder fraaie gedetailleerde werk van Maderson uit 1965, 1984 en 1985, de tekening die Landmann hiervan maakte (1975, *Israel Journal of Zoology*, gereproduceerd in Maderson, 1984, 1985)¹ en de samenvatting uit 2001 in Zug e.a. (blz. 49).

De huid

De huid is uit twee hoofdlagen opgebouwd². De buitenlaag is de opperhuid (ook epidermis genoemd). Deze is door een dunne laag, de basale membraan, van de eronder liggende leerhuid gescheiden. De leerhuid (ook lederhuid, dermis, corium of cutis ge-

observation, however simple, to be of importance, i.e. 'according to Van der Tweel's law one is infinitely much more than zero.' (Meyler, 2005, p. 390). Research by other owners of giant snakes or other snakes that use ambush-hunting tactics is hence advisable in order to test the results and ideas expressed in the 'Boa constrictor ecdysis' series appearing in this journal. The reader is cordially invited to do so.

2. The papers to be published here are sometimes more or less extensively rewritten versions of papers that appeared before in *Lacerta* (Verveen, 2006 and later) and for which their permission was obtained.

With regard to the papers on aspects of ecdysis in *Boa constrictor*, a summary of the relevant knowledge about snake skin epidermal structure and ecdysis is of interest to us and is the subject of this introductory paper. The content is based on the beautiful work of Maderson (1965, 1984 and 1985), the drawing by Landmann based on Maderson's work (Landmann, 1975, *Israel Journal of Zoology*, reproduced by Maderson, 1984, p. 114, 1985, p. 538)¹ and the 2001 summary in Zug et al. (p. 49).

The skin

The skin consists of two main layers. The outer layer is called epidermis or stratum corneum. The epidermis is separated from the underlying dermis by a thin layer, the basal membrane. The tough and thick inner skin layer is the dermis (also called derm, derma or corium). The dermis consists of a thick layer of sturdy connective tissue. This layer is packed with chromatophores (the cells that are responsible for the different colours of the skin) nerve fibres, blood ves-

noemd) wordt gevormd door de sterke en dikke binnenste huidlaag. Deze bestaat uit een dikke laag stevig bindweefsel. Hierin bevinden zich de chromatoforen (de cellen die de huid kleuren), de bloedvaten en de zenuweindigingen. De leerhuid is heel stevig en is goed bestand tegen scheuren en snijden, mits het mes of de naald niet heel scherp is. Van de leerhuid kan, zoals de naam al zegt, leer worden gemaakt.

De structuur van de opperhuid, naar Maderson, 1985 (figuur 1)

De opperhuid of epidermis is de buitenste huidlaag. Tussen de vervellingen in (ter plaatse van stadium 1b in de figuur 1) bestaat de opperhuid uit drie lagen: de stevige verhoornde buitenlaag (lichtbruin gekleurd), die op twee elk één cel dikke lagen van levende cellen ligt (lichtrood en geel gekleurd).

De onderste één cel dikke aaneengesloten laag van levende cellen is de basale laag of kiemlaag (geel) waaruit uiteindelijk alle delen van de opperhuid ontstaan.

De na de vorige vervelling aangemaakte levende één cel dikke bovenste cellaag (lichtrood) vormt tijdens de formatie van de nieuwe opperhuid het bovenste deel van het 'vervelcomplex' (de lichtrode structuur in de figuur 1). Deze structuur vorm een soort 'rits', die zorgt voor de fysieke scheiding tussen de oude en de nieuwe opperhuid. Uit de onderste laag ervan (donkerder rode cellen) ontstaat het nieuwe 'buiten huidje'.

De hoornlaag bestaat uit een dun buitenhuidje (figuur 1: Oberhäutchen) en drie horizontaal gelaagde componenten. Het buitenhuidje vertoont vaak speciale structuren, die soms iriseren (voor *Boa constrictor* zie Verveen en Rouwkema, 2007).

sels and fat cells. The dermis is quite strong and resists tearing and cutting quite well, unless the knife or needle is very sharp. Leather is made of dermal skin.

