

'N VERGELYKENDE STUDIE VAN DIE INVLOED VAN ENKELE
EKOLOGIESE FAKTORE OP DIE VARSWATERSLAKSPESIES
LYMNAEA NATALENSIS KRAUSS EN BULINUS (BULINUS)
TROPICUS (KRAUSS) (MOLLUSCA: BASOMMATOPHORA) MET
SPESIALE KLEM OP DIE SUBSTRATUM

deur

C. COMBRINCK

Instituut vir Dierkundige Navorsing,
Departement Dierkunde,
Potchefstroomse Universiteit vir C.H.O.,
Potchefstroom

VERHANDELING

aangebied ter gedeeltelike voldoening aan die ver-
eistes vir die graad

MAGISTER SCIENTIAE

aan die
Potchefstroomse Universiteit
vir
Christelike Hoër Onderwys

LEIER: Prof. J.A. VAN EEDEN

Februarie 1968

'N VERGELYKENDE STUDIE VAN DIE INVLOED VAN ENKELE EKOLOGIESE FAKTORE OP DIE VARSWATERSLAKSPESIES LYMNAEA NATALENSIS KRAUSS EN BULINUS (BULINUS) TROPICUS (KRAUSS) (MOLLUSCA: BASOMMATOPHORA) MET SPESIALE KLEM OP DIE SUBSTRATUM

INHOUDSOPGawe

Bladsy

1.	INLEIDING	1
2.	APPARAAT, METODES EN TEGNIEKE	15
2.0	ALGEMEEN	15
2.1	DIE ONTWERP VAN DIE RIVIERMODELLETJIE	16
2.2	CHEMIESE EN FISIESE BEPALINGS VAN TOESTANDE IN DIE RIVIERMODELLETJIE TYDENS DIE SUBSTRAATEKS- PERIMENTE VAN 1965-1966	22
2.21	Temperatuur	22
2.22	Die waterstofioonkonsentrasie: pH	24
2.23	Die geleidingsvermoë	24
2.24	Opgeloste suurstof (O.S.) en persentasiever- sadiging	24
2.25	Die biochemiese suurstofaanvraag en suurstof geabsorbeer	25
2.26	Ander chemiese toetse	26
2.3	FLORA IN DIE RIVIERMODELLETJIE	27
2.4	FAUNA IN DIE RIVIERMODELLETJIE	28
2.5	DIE WATER WAT GEBRUIK IS	29
2.6	DIE SUBSTRATA WAT IN DIE EKSPERIMENTE GEBRUIK IS	30
2.7	DIE SLAKKE: HUL HERKOMS, TELING EN ONDERHOUD	32
2.8	KALENDERSTELSEL	35
2.9	DIE VERMOË OM TE VERMEERDER. TEORIE EN UIT- VOERING DAARVAN	36
2.10	GROEIKOERS VOLGENS VERMEERDERING IN GEWIG	51

2.11	<i>GEDRAG TEN OPSIGTE VAN DIE SUBSTRATUM</i>	64
3.	RESULTATE	68
3.1	<i>DIE RIVIERMODELLETJIE AS 'N GESKIKTE EKSPERIMENTELE HABITAT VIR O.A. <u>L. NATALENSIS</u> EN B. (<u>B.</u>) <u>TROPICUS</u></i>	68
3.11	<i>Die ontwerp van die riviermodelletjie</i>	68
3.111	<i>Die riviermodelletjie in vergelyking met ander stelsels wat al gebruik is om varswaterslakke te huisves</i>	68
3.112	<i>Die vraag na skaduwee of sonlig</i>	71
3.113	<i>Die inhoudsmate van die riviermodelletjie</i>	74
3.114	<i>Varswaterslakke en stroomsnelheid</i>	75
3.115	<i>Die diepte van die water in die riviermodelletjie</i>	80
3.12	<i>Die temperatuur in die riviermodelletjie</i>	82
3.13	<i>Waterstofionkonsentrasie (pH)</i>	94
3.14	<i>Geleidingsvermoë</i>	97
3.15	<i>Persentasieversadiging met opgeloste suurstof</i>	101
3.16	<i>Biochemiese suurstofaanvraag</i>	102
3.17	<i>Hardheid en alkaliniteit</i>	104
3.18	<i>Katione en anione</i>	105
3.19	<i>Fauna en flora wat tydens die ondersoek in die riviermodelletjie voorgekom het</i>	109
3.191	<i>Die fauna in die riviermodelletjie</i>	109
3.192	<i>Die hoër plante</i>	111
3.193	<i>Die Algae in die riviermodelletjie</i>	114
3.2	<i>DIE VERMOË VAN <u>L. NATALENSIS</u> EN B. (<u>B.</u>) <u>TROPICUS</u> OM OP DIE VERSKILLENDÉ SUBSTRATA TE VERMEERDER</i>	117
3.21	<i>Oorlewing: l_x</i>	117
3.22	<i>Die voortplantingskoers : m_x</i>	119
3.23	<i>Die proporsionele eierkromme (V_x), die netto-voortplantingsyfer (R_c) en die gemiddelde kohortgenerasieduur (T_c)</i>	126

III

3.24	Die vermoë om te vermeerder (r_c) en die bepaalde voortplantingskoers (λ_c) van elk van die tien slakgroepe	130
3.25	Die mate waarin die voorwaardes vir die bepaling van r_c nagekom is tydens die proef en 'n moontlike verklaaring vir die onderskeie r_c -waardes	136
3.3	<i>GROEIKOERS : VERMEERDERING IN GEWIG</i>	140
3.31	Die vasstelling van 'n gewigskompensasiefaktor vir <u>L.natalensis</u> en <u>B.(B.)tropicus</u>	140
3.311	Die regressielyn van ($\log \% \text{ gewig}$) op ($\text{sek.} \times 10^{-4}$) vir <u>L.natalensis</u>	140
3.312	Die regressielyn van ($\log \% \text{ gewig}$) op ($\text{sek.} \times 10^{-4}$) vir <u>B.(B.)tropicus</u>	144
3.313	Vergelyking van die twee slakspesies se uitdrogingskoerse	145
3.32	Die tien slakgroepe se vermeerdering in gewig	148
3.321	Die groeikoers-krommes van <u>L.natalensis</u> en <u>B.(B.)tropicus</u>	148
3.322	Meer akkurate omskrywings van die groeikoers-krommes	150
3.323	Hoogste gemiddelde groepsgewigte	155
3.324	Die variasiekoëffisiënt	156
3.325	Minimum- en maksimumgewigte	156
3.326	Gemiddelde gewigte en die begin van eierproduksie	157
3.327	Die groeikoerse van individuele slakke en die gewig van die eierpakkies	157
3.328	Skulpgewigte	159
3.4	<i>GEDRAGSPATRONE VAN L.NATALENSIS EN B.(B.)TROPICUS</i>	159
3.41	Die gedrag van die tien slakgroepe t.o.v. die substrata in die riviermodelletjie tydens 24 opeenvolgende uurlikse waarnemings	159
3.42	<u>Lymnaea natalensis</u> en <u>B.(B.)tropicus</u> op ewekansig-verspreide substraattipes	161
3.421	Seleksie tussen ewekansig-verspreide substraattipes in poel V van die riviermodelletjie	161
3.4211	Die verskillende plekke waar die slakke aantref is	161

IV

3.4212	Die verskillende plekke waar die eierpakkies van die twee spesies gevind is	168
3.422	Seleksie tussen ewekansig-verspreide substraat-tipes in die akwariums	169
3.43	Die aktiwiteit van <u>L.natalensis</u> en <u>B.(B.)tropicus</u> in afsonderlike akwariums en in <u>diese</u> fde akuarium	172
3.44	Vergelyking van die resultate verkry met die gedragstudies	173
4.	VERGELYKING VAN DIE RESULTATE VERKRY UIT DIE PROEWE OOR VERMEERDERINGSVERMOË, GEWIGSTOPENNAME EN GEDRAG	182
5.	OPSUMMING	187
6.	DANKBETUIGINGS	192
7.	LITERATUURVERWYSINGS	194
8.	BYLAE	204

I INLEIDING

Alhoewel die substratum deel van die fisiese omgewing van waterlewende plante en diere is (Hynes, 1960) en in die besonder van varswaterslakke (Abdel-Malek, 1956), is die invloed van die substratum as faktor in die ekologie van varswaterslakke na my wete nog nie indringend ondersoek en duidelik omskryf nie.

Die aard van die substrata in waterhabitatte word deur meer as een faktor bepaal en beïnvloed. Die chemiese, en tot 'n mate fisiese, karakter van die substratum kan volgens Hynes (1960) teruggevoer word na die oorspronklike grondtipe of aardlae waaruit dit gevorm is. Van Someren (1946) voer egter aan dat die fisiese eienskappe van die substratum waarskynlik van meer belang in die varswaterslak-ekologie is as die herkoms daarvan.

Die substratum word die meeste beïnvloed deur die water wat dit bedek en uit 'n fisiese oogpunt gesien, is die stroomsnelheid van die water die bepalende faktor. Die stroomsnelheid self word volgens Coker (1954) en Hynes (1960) weer beïnvloed deur die helling waarlangs die water vloeи, die volume water wat vloeи, die verhouding van diepte tot wydte van die stroom en die hoeveelheid gesuspendeerde materiaal in die water. Die stroomsnelheid veroorsaak naamlik dat groot substraatpartikels gewoonlik in vinnige strome aangetref word, aangesien die kleiner deeltjies deur die vinnigvloeiende water weggevoer word. Die substraattipes wat met verskillende stroomsnelhede geassosieer word, is in tabel 1 uiteengesit.

TABEL 1 Verband tussen stroomsnelheid en struktuur van die substratum (volgens Butcher, 1933, aangehaal en verkort uit Hynes, 1960)

Stroomsnelheid	Substratum
>91 cm. sek. $^{-1}$	growwe gruis tot klippe
>60 cm. sek. $^{-1}$	gruis
>20 cm. sek. $^{-1}$	sand tot gruis
>12 cm. sek. $^{-1}$	slik
<12 cm. sek. $^{-1}$	modder

Hynes (1960) verdeel die substratum in twee basiese tipes, tw. dié wat neergeslaan en dié wat weggevreet is. Die neergeslane substrata (slik en modder in tabel 1) word geassosieer met lae stroomsnelhede en die weggevrete substrata (sand, gruis en klippe in tabel 1) verteenwoordig die hoër stroomsnelhede.

Nou is dit so dat baie, indien nie die meerderheid nie, varswaterslakke voorkom in stadigvloeiende water (Boycott, 1936; Van Someren, 1946; Teesdale, 1954; Abdel-Malek, 1956; Marill, 1956; Cridland, 1958; De Meillon et al., 1958; Pimentel en White, 1959; Oliver en Buzo, 1963; Frank, 1964; Van Eeden et al., 1964). 'n Uitsondering is Lymnaea peregra Müller wat in vinnigvloeiende water kan voorkom (Boycott, 1936; Hynes, 1960). As egter aanvaar word dat stroomsnelheid in die reël 'n beperkende faktor is, sou die substratum in die meerderheid van varswaterslakhabitatie sonder meer as neergeslaan geklassifiseer kon word, d.w.s. slik of modder. Dit is ook so dat heelwat spesies, waaromtrent gegewens beskikbaar

is, op modder aangetref is. Hierdie afleiding volg uit tabel 2, wat hieronder uiteengesit is:

TABEL 2 Varswaterslakke wat op modder gevind is

Die spesies en die outeurs is ooreenstemmend genommer.

<u>Nommer</u>	<u>Spesies</u>
1	<u>Physa gyrina</u> Say
2	<u>Physa acuta</u> Clessin
3	<u>Physa fontinalis</u> Linnaeus
4	<u>Bulinus (Physopsis) africanus</u> (Krauss)
5	<u>Bulinus (Physopsis) nasutus</u> (Martens)
6	<u>Bulinus (Physopsis) globosus</u> (Morelet)
7	<u>Bulinus forskali</u> (Ehrenberg)
8	<u>Bulinus truncatus</u> (Adouin)
9	<u>Bulinus (Bulinus) tropicus</u> (Krauss)
10	<u>Biomphalaria pfeifferi</u> (Krauss)
11	<u>Biomphalaria sudanica tanganikana</u> (Bourguignat)
12	<u>Australorbis glabratus</u> (Say)
13	Planorbidae in die algemeen
14	<u>Lymnaea exserta</u> Martens
15	<u>Lymnaea truncatula</u> Müller
16	<u>Lymnaea natalensis</u> Krauss
17	<u>Lymnaea natalensis caillaudi</u> Bourguignat
18	<u>Lymnaea natalensis undussimae</u> Martens
19	<u>Lymnaea caillaudi</u> Bourguignat
20	<u>Pisidium C. Pfeiffer</u> spp.

<u>Nommer</u>	<u>Outeurs</u>
1	Gersbacher (1937)
2	Stiglingh (1966)
3	Hynes (1960)
4	Porter (1938); Frank (1964); Van Eeden et al. (1964)
5	Cridland (1957)
6	Gordon et al. (1934), aangehaal uit Stiglingh (1966)
7	Cridland (1957); Stiglingh (1966)
8	Watson (1956)
9	Van Eeden et al. (1964); Stiglingh (1966); De Kock (1966a)
10	De Meillon et al. (1958); Frank (1964)
11	Cridland (1958)
12	Pimentel en White (1959)
13	Abdel-Malek (1956)
14	Cridland (1958)
15	Walton (1918) asook Walton en Wright (1926), beide aangehaal uit Van Someren (1946)
16	Porter (1938); Van Eeden et al. (1964); Stiglingh (1966); De Kock (1966a)
17	Cridland (1957)
18	Pilsbry en Bequaert (1927)
19	Van Someren (1946)
20	Baker (1927)

In sommige gevalle word die moddersubstratum verder omskryf. Daar word bv. verklaar dat die modder 'n stewige struktuur het en dat pap en klewerige modder ongewens is (Walton,

1918, aangehaal uit Van Someren, 1946; Walton en Wright, 1926, aangehaal uit Van Someren, 1946; Baker, 1927; Van Someren, 1946; Abdel-Malek, 1956; De Meillon et al., 1958). In teenstelling hiermee het Stiglingh (1966) bevolkings van Bulinus (Bulinus) tropicus (Krauss) op baie sagte modder aangetref. Dit wil dus voorkom of die stewigheid van die modder nie in alle gevalle 'n invloed het nie.

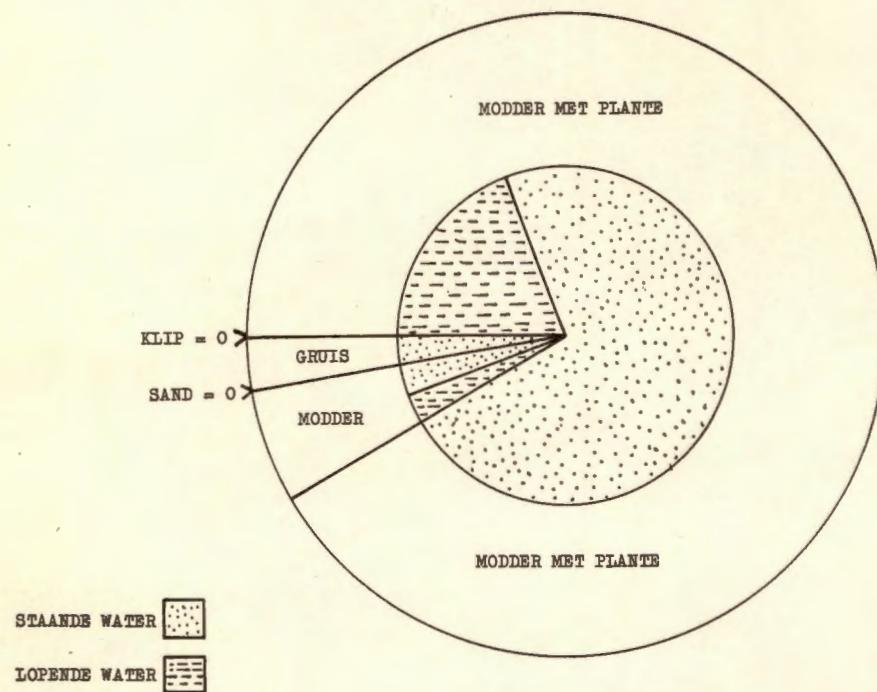
Plantegroei word soms in 'n verdere omskrywing van moddersubstrata genoem, soos blyk uit tabel 3.

TABEL 3 Varswaterslakke gevind op modder met plantegroei

<u>Nommer</u>	<u>Spesies</u>
1	<u>Physa acuta</u>
2	<u>Physa fontinalis</u>
3	<u>Bulinus</u> (<u>Physopsis</u>) <u>africanus</u>
4	<u>Bulinus</u> (<u>Physopsis</u>) <u>nasutus</u>
5	<u>Bulinus</u> <u>forskali</u>
6	<u>Bulinus</u> (<u>Bulinus</u>) <u>tropicus</u>
7	<u>Bulinus</u> Müller spp.
8	<u>Biomphalaria</u> <u>sudanica</u> <u>tanganikana</u>
9	<u>Australorbis</u> <u>glabratus</u>
10	<u>Biomphalaria</u> Preston spp.
11	<u>Lymnaea</u> <u>natalensis</u>
12	<u>Lymnaea</u> <u>natalensis</u> <u>caillaudi</u>
13	<u>Lymnaea</u> <u>exserta</u>
14	<u>Lymnaea</u> <u>caillaudi</u>
15	<u>Pisidium</u> spp.

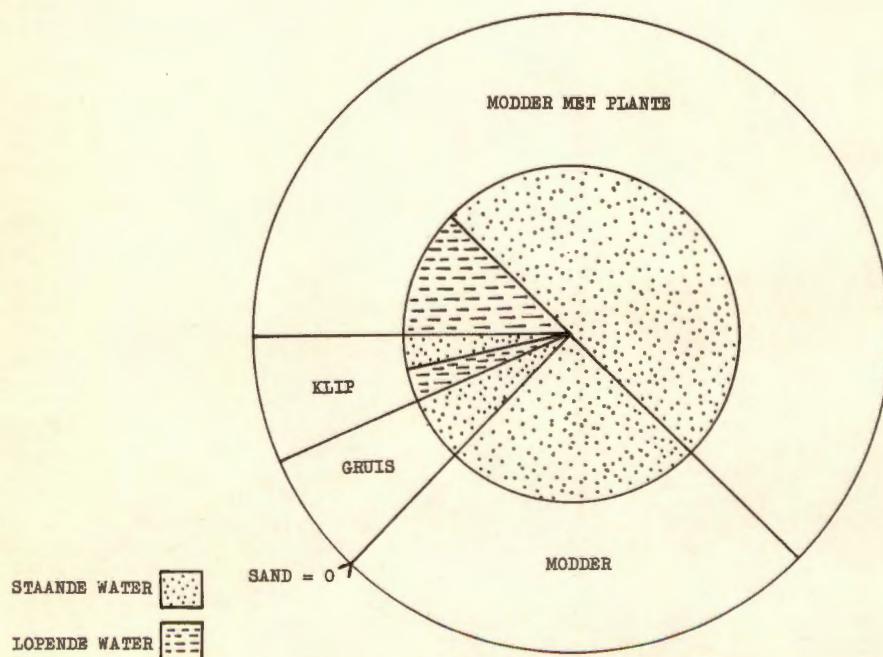
FIGUUR 1 DIE VERSPREIDING VAN LYMNAEA NATALENSIS OP
VERSKILLEND SUBSTRATA IN DIE MOORIVIER VOLGENS DE KOCK (1966a)

Elke segment van die sirkel verteenwoordig daardie persentasie van die totale aantal habitatte van die spesie wat 'n besondere substratum gehad het. Die segmente van die binneste sirkel maak onderskeid tussen staande en lopende water soos aangetref by die verskillende substrata.



FIGUUR 2 DIE VERSPREIDING VAN BULINUS (BULINUS) TROPICUS OP
VERSKILLEND SUBSTRATA IN DIE MOORIVIER VOLGENS DE KOCK (1966a)

Elke segment van die sirkel verteenwoordig daardie persentasie van die totale aantal habitatte van die spesie wat 'n besondere substratum gehad het. Die segmente van die binneste sirkel maak onderskeid tussen staande en lopende water soos aangetref by die verskillende substrata.



<u>Nommer</u>	<u>Outeurs</u>
1	Stiglingh (1966)
2	Hynes (1960)
3	Van Eeden et al. (1964)
4	Cridland (1957)
5	Cridland (1957); Stiglingh (1966)
6	Van Eeden et al. (1964); Stiglingh (1966); De Kock (1966a)
7	Abdel-Malek (1956)
8	Cridland (1958)
9	Pimentel en White (1959)
10	Abdel-Malek (1956)
11	Van Eeden et al. (1964); Stiglingh (1966); De Kock (1966a)
12	Cridland (1957)
13	Cridland (1958)
14	Van Someren (1946)
15	Baker (1927)

Die voordele van plantegroei op die modder is voor die hand liggend. Dit kan onder andere skuilplek, skaduwee, voedsel, suurstof en eierlêplekke aan die slakke verskaf. Die aanwesigheid van plante is egter nie 'n absolute voorwaarde vir die voorkoms van spesies soos Lymnaea natalensis Krauss en B. (B.) tropicus op modder nie. Uit figure 1 en 2 is dit duidelik dat 'n redelike persentasie van albei hierdie spesies op modder alleen gevind is.

In der waarheid is sommige varswaterslakke ook nie eens beperk tot moddersubstrata met of sonder plante nie. Hierdie afleiding volg uit tabel 4.

TABEL 4 Varswaterslakke en die verskillende substrata
(modder uitgeslate) waarop hulle aangetref is

Die nommers van die outeurs is gebruik om aan te duif op welke substrata 'n besondere spesie gevind is.

<u>Spesies</u>	<u>Substrata</u>				
	Beton	Stene	Klippe	Gruis	Sand
<u>Bulinus (Bulinus) tropicus</u>		11,12	12	11	
<u>Bulinus (Physopsis) africanus</u>	3	3,11		11	
<u>Bulinus (Physopsis) Krauss</u>		1			
<u>Bulinus truncatus</u>	8	8	8	8	8
<u>Biomphalaria</u>	6	1			
<u>Biomphalaria pfeifferi</u>		3	3		
<u>Biomphalaria sudanica</u>				9	
<u>tanganikana</u>					
<u>Australorbis glabratus</u>		10	10	10	
<u>Physa Draparnaud spp.</u>		4			4
<u>Pisidium spp.</u>					2
<u>Lymnaea natalensis</u>		11	12	11	
<u>Oncomelania Gredler</u>	5	5	7	7	

<u>Nommer</u>	<u>Outeurs</u>
1	Pilsbry en Bequaert (1927)
2	Baker (1927)
3	Porter (1938)
4	Stehr en Branson (1938)
5	Ritchie (1955), aangehaal uit Deschiens (1956)

- 6 Abdel-Malek (1956)
 7 Deschiens (1956)
 8 Watson (1956)
 9 Cridland (1958)
 10 Pimentel en White (1959)
 11 Van Eeden et al. (1964)
 12 De Kock (1966a)
-

Dit is opmerklik dat die genera, en in sommige gevalle spesies, in tabelle 2 en 3 genoem, ook in tabel 4 aanwesig is. Dit, nieteenstaande die feit dat die hoë stroomsnelhede geassosieer met weggevrete substrata die voorkoms van slakke aldaar weerspreek. Daar is egter 'n verklaring vir hierdie paradoks want dit kan gebeur dat weggevrete substrata deur vloedwaters blootgelê word en gekoloniseer word deur slakke sodra die stroomsnelheid weer daal (De Meillon et al., 1958; Frank, 1964). Op so 'n wyse kan slakke op weggevrete substrata voorkom ten spyte daarvan dat die aard van die substratum oënskynlik dui op hoë, en dus onbewoonbare stroomsnelhede.

Die voorafgaande beteken nie noodwendig dat die substratum opsigself geen invloed op die voorkoms van varswater-slakke het nie. Trouens, tabel 5 weerspieël wel 'n differensiële verspreiding van Australorbis glabratus (Say) op verskillende substrattypes.

TABEL 5 Verspreiding van A. glabratus op verskillende substrata (volgens Pimentel en White, 1959)

Modder	46%	Klippe	15%
Gruis	28%	Sand	11%

Hoewel nie baie duidelik vir A. glabratus nie, wil dit tog voorkom asof 'n aantal varswaterslakspesies meer op fyner as op grower substrata voorkom. So het Stehr en Branson (1938) Physa Draparnaud sp. nl. meer dikwels op sand as op klippe aangetref. Verder het Van Eeden et al. (1964) gevind dat Bulinus (Physopsis) africanus(Krauss), B. (B.) tropicus en L. natalensis meer dikwels op modder as op ander substrata voorkom. Die gegewens van lg. auteurs is opgesom in tabel 6.

TABEL 6 Persentasieverspreiding van B. (P.) africanus, B. (B.) tropicus en L. natalensis op verskillende substrata in volgorde van grootste na kleinste persentasies (volgens Van Eeden et al., 1964)

<u><u>B. (P.) africanus</u></u>	<u><u>B. (B.) tropicus</u></u>	<u><u>L. natalensis</u></u>
Modder	Modder	Modder
Klippe en Modder	Sand	Sand
Sand	Klippe en Modder	Klippe en Modder
Sand en Modder	Sand en Modder	Sand en Modder
Klippe	Klippe	Klippe

Vervolgens word verwys na figure 1 en 2 wat 'n voorstelling is van die persentasieverspreiding van B. (B.) tropicus en L. natalensis op verskillende substrata in die Mooirivier, Transvaal soos vasgestel deur De Kock (1966a). Dit blyk duidelik dat beide spesies meeste aangetref is in staande water op moddersubstrata met plante.

