
THERMOREGULATIE BIJ SLANGEN

Door: P. Schiereck, Fysiologisch Laboratorium,
Vondellaan 24, 3521 GG Utrecht.

Inhoud: Inleiding - Fysische factoren - Chemische factoren - Effect van gedrag op de lichaamstemperatuur - Functionele thermoregulatie,

INLEIDING

Het is een klassieke misvatting te stellen dat de lichaamstemperatuur van slangen passief de temperatuur van de omgeving volgt. Koudbloedigen zijn afhankelijk van warmtebronnen van buitenaf. Echter, nieuwe inzichten leren, dat een scheiding tussen omgevings- en lichaamstemperatuur moet worden gemaakt. De nieuwe opvatting is dan ook, dat de lichaamstemperatuur de fysiologische processen in de slang, dus ook het gedrag van de slang, bepaalt en dat die temperatuur wel degelijk van de temperatuur van de omgeving kan verschillen. De vraag rijst dan, hoe de slang dat regelt. Zeker als we bedenken dat voor dit dier een nogal afwijkende relatie bestaat tussen lichaamsoppervlak en massa, vergeleken met andere dieren. Met dat oppervlak heeft de slang thermisch contact met de omgeving, zijn massa dient als warmtecapaciteit. Koudbloedigen produceren natuurlijk ook warmte. Metabole processen in de cellen, waarbij energie wordt vrijgemaakt voor allerlei zaken, zoals beweging, maar ook voor het in leven houden van die cel, levert altijd een hoeveelheid warmte op. Bij warmbloedigen zal dit in veel meer warmte moeten resulteren om uiteindelijk de lichaamstemperatuur constant -hoog- te houden. Voor beide soorten geldt, dat ze niet ontkomen aan warmte-uitwisseling met de omgeving.

Regelmechanismen stellen slangen in staat de van buiten aangevoerde warmte optimaal te benutten. In dit verband komt de wat afwijkende verhouding van het oppervlak en massa wat slordig over. Daardoor lijkt het alsof de slang er juist op uit is zo snel mogelijk de temperatuur van de omgeving aan te nemen. Dat is maar ten dele waar. Om hier meer inzicht in te krijgen is het nodig om een paar regulatiefacetten te bespreken.

FYSISCHE FACTOREN

Warmte is een vorm van energie die simpel uitwisselbaar is. Drie factoren zijn bij deze uitwisseling van belang. Warmte wordt getransporteerd door middel van straling, stroming en geleiding. In alle gevallen is de grootte van het oppervlak waaraan de uitwisseling plaatsvindt belangrijk. Straling is transport van warmte door de ruimte. Voor straling is de kleur van het oppervlak tevens van belang. Er zit een jas verschil tussen een wit en een zwart oppervlak. Stroming is warmtetransport door middel van materiaaltransport. Het heeft als belangrijke functie de snelheid waarmee de warmte wordt aan- of afgevoerd. Geleiding zorgt ervoor, dat warmte met een bepaalde snelheid in materie kan doordringen. Het bepaalt de snelheid waarmee materie kan worden opgewarmd of afgekoeld. In alle gevallen geldt dat warmte van "hoog" naar "laag" stroomt.

CHEMISCHE FACTOREN

Warmte-ontwikkeling is naast hetgeen de zon naar de aarde stuurt het resultaat van biochemische reacties in het lichaam, metabole processen, die

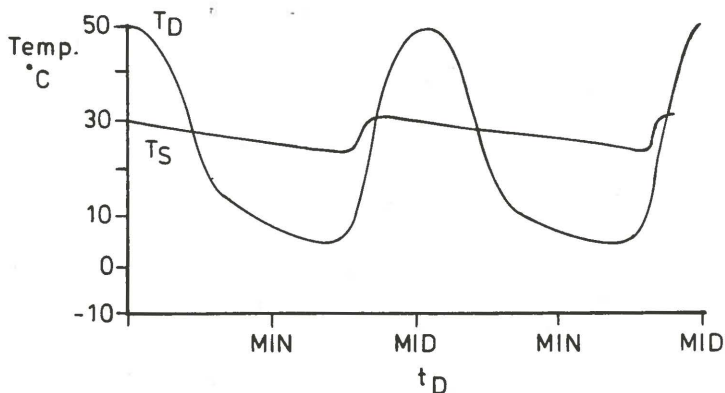
ervoor zorgen dat de cellen voldoende energie krijgen om te blijven leven. Bij warmbloedigen is dit zó afgesteld, dat een regelsysteem ervoor zorgt dat de lichaamstemperatuur op de juiste (hoge, constante) waarde blijft. Dit regelmechanisme is bij koudbloedigen afwezig.

