

Thermoregulatie bij reptielen

Terry van Dijk
Oudendijkstraat 30
8266 CE Kampen

INLEIDING

Van de terrariumbewoners laten reptielen het duidelijkst zien dat zij bewust met warmte omgaan. Door van tijd tot tijd onder lampen op te warmen wordt de lichaamstemperatuur op de gewenste hoogte gebracht. Een boekje over thermoregulatie van WHITTOW (1970) geeft voor de terrariumhouder nog enkele interessante wetenswaardigheden.

AFHANKELIJKHEID VAN EXTERNE WARMTE

Door het ontbreken van oppervlakte isolatie en onderhuids vet zijn reptielen zeer afhankelijk van omgevingstemperaturen. In vele milieus kunnen reptielen hun lichaamstemperatuur reguleren door het selecteren of vermijden van bepaalde temperaturen. Maar door stralingswarmte van de zon te benutten kan de lichaamstemperatuur boven de temperatuur van de lucht gebracht worden.



Phrynosoma coronatum. Pasadena, Californië. Foto B. Ducro

Zonnen is een algemeen gedrag van reptielen. Ondanks het grote scala aan dagactieve reptielen zijn er slechts enkele die niet zonnen. *Anolis allogus* en *A. lucius* bijvoorbeeld leven op de bodem van het regenwoud en zijn verstoken van direct zonlicht. Andere soorten, zoals de Borneose skink *Sphenomorphus sabanus* hebben wel de mogelijkheid tot zonnen maar gebruiken haar niet. Van de niet-zonnende *S. sabanus* kan toch vermeld worden dat het een lichaamstemperatuur weet te handhaven van 24 tot 28,4°C zonder zonneshijn. Buiten de tropen komen vrijwillig niet-zonnende reptielen niet voor. Oegenschijnlijke uitzondering is *Eumeces obsoletus*, maar die komt pas laat op de dag tevoorschijn wanneer de luchttemperatuur zo hoog is dat het zonnen achterwege gelaten kan worden. Evenals onder andere *Gerrhonotus multicarinatus* zonnen zij wel als de temperatuur ongewoon laag is.

BELANG VAN VOLDOENDE WARMTE

Het meest opvallende effect dat waar te nemen is bij een reptiel dat zich opwarmt is dat het dier in staat is meer activiteiten te ontplooiën. Maar de effecten reiken veel verder. Lichaamstemperaturen die niet optimaal zijn kunnen sommige levensfuncties beperken (zie van DIJK, 1997). Spijsvertering is een belangrijk voorbeeld van een levensfunctie die afhankelijk van temperatuur functioneert.

Spijsvertering is voor een deel bepalend voor manier waarop een dier zijn temperatuur reguleert. De nachtactieve gekko *Gehyra* trekt zich vroeger terug naarmate de nacht kouder is. Gedurende de dag reguleert hij actief zijn temperatuur onder bast die door de zon verwarmd worden. Spijsvertering komt vrijwel tot stilstand na middernacht, maar maximale spijsverterings-effectiviteit wordt overdag gehandhaafd. De darmwerking van *Varanus* en *Ctenosaura* blijkt overeen te komen met de cyclus van lichaamstemperatuur en activiteit. In gevangenschap wordt waargenomen dat hagedissen die slechts zelden de warme gedeelten van hun verblijf opzoeken dat wel doen nadat zij zijn gevoederd. *Boa constrictor* legt zelfs het deel waar de prooi in zijn lichaam zit onder de lamp.

SLIM ZONNEN

De meeste reptielen ontvangen in de eerste plaats warmte door zonnestraling. Wanneer temperaturen bereikt zijn die activiteiten mogelijk maken, wisselen de dieren tussen verschillende temperaturniveaus, zoals in zon en schaduw, terwijl ze tegelijkertijd hun dagelijkse activiteiten vervullen.

Het rendement van het opwarmen kan verhoogd worden door het lichaam zo gunstig mogelijk te plaatsen. Vooral bij laagstaande zon kan het zonbeschenen oppervlak vergroot worden door de kop van de zon af te wenden, waarbij de voorpoten worden uitgerekt of op kiezels of andere objecten geplaatst zijn. Absorptie van zonnewarmte kan ook worden vergroot door de lichaamsvorm te veranderen. Door verandering van de stand van de ribben kan het lichaam afgeplat of juist slank gemaakt worden. Niet alleen kan zonninstraling vergroot worden, maar wanneer in de ochtend de rotsen of de bodem al warm zijn kan een platte vorm het contact met de ondergrond vergroten.