As bostaande gegewens van Stehr en Branson (1938), Pimentel en White (1959), Van Eeden et al. (1964) en De Kock (1966a) met mekaar vergelyk word, tref dit dadelik dat al die spesies behalwe Physa sp. in die meerderheid van gevalle op modder aangetref is. Meer nog - uit figure 1 en 2, en by implikasie ook volgens Van Eeden et al. (1964), is L. natalensis en B. tropicus meer dikwels gevind op modder met plante. Dit geld ook vir B. (P.) africanus. As, voorts, die klip-modder en sand-modder mengsels van Van Eeden et al. (1964) buite rekening gelaat word, wil dit voorkom asof die substraat-partikelgrootte omgekeerd eweredig is aan die persentasie voor-koms van Physa sp., B. (P.) africanus en B. (B.) tropicus. Die verspreiding van L. natalensis vertoon dieselfde neiging. A. glabratus se voorkoms weerspreek egter 'n veralgemening van hierdie bevinding. Daar is ook ander teenstrydighede. As tabel 6 met figure 1 en 2 vergelyk word, blyk dit dat sand tweede voorkom op die lys in tabel 6, maar glad nie in figure 1 en 2 nie, waarvolgens L. natalensis en B. (B.) tropicus ook op gruis aangetref is. Hierdie substraattipe verskyn egter glad nie in tabel 6 nie. Sommige van hierdie teenstrydig-hede mag die gevolg wees van die subjektiewe aard van sub-straatindeling. 'n Moontlike korrelasie tussen substraatpar-tikelgrootte en die voorkoms van varswaterslakke moet dus nie as uitgesluit beskou word nie. Dieselfde geld vir die aan-of afwesigheid van waterplante op die substratum, hoewel daar 'n leemte aan gegewens is aangaande die voorkoms van plante op ander substrata as modder in varswaterslakhabitatte.

Die differensiële verspreiding van verskeie spesies op verskillende substrata soos hierbo uiteengesit, kan basies op twee maniere verklaar word. Eerstens mag hierdie gegewens dui op besliste substraatvoorseure van die slakke self soos in die geval van Oncomelania Gredler (Ritchie, 1955, aangehaal uit Deschiens, 1956). 'n Tweede verklaringsmoontlikheid is dat die uiteenlopende verspreidingspatrone dui op relatiewe beskikbaarheid van die substraattypes in geskikte stroom-snelhede, veral as in ag geneem word dat bogenoemde veldopnames gebaseer is op aantal vindplekke en nie op relatiewe hoeveelheid slakke nie. Dit kan ook wees dat albei verklarings in 'n mindere of meerdere mate korrek is.

As sommige varswaterslakke inderdaad substraatvoorseure besit, behoort dit moontlik te wees om hierdie voorkeure in verband te bring met eienskappe van die substratum self. Een van hierdie eienskappe mag wees die partikelgrootte waarna reeds verwys is.

'n Tweede moontlikheid is die beskikbaarheid van slakvoedsel op die verskillende substrata. Watson (1956) wys daarop dat Bulinus truncatus (Adouin) wel voorkom op growwe substrata indien dit bedek is met 'n laag perifiton. Abdel-Malek (1956) het bevind dat Bulinus Müller en Biomphalaria Preston betonkanale koloniseer sodra dit effens toeslik en perifiton of mikroflora daarop begin groei. Volgens Pilsbry en Bequaert (1927) kom Lymnaea natalensis undussimae Martens baie voor in rotspoele waarvan die bodem bedek is met ontbindende plantmateriaal. Porter (1938) het florerende kolonies van B. (P.) africanus gevind op verrotte materiaal bo-op modder en Deschiens (1956)

het A. glabratus en Biomphalaria adowensis Bourguignat¹ in dieselfde omstandighede aangetref. Dit is dus moontlik dat voedsel 'n rol kan speel in die substraatvoorseure van sommige varswaterslakke. Daar is egter komplikasies in so 'n aanname: Van Someren (1946) verklaar dat Lymnaea caillaudi Bourguignat min voorkom op klippe wat bedek is met 'n dik laag desmiede en diatome. Die besondere substratum is blybaar in die geval van hierdie spesie nie geskik nie, ten spyte van die oormaat voedsel wat aanwesig is. Verder is dit ook bekend dat alge self substraatvoorseure het. Hynes (1960) is van oordeel dat slik en modder nie die beste substrata vir alge is nie, terwyl sagte modder nog nadeliger is. Dit kan verklaar waarom die moddersubstrata in slakhabitatte, soos reeds gemeld, dikwels gekarakteriseer word as stewig van struktuur. Die teenstrydigheid dat sommige spesies meestal op modder voorkom alhoewel dit minder geskik is vir mikroflora, bly egter nog staan.

Dit is so dat mikroflora sowel op as tussen hoēr plante groei. Dit is waarskynlik ten dele die verklaring vir die skynbare belangrikheid van waterplante op moddersubstrata soos weerspieël in tabel 3, figure 1 en 2 en die gegewens van Van Eeden et al. (1964). Die belangrikheid van hoēr plante as 'n groeiplek van slakvoedsel sou afhang van die vertikale verspreiding van die slakke in die habitat. Volgens Gordon et al. (1934, aangehaal uit Stiglingh, 1966) is B. (Physopsis) Krauss bodembewonend, terwyl Stiglingh self B. (B.) tropicus weer meer

1 Biomphalaria rüppellii (Dunker) volgens Mandahl-Barth. (1957a).

in die plantegroei bokant die substratum aangetref het. Die teenwoordigheid van voedsel op die substratum sou dus vir B. (B.) tropicus van minder belang wees as vir B. (Physopsis) en omgekeerd. Terselfdertyd sou hoër plantegroei met die geassosieerde mikroflora daarop weer meer voordele inhoud vir B. (B.) tropicus as vir B. (Physopsis). Plantegroei as sodanig mag dus 'n grotere of kleinere invloed hê op die substraatvoorkeure van slakke.

'n Vierde eienskap van die substratum wat dit meer of minder aanneemlik maak vir 'n gegewe varswaterslakspesie is die waterhoudingsvermoë daarvan. Habitatte met 'n goeie waterhoudende substratum sou langer neem om te dreineer en uit te droog. Sulke substrata sal slakke ook beter kan onderhou tydens anhidrobiose (Watson, 1956; Stiglingh, 1966).

Die primêre doelstelling van die huidige navorsingsprojek was om meer lig te werp op die moontlike invloed wat die grootte van die substraatpartikels op varswaterslakke mag hê, en meer bepaald op L. natalensis en B. (B.) tropicus. Die metode kom daarop neer dat groepe van beide spesies toegelaat is om op verskillende substrata te groei en te vermeerder. Die groeikoers en vermoë om te vermeerder is gebruik om die mate van geskiktheid van die verskillende substrata aan te dui. 'n Tweede eksperiment was daarop gemik om d.m.v. die slakke se gedrag hul substraatvoorkeure, indien enige, te bepaal. In die loop van die eksperimente is daar ook aandag bestee aan anhidrobiose, die hoër waterplante en perifiton.

Lymnaea natalensis en B. (B.) tropicus is gebruik as eksperimentele materiaal in die eerste plek omdat beide spesies plaaslik beskikbaar is en alreeds suksesvol onder laboratoriumtoestande geteel is. Tweedens is 'n studie van hierdie twee spesies nie net van akademiese belang nie, want albei word op goeie gesag aanvaar as van veeartsenykundige belang te wees in Suid-Afrika.

2 APPARAAT, METODES EN TEGNIEKE

2.0 ALGEMEEN

Hoewel hierdie projek primêr gemoeid was met die substraatum as ekologiese faktor, is daar ook aandag gegee aan die evaluasie van apparaat, metodes en tegnieke wat gebruik is in die eksperimente. Dit is besluit om 'n eksperimentele habitatsisteem in die vorm van 'n riviermodelletjie in die plaaslike laboratorium op te rig waarmee die substraatstudies en latere ondersoeke uitgevoer kon word. Aangesien hierdie eksperimentele stelsel, na my wete, sonder precedent is in die bestudering van varswaterslakke, moet die ontwerp en bou van die riviermodelletjie opsigself as 'n eksperiment beskou word. Toestande in die riviermodelletjie is dus in die huidige projek so ver moontlik beproef aan die hand van gegewens wat beskikbaar is oor natuurlike habitatte. Dit is gedoen, eerstens om vas te stel hoe die riviermodelletjie verskil van natuurlike toestande en om hierdie verskille in ag te neem by die interpretasie van die resultate. Tweedens word daar beoog om in verdere eksperimente ook ander spesies, wat nie noodwendig plaaslik voorkom nie, in die riviermodelletjie te huisves. 'n Grondige voorkennis van die toestande in die riviermodelletjie sal dan van nut wees, veral waar veranderinge aangebring kan word om aan die besondere vereistes van bepaalde spesies te voldoen.

2.1 DIE ONTWERP VAN DIE RIVIERMODELLETJIE

Verskeie outeurs het al met sukses van kunsmatige waterstrome gebruik gemaak om klein waterfauna te huisves en te bestudeer. So bv., het Sudia (1951) muskietlarwes aangehou in 'n stroomtenk van metaal met 'n elliptiese vorm. McIntire et al. (1964) het 'n stel van ses laboratoriumstrome gebruik om primêre produksie en gemeenskapsrespirasie van alge te bepaal.

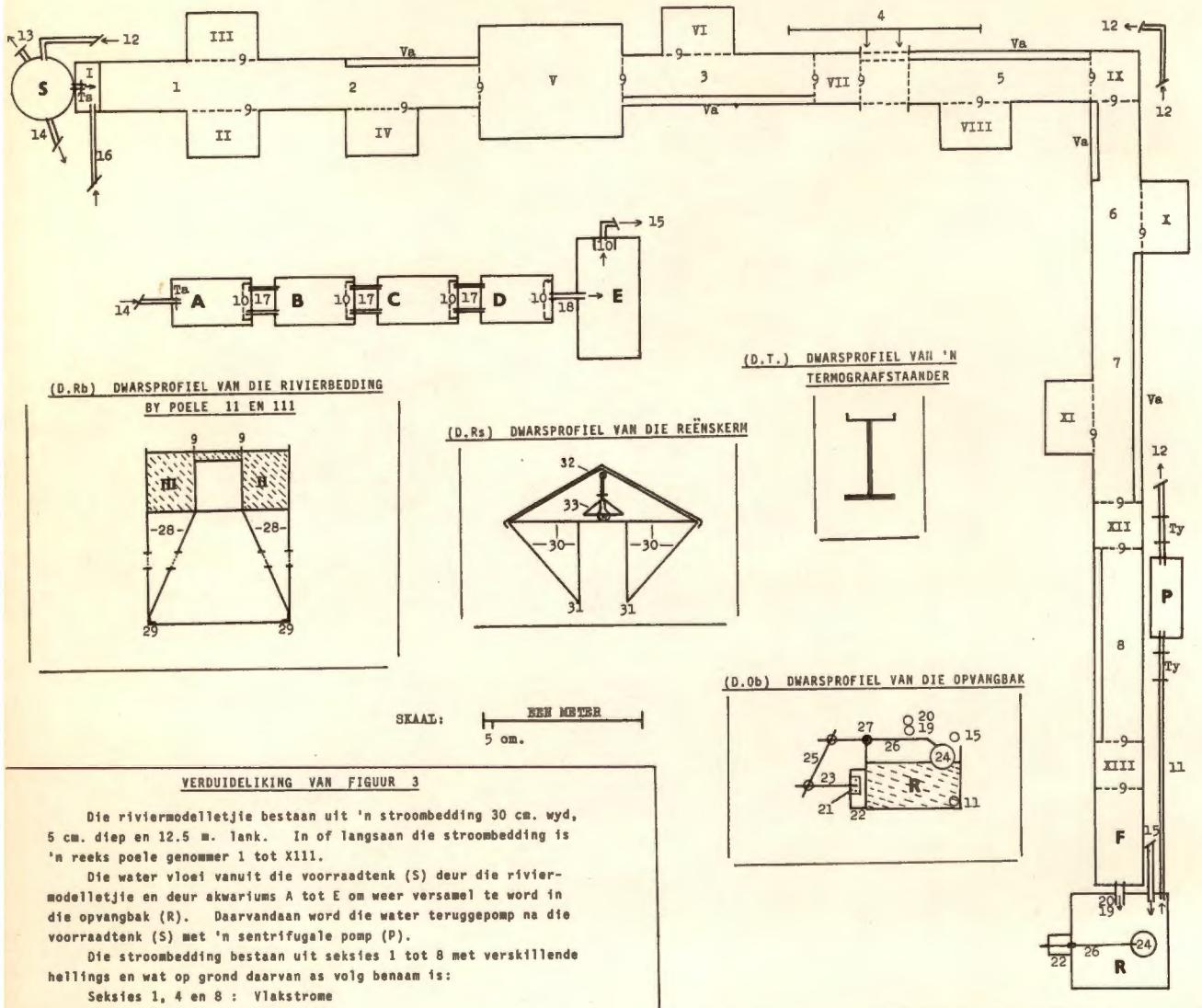
Die apparaate van Sudia (1951) en McIntire et al. (1964) het egter sekere nadele. Beide is waterpas opgestel sodat die water nie vloei nie. In Sudia (1951) se tenk is die watersirkulasie vertikaal - 'n onnatuurlike toedrag van sake. In McIntire et al. (1964) se laboratoriumstrome beweg die water wel horisontaal, maar die beweging word meganies tot stand gebring en nie deur 'n natuurlike helling van die stroombedding nie. Die turbulensie wat so in die stroom veroorsaak word, kan ook nie as natuurlik beskou word nie.

In teenstelling hiermee is die laboratoriumstrome van Kevern en Ball (1965) 'n meer getroue nabootsing van natuurlike strome. Hierdie outeurs het twee identiese strome gebruik om die produktiwiteit van alge te bepaal. Elke stroom is 35 cm. wyd, 35 cm. diep en 7 m. lank. Die stroombedding het 'n natuurlike helling wat op een plek steiler is as die res om 'n rimpelstroom te veroorsaak. In elke stroom is ook 'n poel ingebou. Die water dreineer in reservoirs van waar dit hersirkuleer word d.m.v. sentrifugaalpompe. Die water word termostaties beheer om 'n konstante temperatuur te

handhaaf. Behalwe vir die konstante temperatuur en die feit dat dit binne in 'n gebou geleë is, soos trouens ook die apparaat van Sudia (1951) en McIntire et al. (1964), is daar basies weinig verskil tussen die stroom van Kevern en Ball (1965) en die riviermodelletjie wat in die huidige studie gebruik is; lg. is net groter, met meer poele en 'n groter verskeidenheid van stroomtipes.

Die apparaat van Kevern en Ball (1965) is ook om 'n tweede rede van belang. Die outeurs het dit nl. gebruik om 'n groot verskeidenheid van alge oor 'n tydperk van etlike maande te kweek. Uit die oogpunte van natuurlike voedsel, lae stroomsnelhede en die lang operasionele periode sou 'n apparaat soos dié van Kevern en Ball (1965) voldoen aan die vereistes van varswaterslakke mits ander faktore ook optimaal is. Sover bekend, is varswaterslakke egter nog nie in so 'n stelsel bestudeer nie, hoewel heelwat ander metodes al gebruik is (sien 3.111). Die riviermodelletjie wat in die huidige projek gebruik is, is opgerig in die vivarium wat eintlik 'n deels beskutte gedeelte van die laboratoriumdak verteenwoordig. Die dak van die vivarium beskerm die riviermodelletjie gedeeltelik teen sonlig en reën. Dit bestaan uit glasveselvierkante (2vt.^2) wat blougroen getint en in 'n geruite patroon gerangskik is, sodat 'n glasveselvierkant alterneer met 'n oop spasie van dieselfde grootte. Die suidekant van die vivarium is afgesluit met 'n muur terwyl die oostelike en westerlike sye oop is. Aan die noordekant is 'n traliewerk van dun stene. Daar is gehoop dat die besondere konstruksie van die dak die nodige skaduweepatrone op die riviermodelletjie

FIGUUR 3 PLATTEGROND EN ENKELE DWARSOPNAME VAN DIE RIVIERMODELLETJE EN AKWARIUMS



VERDUIDELIKING VAN FIGUUR 3

Die riviermodelletjie bestaan uit 'n stroombedding 30 cm. wyd, 5 cm. diep en 12.5 m. lank. In of langsaa die stroombedding is 'n reeks poele genummer 1 tot XII.

Die water vloei vanuit die voorraadtenk (S) deur die riviermodelletjie en deur akvariums A tot E om weer versamel te word in die opvangbak (R). Daarvandaan word die water teruggepompt na die voorraadtenk (S) met 'n centrifugale pomp (P).

Die stroombedding bestaan uit seksies 1 tot 8 met verskillende helling en wat op grond daarvan as volg benaam is:

Seksies 1, 4 en 8 : Vlakstrome

Seksies 2 en 6 : Rimpelstrome

Seksies 3 en 7 : Kabbelstrome

Seksie 5 : Klaterstroom

Die stroombedding het 'n totale helling van 1 in 300 want dit is 125 cm. hoog van die vivariumvloer af by poel 1 en 84 cm. hoog by poel XII.

Aan die kante van die stroombedding is langwerpige vakkies (Va) 5 cm. wyd by 10 cm. diep ingelaat waarin plante geplaas kan word.

Die slakte kan tot die poele of dele van die stroombedding beperk word met verwyderbare, vertikale plastiekgaas-afskortings (9). Die uitlope van die akvariums is voorsien van fyner gaasaf-skortings (10).

1" deursneē swart plastiekpyp is gebruik vir die volgende verbindings:

11 : Opvangbak (R) na pomp (P)

12 : Pomp (P) na voorraadtenk (S)

13 : Nooddrein van die voorraadtenk (S)

14 : Voorraadtenk (S) na akvarium A

15 : Akvarium E na opvangbak (R)

Kort lengtes sagte "tygon"-buis (Ty) is weerskante van die pomp (P) in die pylleiding ingelaat om vibrasie van die riviermodelletjie af te weer. 'n ½" plastiekpyp (16) verbind poel 1 met 'n laboratoriumkraan wat so gestel word dat daar gedurig 'n bietjie water in die riviermodelletjie invloe. Kort stukkies ½" plastiekbus (17) dreineer twee-twee die water uit die een akvarium in die ander in, behalwe tussen akvariums D en E waar 'n enkele ¾" bus (18) gebruik is.

Die water in die stroombedding vloei in die gruis-en-sand filter (F) in wat dreineer in die opvangbak (R) deur 'n ¾" (19) plastiekpyp. Die filter (F) is ook voorsien van 'n noodrein (20) sodat dit nie oorloop as dit verstop raak nie (sien D.Ob).

Die vloeivolume van die water in die riviermodelletjie en akvariums word beheer deur twee ¾" plastiekkrane Ts en Ta.

Die elektriese motor van die pomp (P) word beheer deur 'n skakelaar (21) (sien D.Ob) in 'n waterdigte metaalkissie (22) net langsaa die opvangbak (R). Die hefboom (23) van die skakelaar (21) word ge-aktiveer deur 'n drywende plastieksfeer (24) via twee versteelbare stave (25 en 26), een waarvan (26) rus op 'n koëltlaer (27). Die motor en pomp is op 'n afsonderlike raamwerk gemonteer sodat die vibrasie daarvan nie oorgedra word op die riviermodelletjie nie.

Die riviermodelletjie en die akvariums word ondersteun deur 'n raamwerk (sien D.Rb) van vertikale en skuins ¾" hoekysterstave (28) wat rus op 'n horizontale raam van 1½" hoekyster (29). Die stroombedding van die sisteem is vasgesweel op die raamwerk maar die akvariums is verwyderbaar van hul raamwerk of staander af.

Die reënskerm (sien D.Rs) bestaan uit 'n raamwerk van 3/8" ronde metaalstave (30) wat by punte (31) op die stroombedding se rante en die akvariums se staander vasgesweel is. Deursigtige plastiekmaterial (32) is oor die boonste driehoek van die raamwerk gespan.

Beweegbare elektriese ligte (33) is gesuspendeer aan horizontale glybane net onder die nok van die reënskerm.

Termograafstaanders (D.T.) is op verskeie plekke bokant die stroombedding en onderkant die reënskerm geplaas.

sou gooi in die afwesigheid van groter plantegroei.

Die riviermodelletjie is beskryf in fig. 3 . Plate 1 en 2 (teenoor bl. 19) kan ook geraadpleeg word. Basies bestaan die riviermodelletjie uit 'n stroombedding met 'n voorraadtenk (S) aan die bopunt en 'n opvangbak (R) aan die stroomafkant. Die water word uit die opvangbak teruggepomp na die voorraadtenk om so 'n hersirkulasiestelsel daar te stel waarby akwariums A tot E ingeskakel is. Die rivierbedding bestaan uit 'n aaneengeskakelde oostelike en noordelike gedeelte wat 'n hoek van 90° met mekaar maak om in die beskikbare ruimte in te pas.

'n Biologiese filter is tussen poel XIII en die opvangbak (R) geplaas. Dit is opgebou, van onder na bo, uit drie opeenvolgende lae van $\frac{1}{2}$ " gruis, $\frac{1}{4}$ " gruis en riviersand. Volgens Schoonbee (persoonlike mededeling) sou so 'n filter orgaaniese besoedeling van die water bekamp deur bakteriese werking. Dit verwyder ook oorbodige alge en drywende afvalmateriaal uit die water. Tydens die eksperimentele periode moes die filter maandeliks hernu word om verstopping te voorkom.

Die water word hersirkuleer d.m.v. 'n vlekvryestaal pomp (P) met sentrifugaalaksie. Die pomp word aangedryf deur 'n $\frac{1}{2}$ -pk. induksie-tipe elektriese motor wat aangeskakel word sodra die opvangbak vol is en afgeskakel word as die bak leeg is. Deur die pompeenheid op 'n afsonderlike raamwerk te monteer en deur twee stukkies sagte "tygon"-buis (Ty) weerskante van die pomp in die pypeleiding in te laat, is voorkom dat die pompvibrasies op die riviermodelletjie oorgedra word.



Plaat 1. Die akwariums en oostelike deel van die riviermodelletjie.



Plaat 2. Die noordelike deel van die riviermodelletjie.

Al die pype van die riviermodelletjie is van die swart, industriële plastiektype. Dit hanteer maklik, is goedkoop, is chemies onaktief en verhoed algegroei wat die pomp en krane mag verstop. Ten einde algegroei in die voorraadtenk van deursigtige plastiek te verhoed, is dit swart geverf en weer met 'n liger kleur bedek om hitte-absorbsie sover moontlik te beperk.

Die stroombedding, filter en opvangbak is gemaak van $\frac{3}{4}$ " hout en op die buiterante omgeboor met $\frac{3}{4}$ " hoekysterstroke wat aan mekaar gesweis is. Die binne-oppervlaktes is uitgevoer met veselglas geimpregneer met kunshars. Dit is weer bedek met 'n wit, chemiese onaktiewe verf¹. Die wit verf het die waarneming van slakke en eierpakkies tydens die proewe vergemaklik.

Gedurende die substraateksperimente was dit nodig om slakke tot die poele te beperk d.m.v. skerms van plastiekgaas. Die skerms het 'n maas van 36 vierkante per vierkante sentimeter. Gaas met 'n kleiner maas is ook probeer maar dit het te gou verstop geraak met alge om van enige praktiese nut te wees. Die gevolg was dat slakke kleiner as 1.5 mm. nie in die eksperimente gebruik kon word nie. Die jong slakke moes derhalwe eers in die glasakwariums grootgemaak word totdat hulle die kritiese grootte oorskry het. Heelwat minder water is toegelaat om deur die akwariums te vloei as deur die riviermodelletjie en gevolglik kon gaasskerms klein genoeg om die

¹ "Parthenon chemiprufe" (Herbert Evans & Kie, Bpk.)

TABEL 7

WATERDIEPTES EN WATERVOLUMES VAN DIE RIVIERMODELLETJIE EN
AKWARIUMS

Item		Volume in liter	Diepte in cm.
Voorraadtenk		80	60
Stroombedding		72	1-3
Poel I		7	16
Poele II, III, IV, VI, VIII, X en XI	7 x 48	336	38
Poel V		95	16
Poele VII, IX, XII en XIII	4 x 30	120	38
Opvangbak *	120 ÷ 2	60	40
<hr/>			
Totale volume van die riviermodelletjie		770	
Akvariums A, B en C	3 x 30 = 90		22
Akvarium D	35		30
Akvarium E	<u>120</u>		50
Totale volume van die akvariums		245	<hr/>
Totale volume van die riviermodelletjie en akvariums		1015	

* Die volume van die opvangbak word aangegee as $120/2 = 60$
omdat die opvangbak tydens hersirkulasie slegs halfpad gevul is wanneer die voorraadtenk vol is.

pas uitgebroeide eksemplare van L. natalensis en B. (B.) tropicus binne te hou, gebruik word.

Die akwariums is van mekaar geïsoleer d.m.v. plastiekgaas met 'n maas van 484 openinge per vierkante sentimeter. Die gaasskerms is slegs voor die uitvloeipype geplaas omdat die akwariums trapsgewys gerangskik is sodat bv. akarium A se uitvloeipype nie B se wateroppervlak raak nie. Die primêre funksie van die akwariums was om te dien as aanteelbakke en om die klein slakkies 'n ruk lank in groot te maak alvorens hulle in die riviermodelletjie geplaas is. Later is akwariums A, B en C ook gebruik in die gedragstudies.

Die watervolumes en waterdieptes in die riviermodelletjie en akwariums is aangegee in tabel 7. Beide hierdie aspekte word tot 'n mate beïnvloed deur die hoeveelheid water wat hersirkuleer. 'n Hoë vloeivolume verhoog die onderskeie waterdieptes en -volumes. In die praktyk is dit gevind dat 'n vloeivolume van 10 tot 12 liter per minuut vir die riviermodelletjie en 1 liter per minuut vir die akwariums bevredigend is. Die syfers van tabel 7 is ooreenkomsdiglik vir hierdie vloeivolumes saamgestel. Die diepte van die water in die riviermodelletjie varieer van 1-2 cm. in die stroombedding tot 38 cm. in sommige van die poele.

Die stroombedding het 'n totale helling van 1 tot 300. Dit is 125 cm. hoog by poel 1 en 84 cm. hoog by poel XIII. Die onderskeie sektors (1 tot 8) het egter verskillende hellings in nabootsing van natuurlike stroomtipes soos beskryf deur Allen (1951) en Harrison (1964). Die stroomtipe,

helling en stroomsnelheid van die verskillende sektors is uiteengesit in tabel 8.

TABEL 8 Stroomtipe, helling en stroomsnelheid van die verskillende sektors in die riviermodelletjie se stroombedding

Sektors	Stroomtipe	Helling	Stroomsnelheid
1, 4, 8	Vlakstroom	1 in 1,000	5-7 cm. sek. ⁻¹
2, 6	Rimpelstroom	1 in 30	15-17 cm. sek. ⁻¹
3, 7	Kabbelstroom	1 in 15	23-25 cm. sek. ⁻¹
5	Klaterstroom	1 in 5	38-40 cm. sek. ⁻¹

Behalwe vir die klaterstroom, is al die stroomsnelhede van die riviermodelletjie binne die perke vir varswaterslakte soos bepaal deur De Meillon et al. (1958). Die stroomsnelheid van die poele in die stroombedding is groter as dié van die kantpoele. In die afgelope eksperimente is hierdie verskil tot 'n mate uitgeskakel deur klippe in die stroombedding regoor die kantpoele te pak (plate 1,2 en 3¹) om sodoende meer water in dié poele in te lei. Die boonste 2 cm. van die poele het die hoogste stroomsnelhede. Dieper af is die water minder versteur en op die bodems van die poele is daar geen waarneembare stromings nie.