Gebruikmakend van de metabole warmte, is de slang wel degelijk in staat om actief aan temperatuurregulatie van het lichaam te doen, geholpen door een aantal handige fysiologische processen. Spiercontracties en verteringsprocessen zijn zeer grote warmtebronnen. Doordat de metabole processen niet voor een constante temperatuur hoeven te zorgen, is de productie van de biomassa op jaarbasis veel voordeliger dan bij zoogdieren of vogels (Pough, 1983).

EFFECT VAN GEDRAG OP DE LICHAAMSTEMPERATUUR

De voorkeurstemperatuur van slangen blijkt voor het overgrote deel tussen de 28° en 33°C te liggen. Als de slang die temperatuur niet heeft, zal hij op zoek gaan naar de plek waar dat wel het geval is. De drie fysische factoren zullen dan ieder hun eigen rol in dit zoekproces gaan spelen, samen met het lichaamsoppervlak dat de slang wil blootstellen aan de uitwisseling. Het maakt nogal wat uit, of de slang opgerold of uitgestrekt is. De slang kan dus zelf zijn oppervlak /massaverhouding regelen en zo door zijn gedrag zijn (warmte) doel bereiken. Als de temperatuur van de omgeving te sterk gaat afwijken, zowel te hoog als te laag, zijn er mogelijkheden om de koelte ondergronds op te zoeken of de warmte onder rottende bladeren e.d. Zo kan een *Boa constrictor* zijn temperatuur 7°C lager houden dan de "buiten"-temperatuur door regelmatig in koude ondergrondse schuilplaatsen te kruipen (McGinnis & Moore, 1969). Ook kan door onder de grond te kruipen de nachte-

lijke afkoeling worden tegengegaan (Johnson, 1972; Ruben, 1976). De slang is zo in staat om zijn voorkeurstemperatuur te benaderen. Bij normale dag- en nachtvariatie in warmere gebieden (tussen 50° en 10°C), blijkt de slang in staat te zijn temperatuur tussen de 28° en 30°C te kunnen houden. Een paar uur na zonsopgang laat de slang zich snel opwarmen, om vervolgens zijn warmteafgifte via gedrag (oprollen, in holletjes kruipen) te beperken. Figuur 1 geeft de dag/nachtvariatie in slang en omgeving schematisch weer.



Figuur 1: Relatie tussen de temperatuur van de omgeving (T_D) en de temperatuur van de slang (T_S), uitgezet tegen het tijdstip in de dag/nachtcyclus. MIN = 24.00 uur, MID = 12.00 uur.

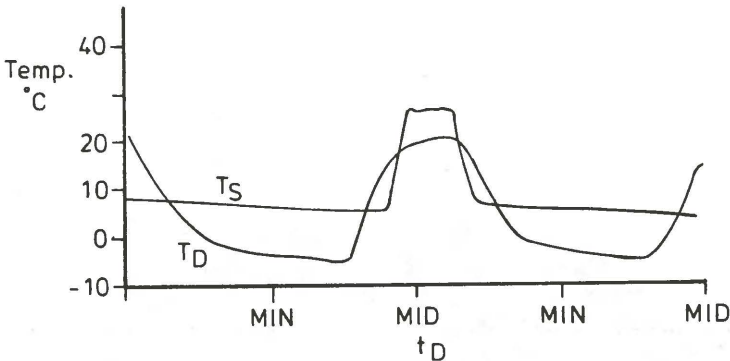
In gematigde streken, waar de nachttemperatuur onder 0°C kan raken, zijn de verschillen in dag- en nachttemperatuur groter. Overdag laat de slang zich langdurig opwarmen tot zo dicht mogelijk bij de streef temperatuur, maar 's nachts koelt hij weer af. Toch weet hij dan nog ruim boven de buitentemperatuur te blijven (zie figuur 2). Deze ingen laten zien, dat de lichaamstemperatuur door specifiek gedrag sterk kan afwijken van de temperatuur van de omgeving. Zo tonen deze me-