Zongedrag kan specifiek zijn voor een soort. De halsbandleguaan *Crotaphytus* komt uit zijn schuilplaats het zonlicht in diverse stadia van elk enkele minuten. De snuit, de kop, schouders, bovenlichaam en tenslotte het hele lichaam worden achtereenvolgens aan de zon blootgesteld. De chuckwalla *Sauromalus*, in een spleet of *Holbrookia*, begraven in het zand kunnen alleen de kop in de zon plaatsen. Ook *Crotalus* en *Iguana iguana* bereiken en handhaven actieve temperaturen door hun lichaam slechts deels in de zon te verwarmen. De positie tegen een verticale wand blijkt dikwijls per soort te verschillen. *Amphibolurus barbatus* (thans *Pogona barbata*) bijvoorbeeld zont tegen rotsen met de kop opwaarts, terwijl *Sceloporus orcutti* met de kop naar beneden zont. Er is nog geen verklaring voor deze verschillen.

IDEALE EN SCHADELIJKE LICHAAMS TEMPERATUREN

Om actief te zijn hebben reptielen een zekere minimumtemperatuur nodig, terwijl boven een zeker maximum (meestal iets boven 40°C) schade optreedt. Dit bereik van temperaturen is niet voor elk reptiel hetzelfde.

In tabel 1 wordt een overzicht gegeven van de bereiken van een aantal soorten, gerelateerd aan hun activiteitenpatroon. Nachtactieve reptielen tolereren en zijn actief bij lagere lichaamstemperaturen dan dagactieve soorten. Opvallend is dat tropische soorten actieve temperaturen hebben die niet veel afwijken van soorten uit gematigde streken. Zij kunnen alleen lage temperaturen minder goed verdragen. Sommige reptielen hebben smalle ranges van lichaamstemperaturen. Het genus *Sceloporus* is daar een voorbeeld van. *Sceloporus occidentalis* en *S. graciosus* die zijn waargenomen in Californië kunnen een lichaamstemperatuur handhaven binnen 2-3°C van het gemiddelde van de activiteitenrange. Andere soorten, zoals *Gerrhonotus* en *Ctenosaura* kunnen brede ranges hebben.

Waterschildpadden hebben over het algemeen een beduidend lagere kritische maximumtemperatuur dan landsoorten terwijl moerassoorten een gemiddelde hitteresistentie hebben.

In tropisch Afrika blijkt *Tarentola* (nachtactief) even goed tegen hitte te kunnen als de dagactieve *Mabuya*. Interacties met andere dieren kunnen tot gevolg hebben dat het niet lukt om de lichaamstemperatuur op het gewenste niveau te houden. Onderscheiden ondersoorten verschillen doorgaans weinig in preferenties en toleranties.

VOORKEURSTEMPERATUUR

Dikwijls kan voor koudbloedigen een temperatuur aangewezen worden, waarop het dier zijn lichaamstemperatuur weet te handhaven. Dit is de zogenaamde voorkeurstemperatuur. Toch is volgens Whittow de term voorkeurstemperatuur voor reptielen eigenlijk niet bruikbaar omdat dieren actief blijken in zulke diverse milieus dat gedragsmatige thermoregulatie rond een voorkeurstemperatuur onmogelijk is of verlaten wordt voor het verdedigen van het territorium of het vluchten voor een vijand.

Het reptiel kan actief zijn op een zeker tijdstip bij suboptimale temperaturen. De woestijnleguaan *Dipsosaurus dorsalis* kan normale gedragsmatige thermoregulatie afbreken voor territoriumverdediging of vluchten voor een roofdier. *Natrix natrix* is na regen gevonden prooi te bejagen bij zeer ongunstige temperaturen. Veldwaarnemingen kunnen de range van lichaamstemperaturen duiden, maar dit hoeft niet de voorkeursrange te zijn, noch is het gemiddelde de voorkeurstemperatuur.

LABORATORIUM EN DE NATUUR: EEN VERSCHIL

Bovendien weken de langs een gradiënt 'aangewezen' voorkeur (onder laboratoriumomstandigheden) vaak af van dezelfde populatie, waargenomen in het veld (tabel 2). Het is mogelijk een reptiel onder kunstmatige omstandigheden te laten 'aanwijzen' welke temperatuur voor hem optimaal is. Een eenvoudige opstelling bevat een lange platte steen, waaronder een warmtekabel in steeds dichtere windingen onder wordt gelegd. *Sceloporus occidentalis* prefereert temperaturen van 33 of 34°C in een dergelijke temperatuurgradiënt. Die komen overeen met waarnemingen in het veld. Dat de omstandigheden in de natuur niet altijd de mogelijkheden bieden om een constante optimale lichaamstemperatuur te handhaven is al enkele keren genoemd. Bij woestijnleguanen werd in de gradiënt een voorkeur rond de 38°C waargenomen, maar de in het veld gemeten temperaturen lagen vaak dicht bij de 42°C. Blijkbaar konden zij door de hoge temperaturen van hun leefomgeving hun voorkeurstemperatuur niet handhaven.