The structure of the epidermis, after Maderson, 1985 (figure 1)

The epidermis forms the outermost protective layer of the body. During the true resting stage in between successive sheds (within the time span 1b in the figure 1) the epidermis consists of three layers of which the outer protective keratin layer (coloured light brown) lies on top of two living single-cell layers (light-red and yellow, respectively).

The lower one-cell-thick layer of tightly joined living cells forms the basal layer or stratum germinativum (coloured yellow). These cells are the true germ cells out of which ultimately all other cells hence all parts of the outer skin or epidermis will be formed.

The one-cell-thick layer of living cells on top of the basal layer was formed immediately after the former shed. During the growth of the new epidermis it forms the top layer of the 'shedding complex' (light-red coloured structure in the figure 1). It forms a kind of 'zipper' structure, responsible for the physical split between the old and the new epidermis. The new Oberhäutchen (see below) is formed out of its lowest layer (darker red).

The keratin layer consists of a specially structured thin outer layer, the Oberhäutchen (figure 1) and three sub-layers. The structures of the Oberhäutchen may sometimes show iridescence (for *Boa constrictor* see Verveen and Rouwkema, 2007).

The keratin layer consists of a top structure formed by the protein β -keratin (feather-





De bovenste component bestaat uit het eiwit β -keratine (de keratine waaruit ook de vogelveer is opgebouwd) terwijl de onderste uit α -keratine bestaat ('zoogdier'-keratine, zie hieronder). Hiertussen bevindt zich de mesoslaag, die bestaat uit een vette keratinestructuur die ervoor zorgt dat de opperhuid nagenoeg ondoordringbaar is voor water. De keratinelagen beschermen de huid tegen mechanische invloeden.

De hoornlaag kan soepel zijn en makkelijk uitrekken, zoals bij ons meestal het geval is en wat bij de slangen geldt voor het tussen de schubben gelegen gebied. Tijdens het (binnenstebuiten) afstropen van de oude huid wordt die flink uitgerekt en is het tussen de schubben liggende gebied daardoor dikwijls goed te zien.

Op sommige plaatsen is de hoornlaag dikker en sterker. Voor de slangen geldt dit voor het β -keratine deel van de schubben. Bij de alleen α -keratine vormende zoogdieren zijn dit de nagels, klauwen en haren.

Het vervellen is nodig

De opperhuid vormt de buitenste en dus de eerste, stevige, maar ook heel dunne, beschermende laag tussen ons lichaam en onze omgeving. Omdat het materiaal van de hoornlaag ervan dood is, slijt het. De hele opperhuid moet daarom steeds op tijd worden vernieuwd, anders vallen er gaten tussen ons lichaam, met name de lederhuid, en onze omgeving waardoor niet alleen indringers zoals bacteriën binnen kunnen komen maar er ook snel grote hoeveelheden lichaamsvocht verloren worden (Verveen, 2005, blz. 77). Dit 'vervellen' gebeurt bij zoogdieren en vogels voortdurend in heel kleine stukjes, de huidschilfers, die dus ook wij ongemerkt rondsproeien.

like keratin), a bottom layer that consists of α -keratin ('mammalian' keratin, see below) and the 'mesos' layer in between these two. The mesos layer consists of a fatty keratin structure that is responsible for the near-impermeability to water of the epidermal skin. The keratin layers protect the skin against wear and tear.

Some parts of the keratin layer are very supple and may be stretched easily. In snakes this applies to the skin situated in between the horny scales. In the sloughed epidermal skin these parts have often been stretched and are then quite well visible.

The keratin layer may be much thicker and stronger elsewhere. This applies to the β -keratin part of the scales of snakes, and to their nails, claws and hairs for the solely α -keratin producing mammals.

