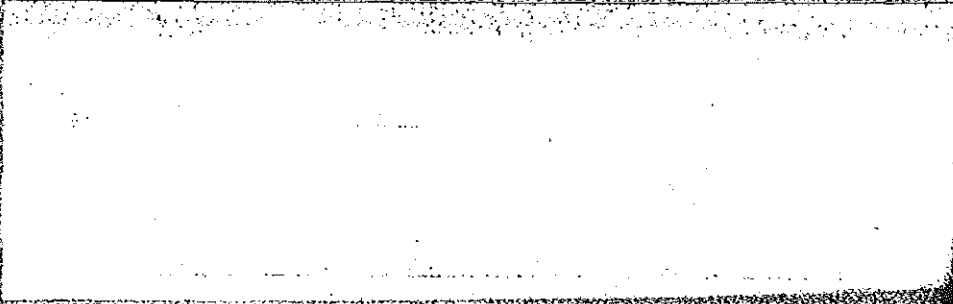


Cluster Zoötechniek en Zoölogie

Landbouwniversiteit Wageningen



Vakgroep Veehouderij

Vakgroep Veehouderij

Gezondheidsleer en Reproductie
Tropische Veehouderij
Ethologie

Vakgroep Weevoding

Vakgroep Ylsteelt & Visserij

**Vakgroep Experimentele
Diermedische en Cellbiologie**

Cellbiologie
Functionele Morfologie
Ontwikkelingsbiologie

Vakgroep Fysiologie van Mens & Dier

Sectorbureau Oerlijke Productie

De Haar - varkensfokkers
De Haar - pluimvee
De Haar - vissen
De Oostkampen
Ir. A.P. Minderhoudhoevere

Department of Animal Breeding

Department of Animal Husbandry

Health and Reproductive
Tropical Husbandry
Ethology

Department of Animal Nutrition

Department of Fish Culture and Fisheries

**Department of Experimental
Morphology and Cell Biology**

Cell Biology
Functional Morphology
Developmental Biology

**Department of Human and
Animal Physiology**

**Sectorbureau Animal Science and
Production with Experimental Units
and Farms**

De Haar - pluimvee
De Haar - poultry
De Haar - fish
De Oostkampen
Ir. A.P. Minderhoudhoevere

Onderzoeksrapport

**KLIMAATBEHOEFTE VAN POSTDUIVEN
TIJDENS TRANSPORT, FASE I**

Auteurs : Ir. J. Gorssen
Ing. W. van der Hel

Uitgevoerd in opdracht van : Nederlandse
Postduivenhouders
Organisatie

Mede gefinancierd door : Veterinaire Dienst (Ministerie L.N.V.)

Onderzoek uitgevoerd bij : Vakgroep Veehouderij
Landbouw Universiteit Wageningen
Postbus 338
6700 AH Wageningen

Datum : April 1993

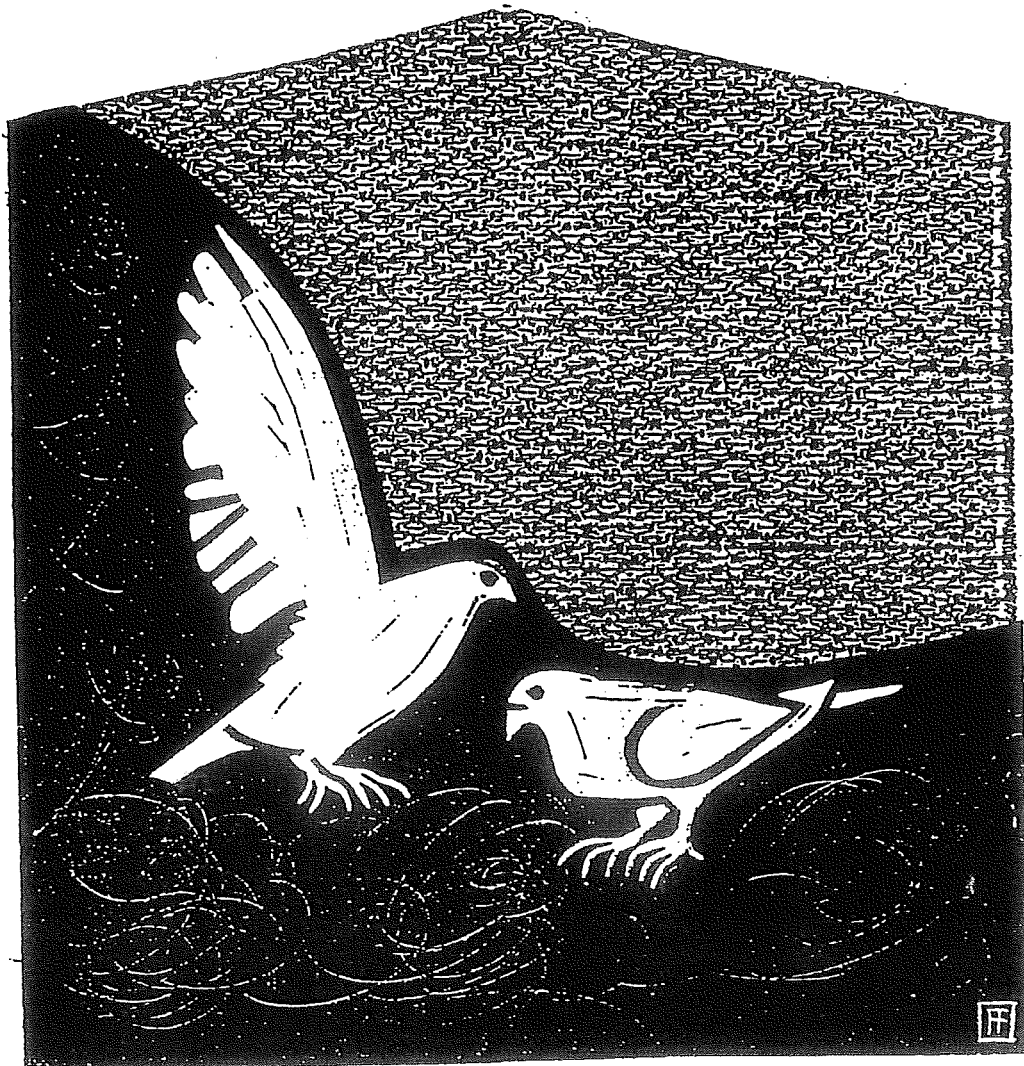
INHOUDSOPGAVE

Inleiding	1
Hoofdstuk 1: samenvatting	3
Hoofdstuk 2: warmtehuishouding bij warmbloedige dieren	5
2.1 Inleiding	5
2.2 Warmtehuishouding of thermoregulatie: enkele basisbegrippen	8
2.2.1 Een constante lichaamstemperatuur	8
2.2.2 De warmtebalans	9
2.2.3 Vormen van warmteuitwisseling	10
1. Straling	10
2. Stroming	11
3. Geleiding	11
4. Verdamping	12
2.2.4 Warmteproductie: een maat voor temperatuurbelasting	13
2.2.5 De theorie in vogelvlucht	17
1. Inleiding	17
2. Het energievraagstuk	17
3. Het trekvogelprobleem	18
4. De laboratoriumontknoping	18
5. Radar als hulpmiddel	19
2.2.6 Onderzoek: laboratorium of praktijk?	20
1. Meten in de praktijk	20
2. Toeval	20

	Inhoudsopgave
3. Waarschijnlijkheid	21
4. Onderzoekresultaten en praktijkadviezen	22
5. De onderzoeksopzet	22
Hoofdstuk 3: materiaal en methoden	25
3.1 Inleiding	25
3.2 Duiven	25
3.3 Huisvesting en verzorging voor het experiment: het buitenhok	27
3.4 Huisvesting en verzorging tijdens het experiment	29
3.5 De klimaat-respiratiecel	30
3.6 De proefopzet: voorgeschiedenis en voorexperiment	31
3.7 De proefopzet	34
3.8 De metingen	35
3.8.1 Warmteproductie	35
3.8.2 Respiratoir quotiënt	35
3.8.3 Haematocrietwaarde	36
3.8.4 Lichaamstemperatuur	36
3.8.5 Activiteit	37
3.8.6 Gewichtsverlies	37
3.8.7 Samenstelling gewichtsverlies	37
1. Inleiding	37
2. Uitsnijden duiven	38
3. Vermalen lichaamsdelen	39
4. Bepaling drogestof gehalte	39

	Inhoudsopgave
5. Bepaling stikstofgehalte	40
6. Bepaling energiegehalte	40
7. Samenvatting	40
3.9 De statistische verwerking	42
Hoofdstuk 4: resultaten	44
4.1 Inleiding	44
4.2 Resultaten: 24 uur-meetperiodes	44
4.2.1 Sterfte	44
4.2.2 Warmteproductie	45
4.2.3 Respiratoir quotiënt	49
4.2.4 Rectaaltemperatuur	49
4.2.5 Activiteit	50
4.2.6 Haematocrietwaarde	50
4.2.7 Gewichtsverloop	52
4.2.8 Samenstelling gewichtsverlies	55
1. Drogestof gehalte	55
2. Energiegehalte	57
3. Stikstofgehalte	58
4.3 Resultaten: 48 uur-meetperiodes	57
4.3.1 Warmteproductie en respiratoir quotiënt	57
4.3.2 Lichaamstemperatuur	57
4.3.3 Gewichtsverlies	60

Hoofdstuk 5: discussie	61
5.1 Inleiding	61
5.2 Bovenste Kritieke Temperatuur: invloed van leeftijd?	61
5.2 Bovenste Kritieke Temperatuur: invloed waterbeschikbaarheid?	63
5.4 Jonge en oude duiven: even gevoelig voor wateronthouding?	63
5.5 Gewichtsverlies: invloed temperatuur, leeftijd en waterbeschikbaarheid	64
5.6 Wateronthouding gedurende 1 dag: herstel mogelijk?	65
5.7 Conclusies	68
Hoofdstuk 6: referenties	70



INLEIDING

Anderhalf jaar na start van het onderzoeksproject "Klimaatbehoeften van duiven tijdens transport" zijn de resultaten van deze eerste onderzoeksfase beschikbaar. Het rapport oogt lijk, maar dat heeft zijn redenen.

In dit rapport worden immers niet uitsluitend de resultaten en de daaruit voortvloeiende aanbevelingen voor de praktijk besproken. Ook de achtergronden van het onderzoek krijgen ruime aandacht. Het draait immers om meer dan de naakte cijfers alleen: wanneer deze getallen, verzameld in het laboratorium, vertaald moeten worden naar adviezen voor de praktijk, dan mogen we nooit uit het oog verliezen hoe en onder welke omstandigheden deze resultaten zijn verzameld. Een voorstelling van de proefopzet zelf, en van de technische uitwerking van de proefopzet mag dan ook niet ontbreken. Maar een proefopzet komt niet uit de lucht vallen, het is het sluitstuk van lang overleg, van afwegen en kiezen. Eerst moeten de praktische vragen binnen een wetenschappelijk kader geplaatst worden, een raamwerk waarin deze vragen op een wetenschappelijk onderbouwde manier beantwoord kunnen worden. Waarna alle vragen die op tafel liggen getoetst worden aan die twee voorwaarden waar weinig mensenwerk zich aan kan onttrekken: beperkingen qua tijd, en beperkingen qua middelen. Zodat een scheiding tussen hoofd- en bijzaken nodig is, en een keuze voor de meest dringende en voor de duif meest belangrijke vragen zich opdringt.

De resultaten van die keuze uit de eerste fase liggen nu voor u.

Zonder een uitspraak te doen over de kwaliteit van het geleverde werk, is steeds voor ogen gehouden dat een inhoudelijk goed verhaal waardeloos is wanneer het er niet in slaagt zijn boodschap duidelijk te maken aan de lezer. Het gebruik van vaktermen en wetenschappelijke drukdoenerij is daarom zoveel mogelijk vermeden. Vaak ontbreekt echter een alternatief: begrippen als "bovenste kritieke temperatuur" en "hittebelastingscoëfficiënt" worden zelfs door onderzoekers zelden gebezigd in huiselijke kring. In die gevallen hoop ik dat het rapport u een voldoende beeld geeft van wat ermee bedoeld wordt.

Verder zal u her en der verspreid in de tekst namen en jaartallen tussen haakjes aantreffen. Deze vormen geen onderdeel van een verborgen prijsvraag verbonden aan het volledig doorspitten van dit werk, maar ze verwijzen naar literatuurbronnen in de literatuurlijst, achteraan in dit rapport. Onderzoek is immers zelden baanbrekend, en borduurt meestal voort op experimenten en denkwerk verricht door collega-onderzoekers verspreid over de wereld. Literatuurverwijzingen geven deze voorgangers de eer die hen toekomt.

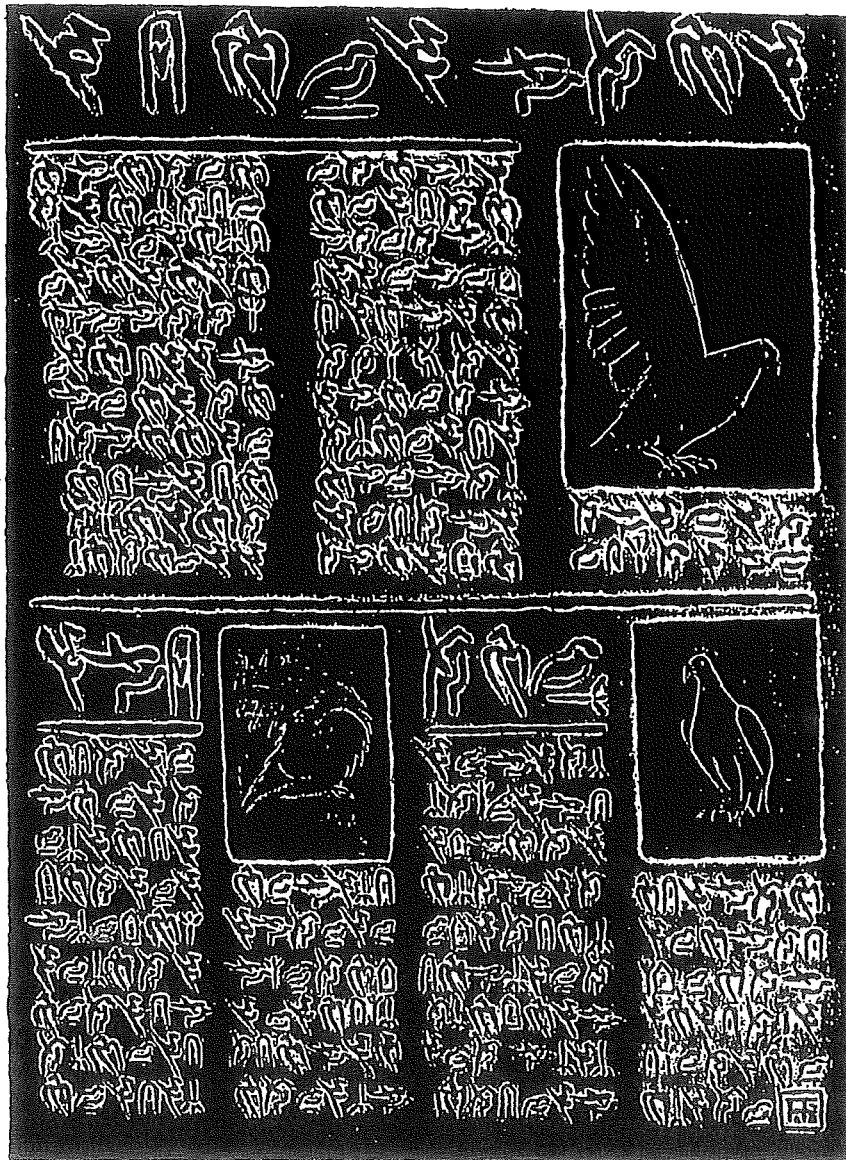
Het rapport opent met de conclusies uit het onderzoek, en met de uit het rapport voortvloeiende aanbevelingen naar de praktijk toe.

In een tweede hoofdstuk wordt ingegaan op de aanleiding tot en de wetenschappelijke achtergronden van het onderzoek. Met name de basisprincipes van de warmtehuishouding bij warmbloedige dieren zullen uitgebreid aan bod komen, waar mogelijk geïllustreerd met voorbeelden uit de vogelwereld.

In een derde hoofdstuk wordt een beeld geschetst van de wijze waarop het onderzoek is uitgevoerd, en waarom. Verder worden de verschillende metingen besproken, als ook de manier waarop de meetresultaten zijn verwerkt.

De resultaten zelf vormen de hoofdbrok van het vierde hoofdstuk. In dit deel is de tekst tot het minimum beperkt, en mogen de resultaten voor zichzelf spreken.

Een puntsgewijze bespreking van de meetresultaten draagt echter een risico in zich: teveel bomen om het bos nog te kunnen zien. Om aan dit euvel tegemoet te komen wordt het hoofdstuk "Resultaten" gevolgd door een "Discussie". Hierin worden de onderzoeksresultaten voor de verschillende metingen naast elkaar gelegd en vergeleken met gegevens uit de wetenschappelijke literatuur. Hieruit worden tenslotte algemene conclusies gedestilleerd, die op hun beurt vertaald worden naar adviezen voor de praktijk, zodat de cirkel rond is. In een literatuurbijlage wordt tenslotte een overzicht gegeven van de in de tekst geciteerde wetenschappelijke artikelen.



Hoofdstuk 1: SAMENVATTING

Tijdens een transport, tussen het inkorven en het lossen, lopen postduiven het risico om blootgesteld te worden aan een aantal belastende omgevingscondities. Een van de belangrijkste factoren in dit verband is een hoge temperatuur bij de duif in de mand. De mogelijke gevolgen van het optreden van deze omgevingscondities voor het welzijn van de duif zijn onduidelijk. In dit kader werd, met steun van de Nederlandse Postduivenhouders Organisatie en de Veterinaire Dienst van het Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, een onderzoeksproject opgezet door de vakgroep Veehouderij van de Landbouw Universiteit te Wageningen. In dit rapport wordt verslag uitgebracht over de eerste fase van dit onderzoeksproject, getiteld "Klimaatbehoeften van postduiven tijdens transport" .

De hoofdvraag van deze eerste fase was: "Wat is de optimale omgevingstemperatuur voor duiven tijdens transport?". Tegelijkertijd werd een antwoord gezocht op twee belangrijke nevenvragen. In de eerste plaats werd onderzocht of deze optimale temperatuur voor jonge en voor oude dieren dezelfde is, ten tweede werd gekeken naar de invloed van waterbeschikbaarheid op de optimale omgevingstemperatuur.

Het onderzoek, uitgevoerd in het najaar van 1991, vond plaats in de klimaat-respiratiecellen van de Landbouw Universiteit te Wageningen. Het onderzoek bestond uit een blootstelling van 1 of 2 dagen aan een constante omgevingstemperatuur tussen 15 en 39 °C. Tijdens deze blootstelling waren de duiven (jonge of oude dieren) gehuisvest in transportmanden met of zonder de beschikking over water. Aan deze dieren werd, onder andere, de warmteproductie, de lichaamstemperatuur, het gewichtsverlies en de samenstelling van dit gewichtsverlies gemeten.

Uit het onderzoek bleek dat de Bovenste Kritieke Temperatuur van ongevoerde postduiven gehuisvest onder transportcondities niet wordt beïnvloed door leeftijd, wel door waterbeschikbaarheid.

De Bovenste Kritieke Temperatuur van duiven zonder de beschikking over water bedraagt 32 °C. Deze temperatuur is meer dan 2 °C lager dan de bekende waarden voor individueel gehuisveste dieren.

Voor duiven met beschikking over water kon geen Bovenste Kritieke Temperatuur worden bepaald, wat aangeeft dat deze rond 37 °C of hoger moet liggen.

De onderzoeksresultaten toonden aan dat jonge en oude duiven even gevoelig zijn voor wateronthouding en hoge omgevingstemperaturen. Jonge duiven produceren echter 5% meer warmte dan oude duiven.

Bij duiven zonder de beschikking over water nemen zowel de warmteproductie, de lichaamstemperatuur als het gewichtsverlies toe boven de Bovenste Kritieke Temperatuur.

Lichaamsanalyses toonden aan dat dit gewichtsverlies bij temperaturen boven de Bovenste Kritieke Temperatuur in hoofdzaak uit water bestaat.

Warmteproduktiemetingen toonden aan dat de hittebelasting voor de duiven zonder de beschikking over water toeneemt naarmate de blootstelling aan een hoge temperatuur langer duurt. Bij temperaturen hoger dan 39 °C resulteerde dit in sterfte.

Wateropname is voor een duif noodzakelijk om de nadelige gevolgen van blootstelling aan een hoge omgevingstemperatuur te voorkomen. Om een goede wateropname door iedere duif mogelijk te maken kan het beste continu water worden verstrekt. Als noodoplossing kan, op basis van lichaamstemperatuurmetingen bij 37 °C, worden overwogen om met een tussenperiode van niet meer dan 4 uur water te verstrekken. In dit geval moeten alle duiven voldoende tijd en gelegenheid hebben om water op te nemen.

De activiteit in de mand, de warmteproductie en de lichaamstemperatuur hangen sterk samen met de aan- of afwezigheid van licht. De precieze aard van deze samenhang is onduidelijk, en er bestaat onvoldoende inzicht in de mogelijke nadelige gevolgen van een beïnvloeding van het natuurlijke lichtregime (wateropname, oriëntatie, etc.).

De duiven in het onderzoek hebben 28 uur na de laatste voerbeurt al het voer in het maagdarm kanaal verteerd. Ze beginnen dus 28 uur na de laatste voerbeurt met het verbranden van hun lichaamsreserves.

Wanneer duiven gedurende 1 dag blootgesteld worden aan een hoge omgevingstemperatuur zonder de beschikking over water, dan nemen zowel het gewichtsverlies, de lichaamstemperatuur als de warmteproductie toe vergeleken met duiven die wel de beschikking hebben over water. Het beschikbaar stellen van water gedurende de tweede dag na 1 dag wateronthouding verlaagt de lichaamstemperatuur en de warmteproductie tot het niveau van de duiven die wel continu de beschikking hadden over water. Het gewichtsverlies was zelfs minder dan het verlies vastgesteld bij duiven die continu de beschikking hadden over water. Dit kan wijzen op een overcompensatie van het gewichtsverlies tijdens de eerste dag door duiven die gedurende die dag geen water ter beschikking hadden.

Hoofdstuk 2: WARMTEHUISHOUDING BIJ WARMBLOEDIGE DIEREN

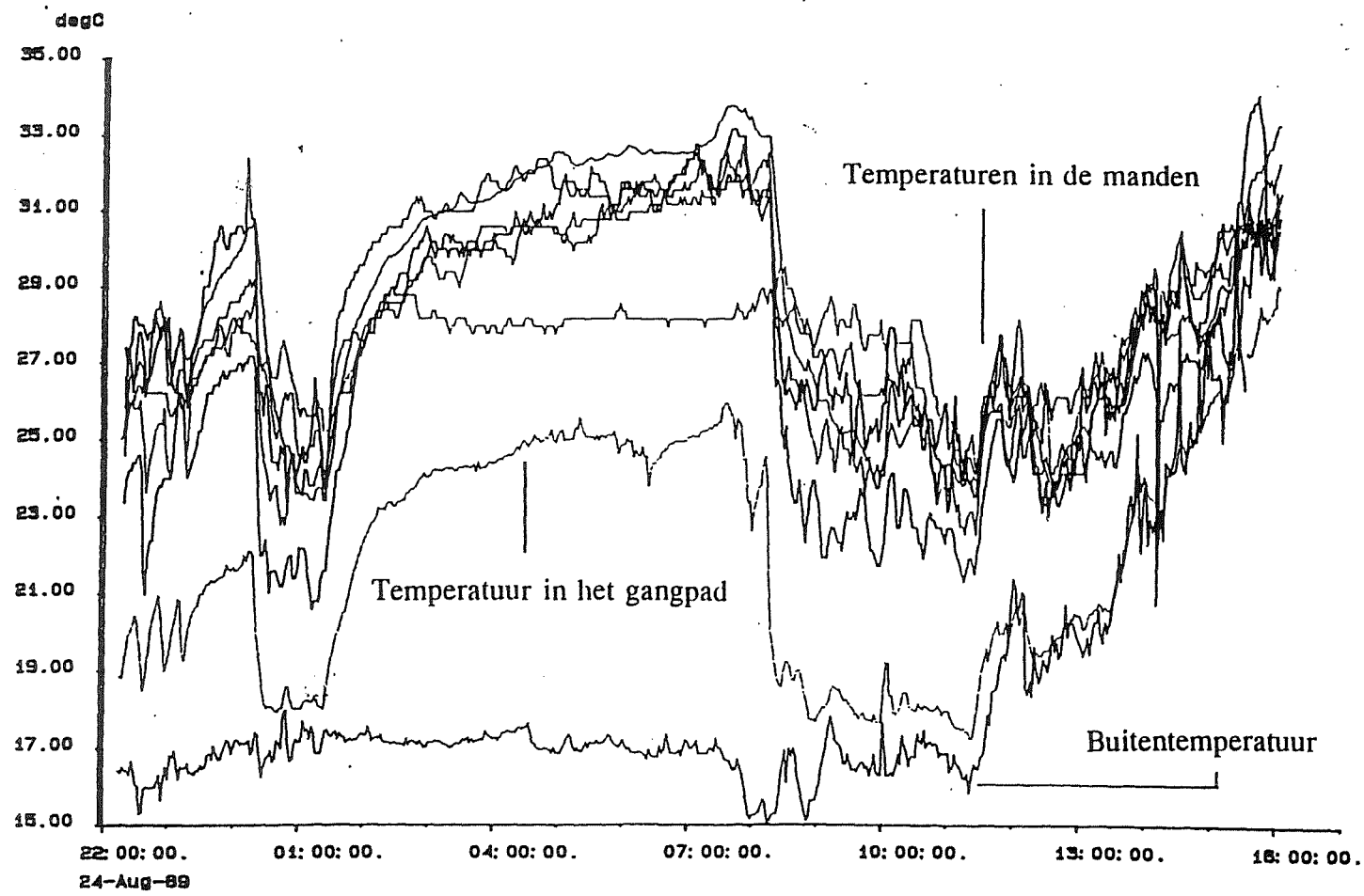
2.1. Inleiding

Eendagskuijens zijn geen duiven, en zullen het ook nooit worden. Maar wanneer een vergelijking gemaakt wordt tussen de omstandigheden waaronder beide diersoorten vervoerd worden, dan zijn de overeenkomsten treffend: een groot aantal dieren wordt gedurende lange tijd samengebracht in een beperkte ruimte, waar water en voer niet continu beschikbaar zijn, en waarbinnen de klimaatsomstandigheden (temperatuur, relatieve vochtigheid, ...) bij het dier sterk schommelen tussen vrij goed en erg slecht.

De effecten van de omgevingstemperatuur op de conditie van de eendagskuijens zijn uitgebreid bestudeerd. Zo blijkt niet alleen dat hoge omgevingstemperaturen aanleiding kunnen geven tot sterk gewichtsverlies en soms zelfs sterfte tijdens en na blootstelling, maar ook dat dieren die alle tegenslagen overleven daarna minder hard groeien (Henken et al., 1987; van der Hel et al., 1992). Voor de afnemer van kuijens die onder ongunstige omstandigheden zijn vervoerd staat een slechte conditie van de geleverde dieren derhalve gelijk met inkomensverlies, omdat de kuijens minder presteren dan hij mag verwachten. Maar het moge duidelijk zijn dat ook het welzijn van de dieren tijdens het transport zelf geschaad wordt door slechte transportomstandigheden.

Voor postduiven is het verband tussen transportomstandigheden enerzijds en prestaties anderzijds minder eenduidig. Waar bij eendagskuijens alle dieren van één broederij afkomstig zijn, en ook dezelfde leeftijd en achtergrond hebben, worden bij duiventransporten de duiven van tientallen liefhebbers samengebracht, die ieder hun duiven naar beste vermogen maar volgens eigen "recept" hebben voorbereid op de wedstrijd. En tussen lossing en afklokken kan veel gebeuren. Ongunstige weersomstandigheden of problemen met de oriëntatie tijdens de vlucht, om maar iets te noemen.

In 1989, 2 jaar voor de start van het uiteindelijke onderzoek, werd besloten om enkele oriënterende metingen te verrichten tijdens de nationale Orléans-wedvlucht (zie ook Neerlands Postduiven Orgaan, nr. 13, 1990). Hierbij werd een duivencontainer uitgerust met meetinstrumenten om tijdens het transport metingen te verrichten op een manier zoals die al eerder was toegepast bij KLM-vliegtuigtransporten van eendagskuijens. Verder werd een liefhebber bereid gevonden om mee te werken aan een eenvoudig proefje, waarbij 30 duiven uit één mand 4 maal gewogen werden, om het gewichtsverloop van de duiven te kunnen volgen. Maar het was vooral een ideale gelegenheid om een beeld te krijgen van de grote diversiteit in duivenwagens, in huisvesting van de duiven (aantal dieren per mand, bodembedekking, etc.) en verzorging van de dieren tijdens en na transport. Op de lossingsplaats werden bijvoorbeeld 9 soorten boxen of manden opgemerkt, en bij vergelijking tussen de verschillende manden bleek dat de duiven beschikten over een oppervlakte die varieerde tussen 260 en 325 cm² per dier.



Figuur 2.1. Het temperatuurverloop binnen en buiten een container tijdens het transport naar Orléans, augustus 1989
(onderste lijn - buitentemperatuur; op 1 na onderste lijn - temperatuur in gangpad; hogergelegen lijnen - temperatuur in de manden)

In **Figuur 2.1** ziet U de resultaten van de temperatuurmetingen tijdens dit transport naar Orléans voor 1 container. In deze figuur is de temperatuur verticaal uitgezet op de linker-as, en de tijd op de horizontale beneden-as. Wat opvalt is het belang van de plaats waar de temperatuur wordt gemeten: deze blijkt in de manden tot 8 °C hoger te zijn dan in het gangpad, en zelfs 17 °C hoger dan in de buitenlucht! Verder kan opgemerkt worden dat de temperatuur in de container niet constant is tijdens een transport. Tijdens de dag, tussen 10.00u en 16.00u, stijgt de temperatuur zowel binnen als buiten de container. Maar 's nachts, vanaf 1.00u, blijft de buitentemperatuur rond de 17 °C schommelen, terwijl de binnentemperatuur in 2 uur tijd naar hoge waarden doorschiet. De verklaring voor deze vreemde stijging is eenvoudig: de chauffeur is omstreeks 1.00u gestopt, de ventilatie is weggefallen, en de warmte van de duiven zorgde ervoor dat de binnentemperatuur van de container in een korte van tijd met 10 °C steeg tot circa 34 °C. En dit, nogmaals, bij een buitentemperatuur van slechts 17 °C.

De gewichtsverliezen van de genoemde 30 duiven zijn weergegeven in Tabel 2.1.