Tydens die voor-eksperimentele toetsing van die riviermodelletjie in 1964 het dit duidelik geword dat reën 'n onbeheerbare en dikwels nadelige invloed uitgeoefen het op toesande in die eksperimentele habitat. Dit het die riviermodelletjie laat oorloop, die slakke laat wegspoel en die kon-

1 Plaat 3 is teenoor bl. 78 geplaas.

sentrasie van opgeloste soute in die water verlaag. Die riviermodelletjie en akwariums is toe voorsien van 'n reën-skerm wat bestaan uit 'n driehoekige raamwerk van staal oorgetrek met plastiekmateriaal (fig. 3).

Voor die substraateksperimente met L. natalensis en B. (B.) tropicus kon begin, het dit noodsaaklik geword om die vivarium te omsluit met blokkiesdraad waarvan die openinge een vierkante duim groot is. Voëls en veral bosduiwe, het die riviermodelletjie gerieflik gevind vir bad en waterdrink en die water in die proses besoedel. Ten einde nog vrye deurgang te verleen aan insekte wat sou help om die biologiese balans in die riviermodelletjie te onderhou (Schoonbee, persoonlike mededeling), is besluit om nie 'n fyner blokkies-draad as die bg. te gebruik nie.

2.2 CHEMIESE EN FISIESE BEPALINGS VAN TOESTANDE IN DIE RIVIERMODELLETJIE TYDENS DIE SUBSTRAATEKSPE- RIMENTE VAN 1965-1966

2.21 Temperatuur

Temperatuur is voortdurend gedurende die hele eksperimentele periode geregistreer met termograwe¹. Hierdie instrumente het 'n weeklikse siklus en 'n akkuraatheid van $\pm 0.5^{\circ}\text{C}$. Hulle is weekliks geyk met 'n kwiktermometer.

¹ Fabrikante Adolf Thies, Duitsland.

Tydens die voor-eksperimentele tydperk van 1964 kon geen temperatuurverskille op dieselfde tydstip met die termograwe in die riviermodelletjie gevind word nie. 'n Temperatuurverskil van 0.5°C is wel tussen die boonste en onderste waterlae in akwarium E met 'n kwiktermometer aangedui. Dit is moontlik dat soortgelyke klein verskilletjies soms ook in die riviermodelletjie mag bestaan, maar dit is ignoreerbaar in vergelyking met die daaglikse skommeling. Tydens die eksperimentele periode is dus net een termograaf se gegewens ontleed, terwyl twee ander gedien het as kontrole. Die lugtemperatuur in die onmiddelike omgewing van die riviermodelletjie, sowel as die temperatuur van vlak, stadigvloeiende water in die Mooirivier, ongeveer een myl van die laboratorium af, is ook termografies geregistreer. In hierdie rivier kom verskeie varswaterslakspesies voor, onder andere L. natalensis, B. (B.) tropicus en B. (P.) africanus (De Kock, 1966 b).

Al die termograwe was in werking vanaf Januarie 1965 tot Januarie 1966, behalwe die een in die Mooirivier wat eers in Maart 1965 geïnstalleer is. Die grafieke is weekliks van die termograwe af verwyder en ontleed. Die temperature vir elke tweede uur van elke dag is afgelees en aangeteken in tabelle wat al die twee-uurlikse waardes van 'n maand bevat. 'n Voorbeeld van so 'n tabel verskyn in die bylae (tabel bl. bl. 207). Uit hierdie tabelle is die daagliks, weeklikse en maandeliks gemiddeldes bereken en die ooreenstemmende maksima en minima afgelees. Vervolgens is ook fluktuaties tussen maksima en minima bereken.

2.22 *Die Waterstofioonkonsentrasie : pH*

Die metings is gedoen met 'n Philips industriële pH-meter (model PR9402) wat toegerus is met 'n registreerder (model PR2400) en outomatiese temperatuurkompenseerde. Die pH van die water in die riviermodelletjie is gemeet tydens die maandelikse chemiese ontledings, maar enkele 24-uur opnames is ook gemaak.

2.23 *Die geleidingsvermoë*

Die geleidingsvermoë van water is 'n maatstaf van die hoeveelheid elektriese stroom wat water geleid a.g.v. die opgeloste soute daarin. Dit gee dus 'n aanduiding van die totale hoeveelheid opgeloste stowwe in die water. Geleidingsvermoë word uitgedruk in eenhede bekend as mho, die omgekeerde van die ohm of weerstandseenheid. Die mikromho of μmho ($\text{mho} \times 10^{-6}$) is 'n gerieflike eenheid vir varswaterontledings.

Die geleidingsvermoë van die water in die riviermodelletjie is gemeet met 'n dioniese geleidingsvermoëmeter, outomaties gekompenseer vir temperatuur. Die geleidingsvermoë van die riviermodelletjie is weekliks gemeet ten einde die konsentrasie van opgeloste stowwe te kontroleer. Enkele 24-uur opnames is ook gemaak.

2.24 *Opgeloste suurstof (O.S.) en persentasieversadiging*

Hynes (1960) is van oordeel dat dit uit 'n biologiese oogpunt beter is om die opgeloste suurstof in die water uit

te druk in terme van persentasieversadiging as in absolute konsentrasie of O.S. Die vermoë van suurstof om op te los in water hang af van die temperatuur en van die parsiële druk van die suurstof in die atmosfeer waarmee die suurstof in die water in ewewig is. Persentasieversadiging is 'n aanduiding van die beskikbaarheid van suurstof aan waterlewende diere en plante. Die O.S. moet egter gemeet word, want die persentasieversadiging word daaruit bereken.

Die O.S.-waardes van die riviermodelletjie is gemeet met 'n "Southern Analytical" O.S.-meter (tipe A 1672) toegerus met temperatuurkompenseerde. Die meter gee die konsentrasie direk aan in dele per miljoen (d.p.m.) en is gekyk aan die hand van die Winkler-titrasiemetode (American Public Health Association, 1955). Die O.S. is maandeliks gemeet en enkele 24-uur opnames is ook gemaak.

Die persentasieversadiging is grafies uit die O.S.-waardes bepaal met inagneming van die watertemperatuur en hoogte bo seespieël.

2.25 *Die biochemiese suurstofaanvraag en suurstof geabsorbeer*

Die biochemiese suurstofaanvraag (B.SA) is hoofsaaklik 'n maatstaf van die hoeveelheid suurstof wat opgebruik word deur aerobiese bakterieë tydens die oksidasie van organiese materiaal in die water. B.SA.-bepalings word gewoonlik gedoen deur watermonsters vyf dae in die donker by 20°C te laat staan en dan vas te stel hoeveel suurstof in

hierdie periode in oksidasieprosesse gebruik is. Die suurstof geabsorbeer (G.A.S.) meet op indirekte wyse die hoeveelheid organiese verbindings in die water wat deur 'n suuroplossing in 4 ure by 20°C geoksideer word (Klein, 1957).

Beide B.SA.en G.A.S.word gebruik as 'n aanduiding van die mate van besoedeling van die water. Die G.A.S.-waardes is egter meer van toepassing by die opsporing van chemiese besoedeling van bv. industriële oorsprong. Gevolglik is die G.A.S., wat die riviermodelletjie aanbetrif, van minder belang beskou as die B.SA.wat meer 'n aanduiding van biologiese besoedeling is. Die water wat in die riviermodelletjie gebruik is, kon slegs chemies besoedel geraak het voordat dit die riviermodelletjie bereik het, in welke geval daar weinig aan gedoen kon word. Aan die ander kant kon biologiese besoedeling maklik in die riviermodelletjie self ontstaan het as te veel slakke daarin gehou is en die biologiese balans omver gewerp is.

Die B.SA.en G.A.S.is maandeliks bepaal wanneer moontlik, en 'n 24-uur studie van die B.SA.is ook gedoen.

2.26 *Ander chemiese toetse*

Die volgende chemiese eienskappe van die water in die riviermodelletjie is, wanneer dit moontlik was, maandeliks bepaal: Kalsiumhardheid, magnesiumhardheid, totale hardheid, karbonaatalkaliniteit en bikarbonaatalkaliniteit. Die volgende ione is kwantitatief bepaal: Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^+ , Cl^- , Si^{4+} , SO_4^{2-} , PO_4^{3-} , NO_3^- en NO_2^- . Alle konsentrasies is uitgedruk in d.p.m.

Al hierdie ontledings is uitgevoer deur die hidrobiologiese navorsingsgroep van die plaaslike Instituut wanneer hulle hul eie monsters ontleed het. Die analitiese metodes wat gebruik is, is soos beskryf in "Standard methods for the Examination of Water, Sewage and Industrial Wastes" (American Public Health Association, 1955) en in sommige gevalle soos gewysig deur die Nasionale Instituut vir Waternavorsing van die Suid-Afrikaanse Wetenskaplike- en Nywerheidsnavorsingsraad, Pretoria (Schoonbee, Combrinck, persoonlike mededelings; Combrinck, 1965). Die G.A.S.-waardes is ook deur die hidrobiologiese navorsingsgroep bepaal.

2.3 FLORA IN DIE RIVIERMODELLETJIE

Die hoër plante wat teenwoordig was in die riviermodelletjie tydens die eksperimente, is oorspronklik verkry uit slakhabitatte in die Mooirivier. Randplantegroei is geplaas in die smal troggies langs die stroombedding (fig. 3, item Va.) wat vir daardie doel aangebring is. Echte waterplante het opgekom op die moddersubstrata wat in sommige poele geplaas is vir die eksperimente. Pogings om waterplante op die ander substrata aan die groei te kry, het nie geslaag nie.

Daar was weinig kontrole oor die alge wat die riviermodelletjie binne gekom het. Hoewel beide die hoër plante en die growwer substrata deeglik gewas is voordat dit in die riviermodelletjie geplaas is, kon dieselfde nie met die moddersubstrata gedoen word nie, en het 'n aantal soorte alge waarskynlik op hierdie wyse ingekom. Die water waarmee die riviermodelletjie gevul is, het ook alge bevat. Daar is

een keer tydens die somer 'n opname van die mikroflora in die riviermodelletjie gemaak. Die opname was slegs kwalitatief gedoen. Mikroskooppreparate is berei van skraapsels geneem op die verskillende substrata, die stroombedding en die kante van die poele. Die drywende alge is ook ondersoek. Identifikasies is gemaak sover as wat dit vir die skrywer moontlik was. Vorme wat nie met sekerheid geïdentifiseer kon word nie, is gefotografeer vir later identifikasie deur 'n algoloog.

2.4 FAUNA IN DIE RIVIERMODELLETJIE

Behalwe vir die slakke wat in die eksperimente gebruik is, is geen fauna doelbewus in die riviermodelletjie geplaas nie. 'n Hele aantal soorte het egter op een of ander tydstip hul verskynning gemaak. Sommige het waarskynlik met die water ingekom, terwyl andere saam met die modder en hoër plante in die water geplaas is. 'n Derde groep (Insecta) het meestal vanself aangekom. Dit kon veral in die aande gesien word wanneer die riviermodelletjie belig is vir waarnemings op die slakke.

Die fauna is genoteer en geïdentifiseer soos wat hulle in die loop van die eksperimente opgespoor is. Geen doelbewuste opnames is gemaak nie en aan hoeveelhede is geen aandag gegee nie. In 'n kwalitatiewe sin is die lys van fauna, net soos in die geval van die alge, waarskynlik nie volledig nie. In die loop van die eksperimente was daar egter nie tyd om meer aandag aan hierdie aspekte van die riviermodelletjie te

skenk nie.

2.5 DIE WATER WAT GEBRUIK IS

Daar is aanvanklik besluit om water uit 'n boorgat net langs die laboratorium in die riviermodelletjie te gebruik. Die pomp op die boorgat was egter onbetroubaar en die enigste praktiese alternatief was om munisipale water te gebruik. Op grond van die moontlikheid dat die kraanwater skadelike konsentrasies van koper of chloor kon bevat, is dit eers tydens die proefperiode van 1964 uitgetoets. Sover geoordeel kon word, het dit nie 'n skadelike uitwerking op L. natalensis of B. (B.) tropicus gehad nie.

Die watervoorsiening is so gereël dat daar gedurig 'n bietjie meer water ingeloop het as wat verdamp het. Dit het 'n volgehoue maksimumvolume in die riviermodelletjie verseker en het ook algehele stilstand van die water tydens moontlike kragonderbrekings in die nag voorkom.

Weekliks of tweeweekliks, soos bepaal deur 'n styging in die geleidingsvermoë, is hersirkulasie van die water stopgesit en is die watervoorsiening vermeerder sodat die gewone vloeivolume gehandhaaf is. Dit is vir 12 tot 24 uur volgehou om te verseker dat die meerderheid van die ou water vervang is en dat die geleidingsvermoë weer verminder het. Op hierdie wyse is die totale konsentrasie van opgeloste stowwe redelik konstant gehou ten spyte van die neiging wat dit getoon het om te styg a.g.v. verdamping en die gedurige toevloei van nog meer elektrolyte. Hierdie periodieke vernuwing van

die water het 'n bykomende voordeel gehad deurdat dit die akkumulasie van moontlik toksiese organiese verbindings verhoed het wat in die riviermodelletjie self mag ontstaan het. Aanvanklik is oorweeg om die verlies aan verdamping te herstel met gedistilleerde water, maar daar was nie 'n distilleertoe-stel beskikbaar wat kon tred hou met die waterverlies uit die riviermodelletjie (wat op warm dae 40-50 liter beloop het) nie.

2.6 DIE SUBSTRATA WAT IN DIE EKSPERIMENTE GEBRUIK IS

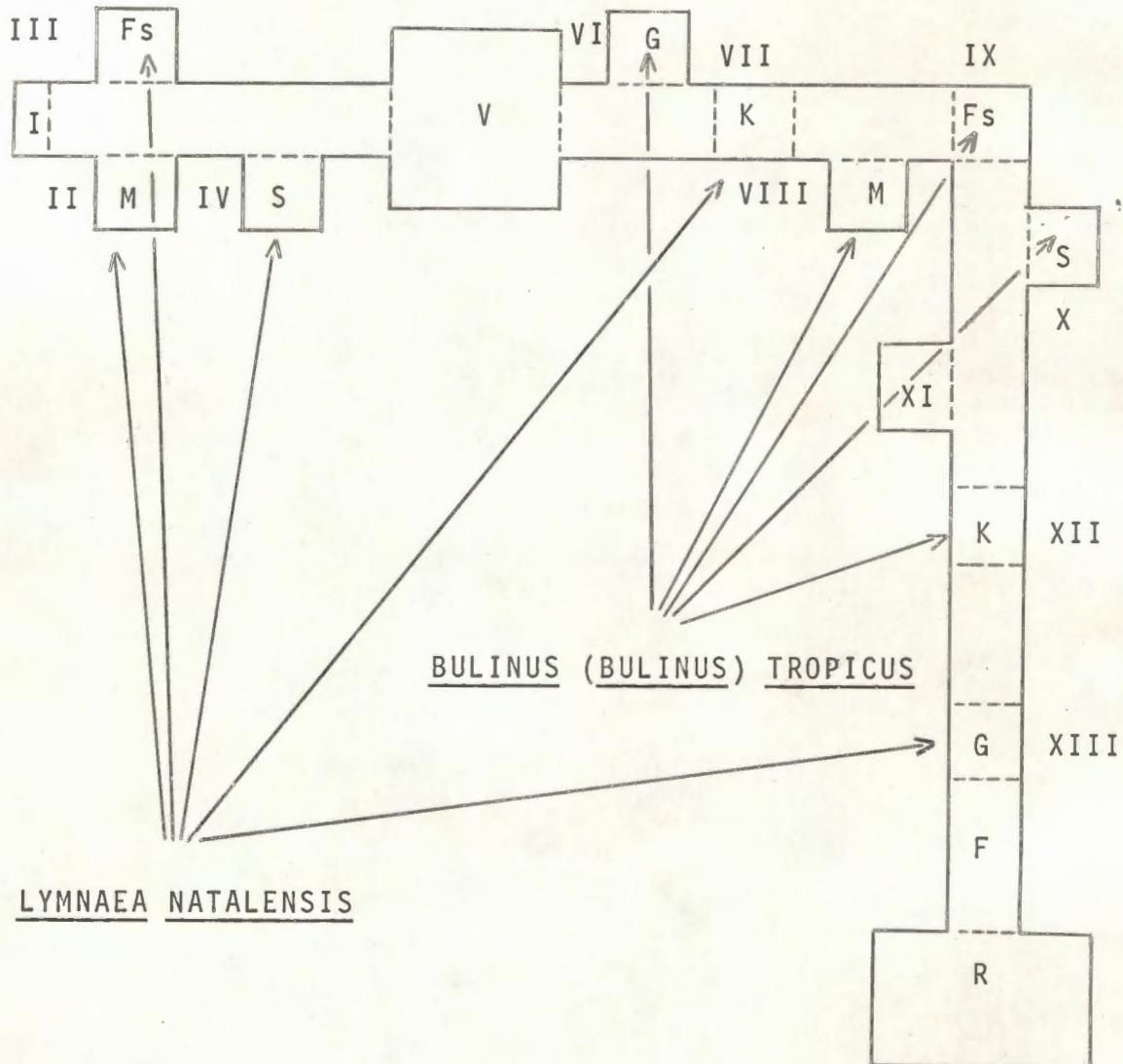
Daar is vyf substraattypes in die eksperimente gebruik. Die partikelgroottes is so gekies dat die vyf soorte duidelik van mekaar verskil het, soos blyk uit tabel 9.

TABEL 9 Substraattypes van die eksperimente

Benaming	Deursnee van partikels
Klippe	2 - 3 cm.
Gruis	0.5 - 1 cm.
Sand	1 - 2 mm.
Fynsand	0.5 mm. en kleiner
Modder	0.1 mm. en kleiner

Behalwe die fynsand, is al die substrata uit die Mooirivier geneem. Die fynsand of slik kon nie as'n diskrete tipe in die Mooirivier onderskei word nie, hoewel dit in ander riviere voorkom. In die boubedryf is dit bekend as „pleister-

FIGUUR 4 PLASING VAN DIE SLAKGROEPE
EN SUBSTRAATTIPES IN DIE POELE VAN
DIE RIVIERMODELLETJIE



K = KLIP M = MODDER
 G = GRUIS F = FILTER
 S = SAND R = OPVANGBAK
 Fs = FYNSAND I - XIII = NOMMERS VAN DIE POELE

(Nie volgens skaal nie)

sand". Die modder kan beskryf word as klei-agtig en stewig. Al die substrata, behalwe die modder, is eers deeglik gewas alvorens dit in die riviermodelletjie geplaas is. As tabel 9 met tabel 1 vergelyk word, kan gesien word dat die basiese substraattypes volgens Butcher (1933, aangehaal uit Hynes, 1960) gebruik is.

Daar is geen waarborg dat die benamings van die eksperimentele substrata noodwendig ooreenstem met dié van ander outeurs nie. Dié wat bv. hier klippe genoem is, mag ook beskou word as growwe gruis. Daar was egter nie ruimte om groter klippe in die riviermodelletjie te gebruik nie.

Substraatpartikels word soms geklassifiseer volgens bepaalde skale (Morgans 1956) wat berus op die hoeveelhede wat deur 'n reeks siwwe deurgelaat of agtergehoud word. So 'n benadering is egter as onnodig gekompliseerd beskou vir hierdie ondersoek want dit was nie met sekerheid bekend of partikelgrootte wel een of ander invloed op die eksperimentele spesies het nie. Die plasing van die substraattypes in die poele was soos in tabel 10 en fig. 4 aangedui:

TABEL 10 Verspreiding van substrata in die riviermodelletjie

Substratum	Poele
Klip	VII en XII
Gruis	VI en XIII
Sand	IV en X
Fynsand	III en IX
Modder	II en VIII

Poele I, V en XII is nie gebruik nie.

Die vyf tipes substratum moes gedupliseer word omdat die twee eksperimentele spesies nie in dieselfde poele gehuisves kon word nie. Tydens die proefperiode (1964) is gesien dat L. natalensis die eierpakkies van B. (B.) tropicus vreet. Om hierdie rede en omdat die twee spesies miskien ook ander negatiewe invloede op mekaar mag hê, is hulle geskei tydens die eksperimente. Hierdie faktor, tesame met die aantal geskikte poele het dan ook die verskeidenheid substrattypes beperk tot vyf.

2.7 DIE SLAKKE: HUL HERKOMS, TELING EN ONDERHOUD

Die ouers van beide spesies wat in die eksperimente gebruik is, was afkomstig uit 'n natuurlike habitat (hierna genoem oorsprongshabitat) ongeveer twee myl van die laboratorium af. Dit is habitat 21b van Stiglingh (1966); Prinsloo (1966) het ook sy oorspronklike eksperimentele materiaal daarvan- daan gekry. Die oorsprongshabitat is 'n poel met (gewoonlik) staande water, geleë in 'n vlei wat syferwater uit die Mooirivier ontvang.

Aan die einde van Januarie 1965 is ongeveer 100 groot eksemplare van elk van die twee spesies uit die oorsprongs- habitat verwyder en afsonderlik volgens soort in die akwariums geplaas. Die akwariums is afgesluit van die riviermodel- letjie, halfpad leeg gemaak en weer opgevul met gedistilleerde water. Daar is tevore opgemerk dat 'n skielike verandering in elektrolietkonsentrasie 'n onmiddelike verhoging

in eierproduksie by beide spesies ontlok - vandaar die verdunning met gedistilleerde water om dus soveel moontlik nakkemelinge te verkry met naastenby dieselfde ouderdom (sien ook 3.14). Op hierdie tydstip was die geleidingsvermoë van die oorsprongshabitat amper dieselfde as dié van die riviermodelletjie.

Na drie dae was daar genoeg eiers om te voldoen aan die behoeftes van die eksperimente. Die ouers is hierna verwilder en die akwariums is weer by die hersirkulasiestelsel van die riviermodelletjie ingeskakel.

Op die stadium dat die eiers gelê is, was die riviermodelletjie reeds drie maande lank met die substrata en plante daarin in werking. Daar was dus genoeg alge as voedsel in die akwariums teenwoordig vir die jong slakke en ook in die poele toe hulle later daarin oorgeplaas is. Na 10 weke was 'n voldoende hoeveelheid van die jong slakke van beide spesies groot genoeg om in die poele geplaas te word sonder dat hul deur die gaasafskortings kon beweeg. Die bepalings van die groeikoers en vermoë om te vermeerder het dus eers aan die begin van April 1965 'n aanvang geneem.

Daar is besluit om 30 slakke in elke poel te plaas. Hierdie getal is deur die inhoudsmate van die poele bepaal, sodat daar nl. minstens een liter water per slak beskikbaar sou wees in geval van 'n onderbreking van die hersirkulasiestelsel. Onthou moet word (tabel 7) dat sommige poele 'n inhoudsmaat van slegs 30 liter het. Met die invloeding van die substrata wat twee tot drie sentimeter dik

was, het hierdie volumes nog verder gekrimp sodat 30 slak-eksemplare beskou is as 'n veilige maksimum-aantal per poel (sien ook 3.113).

Daar is dus 'n totaal van 300 slakke, 150 van elke spesie, in die riviermodelletjie geplaas. Die vyf groepe van elke spesie is versprei in die poele soos uiteengesit in tabel 11 en figuur 4.

TABEL 11 Plasing van die slakke in die riviermodelletjie

<u>Poel</u>	<u>Spesie</u>
II	<u>Lymnaea natalensis</u>
III	<u>Lymnaea natalensis</u>
IV	<u>Lymnaea natalensis</u>
VI	<u>Bulinus (B.) tropicus</u>
VII	<u>Lymnaea natalensis</u>
VIII	<u>Bulinus (B.) tropicus</u>
IX	<u>Bulinus (B.) tropicus</u>
X	<u>Bulinus (B.) tropicus</u>
XII	<u>Bulinus (B.) tropicus</u>
XIII	<u>Lymnaea natalensis</u>

Lymnaea natalensis is in die eerste deel van die riviermodelletjie geplaas en B. (B.) tropicus in die tweede helfte, behalwe vir die twee groepe op gruis wat omgeruil is. Hierdie omruiling is gedoen as kontrole oor o.a. skaduweeverskille

tussen die twee dele van die riviermodelletjie wat moontlik 'n invloed op die resultate kon gehad het. Die noordelike of tweede helfte van die riviermodelletjie het meer skaduwees as die oostelike of eerste helfte a.g.v. die steentraaliewerk aan die noordekant van die vivarium.

Die slakke in die riviermodelletjie het op geen stadium tydens die eksperimente bykomstige voedsel ontvang nie. Daar was deurentyd meer mikroflora teenwoordig as wat die slakke verbruik het.

Ekskreta van die slakke is gereeld uit die riviermodelletjie en akwariums verwijder. In die begin is die ekskreta van die ouergenerasie egter in die akwariums gelaat sodat dit kon dien as substratum vir klein alge waarop die pasuitgebroeide slakke kan voed.

2.8 KALENDERSTELSEL

'n Numeriese kalender (sien tabel b2 , bl.208 , in bylae) is saamgestel vir die duur van die eksperimente ten einde tydsberekeninge te vergemaklik. Daarvolgens is die dae van die eksperimentele tydperk agtereenvolgens genommer, beginnende met die dag waarop die eerste eiers deur die ouergenerasie uit die oorsprongshabitat gelê is. Al die slakke wat in die eksperimente gebruik is, is dus tussen dag 0 en 2 of 30 Januarie en 1 Februarie 1965 gebore. Waarvan toepassing is alle grafieke en tabelle saamgestel met verwysing na die numeriese kalender.

Aangesien veertiendagperiodes die basiese tydseenheid is waarvolgens die vermeerderingsvermoë bereken is, is die eksperimentele tydperk ook in daardie tydseenhede onderverdeel. Die kronologiese plasing van die veertiendagperiodes in terme van die gewone en numeriese kalender is in tabel b3 in die bylae (bl. 209) aangegee. Die eksperimente het oor 25 veertiendagperiodes gestrek, d.w.s. vanaf dag nul tot 349 (30 Januarie 1965 tot 14 Januarie 1966). Hierdie tydperk is bepaal deur die lewensduur van die slakke. Hoewel enkeles veel langer geleef het, is die meerderheid reeds na 25 veertiendagperiodes dood.