tingen ook aan, dat de opwarmsnelheid aanzienlijk groter is dan de koelsnelheid. Geleiding in de huidlagen van de slang spelen hier een essentiële regulerende rol. De bedoeling van de regeling van de geleiding van warmte is, dat de slang hierdoor de periode dat hij op de gewenste temperatuur is, kan verlengen (figuur 1). Dit geleidingsregulatie-effect blijkt overigens vooral in grotere slangen goed te werken. Bij slangen lichter dan 20 g., werkt dit mechanisme nauwelijks (Fraser & Crigg, 1984; Turner, 1987). Als de dagtemperatuur de gewenste 28°C niet meer haalt, krijgt de slang niet meer de kans om zich tot zijn voorkeurstemperatuur op te warmen. Dan neemt ook de drang om in de zon te liggen af. Dit gedrag staat wel onder invloed van hormonen. De wens om een bepaalde temperatuur te bereiken, lijkt omgekeerd evenredig te zijn



Foto 1: *Python molurus bivittatus*, broedend,
breeding, Foto J. v.d. Pols.

met de heersende temperatuur (Scott & Pettus, 1979). Bij een slang in winterslaap, zal bij verdere daling van de temperatuur van de omgeving dit tot activiteit leiden om te zoeken naar een plekje in zijn winterse omgeving dat nét iets warmer is dan de rest. Net die paar graden verschil kan overleven betekenen. Bij het ontwaken uit winterslaap, zal, mede onder invloed van geslachtshormonen, ten gevolge van het grote verschil tussen heersende en gewenste temperatuur, de drang om een hogere lichaamstemperatuur te bereiken, leiden tot een snelle en verbeterde functie van onder andere de voortplantingsactiviteit.



Figuur 2: Zelfde als in fig. 1, echter voor een gematigder klimaatzone.

Voedselopname kan ook leiden tot hogere lichaamstemperatuur. Zo toonde Saint Girons (1975) aan, dat bij adders de lichaamstemperatuur toenam, evenredig met de grootte van de prooi. Dit suggereert, dat receptoren, die de mechanische activiteit van het maagdarmkanaal registreren, een rol spelen in deze regulatie. Deze kennis is pas van de laatste jaren. Het is duidelijk, dat alleen geavanceerde telemetrische registratietechnieken dit mogelijk hebben gemaakt. Experimenten met een eenvoudige kwikthermometer, en dan zo af en toe

eens aflezen, zijn niet toereikend.

FUNCTIONELE THERMOREGULATIE

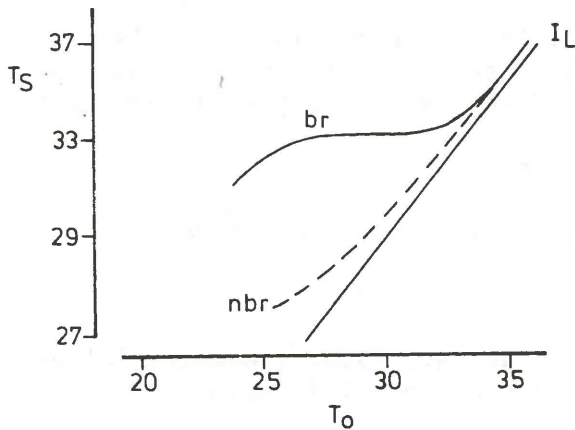
In de inleiding is al aangegeven, dat bij warmte-uitwisseling met de buitenwereld (via straling, stroming en geleiding) de verhouding tussen oppervlak en massa een belangrijke rol speelt. Variatie van deze verhouding beïnvloedt deze uitwisseling. Bij deze warmteopname of -afgifte speelt de geleiding door de huidlagen, waarin de bloedcirculatie voor het transport (stroming) zorgt, een regulerende rol. De effectiviteit van de opwarmperiode zal afhangen van het warmtegeleidingsvermogen van buiten naar binnen en de afkoeling dus van dat van binnen naar buiten. Deze twee vermogens zijn in het algemeen niet gelijk. Bij het opwarmen blijkt de geleidingssnelheid groter dan bij afkoelen. Dit komt onder andere, doordat stromingseigenschappen van het bloed veranderen onder invloed van de temperatuur. Bij warm worden zal de viscositeit van het bloed vlak onder de huid afnemen. Het bloed zal sneller stromen en dus beter warmte afvoeren. Bij daling van de temperatuur neemt de viscositeit toe en wordt het bloed trager en dus zal de uitwisseling met de omgeving afnemen. Ook variatie in vaatdoorsnede geeft de mogelijkheid om het bloed vlak onder de huid als warmtetransporteur nuttig te gebruiken. Webb & Heatwhole (1971) toonden aan bij *Morelia spilotes*, dat als de slang aan een gelijkmatige opwarming werd blootgesteld, eerst de kop op de gewenste temperatuur werd gebracht en daarna de rest van het lichaam. Werd de warmte plotseling aangeboden, dan warmden lichaam en kop gelijktijdig op. Ook is aangetoond, dat bij het opwarmen van de kop, de rest van het lichaam langzaam werd mee opgewarmd, ook al was dat niet aan een hogere temperatuur blootgesteld. Algemeen blijkt, dat de thermoregulatie van de kop een pre-