Tabel 2.1. Gemiddeld gewichtsverlies van 30 duiven uit 1 mand tijdens het transport naar Orléans, 25 en 26 augustus 1989 (Verlies in % uitgedrukt t.o.v. gewicht bij inkorven).

	Tijdstip		
	Aankomst Orléans	3 uur na voer en water	Vlak voor lossing
Verlies	5 tot 14%	-3 tot 12 %	3 tot 16 %
Gemiddeld	9.2	4.6	9.12

Na een transport van 21 uur bleken de dieren gemiddeld 9.2 % gewicht verloren te hebben. Per individuele duif kon dit echter schommelen tussen 5 en 14%! Nadat de vogels de gelegenheid hadden gekregen om voer en water op te nemen, was het gemiddelde gewichtsverlies t.o.v. het ogenblik van inkorven teruggelopen tot 4.6%. Een blik op de gewichten per duif leerde echter dat zelfs na voeren duiven tot 12% minder wogen dan bij start, en dat 7 duiven van de 30 duiven niet of nauwelijks voer of water hadden opgenomen, terwijl 9 duiven hun gewichtsverlies tijdens transport praktisch volledig konden wegwerken.

Deze praktijkmetingen van temperaturen en gewichtsverliezen leidden dus tot 2 belangrijke conclusies:

1. de temperatuur bij de dieren zelf kan hoog oplopen wanneer de ventilatie onvoldoende is;
2. tijdens transport verliezen de dieren veel gewicht.

Maar deze vaststellingen waren reeds eerder gedaan, namelijk bij eendagskuikens tijdens transport, met de gekende gevolgen voor de prestaties achteraf.

Het ziet er dus inderdaad naar uit dat de huidige transportomstandigheden voor verbetering vatbaar zijn, omdat het welzijn van de duif tijdens transport en de prestatie achteraf in het geding zijn. Deze vaststelling roept onmiddellijk de vraag op onder welke transportomstandigheden het welzijn van de duif minimaal wordt aangetast.

Om deze vraag te beantwoorden, werd een onderzoeksproject opgestart, getiteld "Klimaatsbehoeften van duiven tijdens transport". Dit onderzoeksproject werd opgesplitst in twee fasen, waarbij voor de invulling van de tweede fase de resultaten van de eerste fase worden afgewacht.

In de eerste onderzoeksfase, waarover in dit rapport verslag wordt uitgebracht, werd in overleg met de Nederlandse Postduivenhouders Organisatie besloten het onderzoek te concentreren rond de temperatuurbehoefte van postduiven, en de invloed hierop van leeftijd en waterbeschikbaarheid. Wanneer gesproken wordt over temperatuur en temperatuurbehoefte, dan begeben we ons op het gebied van de warmtehuishouding bij warmbloedige dieren. Zoals uit dit hoofdstuk moge blijken, biedt kennis over de warmtehuishouding de mogelijkheid om de meest optimale omgevingstemperatuur voor warmbloedige dieren te bepalen. In dit verband wordt eerst toegelicht waaruit de warmtehuishouding van een warmbloedig dier bestaat, en hoe deze samenhangt met de omgeving. Vervolgens wordt weergegeven hoe deze problemen en vragen uit de praktijk passen binnen dit theoretische kader.

2.2. Warmtehuishouding of thermoregulatie: enkele basisbegrippen.

2.2.1. Een constante lichaamstemperatuur.

Duiven zijn, net als alle andere vogels, warmbloedige dieren. In theorie betekent dit dat ze gekenmerkt worden door een constante lichaamstemperatuur. Maar deze constantheid moet met de nodige dosis ruimdenkendheid benaderd worden: eigenlijk betekent deze "constante lichaamstemperatuur" alleen dat een warmbloedig dier ervoor zal zorgen dat zijn lichaamstemperatuur binnen nauwe grenzen zal blijven. Voor een duif, bijvoorbeeld, schommelt deze temperatuur tussen ongeveer 39 en 41 °C, met de laagste temperatuur tijdens de nacht, en de hoogste temperatuur overdag. Maar zelfs deze waarden zijn niet vast en constant: ze schommelen van duif tot duif, en zijn ook afhankelijk van de situatie waarin een duif zich bevindt. Zo zal een vogel die al een paar dagen geen voer heeft gehad met een iets lagere lichaamstemperatuur genoegen nemen (Berger en Phillips, 1989), terwijl een vliegende

duif zal proberen om zijn lichaamstemperatuur tussen 43.5 en 44 °C te houden (Hirth et al., 1987).

Maar het is, hoe dan ook, opmerkelijk dat alle duiven dezelfde lichaamstemperatuur proberen te handhaven, of ze nu als wilde stamvader van de postduif (de Rotsduif) nestelen op de rotskusten van Schotland, in de Spaanse Pyreneeën of oude ruïnes rondom de Middellandse Zee, dan wel als stadsduif rondtrippelen in Amsterdam of Jeruzalem, of als prijsbeest het mooie weer maken in een goed verwarmd hok in de Belgische Kempen. Tegen deze achtergrond krijgt de term "constante lichaamstemperatuur" veel van zijn oorspronkelijke waarde terug: putje winter of hartje zomer, Schotse slagregen of Spaanse blakerzon, de lichaamstemperatuur van de Schotse duif of zijn Spaanse tegenhanger geeft geen krimp. Een huzarenstukje waarbij enige uitleg op zijn plaats lijkt.

2.2.2. De warmtebalans.

De omgeving waarin een warmbloedig dier zich bevindt is meestal duidelijk kouder dan het eigen lichaam. Wanneer een duif met een lichaamstemperatuur van omstreeks 40.5 °C in een buitenhok wordt geplaatst waar het 15 °C is, dan betekent dit dat de duif zou moeten afkoelen. Denk hierbij aan een keteltje met kokend water waaronder het gasvuur wordt uitgedraaid: zo gauw het vuur dooft, koelt het water af en stopt het koken. De duif daarentegen behoudt haar oorspronkelijke lichaamstemperatuur. In haar lichaam moet dus ergens een kacheltje zitten wat de duif op temperatuur houdt. Nu is een vogellichaam, in tegenstelling tot een pot water, meer dan water met wat opgeloste stoffen. In een lichaam vinden immers continu omzettingsprocessen plaats, waarbij enerzijds stoffen worden afgebroken (bijvoorbeeld opgenomen voedsel) en anderzijds stoffen worden aangemaakt (zoals eiwitten en vet). Het geheel van deze opbouw- en afbraakprocessen wordt aangeduid met het begrip "metabolisme".

Metabolisme bestaat altijd uit het omzetten van één vorm van energie naar een andere vorm van energie, en zou dus ook met de term "energiewisseling" kunnen beschreven worden. Wat aardgas is voor een gasfornuis, is voedsel voor het lichaam: energie die kan worden omgezet. In beide gevallen zit die energie verstopt in scheikundige verbindingen. Deze kunnen erg eenvoudig zijn, zoals bij aardgas, maar ook erg complex, zoals bij de meeste voedingsstoffen. Alle scheikundige verbindingen hebben gemeen dat ze kunnen worden omgezet in andere verbindingen. Dit kan een erg drastische omzetting zijn, zoals bij verbranding: zowel de simpele aardgasmolecule in het fornuis als de complexe suikermolecule in het lichaam wordt met behulp van zuurstof (O₂) omgevormd tot water en koolstofdioxide (CO₂). Maar ook meer verfijnde omzettingen zijn mogelijk: zo kunnen enkelvoudige suikermoleculen aan elkaar geplakt worden tot grotere super-suikers zoals glycogeen, of kan een eiwit afkomstig uit een met veel smaak verorberde entrecôte via talrijke kleine tussenstapjes omgezet worden in andere eiwitten, nuttig in ons eigen lichaam. Helaas, alles heeft zijn prijs: omzettingen van energie gebeuren niet kosteloos, ze gaan altijd ten koste van energieverliezen in de vorm van warmte. Deze warmte kan gewenst zijn, zoals bij de verbranding van aardgas, maar ze is meestal ongewenst: energieverliezen vallen moeilijk te rijmen met een efficiënt energiebeheer, noch in een mensenmaatschappij, nog in een levend lichaam.

In tijden van energieschaarste leidde menselijke creativiteit tot het idee om de restwarmte, afkomstig van afvalverbrandingsinstallaties, te gebruiken voor de eigen verwarming van kassen of woonhuizen. Een leuk idee, maar niet origineel: het is creatief copieerwerk, afgekeken bij de warmbloedige dieren. Want deze doen niets anders dan op de eerste plaats gebruik te maken van hun ongewenste "rest" warmte, nevenprodukt van hun metabolisme, om zichzelf te verwarmen!

Een constante lichaamstemperatuur, het wezenlijke kenmerk van warmbloedige dieren, is immers niets anders dan de uitkomst van een warmtebalans, waarbij aan de ene kant warmte wordt geproduceerd door het dier (energieverliezen tijdens het metabolisme), en aan de andere kant warmte wordt verloren (afkoeling ten gevolge van de lagere temperatuur van de omgeving). Door continu de warmteuitwisseling van haar lichaam met de omgeving te controleren en bij te sturen slaagt een duif er dus in om haar lichaamstemperatuur op het gewenste niveau van omstreeks de 40 °C te houden.

In wat volgt wordt geprobeerd te illustreren hoe een duif gebruik maakt van 4 fenomenen (straling, stroming, geleiding en waterverdamping) om de uitwisseling van warmte met de omgeving te controleren.

2.2.3. Vormen van warmteuitwisseling

2.2.3.1. Straling.

Straling of, erger nog, "radiatie" is een woord met een uitgesproken negatieve bijklank. Onterecht, want radio-actieve straling is maar 1 van de vele soorten straling die we kennen. Iedere stof, bijvoorbeeld, die warmer is dan het absolute nulpunt (zo'n 273 °C onder nul) straalt warmte uit. En naarmate een voorwerp warmer is, straalt het meer warmte uit. Het absolute nulpunt, dus de temperatuur waarbij geen warmte meer wordt uitgestraald, wordt op aarde alleen in laboratoria bereikt. Elk voorwerp, maar ook elk dier, zal warmte uitstralen naar de omgeving, en warmte ontvangen van de omgeving. Het is dan niet moeilijk om in te zien dat de totale stralingswarmte die een dier ontvangt of verliest, de som is van de warmte die het zelf naar de omgeving uitstraalt, en van de warmte die het ontvangt uit diezelfde omgeving.

De belangrijkste bron van stralingswarmte die we kennen is de zon. Deze kan rechtstreeks warmte instralen, en op die manier voor een sterke opwarming zorgen. Hoe lichter de kleur van het voorwerp, hoe kleiner het effect: lichte oppervlakken weerkaatsen meer straling dan donkere oppervlakken, zodat minder straling wordt omgezet in warmte. Zomermode is niet nodeloos vrolijker en minder zwaarmoedig gekleurd dan de wintergarderobe. Vandaar ook de noodzaak om bij warm, zonnig weer stilstaande duiventransportwagens met halfopen of open zijwanden steeds in de schaduw te plaatsen. Maar zonnewarmte hoeft niet noodzakelijkerwijze rechtstreeks in te stralen om effect te hebben. Het dak van een stilstaande container, bijvoorbeeld, wordt rechtstreeks opgewarmd door de blakende zon, maar de mens of het dier onder het dak (dus in de schaduw) ondervinden indirect ook hinder doordat de warmte die aan de bovenkant wordt ontvangen naar de onderkant wordt uitgestraald.

2.2.3.2. Stroming.

Het effect van zonnestraling op een stilstaande container, zoals hierboven beschreven, is minder groot wanneer de container rijdt. Beweging verhoogt immers de afvoer van warmte via stroming: hierbij stroomt opgewarmde lucht van het betreffende voorwerp weg, waarna koude lucht de plaats inneemt. Dit "stoeltje wisselen" kan spontaan gebeuren, omdat opgewarmde lucht uit zichzelf zal stijgen (denk aan een warme lucht-ballon), of kan een handje geholpen worden. Dit kan door de lucht sneller te laten bewegen, maar ook door het voorwerp zelf te laten bewegen. Een rijdende container of een duif in vlucht profiteren optimaal van de afkoeling door stroming. Naarmate de aangevoerde lucht kouder is, zal ook de afkoeling groter zijn, want koude lucht kan meer warmte opnemen dan warme lucht.

2.2.3.3. Geleiding.

Dezelfde vuistregel, nl. hoe groter de verschillen in temperatuur, hoe groter de warmteoverdracht, vinden we terug wanneer twee vaste oppervlakken met elkaar in contact worden gebracht. Ook hier zal het warme oppervlak energie afstaan aan het koude oppervlak via een proces dat de naam "geleiding" draagt: er lopen warmtestromen van de warme naar de koude "pool" in de keten, zoals elektrische stromen in een elektrische keten.

Bij contact van dieren met een kouder oppervlak, bv. de vloer van het hok, zal het dier in eerste instantie veel warmte verliezen ten voordele van het vloeroppervlak. Dit raakt hierdoor echter opgewarmd, zodat het temperatuurverschil tussen de huid van het dier en het vloeroppervlak erg klein wordt, en evenredig hiermee de warmteoverdracht terugvalt op een zeer laag niveau. Het dier kan dus nauwelijks nog warmte kwijt aan de vloer.

Dit kan nadelig zijn, want bij hoge omgevingstemperaturen is een verhoogde warmteafvoer wenselijk. Een oplossing hiervoor is een snelle afvoer van warmte in het vloeroppervlak, zodat het temperatuurverschil tussen huid en vloer blijft bestaan. Vooral bij vogels met onbevederde poten, zoals duiven en kippen, kan dit erg effectief blijken. Dit werd door Muiruri en Harrison (1991) aangetoond bij legkippen: bij een omgevingstemperatuur van 35 °C was de lichaamstemperatuur van kippen, gezeten op een gewone stok die de temperatuur had van de omgeving (dus 35 °C), meer dan 1 °C hoger dan de lichaamstemperatuur van kippen die op een stok zaten die via een waterstroom door de stok op 24 °C werd gehouden. Doordat deze waterstroom direct alle warmte, aangevoerd vanuit de kale en goed doorbloede kippoot, wegvoerde, kon de kip ongehinderd haar overvloedige warmte kwijt.

Bloed speelt in dit verhaal een belangrijke rol: bloed verzorgt niet alleen de aan- en afvoer van stoffen naar en van de lichaamsweefsels, het dient ook als "koelvloeistof". Op plaatsen in het lichaam met een hoog metabolisme (maag-darmkanaal, actieve spieren, etc.) komt veel restwarmte vrij. Als deze warmte niet tijdig wordt afgevoerd, kan de temperatuur op die plekken te hoog oplopen, en schade aanrichten. Denk aan het koken van een ei: ook hier stolt vloeibaar eiwit, en wordt een vaste, witte massa. De eiwitten (of, in dit geval, misschien beter "proteïnen") in het eiwit ondergaan vormveranderingen ten gevolge van de hitte, en krijgen een iets smakelijker voorkomen. Maar tegelijkertijd verliezen ze, met hun oorspronkelijke structuur, ook hun biologische activiteit: ze "denatureren", en verliezen de functie waarvoor ze zijn aangemaakt. Hetzelfde proces, zij het minder spectaculair, speelt zich af in het lichaam bij temperaturen die slechts enkele graden boven de normale

lichaamstemperatuur liggen, en dus ver beneden die van kokend water: door vormveranderingen verliezen eiwitten hun oorspronkelijke biologische activiteit, zodat het lichaam niet langer naar behoren kan functioneren.

Maar een hoog metabolisme zorgt niet alleen voor een hoge warmteproductie, het vereist ook een grote aanvoer van bouwstoffen, en een evenredige afvoer van afvalstoffen: er is dus een sterke doorstroming met bloed noodzakelijk. Maar als koudere vloeistof (bloed) door een warmere omgeving (weefsel met hoog metabolisme) vloeit, dan zal de vloeistof opwarmen, en het weefsel afkoelen. Zodat bloed twee functies tegelijk vervult: het zorgt er tegelijkertijd voor dat de motor voldoende brandstof krijgt, zonder dat hij de kans krijgt oververhit te geraken. Althans, op voorwaarde dat het bloed de verzamelde warmte ook weer ergens kwijt kan. En onder normale omstandigheden lukt dit ook wel: warm bloed stroomt naar koelere delen van het lichaam, namelijk de buitenkant van het lichaam dat in nauw contact staat met de koelere buitenwereld. Het verliest daar zijn warmte, wordt weer in het lichaam gepompt waar het proces van afkoelen-opwarmen weer kan beginnen.

En het lichaam is zelfs in staat deze uitwisseling van warmte tussen bloed en de buitenwereld te controleren, door de bloedvaten onder de huid verder open te zetten dan wel af te sluiten, of door deze lichaamsdelen meer of minder in contact te laten komen met de omgeving. Goede voorbeelden van deze controle mogelijkheid vormen de poten bij vogels, de oren bij zoogdieren als olifanten en varkens, en, meer specifiek, de wangen bij mensen. Hoe warmer het weer of hoe groter de warmteproductie, hoe meer bloed naar poten, oren en wangen stroomt: ze worden rood, en voelen warm aan.

2.2.3.4. Verdamping.

De 3 vormen van warmteuitwisseling die tot nu toe beschreven zijn hebben 1 kenmerk gemeen: er wordt alleen warmte uitgewisseld, geen materiaal ("massa"). Maar een pan met warm water damp, en ook adem "beslaat" tegen een koude ruit: in beide gevallen is water verdampt, en in de omgeving terecht gekomen.

Het verdampen van water, de overgang van water in vloeibare vorm naar waterdamp, kost energie. Tegenover iedere hoeveelheid water die verdampt wordt staat een hoeveelheid energie (warmte) die wordt verbruikt. Waterverdamping is dus ook een vorm van warmteverliezen! Deze verdampingsenergie komt echter niet uit de lucht vallen, maar moet ergens vandaan gehaald worden. Bij een warmbloedig dier zal deze energie geleverd worden door de warmte die vrij komt bij zijn metabolisme. Door water te verdampen, via de longen of via de huid, wordt dus warmte onttrokken aan een dier. Afkoeling is hiervan het gevolg. Zweeten en hijgen zijn typische verschijnselen die erop wijzen dat het lichaam problemen heeft met de warmteafvoer via de 3 normale wegen (straling, stroming en geleiding), maar alleen nog via waterverdamping voldoende afkoeling kan verkrijgen. Het gemak waarmee een dier water kan verdampen is afhankelijk van de relatieve luchtvochtigheid van de omringende lucht. Ook hier geldt weer: hoe groter het verschil, hoe gemakkelijker de overgang. Een voorbeeld: op een zomerse dag met onweer (dus veel vocht) in de lucht is de minste inspanning voldoende om het zweet te laten uitbreken, en heeft men een onbehaaglijk, plakkerig gevoel. Terwijl dezelfde temperatuur bij een stralend blauwe, vochtarme hemel erg aangenaam kan zijn.

Waterverdamping is echter niet vrij van risico's: water is meer dan een koelvloeistof. Een

voldoende hoeveelheid water in het lichaam is onontbeerlijk om te kunnen overleven. Water is immers een onmisbaar onderdeel van de meeste levensnoodzakelijke omzettingsprocessen in het lichaam, en is onvervangbaar als transportmiddel.

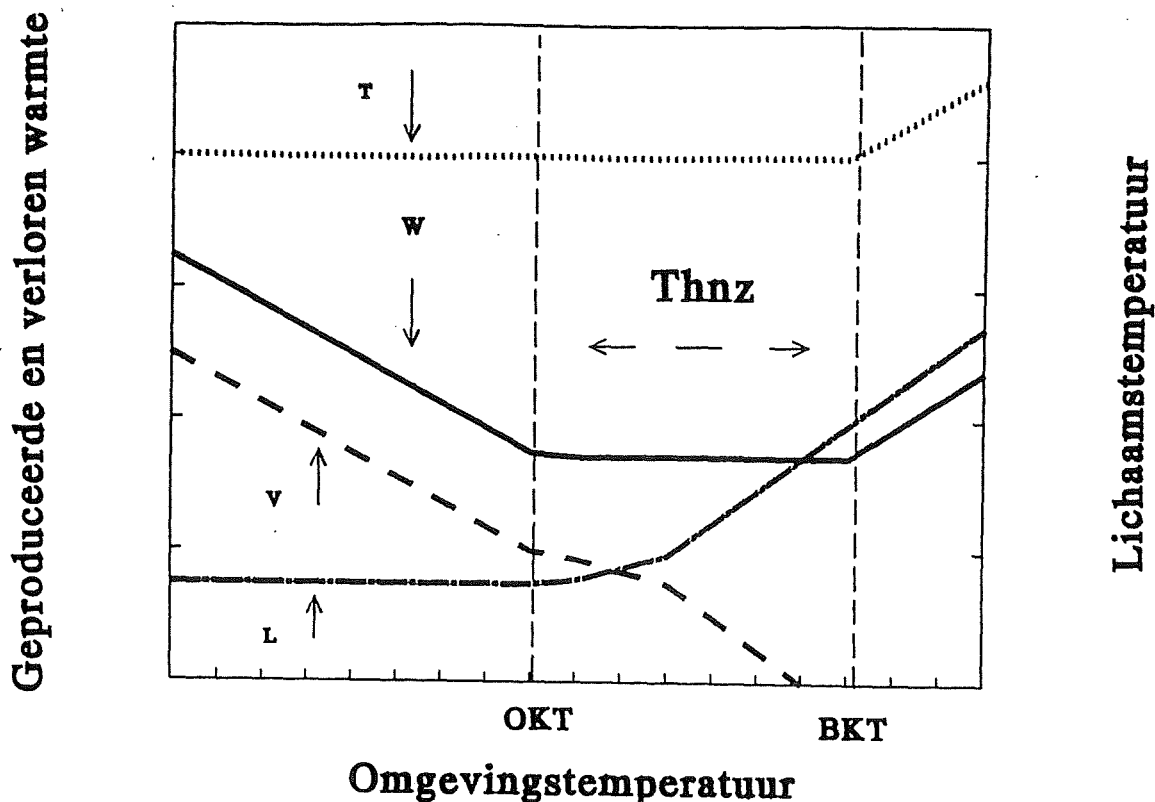
Evenals energie is water voor veel dieren niet altijd binnen handbereik: een in het wild levend dier moet altijd rekening houden met de mogelijkheid dat water en voedsel voor een tijdje niet of niet voldoende bereikbaar zijn. Een dier zal derhalve proberen om de waterverdamping zo klein mogelijk te houden. Een beetje waterverdamping kan echter geen kwaad: zoals hogerop al aangegeven wordt bij de verbranding van aardgas dan wel voedingsstoffen niet alleen CO₂ geproduceerd, maar ook water (het zgn. "metabole water"). Desondanks moet een dier regelmatig de lichaamsvoorraad water aanvullen: bij iedere uitademing gaat er immers water verloren, en ook de uitscheiding van afvalstoffen via urine en ontlasting kan niet zonder water, zodat de waterwinst t.g.v. het metabolisme niet opweegt tegen deze waterverliezen.

Water uit het lichaam wordt dus bij voorkeur niet gebruikt voor het verlies van overtollige warmte, maar water uit de omgeving leent zich daar prima toe. Baden is voor vogels niet alleen prettig om stof en ander ongewenst materiaal uit de veren te spoelen, het koelt ook lekker af op een warme dag.

2.2.4. Warmteproductie: een maat voor temperatuurbelasting.

Voedsel en water zijn beide levensnoodzakelijk. In de vrije natuur zijn ze echter niet altijd en overal beschikbaar. Dieren die het meest efficiënt omspringen met het voer en het water dat ze hebben kunnen bemachtigen, zullen dus een grotere kans hebben om magere perioden van water- en voedselschaarste te overleven, zodat ze zich in vettere tijden ook kunnen voortplanten. Natuurlijke selectie in zijn eenvoudigste vorm. Denk maar aan ijsvogels: tijdens strenge winters, waarin zo ongeveer alle open water is dichtgevroren, en alle vis zich voor wat betreft de ijsvogel in een ontoegankelijke diepvries bevindt, zullen alleen de best aangepaste vogels de winter overleven. Deze zullen in het daarop volgende voorjaar de basis vormen van een nieuwe aangroeiende ijsvogelstand. Hetzelfde geldt voor de wilde voorouder van de postduif, nl. de Rotsduif (*Columba livia*): in het hooggebergte kunnen de omstandigheden 's winters zo bar worden dat het verzamelen van voedsel een onmogelijke opgave wordt (Graf et al., 1989).

Met behulp van de theorie van de warmtehuishouding kan de hoofdvraag van de eerste onderzoeksfase, nl. "Wat is de optimale omgevingstemperatuur waaronder duiven getransporteerd moeten worden?" teruggevoerd worden op dit elementaire selectiemechanisme: efficiënt omspringen met water en energie. Onder optimale transportomstandigheden zal een duif geen extra energie behoeven te investeren of extra water moeten verdampen om haar lichaamstemperatuur constant te houden. Dit betekent dat onderzoek naar grenswaarden nodig is, naar "kritieke temperaturen" die optimale temperatuurzones, gekenmerkt door een minimale verbruik van energie en water, scheiden van niet-optimale temperatuurzones, waar energie en/of water moeten worden gebruikt om de lichaamstemperatuur constant te houden.



Figuur 2.2. Schematische voorstelling van de relatie tussen omgevingstemperatuur en warmtehuishouding van warmbloedige dieren (Mount, 1974).

(Legende:

getrokken lijn (W): de relatie tussen warmteproductie en omgevingstemperatuur;

open streepjeslijn (V): relatie tussen warmteverliezen via straling, stroming en geleiding enerzijds, en de omgevingstemperatuur anderzijds;

punt-streeplijn (L): relatie tussen warmteverliezen via waterverdamping en omgevingstemperatuur;

stippellijn (T): de relatie tussen lichaamstemperatuur en omgevingstemperatuur;

$Thnz$: thermo-neutrale zône;

OKT : Onderste Kritieke Temperatuur;

BKT : Bovenste Kritieke Temperatuur)

In Fig. 2.2 is deze theoretische achtergrond grafisch weergegeven voor een willekeurig warmbloedig dier, dus een dier dat onder uiteenlopende omstandigheden een constante lichaamstemperatuur wil behouden (Mount, 1974).

Dit houdt in dat bij uiteenlopende omgevingstemperaturen het warmtebalans-rekensommetje slechts op 1 manier de gewenste uitkomst, nl. een constante lichaamstemperatuur, kan bereiken: door de warmteafvoer af te stemmen op de omgevingstemperatuur zodat het sommetje klopt.

Wanneer we ons op de figuur concentreren, dan vinden we drie kaderlijnen terug.

De horizontale lijn (de X-as) geeft de omgevingstemperatuur weer, oplopend van links naar rechts. De verticale lijn aan de linkerzijde (de linker Y-as) stelt de warmteproductie of warmteafgifte voor, en de verticale lijn aan de rechterzijde (de rechter Y-as) de lichaamstemperatuur, allebei oplopend van onder naar boven.

Verder staan in de figuur vier lijnen weergegeven, die ieder verband houden met de omgevingstemperatuur. De volle lijn W geeft de relatie weerd tussen warmteproductie en omgevingstemperatuur; de open streepjeslijn V beschrijft de relatie tussen warmteverliezen via straling, stroming en geleiding enerzijds, en de omgevingstemperatuur anderzijds; de punt-streeplijn L verduidelijkt de relatie tussen warmteverliezen via waterverdamping en omgevingstemperatuur; de stippellijn T, tenslotte, weerspiegelt de relatie tussen lichaamstemperatuur en omgevingstemperatuur;

Beperken we ons tot de warmteproductie, dan valt deze duidelijk onder te verdelen in drie zones, gescheiden door een verticale stippellijn. Een eerste gedeelte bevindt zich links in de grafiek, en wordt gekenmerkt door een schuin aflopende warmteproductie: naarmate de omgevingstemperatuur stijgt, daalt de warmteproductie. Deze daling zet zich voort tot bij een temperatuur OKT, waarboven de warmteproductie niet langer verandert bij een toenemende omgevingstemperatuur. Deze temperatuur OKT heet niet toevallig zo: OKT staat voor "Onderste Kritieke Temperatuur", die omgevingstemperatuur waarbij een warmbloedig dier nog net zijn lichaamstemperatuur constant kan houden zonder extra energie te moeten gebruiken. De lichaamstemperatuur is immers nog steeds constant, zoals bovenin de grafiek kan worden nagegaan!

Deze omgevingstemperatuur OKT geeft aan dat een duif al het mogelijke heeft gedaan om zich de kou van het lijf te houden, ze heeft zich maximaal geïsoleerd. Ze heeft een beschut plekje opgezocht, de poten zoveel mogelijk bedekt met het verenkleed, de naakte en dus afkoelingsgevoelige snavel onder de veren gestopt, en de veren lekker opgezet. "Fluffed", heet het in het Engels, en alle taalpurisme ten spijt een mooie manier om in elkaar gedoken verenbolletjes te beschrijven. Opgezette veren houden namelijk de lucht vast, en doen dan dienst als een soort van dubbele beglazing: een onbeweeglijke luchtlaag tussen een warme en een koude omgeving voorkomt afkoeling. Beneden deze temperatuur OKT blijft het dier zich maximaal isoleren, maar dan volstaat dit niet meer om de lichaamstemperatuur op peil te houden: het moet ook zijn warmteproductie verhogen. Dit kan door extra spierarbeid te verrichten: bewegen, met als nadeel dat de isolatie weer verslechterd, of bibberen, wat niets anders is 'dan snelle spierbeweginkjes. Maar het kan ook gebeuren door alleen de chemische reacties in het lichaam op te porren. In ieder geval, de mate waarin de warmteproductie opgevoerd moet worden bij een dalende omgevingstemperatuur (de helling van de lijn, B genoemd) kan beschouwd worden als een maatstaf voor de isolatiecapaciteit van het dier: hoe steiler de helling, hoe slechter de isolatie. Want een steile helling betekent dat een dier meer

warmte produceert voor iedere graad Celsius beneden de OKT dan een dier met een minder steile helling in de warmteproductie. Zo zullen ruiende, bijna kale kippen een steilere helling vertonen dan normale kippen (Richards, 1977). Dit valt ook af te leiden uit de korte streepjes-lijn, welke de warmteverliezen via straling, stroming en geleiding weergeeft: deze loopt beneden OKT evenwijdig met de warmteproductielijn, dus met dezelfde helling. Boven OKT is de warmteproductie het laagst, en verandert niet hoewel de omgevingstemperatuur oploopt: de warmteproductielijn loopt horizontaal. Dit verhaal gaat op tot de omgevingstemperatuur een waarde BKT heeft bereikt, de Bovenste Kritieke Temperatuur.