2.9 DIE VERMOË OM TE VERMEERDER - TEORIE EN UITVOERING DAARVAN

'n Voorkennis van die gedagtegange en beginsels wat as grondslag dien vir die begrip "vermoë om te vermeerder" is noodsaaklik by 'n interpretasie van die resultate verkry met eksperimente gebaseer op hierdie teorie.

Volgens Andrewartha en Birch (1954) behoort 'n individu van 'n gegewe spesie in 'n bepaalde omgewing 'n sekere ontwikkelingskoers te handhaaf, 'n sekere lewensduur te hê en gedurende 'n bepaalde periode van sy/haar leeftyd 'n sekere aantal nakomelinge voort te bring. Hierdie eienskappe word ten dele bepaal deur die omgewing en ten dele deur 'n ingebore eienskap van die dier self, nl. die "ingebore vermoë om te vermeerder" (aangedui met die simbool r_m).

Bogenoemde auteurs verklaar dat die omgewing van 'n individu ingedeel kan word in vier komponente, nl.:

- 1) Die klimaat
- 2) Voedsel
- 3) Ander diere van dieselfde en ander soorte
- 4) 'n Plek om in te leef.

Volgens hierdie beskouing verval die amper dogmatiese begrippe van „biotiese potensiaal“ en „omgewingsweerstand“ as sodanig omdat die ingebore vermoë om te vermeerder onaf-skeibaar van omgewingsinvloede is. 'n Tweede kenmerk van hierdie denkrigting is dat omgewingsfaktore eerder uit die oogpunt van die individu as van die bevolking benader word; die res van die bevolking vorm nl. deel van die omgewing van die enkeling (derde omgewingskomponent). Hierdie klemverskui-wing berus op die siening van Andrewartha en Birch (1954) nl. dat daar 'n duidelike lyn te trek is tussen die individu en sy omgewing maar nie tussen 'n bevolking en die omgewing daarvan nie. Die begrip „bevolking“ is volgens hierdie denkwyse nie slegs 'n biologiese realiteit nie, maar kry ook 'n statistiese karakter by. Dit is nou 'n versameling van individue wat in die statistikus se taal 'n klassieke „populasie“ of „universum“ daarstel.

Die onderskeid tussen digtheidsafhanklike en -onafhank-like faktore is van geen belang in die omskrywing van r_m nie, omdat al vier omgewingskomponente in 'n meerdere of mindere mate digtheidsafhanklik kan wees. Daar word ook nie onderskei tussen fisiese en biotiese faktore nie, deels omdat die

prinsiep van digtheidsafhanklikheid en -onafhanklikheid nie aanvaar word nie en deels omdat daar nie 'n bevredigende skeidlyn getrek kan word tussen biotiese en fisiese omgewings nie. Voedsel kan bv. biotiese en/of fisiese faktore behels.

Die ingebore vermoë om te vermeerder is net so kenmerkend van 'n dier as bv. die grootte daarvan. Dit is egter moeiliker om te bepaal of te definieer want dit kan by verskillende omgewingstoestande baie varieer (Andrewartha en Birch, 1954). Dit is moontlik om die ingebore vermoë om te vermeerder van 'n enkele paar individue in 'n bevolking te bepaal (of van 'n enkeling in die geval van 'n tweeslagtige spesie). In daardie geval kan r_m beskou word as 'n tussenveranderlike of parameter in die korrekte biometriese sin van die woord. Dit is egter meer gebruiklik en van meer waarde om r_m vir 'n bevolking te bepaal en dan is dit in werklikheid die gemiddelde van die r_m -waardes van die individue van die bevolking. Uit 'n statistiese oogpunt beskou kan r_m vir 'n bevolking slegs geskat of benader word. In die geval van bevolkings of groepe is dit dus nie korrek om van r_m te praat as 'n parameter nie; dit is slegs 'n statistiek of benadering van die parameter wat dan 'n teoretiese status kry. In hierdie opsig is die terminologie van Schiff (1964a) en Prinsloo (1966) verwarrend.

Die gemiddelde lewensduur, vrugbaarheid en ontwikkelingskoers van 'n bevolking kan gemeet word aan die geboortekoers en oorlewingskoers (komplement van die sterftekkoers). As die geboortekoers byvoorbeeld die sterftekkoers oorskry vermeerder die bevolking teen 'n koers wat berus op die verskil

tussen die twee. Hierdie eenvoudige begrip word egter bemoeilik deur die verskynsel dat beide die aantal geboortes en die waarskynlikheid dat die dood kan intree met die ouerdom van die dier varieer. Lotka (aangehaal uit Andrewartha en Birch, 1954) het reeds in 1925 die verandering van geboortekoers en sterftekkoers met ouerdom in aanmerking geneem by sy afleiding van die formule vir die "intrinsieke koers van natuurlike vermeerdering". Dit is hierdie intrinsieke koers van natuurlike vermeerdering wat deur Andrewartha en Birch (1954) geïnterpreteer word as synde die ingebore vermoë om te vermeerder, r_m .

Die ingebore vermoë om te vermeerder word gedefinieer as die maksimale vermeerderingskoers wat eksperimenteel bereik kan word deur 'n bevolking wat onderwerp is aan 'n besondere kombinasie van klimaat en kwaliteit van voedsel, terwyl die kwantiteit van die voedsel, die lewensruimte en ander diere van dieselfde soort in 'n optimale hoeveelheid teenwoordig is. Die bevolking moet 'n konstante ouerdomsverspreiding hê en ander soorte diere moet uit die eksperiment geweer word. Dit is 'n eienskap van r_m dat die bevolkingsgetalle toeneem as $r_m > 0$, staties is as $r_m = 0$ en afneem as $r_m < 0$.

Die reeds gemelde prinsiep van ouerdomsverspreiding in 'n bevolking en die kwalifikasie dat r_m slegs bepaal kan word by konstante ouerdomsverspreiding onderstreep baie duidelik die streng eksperimentele tot teoretiese aard van r_m . Die verspreiding van 'n veranderende geboortekoers en sterftekkoers met toenemende ouerdom in 'n bevolking,

word respektiewelik die ouderdomskedule van geboortes en ouderdomskedule van sterftes genoem. Die besondere geboorte- en sterftekroers van 'n gegewe ouderdomsgroep word die ouderdomspesifieke geboortekroers en sterftekroers genoem. Die ingebore vermoë om te vermeerder kan dus slegs vir 'n bevolking met konstante ouderdomskedules van geboortes en sterftes bepaal word, want r_m sal nie konstant bly vir 'n bevolking waarvan die ouderdomsverspreiding met die tyd verander nie. Hierdie is een van die basiese verskille tussen die werklike vermeerderingskroers, r , van 'n bevolking en r_m , want in die berekening van r word die beginsel van ouderdomsverspreiding geneignoereer. Op grond van bovenoemde eienskap word r_m beskou as die enigste bevolkingstatistiek wat die toepaslike fisiologiese eienskappe van 'n dier saamvat m.b.t. sy vermeerderingsvermoë (Andrewartha en Birch, 1954).

Die vermeerderingskroers van 'n bevolking met konstante ouderdomskedules van geboortes en sterftes en wat vermeerder in onbeperkte ruimte (saamgevat in die derde en vierde omgewingskomponente) word gegee deur

$$\begin{aligned} \frac{\delta N}{\delta t} &= bN - dN \\ &= (b - d) N \end{aligned} \quad (1)$$

waar b en d die konstante geboorte- en sterftekroers is, N die bevolkingsgetal en t die tyd.

$(b - d)$ is die infinitesimale vermeerderingskroers of die ingebore vermoë om te vermeerder, r_m

$$\frac{\delta N}{\delta t} = r_m N \quad (2)$$

Indien die bevolking in beperkte ruimte sou vermeerder, sou vergelyking (2) gelees het:

$$\begin{aligned}\frac{\delta N}{\delta t} &= N (r_m - cN) \\ &= rN \dots \end{aligned}\quad (3)$$

Waar r die werklike vermeerderingskoers is en c 'n konstante waarmee r_m verminder word elke keer as daar 'n individu tot die bevolking toegevoeg word. Anders gestel, r_m is die werklike vermeerderingskoers van 'n bevolking wat 'n konstante ouderdomsverspreiding het en wat toeneem in onbeperkte ruimte. Die konstantheid van c ignoreer egter die moontlikheid dat die invloed van die bykomende individu kan verander met sy ouderdom.

Wanneer r , die werklike vermeerderingskoers van natuurlike bevolkings bepaal word, is die onderskeid tussen r_m en r nog duideliker. Dit is reeds genoem dat r nie onderworpe is aan die kwalifikasies van konstante ouderdomsverspreiding en onbeperkte ruimte nie; r kan dus verander met die tyd. Nog meer, r is ook nie onderhewig aan die definisie van r_m in die terme van die ander omgewingskomponente nie. In natuurlike bevolkings kan een of meer omgewingskomponente domineer in die bepaling van r ; die klimaat en kwaliteit van die voedsel is ook nie noodwendig konstant nie. Andrewartha en Birch (1954) neem blykbaar aan dat konstantheid van die omgewingskomponente meer voordeilig is vir 'n dier as wisselvalligheid.

Vergelyking (3) beskryf 'n kurwe soos bepaal deur die welbekende „logistiese teorie”, omskryf deur Verhulst (1893), Pearl en Read (1920), Lotka (1925) en Volterra (1931) (almal aangehaal uit Andrewartha en Birch, 1954), wat betrekking het op bevolkingsgroei in beperkte ruimte. Die ingebore vermoë om te vermeerder is dus bloot 'n abstraksie van die logistiese teorie. Uit vergelykings (2) en (3) is dit duidelik dat $r_m = r$ as $c = 0$.

In die integraalvorm word vergelyking (2) geskryf as:

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad (4)$$

waar N_0 = aantal diere by tyd 0

N_t = aantal diere by tyd t

e = basis van natuurlike of Naperiaanse logaritmes

r_m = ingebore vermoë om te vermeerder of infinitesimale vermeerderingskoers.

Die infinitesimale vermeerderingskoers r_m , moet onderskei word van die bepaalde vermeerderingskoers of λ , die aantal individue wat bygevoeg word by die bevolking per kop per tydseenheid. Volgens definisie is:

$$\lambda = \frac{N_t}{N_0} \quad \text{as} \quad t = 1$$

$$\text{maar } \frac{N_t}{N_0} = e^{r_m t} \quad \text{as} \quad t = 1$$

$$\lambda = e^{\frac{r}{m}} \text{ as } t = 1$$

(Andrewartha en Birch, 1954).

In die oplossing van vergelyking (4) uit 'n stel gegewens vir 'n bevolking is dit gerieflik om t te beskryf as die "gemiddelde generasieduur" wat dan T genoem word. T is per definisie (Andrewartha en Birch, 1954) die gemiddelde tyd wat verloop tussen die geboorte van die ouergenerasie en die geboorte van hul nasate. Vergelyking (4) word dus:

$\frac{N_t}{N_0}$ is in werklikheid die verhouding van totale vroulike geboortes in twee opvolgende generasies tot mekaar (in een-slagtige bevolkings word volgens konvensie net die vroulike individue betrek in die berekeninge; in tweeslagtige bevolkings word al die individue getel). $\frac{N_t}{N_0}$ is die vermenigvuldiging per generasie of die netto reproduksiekoers, R_0 .

$$R_o = e^{r_m T}$$

$$r_m = \frac{\log_e R_o}{T} \quad (7)$$

Die oplossing van vergelyking (7) is op die oog af elementêr. Die saak word egter aansienlik bemoeilik deur die feit dat T gewoonlik onbekend is. In daardie geval is daar slegs een eksakte manier om r_m te bepaal en dit is m.b.v. die vergelyking:

(Leslie en Park, 1949; Andrewartha en Birch, 1954).

Volgens Leslie en Park (1949) het vergelyking (8) net een reëele wortel en dit is die waarde van r_m ; dit sal $\frac{<}{>} 0$ wees soos

$$R_0 \circ^{f^\alpha} l_x m_x \delta x \stackrel{<}{>} 1 \dots \dots \dots \quad (9)$$

In vergelykings (8) en (9) is:

l_x = lewenstabel of ouderdomskedule van oorlewing.

Vir enige besondere ouderdomsgroep met ouderdomsmiddelpunt x , is l_x die proporsie individue lewend aan die begin van die tydsinterval.

m_x = ouderdomskedule van vroulike geboortes (of eiers wat vroulik sal wees). Vir enige besondere ouderdomsgroep van die ouers met ouderdomsmiddelpunt x , is m_x die aantal vroulike geboortes per vroulike individu per tydsinterval x tot $(x + 1)$.

$\circ \text{ tot } \infty$ = die lewensduur van die voortplantingstadia.

(Andrewartha en Birch, 1954).

Die waardes l_x en m_x word gemeet volgens gerieflike gekose tydsintervalle van $(x - .5)$ tot $x + .5$ wat versprei is oor die lewensduur van die bevolking en wat die ooreenstemmende ouderdomsgroepe beskryf. As die eenhede bv. in weke is, sou 'n bevolking waarvan die individue almal ewe oud is, sê in die derde week ($x = 3.5$) 'n ouderdomsmiddelpunt van 3.5 (weke) hê met ooreenstemmende ouderdomsspesifieke geboorte- en oorlewingskoeurse m_3 en l_3 .

In die praktyk is die oplossing van vergelyking (8) ingewikkeld en vereis dit 'n geweldige hoeveelheid rekenwerk. Volgens Leslie en Park (1949) kan vergelyking (8), gesien in die lig van vergelyking (9), deur 'n som vervang word sonder om 'n groot fout te maak:

waar k tot ($m + h$) die totale tydspan van die voortplantingstadia is. Hierdie benadering van r_m hou ook aansienlike hoeveelhede rekenwerk in want die oplossing van r_m uit vergelyking (10) kom neer op 'n probeer-en-fouteer-metode waarvolgens r_m telkens geskat word en dan gebruik word om die vergelyking te probeer bevredig. Die metode kan verkort (en minder noukeurig gemaak) word deur r_m te kry m.b.v. interpolasie na 'n paar probeerslae. Hierdie metode is gevolg deur Prinsloo (1966) en volgens hom ook deur Schiff (1964a).

Soos reeds gesê, lê die kern van die hele omslagtigheid in die onbekendheid van T. 'n Baie eenvoudige benadering van T se waarde is aangegee deur Andrewartha en Birch (1954). Daarvolgens is:

Die gemiddelde van die \hat{r}_x^m -kurwe word dus as benaderde waarde van T beskou. Die oplossing van r_m uit vergelyking (7) is dan elementêr, dit moet egter onthou word dat in

R_o word per definisie verkry uit die benadering

Hierdie metode is net soos dié van Leslie en Park (1949) nie 'n eksakte bepaling van r_m nie. Dit is egter veel een-voudiger om dit uit te voer. Dit moet onthou word dat r_m baie keer bereken word, nie soseer om 'n absolute waarde vir 'n spesie te verkry nie, maar eerder om die invloed van verskillende waardes van 'n omgewingsfaktor (bv. temperatuur) op 'n bevolking met mekaar te vergelyk. Die berekening van r_m word dan bloot 'n metode om 'n optimumtoestand, sê temperatuur, vas te stel. Verder word die eksperimente soms getermineer voordat die individue van die ouergenerasie gesterf het en voortplanting vanself opgehou het. (Schiff, 1964a; Prinsloo 1966). Die toepassing van vergelyking (8) of (10) sou dan buitendien 'n benaderde waarde van die totale tydspan van die voortplantingstadia, en dus ook van T , gee.

Laughlin (1965) het van die standpunt uitgegaan dat die benaderde waarde van r_m uit die formule

$$r_m \approx \frac{\ln R_o}{T}$$

ook die werklike vermeerderingskoers aandui van 'n bevolking sonder oorvleuelende generasies, of van 'n nuwe bevolking (wat ontstaan het uit 'n groep diere met dieselfde ouderdom) se eerste paar generasies. Onderhewig aan hierdie voorwaar-

des word r_m benaderd geïdentifiseer met r_c wat genoem word "die vermoë om te vermeerder". r_c kry dan die status van 'n selfstandige bevolkingstatistiek in die vergelyking

Die term V_x word ingevoer as afkorting van $l_x m_x$

en T_c word gedefinieer as die gemiddelde van die V_x -kurwe.

Laughlin (1965) behou die simbool R_o in vergelyking (14) maar aangesien dit ook 'n benaderde waarde is (vergelyking (15)), moet die liewer R_c wees.

Die "gemiddelde kohortgenerasieduur"¹, T_c , word presies gedefinieer in vergelyking (16) in teenstelling met T in vergelyking (7) waar dit bloot net beskou kan word as deel van die vergelyking en boonop afhanklik is van r_m en R_o . Dit sal onthou word dat Andrewartha en Birch (1954) se definisie van T baie vaag is. Volgens Laughlin (1965) is T_c onafhanklik van R_o en r_m in die sin dat 'n vermeerdering in R_o nie noodwendig T_c laat verander nie. Nog meer, in 'n opeenvolging van generasies verkry uit 'n groep ouers wat almal ewe oud is, (d.w.s. 'n kohort), is dit so dat die

1 Kohort verwys hier na 'n groep diere van dieselfde soort wat almal ewe oud is.

gemiddelde geboortedatums presies T_c uitmekaar is, ongeag die R_c -waardes van die individuele generasies. Dit beteken dat T_c nie uiteraard gebonde is aan die prinsiep van konstante ouderdomsverspreiding nie. Stabiele ouderdomsverspreidings word selde in eksperimente te weeg gebring omdat daar soveel generasies voor nodig is.

Laughlin (1965) noem V_x die "eierkromme" wat myns insiens verkeerd is. Die term is slegs geregtigdig as $l_x^m x$ vermenigvuldig word met die aantal individue lewend aan die begin van die eksperimente (m.a.w. as $x = 0.5$ en $l_x = 1$) want slegs in daardie geval sou die V_x -kolom die totale aantal eiers per periode x gelê, gee. 'n Beter benaming vir V_x sou "proporsionele eierkromme" wees.

In die huidige eksperiment oor die verhouding tussen slak en substratum is daar geen sprake van 'n konstante ouderdomsverspreiding nie en die eksperiment is ook beëindig voordat die voortplantingsperiode opgehou het. Daar is dus besluit om in ooreenstemming met Laughlin (1965) se sienswyse vergelykings (14), (15), en (16) te gebruik in die berekening van die vermoë om te vermeerder van die slakgroepe op die verskillende substrata. Die vermeerderingsvermoë, r_c , is in die eerste plek beskou bloot as 'n besondere wyse om die relatiewe effekte van die verskillende substrata op die twee slakspesies te vergelyk en in die tweede plek as 'n bepaalde benadering van die ingebore vermoë om te vermeerder, r_m . Die klem val hier op die begrip "bepaalde benadering". Volgens Laughlin (1965) is dit moontlik om die mate waarmee r_c van r_m verskil redelik noukeurig te bereken sonder om r_m self te bereken. Hierdie benadering (r_c) van r_m het dus 'n bykomstige

voordeel bo dié van Leslie en Park (1949) waar die grootte van die fout wat gemaak word, nie bekend is nie.

Vir die bepaling van die r_c -waardes van L. natalensis en B. (B.) tropicus op die verskillende substrata is gerieflike tydsintervalle van twee weke gekies.

$$(x + .5) - (x - .5) = 2 \text{ weke}$$

Dit is gedoen in navolging van Schiff (1964a) wat die optimumtemperatuur vir Bulinus (Physopsis) globosus Morelet bepaal het m.b.v. r_m . Prinsloo (1966) het dieselfde tydsinterval gekies in optimumtemperatuurbepalings van L. natalensis en B. (B.) tropicus. Tydens die substraateksperimente is daar dus vasgestel hoeveel slakke van elke groep nog lewend was aan die begin van elke veertiendagperiode. Die aantal eiers per individu voortgebring in elke veertiendagperiode is ook vasgestel. Uit hierdie twee stelle basiese gegewens is 'n sogenaamde lewenstabel (l_x , m_x en v_x vir al die agtereenvolgende periodes) saamgestel vir elke slakgroep. Die lewens-tabelle se gegewens is gebruik om R_c , T_c en r_c te bereken. Die bepaalde vermeerderingskokers, λ_c , is ook bereken.

Die slakke is elke veertien dae getel deur hulle uit die poele te verwyn en dan weer terug te plaas. Hoewel dit nie die vinnigste metode was nie, was dit die akkuraatste omdat al die slakke in 'n poel nooit tegelyk sigbaar was nie. Dit kon meebring dat sommiges meer as een keer getel sou word as hulle in die poele gelaat is. Die slakke wat raakgesien is, is opgesuig met 'n glasbuisie voorsien van 'n

gomlastiekblasie en in 'n beker met riviermodelletjie-water geplaas. Die oorblywende slakke is dan uitgehaal deur die poel af te sluit van die res van die stelsel, die water stadig uit te hewel en die slakke in 'n sif op te vang. Hierdie slakke is dan by die ander geplaas. Nadat seker gemaak is dat al die slakke gevind is, is die water weer in die poel teruggeplaas en daarna die slakke. Slegs die kantpoele kon van die stroombedding afgesluit word m.b.v. 'n waterdigte tussenskort. Wanneer die stroompoele ondersoek is, moes hersirkulasie stopgesit word sodat die water ophou vloei het. Terwyl die water uit die poele gehewel is, is die slakke se ekskreta en 'n lagie bodemneerslag wat gereeld gevorm het, ook uitgehewel. Hierdie prosedure het telkens weer die oorspronklike toestand van die substratum aan die slakke blootgestel. As die teldag ooreengestem het met die periodieke uitspoeling van die stelsel, is die uitgehewelde water nie weer in die poele teruggeplaas nie.

Die telproses het veel vinniger gegaan nadat die slakke so groot geword het dat hulle hanteer kon word met pinsette waarvan die punte met sponsplastiek bedek is. Die tellings is nog vinniger gedoen nadat die slakke genommer is vir enkele van die gewigsbepalings en gedragstudies. Die nommeringsproses het die verwydering van die slakke uit die poele vir 'n foutlose telling onnodig gemaak.

Tydens die voortplantingsperiode is die eiers weekliks uit die poele verwijder, getel en vernietig. Daar is besluit op 'n weeklikse telling omdat die inkubasieperiode van L. natalensis 13 dae of meer kan wees en dié van B. (B.) tropicus 9 dae of meer (Prinsloo, 1966). 'n Weeklikse telling het

dus al die nakomelinge nog in die eierstadium betrek. Slegs die eiers wat tekens van ontwikkeling getoon het, is getel. As die eiers nog nie tekens van ontwikkeling by verwijdering getoon het nie, is die eierpakkies eers in riviermoddeltjie-water vir 'n paar dae gehou voordat die eiers getel is.

Die eiertellings is m.b.v. 'n stereoskopiese mikroskoop gedoen en is saamgevat in frekwensieverspreidingstabellen wat die aantal eiers per pakkie vir elke 14 dae aangee. Daaruit kon die gemiddelde aantal eiers per pakkie, pakkies per slak en eiers per slak vir elke periode bereken word.

Die eiers is soos volg uit die poele verwijder: Die poele is eers leeggehewel en daarna is die eierpakkies van die poele se wande, plante en substrata verwijder met 'n skerp-geslypte spatel. Die enkele eierpakkies wat nie aan een of ander oppervlak bevestig was nie, is saam met die water uitgehewel en opgevang in 'n plastieksif.

Omdat beide die slaktellings en eiertellings lang prosesse is en elk meestal 'n volle dag in beslag geneem het, kon voortplantings- en sterftesyfers nie elke dag bepaal word nie. Dit sou die slakke ook net meer versteur as wat die geval alreeds was en bowendien sou dit geen nut by die opstelling van die lewenstabelle hê nie.

2.10 Groeikoers volgens vermeerdering in gewig

Volgens Andrewartha en Birch (1954) is r_m 'n baie meer sensitiewe maatstaf van die invloed van omgewingskomponente

op 'n dier as bv. grootte. Daar is besluit om vas te stel of die substratum as omgewingsfaktor die groeikoers van die slakke, soos gemeet in terme van gewigstoename, anders affekteer as hul vermoë om te vermeerder, r_c . 'n Verdere oogmerk was om indien moontlik, vas te stel welke metode die geskikste is om te gebruik in 'n ondersoek na die invloed van die substratum as ekologiese faktor.

Dit het gebruiklik geword om die groeikoers van vars-waterslakke met behulp van een of ander skulpmeting aan te dui. Hiervoor het Wright (1960) die skulplengte (afstand vanaf apeks na basis van skulpopening) van Bulinus forskali (Ehrenberg) gebruik. Dieselfde skulpmeting is gebruik vir groeikoersbepalings van B. (P.) globosus (Schiff 1964b), asook Bulinus (Physopsis) nasutus (Martens), Lymnaea natalensis caillaudi Bourguignat en Biomphalaria sudanica tangani-kana (Bourguignat) (Cridland, 1957). Sturrock (1965) het die skulpdeursneë van Biomphalaria angulosa Mandahl-Barth gebruik.

Die gebruik van skulpmetings in groeikoersbepalings het egter bepaalde nadele, w.o. die volgende: Die slakke word baie hanteer en die skulpe word maklik deur die meetinstrument beskadig. As die metings gedoen word d.m.v. 'n mikroskoop met skaaloogstuk, kan die slakke moeilik stil-gehou word en selfs dan is beskadiging nie uitgesluit nie, veral as die slakke nog klein is. Slegs die skulp word in ag geneem en waar twee verskillende metings soos lengte en deursneë gebruik word, kan geen vergelyking getref word nie. Daar is heelwat inherente variasie in die vorm van die skulp

soos deur verskeie navorsers (Pretorius, 1963; Stiglingh et al. 1962) aangetoon. Hierdie vormvariasie beïnvloed noodwendig die skulpafmetings.

Daarenteen bied die gebruik van gewigstename, as maatstaf van die groeikoers, sekere voordele. Die hantering van die slakke kan beperk word tot 'n minimum; die hele slak word in ag geneem, nie net die skulp nie en die gewigte van verskillende spesies kan met mekaar vergelyk word.