Sloughing is a necessity

The keratin layer of the epidermis forms the outer hence first protective layer between the body and its environment. It consists of dead material and is subject to wear and tear. The epidermis has to be constantly renewed, therefore, to prevent the occurrence of gaps between the body –the dermis in particular– and its environment, for through these gaps intruders like bacteria may enter and large amounts of body fluids may be lost quickly (Verveen, 2005, p. 77). In mammals and birds old discarded pieces of skin are peeled away in tiny pieces, usually unobtrusively sprayed around, also by us. In some cases, such as after sunburn, we peel off large lizard-like pieces of horny skin.

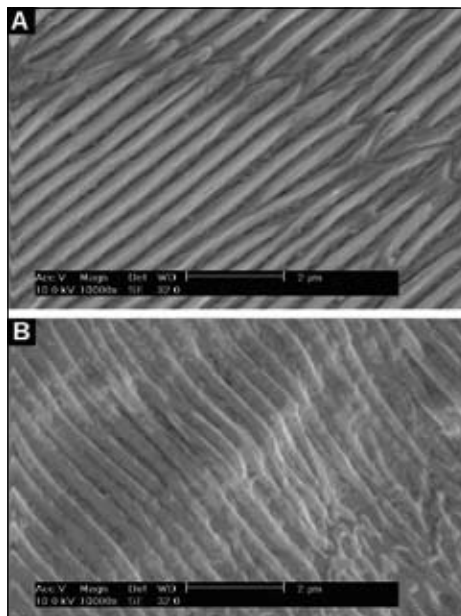
Dander, the small flakes³ of dead skin sprayed about by mammals and by birds often act as allergens. Since snakes and

Soms, met name na een stevige verbranding door de zon, moet er bij ons een groter oppervlak gelijktijdig worden vernieuwd en dan vervellen wij als hagedissen.

Voor kinderen die graag een huisdier willen verzorgen maar waarvan een huisgenoot of zichzelf overgevoelig zijn voor de huidschilfers³ zoals roos, die door alle zoogdieren en vogels worden geproduceerd, zijn kleinere, niet-giftige, ongevaarlijke, zich niet al te snel voortbewegende en aan de omgang met de mens gewende slangen juist door hun manier van vervellen geschikt als gezelschapdier. Hagedissen bewegen meestal te snel om deze rol als huisdier te vervullen.

De vervelling

Na de uitvoerige beschrijving van de vervelling van reuzenslangen door Pope (1961) en omdat de vervelling bij deze dieren een welomlijnde gebeurtenis is, zou je verwachten dat dit proces in alle boeken duidelijk aan de orde wordt gesteld. Vaak is dat niet of slechts minimaal het geval (Bosch, 1994; De Vosjoli e.a., 1998, blz. 53 en 79). Anderen geven wat meer informatie (Binder, 2002, blz. 76 en 77; Drenowski, 2003, blz. 60 en 61), waarbij het accent echter op de problemen ligt die bij de vervelling op kunnen treden. Bovendien zou je verwachten dat er veel onderzoek naar de vervelling bij deze reptielen is gedaan, ook vanuit heel andere disciplines, zoals bijvoorbeeld vanuit het specialisme huidziekten in de geneeskunde. Maar het viel mij tegen wat er via het Internet aan literatuur over dit onderwerp is te vinden. Eigenlijk zijn er bij mijn weten maar drie aspecten van de vervelling enigszins serieus bestudeerd, namelijk de invloed van de omgevingstemperatuur, de veranderingen in de microscopische struc-



Elektronenmicroscopische opnamen van het epidermale deel van een dorsolaterale schub afkomstig uit de afgestroopte hoornhuid van een Boa constrictor. Het diffractieraster is zichtbaar op de buitenkant A van de hoornhuid, terwijl een "afdruk" van het oppervlak van de hierop volgende opperhuid op de binnenkant B is te zien (uit Verveen en Rouwkema, 2007).