In het hele temperatuurstraject tussen OKT en BKT is de duif erin geslaagd om de lichaamstemperatuur constant te houden bij een stijgende omgevingstemperatuur ondanks een gelijke warmteproductie: ze voert dus haar warmteverliezen op. Dit gebeurt ondanks de daling in warmteverliezen via straling, stroming en geleiding: door de stijgende omgevingstemperatuur wordt het temperatuurverschil tussen duif en omgeving steeds kleiner, wat de overdracht van warmte naar de omgeving bemoeilijkt. Althans, dit is de theorie. Want net zoals de duif haar lichaamsisolatie kan vergroten, zo kan ze die ook verkleinen. Door de veren strak tegen het lichaam te houden vermindert ze de isolerende werking van de lucht in de veren en de bloeddorstroming naar de kale poten die niet langer worden weggestopt wordt opgevoerd. Bij mensen is dit effect nog duidelijker: denk maar aan de verzameling appelrode wangen in een warme zaal.

Desondanks zijn deze mogelijkheden om de warmte af te voeren beperkt qua capaciteit, en niet voldoende om te compenseren voor de verhoogde omgevingstemperatuur. Hiervoor is verdamping van water nodig, hetzij via de ademhaling, hetzij via de huid. Het idee dat vogels alleen water konden verliezen via de ademhaling heeft lang stand gehouden: vogels hebben immers geen zweetklieren. En wie heeft er ooit een zwetende duif gezien? Toch blijkt dat ook vogels water kunnen verdampen via de huid, zonder de tussenkomst van zweetklieren (Webster et al, 1985). Blijft de omgevingstemperatuur toenemen, dan bereikt een warmbloedig dier het punt waarop waterverdamping alleen niet langer volstaat: vanaf het punt BKT is ook een verhoogde warmteproductie nodig. Eerst zullen de verliezen van water via de huid nog opgedreven worden, waarna tenslotte, vanaf een omgevingstemperatuur BKT, heil wordt gezocht in hijgen. Hijgen zorgt dan wel voor een verhoging van de warmteproductie (ademhalen vraagt spierarbeid!), het maakt ook een vlugge verdamping van water mogelijk. Zodat, voor even, de lichaamstemperatuur toch constant kan worden gehouden (zie Fig. 2.2).

Uit de figuur blijkt eveneens dat de sterke stijging in waterverdamping de stijging in warmteproductie voorafgaat. In feite kan men dan ook spreken over twee Bovenste Kritieke Temperaturen, 1 voor waterverdamping, en 1 voor de warmteproductie. De reden waarom men zich liever beperkt tot 1 BKT, nl. voor warmteproductie, moet gezocht worden in het feit dat de warmteproductie ook een OKT kent, de waterverdamping niet (Mount, 1974). Hoe dan ook, beide kritieke omgevingstemperaturen, OKT en BKT, begrenzen een erg belangrijke zone voor het dier, een temperatuursgebied waarbinnen de omgevingstemperatuur kan veranderen zonder dat het dier zijn warmteproductie behoeft te wijzigen.

Het effect van de omgevingstemperatuur op de warmteproductie is in dit gebied dus neutraal: ze heeft geen effect. Het temperatuursgebied tussen OKT en BKT wordt daarom ook wel

"thermo-neutrale zone" genoemd. De warmteproductie die ermee overeenstemt heeft de waarde H_{tnz} (zie Fig. 2.2). Een andere benaming voor dit temperatuurgebied is "comfortzone": binnen deze zone kan een dier zijn warmtehuishouding controleren zonder zijn lichaamsreserves extra te belasten. Boven deze temperatuurzone zal de warmteproductie snel toenemen, en de warmteafvoer, welke alleen nog via de verdamping van water kan gebeuren, volstaat niet meer om de geproduceerde warmte kwijt te raken: de lichaamstemperatuur zal dan ook gaan stijgen. Dit heeft dan weer zijn effect op de warmteproductie: een hoge lichaamstemperatuur bevordert immers de snelheid van omzettingsreacties.

Verhoogde omzettingsreacties in het lichaam betekenen echter ook een verhoogd metabolisme, dus ook een verhoogde warmteproductie, dus ook een verhoogde lichaamstemperatuur, dus weer verhoogde omzettingsreacties, etc. De gevolgen zijn duidelijk: het dier komt terecht in een spiraal van oververhitting, waaraan het uiteindelijk zal sterven. Net zoals de helling van de warmteproductiecurve beneden de OKT een beeld gaf van de isolatiecapaciteit van een dier, zo geeft ook de helling van de warmteproductielijn boven de BKT, dus de snelheid waarmee de warmteproductie toeneemt, waardevolle informatie over de warmtehuishouding van het dier. De helling is immers evenredig met de hinder die een dier ondervindt van de oplopende temperatuur: naarmate de helling steiler is, zal het dier meer belast worden door een warme omgeving. Deze helling wordt dan ook aangeduid met de term "Hittebelastingscoëfficiënt" of HBC, een maatstaf voor lichamelijke belasting die door een blootstelling aan hoge omgevingstemperaturen wordt veroorzaakt (Weathers, 1981).

2.2.5. De theorie in vogelvlucht.

2.2.5.1 Inleiding

Verwondering is de basis van alle wetenschap, zo wordt wel eens beweerd. Maar soms is die verwondering eerder een gevolg van de beperktheid van de menselijke geest en techniek dan van de complexiteit van de natuur. Of hoe wetenschappelijk onderzoek leidt tot een bepaalde theorie, waarna verder wetenschappelijk onderzoek wordt uitgevoerd om deze theorie te bevestigen dan wel te ondergraven. Als illustratie hierbij het volgende voorbeeld, om aan te geven dat "de vier wegen van warmteoverdracht" gecombineerd met een zuinig omspringen met water en energie wel degelijk hun toepassing vinden in een doordeweekse vogelbezigheid: vliegen.

2.2.5.2. Het energievraagstuk

Het vliegen van vogels heeft onophoudelijk in het brandpunt van de menselijke aandacht gestaan. Vliegen is een inspannende bezigheid. Gemiddeld ligt het metabolisme van een vliegende vogel 8 tot 10 keer hoger dan zijn rust-warmteproductie (Aulie, 1971). Met name de warmtehuishouding van een vogel in vlucht stelde de onderzoekende medemens voor problemen. Het voorafgaand brokje theorie in overweging genomen lijkt de stelling immers aannemelijk dat vliegende vogels problemen krijgen met de lichaamstemperatuur en met een teveel aan waterverdamping. Om een constante lichaamstemperatuur te behouden veronderstelt een tienvoudige warmteproductie immers ook een tienvoudige warmte-afvoer! Maar dan hebben we het enkel over een gemiddelde situatie. Want: "*Hoe sterk is de eenzame*

fietser die, kromgebogen over zijn stuur tegen de wind, zichzelf een weg baant?" vroeg Boudewijn de Groot zich al af. Of: hoeveel arbeid, dus hoeveel restwarmte, produceert een vogel die tegen de wind in vliegt? Nijpende vragen, die eeuwenlang het onderwerp van speculatie bleven om de simpele reden dat de vooruitgang van de techniek achterbleef bij de wetenschappelijke nieuwsgierigheid. Want hoe meet je de warmteproductie of de lichaamstemperatuur van een vogel in vlucht?

Maar op vogelmaat gemaakte gasmaskertjes en kleine zendertjes uitgerust met thermometers brachten raad, zoals o.a. parkieten maar ook duiven mochten ondervinden (Hart en Roy, 1966; Hart en Roy, 1967).

Een hele vooruitgang, en de resultaten waren er ook naar: parkieten bleken tijdens het vliegen water en gewicht te verliezen met een snelheid van 1 tot 7 % van hun lichaamsgewicht per uur! Verder leek het er inderdaad op dat de vlieg arbeid van vogels sterk afhankelijk is van de windsnelheid waartegen ze moeten opboksen. En de lichaamstemperatuur bleef inderdaad boven de normale waarden, schommelend rond 43 à 44 °C. Het streven naar constante lichaamstemperatuur indachtig een aanwijzing dat een vliegende vogel onvoldoende in staat is om zijn verhoogde warmteproductie te compenseren met een evenredig verhoogde warmteafvoer.

2.2.5.3. Het trekvogelprobleem

Deze uiterst boeiende laboratoriumresultaten waren echter in tegenspraak met gegevens verzameld door veldonderzoekers. Als er kampioen-lange afstandsvliegers bestaan onder de vogels, dan zijn het wel de trekvogels: vliegenvaarders, zwaluwen, fluiters, klauwieren, etc., vogels die het qua grootte ruimschoots moeten afleggen tegen een duif, maar die twee maal per jaar de Sahara oversteken. Tijdens die tocht vliegen ze vaak uren onafgebroken door, zonder de gelegenheid te hebben water op te nemen. De zware waterverliezen, geconstateerd bij experimenten in het laboratorium in acht genomen, een hoogst bedenkelijke zaak. Groot was dan ook de verbazing toen bleek dat vogels gewogen vlak voor een marathonvlucht zonder waterbevoorradingsposten nauwelijks zwaarder waren dan de diertjes die aan het andere einde van het traject in de netten belandden. Het enige wat verschilde was hun vetvoorraad.

2.2.5.4. De laboratoriumontknoping

Een vaststelling die deed twifelen aan de geldigheid van de laboratoriumresultaten voor de praktijk, waarbij vooral het gebruik van de gasmaskertjes voor warmteproductiemeting ter discussie stond. Dit zou de vogels zo zeer hinderen in hun normale beweging dat de gevonden resultaten slecht vergelijkbaar zijn met een niet-ingetuigde vogel.

Zodat een nieuwe proefopstelling werd bedacht, waarbij de onderzoekers de vogels aanleerden te vliegen in een kleine afgesloten ruimte, waarvan de luchtsamenstelling kon worden gemeten, om zo de warmteproductie van de vogel te meten (zie ook Hoofdstuk 3). Door een sterke luchtstroom door de kamer te jagen (een windtunnel) en deze aan te passen aan de vliegsnelheid van de vogel sloegen de onderzoekers 2 vliegen in 1 klap: de vogel bleef op dezelfde plaats vliegen, en de snelheid van de vogel kon gewoon afgelezen worden van een windsnelheidsmeter. Dit onderzoek werd eerst bij spreeuwen uitgevoerd (Torre-Bueno

en Laroche, 1978), maar uit latere experimenten met duiven kwam hetzelfde verhaal naar voren (Hirth et al., 1987). Zo bleek dat een spreeuw alle theoretische modellen over de arbeid die hij zou moeten verrichten in functie van de vliegsnelheid aan zijn staart lapt: tussen 29 en 64 km/u bleef de warmteproductie, en dus de geleverde arbeid, praktisch constant. In de modellen was immers geen rekening gehouden met het feit dat de spreeuw zijn lichaamshouding kan aanpassen alsook de diepte van zijn vleugelslag. En bij snelheden lager of hoger dan de vermelde waarden vertikten de spreeuwen het gewoon om te vliegen: blijkbaar is 29 km/u de minimumsnelheid om in de lucht te blijven, en is 64 km/u het maximum wat hij qua lichaamsbouw aankan.

Een andere boeiende vaststelling kwam naar voren door de temperatuur in de windtunnel te verlagen dan wel te verhogen: hoewel de spreeuwen de gelegenheid kregen extra warmte te verliezen, en dus de lichaamstemperatuur konden laten zakken naar normaalwaarden, hielden ze hardnekkig vast aan hun verhoogde lichaamstemperatuur, die op een constant niveau tussen 43 en 44 °C werd gehouden. De verhoogde lichaamstemperatuur duidt dus niet op een slecht aangepaste warmtehuishouding, integendeel: waarschijnlijk zorgt de iets hogere lichaamstemperatuur voor een betere en meer efficiënte werking van de spieren. Blijkbaar geen gebrek aan aanpassing, wel integendeel: het is een verstandige manier om met een langdurige, intense lichaamsinspanning om te gaan. Deze nauwgezette regeling van de lichaamstemperatuur kwam duidelijk tot uiting in het gedrag van de vliegende duiven en spreeuwen: beneden 10 °C bleef de bek gesloten, maar bij hogere temperaturen opende de bek zich steeds meer, om boven de 30 °C zover geopend te worden als mogelijk is. Het belangrijkste koelinstrument vormden echter de goed doorbloede poten: al naargelang de omgevingstemperatuur werden ze meer of minder aan de luchtstroom blootgesteld, met maximaal uitgestrekte poten en gespreide tenen in een warme omgeving. Een mooi voorbeeld van "afkoeling door stroming", zoals hogerop beschreven (Torre-Bueno en Laroche, 1978)!

2.2.5.5. Radar als hulpmiddel

Het enige probleem wat op tafel bleef liggen was de afwezigheid van een drastische afname van de hoeveelheid water in het lichaam van trekvogels. Maar ook hier werd een logische verklaring voor gevonden: in een laboratorium legt een onderzoeker een omgevingstemperatuur op aan zijn proefdieren, of die het nu leuk vinden of niet. In de vrije natuur, daarentegen, hebben ze de keuze: de luchtlagen worden immers steeds kouder naarmate men stijgt. Zodat het idee werd geopperd dat trekvogels wel eens die luchtlaag konden uitkiezen die hen qua temperatuur toelaat de verdamping van water voor afkoeling te beperken tot het metabole water, het water wat ontstaat bij de verbranding van brandstof nodig voor het vliegen, zodat wel hun vetvoorraad vermindert, maar niet hun watervoorraad. Radarwaarnemingen van hoog overtrekkende vogels werden vergeleken met meteorologische gegevens over de temperaturen die op die hoogte heersen, en de uitkomst laat zich raden: dit keer klopte de theorie wel!

2.2.6. Onderzoek: laboratorium of praktijk?

2.2.6.1. Meten in de praktijk

Uit het voorgaande moge duidelijk zijn dat de warmteproductie van een duif een goed beeld geeft van de reactie van een duif op een wijzigende omgevingstemperatuur.

Warmteproductiemetingen kunnen echter niet uitgevoerd worden tijdens transporten in de praktijk. Een eerste bezwaar vormt het hele instrumentarium vereist om de warmteproductie te meten. Dit is erg omvangrijk en te gevoelig om metingen in een duiventransportwagen te overwegen.

Gesteld dat deze technische beperkingen wel weggewerkt zouden kunnen worden, dan blijft er nog een belangrijker bezwaar tegen metingen tijdens transport pal overeind staan: via deze methode kan op geen enkele manier aan het belangrijkste criterium van goed wetenschappelijk onderzoek voldaan worden: "Weet wat je meet".

Een verduidelijking? Stel dat geen enkel praktisch probleem warmteproductiemetingen in de praktijk in de weg zou staan. De benodigde apparatuur wordt in een transportwagen, compleet met duiven, geïnstalleerd en zowel reis als metingen beginnen. Het wagenmilieu waarin de duiven en de meetapparatuur zich bevinden, is opgebouwd uit een waaier van factoren die ieder op hun beurt de warmteproductie kunnen beïnvloeden. Sommige factoren, zoals luchttemperatuur, stralingstemperatuur, luchtsnelheid, luchtvochtigheid, luchtsamenstelling, lichthoeveelheid, de aard en de sterkte van het geluid, schommelingen en trillingen van de wagen, etc. verschillen van ogenblik tot ogenblik, en misschien zelfs van plaats tot plaats in de container. Andere factoren, zoals bodembedekking van de mand en het aantal dieren in de mand kunnen verschillen van mand tot mand. Terwijl de hoeveelheid voer en water opgenomen per duif voor transport, en de mate waarin een dier vertrouwd is met de transportprocedure waaraan het wordt onderworpen zelfs van dier tot dier kunnen verschillen. En dan nog is er enkel sprake van één transportwagen tijdens één transportdag, over verschillen van wagen tot wagen en van seizoen tot seizoen zwijgen we gemakkelijks halve.

2.2.6.2. Toeval

In de veronderstelling dat al deze factoren tegelijkertijd gemeten kunnen worden met de warmteproductie, wat kunnen we dan met onze dure metingen? Niet veel, zoals blijkt.

Want het enige wat ons bij aanvang van de rit interesseerde was: wat is het effect van de omgevingstemperatuur op de warmteproductie?

En, inderdaad, als de duivencontainer niet uitgerust is met een systeem van klimaatregeling, dan is de kans groot dat we de warmteproductie van de duiven hebben kunnen meten bij een hele batterij van omgevingstemperaturen. Maar dan wordt ook gemakshalve vergeten dat tussen ogenblik A en ogenblik B niet alleen de omgevingstemperatuur anders is, maar ook de belichting, dat op tijdstip A de wagen in een lawaaierige stinkende file stond, terwijl hij op tijdstip B tegen 80 km per uur over een rustige Route National reed, en dat de warmteproductie van een dier onderhevig is aan dagelijkse schommelingen (zijn bioritme), zodat het best mogelijk is dat ogenblik A samenviel met zijn normale piekwaarde in

warmteproductie, terwijl ogenblik B overeenkwam met zijn dalperiode, waarbinnen zijn warmteproductie een minimale waarde bereikt. Om een lang verhaal kort te maken: dit is geen vergelijking van appels met appels, of zelfs van appels met peren, het is nog erger. Het is een vergelijking van een onduidelijk iets met een ander slecht definieerbaar verschijnsel, en sluit dan ook alle zinvolle conclusies uit.

Het enige wat dit soort metingen zouden opleveren zijn vaststellingen: onder omstandigheden X en Y neem ik verschijnsel A, B en C waar. Maar ze laten niet toe om te zeggen dat A, B en C het gevolg zijn van X en Y: de kans is even groot dat A, B en C totaal geen verband houden met X en Y, met uitzondering van het feit dat ze toevallig op hetzelfde ogenblik gemeten werden. "Puur toeval", luidt dan het oordeel. Het is niet onmogelijk dat de gemeten verschillen in warmteproductie te wijten zijn aan verschillen in omgevingstemperatuur. Maar geen mens die het met zekerheid kan zeggen zonder de waarheid geweld aan te doen.

Deze tekortkomingen van praktijkmetingen zoals hogerop beschreven kunnen enkel ondervangen worden wanneer een hele stapel metingen, vergaard onder uiteenlopende, goed beschreven en vooral goed gEMETEN omstandigheden verspreid over meerdere jaren, beschikbaar zijn. Zo had een systematische registratie van vluchtresultaten, terugkomstpercentages, uitval, verzorging, huisvesting tijdens een transport (dieren per mand en mandtype), type van transportcontainer, temperatuurmetingen binnen in de container tijdens en na een transport, klimatologische omstandigheden voor, tijdens en na de lossing, ect. een schat aan gegevens opgeleverd, niet verzameld in het laboratorium, maar toch nuttig als basis voor wetenschappelijk verantwoorde uitspraken. Een andere wetenschapsdiscipline, de epidemiologie, laat immers toe toch wetenschappelijk verantwoorde uitspraken te doen op basis van gegevens verzameld in de praktijk. Een klassiek toepassingsgebied van deze discipline is de menselijke gezondheidszorg, waarbij op basis van gegevens over grote aantallen mensen geprobeerd wordt een verband te leggen tussen bepaalde ziekten en aandoeningen (kanker, hart-en vaatziekten, etc.), en bepaalde gedrags- of voedingspatronen (roken, cholesterol in de voeding, etc.).

Terugkerend naar het duiventransport, behoeft de vaststelling dat epidemiologisch onderzoek in dit geval geen uitkomst biedt hopelijk geen verdere toelichting meer: er zijn absoluut onvoldoende gegevens beschikbaar, en praktische beperkingen maken het onmogelijk om binnen een bestek van enkele jaren alsnog deze gegevens te kunnen verzamelen.

Waarbij de kanttekening moet geplaatst worden dat ook epidemiologisch onderzoek niet kan zonder experimenteel onderzoek: ze vullen elkaar aan.

2.2.6.3. Waarschijnlijkheid

"Niets is geheel waar, en waarschijnlijk zelfs dat niet" schijnt Multatuli ooit geschreven te hebben, en ook wetenschappelijk onderzoek kan geen sluitende, 100% zekere uitspraken leveren. Maar onderzoek laat wel toe om het oncontroleerbare toeval uit te schakelen, zodat niet met 100% zekerheid, maar wel met een grote waarschijnlijkheid (95% zeker, en liefst nog meer), uitgemaakt kan worden of verschijnsel A en B totaal niets met elkaar te maken hebben, dan wel of A en B logisch met elkaar in verband staan (wat die logica dan wel moge zijn is weer een ander verhaal). Vaststellingen zijn geen besluiten, en het feit dat dingen tezelfdertijd gebeuren houdt helemaal niet in dat ze ook verband houden met elkaar.

Een besluit kan enkel genomen worden wanneer een duidelijk en ondubbelzinnig inzicht bestaat in de logische samenhang tussen de fenomenen die waargenomen worden.

In ons geval kan dus enkel een uitspraak gedaan worden over de samenhang tussen warmteproductie en omgevingstemperatuur wanneer wijzigingen in de warmteproductie met hoge betrouwbaarheid kunnen worden toegewezen aan veranderingen in de omgevingstemperatuur, en niet aan andere factoren. Dit houdt in dat alle factoren die veranderen tijdens een meting, maar waarvan het effect op de warmteproductie niet nauwkeurig in te schatten is, slechts mogen verschillen in datgene waarvan men het effect wil onderzoeken. In dit geval dus de omgevingstemperatuur.

2.2.6.4. Onderzoeksresultaten en praktijkadviezen.

Staalharde bewijzen voor de geldigheid van de onderzoeksresultaten onder alle mogelijke transportcondities zijn er niet. Kritische opmerkingen uit de praktijk dat laboratoriumproeven een vereenvoudiging zijn van de complexe praktijksituatie, zodat proefresultaten niet zonder omwegen toepasbaar zijn in de praktijk, kunnen dan ook op begrip rekenen. Deze bedenkingen kunnen echter op twee manieren gerelativeerd worden. In de eerste plaats laat wetenschappelijk onderzoek, in de loop der jaren door collega's over de hele wereld verricht op gelijkaardige of nauw verwante onderzoeksgebieden, toe de gevonden resultaten in een breder kader te plaatsen. En, belangrijker nog, door de praktijkomstandigheden zoveel mogelijk na te bootsen in de omgeving en de omstandigheden waarin de experimenten plaatsvinden, worden de verschillen tussen laboratorium en praktijk niet weggewerkt, maar wel sterk verkleind.

Een combinatie van beide maakt dat, met een zekere veiligheidsmarge, zinvolle adviezen verstrekt kunnen worden, die ook in de praktijk hun waarde zullen bewijzen.

2.2.6.5. De onderzoeksopzet

De vraag "Wat is de optimale omgevingstemperatuur voor duiven tijdens transport" lijkt eenvoudig, maar roept direct een andere vraag op: "Onder welke omstandigheden?". De optimale omgevingstemperatuur is geen absoluut gegeven, maar hangt af (of kan afhangen) van een groot aantal factoren: luchtsnelheid, lichamelijke toestand van het dier (leeftijd, geslacht, gezondheid, voeropname etc.), bedekking van de mand, hoeveelheid activiteit of onrust in de mand, luchtvochtigheid, constante dan wel wisselende temperatuur, aantal dieren in de mand, waterbeschikbaarheid, en zo voort. De basis voor al het verdere onderzoek vloeit in feite voort uit de theorie van de warmtehuishouding, zoals geschetst in paragraaf 2.2.2: de zoektocht naar de relatie tussen omgevingstemperatuur enerzijds en warmteproductie en waterverdamping anderzijds, met een optimale temperatuurzone als resultaat. Wanneer deze relatie bepaald wordt onder omstandigheden die nauw aansluiten bij de praktijk, dan levert dit een zinvolle basis, een fundament, van waaruit de vraagstelling kan worden verfijnd, zodat de resterende omgevingsfactoren, die mogelijk een invloed hebben, onderzocht kunnen worden.

De manier waarop deze relatie wordt bepaald is klassiek. De dieren worden gedurende een bepaalde tijd blootgesteld aan een constante omgevingstemperatuur, waarbij de warmteproductie wordt gemeten. Deze behandeling wordt herhaald met onderling volkomen

vergelijkbare dieren, maar wel bij andere omgevingstemperaturen, totdat het hele temperatuursgebied beneden, binnen en boven de thermoneurale zone is onderzocht. Wanneer dan de gemeten waarden voor de warmteproductie in verband gebracht worden met de overeenkomstige omgevingstemperatuur, en in een grafiek worden geplaatst zoals bv. in Fig. 2.2, dan kunnen alle belangrijke gegevens worden berekend: de OKT, de BKT, de maximale isolatie, de warmteproductie in het thermoneurale gebied, de thermoneurale zone en de hittebelastingscoëfficiënt.

Het spreekt voor zich dat, voor wat betreft de transportpraktijk, vooral de BKT en de HBC van belang zijn. Het is vooral een hoog oplopende omgevingstemperatuur die voor problemen zorgt.

Toch kunnen, zelfs al in dit basisexperiment, enkele onderzoekswaardige factoren worden meegenomen, zonder in de hogerop beschreven praktijkchaos te vervallen. Een doordachte proefopzet en een gemotiveerde keuze van de onderzoeksfactoren liet toe 2 extra factoren te betrekken in het basisexperiment, nl. de factoren "Leeftijd" en "Waterbeschikbaarheid".

Vanuit de praktijk komt immers de vaststelling dat de conditie jonge duiven, teruggekeerd op het hok, aanzienlijk slechter is dan die van oude duiven. Een antwoord op de vraag of jonge duiven een andere optimale temperatuur hebben dan oude duiven is dan ook van direct belang voor de duiven. Ook wetenschappelijk is er een reden aanwezig om dit "leeftijdseffect" te verwachten: uit onderzoek bij jonge dieren van andere diersoorten is bekend dat ze een grotere warmteproductie hebben dan volgroeide, oudere dieren. Maar hoe meer warmte geproduceerd wordt, hoe meer warmte een dier moet kwijtraken: anders loopt zijn lichaamstemperatuur te hoog op. Wanneer nu door hoge omgevingstemperaturen de afgifte van warmte wordt bemoeilijkt, zullen dieren met een hogere warmteproductie (zoals jonge dieren) vlugger in de problemen komen. Hun BKT zou dus lager kunnen zijn: ze zijn misschien minder bestand tegen hoge omgevingstemperaturen dan oudere dieren.

Een andere factor die onmiddellijke aandacht verdient vloeit onmiddellijk voort uit de algemene theorie van de warmtehuishouding: de invloed van waterbeschikbaarheid op de optimale omgevingstemperatuur van duiven. De meeste problemen met duiventransporten treden immers op tijdens de zomermaanden bij hoge temperaturen. Het verstrekken van water (wanneer, hoe vaak, op welke manier) is in de huidige transportpraktijk nog steeds aan zware discussie onderhevig. Vanuit Fig. 2.2 is opgemerkt dat de verdamping van water (afkoelend effect!) sterk stijgt naarmate de omgevingstemperatuur toeneemt. De voorraad water waarover een dier beschikt is echter beperkt. Het lijkt dus nuttig om te onderzoeken of een duif beter met hoge omgevingstemperaturen om kan gaan wanneer ze in de gelegenheid wordt gesteld om haar watervoorraad op peil te houden.

Ook is bekend dat dieren gewicht verliezen tijdens een transport. Bij duiven is het echter niet bekend in welke mate dit verlies afhangt van de omgevingstemperatuur, en waaruit dat gewichtsverlies precies bestaat: bestaat het alleen uit water, of wordt er ook lichaamswefsel afgebroken? En, indien er lichaamswefsel wordt verbrand, is dit dan energie (vet), stikstof (eiwit), of beide? Wanneer de overweging moet worden gemaakt of voer- en voersamenstelling tijdens transport belangrijk genoeg zijn om bij voorrang onderzocht te worden in toekomstige proeven, dan is het antwoord op deze vraag erg belangrijk. Verliezen

van vet en eiwit kunnen dan misschien tegengegaan worden door het verstrekken van vet- of energierijk voer.

Verder is de vraag van belang in hoeverre postduiven kunnen herstellen van een hittebelasting. Hierbij staat het voorbeeld voor ogen dat duiven na een transport van 1 dag op de losplaats aankomen, waarbij in sommige wagens water werd gegeven tijdens de rit, en in andere wagens niet. Wanneer nu de weersomstandigheden ervoor zorgen dat de vlucht met een dag wordt uitgesteld, zodat alle duiven gedurende lange tijd de gelegenheid krijgen om water op te nemen, is deze extra rustdag dan voldoende om alle verschillen na transport weg te werken? Uit de oriënterende Orléans-metingen bleek dit immers niet het geval te zijn.

Na afloop van de huidige onderzoeksfase zullen dus de volgende vragen beantwoord kunnen worden voor postduiven, gehouden onder transportcondities:

1. Heeft de leeftijd invloed op de Bovenste Kritieke Temperatuur?
2. Heeft de beschikbaarheid van water invloed op de Bovenste Kritieke Temperatuur?
3. Zijn jonge en oude postduiven even afhankelijk van waterbeschikbaarheid, of wordt de vermoedelijke wijziging in Bovenste Kritieke Temperatuur door waterverstrekking ook beïnvloed door leeftijd?
4. Wat is de invloed van temperatuur, leeftijd en waterbeschikbaarheid op de verliezen in lichaamsgewicht, en op de samenstelling van dit gewichtsverlies?
5. Worden duiven met de beschikking over water tijdens de tweede dag van een 48u-blootstelling aan een constante temperatuur nog steeds beïnvloed door het al dan niet beschikbaar zijn van water gedurende het eerste etmaal?

Hoofdstuk 3: MATERIAAL EN METHODEN

3.1. Inleiding.

Wanneer de resultaten van wetenschappelijk onderzoek worden gepresenteerd, dan is het taaiste onderdeel van de presentatie vaak ook het belangrijkste deel: het hoofdstuk "Materiaal en Methoden". Het leesmateriaal is niet bepaald gemakkelijk, maar desondanks is geprobeerd om het geheel zo leesbaar mogelijk te houden, met waar mogelijk een verwijzing naar de praktijk. De werkelijk technische details zijn echter niet achterwege gelaten: zij moeten de wetenschappelijk meer dan gemiddeld geschoolde lezer de mogelijkheid bieden om de wetenschappelijke waarde van het geleverde werk in te schatten.

In dit hoofdstuk worden immers, tot in de details, de opzet en de uitwerking van het onderzoek beschreven. De bedoeling hiervan is tweeledig: in de eerste plaats biedt het de mogelijkheid aan andere onderzoekers om de gepresenteerde resultaten in hun eigen laboratorium te controleren. Wanneer zij in de verleiding zouden komen om de experimenten over te doen, met de werkwijze zoals beschreven in dit rapport bij wijze van kookboek ernaast, dan moeten hun resultaten in grote lijnen overeenkomen met die in het rapport. Het tweede doel van een uitgebreid beschreven werkwijze is nog belangrijker: het biedt andere wetenschappers de mogelijkheid te beoordelen of de gevolgde werkwijze en de gebruikte proefopzet "goed" zijn, in die zin dat ze een goed antwoord kunnen geven op de vragen die door middel van het onderzoek beantwoord moeten worden.