In hoeverre gewig minder variasie tussen 'n aantal individue van 'n gegewe spesie vertoon as skulpmetings is ongelukkig nie bekend nie. Dat so 'n variasie wel bestaan, is reeds deur Prinsloo(1966) aangetoon. Dit is egter logies om aan te neem dat waar twee slakke se skulplengte verskil, hulle gewigte nie noodwendig ook sal verskil nie; die een kan nl. breër wees as die ander. Feit is dat lengte net een dimensie verteenwoordig terwyl gewig eerder verband hou met die drie-dimensionele begrip van volume.

Verskeie outeurs het al gebruik gemaak van varswaterslakke se gewigte in die loop van een of ander ondersoek (Van der Schalie en Getz 1963; Lynch, 1966; Prinsloo, 1966; Van Aardt, persoonlike mededeling). Die juiste weegtegnieke wat gebruik is, is slegs in die gevalle van Prinsloo (1966) en Van Aardt (persoonlike mededeling) bekend.

Uit die oogpunt van tegniek gesien, is die grootste probleem by die weging van varswaterslakke die feit dat hulle begin dehidreer sodra hulle uit die water verwyder word (Van der Schalie en Getz 1963; Lynch, 1966). Die gewig bly

dus nooit konstant nie, maar verminder met tyd totdat die slak heeltemal uitgedroog is. Dit is so dat sommige spesies vir lang periodes uit die water aan die lewe gehou kan word (Oliver, 1956a en b; Cridland, 1957; McNeil, 1963; Van der Schalie en Getz 1963), maar dan is dit gewoonlik in een of ander klam omgewing en moontlik ook nie sonder gewigsverlies nie. In elk geval kan wegings nie in so 'n vogtige omgewing gemaak word nie omdat die meerderheid balanse nie daarvoor ingerig is nie.

Ten einde die effek van uitdroging dieselfde te maak vir al die slakke wat geweeg word, het Prinsloo (persoonlike mededeling) elke slak geweeg presies 15 minute nadat dit uit die water gehaal is. Die metode is egter omslagtig, veral as 'n klomp slakke geweeg word, want dan moet die slakke in volgorde met dieselfde tussenposes uit die water gehaal word as waar mee hulle na 15 minute geweeg word. Dié metode gee ook nie noodwendig die werklike gewig van die slakke aan nie. Wanneer 'n slak uit die water gehaal word verloor dit gewig deur verdamping van die water wat nog buite aan die skulp en die voet is en die liggaamswater begin self ook verdamp. Die werklike gewig van die slak sou verkry word op daardie tydstip wanneer die "uitwendige" water klaar verdamp het en die "inwendige" water nog nie begin verdamp het nie. My indruk is dat hierdie stadium bereik word nog voordat 15 minute verstrekke is, omdat die nat glans teen daardie tyd al van die skulp af verdwyn het en die slak reeds sy voet in die skulp ingetrek het. Dit kan ook wees dat die inwendige water begin verdamp nog voordat die uitwendige water klaar verdamp het.

Van Aardt (persoonlike mededeling) het 'n besondere weegtegniek gebruik vir Lymnaea stagnalis Linnaeus. 'n Slak is uit die water gehaal, afgedroog, gesuspender in 'n bakkie met water wat vantevore geweeg is, en dan geweeg. Die verskil tussen die twee gewigswaardes gee dan die gewig van die slak. Vir die doel van my ondersoek was dié metode egter veels te tydrowend. Gevolglik is 'n ander metode ontwikkel wat myns insiens baie van die genoemde probleme uitskakel.

'n Proef is uitgevoer met die doel om, eerstens, vase stel teen welke koers L. natalensis en B. (B.) tropicus gewig verloor a.g.v. waterverlies in die laboratorium en, tweedens, om te kyk hoe lank die slakke kan leef as hulle blootgestel word aan uitdroging in die laboratorium.

Vyftien genummerde slakke van elke spesie is tegelyk uit die water gehaal en toegelaat om op filtreerpapier te begin uitdroog. Die skulpopeninge is na onder gerig. Die temperatuur in die laboratorium het gewissel tussen 21°C en 27°C en die relatiewe vogtigheid tussen 35 en 40 persent. Dit is aanvaar dat, na 'n halfuur, die uitwendige water alles verdamp het en dat die inwendige water alreeds begin verdamp het. Op daardie tydstip was die nat glans op die skulpe alreeds weg en al die slakke het hul voete in die skulpe opgetrek gehad. Daar was trouens ook geen slymafskeiding meer nie. Vervolgens is die slakke elke halfuur geweeg totdat agt ure verstryk het. Die eerste weging het plaasgevind 'n halfuur nadat die slakke uit die water gehaal is. Die slakke is telkens individueel en in numeriese volgorde geweeg. Na elke halfuurlikse weging van die groep is een slak teruggeplaas

in water. Slak nommer een is dus net een keer geweeg en slak nommer 15, 15 keer. Na verloop van 24 uur vanaf die laaste weging is vasgestel watter slakke dood en watter slake lewend was. Dit is aangeneem dat waar die dood ingetree het, dit te wyte was aan die uitdroogproses. Op hierdie wyse is vasgestel hoe lank elke spesie uit die water in die laboratorium kan leef.

Na die halfuurlikse wegings van elke slak is die gewig daarvan op daardie tydstip en die aantal sekondes wat verloop het vanaf die oomblik wat die slakke uit die water gehaal is totdat die besondere weging gedoen is, genoteer. Na die proef het almal van die B. (B.) tropicus-groep nog geleef en ook 'n paar van die L. natalensis-groep. Die proef is gevvolglik 'n tweede keer met beide spesies herhaal met dié verskil dat die halfuurlikse wegings eers sewe uur en 30 minute na die eerste weging (wat 'n halfuur nadat die slakke uit die water gehaal is, plaasgevind het) hervat is. Vir B. (B.) tropicus moes die proef 'n derde keer herhaal word waartydens die wegings eers na 15 uur begin is. Dit was eers gedurende hierdie proef dat B. (B.) tropicus begin sterf het a.g.v. blootstelling.

Die gedagte was om vir elke spesie 'n grafiek op te stel wat die verhouding tussen die vermindering in gewig van die slakke en die verloop van tyd sou aandui. Ten einde die nodigheid van 'n grafiek vir elke slak afsonderlik uit te skakel moes die gewig van elke slak by t_0 (die tydstip waarop die slakke uit die water gehaal is) as eenheid (100%) geneem word en die besondere slak se opeenvolgende en kleinere

gewigte ($W_1, W_2, W_3 \dots, W_n$) as persentasies van die oorspronklike gewig by t_0 bereken word. Hierdie t_0 -gewig was egter nie bekend nie want die slakke is vir die eerste keer by $(t_0 + 30)$ minute geweeg. Die gewig van elke slak by t_0 moes dus soos volg geskat word: Die gemiddelde persentasiegewigsverlies per sekonde tussen die eerste $(t_0 + 30$ minute) en tweede $(t_0 + 60$ minute) halfuurlikse wegings is vir elke spesie bepaal. Dit is voorlopig aanvaar dat die uitdrogingskoers liniër verloop met tyd en die voorlopige of geskatte t_0 -gewigte van die slakke kon dus bereken word m.b.v. die bovenoemde gemiddelde persentasiegewigsverlies tussen $(t_0 + 30$ minute) en $(t_0 + 60$ minute). Die formule waarmee die t_0 -gewigte geskat is, is soos volg afgelei:

stel t_0 = tyd waarop slakke uit water gehaal is

stel t_1 = tyd waarop slakke geweeg is

$t_1 - t_0$ = G sekondes, die periode van uitdroging

stel K = breukdeel gewigsverlies per sekonde

stel E = t_0 -gewig wat geskat moet word

stel C = W_1 -gewig of skaallesinggewig

$$K = \frac{E - C}{E G}$$

$$KG = \frac{E - C}{E}$$

$$\frac{E}{E - C} = \frac{1}{KG}$$

$$E = \frac{(E-C)}{KG}$$

$$= \frac{E}{KG} - \frac{C}{KG}$$

$$\frac{E}{KG} - \frac{E}{I} = \frac{C}{KG}$$

$$-\frac{E}{1} + \frac{E}{KG} = -\frac{C}{KG}$$

$$\frac{E}{KG} - \frac{EKG}{KG} = \frac{C}{KG}$$

$$\frac{E - EKG}{KG} = \frac{C}{KG}$$

$$\frac{E(1-KG)}{KG} = -\frac{C}{KG}$$

$$E = -\frac{C}{KG} \times \frac{KG}{(1 - KG)}$$

Dit was geriefliker om met 10^4 K x 10^{-4} G te werk:

Vir elke slak is 10^4 K verkry deur die tweede wegingsreeks (W_2) se gewigte van die eerstes (W_1) af te trek, dit deur die eerstes (W_1) te deel en met 10^4 te vermenigvuldig nadat dit met die aantal sekondes (G) tussen elke slak se eerste en tweede weging gedeel is:

$$\frac{W_1 - W_2}{W_1} \times \frac{10^4}{\text{sek. tussen } W_1 \text{ en } W_2} = 10^4 K$$

Dié gemiddelde 10^4 K vir elke spesie is bereken en in vergelyking (18) gebruik om E, die gewig by t_0 , vir elke slak te bereken op grond van C, die W_1 -waarde en $G \times 10^{-4}$, die aantal tienduisende sekondes wat verloop het tussen t_0 en t_1 vir elke slak.

Daarna is die persentasie van die t_0 -gewig (E) bereken vir elke opvolgende gewig ($w_1, w_2, w_3, \dots, w_n$) by $t_1, t_2, t_3, \dots, t_n$.

Spreidiagramme is opgestel vir L. natalensis en B. (B.) tropicus waarop die minderwordende persentasies van die oorspronklike t_0 -gewigte teen die tyd in sekondes uitgesit is. Dit was duidelik dat die krommes heel waarskynlik logaritmies sou wees. Vervolgens is die persentasies in logaritmes omgesit en weer uitgesit op 'n spreidiagram. Hierdie keer is 'n reguit lyn verkry.

Regressielyne is dus vir albei spesies tussen ($\log \%$ gewig) en tyd uitgewerk. Eenvoudigheidshalwe is ($\log \%$ gewig) = y , en tyd in ($\text{sek.} \times 10^{-4}$) = x , gestel. Die lyne is op grond van Mather (1960) se metode uitgewerk.

Albei regressielyne het by t_0 'n gewigswaarde van minder as 100% aangegee, maar dit was te wagte omdat 'n liniëre verhouding aan die begin gebruik is om die gewigte van die slakke by t_0 te skat. Die t_0 -gewigte is m.a.w. te hoog geskat. Die regressielyne is derhalwe aangepas om 100% gewig by t_0 aan te duif deur die intersepte op die t-ordinate op te skuif sonder om die lyne se hellings te verander. Die regressielyne is hierna getoets en foutgrense is uitgewerk. Die regressielyne is dus eintlik ge-ekstrapoleer na t_0 toe omdat die eerste wegings eers na 'n halfuur se uitdroging begin is. Op daardie manier is die invloed van uitwendige water en slymafskeidings uitgeskakel wat sou neig om die gewigsverlies vinniger te maak in die periode onmiddellik na t_0 .

Die regressielyne is gebruik om 'n groterwordende gewigs-kompensasiefaktor vir elke spesie te tabuleer wat ooreenstem met t-waardes tot 3,600 sekondes (een uur). Hiermee was die weging van 'n slak en die vasstelling van sy werklike gewig by t_0 heel eenvoudig. As 'n slak geweeg is, is die gewig en tyd van weging (t_i) genoteer en die gewig by t_0 is bereken deur die t_i -gewig te vermenigvuldig met die ooreenstemmende t_i -faktor volgens die opgestelde tabelle.

Die gewigsbepalings van die slakke in die riviermodelletjie het soos volg verloop: 'n Poel se slakke is uit die water gehaal, skoongemaak met 'n kwassie en in 'n beker met water geplaas. Die beker is omgekeer op 'n plastieksif sodat die slakke almal op dieselfde genoteerde tyd (t_0) begin uitdroog het. Die slakke is vir ongeveer 'n halfuur laat uitdroog met die skulpopeninge na onder op filtrerpapier. Daarna is die dertig of minder slakke een na die ander geweeg op 'n "Sartorius"-mikrobalans. Die skaallesing en tyd daarvan is genoteer vir elke slak. Sodra 'n slak klaar geweeg is, is dit teruggeplaas in die water. Dit is slegs nodig gevind om die politeenhouertjie, waarin die slakke geweeg is, aan die begin en einde van so 'n wegingsreeks te weeg en nie elke keer as 'n slak geweeg is nie. Die verandering in gewig van die houertjie was negeerbaar klein. Op hierdie wyse kon elke 30 sekondes 'n slak geweeg word. In die latere verwerking van die rowwe gegewens is die politeenhouertjie se gewig afgetrek van die reeks skaallesings en die antwoorde vermenigvuldig met die ooreenstemmende kompensasiefaktore om die werklike gewigte by t_0 te gee.

Gewoonlik is slegs twee poele se slakke gelyktydig verwyder en geweeg sodat die slakke nooit langer as 'n uur uit die water gehou is nie. Op hierdie manier kon al die slakke in die riviermodelletjie maklik op een dag geweeg word.

'n "Standaardfout" vir die hele metode soos uiteengesit is eksperimenteel bepaal. Vyftig genommerde slakke van elke spesie is, oor 'n tydperk van 16 uur, tien keer geweeg volgens die uiteengesette metode, nadat hulle telkens vir wisselende periodes van 'n halfuur tot 'n anderhalfuur laat uitdroog is. Die t_0 -gewigte is bereken en vir elke slak se 10 wegings is die variasiekoëffisiënt bereken. Die gemiddeld van die variasiekoëffisiënt is geneem as die "standaardfout" van die metode vir elke spesie. Hierdie foutgrens het, afgesien van die metodefout, ipso facto ook natuurlike variasie in gewig van die slakke oor die 16 uur ingesluit. Ek is egter van mening dat hierdie foutgrens 'n meer realistiese en veiliger benadering was in die interpretasie van die groeikoersresultate as net die foute van die regressielyne.

Dit word besef dat verskeie faktore kan neig om hierdie weegmetode se foutgrense te vergroot, bv. veranderinge in temperatuur en relatiewe vogtigheid in die laboratorium. 'n Veel akkurater metode sou gewees het om die regressielyne op te stel by konstante temperatuur en relatiewe vogtigheid en die wegings onder dieselfde omstandighede uit te voer. Verder sou dit ondersoek moes word of die regressielyne verander met die ouderdom van die slakke. Die metode is egter as akuraat genoeg beskou vir die doel waarvoor dit aangewend is. Die groot voordeel was dat dit 'n minimum tyd in beslag geneem

het en nie gebonde was aan 'n onbuigbare tydsprogram tussen verwydering uit die water en wegning nie. Sover vasgestel kon word, het hierdie metode nie die slakke nadelig beïnvloed nie.

Die slakke in die riviermodelletjie is met min of meer maandelikse tussenposes geweeg soos die tyd dit toegelaat het. Gedurende die laaste twee maande van die eksperiment is die slakke met korter tussenposes geweeg. Die wegningstye het meestal nie ooreengestem met die veertiendagperiodes van die r_c -bepalings nie. Die gemiddelde gewig van elke slakgroep sowel as die variasiekoëffisiënt is vir elke wegning bereken. Dit is tesame met die maksimum- en minimumgewigte uiteengesit in tabelle. Alle gewigte is uitgedruk in milligram (mg.) en was wat die skaal aanbetrif, akkuraat tot 0.01 mg.

Nadat die slakke redelik groot was, het dit moontlik geword om hulle individueel te identifiseer deur nommers op hul skulpe te verf. Soortgelyke slakmerkings is al deur ander outeurs gedoen. Bovbjerg (1962) het 'n ongeïdentifiseerde lakvernis gebruik om Campeloma decisum Say te merk. Tydens die huidige eksperiment is 'n hele verskeidenheid middels getoets. Hulle het gewissel van padverf tot naellak. Die beste resultate is verkry met 'n verwant van motorspuitleverf genaamd "Brushing Duco"¹. Dit het die eienskappe dat dit baie gou droog word, 'n dun lagie vorm

1 United Paints Ltd., Durban

(en dus lig is) en sover vasgestel kon word, nie die slakke nadelig beïnvloed nie. Die nommers is die duidelikste gemaak (sien plaat 3, teenoor bl. 78) deur eers 'n ligte kol op die skulp te verf en dan met een of ander donker kleur die nommer daarop te verf. Vir die verfproses is die slakke uit die water gehaal, skoongeborsel en drooggeblaas met 'n lugstroom vir 15 minute. Daarna is die skulpe geverf, die verf drooggeblaas en die slakke teruggesit in die water na ongeveer 30 minute. Die verf het in sommige gevalle 'n jaar of langer op die lewende slakke se skulpe behoue gebly. Slegs in die geval van B. (B.) tropicus in poel VIII het 'n paar slakke se nommers afgegaan voordat die eksperimente voltooi is.

Om verwarring te voorkom is elke poel se slakke met 'n ander kleur geverf. Die nommering van die slakke het in November 1965 plaasgevind. Dit het die slaktellings en -wegings daarna aansienlik vergemaklik omdat die slakke nie meer met mekaar verwarr kon word nie. Dit het ook moontlik geword om die groeikoers van elke slak individueel oor die laaste deel van die eksperiment vas te stel.

'n Interessante aspek van die genommerde slakke se ontwikkeling was dat die groeikoers van die skulp waargeneem kon word. Die afstand tussen die verfkol en die peristoom het vergroot natare die slakke gegroeい het. Die nommers het soms so omgeskuif dat dit op die ou end ventraalwaarts i.p.v. dorsaalwaarts gewys het.

Die nommering van die slakke was natuurlik 'n voorvereiste vir die gedragstudies soos beskryf onder 2.11.

2.11 Gedrag ten opsigte van die substratum

Verskeie outeurs het al m.b.v. gedragstudies probeer om ekologiese voorkeure van slakke vas te stel. So het Bovbjerg (1965) die voedselvoordeurkeure van *Stagnicola reflexa* Say, Schiff (1966) die temperatuurvoordeurkeure van *B. (P.) globosus*, *Biomphalaria pfeifferi* (Krauss) en *L. natalensis*, en Van der Schalie en Getz (1963) die optima vir temperatuur, substraatvogtigheid uit die water en desikasie in die water met as proefobjekte enkele spesies van *Oncomelania* en *Pomatiopsis* Tryon, bepaal. Bovbjerg (1952) het *C. decisum* se reaksie op watervloeい in eksperimentele gedragstudies ondersoek. Sover bekend, is substraatvoordeurkeure van varswaterslakke slegs in die geval van *Oncomelania* (Ritchie, 1955, aangehaal uit Deschiens, 1956), uit 'n gedragsoogpunt ondersoek. Ongelukkig is die besonderhede van die tegniek wat gebruik is, onbekend.

In die huidige program is die gedragspatrone van *L. natalensis* en *B. (B.) tropicus* op drie maniere ondersoek. In die eerste plek is daar gepoog om vas te stel of die gedrag van die vyf groepe van elke spesie op die verskillende substrata in die riviermodelletjie enigsins van mekaar verskil. Met die oog hierop is hulle ononderbroke vir 'n periode van 24 uur onder waarneming gehou en is die uurlikse posisie van die slakke op die substratum of elders (bv. teen die wande van die poele, op plante of aan die wateroppervlak) aangeteken. Die resultate is grafies voorgestel as persentasievoorkoms van die slakke op die substratum of weg daarvandaan ten tye van elke opeenvolgende observasie. Hierdie waarnemings kon slegs gedoen word nadat die slakke genommer is en dus al redelik

groot was. Streng gesproke is die resultate in hierdie en die volgende eksperimente verkry dus nie noodwendig ook vir jong slakke geldig nie.

Meadows (1964 a, b en c) het verskeie aspekte van die substraatseleksie van Corophium volutator (Pallas) en Corophium arenarium Crawford (Amphipoda) ondersoek deur telkens 'n ewekansig-verspreide keuse van o.a. substraatpartikelgroottes aan die diere voor te lê. 'n Soortgelyke benadering is basies ook in die tweede gedeelte van die huidige ondersoek nagevolg. In die tweede reeks proewe is die slakke wat in die akwariums geteel is, voor 'n keuse van substrata gestel soos dit in die riviermodelletjie gebruik is. Die bodem van poel V (fig. 3) is met stroke saamgeperste houtvesel, 1/8-duim dik en een duim hoog, in ses ewe groot afskortings verdeel. Die vyf substrata van die r_c -eksperiment plus 'n sesde, wat 'n mengsel was van gelyke volumes sand en modder, is in die vakkies geplaas. Die substrata is aldus gelaat vir 'n maand sodat waterplante op die modder en modder-sandmengsel kon begin groei. Op die ander substrata het slegs 'n lagie perifiton gegroeи. Dertig genommerde eksemplare van 'n slaksoort is in die poel geplaas en gedurende een maand is hul posisies elke dag tussen 0900 en 1000 uur geneoteer. Die slakke kon op die verskillende substrata, die wande van die poel en die waterplante gevind word. 'n Rekord is ook gehou van waar hulle oral eiers gelê het. Slakke wat tydens die eksperiment gesterf het, is met ander vervang. Na elke vyf dae is die substrata in die vakkies ewekansig herrangskik met 'n minimum versteuring van

die plante en perifiton. Die aantal slakke wat op die gegewe tyd in elke posisie gevind is, is vir elke vyf dae bymekaar getel. Op hierdie manier is ses ewekansig-verspreide replikate van die basies vyfdaagse proef verkry. Die ewekansige omruilings was daarop gemik om die invloed van skaduwee en stroming deur die poel uit te skakel. Die gegewens is ontleed aan die hand van 'n statistiese metode vir ortogonale twee-rigting klassifikasies soos o.a. deur Pearce (1965) beskryf. Hiermee is vasgestel waar die slakke die meeste aangetref is en of daar betekenisvolle verskille tussen hulle aggregasies in die onderskeie posisies was.

'n Derde eksperiment is met albei spesies uitgevoer. Hierdie keer is net vier substrata gebruik, nl. modder, fynsand, gruis en klip. Die modder is by 100°C drooggebak en die groter substrata is eers deeglik gewas voordat dit gebruik is. Akwariums A, B en C se bodems is elk in 16 ewe groot vakkies onderverdeel d.m.v. $\frac{1}{16}'' \times 1''$ plastiekstroke (plaat 4 teenoor bl. 170). Die substrata is in vier ewekansig-verspreide replikate in die akwariums geplaas. Die akwariums is vir 'n paar dae so gelaat totdat 'n dun lagie perifiton, wat uiteindelik uniform oor al die substrata versprei was, gevorm het. Die uniforme lagie mikroflora is verkry deur die modder biologies net so steriel te maak as die ander substrata. Dertig genommerde eksemplare van L. natalensis is in akuarium A geplaas, 30 van B. (B.) tropicus in akuarium B en 20 van beide spesies in akuarium C. Nadat die slakke 'n dag in die akwariums deurgebring het, isuurlikse opnames van hul posisies vir 24 uur lank gemaak.

Daarna is die proef gestaak. Die resultate is op dieselfde manier ontleed as in die vorige eksperiment, maar daardie slakke wat nie op die substrata voorgekom het nie, is geïgnoreer. In hierdie proef is die tydsfaktor, wat in die vorige eksperiment 'n rol kon gespeel het, uitgeskakel. Deur die akwariums met glaswande te gebruik is die observasies vergemaklik en moontlike skaduwee-effekte uitgeskakel. Daar was geen waarneembare mikroflora op die glaswande van die akwariums nie.

Deur albei spesies in akarium C te plaas is gepoog om vas te stel of die teenwoordigheid van die een die gedrag van die ander beïnvloed. Die aantal slakke wat tussen twee opvolgende observasies van posisie verander het, is geneem as 'n rowwe maatstaf van die groep se aktiwiteit. Grafieke is opgestel om die aktiwiteit, uitgedruk as persentasie slakke wat telkens van posisie verander het, teen die tyd uit te sit.

Tydens die observasies is 'n spieëltjie met 'n lang steeltjie handig gevind om die slakke se nommers te lees sonder om hulle te steur, want baie keer is slakke in so 'n posisie gevind dat hul nommers na die kant of na onder gevrys het en dus nie direk gesien kon word nie.

Etlike probeerslae het aldrie die hierbo beskryfde eksperimente voorafgegaan en sommige proewe is 'n tweede en 'n derde keer herhaal. Die gegewens wat onder "resultate" bespreek is, is dus eintlik net verteenwoordigende uittreksels uit 'n hele aantal proewe.

3. RESULTATE

Daar is reeds (sien 2.0) 'n motivering verskaf vir die waarnemings wat nie direk met die slak-substraatverhouding gemoeid was nie. Hierdie breër belangstelling, nie net in die slakke nie, maar ook in die eienskappe van die riviermodelletjie is voortgesit in die besondere volgorde waarin die resultate aangebied is. Alvorens die substraateksperimente se resultate gegee is, is die agtergrond waarteen dit uitgevoer is, eers geskets in die vorm van waarnemings en gevolgtrekkings waartoe gekom is in die bestudering van die eksperimentele riviermodelletjie en sy eienskappe.

3.1 DIE RIVIERMODELLETJIE AS 'N GESKIKTE EKSPERIMENTELE HABITAT VIR O.A. L. NATALENSIS EN B. (B.) TROPICUS

3.11 Die ontwerp van die riviermodelletjie

3.111 Die riviermodelletjie in vergelyking met ander stelsels wat al gebruik is om varswaterslakte te huisves

Kunsmatige habitatte wat vir die huisvesting van varswaterslakte gebruik is, kan hoofsaaklik in twee groepe verdeel word, nl. dié wat buite laboratoriums geleë is en dié daarbinne. In beide gevalle is daar óf 'n standhoudende waterstroming deur die habitat óf die water is staties met gereelde totale wisselings. Die standhoudende waterstroming mag berus op 'n kontinue vernuwing, m.a.w. die water vloei deur die habi-

Verduideliking van tabel 12

Die pare alternatiewe metodes, soos deur verskeie outeurs gebruik vir die huisvesting van varswaterslakke is die volgende:

A1 = Binnenshuis

A2 = Buitenshuis

B1 = Staande water

B2 = Lopende water

C1 = Water vloeи weg

C2 = Water hersirkuleer

D1 = Geen bykomstige voedsel nie

D2 = Die natuurlike voedsel is aangevul

Die nommers van die spesies in tabel 12 is hieronder by die ooreenstemmende outeurs geplaas.