Scanning electron microscope pictures of the epidermal part of a dorsolateral scute obtained from the sloughed skin of a Boa constrictor. The diffraction grating is visible on its outside A, while the "negative print" of the surface of the new epidermis is visible on its inside B (reproduced from Verveen and Rouwkema, 2007).

lizards shed their skin in one or a few large pieces only they do not often induce allergic reactions in their keeper. Families with one or more members that are allergic for 'feathers and skin' and with a child or children who want a pet animal often think of a reptile for a pet. Since lizards usually move about too fast, small non-poisonous harmless snakes are, therefore, quite suitable to play the part.





tuur van de huid tijdens de vervelcyclus, en de besturing ervan door hormonen. Verder zouden leeftijd, maaltijd en groei de vervelfrequentie kunnen beïnvloeden.

De omgevingstemperatuur

De omgevingstemperatuur heeft een duidelijke invloed. Op een daling van de temperatuur met tien graden Fahrenheit ofwel 5,6°C verdubbelt de duur van het interval tussen twee opeenvolgende vervellingen (Pope, 1961, blz. 71).

De vervelcyclus: interfase en vervelfase (figuur 1)

In de literatuur over de structuur van de huid tijdens de vervelling (een overzicht hiervan staat in Jacobson, 1977) noemt men de hele periode tussen twee opeenvolgende vervellingen een *vervelcyclus*. Deze cyclus is in twee hoofdfasen onder te verdelen: de *interfase* (1a-c) en de eigenlijke *vervelfase* (de Engelse termen hiervoor zijn: *resting phase* en *renewal phase*). Een directe vertaling van de eerste term door 'rustfase' in plaats van 'interfase' is verwarrend. Het woordje 'resting' (rust) slaat op het niet actief zijn van de basale cellen die de nieuwe opperhuid aan moeten maken, het zijn de huidcellen die dan 'rusten'. De slang zélf is in deze fase helemaal niet aan het rusten maar is druk bezig met óf de jacht, óf de vertering van de buit, óf de voorbereidingen voor de voortplanting.

Een complicatie van deze indeling is dat men nu in de interfase drie min of meer onderling qua indeling 'tegenstrijdige' stadia onderscheidt (figuur 1): een na afloop van de vervelling nog actief stadium (1a: het 'postvervelstadium') waarin het vervelproces wordt afgerond, dan de interfase in eigenlijke zin (1b: de 'echte interfase') en

Ecdysis

Ever since the extensive description of ecdysis in giant snakes by Pope (1961) one would expect this process to be dealt with clearly in all books about snakes, the more so because it is a clear-cut event in the lives of these animals. This is in fact not the case, or only summarily so (Bosch, 1994, De Vosjoli, et al, 1998, pp. 53 and 79). Other writers give more information (Binder, 2002, pp. 76 en 77; Drenowski, 2003, pp. 60 en 61), but they deal mostly with ecdysis-related problems and diseases. I expected the existence of many papers about research into reptilian ecdysis, also stemming from quite different disciplines like medical dermatology. The results of searches on the Internet were disappointing, however. There are only three aspects of ecdysis that have been researched more or less seriously: the influence of environmental temperature, the microscopic changes in structure of the skin during the ecdysis cycle and, though much less extensively, the hormonal controls of the ecdysis cycle. Age, meals and growth are mentioned as factors that influence the frequency of ecdysis.

Influence of environmental temperature

The temperature of the environment has a clear-cut influence on the interval between successive moults. Pope tells us that a decrease of temperature with ten degrees Fahrenheit (about 5.6° Celsius) doubles the sloughing interval (1961, p. 71).

The shedding cycle: resting phase and renewal phase (figure 1)

In the literature about the microscopic structure of the skin during ecdysis the interval between two successive sheds is called the *shedding cycle* (cf. the overview in Jacobson, 1977). The shedding cycle

tenslotte een eindfase (1c: het 'prévervelstadium') waarin de komende vervelling al opstart (Maderson, 1985, blz. 538). Het is daarom denkbaar dat het postvervelstadium en het prévervelstadium in de toekomst via een herindeling tot de vervelfase zullen worden gerekend.

De duur van de (originele) *vervelfase* (2 – 6) is redelijk constant en duurt ongeveer 14 dagen (Zug, l.c., blz. 49, Maderson 1985, blz. 538). De duur van de *echte interfase* (1b) wisselt daarentegen sterk en kan variëren van dagen tot maanden.