ACCLIMATIE EN TOLERANTIES

Specifieke toleranties kunnen worden verlaagd door acclimatie (zie van DIJK, 2001) bij lagere temperaturen. *Urosaurus ornatus* die 7 tot 10 dagen bij 15°C is gehouden vertoonde verlamming bij een 1,5° lagere temperatuur dan de groep die bij 35°C was gehouden. Andersom: de kritische maximumtemperatuur van een groep *Sceloporus occidentalis* die 34 dagen bij 7°C was gehouden was 0,5° lager dan die bij kamertemperatuur waren gehouden. Ook daglengte kan van invloed zijn.

NACHTACTIEVE REPTIELEN REGULEREN HUN TEMPERATUUR OOK

Omdat de meeste dagactieve reptielen 's nachts niet actief zijn, zullen hun lichaamstemperaturen dalen tot de luchttemperatuur. Lage nachtelijke lichaamstemperaturen worden niet alleen getolereerd maar zelfs geprefereerd. Er is in ieder geval een aantal hagedissen dat vrijwillig een koude slaapplek zoekt terwijl er warmere voorhanden zijn.

Nachtactieve soorten echter moeten gunstige temperaturen zien te handhaven hoewel 's nachts zonlicht ontbreekt. Omdat stralingswarmte ontbreekt, kan warmte door geleiding gebruikt worden. In de nacht kunnen temperatuurverschillen tot 2°C bespeurd worden. Zo kunnen reptielen zich op asfaltwegen verzamelen die slechts enkele graden warmer zijn.

Overdag verbergen de nachtactieve reptielen zich. Het activiteitenpatroon van nachtactieve soorten is echter niet zonder meer het spiegelbeeld van die van dagactieve soorten. Dagactieve soorten zijn 's nachts gewoonlijk inactief. Omgekeerd blijken diverse nachtactieve reptielen overdag geregeld zonnend te vinden te zijn, zoals *Sphenodon punctatus* en *Diadophis punctatus*. Ook gekko's zoals *Coleonyx* en *Phyllodactylus* en de nachthagedis *Xantusia* worden zonnend waargenomen in zonlicht dat in de rotspleten valt waarin zij schuilen. Ook wanneer niet gezond wordt vindt overdag thermoregulatie plaats. Nachtactieve soorten kiezen bij het zoeken naar een schuilplaats een gunstige temperatuur. Dit blijkt uit het verschuiven van hun schuilplaatskeuze naar daglicht en seizoenen. Ook wordt dan geen kans onbenut gelaten om de lichaamstemperatuur optimaal te houden. De Australische gekko *Gehyra* drukt zich tegen de binnenkant van zonbeschenen bast gedurende de dag. Als het te warm wordt drukt het zich tegen de boomstomp in plaats van tegen de bast.

SAMENHANG VAN TEMPERATUUR EN DAGLICHT

In het bovenstaande is het belang van thermoregulatie voor diverse levensfuncties onderstreept. Het dagelijks activiteitenpatroon is nog niet genoemd. Het ligt voor de hand aan te nemen dat de dagelijkse cyclus van reptielen wordt gestuurd door temperatuur.

Een hagedis kruipt bij de eerste zonnestralen uit zijn holletje en wanneer de schemer invalt trekt hij zich terug. Toch is gebleken dat ook lichtintensiteit een biologische 'klok' mee kunnen spelen.

Onder laboratoriumomstandigheden kunnen temperatuur en daglengte gemanipuleerd worden. De dagactieve hagedis *Uta* bleek voor zijn dagelijkse activiteiten te reageren op de temperatuurcyclus terwijl de lichtcyclus, die niet met de temperatuur in overeenstemming was, geen invloed had. De activiteit van *Coleonyx* bleek op combinaties van temperatuur en licht te reageren alsmede op een nauwkeurige biologische klok. In het laboratorium blijkt *Phrynosoma* onafhankelijk van temperatuur te ontwaken, wat duidt op een biologisch ritme. Ook de nachtactieve *Chionactis* verschijnt spontaan uit het zand, 24 uur vanaf de laatste keer mits de temperatuur voldoende is gedaald.