In dit hoofdstuk zetten we dus uiteen hoe het onderzoek is aangepakt: met welke dieren gewerkt werd, hoe ze zijn verzorgd en gehuisvest, op welke manier de metingen zijn uitgevoerd, de wijze waarop de resultaten zijn verwerkt. Ook wordt een beeld geschetst van de testexperimenten die voorafgingen aan de werkelijke proef, en van de gevolgen hiervan voor de uiteindelijke proefopzet.

3.2. Duiven

Een dierproef uitgevoerd volgens de regels van de kunst eist dat de voorgeschiedenis van alle dieren, gebruikt in de experimenten, dezelfde is. De eigenschappen van een dier, de reacties van een dier op experimentele omstandigheden, worden niet alleen bepaald door de eigenschappen overgeërfd van de ouders, maar ook door wat het dier heeft meegemaakt vanaf de bevruchting tot op het ogenblik waarop de proef start. Om die reden wordt meestal gekozen voor dieren afkomstig van hetzelfde bedrijf, van dezelfde leeftijd en hetzelfde geslacht.

Niet bij alle onderzoeken met dieren is dit mogelijk: het onderzoek naar de omgevingsbehoeften van postduiven vormt hiervan een voorbeeld. Want lang voordat de eerste duiven een onderkomen vonden op de proefaccommodatie van de Landbouw Universiteit lagen al twee voorvereisten, twee voorwaarden, vast:

1. de onderzoeksomstandigheden moeten zoveel mogelijk overeenkomsten vertonen met de praktijk: de metingen moeten dus gebeuren aan in groep gehuisveste duiven;
2. de duiven worden slechts 1 keer gebruikt in dezelfde proef, omdat gewenning aan het laboratorium de resultaten ongewenst kan beïnvloeden.

Een simpel rekensommetje, uitgaande van 10 omgevingstemperaturen, 2 onderzoeksfactoren elk op 2 niveaus met 2 herhalingen brengt ons op $10 \times 2 \times 2 \times 2 = 80$ experimenten. Wanneer voor ieder experiment 20 duiven aangevoerd worden, dan brengt dit ons op een totaal van minimaal 1600 dieren. "Minimaal", want technische en andere problemen zullen ongetwijfeld maken dat meer experimenten noodzakelijk zijn dan op papier was voorzien. Een duivenliefhebber is geen kippenfokker, en de mogelijkheid om alle duiven van 1 liefhebber te betrekken was dan ook afwezig. Bovendien zou het vanwege de N.P.O. een aanzienlijke financiële inspanning vragen om deze duiven in, zeg maar april of mei, te kopen bij liefhebbers op het hok.

Het is derhalve geen toeval dat de proef werd uitgevoerd in de maanden augustus, september en oktober, maanden waarin op ieder hok de "overbodige" duiven worden uitgeselecteerd, en dus de enige periode van het jaar waarin een onderzoek van deze omvang betaalbaar is.

De duiven, gebruikt in ons onderzoek, werden onder toezicht van de N.P.O. geleverd door een handelaar en duivenliefhebber die reeds jaren optreedt als verzamelpunt voor "marktrijpe" dieren. Na het onderzoek keerden de duiven ook weer terug naar deze leverancier, zodat de proefaccommodatie van de Landbouw Universiteit alleen een omweg was in het normale verloop.

Deze werkwijze had enkele grote nadelen:

1. de hokken van herkomst van de dieren en hun voorgeschiedenis (vaccinaties, aantal vluchten, vliegprestaties, huisvesting en verzorging, e.d.) waren onbekend;
2. een vaste verhouding tussen doffers en duivinnen in de experimenten was niet mogelijk, omdat het aantal duiven, vooral vanaf eind september, slechts met de grootste inspanningen in de gevraagde aantallen geleverd konden worden;
3. de precieze leeftijd van de duiven was niet bekend. Enkel het jaartal op hun identificatiering kon gebruikt worden als informatiebron.

Maar wanneer deze nadelen vooraf bekend zijn, dan biedt dit de mogelijkheid uitwegen te verzinnen, om mogelijke nadelige effecten op de proefresultaten zo klein mogelijk te houden. En het bleek dat via een goed geplande aanvoer en een nauwe en vlekkeloze samenwerking met de leverancier nog een aantal dingen konden worden rechtgezet. Het eerste nadeel, het grote verschil in voorgeschiedenis tussen de duiven, werd opgevangen door de vogels 7 tot 10 dagen voor ze in een experiment werden opgenomen naar de Landbouw Universiteit te halen. In de tijd tussen aankomst en experiment hadden alle duiven dezelfde huisvesting en dezelfde verzorging,

en bestond de mogelijkheid om eventuele probleemgevallen (zieke of erg zwakke dieren) uit de groep te verwijderen.

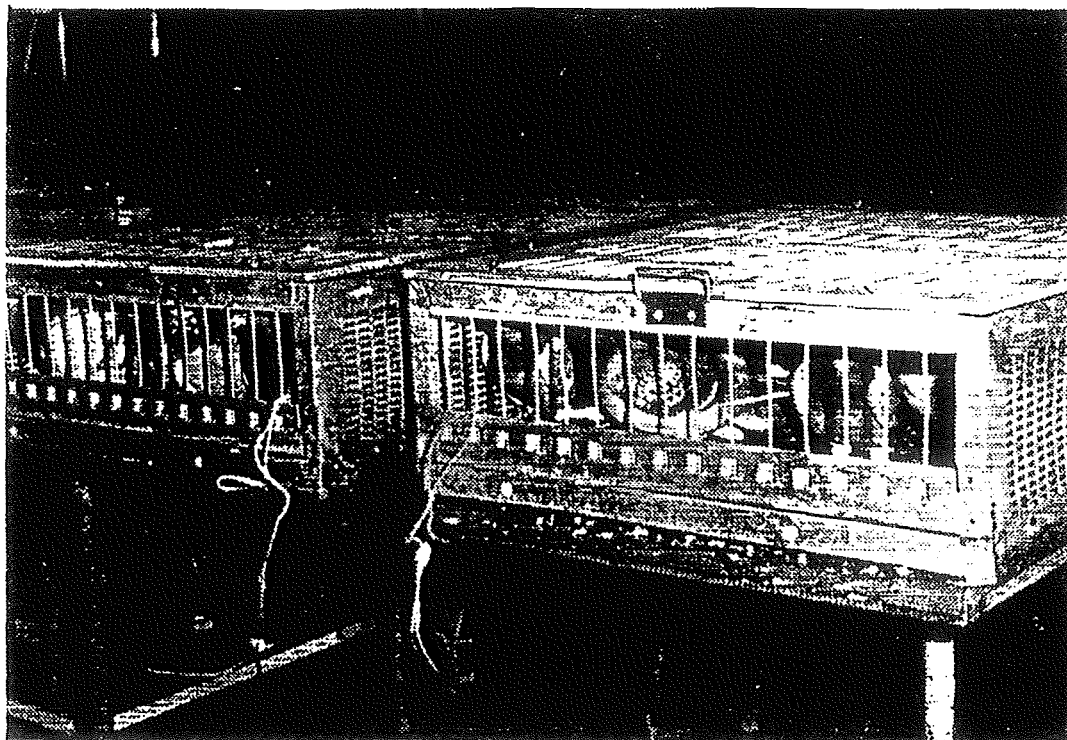
Bij het tweede nadeel werd de hulp ingeroepen van de vuistregel "door loting krijgen systematische effecten een toevalskarakter", in begrijpelijk Nederlands: als vermoed wordt dat een factor de proefresultaten kan verstoren (in onze situatie bv. het aantal doffers en duivinnen in een groep), zorg er dan voor dat ieder deeltje van de proef even veel (of even weinig) verstoord wordt door het toeval in te roepen. Door loting (een toevalsgewijze toewijzing van een dier aan een bepaalde proefbehandeling) worden mogelijkerwijs storende invloeden over alle behandelingen verdeeld. Dit ging als volgt in zijn werk: per experiment werd gestart met 20 duiven. De duiven werden per leeftijd (jong of oud) aangevoerd in groepen van 60 dieren. Duiven met voetring uit 1991 werden ondergebracht in de leeftijdsklasse "JONG", duiven met een voetring ouder dan 1991 kwamen in de leeftijdsklasse "OUD". Vooraf werden ringen klaargelegd met drie verschillende kleuren, bv. groen, wit en blauw. Duif 1 werd uit de mand gehaald, geregistreerd, en voorzien van een groene ring. De tweede duif onderging dezelfde behandeling, maar kreeg een witte ring, terwijl de derde duif een blauwe ring werd omgeklikt. Waarna het verhaal werd herhaald, tot alle 60 duiven waren ondergebracht in 1 van 3 kleurgroepen van 20 dieren. En aan iedere kleurgroep werd vervolgens 7 tot 10 dagen later een behandeling toegekend. Waarom zo moeilijk als het ook makkelijk kan (de eerste 20 duiven de groen, de volgende 20 wit en de laatste 20 blauw)? Omdat de kans groot is dat de rustige duiven zich eerst laten pakken, zodat de eerste groep van 20 duiven vooral uit rustige vogels zou bestaan, en de laatste groep vooral uit onrustige dieren. Terwijl nu, behoudens erg veel pech, beide groepen ongeveer in dezelfde verhouding aanwezig zullen zijn in iedere groep. De mogelijke invloed van het leeftijdsverschil tussen duiven binnen één leeftijdsklasse tenslotte werd verkleind door het vrij grote aantal duiven per groep: indien binnen een mand van 15 tot 20 duiven een duif zit die erg afwijkend reageert, dan heeft dit over de hele groep genomen veel minder effect bij 20 dieren dan bij 5 dieren.

3.3. Huisvesting en verzorging voor het experiment: het buitenhok

In afwachting van de experimenten, werden de duiven na registratie en het aanbrengen van de kleurringen overgebracht naar het buitenhok. Dit hok, uitgevoerd in geïmpregneerd hout en in opdracht van de NPO geleverd door een gespecialiseerde firma, bestaat uit vijf compartimenten met ieder ruimte voor 60 duiven. Ieder compartiment bevat naast een nachthok met daarin zestig zithokjes en 2 voerbakken, ook een voliëre omspannen met gaas, met 2 zitplanken en 2 waterbakken. Het nachthok is afsluitbaar via half-open roldeuren met spijlen. Nachthok en voliëre meten elk 2 x 2 x 2 meter (lengte x breedte x hoogte), wat de afmetingen per compartiment op 4 x 2 x 2 meter brengt. De bodem bestaat uit houten roosters. De duiven werden per leeftijd en per 60 dieren losgelaten in een compartiment.

Direct na aankomst kregen de dieren wel voer, maar geen water.

Bedoeling was dorst op te wekken bij de dieren zodat ze de volgende morgen via het drinkwater gevaccineerd konden worden tegen Paramyxovirus.



Figuur 3.1. Aangepaste transportmanden, gebruikt in het onderzoek naar de klimaatbehoeften van postduiven. Voor de duiven is de aanpassingsperiode van een nacht achter de rug, waarna ze worden overgebracht naar de klimaat-respiratiecellen.

Verder werden de dieren, op advies van de begeleidende dierenarts, niet gevaccineerd of behandeld: voordat door vaccinatie een beschermend effect (een verhoogde weerstand) optreedt, gaat eerst een periode van verminderde weerstand vooraf. Deze daling in weerstand, gecombineerd met de stress waaraan de dieren sowieso al werden blootgesteld (transport naar Wageningen, nieuwe omgeving, hoge dichtheid in de mand, rui, etc.) zou waarschijnlijk meer schade toebrengen dan goeds. Na de experimentele behandeling werden de dieren overigens teruggenomen door de leverancier. De verblijfstijd op het hok was dan voor de meeste ziekten te kort om te kunnen genieten van de beschermende effecten van een eventuele vaccinatie. Het voer dat werd verstrekt was een gangbaar standaardmengsel met vooral gerst, maïs, erwten en sorghum. Tweemaal per dag werden de dieren gevoerd. De voergift was zodanig dat de bak leeg was bij de volgende voerbeurt. Vers water was steeds beschikbaar.

3.4. Huisvesting en verzorging tijdens het experiment

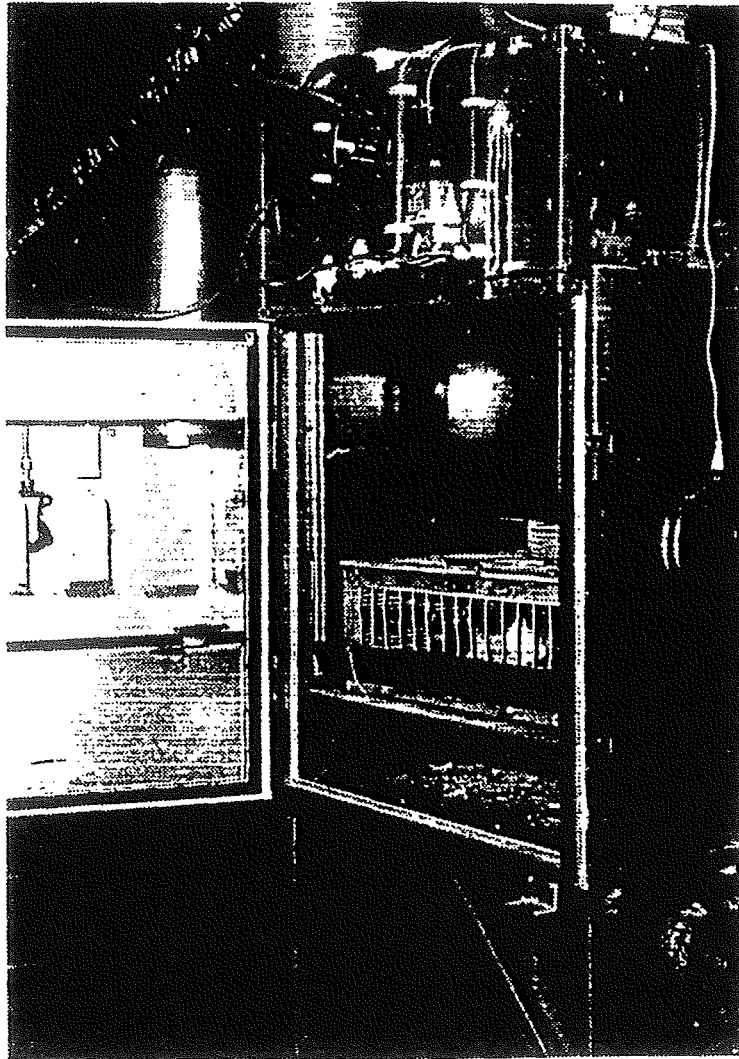
De "normale" hokperiode voor de duiven werd afgesloten met de ochtendvoerbeurt op de dag voorafgaand aan de start van de experimentele behandeling. Hun normale voermengsel werd dan vervangen door zuivere maïskorrel. Wanneer de duiven de gelegenheid hebben zelf hun menu samen te stellen, zoals bij een voermengeling, zal niet iedere duif voor hetzelfde voer kiezen (Moon and Zeigler, 1979). Bij eenzelfde hoeveelheid opgenomen voer zal iedere duif dus een andere kropinhoud hebben, die verschillend is in eiwit- en energiesamenstelling. Maar één van de doelstellingen van het onderzoek was na te gaan waaruit het gewichtsverlies van een duivelichaam tijdens transport bestaat, m.a.w. uit water, eiwit en/of energie. Wanneer nu de inhoud van het spijsverteringskanaal verschillend is tussen dieren, dan kan bij een analyse van het volledige lichaam niet worden uitgemaakt waaraan mogelijke verschillen in energie- en eiwitinhoud te wijten zijn: aan verschillen in lichaamssamenstelling, of aan verschillen in voer aanwezig in het spijsverteringskanaal. Het was dus noodzakelijk om de dieren deze selectiemogelijkheid te ontnemen, om er zeker van te zijn dat iedere duif voer van dezelfde samenstelling op zou nemen. Waarom dan maïs, en geen erwten? Deze keuze was eerder gebaseerd op praktische dan op wetenschappelijke gronden. Uit gesprekken met enkele duivenliefhebbers bleek een lichte voorkeur voor maïs, omdat het volgens hen vaker als voer wordt verstrekt tijdens transport dan erwten.

Na de namiddagvoerbeurt werden vervolgens 2 kleurgroepen van 20 duiven gevangen, en overgebracht naar het klimaat-respiratie-laboratorium. Hier werd elk van de 2 groepen overgebracht in een aluminium transportmand (zie Fig 3.1) met buitenafmetingen 90 x 70 x 25 cm (lengte x breedte x hoogte).

Deze praktijkmanden waren smaller gemaakt i.v.m. de afmetingen van de klimaat-respiratiecel. De bodem bestond uit een hard kunststof-rooster met ruitvormige openingen van 1 x 1 cm, en de afneembare bovenkant was vervaardigd uit een afneembare triplex afdekplaat met ovale openingen van 2x8 cm. Via een verplaatsbaar tussenschot, ook uitgevoerd in aluminium, kon de binnenruimte van de mand naar believen verkleind worden, om zo de gewenste oppervlakte per dier te bereiken. Wanneer 15 duiven in de klimaat-respiratiecel geplaatst werden, dan werd de binnenruimte verkleind tot 60 x 70 cm (lengte x breedte). Bij 18 duiven bedroeg de beschikbare binnenruimte 72 x 70 cm. In beide gevallen levert dit 280 cm² beschikbare oppervlakte per dier, een gemiddelde waarde uit metingen verricht tijdens de nationale Orléans-wedvlucht in 1989. Indien een tweedaagse temperatuurbehandeling werd uitgevoerd waren de tweede dag slechts 14 duiven in de mand aanwezig. Bij een mandgrootte van 60 x 70 cm hadden deze dieren dus 300 cm² oppervlakte ter beschikking. Na het wegen van de duiven werden drinkgootjes aan de mand gehangen, waarna de duiven tot de daarop volgende morgen gelegenheid kregen te wennen aan de mand. Pas dan werden de manden in één van beide klimaat-respiratiecellen geplaatst.

Deze aanpassingsperiode van één nacht werd ingevoerd om de stress ten gevolge van het vangen en het overbrengen naar een nieuwe omgeving, te laten wegebben voor de start van de

warmteproduktiemetingen. Stress verhoogt immers de warmteproductie, zodat onze hoofddoelstelling, namelijk de meting van het effect van de omgevingstemperatuur op de warmteproductie, niet kan worden gehaald: de gemeten warmteproductie is dan immers de som van een temperatuurseffect en een stresseffect.



Figuur 3.2. Geopende klimaat-respiratiecel met een transportmand en duiven na afloop van de respiratieperiode. Twee drinkgootjes zijn aanwezig. De temperatuurvoeler (niet zichtbaar) is bevestigd vlak boven de dieren door middel van een kleine houten constructie (doosje zichtbaar boven op de mand).

3.5. De klimaat-respiratiecellen.

Foto's van de klimaat-respiratiecellen zijn weergegeven in Fig. 3.2. In de naam "Klimaat-respiratie-cel" ligt reeds de functie vervat: het is een van de buitenwereld geïsoleerde ruimte (een cel) waarin het klimaat naar wens kan worden ingesteld, en waarin de respiratie, dus de ademhaling, van de in de cel aanwezige dieren kan worden gemeten. In deze cel wordt de lucht continu ververst, maar de hoeveelheid lucht die door de cel stroomt wordt nauwkeurig geregistreerd. Verder worden om de 9 minuten de concentraties zuurstof (O_2) en koolstofdioxide (CO_2) bepaald van zowel de ingaande als de uitgaande lucht, om zo de samenstelling van die lucht te achterhalen.

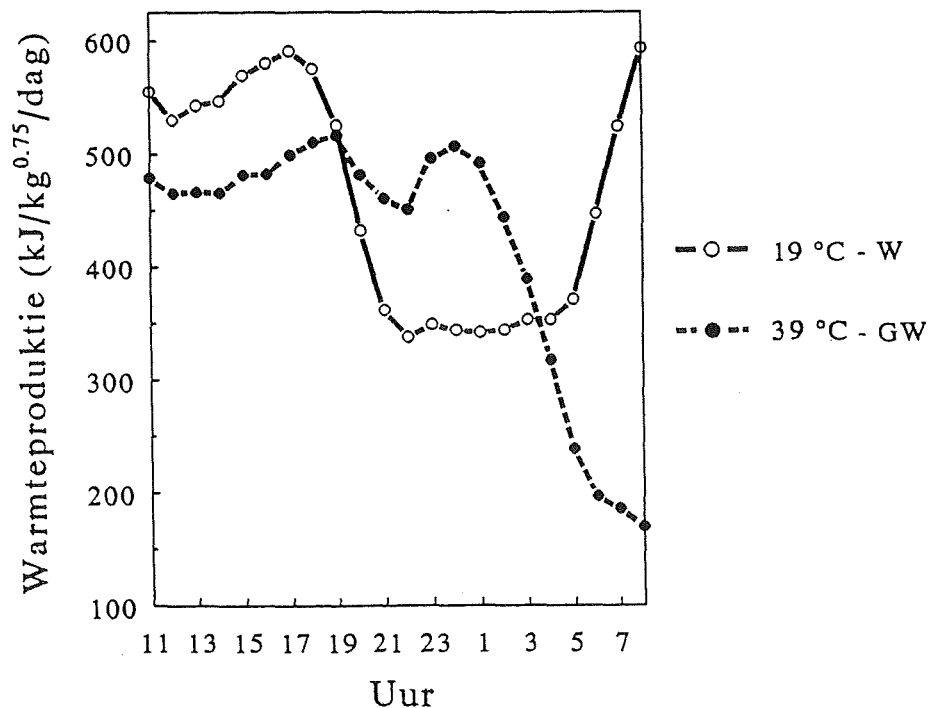
Deze 2 bronnen van informatie, nl. de hoeveelheid lucht die in de cel komt en de samenstelling van die lucht voor en na passage door de cel (dus bij de dieren) maakt het mogelijk te berekenen hoeveel zuurstof die dieren verbruiken bij het ademen, en hoeveel koolstofdioxide ze daarbij produceren.

3.6. De proefopzet: voorgeschiedenis en voorexperiment

Het hoofddoel van de eerste onderzoeksfase bestond uit de bepaling van het optimale temperatuursgebied van postduiven onder standaard transportcondities. Dit houdt in dat de warmteproductie bij verschillende omgevingstemperaturen moet worden gemeten. Welke minimum- en maximumtemperatuur in het onderzoek gehanteerd moest worden stond niet vast. De enige voorwaarde was dat de thermoneurale zone bepaald moest kunnen worden. Dit betekent dat het te onderzoeken temperatuursgebied moest bestaan uit die temperaturen welke samenvallen met de thermoneurale zone, aangevuld met temperaturen tot 5 à 10 °C beneden dan wel boven de thermoneurale zone. Maar het thermoneurale gebied van duiven onder transportcondities, en ook hun BKT, was nu eenmaal niet bekend, want dat was juist het onderwerp van onderzoek! Ook de wetenschappelijke literatuur verschaftte weinig nuttige informatie: de in de literatuur beschreven experimenten waren stevast uitgevoerd met individueel gehouden dieren, bij meetperiodes die niet langer duurden dan een paar uur (Calder en Schmidt-Nielsen, 1967; Saarela en Vakkuri, 1982).

Enkele richtinggevende voor-experimenten leken dan ook nuttig om na te gaan of de, door de NPO, voorgestelde bovengrens van 47 °C realistisch was. Het concept-proefplan, zoals het in 1990 in overleg met de NPO werd opgesteld, voorzag immers in een proef met metingen bij 10 temperaturen binnen het bereik van 15 tot 47 °C. Hierbij werd uitgegaan van de praktijksituatie dat de temperatuur binnen een container soms zulke hoge waarden kan bereiken. Om te testen of dit voorstel uitvoerbaar was werd een voorexperiment uitgevoerd, waarbij 30 jonge duiven verdeeld werden over 2 kunststof kippentransportkranen. Deze dieren werden na een nacht aanpassing aan elkaar en aan de mand in de klimaat-respiratiecellen geplaatst.

Een eerste groep van 15 dieren werd gedurende 23 uur blootgesteld aan een omgevingstemperatuur van 23 °C, met de beschikking over water. De andere duiven werden gehuisvest bij 43 °C, zonder water. Na openen van de respiratiecellen bleken de 23 °C-dieren in goede conditie te verkeren, met een gemiddeld gewichtsverlies over de totale respiratieperiode van 3.2 %. De dieren hadden duidelijk water opgenomen, en zagen er verder goed uit. De 43 °C-groep daarentegen bevatte nog 2 levende dieren, waarvan 1 dier alsnog stierf na het verwijderen uit de cel. Het gemiddelde gewichtsverlies over alle dieren, dode en levende, bedroeg 17%. Bij analyse van de warmteproduktiemetingen bleek dat vanaf 15 uur na start van de blootstelling (2 uur 's nachts) de warmteproductie van de 43 °C-groep sterk daalde naar abnormaal lage waarden. De eerste duiven bezweken waarschijnlijk na het inzetten van deze daling in de warmteproductie.



Figuur 3.3. Verloop in warmteproductie tijdens experiment 1 (proefnummer 1).
(GW: duiven zonder beschikking over water; W: duiven met beschikking over water)

Op basis van dit voorexperiment werd de proefopzet aangepast: een temperatuurgebied tussen 15 en 41 °C. Op 12 augustus 1991 werd van start gegaan met de hoofdexperimenten, waarbij in 1 cel de dieren gehuisvest werden bij 19 °C met water ter beschikking, terwijl de dieren in de andere cel zonder water werden blootgesteld aan 41 °C.

De resultaten van de warmteproductiemetingen zijn grafisch weergegeven in Fig. 3.3.

Het verloop voor deze 41 °C-groep was vergelijkbaar met dat van de 43 °C-groep uit het voorexperiment: na 14 tot 15 uur blootstelling daalt de warmteproductie sterk. Bij het openen van de cel waren alle dieren waren dood, met een gemiddeld gewichtsverlies bij het openen van de cellen van 18.5%.

Na deze vaststellingen werd besloten het temperatuurgebied aan te passen door de bovengrens te verlagen tot 39 °C.

3.7. De proefopzet

Zoals weergegeven in Tabel 3.1, werd het effect van leeftijd en waterbeschikbaarheid op de temperatuurbehoefte van postduiven onderzocht door experimenten uit te voeren bij 10 constante temperatuurniveaus in een klimaat-respiratiecel. Ook de relatieve luchtvochtigheid (RV) is aangeduid: deze bedroeg 70 % t.e.m. 35 °C. Op basis van vroegere experimenten met ééndagskuikens werd het absolute vochtgehalte van de lucht boven 35 °C gelijk gehouden aan dat van lucht bij 35 °C met een RV van 70%. Doordat warme lucht relatief meer vocht *kan* bevatten, zal deze RV bij temperaturen boven 35 °C dan ook dalen. De lengte van de temperatuurbehandeling is eveneens weergegeven in Tabel 3.1: de normale verblijfsduur in de klimaat-respiratiecel bedroeg 1 dag zowel voor jonge als voor oude dieren. Hierbij werden telkens 15 duiven in een mand geplaatst.

Om een antwoord te krijgen op de vraag of duiven tijdens een tweede dag in de klimaat-respiratiecellen volledig herstellen van de effecten van wateronthouding gedurende de eerste dag waren ook tweedaagse meetperiodes nodig. Zoals blijkt uit Tabel 3.1 gebeurde dit bij oude duiven, en wel bij 23, 31 en 37 °C. Deze duiven werden de eerste dag behandeld volgens het normale proefschema (water of geen water), terwijl gedurende de tweede dag alle dieren de beschikking kregen over water.

Per temperatuurniveau werden in totaal 8 metingen verricht, zoals blijkt uit Tabel 3.2. Tijdens het verblijf in de klimaat-respiratiecel was het licht uit tussen 20.30u en 7.30u.

Tabel 3.2. Overzicht van de behandelingen en aantal metingen per temperatuurniveau tijdens de eerste meetdag.

	Water	
	Niet beschikbaar	Beschikbaar
Leeftijd:	Jong	2 metingen
		(1 per klimaat-respiratiecel)
	Oud	2 metingen
		(1 per klimaat-respiratiecel)

3.8. De metingen

3.8.1. Warmteproductie

Bij een verbranding wordt zuurstof (O₂) verbruikt, en koolstofdioxide (CO₂) geproduceerd. Met gebruik van deze kennis kan de warmteproductie, afvalproduct van een verbranding, worden berekend wanneer de geconsumeerde hoeveelheden O₂ en de geproduceerde hoeveelheden CO₂ bekend zijn. De warmteproductie van postduiven kan berekend worden via de volgende formule:

$$\text{Warmteproductie} = 16.20 * \text{geconsumeerde O}_2 + 5.00 * \text{geproduceerde CO}_2$$

(Romijn en Lokhorst, 1961)

In dit rapport wordt de warmteproductie uitgedrukt in kiloJoule (1000 Joule) per kilogram metabolisch gewicht per dag (kJ/kg^{0.75}/dag).

"Joule" duidt op een energiewaarde (denk maar aan de voedingswaarde van levensmiddelen), en vervangt de verouderde eenheid "Calorie", waarbij 1 calorie gelijk staat met 4.186 Joule. Het metabolisch lichaamsgewicht van een dier wordt gevonden door zijn gewicht (in kilogram) te verheffen tot de macht "0.75". Via deze "kunstgreep" blijkt het mogelijk om dieren behorend tot verschillende diersoorten en van verschillende grootte en gewicht toch onderling te vergelijken qua energiemetabolisme (Luiting, 1991). Het gewicht wat in de berekeningen werd gebruikt was het duifgewicht op het ogenblik dat de dieren in de respiratiecel werden geplaatst. De toevoeging "per dag" gebeurt louter om de gevonden waarden met elkaar te kunnen vergelijken onafhankelijk van de duur van de meting. "Per uur" of "per seconde" zouden ook mogelijk geweest zijn.

3.8.2. Respiratoir Quotiënt (RQ)

Een tweede meetvariabele of parameter, het "respiratoir quotiënt" of RQ, kan direct worden afgeleid uit de geconsumeerde O₂ en de geproduceerde CO₂. De term "quotiënt" suggereert al dat de RQ afgeleid is van een deling, en wel van de verhouding tussen de geproduceerde CO₂, en de geconsumeerde O₂. Deze verhouding, die normaliter schommelt tussen 1.00 en 0.71, geeft informatie over de aard van de voedingsstoffen die verbrand worden. Direct na de maaltijd, wanneer vooral suikers worden verbrand, zal de RQ om en nabij 1 liggen. Bij vastende dieren daarentegen, die vooral lichaamsvet verbranden, ligt de RQ nauwelijks boven 0.71. Het verloop van de RQ in de tijd leert dus wanneer een dier begint met vasten. De RQ is ook een handig hulpmiddel gebleken bij het onderzoek naar het soort voedingsstoffen dat door een duif wordt verbruikt bij het vliegen. Bij het begin van de vlucht blijken dit vooral koolhydraten (suikers) te zijn, maar na deze opwarmingsfase daalt de RQ tot 0.71. Dit geeft aan dat een duif na een korte aanlooptijd overschakelt op de normale "brandstof" bij het lange afstand-vliegen, nl. vetten (Parker en George, 1974).