<u>Die outeurs</u>	<u>nommers van spesies</u>
Barlow (1950)	1
Cridland (1957)	2, 8, 10
McClelland (1964)	3
Schiff (1964b)	4
Prinsloo (1966)	7, 12
Lynch (1966)	13
De Kock en Hamilton-Attwell (Persoonlike mededeling)	5, 9
Prinsloo (Persoonlike mededeling)	6, 11
Stiglingh (Persoonlike mededeling)	6

tat en weg of dit mag teweeggebring word deur 'n hersirkulasiestelsel. In die geval van houers buite die laboratorium verskaf die alge onder invloed van sonlig gewoonlik voldoende voedsel en suurstof vir die slakke. Waar die kunsmatige habitatte egter binnenshuis geleë is, moet addisionele voedsel as 'n reël verskaf word. In tabel 12 verskyn 'n aantal outeurs se name met die spesies wat hulle bestudeer het, asook 'n ontleding van die huisvestingsmetodes wat hulle gebruik het.

TABEL 12 Verskillende metodes vir die huisvesting van enkele varswaterslakspesies

Enkele van die alternatiewe wat in tabel 12 gespesifieer is, kom baie ooreen met natuurlike toestande. Die riviermodelletjie is sodanig ontwerp dat hierdie eienskappe daarby geïnkorporeer is.

Ten eerste is dit in die buitelug geleë en blootgestel aan sonlig. 'n Goeie balans kan dus daar gestel word m.b.v. plantegroei in die sin van voedselverskaffing en suurstofvoorsiening aan die slakke. Verder kan 'n goeie versameling van mikro-organismes gehuisves word wat die afvalstowwe van die slakke onskadelik kan maak. In kort, 'n biologies gebalanserde habitat kan vir die varswaterslakke geskep word. Indien daar nie te veel slakke in aangehou word nie, kan so 'n habitat dus selfonderhoudend wees (sien 3.113).

Ten tweede is lopende water verkieslik bo staande water omdat die blote beweging daarvan sorg dat atmosferiese gasse vinniger in en uit die water diffundeer. Dit voorkom die vorming van moontlik nadelige mikrohabitatté, want stagnasie word uitgeskakel. Tydens eksperimente is dit veral belangrik dat uniforme toestande sover moontlik dwarsdeur die hele habitat heers.

Derdens, as daar nie te veel slakke in die stelsel gehou word nie, kan die water gehersirkuleer word, wat dan kontrole van die chemiese-fisiese toestand daarvan vergemaklik. In die riviermodelletjie is die water vir sewe dae gehersirkuleer en dan totaal hernu deur vars water te laat deurvloei. Dit is veral gedoen, soos reeds verduidelik, om die geleidingsvermoë van die water konstant te hou.

Vierdens is natuurlike voedsel in die vorm van alge verkieslik bo kunsmatige voedsel soos gekookte slaaiblare omdat lg. algou begin ontbind en verwijder moet word as dit nie alles opgevreet word nie. Daar is ook geen waarborg dat kuns-
matige voedsel dieselfde invloed op die groei van slakke het as natuurlike voedsel nie. In die praktyk was dit nooit nodig om die slakke in die riviermodelletjie van kunsmatige voedsel te voorsien nie.

3.112 Die vraag na skaduwee of sonlig

Onder 2.1 is reeds melding gemaak van die vivariumdak wat bestaan uit 'n geruite patroon van alternerende oop en bedekte vierkante. Die gevolglike skaduwee-patroon, wat die dak op die riviermodelletjie werp, verander geleidelik van posisie soos die sonlig die vivariumdak telkens uit 'n ander hoek bestraal tydens die loop van die dag. Hierdie toedrag van sake het genoeg sonlig vir die handhawing van 'n gesonde biologiese balans in die water verskaf en het ook skaduwee aan die slakke gebied indien hulle dit sou benodig.

Die juiste behoeftte wat varswaterslakke aan skaduwee het, is nie duidelik nie. Trouens, dit wil voorkom of daar in die literatuur 'n aansienlike meningsverskil bestaan oor hierdie aangeleentheid. Aan die een kant is daar auteurs

soos Van Someren (1946), Abdel-Malek (1956) en Deschiens (1956) wat aanvoer dat sonlig slegs 'n indirekte invloed op slakke uitoefen omdat dit plantegroei, wat voedsel en suurstof aan die slakke verskaf, aanmoedig. Boycott (1936) en Abdel-Malek (1956) rapporteer dat slakke afwesig is in water wat afgesny is van sonlig. Abdel-Malek (1956) verklaar dat die Planorbidae in die algemeen en die tussengashere van schistosomiase, sowel as hul eierpakkies, nie nadelig beïnvloed word deur direkte sonlig nie. Dit lyk selfs asof 'n paar spesies voorkeur gee aan sonlig. Pimentel en White (1959) teken aan dat A. glabratus meer in sonnige gedeeltes van 'n stroom voorkom as in dié gedeeltes met swaar skaduwees. Teesdale (1954) het L. natalensis caillaudi en B. (B.) tropicus slegs in sonlig aangetref terwyl hy B. (P.) africanus, B. (P.) globosus en B. pfeifferi in beide sonlig en ligte skaduwees gevind het.

Aan die ander kant verwys die WGO (1956) na bevolkings van Bulinus truncatus Adouin, B. (B.) tropicus, B.(P.) africanus en B. pfeifferi wat in permanente duisternis leef en voortplant in toegeboude kanale. In sulke gevalle word voedsel en suurstof deur die water ingebring van buite af. In aansluiting hierby het Teesdale (1954) L. natalensis slegs in lichte skaduwees aangetref. Die WGO (1956) verklaar ook dat die Planorbinae en Bulininae van Afrika skaduwees verkies bo sonlig. Hierdie stelling is nie versoenbaar met die hierbo genoemde bevindings van Teesdale (1954) aangaande skeie Bulininae en B. pfeifferi nie. Die gedagte dat sommige spesies in die natuur voorkeur gee aan skaduwee, word

enigsins gesteun deur die ontdekking van 'n negatiewe fototaksis in skerp laboratoriumlig by Bulinus contortus Michaud (Deschiens, 1956), Oncomelania nosophora Robson (Kwamoto, 1952, aangehaal uit Deschiens, 1956) en A. glabratus (Pimentel en White, 1959). In die geval van A. glabratusstryk dit egter nie met die slakke se voorkeur vir sonlig soos hierbo genoem nie, en Pimentel en White (1959) verwys self na die paradoks sonder om dit te probeer verklaar. Deschiens (1956) verduidelik dat die negatiewe fototaksis van B. contortus te wyte is aan die relatief geringe pigmentasie van die spesie.

Die hele kwessie van die invloed van sonlig of skaduwee op varswaterslakke word nog verder vertroebel as die bevindings van outeurs soos Boycott (1936), Teesdale (1954), Abdel-Malek (1956) en Pimentel en White (1959) krities beskou word. Dit lyk vir my of hierdie outeurs verwys na habitatte wat aan sonlig blootgestel is en nie na slakke nie. As 'n habitat in die sonlig is, is dit nog glad nie te sê dat die slakke in die habitatte ook blootgestel is nie, want waterplante en klippe in die water asook die kante van die habitat mag heel-wat skaduwee aan die slakke verskaf. Selfs as die water 'n hoë turbiditeit het sal slakke dieper af in die water meer skaduwee as dié aan die wateroppervlak geniet.

Hoewel die eksperimente in die riviermodelletjie nie daarop ingestel was nie, kon ek geen aanduiding van besondere voorkeure vir sonlig of skaduwee by L. natalensis of B. (B.) tropicus waarneem nie. Dit wil egter voorkom of beide spesies lig verkies bo absolute duisternis. Ek het nl. eier-pakkies van beide spesies in swartgeverfde plastiekdromme

geplaas (plaat 2, teenoor bl. 19) wat ingeskakel was by die watervoorsieningstelsel van die akwariums en wat dus genoegsame voedsel bevat het. Die eiers, asook die jong slakke het normaalweg ontwikkel, hoewel hul pigmentasie veel ligter was as slakke van dieselfde ouergroep wat in die lig ontwikkel het. Wanneer die geleentheid aan hulle gebied is, het die slakke egter baie gou padgegee uit die donker houers. 'n Interessante aspek van hierdie ondersoek was die teenoorgestelde reaksies van B. (B.) tropicus nog in die eierstadium nadat een groep eierpakkies in daglig en die ander in volkome duisternis ontwikkel het. Die groep wat in die lig ontwikkel het, het geen reaksie getoon as 'n skerp mikroskooplig aangeskakel is nie, maar het vir 'n oomblik die kenmerkende draaibewegings in die eiers gestaak as die lig afgeskakel is. Die groep wat in die donker ontwikkel het, het egter vir 'n oomblik opgehou roteer as die lig aangeskakel is, maar nie as dit afgeskakel is nie.

3.113 Die inhoudsmate van die riviermodelletjie

Die totale inhoudsmate van 'n eksperimentele stelsel bepaal die hoeveelheid slakke wat daarin gehou kan word. Chernin en Michelson (1957a en b, aangehaal uit Schiff 1964b), Wright (1960), Schiff (1964b) en Sturrock (1965) maak almal melding van die negatiewe effek wat 'n hoë slakdigtheid het op die groei van die slakke. Wright (1960) noem die moontlikeheid van 'n skadelike frerormoon wat kritiese konsentrasies

bereik in oorbevolkte akwariums. Schiff (1964 b) toon aan dat 'n digtheid van een slak per liter water die beste resultate lewer met B. (P.) globosus, hoewel hy slegs groter en nie kleiner digthede getoets het nie. Gemeet hieraan, sou daar meer as 1,000 slakke in die riviermodelletjie en akwariums gehuisves kan word. In die eksperimente van die huidige projek is egter nie meer as 600 slakke op 'n keer in die eksperimentele stelsel gehou nie.

3.114 Varswaterslakke en stroomsnelheid

Die invloed van stroomsnelheid op die habitatseleksie van varswaterslakke is redelik bekend. Klaarblyklik kom meeste varswaterslakke net in stadigvloeiende of staande water voor (sien bl. 2). In tabel 13 is 'n aantal spesies aangedui wat in staande en stadigvloeiende water gevind is.

TABEL 13 Slakke wat in stadigvloeiende of staande water aangetref is

<u>Nommer</u>	<u>Spesies</u>
1	<u>Biomphalaria pfeifferi</u>
2	<u>Biomphalaria sudanica tanganikana</u>
3	<u>Bulinus (Physopsis) africanus</u>
4	<u>Bulinus (Physopsis) globosus</u>
5	<u>Bulinus truncatus</u>
6	<u>Bulinus contortus Michaud</u>
7	<u>Bulinus (Bulinus) tropicus</u>
8	<u>Lymnaea natalensis</u>

9. Lymnaea natalensis caillaudi
10. Lymnaea caillaudi
11. Lymnaea truncatula
12. Lymnaea palustris Müller
13. Lymnaea stagnalis Linnaeus
14. Lymnaea peregra Müller

Outeurs

1. Teesdale (1954); Schutte en Frank (1964)
2. Cridland (1958)
3. Teesdale (1954); Schutte en Frank (1964)
4. Teesdale (1954)
5. Oliver en Buzo (1963)
6. Marill (1956)
7. Teesdale (1954); De Kock (1966b); Stiglingh (1966)
8. Oliff en King (1964; Van Eeden et al. (1964); De Kock (1966b); Stiglingh(1966)
9. Teesdale (1954)
10. Van Someren (1946)
11. Marill (1956)
12. Boycott (1936)
13. Boycott (1936)
14. Boycott (1936)

De Meillon et al. (1958) is van mening dat B. (P.) africurus en B. pfeifferi nie in stroomsnelhede hoër as 30 cm. per sek. voorkom nie. Frank (1964) verklaar dat water wat nie aan seisoensinvloede blootgestel is nie, die beste habitat toe-

stande vir B. (P.) africanus en B. pfeifferi skep. Hy verklaar ook dat hierdie twee spesies die beste geteel kan word in akwariums met staande water en dat die geringste versteuring van die water lei tot lae groeikoerse. In die lig van tabel 13, is hierdie stelling waarskynlik net van toepassing op besondere laboratoriumtoestande.

Volgens tabel 14 egter, is dit duidelik dat 'n aantal spesies selfs staande water bo lopende water verkies.

TABEL 14 Varswaterslakspesies wat staande bo lopende water verkies

<u>Nommer</u>	<u>Spesies</u>
1. <u>Bulinus (Physopsis) nasutus</u>	
2. <u>Bulinus forskali</u>	
3. <u>Lymnaea glabra Müller</u>	
4. <u>Australorbis glabratus</u>	
5. <u>Bulinus truncatus rohlfsi (Clessin)</u>	
6. <u>Lymnaea natalensis</u>	
7. <u>Lymnaea columella Say</u>	

- | | |
|---|--|
| 1. <u>Bulinus (Physopsis) nasutus</u> | |
| 2. <u>Bulinus forskali</u> | |
| 3. <u>Lymnaea glabra Müller</u> | |
| 4. <u>Australorbis glabratus</u> | |
| 5. <u>Bulinus truncatus rohlfsi (Clessin)</u> | |
| 6. <u>Lymnaea natalensis</u> | |
| 7. <u>Lymnaea columella Say</u> | |

	<u>Outeurs</u>
--	----------------

- | | |
|---|--|
| 1. Teesdale (1954) | |
| 2. Teesdale (1954) | |
| 3. Boycott (1936) | |
| 4. Pimentel en White (1959) | |
| 5. McCullough (1962) | |
| 6. Van Eeden et al. (1964); De Kock (1966b) | |
| 7. De Kock (1966b) | |



Plaat 3. Lymnaea natalensis in die klater-stroom.

Die feit dat L. natalensis voorkeur gee aan staande water (tabel 14) beteken geensins dat hierdie spesie nie bestand is teen hoër stroomsnelhede nie. Tydens die eksperimente in die riviermodelletjie is dit verskeie kere gesien dat L. natalensis in staat is om stroom-op te migreer in die klaterstroom deur op die substratum langs te beweeg (plaat 3).

Uit tabelle 13 en 14 is dit duidelik dat die klem behoort te val op stadigvloeiende tot staande water in 'n eksperimentele stelsel. Boycott (1936) voer egter aan dat lopende water verkieslik is bo staande water in natuurlike habitatte omdat staande water gouer besoedel kan raak, wat weer kan lei tot lae suurstofkonsentrasies. Uit die oogpunt van biologiese balans gesien behoort die water in die riviermodelletjie dus so vinnig as moontlik te vloei. Dit is egter buite die perke van verdraagsaamheid van meeste varswaterslakte. 'n Kompromis is dus getref waarvolgens die vinnigste stroomsektor (die klaterstroom) min of meer ooreenstem met De Meillon et al. (1958) se syfer van 30 cm. per sekonde, terwyl daar nog redelik stroming in die stadiger sektors en die poele was.

Klaarblyklik is sommige spesies meer bestand teen waterstroming as ander. Die relatiewe stroombestandheid, soos deur verskeie outeurs aangegee, is uiteengesit in tabel 15.

TABEL 15 Die relatiewe stroombestandheid van verskeie varswaterslakspesies

<u>Reeks</u>	<u>Spesies</u>
1.	<u>Neritina nilotica</u> > <u>Bulinus (Physopsis) africanus</u> > <u>Bulinus truncatus</u> > <u>Biomphalaria pfeifferi</u> > <u>Biomphalaria boissyi</u> Potiez en Michaud ¹
2.	<u>Bulinus (Bulinus) Müller</u> > <u>Bulinus (Physopsis)</u> Krauss en <u>Biomphalaria</u>
3.	<u>Bulinus (Physopsis) africanus</u> > <u>Biomphalaria pfeifferi</u>
4.	<u>Bulinus (Bulinus) tropicus</u> > <u>Bulinus (Physopsis) africanus</u>
5.	<u>Lymnaea truncatula</u> > <u>Lymnaea natalensis</u>

Outeurs

Genommer volgens die aangehaalde reekse

1. WGO (1956)
2. Abdel-Malek (1956)
3. Schutte en Frank (1964)
4. De Kock (1966b)
5. De Kock (1966b)

Op hierdie stadium kan die gegewens van tabel 15 aangevul word deur die volgende reeks:

6. Lymnaea natalensis > Bulinus (Bulinus) tropicus

1 Biomphalaria alexandrina alexandrina (Ehrenberg)
volgens Mandahl-Barth (1957a)

Dit het nl. duidelik tydens die eksperimente in die riviermodelletjie geblyk dat:

1. B. (B.) tropicus nie in die hoër stroomsnelhede kon beweeg waar L. natalensis dikwels gevind is nie.
2. B. (B.) tropicus minder geneig was om uit die poele in die stroom in te beweeg soos L. natalensis gedoen het (bl. 179).

Uit reekse 3 - 6 kan 'n redelik volledige stel relatiewe stroombestandhede afgelees word.

3.115 Die diepte van die water in die riviermodelletjie

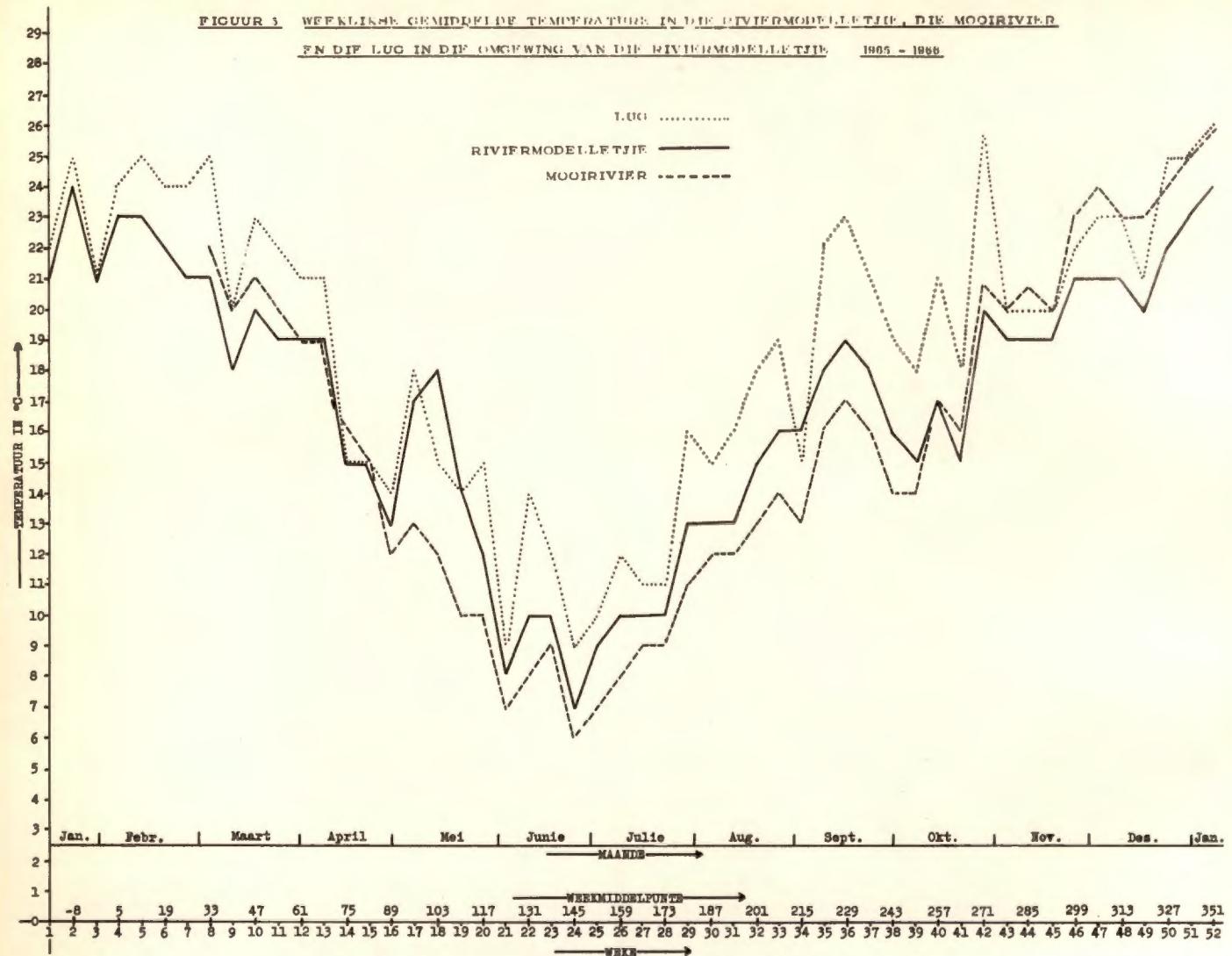
Dit is wel bekend dat varswaterslakke baie in vlak water aangetref word, maar die optimum waterdieptes (as daar so iets is) vir varswaterslakke is, na my wete, nog glad nie ondersoek nie. In veldopnames en eksperimente is die klem meer laat val op die maksimum diepte waarop die slakke aangevind is. In tabel 16 is 'n samevatting van inligting aangewende die dieptes waarop verskeie spesies al aangetref is.

TABEL 16 Dieptes waarop enkele varswaterslakspesies aangetref is

Spesie	Diepte in cm.	Outeur
<u>Bulinus (Bulinus) tropicus</u>		
<u>Lymnaea natalensis</u>	8 - 76	Stinglingh (1966)
<u>Physa acuta</u>		
<u>Bulinus forskali</u>		
<u>Australorbis glabratus</u>	122	Pimentel en White (1959)
<u>Bulinus (Physopsis) nasutus</u>		
<u>Lymnaea natalensis cailtaudi</u>	15 - 30	Cridland (1957)
<u>Bulinus forskali</u>		
Suid-Afrikaanse bilharziasevektore	selde dieper as 200	WGO (1956)
<u>Bulinus truncatus</u>	by 1,000 cm. eksperimenteel	WGO (1956)
<u>Australorbis Pilsbry</u>		
<u>Bulinus (Physopsis) africanus</u>	gee voorkeur aan vlak water	Frank (1964)
<u>Biomphalaria pfeifferi</u>		

Uit bostaande tabel wil dit voorkom of sommige varswaterslakte nie huis geaffekteer word deur faktore soos verhoogde druk in dieper water nie. (In 10 m. water sou die druk op 'n slak ongeveer 2 atmosfere wees). Die verskynsel dat varswaterslakte meestal in vlak water of in die boonste lae van diep water voorkom kan waarskynlik toegeskryf word aan die groter beskikbaarheid van lewensmiddele aldaar. (Deschiens, 1956). Dit mag ook wees dat die boonste lae gunstiger tem-

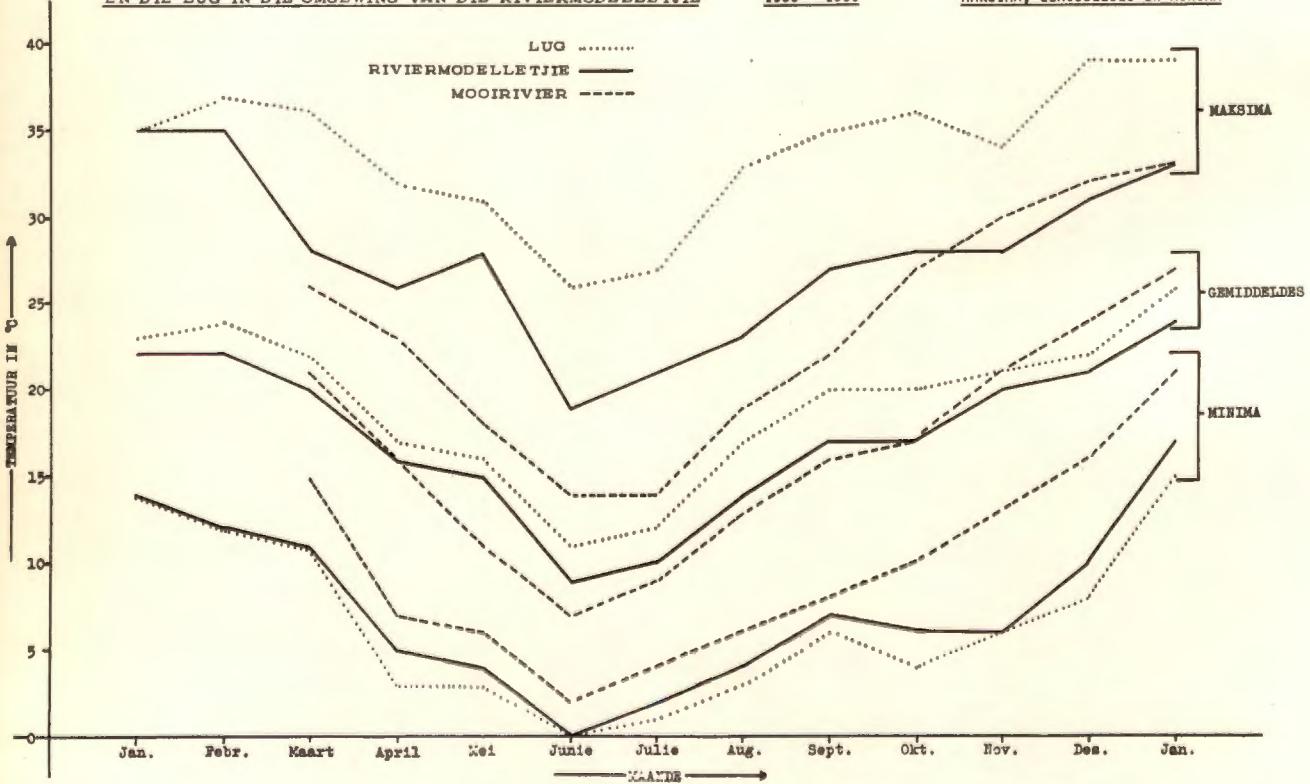
FIGUUR 3 WEEKLIKSE GEMIDDELDE TEMPERATUUR IN DIE RIVIERMODELLETJIE, DIE MOORIVIER EN DIE LUG IN DIE OMGEWING VAN DIE RIVIERMODELLETJIE 1965 - 1966



FIGUUR 4 MAANDELIKSE TEMPERATUUR IN DIE RIVIERMODELLETJIE, DIE MOORIVIER

EN DIE LUG IN DIE OMGEWING VAN DIE RIVIERMODELLETJIE 1965 - 1966

MAKSIMA, GEMIDDELDES EN MINIMA



perature bied (Schiff, 1966).

Die minimumwaterdiepte waarin slakke kan leef, is nie bekend nie. Eksel het gesien dat L. natalensis normaalweg leef en voortplant in stadigvloeiende water slegs 2 tot 3 mm. diep. Trouens, as die verskynsel van anhidrobiose in ag geneem word (bl. 146), raak die vraagstuk van minimumwaterdieptes deels onprakties en moet daar ook ondersoek ingestel word na die voggehalte van die slak se omgewing.