De vervelcyclus: celgroei en verhoorning (figuur 1)

De hele vervelcyclus is histologisch (op basis van het microscopische celbeeld) in zes min of meer arbitraire stadia verdeeld (Maderson, 1984, 1985) met de interfase als eerste stadium, terwijl de vervelfase in vijf stadia is verdeeld (stadia twee tot en met zes).

Tijdens het prévervelstadium (1c) komt al enige celgroei op gang, met name van de zogenaamde lacunaire cellen die deel uit gaan maken van het 'vervelcomplex' (lichtrood gekleurd).

Deze groei culmineert in stadium 2, het eerste stadium van de eigenlijke vervelfase, in de vorming van de heldere cellen (lichtrood en gestippeld in de figuur) die de oude opperhuid zullen 'afsluiten', plus de cellaag die de buitenlaag (Oberhäutchen) van de nieuwe opperhuid zal vormen (donkerder rood in de figuur).

Tijdens de vervelfase (stadium 3) gaat dit proces verder en treedt een sterke groei op van de β -keratine vormende cellen

is divided into two main parts: the *resting phase* (1a-c) and the *renewal phase* (2 – 6). Please note that the term 'resting' only applies to the microscopic state of the skin of the snake and certainly not to the behaviour of the snake. The cells of the basal layer are inactive during this phase, but the snake itself is not at all inactive, it is on the contrary quite busy (in its snake-like manner) with the hunt, digestion of its meal or with its activities with respect to procreation.

The division of the shedding cycle into renewal phase and resting phase is rather complicated, however (figure 1). For the resting phase is divided into three mutually and terminologically somewhat conflicting stages: 1a: the 'post-shedding resting stage' in which the renewal process obtains the finishing touch, 1b: the true or 'perfect resting stage' and 1c: the 'late resting stage'. The renewal phase does already start during this stage (Maderson, 1985, p. 538). I surmise that the post-shedding resting stage as well as the late resting stage will in the future be reclassified and counted as parts of the renewal phase.

The duration of the (original) renewal phase (2 – 6) is fairly constant at about 14 days (Zug, l.c., p. 49, Maderson 1985, p. 538) whereas it is the duration of the perfect resting stage (1b) that may vary quite much, from several days to many months.

The shedding cycle: cell growth and keratin formation (figure 1)

The whole shedding cycle has been divided into six more or less arbitrary histological stages (Maderson, 1984, 1985). The resting phase is stage 1, while the renewal phase can be subdivided into five stages (stage 2 two up to and including six).





(grijsblauw gekleurd) die de nieuwe hoornlaag, met name de toekomstige buitenlaag (de β -keratinelaa, bruin gekleurd) zullen vormen.

Tijdens de in stadium 4 optredende snelle verhoorning van deze cellen tot de β -keratinelaaq treedt als stadium 5 de celgroei (grijsblauw) voor de vorming van de mesos laag op (bruin). Deze laag maakt de epidermis nagenoeg ondoordringbaar voor water.

Tijdens de vette verhoorning hiervan in stadium 6 groeien de cellen (bruin) waaruit de α -keratinelaaq ontstaat en beginnen vervolgens te verhoornen.