VERMIJDEN VAN OVERVERHITTING

In ons klimaat en in het terrarium is warmtetekort eerder een probleem dan teveel warmte. In de tropen, en zeker de woestijnen kan oververhitting wel degelijk een probleem worden. Zonder schaduw voorhanden kan te sterke stijging van lichaamstemperatuur vermeden worden door negatieve oriëntatie ten opzichte van de zon (lichaamsas parallel aan zonnestralen) opgeheven staart en tenen en graafgedrag. Dagactieve zon-aanbidders zijn in staat zich snel voort te bewegen. Woestijnbewoners als *Uma* en de halsbandleguaan kunnen op twee poten lopen. Behalve graven is het beklimmen van struiken, zoals *Dipsosaurus* doet, een manier om aan warmte te ontkomen.

CONCLUSIE

Thermoregulatie is een ingewikkeld fenomeen, dat ook in kringen van wetenschappers complex wordt gevonden. Dit artikel noemt enkele wetenswaardigheden over thermoregulatie bij reptielen. Opvallend is dat een duidelijke voorkeur in het veld moeilijk te handhaven is. Verder doen nachtactieve reptielen overdag ook aan thermoregulatie. Hopelijk geeft bovenstaande tekst meer inzicht in het gedrag van uw dieren en voorkomt het fouten in de verzorging.

THERMOREGULATION OF REPTILES

Referring to WHITTOW (1970), a number of remarkable facts are presented on the thermoregulation of reptiles. Basking is a very common way of raising body temperature among reptiles. Body temperature is important for being active and for metabolism. Basking can be done according to several strategies and is often species-related. Different species show different ranges of preferable body temperatures. Maintaining a very accurate preference temperature is barely possible in the field. Nocturnal reptiles do not refrain from regulating their temperature, even during the day.

LITERATUUR

- DIJK, T. van, 1997. Belang van een optimale lichaamstemperatuur bij hagedissen. *Lacerta* 55 (3): 119-123.
- DIJK, T. van, 2001. Thermoregulatie bij amfibieën. *Lacerta* 59 (3): 78-82.
- WHITTOW, G.C., 1970. *Comparative Physiology of Thermoregulation, Volume I: Invertebrates and Nonmammalian Vertebrates*, Academic Press, New York.



Sceloporus occidentalis. West Californië.

Foto B. Ducro

	<u>Soort</u>	<u>Bereik(°C)</u>	<u>Gemiddelde(°C)</u>
Dagactief, zonnend	<i>Cnemidophorus sexliniatus</i>	27-45	40
	<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	27-47	40
	<i>Anolis sagrei</i>	27-36	33
	<i>Coluber constrictor</i>	15-37	29
	<i>Gopherus agassizi</i>	15-37	31
Dagactief, niet zonnend	<i>Anolis allogus</i>	26-34	29
	<i>Gerrhonotus multicarinatus</i>	16-33	21
Nachtactief	<i>Klauberina riversiana</i>	17-33	23
	<i>Chionactis occipitalis</i>	18-34	28
	<i>Sphenodon punctatum</i>	6-18	13
Semi-aquatisch, zonnend	<i>Chrysemys picta</i>	8-33	28
Aquatisch, niet-zonnend	<i>Sternotherus odoratus</i>	17-29	21

Tabel 1: Waargenomen lichaamstemperaturen (vrijwillig getolereerd bereik en gemiddelden) voor 12 soorten geordend naar activiteitenpatroon. Bron: WHITTOW, 1970

<u>Soort</u>	<u>Lichaamstemperaturen (°C)</u>			
	<u>In het veld</u>		<u>In laboratorium</u>	
	<u>Gemiddelde</u>	<u>Bereik</u>	<u>Gemiddelde</u>	<u>Bereik</u>
<i>Amphibolurus barbatus barbatus</i>	34.8	30.0-40.0	35.7	32.4-38.1
<i>A. b. minimus</i>	32.8	28.4-36.7	36.3	33.4-39.2
<i>A. b. minor</i>	35.0	31.8-38.4	35.8	32.0-37.8
<i>A. caudicinctus</i>	39.0	34.8-41.0	37.7	33.9-40.3
<i>A. inermis</i>	39.3	34.5-43.0	36.4	33.7-38.7
<i>A. ornatus</i>	36.6	28.8-39.6	36.6	34.1-38.1
<i>A. reticulatus</i>	37.0	35.0-40.6	37.0	34.4-39.2
<i>Moloch horridus</i>	34.1	31.5-39.9	36.7	32.5-39.0
<i>Physignatus longirostris</i>	37.0	34.2-39.0	37.1	33.3-39.3
<i>Tiliqua occipitalis</i>	33.7	30.5-35.5	32.9	29.1-35.2
<i>T. rugosa</i>	32.7	25.0-37.0	33.8	31.2-36.0

Tabel 2: Verschillen tussen voorkeurstemperaturen gemeten onder laboratorium-omstandigheden en gemeten in het veld. Bron: WHITTOW, 1970