Uit die voorafgaande kan die gevolgtrekking gemaak word dat die waterdieptes as sulks in die riviermodelletjie, volgens die huidige kennis, geen nadelige invloed op L. natalensis en B. (B.) tropicus kon gehad het nie en dat dit waarskynlik ook geskik is vir 'n aantal ander varswaterslakspesies.

3.12 Die temperatuur in die riviermodelletjie

Die gemiddelde weeklikse temperatuur in die lug, riviermodelletjie en die Mooirivier gedurende die eksperimentele periode 1965-1966, is in figuur 5 volgens die numeriese kalender teen die tyd uitgesit. Die oorspronklike waardes is saamgevat in tabel b4 van die bylae. Uit figuur 5 blyk dit dat die gemiddelde weeklikse temperatuur van die water in die riviermodelletjie deurgaans vanaf week 19 tot 40, d.w.s. Mei tot Oktober, intermediêr tussen die waardes van die lug en die Mooirivier was. Gedurende die res van die tyd was dit laer as die ander twee waardes behalwe vir week 18 toe dit die hoogste van die drie was. Die riviermodelletjie was dus oor die algemeen koeler in die somer en warmer in die

winter as die Mooirivier. Behalwe vir week 18, was die riviermodelletjie deurgaans koeler as die lug.

Die hoogste en laagste gemiddeldes en die span daar tussen van die drie temperature is in tabel 17 aangegee.

TABEL 17 Hoogste en laagste gemiddelde weeklikse temperatuur in die lug, die riviermodelletjie en die Mooirivier

	Hoogste	Laagste	Span
Lug	26° C	9° C	17°
Riviermodelletjie	24° C	7° C	17°
Mooirivier	26° C	6° C	20°

In terme van gemiddelde weeklikse waardes het die temperatuur in die riviermodelletjie dus minder tussen die laagste en hoogste waardes vir die jaar gewissel as in die Mooirivier. Die span tussen die twee uiterstes was dieselfde in die lug en die riviermodelletjie, maar die lug se hoogste en laagste waardes was albei 2° C hoër as dié van die riviermodelletjie.

Ter beoordeling van die gesiktheid van die riviermodelletjie se temperatuur vir varswaterslakke in die algemeen, en vir L. natalensis en B. (B.) tropicus in die besonder, is die optimumtemperature van 'n paar spesies in tabel 18 weergegee.

TABEL 18 Die optimumtemperatuur van 'n paar varswaterslakspesies

Nommer	Spesie	Optimumtemperatuur in °C	Gemiddeldes in °C	Verskil tussen hoogste en laagste optimumwaardes in °C
1	<u>Bulinus truncatus</u>	18-28	23	10
2	<u>Australorbis glabratus</u>	18-28	23	10
3	Bilharziasevektore	22-26	24	4
4	<u>Biomphalaria pfeifferi</u>	27-33	30	6
5	<u>Bulinus (Physopsis) globosus</u>	25	25	0
6	<u>Oncomelania</u>	21-25	23	4
7	<u>Pomatiopsis Tryon</u>	21-25	23	4
8	<u>Lymnaea natalensis</u>	18	18	0
9	<u>Bulinus (Bulinus) tropicus</u>	21	21	0

Outeurs	Nommers van spesies
Gordon et al. (1936, aangehaal uit Abdel-Malek, 1956)	4
Deschiens (1956)	3
WGO (1956)	1 en 2
Van der Schalie en Getz (1963)	6 en 7
Schiff (1964a)	5
Prinsloo (1966)	8 en 9

Dit is enigsins moeilik om die begrip optimumtemperatuur te definieer want 'n temperatuur wat optimaal is vir volgehoue eierproduksie by varswaterslakke mag verskil van die optimum-

temperatuur vir kortstondige eierproduksie of dié vir maksimum lewensduur (Prinsloo, 1966). Die probleem kan myns insiens opgelos word deur optimumtemperatuur te definieer as daardie temperatuur waarby 'n maksimale waarde vir r_c verkry word. 'n Gunstige temperatuur sou dan wees waar

$$0 < r_c < r_{cmaks}.$$

As $r_c = 0$, kan die temperatuur beskryf word as "leefbaar" m.a.w. by daardie temperatuur kan die besondere spesie leef en voortplant, maar nie vermeerder in getalle nie (geboortesyfer = dodesyfer). Ongunstige temperature sou dan wees waar $r_c < 0$ vir 'n spesie.

As hierdie definisies aanvaar word, bly daar nog die probleem van die verskillende invloede van wissellende en konstante temperature oor. In tabel 18 is slegs in drie gevalle (items 5, 8 en 9) 'n enkele optimumtemperatuur aangegee en in aldrie gevalle is die resultate verkry uit eksperimente met konstante temperature. In al die ander gevalle is daar 'n optimumtemperatuurspan aangegee wat 'n temperatuurwisseling impliseer. Dit is nl. onwaarskynlik dat bv. B. truncatus se r_c -waarde maksimaal is by 18°C sowel as by 28°C (item 1, tabel 18). Hierdie onsekerheid sou slegs opgeklaar kon word as 'n spesie met 'n bekende konstante optimumtemperatuur onderwerp word aan temperatuurskommelinge wat sentreer om daardie optimum. Laat dit dan voorlopig aanvaar word dat die optimumtemperature van die spesies in tabel 18 die gemiddeldes is van die spanne wat aangegee is. In daardie geval was die riviermodelletjie se gemiddelde weeklikse temperature heelwat laer as die meerderheid van optimumtemperature soos in tabel

18 aangegee. Die enigste uitsondering is die optimumtemperatuur van L. natalensis (item 9, tabel 18) wat 18°C is. Die weeklikse gemiddelde temperatuur van die riviermodelletjie het rondom 18°C gevarieer want vir 25 weke was dit hoër as 18°C en vir die res van die tyd laer as 18°C . 'n Ander faktor wat die riviermodelletjie se temperature in 'n ongunstige lig plaas vergeleke met verskeie spesies se optimumtemperature is die feit dat die verskil of span tussen die hoogste en laagste weeklikse gemiddelde temperature (tabel 17) heelwat groter is as die optimumspanne soos aangegee in tabel 18.

Die riviermodelletjie se temperature is enigsins meer aanvaarbaar as dit met die gunstige temperatuurgrense van 'n aantal spesies vergelyk word. In tabel 19 verskyn 'n aantal spesies se gunstige temperatuurgrense. Daaronder ingesluit is temperatuur-opnames in natuurlike habitatte. Aangesien dit nie bekend is of die temperature in die habitatte optimaal was nie, is dit veiliger om dit as gunstig te beskou, ingenemende die betekenis van "gunstig" in terme van r_c .

TABEL 19 Gunstige temperature van sekere varswaterslakspesies

Nommer	Spesie	Gunstige temperatuur in °C	Span in °C
1	<u>Bulinus truncatus</u>	18 - 28	10
2	<u>Australorbis glabratus</u>	18 - 30	12
3	<u>Australorbis glabratus</u>	10 - 33	23
4	<u>Bulinus</u>	11.4 - 29.6	18
5	<u>Biomphalaria</u>	11.4 - 29.6	18
6	Bilharziasevektore	18 - 32	14

Outeurs	Nommers van spesies
Brumpt (1941, aangehaal uit Pimentel en White, 1959)	3
Hoffman en Zakhary (1954, aangehaal uit Abdel-Malek, 1956)	4 en 5
Deschiens (1956)	6
WGO (1956)	1 en 2

Hoewel die weeklikse gemiddelde temperatuur van die riviermodelletjie (figuur 5) oor die algemeen laer was as die gunstige temperatuur aangegee in tabel 19 kom die span tussen die hoogste en laagste gemiddelde temperatuur van die riviermodelletjie meer ooreen met die gunstige temperatuurspanne (tabel 19) as met die optimumtemperatuurspanne (tabel 18). Al sou die riviermodelletjie se gemiddelde temperatuur met 'n

faktor verhoog word (wat prakties wel moontlik is) om te sentreer om die optimumtemperatuur van een of ander spesie, sal die temperatuur waarskynlik nog sodanig skommel dat dit slegs as gunstig beskryf kan word.

Wat L. natalensis en B. (B.) tropicus aanbetrif, is dit bekend dat beide spesies in die Mooirivier voorkom (De Kock, 1966b) en dat die temperature daarin nie veel verskil het van dié in die riviermodelletjie nie (fig.5; tabel 17). Die Mooirivier se hoogste gemiddelde temperatuur (26°C) was twee grade hoër as dié van die riviermodelletjie, maar die laagste gemiddelde weeklikse temperatuur (6°C) was weer een graad laer as vir die riviermodelletjie, terwyl die span tussen die hoogste en laagste waardes vir die Mooirivier (20°) weer groter was as vir die riviermodelletjie (17°). Die riviermodelletjie het dus wat temperatuur aanbetrif, ongeveer dieselfde toestande as die Mooirivier vir L. natalensis en B. (B.) tropicus daargestel. Op grond van die optimumtemperatuur van hierdie twee spesies (tabel 18) sou dit dus voorspel kon word dat toestande in die riviermodelletjie en die Mooirivier minder gunstig vir B. (B.) tropicus as vir L. natalensis was.

Tot dusver is net verwys na die weeklikse gemiddelde temperatuur, maar die gemiddelde maandelikse temperature moet ook inaggeneem word. Laasgenoemde is in figuur 6 grafies voorgestel op grond van die oorspronklike waardes soos aangegee in tabel b5 in die bylae. In tabel 20 is die hoogste en laagste gemiddelde maandelikse temperature in die lug, riviermodelletjie en Mooirivier opgesom.

TABEL 20 Hoogste en laagste gemiddelde maandelikse temperature in die lug, die riviermodelletjie en die Mooirivier

	Hoogste	Laagste	Span
Lug	26°C	11°C	15°
Riviermodelletjie	24°C	9°C	15°
Mooirivier	27°C	7°C	20°

Uit 'n vergelyking van tabelle 17 en 20 is dit duidelik dat die maandelikse gemiddeldes die riviermodelletjie in 'n gunstiger lig stel as wat die geval is met die weeklikse gemiddeldes. Die hoogste waardes was in albei gevalle 24°C, maar die laagste waarde was in maandelikse terme 9°C en in weeklikse terme 7°C. Die span is ook ooreenkomstiglik gereduseer na 15 grade. Ook die Mooirivier se waardes kom gunstiger voor wanneer in terme van maande gereken is. Hoewel die span dieselfde was, was die hoogste en laagste maandelikse gemiddeldes 1°C hoër as die ooreenstemmende weeklikse waardes. Dit is egter opvallend dat die verskil tussen tabelle 17 en 20 identies is vir die lug en die riviermodelletjie se temperature. Vir albei was die laagste waarde in terme van maande twee grade hoër as in terme van weke. Dit kan beteken dat die temperatuur van die riviermodelletjie inherent meer ooreengestem met lugtemperatuur as met die Mooirivier se temperature.

Uit bostaande is dit duidelik dat dit foutief is om net te praat van gemiddelde temperature; die tydseenheid moet

gespesifieer word. Selfs dan is dit nog nie duidelik watter besondere tydseenheid die geskikste is om te gebruik in die vasstelling van die gemiddelde omgewingstemperature van vars-waterslakte nie.

'n Ander aspek van temperatuur in natuurlike slakhabitatte is die maksimum- en minimumtemperature wat deur die slakte verduur moet word. Die maksima en minima kan onderskei word van hoogste en laagste gemiddeldes in dié sin dat dit net op enkele kortstondige uiterstes betrekking het. Tabel b5 (in die bylae) en figuur 6 bevat die ooreenstemmende maandelikse waardes vir die lug, die riviermodelletjie en die Mooirivier. Oor die tydperk van die eksperimentele jaar was die hoogste maksima en laagste minima soos uiteengesit in tabel 21.

TABEL 21 Uiterste temperature in die lug, die riviermodelletjie en die Mooirivier

	Hoogste maksimum	Laagste minimum	Span
Atmosfeer	39°C	0°C	39°
Riviermodelletjie	35°C	0°C	35°
Mooirivier	33°C	2°C	31°

Volgens Hoffman en Zakhary (1954, aangehaal uit Abdel-Malek, 1956) is die daaglikse temperatuurfluktuasies in habitatte van Bulinus en Biomphalaria minder in die winter as in die somer. Dieselfde neigings is ook deur die temperature van die riviermodelletjie en die Mooirivier geopenbaar soos gesien

kan word in tabelle b4 en b5 in die bylae, asook in figuur 6. Bogenoemde outeurs het ook bevind dat temperatuurfluktusies in die habitatte minder is as in die lug. Dieselfde is gevind in die geval van die Mooirivier en in 'n mindere mate, van die riviermodelletjie (figuur 6). Volgens tabel b4 in die bylae, het die grootste verskille tussen weeklikse maksima en minima van die riviermodelletjie in die lente en herfs voorgekom en veral in Oktober en Mei. In terme van verdraagsaamheid t.o.v. fluktusies sou hierdie tye van die jaar moontlik krities kan wees vir sommige varswaterslakspesies.

Uiterste temperature wat al in natuurlike habitatte gemitte is, sluit onder andere in 'n span van 27 grade tussen 8°C en 35°C vir B. (P.) africanus en B. pfeifferi (De Meillon et al, 1958). Ayad (1956, aangehaal uit Abdel-Malek, 1956) het temperature onder vriespunt aangeteken in habitatte van Bulinus (Bulinus) Müller spp. en Biomphalaria spp. Dit moet ook genoem word dat B. (P.) africanus aangetref is in die Mooirivier (De Kock, 1966b) waarin die temperatuur soms so laag as 2°C daal (tabel 21). In die lig van bestaande gegewens was die uiterste temperatuur van die riviermodelletjie redelik na aan die natuurlike toestande.

'n Ander sy van die saak is die duur van die uiterste temperatuur. Sowel Brumpt (1941, aangehaal uit Pimentel en White, 1959) as Van der Schalie en Getz(1963) het daarop gewys dat minstens sommige spesies (A. glabratus, asook Oncomelania en Pomatiopsis spp. onderskeidelik) vir kort rukkies by baie lae en baie hoë temperatuure kan leef. In die riviermodelletjie het die maksimumtemperatuur nooit vir langer

as 15 minute, en die minimumtemperatuur nooit vir langer as 30 minute, aangehou nie. In die Mooirivier het die uiterste temperatuur soms langer geduur.

'n Nadere ondersoek is ingestel na die verskynsel van temperatuurfluktuasies tussen maksima en minima in die lug, riviermodelletjie en Mooirivier. In tabel 22 is die ontleding gegee van fluktuasies tussen uiterste waardes wat voorgekom het per dag, per week en per maand.

TABEL 22 Gemiddelde daagliks, weeklikse en maandeliks fluktuasies in temperatuur van die lug, die riviermodelletjie en die Mooirivier

Gemiddelde fluktuasies		Lug	Rivier-modelletjie	Mooirivier
Binne 24-uur periodes tussen maksima en minima	\bar{x}_f	16.15	10.56	7.01
Binne 7-dag periodes tussen maksima en minima	\bar{x}_f	22.38	15.58	10.30
Binne maandeliks periodes tussen maksima en minima	\bar{x}_f	27.50	20.25	10.91

Met verwysing na \bar{x}_f (die gemiddelde fluktuasie) is die intermediêre posisie van die riviermodelletjie tussen die lug en die Mooirivier duidelik, ongeag die tydseenheid wat gebruik is in die ontleding. In hierdie veralgemening is daar egter 'n teenstrydigheid want die daagliks en weeklikse \bar{x}_f -waardes van die riviermodelletjie was nader aan dié van die Mooirivier, terwyl die maandeliks \bar{x}_f vir die riviermodelletjie

weer nader aan dié van die lug was. Soos reeds gemeld vir die gemiddelde temperature, sou die tydseenheid wat gebruik is om die temperatuur te meet 'n kardinale rol speel in die interpretasie van die resultate. Die daaglikse fluktuasie in die riviermodelletjie was bv. net 3.5° meer as dié van die Mooirivier. In terme van weke was die verskil egter 5.3° en in terme van maande amper 10° . Die temperatuur in die riviermodelletjie het gemiddeld meer gefluktueer as in die Mooirivier en het dus waarskynlik groter eise gestel aan L. natalensis en B. (B.) tropicus as wat die geval in hul natuurlike omgewings is.

Die belangrikheid van die volledige spesifikasie van temperatuurmetings gaan egter nog verder want dit sou onwys wees om vergelykings te tref selfs al word dieselfde tydseenheid gebruik. De Meillon et al (1958) het bv. daaglikse fluktuasies van oor die 10°C in habitatte van B. (P.) africanus en B. pfeifferi aangetref; dit vergelyk goed met die 10.56 grade in die riviermodelletjie, maar dit volg nie noodwendig dat die riviermodelletjie ooreenstem met daardie habitatte nie, want dan sou aanvaar word dat die natuurlike habitatte weeklikse en maandelikse fluktuasies het wat ooreenstem met dié van die riviermodelletjie. Meer as een tydseenheid behoort dus gebruik te word as temperatuurfluktuasies ontleed en vergelyk wil word. Selfs in daardie geval is dit egter nog nie duidelik welke tydseenheid die meeste gewig behoort te dra nie.

TABEL 23

FISIES-CHEMIESE ONTLEDINGS VAN DIE WATER

	Ontleding	Maart	April	Mei	Junie
					Riviermodelletjie
1	Tyd van monsterneming	0800	0730	0800	0800
2	Temperatuur in °C	16	11	11	6
3	pH	8.6	8.9	8.7	8.8
4	Geleidingsvermoë in μ mhos.	350	325	360	400
5	O.S. (opgeloste suurstof)	6.9	6.3	5.8	5.4
6	% Versadiging met O.S.	64	56	52	44
7	B.S.A. (5 dae, 20°C)	1.3	1.1	0.9	0.8
8	G.A.S (4-uurliks, S.A.B.S.)	6.0	4.0	2.4	0.8
9	Totale hardheid as CaCO_3	260	265	400	480
10	Ca-hardheid as CaCO_3	160	145	280	360
11	Mg-hardheid as CaCO_3	100	120	120	120
12	Karbonaatalkaliniteit as CaCO_3	16.0	7.1	13.5	9.8
13	Bikarbonaatalkaliniteit as CaCO_3	224.0	262.6	229.5	284.2
14	Natrium as Na^+	6.4	6.6	7.3	7.0
15	Kalium as K^+	1.0	1.1	1.3	1.2
16	Kalsium as Ca^{2+}	64.0	58.0	112.0	144.0
17	Magnesium as Mg^{2+}	24.3	29.2	29.2	29.2
18	Chloor as Cl^-	8.0	20.0	18.0	20.0
19	Siliika as SiO_2	0.02	0.06	1.20	1.20
20	Sultaat as SO_4^{2-}	84	40	50	45
21	Fosfaat as PO_4^{3-}	spore	spore	spore	0.04
22	Nitraat as N	spore	spore	0.18	0.06
23	Nitriet as N	spore	spore	0.001	0.003

Alle konsentrasies in d.p.m.

Julie	Aug.	Nov.	Des.	Mooirivier	Oorsprongs-
				Des.	habitat
0900	0800	0830	0900	0800	0730
8	14	20	21	19	18
8.5	8.5	9.0	8.9	8.6	8.8
380	350	325	325	360	190
5.7	6.1	7.4	7.6	8.8	7.3
46	58	80	84	94	77
1.0	1.2	1.4	1.5	1.9	2.1
0.4	0.2	0.1	2.2	4.3	5.4
460	336	234	344	317	305
367	240	222	277	285	246
93	96	62	67	32	59
8.1	50.0	52.8	96.0	72.0	72.0
262.1	200.0	129.6	124.0	168.0	168.0
6.9	6.8	7.1	7.0	10.0	8.0
1.0	1.1	1.2	1.3	1.0	1.6
146.8	96.0	88.7	110.9	114.0	98.2
22.6	23.3	15.1	16.4	7.7	14.4
18.0	28.0	10.0	4.0	2.0	2.0
1.10	0.44	1.40	1.12	1.70	1.08
45	24	40	54	30	41
0.04	0.01	spore	0.04	0.04	0.08
0.06	0.06	0.30	0.32	0.84	0.40
0.001	spore	spore	spore	spore	spore

TABEL 24

VIER-EN-TWINTIG-UUR STUDIE VAN ENKELE FISIES-CHEMIESE FAK-

TORE IN DIE RIVIERMODELLETJIE, DESEMBER 1965

Uur	Temp. in °C	pH	Geleidings- vermoë	O.S.	O.S. %V.	B.S.A.
0600	12.0	9.3	310	7.5	69	2.0
0700	12.2	9.2	310	7.0	65	1.8
0800	13.0	8.8	300	7.2	67	1.8
0900	14.8	8.7	310	6.8	69	1.5
1000	16.8	8.7	320	6.8	70	2.0
1100	18.8	8.7	330	6.5	70	1.6
1200	20.0	8.8	320	6.4	70	1.4
1300	21.0	8.8	320	6.3	70	1.6
1400	21.5	8.7	310	6.1	68	2.1
1500	22.0	8.8	320	5.9	67	1.2
1600	22.0	8.8	310	6.0	68	2.1
1700	22.5	8.9	310	6.0	69	1.3
1800	21.8	9.1	310	5.9	67	1.4
1900	21.0	8.9	310	5.8	64	1.1
2000	20.0	8.8	310	5.8	63	1.9
2100	19.0	8.7	310	5.8	62	1.3
2200	18.5	8.6	320	5.8	62	1.3
2300	17.5	8.4	320	5.7	58	0.9
2400	17.0	8.5	310	5.8	58	1.1
0100	16.5	8.6	310	6.0	60	1.8
0200	15.8	8.5	310	5.9	59	0.8
0300	15.0	8.7	310	6.1	59	1.4
0400	14.3	8.8	310	6.2	59	1.1
0500	13.5	8.9	320	6.3	58	1.7

3.13 Waterstofioonkonsentrasie (pH)

Volgens tabel 23 (item 3) het die pH van die water in die riviermodelletjie gewissel tussen 8.5 en 9.0. Tabel 23 gee egter net 'n algemene aanduiding van die pH want uit tabel 24 (kolom 3) kan gesien word dat die daaglikse pH-waardes kan fluktueer tussen 8.3 en 9.4. Daarenteen is die pH waardes van tabel 23 net dié by tye van monsterneming. Abdel-Malek (1956) maak melding van 'n soortgelyke daaglikse fluktuasie in pH en op grond daarvan en die feit dat pH op 'n verskeidenheid van faktore soos alkaliereserve, soutgehalte, vry koolsuurgas en organiese inhoud (Van Someren, 1946) berus, spreek hy die opinie uit dat pH nie 'n betroubare toets is vir die gesiktheid van 'n habitat vir varswaterslakke nie. Boycott (1936) verklaar dat pH nie 'n belangrike rol speel in die verspreiding van varswatermollusca in Engeland nie.

Die daaglikse fluktuasie in pH en die afhanklikheid daarvan van ander eienskappe in die water maak dit egter, na my mening, nie 'n onbelangrike habitateienskap nie. As 'n maatstaf van die intensiteit van die alkaliniteit of suurheid van die water is die realiteit van pH nie weg te redeneer nie. Dit is egter so dat by gebrek aan volledige, en dus in die totaal akkurate pH-metings, enige vergelykings tussen waardes nie veel werd is nie. Vir 'n enigsins akkurate vergelyking tussen die pH-waardes van habitatte moet 24-uur opnames gebruik word en nie net enkele waardes wat een keer per dag, week of maand gemaak is nie. Dieselfde voorwaardes geld ook vir O.S., persentasieversadiging met suurstof en B.S.A.

Die pH-waarde van die riviermodelletjie-water was van dieselfde orde as in die Mooirivier en die oorsprongshabitat. In Desember 1965 was die riviermodelletjie se pH 8.9, dié van die Mooirivier 8.6 en dié van die oorsprongshabitat 8.8. De Kock (1966b) het pH-waardes van 7.8 tot 9.0 in die Mooirivier gemeet.

Die algemene indruk word verkry dat varswaterslakke voorkom in 'n pH wat wissel van effens suur deur neutraal tot alkalies soos aangedui in tabel 25.

TABEL 25 Waterstofioonkonsentrasies (pH) gemeet in die habitatte van enkele varswaterslakspesies

Nommer	Spesies	pH
1	<u>Lymnaea caillaudi</u>	6.0 - 9.5
2	<u>Lymnaea natalensis</u>	7.2 - 8.0
3	<u>Lymnaea obrussa</u> Say	6.6 - 8.6
4	<u>Australorbis glabratus</u>	6.5 - 9.0
5	<u>Bulinus (Physopsis) africanus</u>	7.0 - 8.2
6	<u>Biomphalaria pfeifferi</u>	7.0 - 8.2
7	<u>Bulinus contortus</u>	Eksperimenteel geteel by pH 4-10
8	<u>Bulinus strigosus</u> ¹	
9	<u>Australorbis glabratus</u>	
10	<u>Biomphalaria adowensis Bourguignat</u>	
11	Planorbidae spp	4 - 9
12	<u>Bulinus (Physopsis) globosus</u>	6.3 - 8.5

1 = Bulinus (Bulinus) truncatus rohlfsi (Clessin) volgens Mandahl-Barth (1957b).

Outeurs	Nommer van spesies
Mozley (1944, aangehaal uit Van Someren, 1946)	12
Van Someren (1946)	1
Dexter (1950)	3
De Andrade (1954, aangehaal uit Abdel-Malek, 1956)	11
Deschiens (1956)	7,8,9 en 10
De Meillon et al. (1958)	5 en 6
Pimentel en White (1959)	4
Oliff en King (1964)	2

Die riviermodelletjie se pH het nie so laag gedaal soos die laagste pH-waardes wat hierbo aangegee is nie, maar het wel hoër gestyg as die hoogste waardes in tabel 25. Die riviermodelletjie was dus oor die algemeen meer alkalies as die genoemde habitatte, wat waarskynlik nie 'n diskwalifikasie is nie.