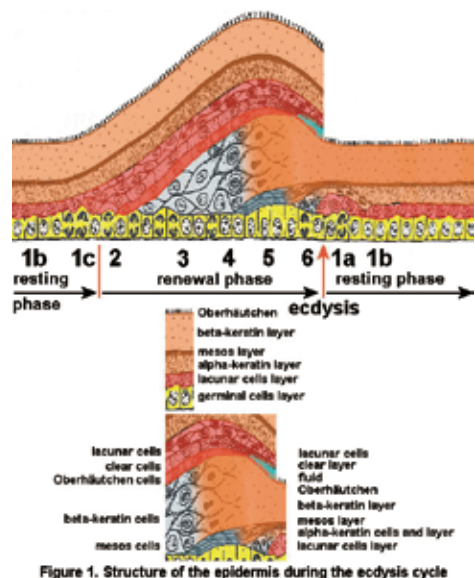
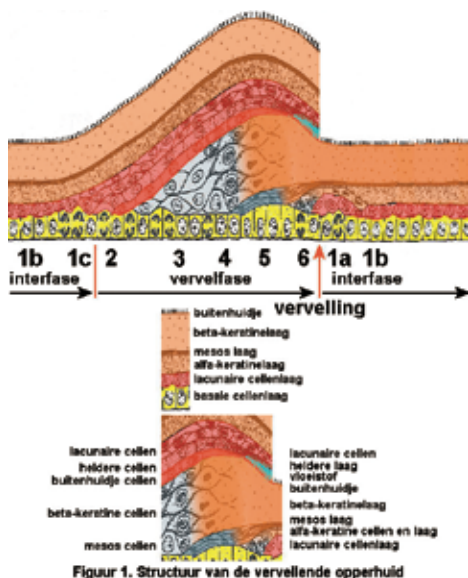
Het grootste maar ook meest variabele deel van de rijping van de α -keratinelaaq zet zich nog na de vervelling voort tijdens stadium 1a, het postvervelstadium, samen

Cell growth starts already during the late resting stage (1c) especially with regard to the so-called lacunar cells that form part of the shedding complex (light red coloured).

It culminates in stage 2 (the first stage of the renewal phase) with the formation of the clear cells (light-red and stippled) that will 'curtain off' the old epidermal skin and of the cell layer (coloured a darker red) that will generate the outer skin layer called Oberhäutchen.

In stage 3 a massive growth occurs of the β -keratin forming cells that create the future outer layer (in the drawing coloured a blue grey changing into brown) of the new epidermis (the β -keratin layer).

After these cells underwent keratinization in stage 4, stage 5 commences with the growth of the cells forming the future mesos layer



met de formatie van de op de kiemlaag gelegen eencellige laag die het toekomstige vervelcomplex zullen vormen.

Ondertussen is tijdens stadium 6 in het vervelcomplex uit de onderste cellaag (in het lichtrood gekleurde gebied) de 'rits' ontstaan. Hierbij treedt in de onderlaag van de oude buitenhuid een negatief 'afgietsel' op van de ultramicroscopische vormen van het nieuwe buitenhuidje (Alibardi, 2005). Het rijpe buitenhuidje (Oberhäutchen) scheidt zich vervolgens van het erboven liggende deel van de rits. Vermoedelijk ontstaat hieruit het dunne laagje vloeistof dat tussen de oude en de nieuwe buitenhuid komt te liggen. Vervolgens kan de vervelling plaats vinden. Dit is mooi te zien in twee hier gereproduceerde elektronmicroscopische foto's van Jeroen Rouwkema (Plaat 1, afkomstig uit Verveen en Rouwkema, 2007, blz 128 en 129). In Plaat 1A zijn de voor het iriseren verantwoordelijke richels in de buitenhuid van een schub getroffen. In de binnenkant van de afgestroopte buitenhuid staat de ruwe 'afdruk' van de richels van het op het lichaam achtergebleven nieuwe Oberhäutchen (plaat 1B). De tekening van Landmann werd dienovereenkomstig aangepast (figuur 1).

Wij moeten ons hierbij nogmaals bedenken dat de vorming van de nieuwe opperhuid in zijn geheel hiermee nog niet is afgesloten. De nieuwe opperhuid is nog onrijp, omdat met name de α -keratinelaag nog moet worden gevormd. De mate waarin deze laag tijdens de vervelling is uitgerijpt, is heel variabel (Maderson, 1985, onderschrift van figuur 5 op blz. 538). Ik meen dat dit ook betekent dat de duur van uitrijping van de (α -keratinelaag van de) nieuwe opperhuid daardoor behoorlijk kan variëren.

(blue grey) occurs. It is this layer that makes the epidermal skin impermeable to water.