Omdat de RQ een verhoudingsgetal is tussen twee waarden, uitgedrukt in dezelfde eenheid, is de RQ een onbenoemd, eenheidsloos getal.

3.8.3. Haematocrietwaarde

Bloed wordt gekenmerkt door een "haematocrietwaarde", de verhouding tussen het volume rode bloedcellen in het bloed en het totale bloedvolume.

Voor de bepaling van de haematocrietwaarde wordt een beetje bloed uit de pootader van de duif opgezogen in een fijn buisje (capillair) voorbehandeld met een anti-stollingsmiddel. Daarna wordt dit buisje aan 1 uiteinde afgesloten, en gedurende 30 seconden gecentrifugeerd met een snelheid van 4000 toeren per minuut. Onder invloed van de middelpuntvliedende kracht wordt zo het bloed gescheiden in 3 bestanddelen, ieder met een eigen voorkomen: een kleurloze vloeistof (het plasma), de witte bloedcellen en de rode bloedcellen. Na centrifugatie kan dan de haematocrietwaarde afgelezen worden op een bijbehorende meetschaal.

In normale omstandigheden levert de haematocrietwaarde informatie over de gezondheidstoestand van het dier. Een lage waarde kan bv. wijzen op een zware infectie of ontsteking. Ook is het een maat voor de toename van de rode bloedlichaampjes: wanneer gedurende langere tijd (bv. enkele dagen) een verhoogde aanvoer van zuurstof nodig is, dan zal de haematocrietwaarde toenemen. Het is echter ook een maat voor de indikking van het bloed: naarmate meer vocht uit het bloed verdwijnt, verhoogt het relatieve aandeel van de rode bloedcellen in het totale bloedvolume, en dus de haematocrietwaarde. Het indikken van het bloed heeft tot gevolg dat het bloed minder vloeibaar wordt, en dus minder gemakkelijk kan worden rondgepompt door het hart, en minder goed de fijne vertakkingen van het bloedvatstelsel kan bereiken. Een hoge haematocrietwaarde duidt dus op dik bloed, wat op uitdroging wijst.

Omdat ook de haematocrietwaarde een verhoudingsgetal is, is het een onbenoemde waarde. Het wordt meestal uitgedrukt als percentage t.o.v. het totale bloedvolume.

In het experiment werd de haematocrietwaarde bepaald bij 19, 29, 33, 35 en 39 °C.

3.8.4. Lichaamstemperatuur

De lichaamstemperatuur van de duiven werd op twee manieren gemeten. De eerste, klassieke methode bestond hierin dat direct na het beëindigen van de respiratiemetingen enkele duiven uit de mand werden gehaald. Met behulp van een elektronische thermometer werd vervolgens de temperatuur gemeten in de cloaca van de vogel (de "rectaaltemperatuur"). Deze meting gebeurde bij 19, 29, 33, 35 en 39 °C.

Deze handelwijze brengt met zich mee dat slechts 1 meting per duif kan worden verricht, en dat ze slechts informatie geeft over de lichaamstemperatuur van de duif op het ogenblik van het openen van de klimaat-respiratiecel, niet over een vrij bewegende duif in een groep. Om ook informatie te krijgen over het verloop van de lichaamstemperatuur gedurende de respiratiemeting werden bij de tweedaagse respiratiemetingen (omgevingstemperatuur 23, 31 en 37 °C)

temperatuurzenders operatief geïmplanteerd bij 3 duiven per mand. De lichaamstemperatuur van de dieren werd nu continu gemeten via een antenne die in de respiratiecel was bevestigd, en de signalen doorstuurde naar een computer in het klimaat-respiratielaboratorium.

De in het onderzoek gebruikte temperatuurzenders hadden de grootte van een duiveï, en wogen ongeveer 12 gram. Vier dagen voor de start van het respiratiemeting werden de duiven geopereerd, waarbij de zender in de buikholte werd geplaatst (Jansen et al., 1992; Van der Hel et al., 1992). De dag na de operatie werden de geopereerde duiven teruggebracht naar het buitenhok, waarna ze weer op dezelfde manier behandeld werden als de andere duiven.

3.8.5. Activiteit

De beweging van de totale groep duiven in de mand werd gemeten via een inbraak-detector die bovenin de klimaat-respiratiecel is bevestigd. Dit apparaat meet via golven de veranderingen in de positie van de dieren in de mand: veel veranderingen in positie duiden op een hoge activiteit. Doordat de originele metalen bovenkant van de mand slechts kleine openingen heeft, en dus weinig golven doorlaat naar de duiven in de mand, werd halverwege het experiment besloten om de nauwkeurigheid van de metingen te verhogen door de bovenkant te vervangen door een vergelijkbaar afneembaar houten deksel met grotere openingen. Hout heeft als bijkomend voordeel dat het de golven minder weerkaatst, en dus de metingen minder verstoort.

3.8.6. Gewichtsverlies

De duiven werden individueel gewogen direct na het vangen in het hok (start voorperiode), vlak voor de start van de respiratiemeting, en na afloop van de respiratiemeting.

Bij een tweedaagse meting werden de duiven nog een vierde keer gewogen, namelijk na het beëindigen van de tweede respiratiemeting.

Bij het wegen werd iedere duif in een afsluitbare weegemmer geplaatst, en tot op 1 gram nauwkeurig gewogen op een laboratoriumweegschaal.

Het gewichtsverlies werd voor ieder dier afzonderlijk berekend uit het verschil tussen de diverse wegingen, en zowel absoluut (gram verschil t.o.v. begingewicht) als relatief (procentuele verhouding eindgewicht tot begingewicht) weergegeven.

3.8.7. Samenstelling gewichtsverlies

3.8.7.1. Inleiding.

Om de samenstelling van het gewichtsverlies te kunnen bepalen was het noodzakelijk een aantal duiven te euthanaseren. Per proefgroep werden, zoals reeds eerder vermeld, 20 dieren aangevoerd. Van deze 20 vogels kregen in totaal 7 dieren een injectie met T-61 om ze te doen inslapen. Drie dieren werden gedood onmiddellijk na de bepaling van het gewicht vlak voor de start van de respiratiemeting, en 4 duiven direct na de weging, onmiddellijk na afloop van de

respiratiemeting. Na afkoelen werden de dieren luchtdicht verpakt in plastic diepvrieszakken, en diepgevroren (-18 °C) bewaard tot op het ogenblik van de lichaamsanalyse.

De analyse moest gebeuren via een omweg: eerst wordt het te analyseren materiaal (de duif) verkleind en goed gemengd, zodat een analyse van een klein deeltje van dit gehomogeniseerd materiaal (een monster) een goed beeld geeft van de samenstelling van het totale materiaal.

Aan de analyse van alleen kleine deeltjes materiaal, in dit geval het lichaam van een duif, kleven nogal wat nadelen.

In de eerste plaats is de samenstelling van een lichaam niet gelijkmatig: veren hebben een totaal andere samenstelling dan lever, huid, beenderen of spierweefsel. Het is dus erg belangrijk dat materiaal goed gemalen en gemengd wordt, zodat monsters genomen uit het eindproduct onderling goed vergelijkbaar zijn qua samenstelling. En hier zit een deel van het probleem: harde delen zoals veren, nagels en snavels zijn moeilijk klein te maken, zodat bv. het ene monster wel een stuk snavel zal hebben, en het andere monster weer niet, met nadelige gevolgen voor de betrouwbaarheid en de onderlinge vergelijkbaarheid van de analyses. In de tweede plaats mag niet uit het oog worden verloren dat de proeven de gehele ruitijd omvatten (van augustus tot oktober), wat gevolgen heeft voor het totale aantal veren per duif. Veren zijn erg rijk aan drogestof en stikstof, zodat een klein verschil in het totale aantal veren per duif direct de analyseresultaten kan beïnvloeden. De kans was dus groot dat verschillen in bevedering ten gevolge van de rui een ongewenste invloed zouden hebben op de bepalingen van het stikstof- en drogestofgehalte. Ten derde kunnen de voeropname en de vertering verschillen van dier tot dier, zodat ook een verschillende inhoud van het maag-darm-kanaal de nauwkeurigheid van de analyseresultaten kan verstoren. Trouwens, het is ook erg moeilijk om maïs en granen die nog in de krop kunnen zitten goed te verkleinen: de karkassen mogen immers niet opgewarmd worden om verliezen van vocht, stikstof en energie te vermijden.

Maar tegenover deze voetangels kan de vaststelling worden geplaatst dat de verschillen in samenstelling t.g.v. de experimentele behandeling bij veren, poten, vleugels, staart en kop erg klein zullen zijn vergeleken met de rest van het lichaam. Van deze lichaamsrest bestaat meer dan 20% uit borststuk, waarin ook de belangrijkste spieren nodig voor het vliegen gelegen zijn. Het borststuk heeft als bijkomend voordeel dat het op een gelijkvormige en eenduidige manier kan worden uitgesneden, en dat het goed verkleind en gemengd kan worden. Om deze aannames te testen werd een proefanalyse uitgevoerd op 7 duiven die deze vooronderstellingen bevestigde.

De keuze voor de analyse van alleen het borststuk is dan ook verdedigbaar: het levert de beste resultaten op. Om toch een idee te hebben over de samenstelling van de rest van het lichaam (zonder kop, veren, poten en staart) is bij 1 op 5 duiven ook de rest van het karkas geanalyseerd. In deze paragraaf wordt de gevolgde werkwijze bij het analyseklaar maken van de karkassen uitvoerig beschreven.

3.8.7.2. Uitsnijden duiven.

De avond voor de uitsnijding werden de karkassen van de diepvriezer overgeplaatst naar een

koelkast (ongeveer 5 °C) om geleidelijk te ontdooien. De daarop volgende ochtend werden deze duiven gewogen tot op 0.1 g nauwkeurig. Vervolgens werden kop en poten verwijderd, waarna het lichaam van de vleugels en de staart werd ontdaan. Tenslotte werden veren, huid, onderhuids vetweefsel en krop verwijderd. Vervolgens werd een insnijding gemaakt aan de staartzijde van het borstbeen, om aansluitend het borststuk (sternum + humeri + scapulae + aangehechte spieren) vrij te prepareren van de ingewanden en het skelet (Chiasson, 1972).

Bij een volledige karkasanalyse werden beide delen apart verder verwerkt, hetzij als "borststuk", hetzij als "skelet". Het borststuk werd apart gewogen, en het skelet werd ofwel ook apart gewogen (bij 1 op 5 duiven), ofwel samen met de voorheen verwijderde delen gewogen als "lichaamsrest".

3.8.7.3. Vermalen lichaamsdelen.

Na weging werden de te vermalen delen overgebracht in een blender van roestvrij staal, en aangevuld met een afgewogen hoeveelheid leidingwater (0.01 gr nauwkeurig). De toegevoegde hoeveelheid water bedroeg ongeveer de helft van het borst-of skeletgewicht.

Het toegevoegde water verhoogde de vloeibaarheid, waardoor het vermalen gemakkelijker verliep. Voor en na vermalen werd de blender met inhoud gewogen, om de hoeveelheid morswater nauwkeurig te kunnen bepalen.

3.8.7.4. Bepaling drogestof gehalte.

Het vermalen karkasdeel werd gewogen, waarna driemaal een monster van ca. 15 gram werd overgebracht in een voorgedroogd en gewogen glazen schaal (petri-schaal). Alle wegingen gebeurden tot op 0.01 gram nauwkeurig. Vervolgens werden de schaaltes gedurende 16 uur voorgedroogd bij 70 °C, waarna een nadroogperiode van 4u 30 min bij 103 °C plaatsvond. De petrischalen werden gesloten, en tot afkoelen naar omgevingstemperatuur in een vochtvrije omgeving (exsiccator) geplaatst. Vervolgens werden de afgekoelde petri-schalen een tweede keer gewogen. Aansluitend werden de petrischalen opnieuw geopend, en gedurende 1 u 45 min verder gedroogd bij een temperatuur van 103 °C, waarna de afkoel- en weegprocedure werd herhaald. Monsters die na de tweede droogperiode nog geen constant gewicht bereikt hadden, ondergingen een derde droog-en weegcyclus.

De gevonden gewichten werden vervolgens gecorrigeerd voor het toegevoegde water, waarna het exacte drogestof gehalte per monster berekend werd. De bepaling van het drogestof gehalte van ieder lichaamsdeel gebeurde dus op basis van drie monsters. De resultaten van deze monsters per lichaamsdeel en per dier werden onderling vergeleken, en waarden die meer dan 2 % afweken van het gemiddelde van de 3 monsters werden als "sterk afwijkend" beschouwd. Deze afwijkende waarden werden uit alle verdere berekeningen verwijderd.

3.8.7.5. Bepaling stikstofgehalte.

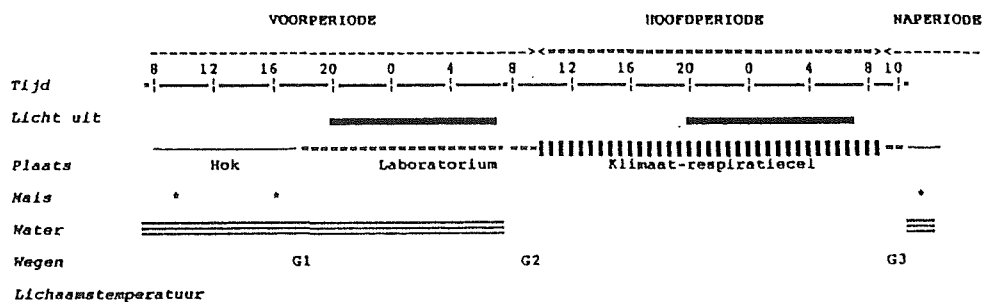
Uitgaande van het versvermalen materiaal werden per vermalen duifdeel 4 monsters van ca. 3 gram verzameld in een voorgewogen stikstofvrij plastic zakje, en tot op 0.0001 gram nauwkeurig gewogen. Vervolgens werden de monsters ingevroren bij -18 °C. De stikstofbepalingen, volgens de methode van Kjeldahl, gebeurden in tweevoud; bij onderlinge afwijkingen van meer dan 2.5 % tussen de twee bepalingen werd ook een derde en vierde bepaling uitgevoerd. De verkregen analyseresultaten werden gecorrigeerd voor het toegevoegde water, en omgerekend naar gram stikstof per gram drogestof.

3.8.7.6. Bepaling energiegehalte.

Na de monsternamen voor de drogestof- en stikstofanalyse werd het resterende gemalen materiaal gewogen (0.01 gr nauwkeurig), en gevriesdroogd. Vervolgens werd het monster mechanisch verkleind, waarna in tweevoud de energie-inhoud werd bepaald. Hiervoor werd per monster 0.6 - 0.7 gr materiaal afgewogen tot op 0.0001 gr nauwkeurig, en verbrand in een bom-calorimeter. Analyses per duifdeel die meer dan 2% afweken werden aangevuld met een derde of zelfs vierde bepaling. Doordat ook het drogestof gehalte van het gevriesdroogde materiaal werd bepaald, konden de verkregen analyseresultaten vervolgens omgerekend worden naar energiegehalte per gram drogestof.

3.8.7.7. Samenvatting

In Fig. 3.4 is via een tijdsbalk een overzicht gegeven van de totale proefperiode, vanaf het vangen van de vogels in het buitenhok, tot het terugbrengen van de vogels na de respiratieperiode.



Figuur 3.4. Schematisch overzicht van de huisvesting en metingen voor, tijdens en na een 24 uur-respiratieperiode.

Een overzicht van de metingen per behandeling is weergegeven in Tabel 3.3

Tabel 3.3. Overzicht van de verschillende metingen per behandeling.

Temperatuur (° Celsius)	Meting ¹	
	Jong en Oud	Oud
15	WP, RQ, ACT, G, K	
19	WP, RQ, ACT, G, K, T _{rec}	
23	WP, RQ, ACT, G, K	T _{lich}
27	WP, RQ, ACT, G, K	
29	WP, RQ, ACT, G, K, T _{rec}	
31	WP, RQ, ACT, G, K	T _{lich}
33	WP, RQ, ACT, G, K, T _{rec}	
35	WP, RQ, ACT, G, K, T _{rec}	
37	WP, RQ, ACT, G, K	T _{lich}
39	WP, RQ, ACT, G, K, T _{rec}	

- ¹
- WP : warmteproductie
 - RQ : respiratoir quotiënt
 - ACT : activiteit
 - G : gewicht
 - K : karkasanalyse
 - T_{rec} : rectaaltemperatuur (puntmeting)
 - T_{lich} : lichaamstemperatuur (continu-meting)

3.9. De statistische verwerking.

Meetresultaten beantwoorden maar hoogst zelden perfect aan de verwachting. De meetprocedure, de persoon die de meting uitvoert, de dieren waaraan metingen worden verricht, de omstandigheden waaronder die metingen worden uitgevoerd, etc.: ze kunnen allemaal in mindere of meerdere mate de resultaten van de meting beïnvloeden. Wanneer conclusies moeten worden getrokken op basis van kale meetresultaten, dan kan dit voor problemen zorgen. De hamvraag is of de schommelingen in de meetresultaten louter te wijten zijn aan toeval, dan wel of er een zekere regelmaat in deze schommelingen kan worden ontdekt.

In een proef, opgezet om na te gaan of een bepaalde behandeling, bv. omgevingstemperatuur, een effect heeft op een belangrijke meting zoals bv. de warmteproductie is het dus belangrijk om te weten of afwijkingen in de gemeten warmteproductie toe te schrijven zijn aan toeval, dan wel aan de ingestelde omgevingstemperatuur.

Door de resultaten statistisch te analyseren, m.a.w. door de waarschijnlijkheid te berekenen dat een schommeling al dan niet toevallig is, kan deze vraag beantwoord worden.

Standaard antwoorden op deze vraag zijn van de vorm: "op basis van het onderzoek kan besloten worden dat een behandeling (onderzoeksfactor) met 95 % betrouwbaarheid ($P \leq 0.05$) een invloed heeft", wat wil zeggen dat de onderzoekers er op basis van hun onderzoek voor 95 % zeker van zijn dat de verschillen die zij in hun onderzoek vaststellen, toe te schrijven zijn aan die onderzoeksfactor, en dat de kans van 5 % dat de gevonden verschillen gewoon toeval zijn wordt verwaarloosd. Kernpunt is dat ook een onderzoek geen zekerheden kan leveren, enkel waarschijnlijkheden. En zelfs een waarschijnlijkheid van 99.99% ($P \leq 0.0001$) is nog steeds geen 100% zekerheid.

Hoe vaker een behandeling wordt herhaald, hoe betrouwbaarder uitspraken over het effect van een behandeling worden. Een klassiek voorbeeld hiervoor vormt een dobbelsteen. Iedere keer dat een dobbelsteen rolt, bestaat er een kans van 1 op 6 om, bijvoorbeeld, "3" te gooien. In theorie zou dus na 6 keer gooien iedere ogencombinatie 1 keer geworpen moeten zijn. Een beetje Mens-erger-je-nieter weet echter dat een batterij zessen na elkaar geen zeldzaamheid is (zeker wanneer je geen 6, maar een 2 nodig hebt), of dat er best 10 rondes voorbij kunnen gaan voordat jij de gewenste "5" kan produceren. Maar wanneer nu voor de gein alle worpen van alle deelnemers zouden worden genoteerd, en na het spel het totale aantal worpen per ogencombinatie wordt geteld, dan zal het inderdaad zo zijn dat het aantal worpen tamelijk keurig over de 6 verschillende mogelijkheden is verdeeld. Met andere woorden: hoe vaker men probeert, hoe dichter het gemiddelde van alle pogingen zal opschuiven naar de verwachte waarde. Hoewel niet zo uitgesproken als in het geval van de dobbelsteen, zijn ook de metingen in het onderzoek onderhevig aan dit "toeval": een "gemiddelde duif" bestaat immers niet, net zomin als een "gemiddeld persoon". Vandaar dat in het onderzoek elke behandeling twee keer is uitgevoerd, en ook om die reden kon niet volstaan worden met metingen van bv. gewicht of lichaamstemperatuur aan slechts 1 dier per behandeling.

In de statistische analyse werd een onderscheid gemaakt tussen respiratieperiodes van 24 uur en 48 uur-respiratieperiodes. Voor wat betreft de gegevens van de 24 uur-periodes is gekeken naar een mogelijk effect van de onderzoeksfactoren omgevingstemperatuur, leeftijd en waterbeschikbaarheid op zich, en naar mogelijke gecombineerde effecten ("interacties"). Bij de 48 uur- respiratieperiodes, uitsluitend uitgevoerd met oude duiven, werden de resultaten onderzocht op mogelijke invloeden van omgevingstemperatuur, waterbeschikbaarheid tijdens de eerste dag, en dagnummer (dag 1 of dag 2).

Voor de berekening van de BKT en HBC werd gebruik gemaakt van een aangepaste versie van het model volgens Van der Peet (Van der Peet et al., 1987). Deze berekening werd uitgevoerd op basis van de warmteproductiemetingen, de gewichtsverliezen en de drogestof gehalten van het borststuk.

Hoofdstuk 4: RESULTATEN

4.1. Inleiding

In dit hoofdstuk worden de resultaten gepresenteerd, hetzij als grafiek, hetzij in tabelvorm. Het tekstuele aandeel is beperkt tot het minimum: alleen verduidelijkingen en aanvullende informatie bij de gepresenteerde figuren en tabellen zijn opgenomen. Het belang en de waarde van die resultaten komen immers aan de orde in hoofdstuk 5, de "Discussie".

Eerst wordt kort aandacht besteed aan een parameter die in de proefopzet niet was aangegeven, maar ongewild toch opdook: sterfte.

Vervolgens worden de resultaten en analyses van de warmteproductie- en lichaamstemperatuurmetingen weergegeven voor wat betreft de 24-uur periodes. Ook wordt stilgestaan bij de activiteitspatroon binnen een dag en de haematocrietbepalingen. Aansluitend worden de resultaten van de gewichtsmetingen en van de lichaamsanalyses gegeven. Tot besluit komen de metingen van warmteproductie, gewicht en lichaamstemperatuur tijdens de 48-uur experimenten aan bod.

4.2. Resultaten: 24-uur meetperiodes

4.2.1. Sterfte

Ondanks het feit dat de bovengrens van het temperatuursgebied verlaagd was van 47 tot 39 °C, overleefden niet alle duiven de behandeling "39 °C - zonder water". In Tabel 4.1 is een chronologisch overzicht gegeven van de ernst van de sterfte per leeftijdscategorie. Ook is aangegeven hoe de sterfte is opgevangen in de warmteproductiemetingen: het berekeningsprogramma wat de gemeten O₂-consumptie en CO₂-productie per cel omrekent naar geproduceerde warmte per kilogram metabolisch gewicht gaat namelijk uit van de normale beginsituatie met 15 dieren. Indien dieren tijdens een respiratiemeting uitvallen, en dus geen warmte meer produceren, zal toch de warmte berekend worden op basis van het foutieve aantal van 15 dieren: de warmteproductie van de overblijvende dieren wordt op deze manier onderschat.

Tabel 4.1 Chronologisch overzicht van het optreden van sterfte (aantal dieren per experiment) bij behandeling 39 °C - geen water, en de consequenties voor de warmteproductieberekening van de betreffende respiratieperiode.

Datum	Leeftijds groep	Aantal dieren	Warmteproductieberekening
15.08	Oud	2	Geen consequenties
26.08	Jong	1	Geen consequenties
09.10	Jong	13	Gegevens na 19 uur meting uit dataset verwijderd.
21.10	Oud	Geen	Dieren uit cel gehaald na 16 uur meting.

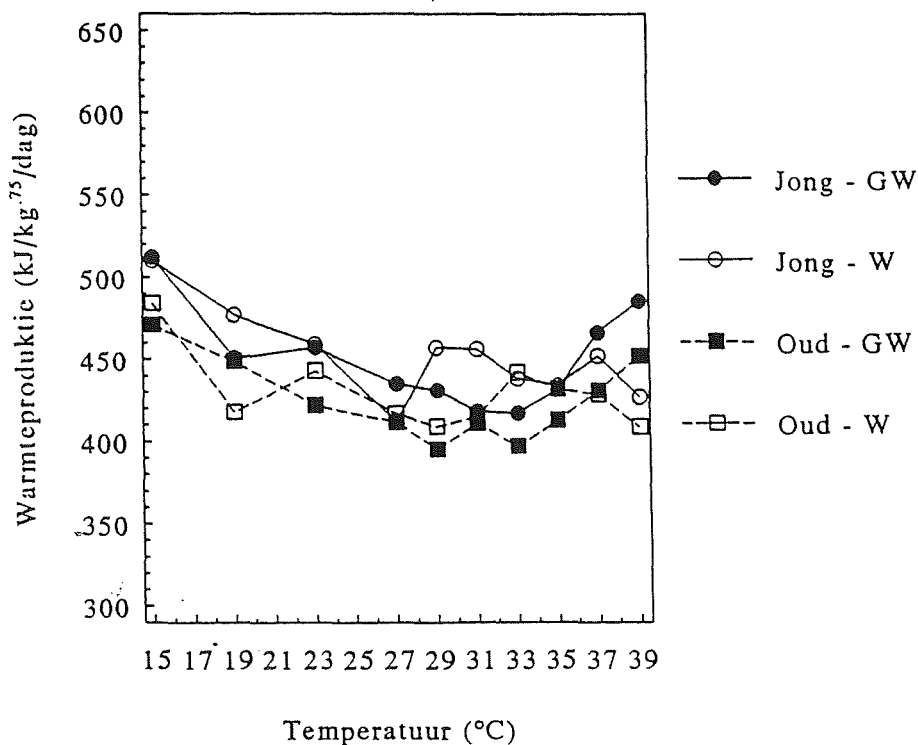
De respiratiemetingen met 1 of 2 dode dieren bij het openen van de cel werden niet gecorrigeerd, omdat er voldoende aanwijzingen waren dat deze dieren hooguit een half uur voor het einde van de respiratieperiode waren bezweken.

De respiratiemeting met 13 dode duiven werd slechts voor de eerste 19 meeturen meegenomen in de analyse. Het warmteproductieverloop toonde vanaf dat ogenblik immers een neerwaartse knik, een aanwijzing voor het optreden van sterfte. Om onnodig leed voor de duiven te vermijden werd vervolgens de vierde warmteproductiemeting bij deze behandeling voortijdig beëindigd na 16 uur meting.

In de analyses van de resultaten werd geen gebruik gemaakt van de gegevens van de vroegtijdig gestorven dieren. De duiven uit de voortijdig gestopte respiratiemeting werden alleen gewogen. Dit gewicht is echter niet meegenomen in de statistische analyses. Verder werden aan deze dieren geen andere metingen verricht.

4.2.2. Warmteproductie

De gemiddelde warmteproductie over alle behandelingen bedroeg $439 \text{ kJ/kg}^{0.75}/\text{dag}$. Statistische analyse van de resultaten bracht alleen significante invloeden van omgevingstemperatuur (T) ($P \leq 0.0001$) en leeftijd (L) ($P \leq 0.001$) aan het licht. **Figuur 4.1** geeft aan dat jonge dieren een hogere warmteproductie hebben dan oude dieren. Jonge dieren produceren gemiddeld $451 \text{ kJ/kg}^{0.75}/\text{dag}$, terwijl dit voor oude dieren 5.2 % lager ligt, namelijk $428 \text{ kJ/kg}^{0.75}/\text{dag}$. De gemiddelde warmteproductie voor beide waterbeschikbaarheidsniveaus was praktisch gelijk: dieren die beschikken over water produceerden ca. $3 \text{ kJ/kg}^{0.75}/\text{dag}$ meer warmte dan dieren zonder water.

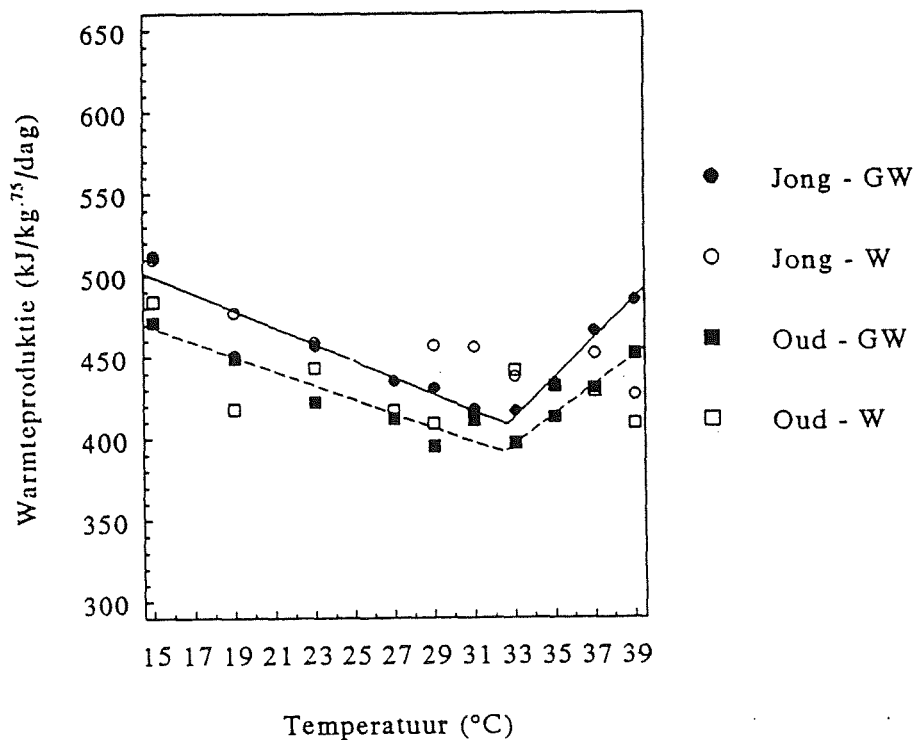


Figuur 4.1. Gemiddelde warmteproductie per behandeling (temperatuur - leeftijd - waterbeschikbaarheid) over de totale respiratieperiode (10.30u - 9.30u) van ongevoerde, in groep gehuisveste duiven. Symbolen (bolletje of vierkantje) geven meetpunten weer.

(GW: duiven zonder beschikking over water; W: duiven met beschikking over water)

Desondanks toont Fig. 4.1 dat de warmteproductie van duiven zonder water stijgt boven 33 °C, terwijl de warmteproductie van duiven met de beschikking over water een vrij vlak verloop kent in hetzelfde temperatuursgebied. Dit wordt bevestigd door de schattingen voor BKT. De Bovenste Kritiek Temperatuur verschilt nauwelijks tussen jonge en oude duiven. Voor jonge duiven is hij 32.6 °C, voor oude duiven 32.4 °C. Oude duiven vertonen wel een geringere stijging in warmteproductie boven BKT dan jonge duiven: 9.1 tegen 12.2 kJ/kg^{0.75}/dag/°C. Ze hebben dus een iets kleinere hittebelastingscoëfficiënt (HBC).