ciezere aangelegenheid is dan die van het lichaam. Er bestaan bijna altijd temperatuurverschillen tussen kop en lichaam. Vooral de circulatie zal hier de controlerende rol in spelen (Webb & Heat-whole, 1971). Johnson (1975) toonde aan, dat bij de taipan (*Oxyuranus scutellatus*) de temperatuur van de kop beter op peil werd gehouden dan die van het lichaam. De verschillen tussen kop en lichaam konden 6°C belopen.

Als slangen in groepen gebruikmaken van een gemeenschappelijk hol voor overwintering of overnachting, dan kan de verhouding oppervlak-massa aanzienlijk worden verkleind. White & Lasiewski (1971) berekenden, dat bij een groep van 150 rattelslangen in een hol met een reductie van het lichaamsoppervlak van 40% en bij een geschatte vetconsumptie, gedurende de winterslaap de temperatuur in het hol 15°C boven de temperatuur van de omgeving kan oplopen. Zij gingen hierbij uit van de oude waarnemingen van Benedict (1932). Of dit inderdaad realistisch is, valt te betwijfelen, maar de gecombineerde effecten van metabole warmte en oppervlaktereductie biedt duidelijk mogelijkheden.

In het algemeen zal de slang dus warmer blijven dan de omgeving. Vooral bij pythons en boa's is veel onderzoek gedaan. Cogger & Holmes (1960) vermelden, dat pythons ook bij heldere nacht in de open lucht hun temperatuur 5° tot 12°C boven de omgeving kunnen houden. Het gaat dus hier niet om metabole warmte zoals bij warmbloedigen, maar om variatie van het oppervlak en vertraagde geleiding. Ook is het effect van spiercontracties van belang: het rillen van de slang. Bij broedende pythons (*Python molurus bivittatus*, V. Mierop & Barnard, 1976) is aangetoond, dat de slang erop uit is, de temperatuur bij de eieren op ongeveer 33°C te houden. Afname van de temperatuur van de omgeving laat de frequentie van de spiercontracties toenemen, ook terug te vinden in de zuurstofcon-

sumptie. Hierdoor kan de slang een verschil van 8°C goedmaken (zie figuur 3). Dan blijkt overigens de zuurstofconsumptie het 20-voudige te zijn van die, wanneer de slang niet broedt (Harlow & Crigg, 1984). De temperatuur heeft op de activiteit van een spier een sterke invloed. Niet alleen de metabole processen die de spier van energie moeten voorzien, maar ook processen, zoals snelheid van verkorten, snelheid van stimulatie, zijn aan een optimale temperatuur gebonden (Bennett, 1984). Omgekeerd hebben meer spiercontracties direct effect op de lichaamstemperatuur.