When the mesos-cells change into fatty keratin (brown), while the cells involved in the formation of the lower α -keratin layer grow and start to change into keratin (light grey into light brown). This is stage 6.

At large and also quite variable part of the ripening of the α -keratin layer occurs during stage 1a, the post shedding resting stage, together with the formation of the single-cell layer of the future shedding complex.

In the mean time during stage 6 the new Oberhäutchen arose out of the lower row of cells of the shedding complex (light red) and then became separated by a thin layer of fluid probably derived from the lacunar and clear cells, the upper part of this 'zipper' complex. The underside of the old epidermis hence contains a negative cast of the ultramicroscopic shape of the new Oberhäutchen (Alibardi, 2005). These structures are nicely visible in Jeroen Rouwkema's scanning electron microscope pictures (Verveen and Rouwkema, 2007: pages 128 and 129 here reproduced in Plate 1). Plate 1A shows the ridges of the Oberhäutchen responsible for the iridescent behaviour of the skin of *Boa constrictor*, while Plate 1B shows the rough cast of the new epidermal surface on the inside of the old one. The drawing by Landmann was accordingly modified (figure 1).

Note, again, that the epidermis is still immature since the formation of the α -keratin layer has yet to be finished. The degree of maturation of this layer at the moment of shedding is very variable (Maderson, 1985, caption of figure 5 on p. 538). I infer that





Hormonale besturing

Het is al vrij lang bekend (Pope, 1961, blz. 71) dat de overgang naar de vervelfase door hormonen wordt bestuurd (Maderson, 1985, blz. 545). Het schildklierhormoon verlengt de interfase, terwijl het gonadotrofe hormoon (het de geslachtsklieren of 'gonaden' stimulerende, voedende ('trofe') hormoon) die verkort. Het is heel merkwaardig dat het schildklierhormoon bij hagedissen andersom werkt en de interfase van de vervelling verkort. Het schildklierhormoon is het hormoon dat de stofwisseling aanzet en bestuurt. Wat de achtergronden zijn van de tegengestelde effecten van dit hormoon op de vervelling van slangen en van hagedissen is nog niet bekend.

Hoewel deze hormonale veranderingen de eigenlijke vervelling in gang zetten door het dier over te schakelen van de interfase naar de vervelfase, vormen zij niet de oorzaak van de vervelling. Zij vormen een onderdeel van het hele proces, waarvan de start van verscheidene factoren af zal hangen. Aan sommige factoren zal in deze artikelen aandacht worden gegeven.

Mensen hebben een dikkere opperhuid. De basale cellen 'duwen' na de continu doorgaande celdeling de nieuwe cellen omhoog. Deze vormen een dikkere laag van steeds platter wordende cellen. Tenslotte verhoornen de afzonderlijke cellen en vormen zo de uitwendige hoornlaag, het stratum corneum, dat uit het eiwit keratine- α (hoorn) bestaat.

De bij de squamata uitgesproken aanwezige horizontale laagstructuur ontbreekt. De hoornlaag is dikker op plaatsen waar de mechanische belasting van de huid groter is. De bovenste dode cellen³ schilferen na enkele weken af¹. Men zou de groei van

this may imply that actual ripening of the α -keratin layer of the new epidermal skin may vary considerably in time.

Hormonal control

It has been known for some time (Pope, 1961, p. 71) that the change from resting phase to renewal phase has been under hormonal control (Maderson, 1985, p. 545). Thyroid hormone prolongs the resting phase, while the gonadotropic hormones shorten its duration. It is quite strange that the effect of thyroid hormone has been turned the other way round in lizards where it decreases the duration of the resting phase. Thyroid hormone is the hormone that controls metabolism. The backgrounds of these opposite effects between snakes and lizards are not yet known.

Although these hormones control ecdysis by switching it from resting phase to renewal phase they do not cause ecdysis as such or by themselves. Although they form part of the process, the start of the renewal phase may depend upon more factors. Some will be paid attention to in this set of papers.