Deze berekeningen zijn grafisch weergegeven in Fig. 4.2, waarin de verbindingslijnen tussen de werkelijke meetpunten uit Fig. 4.1 zijn weggelaten, en voor duiven die geen water ter beschikking hebben zijn vervangen door de geschatte warmteproductie.



Figuur 4.2. Gemiddelde warmteproductie per behandeling (temperatuur - leeftijd - waterbeschikbaarheid) over de totale respiratieperiode (10.30u - 9.30u) van ongevoerde, in groep gehuisveste duiven. Symbolen (bolletje of vierkantje) geven werkelijk gemeten waarden weer. Lijnen (getrokken en onderbroken) geven berekende warmteproductie weer voor duiven zonder beschikking over water.

(GW: duiven zonder beschikking over water; W: duiven met beschikking over water; berekende warmteproductie jonge duiven zonder water: getrokken lijn; berekende warmteproductie oude duiven zonder water - onderbroken lijn)

De continue meting van de warmteproductie over een totale respiratieperiode biedt de mogelijkheid om deze periode op te delen in belichtingsperiodes, zodat ook deze deelresultaten aan analyses en berekeningen kunnen worden onderworpen. De

belichtingsresultaten zijn opgedeeld naar belichting: een eerste lichtperiode (10.30u - 20.30u), de donkerperiode (20.30u - 7.30u), en de tweede lichtperiode die slechts uit 2 uur metingen tijdens de tweede lichtperiode bestaat (7.30u - 9.30u).

Analyse van de warmteproductie-metingen tijdens de eerste lichtperiode laat ook hier een duidelijke invloed van T ($P \leq 0.0001$) en L ($P \leq 0.01$) zien. De gemiddelde warmteproductie over alle behandelingen bedraagt $506.5 \text{ kJ/kg}^{0.75}/\text{dag}$. Duiven die kunnen beschikken over water produceren ca. $10 \text{ kJ/kg}^{0.75}/\text{dag}$ meer warmte dan duiven zonder water. Dit verschil is echter te klein om statistisch betrouwbaar te zijn.

Tijdens de nacht daalt de gemiddelde warmteproductie tot $365 \text{ kJ/kg}^{0.75}/\text{dag}$. Ook hier is de invloed van T en L duidelijk significant ($P \leq 0.0001$), terwijl de interactie tussen T en waterbeschikbaarheid bijna significant is ($P = 0.067$). Dit betekent dat het effect van wateronthouding bij een hoge T groter is dan bij een lage T. Waterbeschikbaarheid zelf heeft geen effect. De warmteproductie is gemiddeld $2.2 \text{ kJ/kg}^{0.75}/\text{dag}$ hoger voor duiven met water. Tijdens de tweede lichtperiode stijgt de gemiddelde warmteproductie naar $510 \text{ kJ/kg}^{0.75}/\text{dag}$. Alleen T heeft nog een significante invloed ($P \leq 0.001$).

Omdat de Bovenste Kritieke Temperatuur voor jonge en oude duiven niet noemenswaardig verschilde over de totale respiratieperiode, werden de berekeningen voor de BKT en de hittebelastingscoëfficiënt per belichtingsperiode niet langer uitgevoerd per waterbeschikbaarheidsniveau én per leeftijdsklasse, maar uitsluitend per waterbeschikbaarheidsniveau. De resultaten voor de duiven zonder de beschikking over water zijn weergegeven in Tabel 4.2. De warmteproductie van duiven waaraan water werd verstrekt werd ook per belichtingsperiode niet beïnvloed door hoge T.

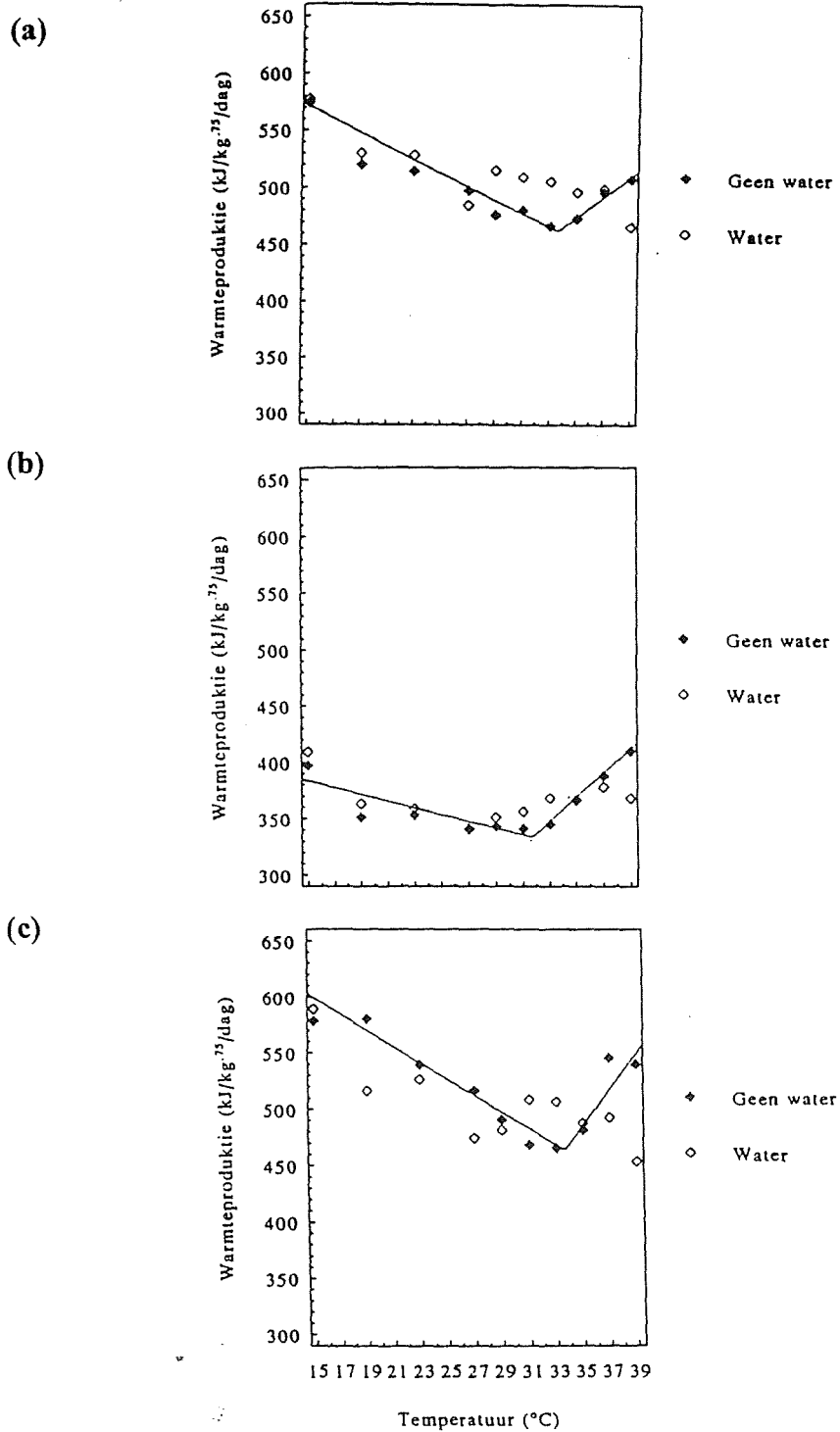
Tabel 4.2. Schattingen voor het verloop van de gezamenlijke warmteproductie van jonge en oude duiven in relatie tot de lichtperiodes.

(B-waarde: toename in warmteproductie per °C beneden de Bovenste Kritieke Temperatuur - HBC: hittebelastingscoëfficiënt, toename in warmteproductie per °C boven de Bovenste Kritieke Temperatuur - BKT: Bovenste Kritieke Temperatuur; R^2 : beoordelingsmaat, gelegen tussen 0 en 1, die aangeeft in welke mate de berekende waarden de werkelijk gemeten waarden benaderen: "0" is slecht, "1" is perfect).

	Lichtperiode 1	Donker	Lichtperiode 2
B ($\text{kJ/kg}^{0.75}/\text{dag}/^\circ\text{C}$)	-5.8	-3.0	-7.3
HBC ($\text{kJ/kg}^{0.75}/\text{dag}/^\circ\text{C}$)	9.0	10.8	16.1
BKT (°C)	33.6	31.7	33.7
R^2	0.55	0.57	0.49

Opvallend is de lagere BKT 's nachts vergeleken met de lichtperiode: de BKT is 's nachts ongeveer $2 \text{ }^\circ\text{C}$ lager dan tijdens de beide lichtperiodes. Ook de HBC is een beetje hoger tijdens de nacht ($1.8 \text{ kJ/kg}^{0.75}/\text{dag}/^\circ\text{C}$ of 20 %), maar is duidelijk verhoogd tijdens de tweede lichtperiode, waar hij 78 % hoger is dan tijdens de eerste lichtperiode.

De gemeten en berekende warmteproductie per waterbeschikbaarheidsniveau en per belichtingsperiode is weergegeven in Fig. 4.3 (a), (b) en (c).



Figuur 4.3. Gemiddelde warmteproductie per waterbeschikbaarheidsniveau en temperatuur van ongevoerde, in groep gehuisveste duiven voor jonge en oude duiven samen, gedurende de eerste lichtperiode (10.30u - 20.30u) (a), de donkerperiode (20.30u - 7.30u) (b), en de tweede lichtperiode (7.30u - 9.30u) (c). Symbolen geven werkelijk gemeten warmteproductie weer, getrokken lijn geeft berekende warmteproductie voor jonge en oude duiven zonder de beschikking over water.

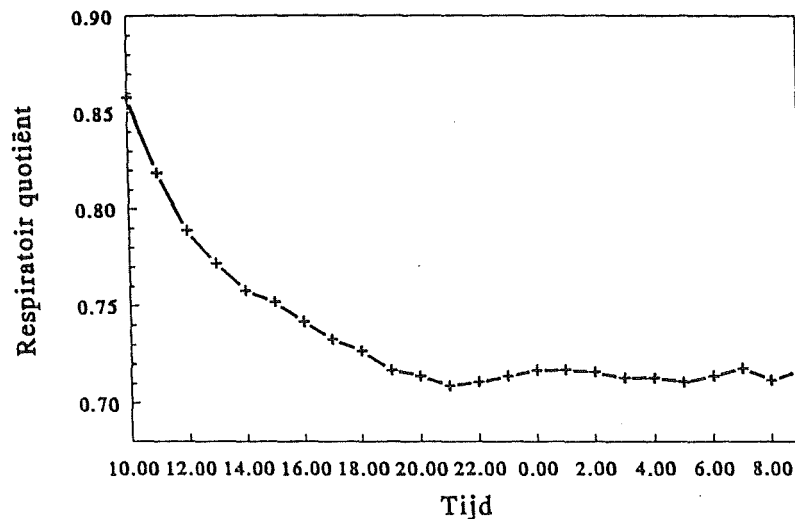
4.2.3. Respiratoir quotiënt

Gemiddeld over alle behandelingen en over de totale respiratieperiode bedroeg de RQ 0.74. Geen enkele onderzoeksfactor vertoonde een significante invloed ($P \geq 0.20$).

Het verloop van de RQ binnen de totale respiratieperiode is weergegeven in Fig. 4.4. De RQ neemt gestaag af, dalend van 0.86 bij de start van de respiratieperiode tot de minimumwaarde van 0.71 die bereikt wordt aan het einde van de eerste lichtperiode.

Opgesplitst in belichtingsperiodes op de eerder beschreven wijze daalt de gemiddelde RQ van 0.76 tijdens de eerste lichtperiode tot 0.72 tijdens de tweede lichtperiode.

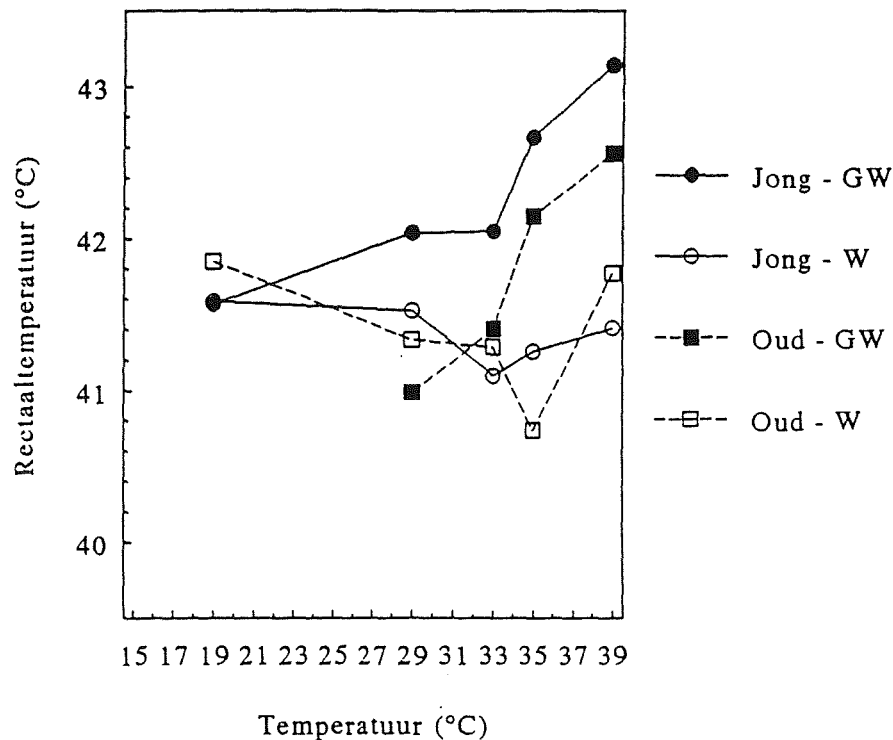
Voor duiven zonder beschikking over water was de RQ significant ($P \leq 0.05$) lager tijdens de eerste lichtperiode (0.76 zonder water t.o.v. 0.77 met water). Deze significante invloed valt weg tijdens de nacht. Tijdens de tweede lichtperiode is echter de RQ significant hoger voor duiven zonder water (0.72 en 0.71 voor respectievelijk duiven met en zonder water).



Figuur 4.4. Verloop van respiratoir quotiënt (RQ) in relatie tot tijd voor ongevoerde, in groep gehuisveste duiven. Gemiddelde per uur voor alle behandelingen (temperatuur - leeftijd - waterbeschikbaarheid). Plus-tokens (+) geven meetwaarden weer.

4.2.4. Rectaaltemperatuur

De rectaaltemperatuur, bij 4 dieren per groep gemeten na de blootstelling, werd significant beïnvloed door waterbeschikbaarheid ($P \leq 0.001$) en omgevingstemperatuur ($P \leq 0.05$). De gemiddelde rectaaltemperatuur was 41.30 °C bij dieren met water ter beschikking, en 42.13 °C bij vogels die niet de beschikking hadden over water. De gemiddelde waarden per behandeling zijn weergegeven in Fig. 4.5. Technische problemen vormen de verklaring voor de ontbrekende metingen bij oude duiven (19 °C - geen water ter beschikking).



Figuur 4.5. Gemiddelde rectaaltemperatuur per behandeling (temperatuur - leeftijd - waterbeschikbaarheid) op het einde van de respiratieperiode (10.30u - 9.30u) van ongevoerde, in groep gehuisveste duiven. (GW: duiven zonder beschikking over water; W: duiven met beschikking over water)

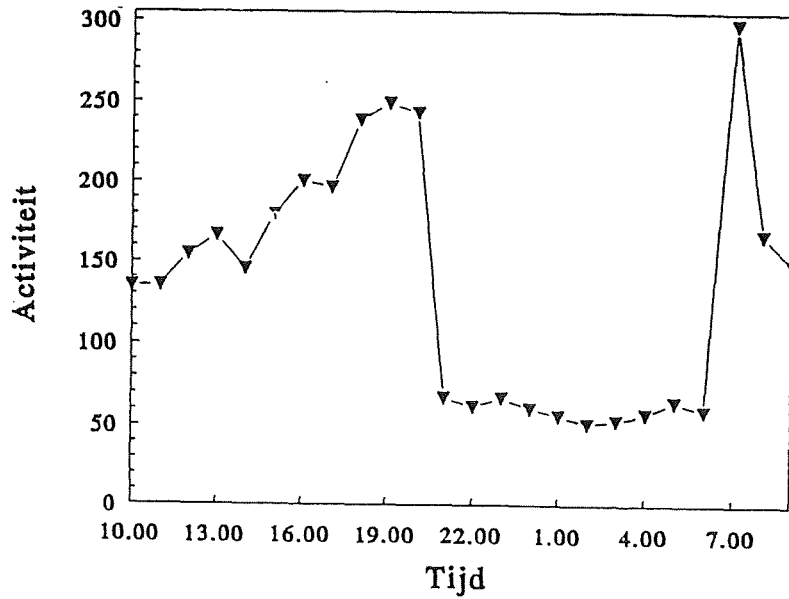
4.2.5. Activiteit

Zoals blijkt uit Fig. 4.6 schommelt de hoeveelheid activiteit aanzienlijk binnen een dag. De activiteit neemt toe gedurende de eerste lichtperiode. Bij het doven van het licht valt de activiteit terug naar het minimumniveau, maar het opnieuw aanschakelen van de lampen veroorzaakt een activiteitspiek, die afzwakt naar het einde van de respiatiemeting toe.

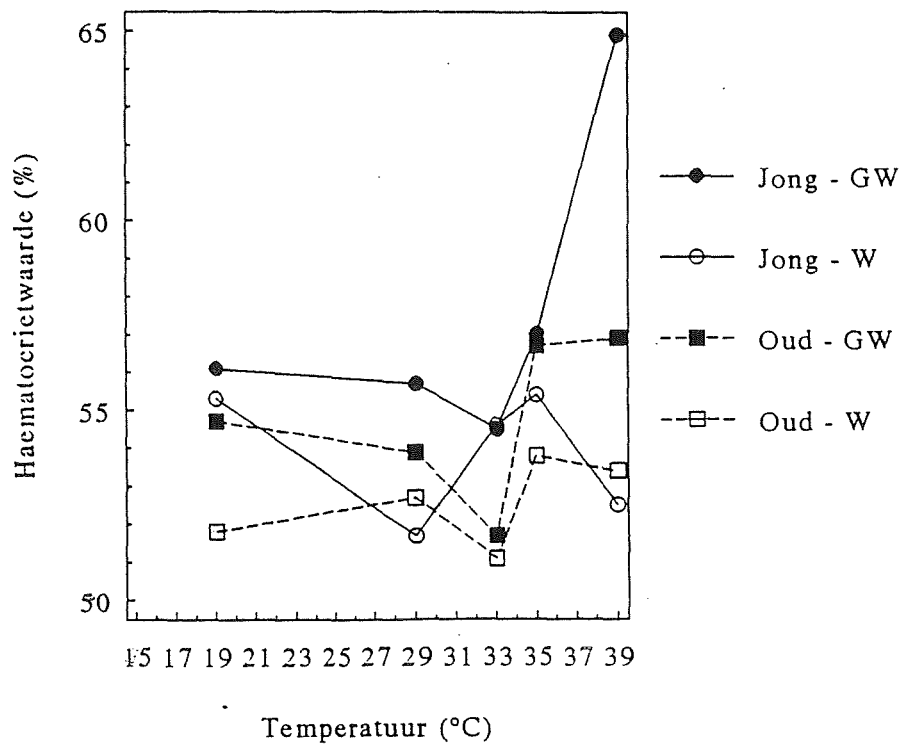
4.2.6. Haematocrietwaarde

De gemiddelde haematocrietwaarde van het bloed van de duiven bedroeg aan het einde van de respiratieperiode 54.5. De invloed van omgevingstemperatuur, leeftijd en waterbeschikbaarheid was sterk significant ($P \leq 0.001$), en ook was interactie aanwezig tussen waterbeschikbaarheid en omgevingstemperatuur ($P \leq 0.01$).

Het verloop van de gemiddelde waarden per behandeling is geschetst in Fig. 4.7.



Figuur 4.6. Verloop van geregistreeerde activiteit in relatie tot tijd voor ongevoerde, in groep gehuisveste duiven. Gemiddelde per uur voor alle behandelingen (temperatuur - leeftijd - waterbeschikbaarheid). Driehoekjes geven meerwaarden weer.

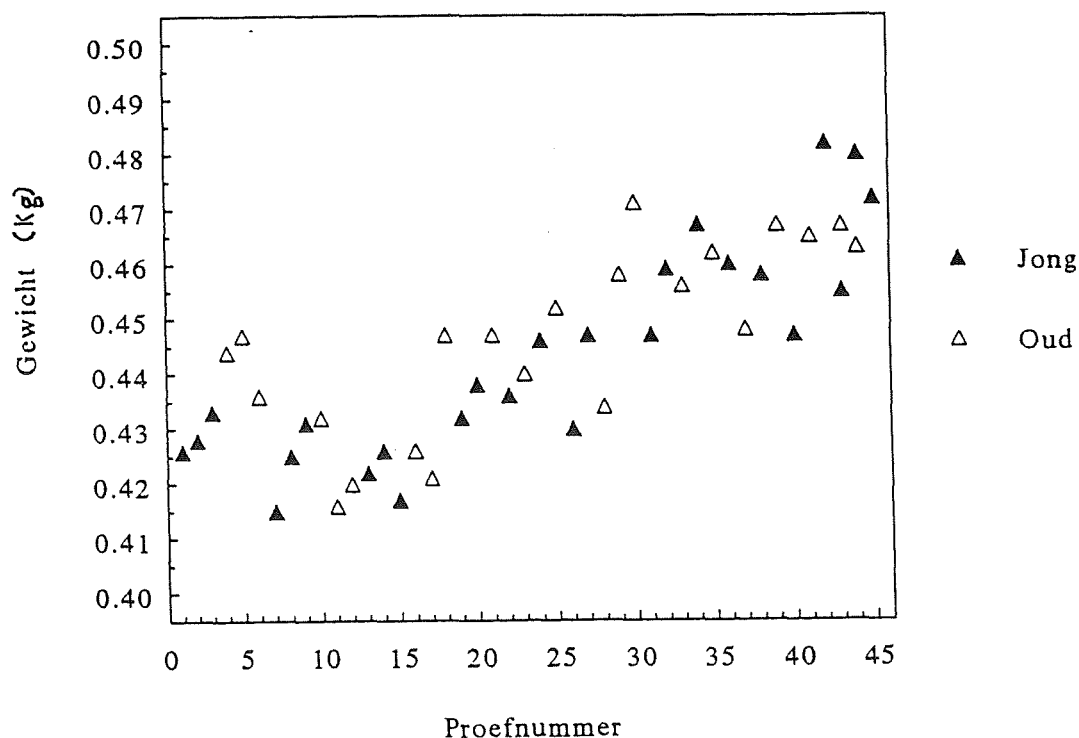


Figuur 4.7. Gemiddelde haematocrietwaarde per behandeling (temperatuur - leeftijd - waterbeschikbaarheid) op het einde van de respiratieperiode (10.30u - 9.30u) van ongevoerde, in groep gehuisveste duiven. (GW: duiven zonder beschikking over water; W: duiven met beschikking over water)

4.2.7. Gewichtsverloop

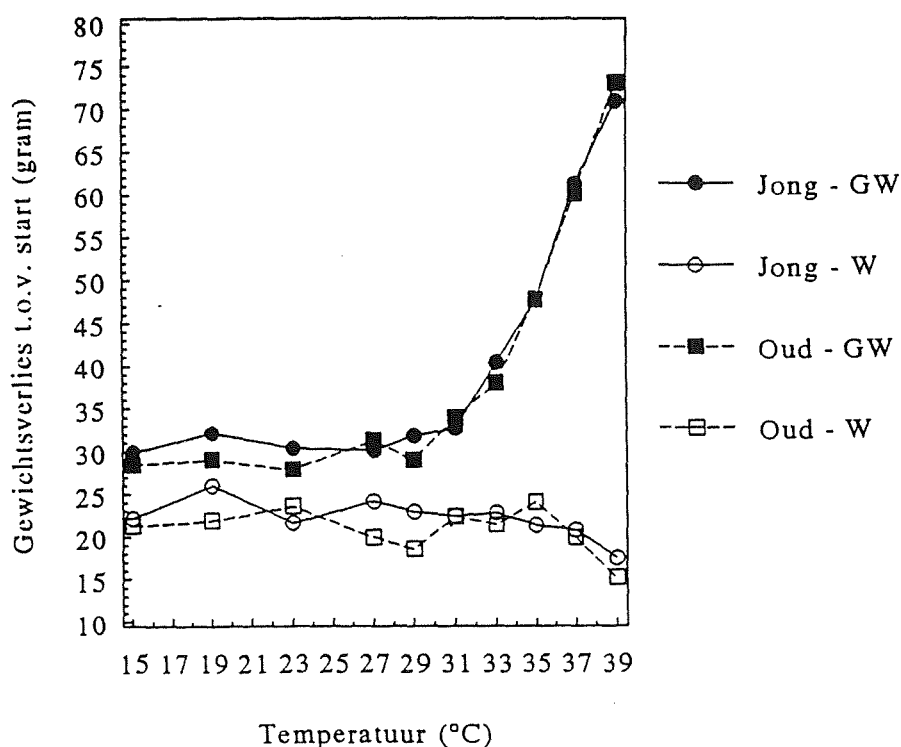
Het gewicht van de duiven bij het begin van iedere respiratieperiode was niet constant over de gehele proef. Volgens Fig. 4.8 steeg het gemiddelde startgewicht van ongeveer 420 gram in augustus (proefnummer 1) tot \pm 470 gram in de tweede helft van oktober (proefnummer 45).

Over de hele proef genomen was het verschil in gemiddeld startgewicht tussen jonge en oude duiven erg klein: 443 gram voor jonge duiven, 446 gram voor oude duiven. Dit verschil was groter in de eerste helft van de proef (proefnummer 1 tot 22): tijdens de deze experimenten uitgevoerd voor 21 september was het gemiddeld gewicht 428 gram en 437 gram voor resp. jonge en oude duiven. Bij de latere experimenten was dit echter 457 gram voor beide leeftijden.



Figuur 4.8. Overzicht van het gemiddeld gewicht van de duiven bij het starten van de respiratieperiode in relatie tot het proefnummer. Nummering start op 12.08.1992, en eindigt 25.10.1992. Gemiddelden bevatten steeds 2 groepen duiven (1 groep per respiratiecel), wat in totaal 30 (36) duiven betekent bij een 24-uur (48-uur) respiratieperiode.

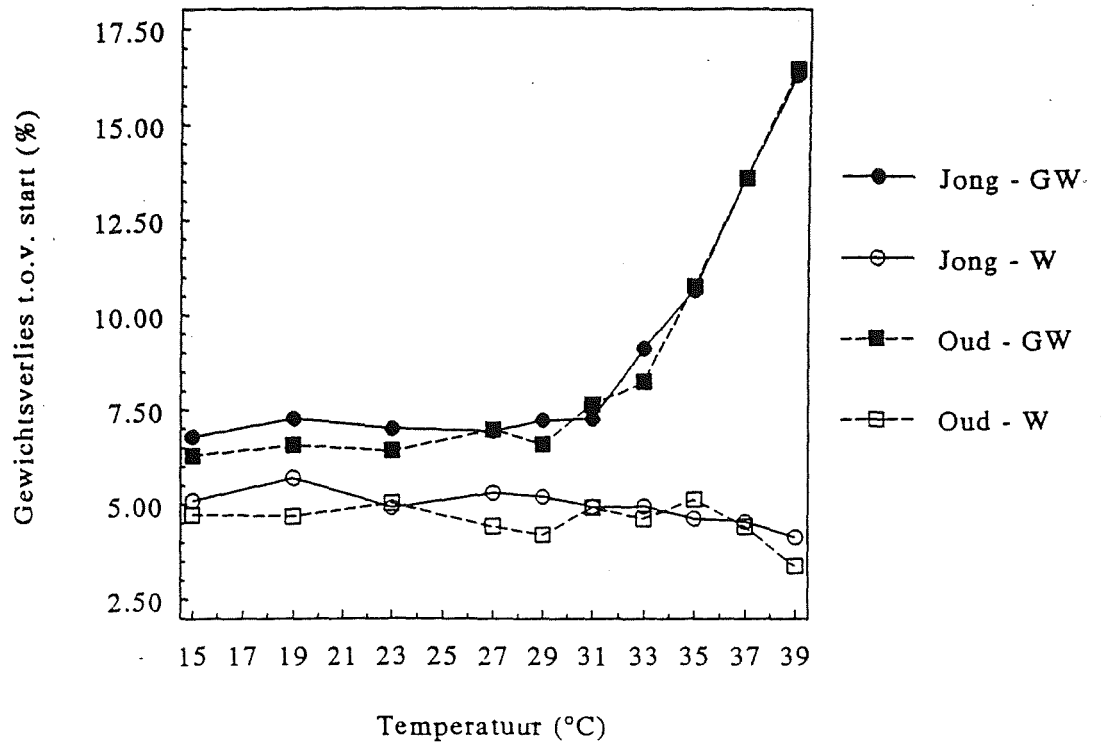
Het gemiddelde gewichtsverlies per behandeling tijdens de respiratieperiode is weergegeven in Fig. 4.9 (absoluut in gram) en in Fig. 4.10 (het eindgewicht relatief in procent t.o.v. het begingewicht). Statistische analyse van de relatieve gewichtsverliezen levert een significante invloed van waterbeschikbaarheid en omgevingstemperatuur ($P \leq 0.0001$). Ook de interactie tussen omgevingstemperatuur en waterbeschikbaarheid is duidelijk aanwezig ($P \leq 0.0001$): het verschil in gewichtsverlies tussen duiven met en zonder water ter beschikking loopt op van 1.6 % bij 15 °C tot 12.6 % bij 39 °C. Verder is er een klein significant leeftijdseffect te noteren ($P \leq 0.05$): jonge duiven verliezen 0.3 % meer gewicht dan oude dieren.



Figuur 4.9. Gemiddeld absoluut gewichtsverlies (gram) per behandeling (temperatuur - leeftijd - waterbeschikbaarheid) op het einde van de respiratieperiode (10.30u - 9.30u) van ongevoerde, in groep gehuisveste duiven.

(GW: duiven zonder beschikking over water; W: duiven met beschikking over water)

In het eerste hoofdstuk is bij de bespreking van Fig. 2.2 aangegeven dat een Bovenste Kritieke Temperatuur ook berekend kan worden op basis van de plotse stijging in waterverdamping. In de veronderstelling dat het verschil in gewichtsverlies tussen vogels met en zonder water inderdaad uit water bestaat, dan kunnen de berekeningen die uitgevoerd zijn voor de warmteproductiemetingen ook worden toegepast op de gewichtsverliesgegevens. De resultaten van deze berekeningen (Tabel 4.3) wijzen op een klein verschil in BKT tussen oude en jonge dieren van ± 0.3 °C.