Figuur 3: Relatie tussen de temperatuur van de slang (T_S) (*Python molurus bivittatus*), uitgezet tegen de temperatuur van de omgeving (T_O). De getrokken rechte is de identiteitslijn (IL). De gestreepte curve (nbr) is de toestand voor een niet broedende slang, de getrokken curve (br) geeft de toestand aan voor een broedende slang. (Naar Van Mierop & Barnard, 1976)

Omdat slangen in termen van thermoregulatie bijzondere dieren zijn: variatie in oppervlak-massa-verhouding, in afmeting en in ecologie, is het uitermate boeiend het temperatuur regulerend ver-

mogen van deze dieren te bestuderen. Zoals boven vermeld, worden aan het onderzoek bijzondere eisen gesteld. Grote variatie in data, waarvan niet duidelijk is welke grootheden dit veroorzaken, maken vooralsnog eenduidige interpretatie lastig. Wel is duidelijk dat slangen op specifieke wijze reageren op temperatuursverschillen in hun omgeving. Het is aan te bevelen deze "thermotaal" van uw slangen in het terrarium eens goed te bestuderen.

LITERATUUR

- Benedict, F.G., 1932. The physiology of large reptiles, with special reference to the heat production of snakes, tortoises, lizards and alligators.
Publ. 425, Carnegie Inst. Washington DC
- Bennett, A.F., 1984. Thermal dependence of muscle function.
Am. J. Physiol., Vol. 247, 217-229.
- Cogger, H.G., Holmes A., 1960. Thermoregulatory behavior in a specimen of *Morelia spilotes variegata*.
Proc. Linn. Soc. N.S.W. Vol. 85, 328-333
- Fraser S.,/Crigg, G.C., 1984. Control of thermal conductance is insignificant to thermoregulation in small reptiles.
Physiol.Zool. Vol. 57, 392-400.
- Hamerson, G.H., 1979. Thermal ecology of the striped racer *Masticophis lateralis*.
Herpetologica, Vol. 35, 267-273.
- Johnson, C.R., 1972. Thermoregulation in pythons.
I. Effect of shelter, substrate type and pos-

-
- ture on body temperature of the Australian carpet python *Morelia spilotes variegata*.
Comp. Biochem. Physiol., Vol. 43A, 271-278.
- , 1973. Thermoregulation in pythons. II. Head-body temperature differences and thermal preferences in Australian pythons.
Comp. Biochem. Physiol., Vol. 45A, 1065-1087.
- , 1975. Head-body thermal control, thermal preferences and voluntary maxima in the taipan *Oxyuranus scutellatus*.
Zool. J. Limn. Soc., Vol. 56, 283-290.
- Lysenko, S./Gillis, J.E., 1980. The effect of ingestive status on the thermoregulatory behavior of *Thamnophis sirtalis sirtalis* and *Thamnophis sirtalis parietalis*.
J. Herpetol. Vol. 14, 155-159.
- McGinnis, S.M., Moore, R.G., 1969. Thermoregulation in the boa constrictor *Boa constrictor*.
Herpetologica, Vol. 25, 38-45.
- Pough, F.H., 1983. Amphibians and reptiles as low energy systems.
In: Behavioral Energetics, ed. Aspey W.P. et al. Ohio State Univ. Press, Columbus, pp 141-188.
- Ruben, J.A., 1976. Reduced nocturnal heat loss associated with ground litter burrowing by the California red-sided garter snake *Thamnophis sirtalis infernalis*.
Herpetologica, Vol. 32, 323-325.
- Saint Girons, H., 1975. Observations preliminaries sur la thermoregulation des viperes d'Europe.
Vie Millieu, Vol. 25, 137-168.
- Scott, J.R., Pettus D., 1979. Effects of seasonal

-
- acclimation on the preferred body temperature of *Thamnophis elegans vagrans*.
J. Thermal Bio., Vol. 4, 307-309.
- Turner., 1987. The cardiovascular control of heat exchange: consequences of body size.
Am. Zool., Vol. 27, 69-79.
- Van Mierop, L.H.S./Barnard, S.M., 1976. Thermo-
regualtion in a brooding female *Python molurus bivittatus*.
Copeia, 398-401.
- Webb, G., Heatwole, H., 1971. Patterns of heat dis-
tribution within the bodies of some Australian
pythons.
Copeia, 209-220.
- White, F.N., Lasiewski, R.C., 1971. Rattlesnake
denning: theoretical considarations on winter
temperatures.
J. Theor. Biol., Vol. 30, 553-557.