In man the epidermis is thicker for the germinal cells of the basal layer divide continuously and push the thus formed cells up. These cells form a thick layer, flatten and finally die by their change into the still present dead keratin- α cell elements of outer corneal layer. The epidermis also misses the typical horizontal squamate stratification. The horny layer is thicker the larger the mechanical load is. The dead cells at the surface³ flake off after several weeks¹. One may to some extent consider the growth of the mammalian epidermis to be a more or less time-condensed

de opperhuid bij zoogdieren en dus ook de mens tot op zekere hoogte kunnen beschouwen als een opeenstapeling van de in de tijd uitgespreide vervelstages van hagedissen en slangen.

Bewaren van de afgestroopte opperhuid

Men kan de binnenstebuiten afgestroopte en voor een groot deel in elkaar gerolde huid als zodanig bewaren nadat deze is ingedroogd. De lichte geur van de 'rits' afkomstige vervelvloeistof verdwijnt daarbij. Men dient er bij het bewaren rekening mee te houden dat sommige insecten de huid alsnog verorberen.

Het is mogelijk de vervelde huid nader te bewerken. Bedenk niet alleen dat de vervelvloeistof heel plakkerig is maar ook dat de opperhuid makkelijk scheurt. De ingedroogde afgeworpen huid is daardoor niet zonder beschadiging te ontrollen. Om dit te doen moet deze overal kletsnat zijn. Omdat deze huid bijna ondoorlaatbaar voor water is, is het nodig die eerst goed nat te maken door het huidje enkele dagen in water ondergedompeld te bewaren. Pas dan kan men de huid met redelijk succes ongeschonden uitrollen. Het huidje geeft dan weer de oorspronkelijke geur af.

Knip het huidje vervolgens langs het midden van de buikschubben open, zo mogelijk met behulp van een schaar met een stompe punt. Dit gaat het best door het nog niet opengeknippte deel telkens met een föhn wat op te blazen. Spreid de huid daarna uit over een lange gladde plank of een lang plastic vel. Let er op het huidje niet met de kleverige binnenkant op de onderlaag uit te spreiden. Het plakt dan aan de onderlaag en kan er niet zonder ernstige beschadiging van los worden gemaakt.

and piled-up version of the spread-out ecdysis cycle of lizards and snakes.

Preparation of the sloughed skin

One may keep the inside out and to a large part rolled up sloughed skin as such after it has dried out. The slight smell of the 'zipper' fluid will then disappear. Keep in mind, however, that some insects like to make short work of the discarded skin.

It is also possible to dress the discarded skin. Keep in mind not only that the 'zipper' fluid is quite sticky but also that the skin tears easily. The dried skin is hence glued together on many places and can not be unrolled without damage. To effectively unroll it the skin must be thoroughly wet. Because of its low permeability to water one needs to soak it for several days before it can be successfully unrolled. Note that the slight smell will return.

Cut the skin lengthways along the centre of the abdominal scutes, preferably with a pair of blunt scissors. This is done best with a hair-drier blowing into the opening of the uncut part of the skin. Next spread out the skin on a suitable substrate such as a long board or a long sheet of plastic. Take care to keep the sticky inside up, for the skin will otherwise become glued to its substratum and can not be removed without severe damage. Because of its permeability it needs a few days to dry. It may then be removed from its substrate and rolled upon a cardboard tube.

The next article

When the duration of the renewal phase is about constant but with a strong variation of the duration of the perfect resting phase, then the length of the complete ecdysis cy-





Omdat het huidje bijna ondoorlaatbaar voor water is zijn er enkele dagen nodig om het te laten drogen. Daarna kan het voorzichtig worden afgerold en om een kartonnen koker worden gerold.

cle will be quite variable. The question considered in the next paper is how often *Boa constrictor* sheds its skin per year.

Het volgende artikel

Als de duur van de vervelfase ongeveer constant is en die van de echte interfase sterk kan variëren, dan zal de duur van de *hele vervelcyclus*, interfase plus vervelfase, natuurlijk ook heel variabel zijn. In het volgende artikel komt de vraag hoe vaak *Boa constrictor* per jaar vervelt aan de orde.