Figuur 4.10. Gemiddeld relatief gewichtsverlies (%) per behandeling (temperatuur - leeftijd - waterbeschikbaarheid) op het einde van de respiratieperiode (10.30u - 9.30u) van ongevoerde, in groep gehuisveste duiven.

(GW: duiven zonder beschikking over water; W: duiven met beschikking over water)

Tabel 4.3. Schattingen voor het verloop van het absolute en relatieve gewichtsverlies voor duiven zonder de beschikking over water in relatie tot leeftijd.

(B-waarde: toename in gewichtsverlies per °C beneden de Bovenste Kritieke Temperatuur - HBC: hittebelastingscoëfficiënt, toename in gewichtsverlies per °C boven de Bovenste Kritieke Temperatuur - BKT: Bovenste Kritieke Temperatuur; R²: beoordelingsmaat, gelegen tussen 0 en 1, die aangeeft in welke mate de berekende waarden de werkelijk gemeten waarden benaderen: "0" is slecht, "1" is perfect).

	Gewichtsverlies			
	Absoluut		Relatief	
	Jong	Oud	Jong	Oud
B (gram of % per °C)	0.11	0.26	0.011	0.050
HBC (gram of % per °C)	5.35	5.94	1.312	1.450
BKT (°C)	31.7	32.1	32.1	32.4
R ²	0.94	0.97	0.97	0.98

4.2.8. Samenstelling gewichtsverlies

4.2.8.1. Drogestof gehalte

Het drogestof gehalte van de borstspier, een maat voor het watergehalte, was bij de start van de respiratieperiode gemiddeld 32.27 %. Aan het eind van de respiratieperiode was dit 32.94 % voor duiven die tijdens de blootstelling de beschikking hadden over water, en 35.55 % voor vogels die niet in de gelegenheid waren om water op te nemen. De statistische analyse leverde een beeld op wat vergelijkbaar was met dit van het relatieve gewichtsverlies: sterk significante invloeden van omgevingstemperatuur, waterbeschikbaarheid en van de interactie tussen beide ($P \leq 0.0001$), en een zwak significant leeftijdseffect ($P \leq 0.05$). Het gemiddelde drogestof gehalte na de blootstelling was 34.47 % voor jonge duiven, en 34.02 % voor oude duiven. De gemiddelde waarden zijn per behandeling weergegeven in Fig. 4.11 (b).

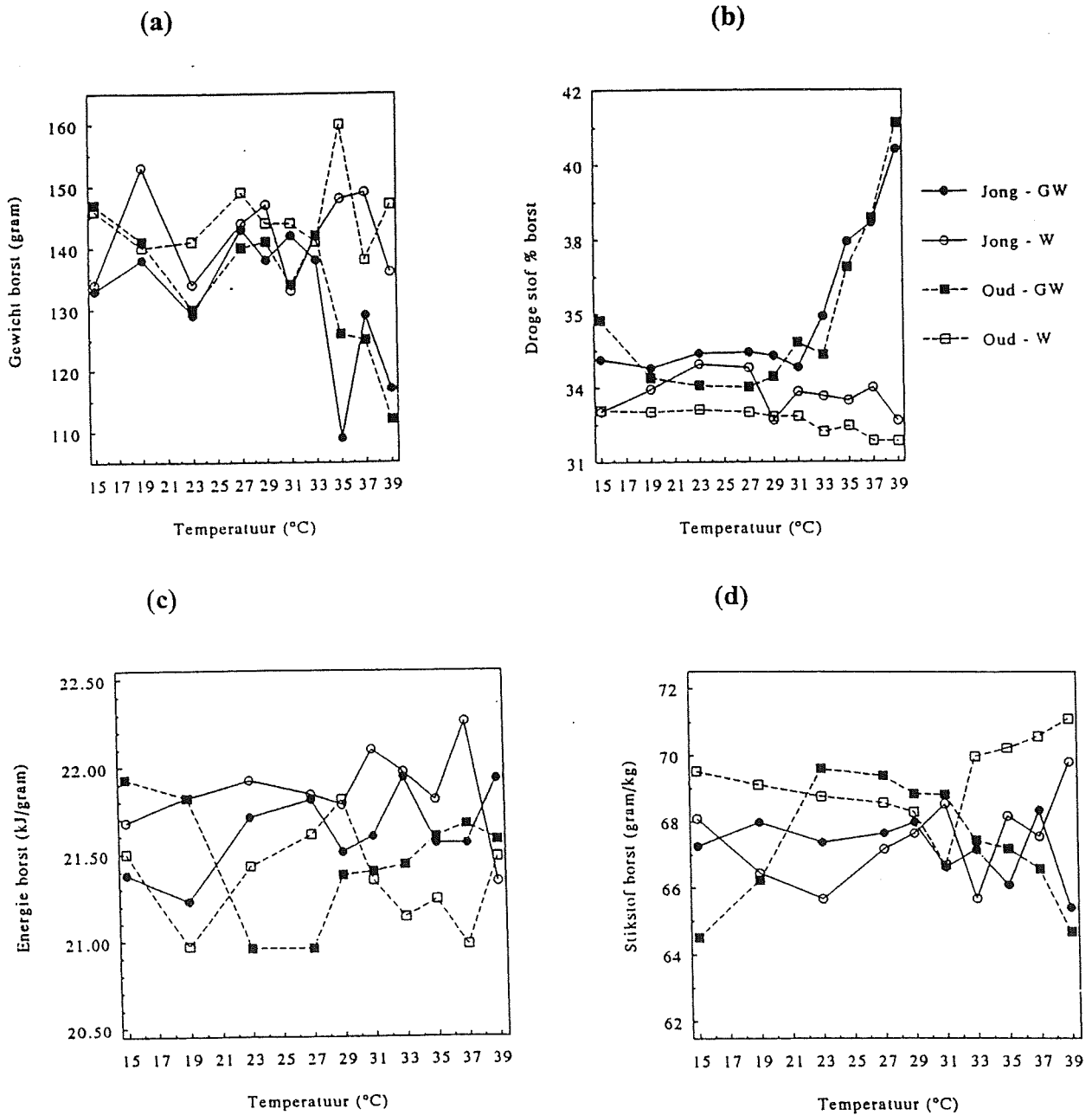
Het hoogste watergehalte, d.w.z. het laagste drogestof percentage, wordt aangetroffen bij duiven die de beschikking hadden over water en blootgesteld waren aan 39 °C.

Ook voor wat betreft de drogestof gegevens bevindt de BKT zich in de buurt van de 32 °C, met dit onderscheid dat voor deze parameter jonge duiven een hogere berekende BKT hebben dan oude duiven (0.4 °C) (Tabel 4.4).

Tabel 4.4. Schattingen voor het verloop van het drogestof gehalte van het borststuk voor duiven zonder de beschikking over water in relatie tot leeftijd.

(B-waarde: toename in droge stof-gehalte per °C beneden Bovenste Kritieke Temperatuur - HBC: hittebelastingscoëfficiënt, toename in droge stof-gehalte per °C boven Bovenste Kritieke Temperatuur - BKT: Bovenste Kritieke Temperatuur; R²: beoordelingsmaat, gelegen tussen 0 en 1, die aangeeft in welke mate de berekende waarden de werkelijk gemeten waarden benaderen: "0" is slecht, "1" is perfect).

	Jong	Oud
B	-0.006	0.077
(% per °C)		
HBC	0.838	0.967
(% per °C)		
BKT	32.1	31.7
(°C)		
R ²	0.89	0.82



Figuur 4.11. Gemiddeld gewicht (a), droge stof-gehalte (b), energie-gehalte (c) en stikstof-gehalte (d) van het borststuk per behandeling (temperatuur - leeftijd - waterbeschikbaarheid) op het einde van de respiratieperiode (10.30u - 9.30u) van ongevoerde, in groep gehuisveste duiven. (GW: duiven zonder beschikking over water; W: duiven met beschikking over water)

4.2.8.2. Energie-gehalte

Uit Fig. 4.11 (c) blijkt dat het gemiddelde per behandeling voor wat betreft het energiegehalte van het borststuk een grillig en weinig systematisch verloop hebben. De gemiddelde energie-inhoud was 21.05 kJ/gram bij start van de respiatiemeting, en na afloop van de blootstelling gemiddeld 21.58 kJ/gram. Analyse van de resultaten bracht alleen een significant effect van leeftijd aan het licht ($P \leq 0.001$); waarbij het energiegehalte van de jonge duiven na de blootstelling 21.74 kJ/gram bedroeg, en dat van oude duiven 21.41 kJ/gram.

4.2.8.3. Stikstofgehalte

Bij aanvang van de respiratieperiode bevatte het borststuk gemiddeld 69,99 gram stikstof per kg drogestof. Uit Fig. 4.11 (d) kan afgeleid worden dat duidelijke invloeden vanwege de onderzoeksfactoren afwezig zijn. Dit wordt bevestigd door de statistische analyse, die alleen een significante invloed van waterbeschikbaarheid geeft ($P \leq 0.05$): het stikstofgehalte van het borststuk na blootstelling voor duiven zonder water bedroeg 67.25 gram per kg, voor duiven met de beschikking over water was dit 68.37 gram per kg. Het gemiddelde stikstofgehalte van het borststuk van jonge duiven was na blootstelling 1 gram lager dan bij oude duiven (67.33 versus 68.30 gram/kg).

4.3. Resultaten: 48-uur meetperiodes.

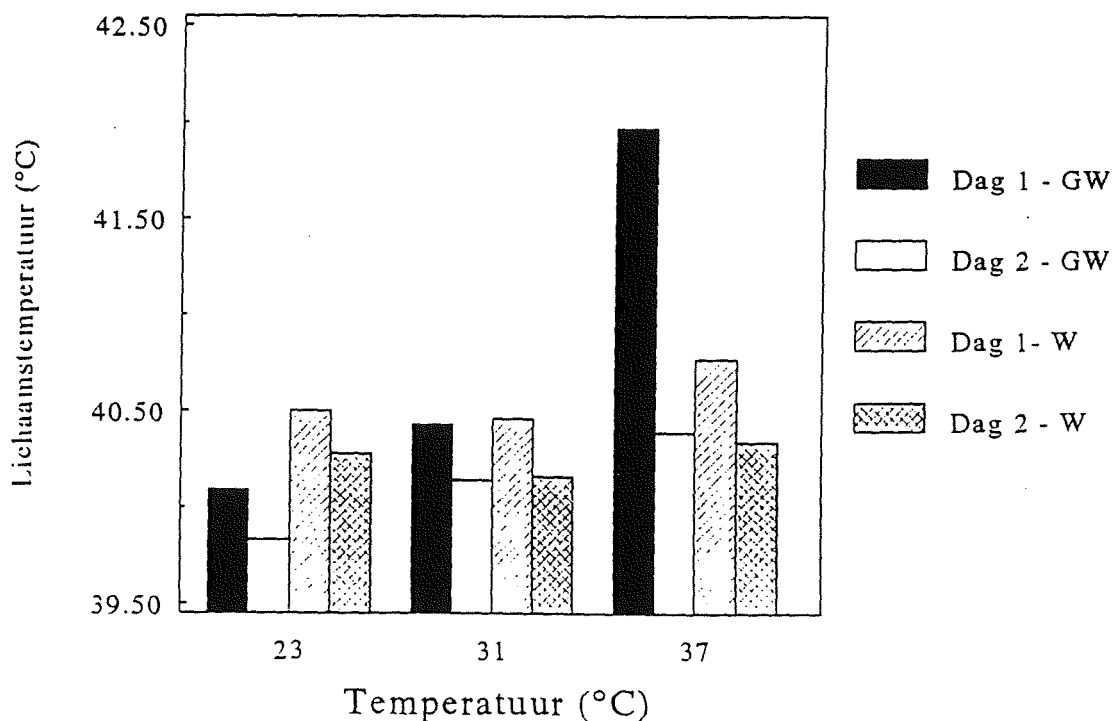
4.3.1. Warmteproductie en respiratoir quotiënt.

De warmteproductie van oude duiven, bij 3 temperaturen gemeten gedurende twee dagen, was beduidend lager gedurende de tweede dag ($P \leq 0.05$). Dit verschil bedroeg gemiddeld 29.5 kJ/kg^{0.75}/dag. Ook de RQ was significant verlaagd ($P \leq 0.001$): gemiddeld 0.74 tijdens de eerste dag, tegenover 0.71 tijdens de tweede dag. Waterbeschikbaarheid noch omgevingstemperatuur beïnvloedden op een significante manier de respiatiemetingen.

4.3.2. Lichaamstemperatuur

De resultaten van lichaamstemperatuurmetingen, continu verzameld via temperatuurzenders, zijn per behandeling weergegeven in Fig. 4.12.

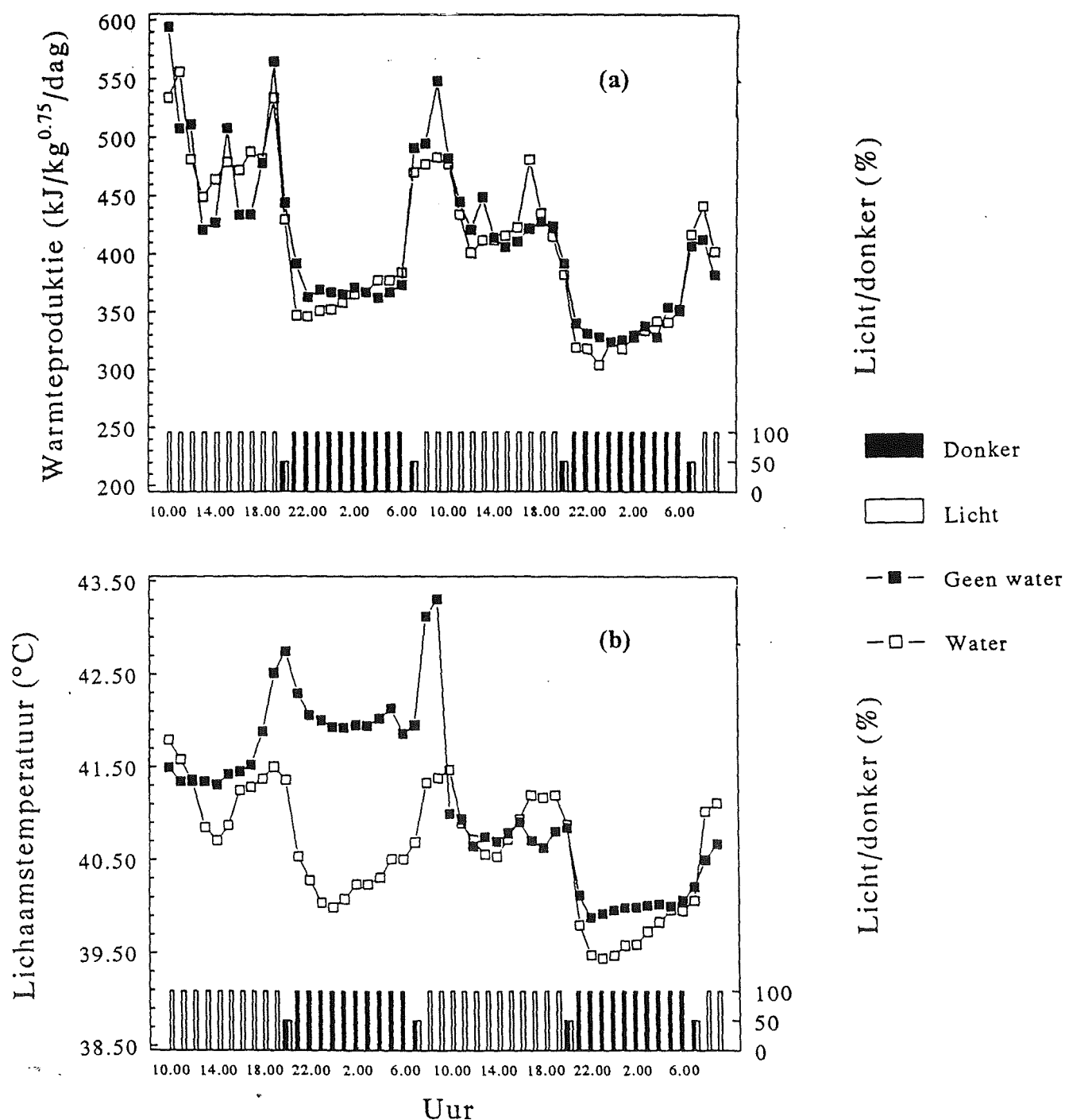
De gemiddelde lichaamstemperatuur over alle behandelingen was duidelijk hoger tijdens de eerste dag (40.70 °C tegenover 40.19 °C). Zoals uit de figuur kan worden afgeleid had wateronthouding gedurende de eerste dag duidelijk ($P \leq 0.01$) zwaardere gevolgen bij 37 °C dan bij lagere temperaturen: bij 23 °C was de gemiddelde lichaamstemperatuur van duiven met de beschikking over water 0.4 °C hoger. Tijdens een blootstelling aan 31 °C was geen verschil merkbaar tussen beide waterbeschikbaarheidsniveaus. Vogels die niet in de gelegenheid waren om water op te nemen hadden bij een omgevingstemperatuur van 37 °C gemiddeld een 1.2 °C hogere lichaamstemperatuur!



Figuur 4.12. Gemiddelde lichaamstemperatuur (temperatuurzenders in buikholt) per behandeling en per dag bij oude duiven tijdens 48 uur-respiratieperiodes.

Tijdens de tweede dag, waar alle behandelingsgroepen water konden opnemen, was de invloed van de omgevingstemperatuur niet meer aanwezig. Ook was de gemiddelde lichaamstemperatuur van duiven die tijdens de eerste dag geen water konden opnemen gelijk aan die van duiven die wel water ter beschikking hadden: dit was met name zo bij 37 °C, waar het temperatuurverschil van 1.2 °C gedurende de eerste dag verkleinde tot minder dan 0.1 °C.

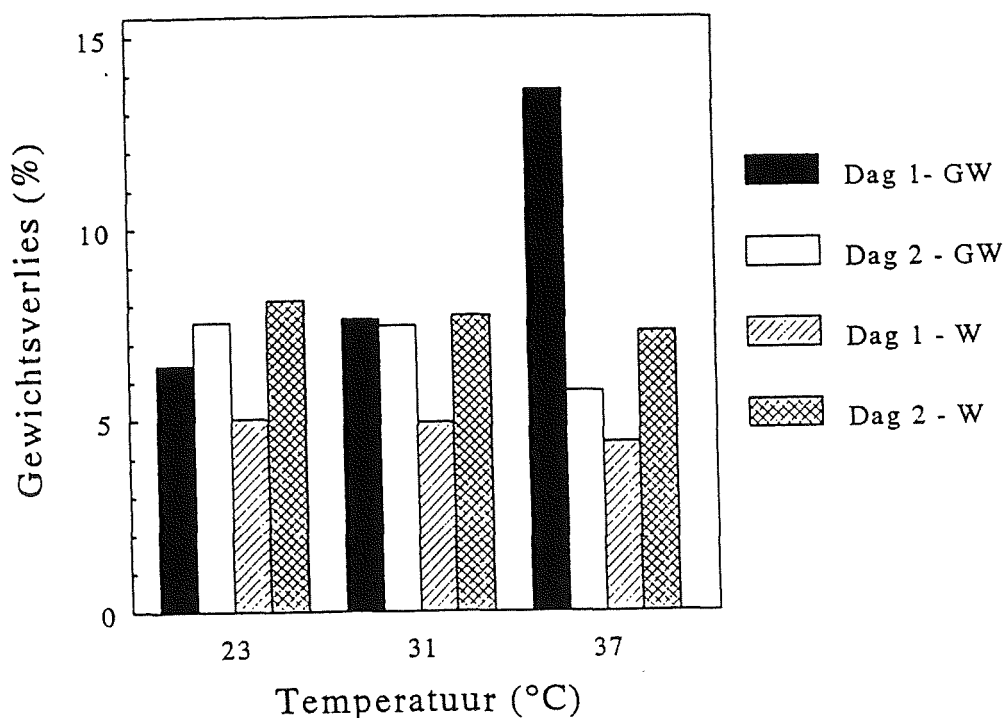
Dit wordt geïllustreerd in Fig. 4.13. In deze figuur zijn twee hoofdbestanddelen van de warmtehuishouding, nl. de warmteproductie (a) en de lichaamstemperatuur (b), uitgezet tegen de tijd bij een omgevingstemperatuur van 37 °C. Het verschil tussen beide parameters is duidelijk. De lichaamstemperatuur reageert duidelijk op wateronthouding (vanaf 4 uur na start van de blootstelling is de lichaamstemperatuur van duiven zonder de beschikking over water duidelijk hoger, met een verschil dat oploopt tot bijna 2 °C op het einde van de eerste respiratiedag). Voor wat betreft de warmteproductie is dit duidelijk niet zo. Verder treedt het effect van dag en nacht naar voren, waarbij zowel warmteproductie als lichaamstemperatuur een piek hebben overdag, en een minimum 's nachts. Ook is de daling in beide parameters tussen dag 1 en dag 2 duidelijk merkbaar.



Figuur 4.13. Verloop in warmteproductie (a) en lichaamstemperatuur (b) (temperatuurzenders in buikholte) (b) bij ongevoerde, in groep gehuisveste, oude duiven tijdens een 48 uur-blootstelling aan 37 °C in relatie tot waterbeschikbaarheid op dag 1 (uurgemiddelden per behandeling). Blokjes op beneden-as geven aandeel van licht- en donkerperiodes in de uurgemiddelden weer (volledig wit - licht aan; volledig zwart - licht uit; half wit - licht half uur aan (overgang licht-donker gebeurt op het half uur). Symbolen (vierkantjes) geven meerwaarden weer.

4.3.3. Gewichtsverlies

Het gewichtsverlies tijdens de eerste blootstellingsdag wordt, zoals op basis van de 24 uur-gegevens kon worden verwacht, duidelijk beïnvloed door omgevingstemperatuur en waterbeschikbaarheid ($P \leq 0.01$). Het gewichtsverlies voor duiven zonder de beschikking over water loopt op van 6.43 % (28 gram) bij 23 °C, over 7.63 % (35 gram) bij 31 °C tot 13.60 % (60 gram) bij 37 °C. Daarentegen verliezen dieren die over water beschikken minder gewicht naarmate de temperatuur stijgt: 5.04 %, 4.93 % en 4.42 % bij respectievelijk 23, 31 en 37 °C. Uit Fig. 4.14 kan worden afgeleid dat het verstrekken van water gedurende de tweede dag deze grote verschillen in gewichtsverlies sterk verkleint, maar niet opheft. Opvallend is echter dat duiven die reeds tijdens de eerste dag water konden opnemen na 48 uur in totaal meer gewicht hebben verloren dan duiven zonder de beschikking over water: dit verschil loopt op van minder dan 0.5 % bij 23 en 31 °C tot zelfs 1.6 % bij 37 °C. Deze verschillen zijn echter niet significant. Ook tijdens de tweede dag neemt het gewichtsverlies iets af naarmate de omgevingstemperatuur stijgt.



Figuur 4.14. Gemiddeld relatief gewichtsverlies (%) van ongevoerde, in groep gehuisveste oude duiven t.o.v. gewicht bij start van de 48 uur-respiratieperiode. Waarden per behandeling per dag tijdens 48 uur-respiratieperiode zijn verkregen door eindgewicht van betreffende dag te vergelijken met begingewicht voor de start van de 48-uur in het algemeen ($100 \cdot (1 - G_{\text{eind}}/G_{\text{start}})$).
(GW: duiven geen beschikking over water tijdens dag 1, wel tijdens dag 2; W: duiven zowel tijdens dag 1 al dag 2 beschikking over water)

Hoofdstuk 5: DISCUSSIE

5.1. Inleiding.

Resultaten van verschillende metingen, zoals gepresenteerd in het vorige hoofdstuk, verbergen een schat aan informatie. Om deze informatie boven water te krijgen wordt in de "Discussie" de samenhang tussen deze op zichzelf staande, afzonderlijke metingen centraal gesteld. Het doel hiervan is duidelijk: een antwoord formuleren op de vijf onderzoeksvragen, gesteld aan het einde van het tweede hoofdstuk. Resultaten van vergelijkbaar onderzoek, gepubliceerd in wetenschappelijke werken en tijdschriften, laten toe de eigen onderzoeksresultaten vanuit meer dan één hoek te bekijken. Een antwoord op de onderzoeksvragen kan via deze weg in een breder kader worden geplaatst, en levert aldus een betere onderbouwing voor de eventuele aanbevelingen naar de praktijk.

In dit hoofdstuk wordt elk van de 5 onderzoeksvragen afzonderlijk behandeld. De motivering van het antwoord en de eventuele gevolgen voor de praktijk van het transport staan hierbij centraal.

5.2. Bovenste Kritieke Temperatuur: invloed van leeftijd?

Alvorens in te gaan op de invloed van de leeftijd op de Bovenste Kritieke Temperatuur, moet eerst vooruitgelopen worden op paragraaf 5.3. Hierin wordt aangegeven dat er geen BKT kon worden berekend voor duiven die de beschikking hadden over water! De discussie over het mogelijke effect van leeftijd op de BKT wordt dan ook noodgedwongen beperkt tot de vogels die niet over water konden beschikken. Al naargelang de meting, schommelt de BKT voor duiven die geen water ter beschikking hebben tussen 31.7 en 32.6 °C. Het verschil tussen de leeftijden is klein, en bedraagt hoogstens 0.5 °C (bij het drogestof gehalte van het borststuk). Het is evenmin zo dat jonge duiven steeds een lagere BKT hebben dan oude duiven, of omgekeerd: de berekeningen op basis van het gewichtsverlies geven een hogere BKT voor oude duiven, maar wanneer warmteproductiegegevens of drogestof gehalten van het borststuk worden gehanteerd, dan blijkt dit niet meer te gelden.

De warmteproductie, zoals weergegeven in Fig. 4.1, zorgde wel voor gefronste wenkbrauwen: volgens de theorie van de warmtehuishouding (zie Fig. 2.2) zou de warmteproductie eerst moeten dalen, vervolgens een tijd lang vlak lopen, om daarna, bij hoge omgevingstemperaturen, opnieuw te stijgen. **Figuur 4.1** toont echter een ander plaatje: de warmteproductie daalt met toenemende omgevingstemperatuur tot de BKT is bereikt (ongeveer 32.5 °C), waarna de warmteproductie weer toeneemt. Er is dus geen sprake van een Onderste Kritieke Temperatuur of van een uitgebreide "comfortzone": deze laatste is bij duiven zo klein (enkele graden) dat hij niet kan worden berekend met de kleine verschillen tussen de temperatuurniveaus van 2 en 4 °C, gehanteerd in dit onderzoek! Ook andere onderzoekers hadden dit al geconstateerd, niet alleen bij duiven (Graf, 1980a; Saarela en Vakkuri, 1982), maar ook bij kippen (Nichelmann, 1986). Wanneer echter het vrij enge begrip "comfortzone" wordt uitgebreid tot "zone waarin de warmteproductie laag is en de waterverdamping minimaal", dan kan op basis van de gegevens in de **figuren 4.2 en 4.9** een optimale temperatuurzone voor in groep gehuisveste dieren worden aangegeven die tussen 25 en 32 °C ligt.

Verder valt op dat de BKT uit het huidige onderzoek lager is dan gegevens die tot nu toe over duiven bekend waren: Calder en Schmidt-Nielsen (1967) vonden een BKT van 36.5 °C, en Webster et al. (1985) hielden het bij 35 °C. Beide onderzoeksteams gaven een BKT die steeds meer dan 2.5 °C hoger is dan de waarden in dit rapport. Dit waren echter berekeningen, gebaseerd op metingen bij individueel gehouden duiven, dus zonder sociaal contact, die volledig tot rust konden komen alvorens de meting werd uitgevoerd. Gorssen et al. (1993) suggereren dat uitgerekend het huisvesten in een groep een grote invloed heeft op de hittetolerantie, waar de Bovenste Kritieke Temperatuur een maat voor is. De beweging, die onrust in een mand met zich meebrengt, zou een verklaring kunnen zijn voor deze lagere BKT. De onderzoekers Flynn en Gessaman (1979), die een verband zochten tussen de warmteproductie van een duif en de hartslag, kwamen immers al tot de vaststelling dat de relatie tussen beide metingen vrij goed klopt bij individuele duiven, maar veel minder duidelijk is wanneer dezelfde dieren in een groep werden geplaatst. Dit wijst er op dat het metabolisme van een duif inderdaad beïnvloed wordt door de omgeving waarin ze zich bevindt: alleen of met anderen.

Maar, nogmaals, de verschillen tussen jonge en oude duiven zijn klein. De kans dat de vastgestelde verschillen wijzen op een duidelijke en voor de praktijk belangrijke invloed van leeftijd is zo mogelijk nog kleiner: het vermoeden dat toevallige schommelingen in de meetwaarden de gevonden verschillen verklaren lijkt veel aannemelijker. Een voorbeeld? In Fig. 4.11 (b) werd het verloop geschetst van het drogestof gehalte van de borstspier in relatie tot de waterbeschikbaarheid en de omgevingstemperatuur. De lijn "oude duiven - geen water" (zwarte, gesloten vierkantjes) vertoont een duidelijke maar volstrekt onlogische sprong bij 15 °C, helemaal links in de figuur. Wanneer de gegevens voor de betreffende behandeling apart werden bekeken, dan bleek één waarneming duidelijk af te wijken: de betreffende duif had een gemeten drogestof gehalte van meer dan 37 %, een waarde die 2 % boven de normale waarde voor die behandeling ligt. Deze afwijkende waarneming heeft echter grote gevolgen, want per behandelingscombinatie temperatuur-leeftijd-waterbeschikbaarheid zijn telkens maar acht dieren onderzocht (tegenover 30 bij de gewichten!). Wanneer de berekening van de BKT wordt overgedaan zonder deze "uitschieter", dan wordt de BKT meteen verhoogd met 0.3 °C tot 32.0 °C: nog slechts 0.1 °C lager dan bij jonge duiven, in tegenstelling tot 0.5 °C in de uitgangssituatie!

Een veiligheidsmarge van 0.5 °C in acht nemende, mag dus gesteld worden dat de BKT voor zowel oude als jonge duiven bij 32 °C ligt wanneer de vogels niet over water kunnen beschikken. Voor wat betreft de hittebelastingscoëfficiënt kan dezelfde conclusie worden getrokken: de gevonden verschillen zijn te klein om als belangrijk te kunnen worden gezien.

Samenvattend kan gesteld worden dat de Bovenste Kritieke Temperatuur voor zowel jonge als oude duiven zonder de beschikking over water bij 32 °C ligt. Deze BKT is de bovengrens van een optimaal temperatuurgebied wat zich uitstrekt tussen 25 en 32 °C.

5.3. Bovenste Kritieke Temperatuur: invloed van waterbeschikbaarheid?

De invloed van waterbeschikbaarheid is zeer duidelijk. In de huidige proef kan niet worden gesproken over een BKT voor duiven die de mogelijkheid hebben om water op te nemen. Voor deze duiven ligt de Bovenste Kritieke Temperatuur zeker boven 37 °C: de maximumtemperatuur in dit onderzoek (39 °C) was te laag om de precieze ligging te kunnen bepalen. Het is hoe dan ook belangrijk dat aan een duif de keuze wordt gelaten om al dan niet water op te nemen. Dit blijkt onder andere uit experimenten waarbij duiven werden blootgesteld aan een warme luchtstroom (Rautenberg et al., 1980), waarbij de dieren erin slaagden om hun lichaamstemperatuur constant te houden door regelmatig water op te nemen. Het probleem is immers dat het moeilijk is om het ogenblik te voorspellen waarop een duif dorst krijgt: een duif kan een aanzienlijke hoeveelheid water verliezen zonder de drang te voelen tot wateropname (Arad et al., 1987; Brummerman en Rautenberg, 1989). Dit bleek ook uit dit onderzoek. In het hoofdstuk "Materiaal en Methoden" is beschreven dat de duiven gedurende de nacht voorafgaand aan de respiratieperiode de gelegenheid hadden water op te nemen. Bij het wegen van de duiven voor het starten van de meetperiode bleek echter dat ze nauwelijks water hadden opgenomen, ondanks een gemiddeld gewichtsverlies van 6.7 %! Ook bij de praktijkmeting naar Orléans was gebleken dat niet alle dieren water opnamen, ondanks een gemiddeld gewichtsverlies van 9 %.

Uit werk van andere wetenschappers was reeds gebleken dat het onthouden van water zorgde voor een verhoging van de warmteproductie en de haematocrietwaarde wanneer duiven en kippen werden blootgesteld aan een hittebelasting (Arad, 1983; Arad et al., 1987). De effecten van een wateronthouding wegen steeds zwaarder naarmate de hittebelasting voortduurt. Dit blijkt uit Fig. 4.3 (a), (b) en (c), die een weergave zijn van Tabel 4.2: de helling van de warmteproductie boven de BKT, dus de hittebelastingscoëfficiënt, neemt toe van 9.0 kJ/kg^{0.75}/dag gedurende de eerste 10 uur van de blootstelling (eerste lichtperiode), tot 16.1 kJ/kg^{0.75}/dag tijdens de laatste twee uur van de blootstelling (tweede lichtperiode). Eén graad boven de BKT kost dus bijna 2 maal zoveel energie bij het eind van de blootstelling dan bij het begin van de hittebelasting!

Een continu-waterversprekking is dus erg belangrijk voor de dieren, en verdient dan ook de voorkeur.

5.4. Jonge en oude duiven: even gevoelig voor wateronthouding?

De vraag of jonge en oude duiven even gevoelig zijn voor wateronthouding kan ook anders gesteld worden, nl.: beïnvloedt waterbeschikbaarheid de Bovenste Kritieke Temperatuur en hittebelastingscoëfficiënt van jonge en oude duiven op dezelfde manier?

Het antwoord op deze vraag is al gegeven in de voorgaande paragrafen: nee, er is geen duidelijk verschil in gevoeligheid tussen beide leeftijdsgroepen. Alleen bleken jonge duiven zonder de beschikking over water iets meer gewicht te verliezen dan oude duiven (0.3%). Maar het effect van de omgevingstemperatuur op de warmteproductie werd voor jonge en oude duiven op een vergelijkbare wijze beïnvloed door waterbeschikbaarheid. Toch was er voor wat betreft het niveau van de warmteproductie een verschil geconstateerd: jonge duiven produceren per kilogram lichaamsgewicht immers 5% meer warmte dan oude duiven. En dat

dit wel degelijk gevolgen kan hebben voor de praktijk, kan misschien het volgende voorbeeldje illustreren.

Bij het inkorven bestaat immers de neiging om meer jonge duiven in een mand te plaatsen, "want jonge duiven zijn toch lichter dan oude duiven".

Stel dat we 24 oude duiven die gemiddeld elk 450 gram wegen in een transportmand stoppen. Dit brengt het totale diergewicht in de mand op 10,8 kg. In de veronderstelling dat ook jonge duiven worden ingekorfd, die elk 400 gram wegen, dan kunnen er 27 jonge duiven in een tweede mand gezet worden om hetzelfde eindgewicht te bereiken. Ondanks het feit dat het totale diergewicht in de mand hetzelfde is, zal de warmteproductie in mand met de jonge duiven echter 5 % hoger liggen. Wat betekent dat bij eenzelfde ventilatie de temperatuur in de mand met jonge duiven hoger, en dus meer belastend zal zijn!

De moraal van het verhaal is de volgende : niet het lichaamsgewicht is van belang, maar de geproduceerde hoeveelheid warmte per gewichtseenheid. De vuistregel dat meer jonge duiven in een mand kunnen dan oude duiven "omdat ze kleiner zijn" berust dan ook op een denkfout.

5.5. Gewichtsverlies: invloed temperatuur, leeftijd en waterbeschikbaarheid.

Uit Fig. 4.8 bleek dat het startgewicht van de duiven toenam naarmate de winter naderde. Een vergelijkbare vaststelling werd ook al gedaan door Rautenberg in 1969, die rapporteerde dat duiven zwaarder worden wanneer ze langere tijd bij een lagere omgevingstemperatuur worden gehuisvest. Voor wat betreft de jonge duiven kan de gewichtstoename waarschijnlijk gedeeltelijk worden toegeschreven aan het feit dat ze naar het volwassen gewicht toegroeien. Dit kan onder meer worden afgeleid uit de vaststelling dat de jonge duiven bij het begin van de experimenten in augustus nog duidelijk lichter waren dan de oude duiven, terwijl in oktober beide groepen ongeveer hetzelfde gewicht hadden. De vraag kan natuurlijk gesteld worden in hoeverre dit de metingen beïnvloedde. Rautenberg (1969) vond echter geen verschil in warmteproductie of in lichaamstemperatuur. Toch kan een mogelijk seizoenseffect op de metingen niet helemaal worden uitgesloten. Zo stemt de sterfte van 13 jonge duiven op 9 oktober bij "39 °C - geen water" tot nadenken, omdat bij dezelfde behandeling op 26 augustus "slechts" 2 dieren dood gingen. Het is echter onmogelijk volledige helderheid te krijgen in deze zaak: eind augustus waren de jonge duiven volop in de rui, dus kaler, wat de warmteafvoer vergemakkelijkte, en hen dus meer bestand maakte tegen hoge omgevingstemperaturen. Het kan dus niet worden uitgesloten dat het "seizoenseffect" ten dele een rui-invloed is. Analyse van de metingen sloot echter een groot, belangrijk seizoenseffect op de resultaten uit: de kleine verschillen die mogelijk optraden zijn niet van die aard dat ze de conclusies van het onderzoek kunnen beïnvloeden.

Het desastreuze effect van wateronthouding op de gewichtsverliezen is in de voorgaande paragrafen al uitgebreid aan bod gekomen. Toch blijkt dat ook duiven met de beschikking over water niet ongevoelig zijn voor een hoge omgevingstemperatuur, zoals geïllustreerd is in Fig. 4.9 en 4.10: in deze figuren wordt aangetoond dat duiven met water minder gewicht zullen verliezen boven 35 °C dan beneden 35 °C. Ze zullen, met andere woorden, meer water opnemen en vasthouden in hun lichaam dan bij normale omgevingstemperaturen, zoals ook kan worden afgelezen uit Fig. 4.11 (b), waarin ook het drogestof gehalte van de borstspier blijkt te dalen boven 35 °C. In paragraaf 5.6 wordt dieper

ingegaan op de eventuele gevolgen van deze vaststelling voor de praktijk.

Het gewichtsverlies in het algemeen kan worden onderverdeeld in verliezen via de uitwerpselen, huidschilfers en veren, gewichtsverliezen door het verbranden van voedsel, en gewichtsverlies door het verdampen van water. In de wetenschap dat waterbeschikbaarheid alleen de gewichtsverliezen bestaande uit water beïnvloedt (verliezen in stikstof en energie werden niet beïnvloed door waterbeschikbaarheid) kan het verschil in gewichtsverlies tussen duiven met en duiven zonder water gelijk worden gesteld aan de hoeveelheid water die een duif zou opnemen wanneer ze water ter beschikking had. Kijkend naar Fig. 4.9 levert dit de vaststelling dat duiven bij een omgevingstemperatuur van 29 °C, dus beneden de BKT, ongeveer 10 gram water per dag opnemen: duiven met water verliezen 20 gram, duiven zonder water 30 gram. De hittebelastingscoëfficiënt, weergegeven in Tabel 4.3, bedraagt voor jonge duiven 5.35 en voor oude duiven 5.94 gram per °C boven de BKT. Indien we dit afronden op 5 gram, dan leert een kort rekensommetje ons dat een duif bij 37 °C, dus 5 °C boven de BKT van 32 °C, minstens 35 gram (10 gram normaal, en $5 \times 5 = 25$ gram t.g.v. de hittebelasting) water zal willen opnemen.

"Minstens", want deze duiven hadden vanaf 16 uur voor start van de respiratieperiode geen voer meer gekregen.

Dit blijkt ook uit Fig. 4.4, waarin het verloop in de tijd van het respiratoir quotiënt (RQ) is geschetst. Vastende dieren die hun lichaamsreserves (vet) verbranden omdat ze het opgenomen voedsel al hebben verteerd, hebben een RQ van 0.71. De duiven in het onderzoek beginnen hun lichaamsreserves te verbranden vanaf 20.00u 's avonds, dus pas 28 uur na de laatste voeropname!

Uit onderzoek bij kippen (Lott, 1991) is duidelijk aangetoond dat voeropname een hogere wateropname veroorzaakt. Voer mag dan ook NOOIT verstrekt worden zonder, tijdens en na de maaltijd, voldoende water aan te bieden. Dit water is niet alleen noodzakelijk om dorst na de maaltijd te lessen, maar voeropname verhoogt ook de warmteproductie (Rautenberg et al., 1980; Francis et al., 1991). Bij hoge omgevingstemperaturen kan deze extra warmte alleen verloren worden via waterverdamping, zodat een bijkomende hoeveelheid drinkwater noodzakelijk is!

5.6. Wateronthouding gedurende 1 dag: herstel mogelijk?

"Hoe snel kan een duif herstellen van uitdroging ten gevolge van een hittebelasting?" Een vraag die niet zonder belang is voor meerdaagse duiventransporten. Afgaande op de Fig. 4.12 en 4.13, waarin de lichaamstemperatuur en de warmteproductie worden beschreven, levert dit herstel niet veel problemen op. Ook Arad en medewerkers (1987) beschreven al hoe duiven die 16 % van hun gewicht verloren door uitdroging dit verlies in een half uur tijd konden "wegdrinken". Toch levert Figuur 4.14, het gewichtsverlies, een vreemd beeld op: duiven die een dag bij 37 °C zonder water zijn gehuisvest, nemen in de daarop volgende dag meer water op, en houden meer water vast in het lichaam (ze verliezen dus minder gewicht) dan duiven die wel steeds over water konden beschikken. Maar ook hier kan vastgesteld worden dat duiven met de beschikking over water meer water zullen vasthouden (minder gewicht verliezen) naarmate de omgevingstemperatuur toeneemt. Een grote hoeveelheid water die extra wordt opgeslagen in het lichaam is op zich waarschijnlijk geen ramp. Hoewel dit

louter speculatie is, kan men zich voorstellen dat een duif bij het vliegen, een erg inspannende en warmteproductieverhogende bezigheid, weinig problemen zal hebben om eventueel overtollig water binnen korte tijd nuttig te besteden. Het kan immers gemakkelijk verdampt worden, en zo voor afkoeling zorgen.

Extra-water in het lichaam kan dus waarschijnlijk geen kwaad, misschien zelfs in tegendeel. De verleiding kan dan aanwezig zijn om deze abnormale wateropname in de hand te werken: "Zet de duif een tijd lekker warm zonder water, geef ze dan water, dan heeft ze meer water opgeslagen dan de rest, en dan is ze dus in het voordeel!". Een redenering die niet opgaat, en wel om meer dan één reden.

Een eerste reden is gebaseerd op het feit dat een duif tijdens een hittebelasting water zal willen opnemen, zoals aangetoond wordt door de duiven die in de gelegenheid zijn om water op te nemen. Dit betekent dat wateronthouding een belangrijke behoefte van het dier negeert, vanuit het oogpunt van dierwelzijn een bedenkelijke zaak.

Een tweede reden kan worden gevonden in de resultaten van de lichaamstemperatuur metingen: de gemiddelde lichaamstemperatuur loopt bij duiven gehouden zonder water bij 37 °C op tot bijna 43,5 °C. Een waarde die erg dicht die van vliegende duiven benaderd. Ook dit is op zich niet levensbedreigend: Dawson (1982) gaf al aan dat vogels, meer dan zoogdieren, de mogelijkheid hebben hun lichaamstemperatuur in rust hoger te laten oplopen omdat ze sowieso tijdens de vlucht geen probleem hebben met waarden van ruim 44 °C. Ter vergelijking, de hoogste lichaamstemperatuur van een vliegende vleermuis, die ook een grote inspanning levert, ligt nog steeds 3 °C lager dan die genoteerd bij een vliegende vogel (Thomas et al., 1991)! Maar Weathers (1981) geeft duidelijk aan dat een verhoogde lichaamstemperatuur voor een vogel die niet vliegt een noodoplossing is, waar een vogel liever geen gebruik van maakt. Een hoge lichaamstemperatuur vergroot immers het temperatuurverschil tussen het dier en de omgeving, zodat (denk aan het eerste hoofdstuk!) meer warmte kan worden afgestaan via stroming en geleiding, waardoor minder water verdampt moet worden, en dus bespaard kan worden op de eigen watervoorraad. Maar, en dit is ook aan bod gekomen in het eerste hoofdstuk, een hogere temperatuur vergemakkelijkt de reacties in het lichaam, en verhoogt dus na zekere tijd het metabolisme en de warmteproductie (dit kan ook worden afgelezen in Fig 4.13 (a), waar de duiven zonder water aan het einde van de eerste respiratiedag een duidelijk hogere warmteproductie hebben). Het voordeel van een verhoogde lichaamstemperatuur is dus van tijdelijke aard. En als een duif de keuze heeft, denk maar aan de lichaamstemperatuur van de vogels die wel water kunnen opnemen, dan houdt ze haar lichaamstemperatuur gewoon normaal.

Paragraaf 5.3 werd besloten met de opmerking dat continue waterverstrekking de voorkeur geniet. Indien dit niet mogelijk is, dan kan op basis van de gegevens over de lichaamstemperatuur gesteld worden dat de duiven dan op zijn minst om de 4 uur voldoende gelegenheid moeten hebben om water op te nemen.

Bij een constante omgevingstemperatuur van 37 °C worden immers slechts na vier uur de gevolgen van wateronthouding op de lichaamstemperatuur merkbaar!

Een derde reden om dit te verduidelijken is om Fig. 4.6 (activiteit) en Fig. 4.13 (warmteproductie en lichaamstemperatuur) met elkaar te vergelijken. Als Fig. 4.13 in twee dagen wordt gesplitst (een verticale streep in het midden van de figuur bij "10.00u"), en de metingen per dag worden vergeleken met het verloop van de activiteit binnen één dag, dan zijn de overeenkomsten treffend. Zowel activiteit, warmteproductie als lichaamstemperatuur stijgen tijdens de eerste lichtperiode, dalen plots wanneer het licht wordt gedoofd, en blijven tijdens de nacht vrij constant, om weer sterk te stijgen wanneer het lichten weer aangaat. Deze samenhang is op zich natuurlijk niet zo vreemd: bij activiteit wordt warmte geproduceerd, en deze warmte wordt gebruikt om de lichaamstemperatuur op peil te houden. Het probleem is echter dat activiteit bij een hoge omgevingstemperatuur voor problemen zorgt: hoe hoger de omgevingstemperatuur, hoe problematischer het wordt om de geproduceerde warmte kwijt te raken. Waar vogels in de koude meer zullen bewegen om het warm te krijgen (Zerba en Walsberg, 1992), zal de reactie bij hoge omgevingstemperaturen net omgekeerd zijn: zo weinig mogelijk bewegen (Marder en Gavrieli-Levin, 1986; Brummerman et al., 1980). Iedere verstoring die hen tot activiteit dwingt moet dan ook vermeden worden. En het lijkt er op dat duiven die in groep in een mand zitten veel meer hinder van elkaar ondervinden bij een hoge omgevingstemperatuur, en meer onrust zullen vertonen. Marder (1983) beschreef al hoe hij zijn duiven apart moest ophokken boven 50 °C, omdat ze veel te agressief werden t.o.v. elkaar. Deze onrust vertaalt zich in agressief gedrag, zoals pikken (Heinroth en Heinroth beschreven reeds in 1949 de verschillende vormen van agressieve gedrag van duiven op het hok), maar ook in door elkaar heen lopen.

De risico's van dit gedrag bij hoge omgevingstemperaturen werden duidelijk bij een experiment vooruitlopend op de tweede onderzoeksfase, uitgevoerd aan de Landbouw Universiteit. In dit experiment werd het effect van een constante omgevingstemperatuur vergeleken met een wisselende omgevingstemperatuur (die beter de praktijksituatie weergeeft). In één behandeling werden duiven, zonder de beschikking te hebben over water, blootgesteld aan een omgevingstemperatuur die gemiddeld 35 °C bedroeg over de gehele dag, maar die niet constant was: zo steeg de temperatuur in het begin van 35 tot 42 °C, zakte daarna tot 28 °C, en klom tenslotte weer naar 35 °C. Wat bleek? Bij iedere uitvoering van deze behandeling (vier in totaal) gingen duiven dood, vaak al na minder dan 6 uur (dus bij de grootste hittebelasting). Het aparte bij deze droeve gebeurtenis was dat deze duiven niet uitgedroogd waren: volgens hun gewicht hadden ze best nog "verdampbaar" water over. De doodsoorzaak moet dus ergens anders gezocht worden: een piek van activiteit heeft de sommige vogels zoveel warmteoverlast bezorgd dat de mogelijkheden om warmte af te voeren niet meer volstonden. De dieren raakten over de dodelijke oververhittingsgrens, en bezweken aan een acute hitteschok. Het bewust blootstellen van duiven aan hoge omgevingstemperaturen zonder ze water te verstrekken brengt dus niet alleen hun welzijn in het gedrang, ze kunnen er zelfs het leven bij inschieten!

Uit de figuren 4.6 en 4.13 valt nog een ander belangrijk gegeven af te leiden: de invloed van licht op de activiteit, de warmteproductie en de lichaamstemperatuur. In het licht van het voorgaande zou het wegvallen van de activiteit in het donker goed zijn: minder activiteit, minder warmteproductie, minder kans op oververhitting. Maar hier tegenover staat dat duiven in het donker geen of nauwelijks voer en water opnemen (Yamada et al., 1988), en dat duiven in het donker een hogere gevoeligheid hebben voor hoge temperaturen dan 's

nacht (Graf et al., 1979; Graf, 1980b, Heller et al., 1983). Dit blijkt in dit onderzoek onder andere uit Tabel 4.2, waarin wordt aangetoond dat de Bovenste Kritieke Temperatuur 's nachts 2 °C lager is dan overdag! Maar het kan niet worden uitgesloten dat de verschillen tussen licht en donker ook te wijten zijn aan het bioritme van de duif, en niet alleen aan de aan- of afwezigheid van belichting.

Voor de praktijk zijn de huidige gegevens over de invloed van licht en lichtsterkte te verwarrend om richtlijnen te kunnen geven. Het is immers ook niet uitgesloten dat het oriëntatievermogen van de duif beïnvloed wordt door kunstgrepen met het belichtingsregime tijdens transport.

Een laatste punt wat kan worden opgemerkt over de tweedaagse metingen die zijn verricht heeft betrekking op de energievoorraad van de duiven. Uit andere onderzoeken (Berger en Phillips, 1989; Graf et al., 1989) was bekend dat de lichaamstemperatuur en de warmteproductie van duiven afnemen naarmate de lichaamsreserves meer worden aangesproken. Vergelijk het met een motor die op een lager toerental overgaat om brandstof te sparen. Dit wordt hier bevestigd: uit metingen van de RQ was reeds bekend dat de duiven in het onderzoek vasten vanaf 20.00u 's avonds tijdens de eerste meetdag; de rest van de meetperiode leven ze dus op hun lichaamsreserves. En het blijkt inderdaad zo te zijn dat zowel de lichaamstemperatuur als de warmteproductie lager zijn gedurende de tweede dag, vergeleken met de eerste dag.

5.7 Conclusies

Kort samengevat komen de resultaten van de eerste onderzoeksfase hier op neer:

1. De Bovenste Kritieke Temperatuur van ongevoerde postduiven gehuisvest onder transportcondities wordt niet beïnvloed door leeftijd, wel door waterbeschikbaarheid.
2. De Bovenste Kritieke Temperatuur van duiven zonder de beschikking over water bedraagt 32 °C. Deze temperatuur is meer dan 2 °C lager dan de bekende waarden voor individueel gehuisveste dieren.
3. Voor duiven met beschikking over water kon geen Bovenste Kritieke Temperatuur worden bepaald, wat aangeeft dat deze rond 37 °C of hoger moet liggen.
4. Jonge en oude duiven zijn even gevoelig voor wateronthouding en hoge omgevingstemperaturen. Jonge duiven produceren echter 5% meer warmte dan oude duiven.
5. Bij duiven zonder de beschikking over water nemen zowel de warmteproductie, de lichaamstemperatuur als het gewichtsverlies door waterverdamping toe boven de Bovenste Kritieke Temperatuur.
6. Lichaamsanalyses toonden aan dat het gewichtsverlies bij temperaturen boven de Bovenste Kritieke Temperatuur bij duiven zonder de beschikking over water in hoofdzaak uit water bestaat.

7. Warmteproduktiemetingen toonden aan dat de hittebelasting voor de duiven zonder de beschikking over water toeneemt naarmate de blootstelling aan een hoge temperatuur langer duurt. Bij temperaturen vanaf 39 °C resulteerde dit in sterfte.

8. Wateropname is voor een duif noodzakelijk om de nadelige gevolgen van blootstelling aan een hoge omgevingstemperatuur te voorkomen. Om een goede wateropname door iedere duif mogelijk te maken kan best continu water worden verstrekt. Als noodoplossing kan, op basis van lichaamstemperatuurmetingen bij 37 °C, watervorstrekking minstens om de vier uur worden overwogen. In dit geval moeten alle duiven voldoende tijd en gelegenheid hebben om water op te nemen.

9. De activiteit in de mand, de warmteproductie en de lichaamstemperatuur hangen sterk samen met de aan- of afwezigheid van licht. De precieze aard van deze samenhang is onduidelijk, en er bestaat onvoldoende inzicht in de mogelijke nadelige gevolgen van een beïnvloeding van het natuurlijke lichtregime (wateropname, oriëntatie, etc.)

10. De duiven in het onderzoek hebben 28 uur na de laatste voerbeurt al het voer in het maag-darm kanaal verteerd. Ze beginnen dus 28 uur na de laatste voerbeurt met het verbranden van hun lichaamsreserves.

11. Wanneer duiven gedurende 1 dag blootgesteld worden aan een hoge omgevingstemperatuur zonder de beschikking over water, dan nemen zowel het gewichtsverlies, de lichaamstemperatuur als de warmteproductie toe vergeleken met duiven die wel de beschikking hebben over water. Het beschikbaar stellen van water gedurende de tweede dag na 1 dag wateronthouding verlaagt de lichaamstemperatuur en de warmteproductie tot het niveau van de duiven die wel continu de beschikking hadden over water. Het gewichtsverlies was zelfs minder dan het verlies vastgesteld bij duiven die continu de beschikking hadden over water. Dit kan wijzen op een overcompensatie van het gewichtsverlies tijdens de eerste dag door duiven die gedurende die dag geen water ter beschikking hadden.

Hoofdstuk 6: REFERENTIES

- ARAD, Z.; I. GAVRIELI-LEVIN; U. EYLATH; J. MARDER (1987) Effect of dehydration on cutaneous water evaporation in heat-exposed pigeons (*Columbia livia*). *Physiol. Zool.* 60(6):623-630.
- ARAD, Z. (1983). Thermoregulation and acid-base status in the panting dehydrated fowl. *J. Appl. Phys.* (54):234-243.
- AULIE, A. (1971). Body temperatures in pigeons and budgerigars during sustained flight. *Comp. Biochem. Physiol.*, 39A:173-176.
- BERGER, R.J.; N.H. PHILLIPS (1989). Continuous bright light suppresses circadian rhythms of body temperature and sleep in fed and fasted pigeons. *Thermal Physiology*, 673-678.
- BRUMMERMAN, M.; W. RAUTENBERG (1989). Interaction of autonomic and behavioral thermoregulation in osmotically stressed pigeons (*Columbia livia*). *Physiological Zoology* 62(5):1102-1116.
- BUTLER, P.J.; N.H. WEST; D.R. JONES (1977). Respiratory and cardiovascular responses of the pigeon to sustained, level flight in a wind-tunnel. *J. Exp. Biol.*, 71:7-26.
- CALDER, W.A.; K. SCHMIDT-NIELSEN (1967). Temperature regulation and evaporation in the pigeon and the roadrunner. *Am. J. Phys.* 213:883-889.
- CHIASSON, R.B. (1972). Laboratory anatomy of the pigeon. W.M.C. Brown company publishers, Dubuque, Iowa, 159 p.
- DAWSON, W. R. (1982). Evaporative losses of water by birds. *Comp. Biochem. Physiol.*, 71A: 495-509.
- FLYNN, R.K.; J.A. GESSAMAN (1979). An evaluation of heart rate as a measure of daily metabolism in pigeons (*Columbia livia* L.). *Comp. Biochem. Physiol.* 63A:511-514
- FRANCIS, C.A.; M.G. MACLEOD; J.E.M. ANDERSON (1991). Alleviation of acute heat stress by food withdrawal or darkness. *British Poultry Science*, 32:219-225.
- GORSSEN, J.; J.W. SCHRAMA; M.J.W. HEETKAMP (1993). The effect of water availability on metabolic heat production of heat exposed, group housed, unfed pigeons in relation to duration of exposure. *Proceedings 4th Internat. Livestock Environment Symposium, Coventry, Engeland (in druk)*.
- GRAF, R. (1980a). Diurnal changes of thermoregulatory functions in pigeons. I. Effector mechanisms. *Pflugers Arch.* 386:173-179.
- GRAF, R. (1980b). Diurnal changes of thermoregulatory functions in pigeons. II. Spinal thermosensitivity. *Pflugers Arch.* 386:181-185.
- GRAF, R.; H.C. HELLER; W. RAUTENBERG (1979) Thermoregulatory effector activity during sleep in the pigeon. *Pflugers Arch.* 397:R37.
- GRAF, R.; S. KRISHNA; H.C. HELLER (1989). Regulated nocturnal hypothermia induced in pigeons by food deprivation. *Am. J. Phys.* 256:R733-R738.
- HART, J. S.; O. Z. ROY (1967). Temperature regulation during flight in pigeons. *Am. J. Phys.* 213:1311-1316.
- HART, J. S.; O. Z. ROY (1966). Respiratory and cardiac responses to flight in pigeons. *Physiol. Zool.* 39:291-306.

- HEINROTH, O.; K. HEINROTH (1949) Verhaltensweisen der Felsentaube (Haustaube) *Columba livia livia* L. Z. f. Tierpsychologie bd. 6 heft 2, p. 153-201.
- HEL, W. VAN DER; M. HEETKAMP; J. GORSSSEN; J.W. SCHRAMA; J.T.P. VAN DAM (1992). Continuous measurement of body temperature of (farm) animals by a telemetric system in relation to heat production. Proc. XII Int. Symp. on Biotelemetry, Ancona (Italy), August 31 - september 1992 (in druk).
- HEL, W. VAN DER; M.W.A. VERSTEGEN; L. PIJLS; M. VAN KAMPEN (1992). Effect of two-day temperature exposure of neonatal broiler chicks on growth performance and body composition during two weeks at normal conditions. *Poultry Science* 71:2014-2021.
- HELLER, H.C.; R. GRAF, W. RAUTENBERG (1983). Circadian and arousal state influences on thermoregulation in the pigeon. *Am. J. Phys.* 245:R321-328
- HENKEN, A.M.; W. VAN DER HEL; A. HOOGERBRUGGE; C.W. SCHEELE (1987) Heat tolerance of one-day old chickens with special reference to conditions during air transport. In: *Energy metabolism in farm animals*. M.W.A. Verstegen and A.M. Henken, ed. Martinus Nijhoff Pub., Dordrecht, Boston, Lancaster. p. 261-287.
- HELLER, H.C.; R. GRAF, W. RAUTENBERG (1983). Circadian and arousal state influences on thermoregulation in the pigeon. *Am. J. Phys.* 245:R321-328
- HIRTH, K.-D.; W. BIESEL; W. NACHTIGALL (1987) Pigeon flight in a wind tunnel. III. Regulation of body temperature. *J. Comp. Physiol. B*, 157:111-116.
- JANSEN, M.B.; P.J. NIJENHUIS; A. CATS (1992) Recent developments on implantable transmitters with the AMTI61 integrated circuit as a universal 6-channel biomedical telemetry transmitter. Proc. XII Int. Symp. on Biotelemetry, Ancona (Italy), August 31 - september 1992 (in druk).
- LUITING, P. (1991). The value of feed consumption data for breeding in laying hens. PhD thesis, Wageningen, 183 p.
- LOTT, B.D. (1991) The effect of feed intake on body temperature and water consumption of male broilers during heat exposure. *Poultry Science* 70:756-759.
- MARDER, J. (1983). Cutaneous water evaporation. II. Survival of birds under extreme thermal stress. *Comp. Biochem. Physiol.* 75A:433-439.
- MARDER, J.; I. GAVRIELI-LEVIN (1986). Body and egg temperature regulation in incubating pigeons exposed to heat stress: the role of skin evaporation. *Physiol. Zool.* 59(5):532-538.
- MOON, R.D.; H.P. ZEIGLER (1979). Food preferences in the pigeon (*Columba livia*). *Physiology and Behavior*, 22:1171-1182.
- MOUNT, L.E. (1974). The concept of thermoneutrality. In: *Heat loss from animals and man*, ed. J.L. Monteith & L.E. Mount, p. 425-439.
- MUIRURI, H.; P. C. HARRISON (1991). Effect of periferal foot cooling on metabolic rate and thermoregulation of fed and fasted chicken hens in a hot environment. *Poultry Science*, 70:74-79.
- NICHELMANN, M. (1986). Thermoregulatorische Reaktionen beim Geflügel - Eine Übersicht. *Biol. Rundsch.* 24: 267-277.
- PARKER, G.H.; J.C. GEORGE (1974). Effect of exercise on the respiratory metabolism of [¹⁴C] palmitate labelled pigeons. *Int. J. Biochem.* 5:167-172.