Daar is nog een aspek van die riviermodelletjie se pH wat melding verdien. Volgens tabel 24 (kolom 3) was daar 'n duidelike 24-uur fluktuasie met die hoogste waardes in die dagligperiode. Boycott (1936) maak van 'n soortgelyke verskynsel in natuurlike habitatte melding en verklaar dit in terme van die parallelisme tussen kalsiumkonsentrasie en pH. Gedurende die dag word CO_2 uit die water onttrek deur die fotosintese van waterplante; die water word alkalies en die kalsium word uit die oplossing uit gepresipiteer in die vorm van CaCO_3 . Dit was waarskynlik ook wat gebeur het in die

riviermodelletjie want dit is gesien dat 'n CaCO_3 -neerslag gevorm is op die blare van Potamogeton schweinfuntii A. Bennett (wat 'n hoë gaswisselingskoers het). Boycott (1936) verklaar verder dat die neergeslane CaCO_3 nogtans beskikbaar is vir slakke omdat hulle dit kan inrasper. Dit is presies wat L. natalensis en B. (B.) tropicus soms in die riviermodelletjie gedoen het.

3.14 Geleidingsvermoë

Die geleidingsvermoë van die riviermodelletjie is redelik konstant gehou tussen 325 - 400 μmho (tabel 23, item 4). Die wisseling in geleidingsvermoë tydens die 24-uur opname (tabel 24, vierde kolom) was waarskynlik meer 'n refleksie van die fout-grense van die meter as enige iets anders.

In die algemeen gestel, wil dit voorkom asof varswaterslakke redelike wye grense van verdraagsaamheid t.o.v. geleidingsvermoë het (tabel 26).

TABEL 26 Die geleidingsvermoë in die habitatte van enkele varswaterslakspesies

Nommer	Spesies	Geleidingsvermoë in μmho
1	<u>Verskeie, o.a.</u> <u><i>Lymnaea natalensis</i></u> , <u><i>Bulinus (Physopsis) africana</i></u>	110 - 830
2	<u><i>Bulinus (Bulinus) truncatus trigonus</i></u>	85
3	<u><i>Biomphalaria choanomphala choanomphala</i></u> Martins	85
4	<u><i>Biomphalaria</i></u>	
5	<u><i>Bulinus (Physopsis)</i></u>	24 - 1,500
6	<u><i>Bulinus (Bulinus) tropicus</i></u>	
7	<u><i>Lymnaea natalensis</i></u>	
8	<u><i>Australorbis glabratus</i></u>	222 en meer
9	<u><i>Australorbis glabratus</i></u>	149, 357
10	<u><i>Lymnaea natalensis</i></u> , <u><i>Bulinus (Bulinus) tropicus</i></u>	eksperimenteel by 350

Outeurs	Nommer van spesie
Harry et al. (1957, aangehaal uit McClelland en Jordan, 1962)	8
Pimentel en White (1959)	9
McClelland en Jordan (1962)	2 en 3
Schutte en Frank (1964)	4,5,6 en 7
De Kock (1966b)	1
Prinsloo (1966)	10

Uit 'n vergelyking van tabelle 23 en 26 is dit duidelik dat die geleidingsvermoë van die water in die riviermodelletjie binne die waardes gemeet in die habitatte van verskeie spesies, val. Dit geld ook in die besonder vir L. natalensis en B. (B.) tropicus.

In soverre as wat geleidingsvermoë 'n maatstaf is van die hoeveelheid opgeloste stowwe in die water, is dit ook 'n indeks van die osmotiese aard van die water. Tydens die voor-eksperimentele periode van 1964 is waargeneem dat beide L. natalensis en B. (B.) tropicus 'n verhoging in eierproduksie vertoon sodra die geleidingsvermoë van die water skielik verander is. 'n Verandering van 100 μmho was genoeg om hierdie reaksie te ontlok, terwyl 'n geleidelike verandering in geleidingsvermoë nie so 'n effek gehad het nie. Wanneer die twee spesies bv. uit die oorsprongshabitat (wat 'n hoër geleidingsvermoë as die riviermodelletjie gehad het, tabel 23) verwyder is en in die riviermodelletjie geplaas is, het hulle gou teen 'n baie hoë koers begin eiers lê. Na twee tot drie dae het die eierproduksie weer verminder en binne een maand daarna het die hele ouergenerasie uitgesterf. Voordat die reënskerm opgerig is, is gesien dat 'n reënbus met gevolglike verlaging van geleidingsvermoë dieselfde effek gehad het, hoewel die mortaliteit nie so hoog was nie.

Aangesien die eiers wat tydens hierdie eksplosiewe eierproduksie gelê is heeltemal normaal ontwikkel het, is die bovenoemde reaksie van die twee spesies, soos reeds vermeld, in die teelttegniek uitgebuit.

Pimentel en White (1959) het 'n soortgelyke verhoging in eierproduksie by A. glabratus waargeneem wanneer dié spesie skielik in water met laer of hoër geleidingsvermoë geplaas is. Dit is egter gou deur 'n hoë mortaliteit gevolg wat in sommige gevalle met hewige bloeding gepaard gegaan het - myns insiens 'n aanduiding dat osmoregulasie in duie gestort het.

Daar is aanduidings dat sommige slakke se voortplantingskoers deur reënval in natuurlike habitatte verhoog word. Pretorius (1963) het 'n vermeerdering in die getalle van jong L. natalensis beskryf na reënval en gevolglike vloede in die slakke se natuurlike habitatte. Cridland (1958) het gevind dat daar 'n vermeerdering in die aantal jong vorme van B. sudanica tanganikana is nadat die reënval van die nat seisoen 'n aanvang geneem het. Berrie (1964) het gevind dat die voortplantingspieke van Bulinus (Physopsis) ugandae (Mandahl-Barth) ooreenstem met die eerste en tweede reëns van die reënseisoen. Lynch (1965) spreek die mening uit dat pieke in bevolkingsgetalle van Lymnaea tomentosa Pfeiffer deels afhanklik is van die duur van die seisoensreëns.

Een afleiding uit bg. reaksie van L. natalensis, B. (B.) tropicus en A. glabratus t.o.v. veranderings in geleidingsvermoë, asook die invloed van reënval, is dat dit 'n aanpassing of meganisme is waardeur slakke katastrofiese vloede in hul natuurlike habitatte oorleef. Selfs al sou die habitat nie oorstroom word nie, sou hierdie eienskap 'n bevolking in staat stel om maksimaal te vermeerder aan die begin van 'n reënseisoen om sodoende die beste gebruik te maak van die

gunstige periode wat met die aanvang van die reënseisoen intree.

3.15 Persentasieversadiging met opgeloste suurstof

In die riviermodelletjie het die persentasieversadiging van die water gewissel tussen 44% en 84% (tabel 23). Die hoogste waardes het in die somer voorgekom en in elke 24-uursiklus gedurende die dag (tabel 24). Sowel die seisoens- as die 24-uur-fluktuasie was waarskynlik gekoppel aan die respiratoriese ritme van die flora. Tydens die winter was daar 'n vermindering in plantelewe met 'n gevolglike negatiewe invloed op die persentasieversadiging.

'n Nadere beskouing van die perke van verdraagsaamheid van enkele spesies t.o.v. suurstofspanningwerp meer lig op die toestande in die riviermodelletjie. Sommige spesies soos B. (P.) africanus en B. pfeifferi kan klaarblyklik lewe in water met lae waardes. Frank (1964) is van oordeel dat hierdie twee spesies met 55% versadiging kan volstaan maar dat waardes laer as 30% versadiging "ongesonde" toestande vir die slakke in die water skep. Beide spesies het egter meer as 'n week lank geleef by slegs 6.8% versadiging. Van Someren (1946) bevind dat L. caillaudi selde voorkom in water wat minder as 50% versadig is met suurstof. In eksperimente het hierdie spesie tekens van ongemaklikheid begin toon reeds by waardes laer as 75 - 80%-versadiging en gesterf onder 10%-versadiging. Dieselfde outeur het opgemerk dat Biomphalaria sp. ook taamlik sensitiief is vir lae suurstofspannings.

Beoordeel aan die hand van bostaande gegewens kan die persentasieversadiging van die water in die riviermodelletjie gedurende die eksperimente beskryf word as waarskynlik gunstig en by tye moontlik optimaal vir varswaterslakke soos L. natalensis en B. (B.) tropicus. In Desember 1965 bv., was die waarde vir die riviermodelletjie 84%, vergeleke met 94% vir die Mooirivier en 77% vir die oorsprongshabitat. De Kock (1966b) rapporteer waardes van 33% tot 110% in die Mooirivier.

'n Interessante aspek van Frank (1964) se proewe met B. pfeifferi en B. (P.) africanus was dat beide spesies, tydens hul verblyf in die 6.8%-versadigde water, moes terugval op lugrespirasie. Tydens my eie ondersoek is t.o.v. L. natalensis die volgende waargeneem: Die slakke is op een stadium by so 'n hoë slakdigtheid in een van die akwariums gehou dat hulle skynbaar meer suurstof verbruik het as wat die plante en atmosfeer aan die water verskaf het. Onder hierdie omstandighede het die frekwensie waarmee hulle die oppervlak van die water besoek en lug omgeruil het, grootliks toegeneem.

3.16 Biochemiese suurstofaanvraag

Die B.SA-waardes in die riviermodelletjie het gewissel tussen 0.8 en 2.1 d.p.m. (tabel 23 item 7 en tabel 24) met die laagste waardes in die winter. In Desember 1965 was die B.SA. van die riviermodelletjie (1.5) effens minder as dié van die Mooirivier (1.9) en oorsprongshabitat (2.1). De Kock (1966b) het B.SA-waardes van tot 14 d.p.m. in die

Mooirivier gemeet.

Volgens Coker (1954) en Hynes (1960) dui B.SA-waardes laer as 3 d.p.m. op geen of 'n lige graad van besoedeling, terwyl waardes daarbo op ernstige besoedeling wys. Die riviermodelletjie sou dus as baie lig, of glad nie besoedel nie, beskou kan word.

Die mate van waterbesoedeling het wel 'n invloed op varswaterslakke. Abdel-Malek (1956) verklaar dat oormatige organiese besoedeling nadelig is vir die Planorbidae, maar dat 'n gematigde graad van besoedeling dié slakke bevoordeel. Hy is ook van oordeel dat die Planorbidae in onbesoedelde water kan voorkom indien daar genoeg voedsel in die vorm van perifiton aanwesig is. Von Brand et al. (1950, aangehaal uit Abdel-Malek, 1956) het bevind dat die Lymnaeidae en Physidae minder bestand is teen anaerobiese toestande as die Planorbidae. Schoonbee (1962) het 'n volgorde van bestandheid teen besoedeling soos volg aangegee: Physa spp. > B. (B.) tropicus > L. natalensis > B. (P.) africanus. De Kock (1966b) het in aansluiting hiermee gevind dat B. (B.) tropicus en L. columella Say beperk is tot dié dele van die Mooirivier wat die meeste besoedel is terwyl L. natalensis en B. (P.) africanus slegs voorkom in die minder besoedelde dele.

As die voorkomspatroon van L. natalensis en B. (B.) tropicus in die Mooirivier geïnterpreteer word as voorkeure t.o.v. die graad van besoedeling, moet dit noodwendig volg dat L. natalensis meer huis sou wees in die riviermodelletjie as B. (B.) tropicus. Dit kon dus verwag word dat die r_c -waardes van die twee spesies dit sou weerspieël.

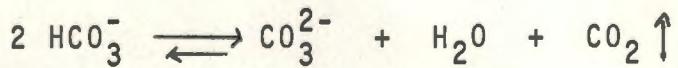
3.17 Hardheid en alkaliniteit

Die hardheid van water kan gemeet word in terme van die karbonate en bikarbonate van magnesium en kalsium; dit is "tydelike" hardheid. Gewoonlik is die magnesiumsoute vanuit 'n kwantitatiewe oogpunt van minder belang in die daarstelling van tydelike hardheid. In die riviermodelletjie was die konsentrasie van die magnesiumsoute dan ook veel laer as dié van kalsium (tabel 23, items 10 en 11). Permanente hardheid word veroorsaak deur die sulfate en chloriede van magnesium en kalsium. Aangesien karbonate, veral dié van kalsium, belangrik is vir die skulpvorming van varswaterslakte (Boycott, 1936) en aangesien chloriede en sulfate in kleiner hoeveelhede as die karbonate en bikarbonate in die riviermodelletjie aanwesig was, sal net die elemente van tydelike hardheid van nader beskou word.

Dit volg vanselfsprekend dat die hardheid van die riviermodelletjie se water waarskynlik nie veel van dié van die Mooirivier sou verskil nie aangesien die riviermodelletjie se water oorspronklik uit die Mooirivier, via die dorp se waterwerke, afkomstig was. De Meillon et al. (1958) het totale hardhede van 9 tot 270 d.p.m. gemeet in habitatte van B. pfeifferi en B. (P.) africanus. Vergeleke hiermee was die riviermodelletjie se water heelwat harder (234 tot 480 d.p.m., tabel 23, item 9). In navolging van Boycott (1936) druk Schutte en Frank (1964) hardheid uit in terme van d.p.m. CaCO_3 en alkaliniteit en hulle klassifiseer die habitatte van Biomphalaria sp., Bulinus (Physopsis) sp. en Lymnaea sp. as sag, hard

en baie hard. Die slakke wat hulle ondersoek het was meer volop in die harder water, wat ooreengekom het met Boycott (1936) se bevindings i.s. die varswaterslakke van Engeland. Gemeet aan die skaal van Schutte en Frank (1964) was die riviermodelletjie se water hard tot baie hard, sodat die moontlikheid dat die hardheid van die riviermodelletjie se water 'n negatiewe invloed op die eksperimentele spesies kon hê, dus uitgesluit kan word.

Die bikarbonaat-alkaliniteit het gewissel tussen 124.0 en 284.2 d.p.m. en was heelwat hoër as die karbonaat-alkaliniteit (7.1 - 96.0 d.p.m., tabel 23). Waar pH 'n maatstaf is van die intensiteit van alkalië in die water, is alkaliniteit 'n kwantitatiewe maatstaf daarvan. Bikarbonaat-alkaliniteit bepaal op sy beurt weer die hoeveelheid reserwe-alkaliniteit (Klein, 1957). Nou is dit so dat die pH versteur kan word en styg as die koolsuurgas deur die waterplante uit die water onttrek word. Indien daar egter genoeg bikarbonaat teenwoordig is, word die pH gebuffer want die bikarbonate kan koolsuurgas verskaf:



Die bikarbonate in die riviermodelletjie was dan heel waarskynlik daarvoor verantwoordelik dat die pH nie veel gewissel het oor die gemete 24-uur tydperk nie (tabel 24).

3.18 Katione en anione

Die konsentrasies van die onderskeie katione en anione het redelik konstant gebly tydens die eksperimentele periode

(tabel 23). Hoewel wisselinge voorgekom het, was daar nie 'n neiging tot akkumulasie nie. Hierdie toedrag van sake is teweeggebring deur die gereelde uitspoeling van die riviermodelletjie wat aan die een kant 'n opbouing van elektroliete deur verdamping voorkom het, maar aan die ander kant 'n mate van wisselvalligheid in die hand gewerk het. In soverre as wat absolute konstantheid 'n voorvereiste vir optimale toestande is, moet die wisseling in ioonkonsentrasies wat in die riviermodelletjie voorgekom het veiligheidshalwe as suboptimaal aanvaar word.

Oor die juiste vereistes van varswatersstrukke t.o.v. elektroliete is daar nie veel bekend nie. Sommige elektroliete word skynbaar in hoë konsentrasies benodig in die afwesigheid van ander ione. Deschiens (1956) verklaar dat A. glabratus 250 d.p.m. natriumchloried en 50 d.p.m. kalsiumfosfaat nodig het om te leef as ander elektroliete grootliks afwesig is. Wat die onderste perke van verdraagsaamheid t.o.v. hierdie soute in 'n gebalanseerde oplossing sou wees, is egter nie bekend nie.

As die ioonkonsentrasies in die riviermodelletjie vergelyk word met die letale konsentrasies wat deur Deschiens (1956) vir Australorbis Pilsbry en Bulinus getabuleer is, blyk dit dat die riviermodelletjie se konsentrasies ongeveer een duisend maal kleiner was as die letale konsentrasies van die ooreenstemmende soute. Van die meer eenvoudige soute is koperoksied (Cu_2O) en koperhidroksied ($Cu(OH)_2$) die dodelikste; A. glabratus sterf by 'n konsentrasie van een d.p.m. Cu_2O en 1×10^{-5} d.p.m. $Cu(OH)_2$ (Deschiens, 1956). As koper in water geplaas word, word die hidroksied daarvan ge-

vorm en dit het dus dieselfde dodelikheid. Dit was een van die redes waarom aanvanklik gehuiwer is om kraanwater in die riviermodelletjie te gebruik. Hoewel die riviermodelletjie se water nooit vir koper getoets is nie, spreek dit vanself dat hierdie element nie letale konsentrasies m.b.t. L. natalensis en B. (B.) tropicus bereik het nie.

Abdel-Malek (1956) beweer dat water met 'n hoë verhouding van natrium tot kalsium nie bevorderlik vir die Planorbidae is nie. As daar meer natrium as kalsium in die water is, neem die natrium die plek van die kalsium in as'n basis-komponent en die kalsium word dan minder beskikbaar vir die slakke. In die riviermodelletjie was hierdie verhouding nooit hoër as een tot nege nie. Uit die verslag van Schutte en Frank (1964) is dit duidelik dat Bulinus (Physopsis) en Biomphalaria wel voorkom by 'n Na/Ca -verhouding van 0.5 tot 2.0 — waardes wat nie in die riviermodelletjie bereik is nie.

Aangesien nitrate afkomstig kan wees uit ontbindende proteïene, word die nitraatkonsentrasie soms gebruik as aanduiding van besoedeling. Dit kan egter ook afkomstig wees van kunsmis wat uit landbougronde geloog word en in natuurlike waters beland. Nietemin, het die nitraatkonsentrasie in die riviermodelletjie nie hoër as 0.32 d.p.m. gestyg nie. In die Mooirivier en die oorsprongshabitat was die ooreenstemmende waardes onderskeidelik 0.84 en 0.40 d.p.m. (tabel 23). Schutte en Frank (1964) het Lymnaea Lam., Biomphalaria en Bulinus (Physopsis) aangetref by 'n gemiddelde nitraatkonsentrasie van 1.2 d.p.m. De Meillon et al.(1958) het B.

pfeifferi en B. (P.) africanus aangetref in nitraatkonsentrasies so hoog as 2 d.p.m. Dieselfde outeurs spreek die mening uit dat voldoende algegroei mag neig om die nitraatkonsentrasie te verlaag. In die riviermodelletjie het beide algegroei en nitraatkonsentrasie egter 'n laagtepunt in die winter bereik. Die teenoorgestelde was wel waar vir die nitrietkonsentrasie.

Silikon is om twee redes belangrik by die ondersoek van varswaterslakhabitante. Eerstens kom klein hoeveelhede silikon voor in die skelette van diatome - 'n belangrike voedsel van varswaterslakke (Abdel-Malek, 1956). Tweedens kom silikon voor in kolloïdale of semi-kolloïdale suspensies as die water troebel is en die silikonkonsentrasie word dan ook gebruik as maatstaf vir watertroebelheid of turbiditeit. Daar is aanduidings gevind dat 'n hoë turbiditeit nadelig is vir slakke. Abdel-Malek (1956) is van mening dat slikbetaaide water die Planorbidae nadelig beïnvloed. Harrison en Farina (1965) het gevind dat suspensies van 190 tot 360 d.p.m. die eierpakkies van B. (P.) globosus, B. (P.) africanus en B. pfeifferi beskadig, maar nie dié van L. natalensis nie. Aan die ander kant opper Van Eeden et al. (1964) die moontlikheid dat B. (P.) africanus meer verdraagsaam is teenoor turbiditeit as L. natalensis. Wat ook al die geval mag wees, was die silikonkonsentrasie in die riviermodelletjie só laag (tabel 23, item 19) dat dit kwalik 'n nadelige invloed kon gehad het op die twee onderhawige spesies. Dit was egter nie só laag dat diaatoomgroei daaronder gely het nie.

TABEL 27

FAUNA WAT TYDENS DIE EKSPERIMENTE IN DIE RIVIER-

	MODELLETJIE	AANGETREF IS	Moontlike aantal spesies
<u>Protozoa</u>	<u>Rhizopoda</u>	<u>Amoeba Ehrenberg</u>	2
	<u>Ciliata</u>	<u>Paramecium Hill</u> <u>Vorticella Linnaeus</u> Ongeïdentifiseerd	2 1 4
<u>Coelenterata</u>		<u>Hydra Linnaeus</u>	1
<u>Platyhelminthes</u>		<u>Euplanaria Hesse</u>	1
<u>Aschelminthes</u>	<u>Nematoda</u>	Ongeïdentifiseerd	2
	<u>Rotifera</u>	<u>Philodina Ehrenberg</u> Ongeïdentifiseerd	1 3
<u>Annelida</u>	<u>Oligochaeta</u>	<u>Nais O.F. Müller</u> <u>Chaetogaster Von Baer</u> <u>Tubifex Lamarck</u>	1 1 1
	<u>Hirudinea</u>	<u>Herpobdella Blainville ?</u>	1
<u>Crustacea</u>	<u>Cladocera</u>	<u>Daphnia O.F. Müller</u> Ongeïdentifiseerd	1 2
	<u>Copepoda</u>	<u>Cyclops O.F. Müller</u> Ongeïdentifiseerd	1 2
	<u>Ostracoda</u>	Ongeïdentifiseerd	2
<u>Insecta</u>	<u>Ephemeroptera</u>	<u>Baetis harrisoni Barnard</u> <u>Centroptilum excisum Barnard</u> <u>Caenis Stephens</u> <u>Astrocaenis Barnard</u>	1 1 1 1
	<u>Odonata</u>	<u>Anax Leach</u> <u>Pseudagrion Sélys</u> <u>Trithemus Brauer</u> <u>Ortethrum Newman</u>	1 1 1 1
	<u>Hemiptera</u>	<u>Tropocorixa</u>	1
	<u>Lepidoptera</u>	<u>Nymphula Schrank</u>	1
	<u>Diptera</u>	<u>Tipula Linnaeus</u> Tabanidae Chironomidae Rhagionidae Culicidae	1 1 2 1 1
	<u>Coleoptera</u>	<u>Lampyridae</u>	1
<u>Mollusca</u>	<u>Pelecypoda</u>	<u>Pisidium C.Pfr.</u>	1
	<u>Basommatophora</u>	<u>Burnupia Walker</u> <u>Planorbis natalensis (Krauss)</u>	1 1

In die algemeen beskou, het waarskynlik nie alle vars-waterslakspesies dieselfde optimumgrense of selfs gunstigheidspelke t.o.v. gegewe elektrolyte nie, want hul perke van verdraagsaamheid verskil. Australorbis is bv. meer verdraagsaam teenoor natriumchloried, kaliumchloried en ammoniumsulfaat as B. contortus. Laasgenoemde spesie is egter meer verdraagsaam t.o.v. nitrate en nitriete as Australorbis (Deschiens, 1956).

Ten spyte daarvan dat geen bewys gevind kon word dat die ioniese konsentrasies in die riviermodelletjie anders as gunstig vir albei spesies was nie, sou dit egter gewaagd wees om, by 'n gebrek aan nadere kennis, L. natalensis se behoeftes en perke t.o.v. ione gelyk te stel aan dié van B. (B.) tropicus en aan te neem dat toestande vir albei ewe gunstig was in die riviermodelletjie.

3.19 Fauna en flora wat tydens die ondersoek in die riviermodelletjie voorgekom het

3.191 Die fauna in die riviermodelletjie

Die fauna wat tydens die ondersoek in die riviermodelletjie voorkom het, is aangegee in tabel 27.

Dit is welbekend dat 'n aantal akwatische organismes 'n nadelige uitwerking op varswaterslakke het. (Van der Berghe 1934, aangehaal uit Deschiens 1956; Boycott, 1936; Abdel-Malek, 1956; Deschiens, 1956; Oliver, 1956c; Michelson, 1957; Lynch, 1965).

Deschiens (1956) maak o.a. melding van Cypridopsis hartwigi Brady (Ostracoda), sommige Hirudinea en larwes van die Odonata en Lampyridae. Hierdie vorme, of naverwante van hulle, is by een of twee geleenthede teëgekom in die riviermodelletjie. Hulle is egter onmiddellik verwyder en sover bekend, het hulle nie die twee slakspesies van die eksperiment nadelig beïnvloed nie.

Soos reeds vermeld, is dit tydens die voor-eksperimentele tydperk van 1964 opgemerk dat L. natalensis die eierpakkies van B. (B.) tropicus opvreet wanneer hulle dit teëkom. Dié besondere gedrag van L. natalensis kon nie die gevolg van voedselgebrek gewees het nie want 'n surplus van voedsel was teenwoordig. Verder het ek nooit gemerk dat die slakke eiers van hul eie spesie vreet nie. Hierdie verskynsel is nie net beperk tot L. natalensis nie. Deschiens (1956) verklaar dat beide Physa en Lymnaea die eiers van Biomphalaria en Bulinus vernietig. Oliver - Gonzales et al. (1956, aangehaal uit Abdel-Malek, 1956) het gevind dat Marisa cornuarietis (Linnaeus) die eiers van Australorbis vreet.

Die omstandighede waaronder 'n paar diere (tabel 27) in die riviermodelletjie aangetref is, is enigsins verdag. Chaetogaster is soms op albei slakspesies in die riviermodelletjie gevind, maar Boycott (1936) en Michelson (1957) meen dat hulle onskadelik is vir slakke. In 'n paar gevalle is Planaria in die omgewing van beskadigde eierpakkies aangetref, hoewel ek nooit gesien het dat hulle wel die skade aanrig nie. Gamble (1910, aangehaal uit Michelson 1957) het gevind dat Mollusca deur Planaria aangeval word. Nadere besonderhede

is egter onbekend. Vorticella is soms in die riviermodelletjie op eierpakkies gevind. Stiglingh (1966) het hierdie Protozoa op eierpakkies van B. (B.) tropicus gevind, maar kon, soos ekself, nie besluit of hulle skadelik is of nie.

Dit is bekend dat varswaterslakke deur sommige patogene organismes benadeel kan word (Deschiens, 1956; Michelson, 1957). In 'n ondersoek soos die huidige kan daar egter weinig aan gedoen word as die slakke siek word. Die enigste voorsorgmaatreël wat getref is, was die verwydering van die ouergenerasie uit die water uit net nadat hulle die eiers, wat die eksperimentele generasie sou word, gelê het.

Deschiens (1956) bied 'n lys van varswaterdiere aan wat gewoonlik in die habitatte van varswaterslakke voorkom. As tabel 27 met Deschiens (1956) se gegewens vergelyk word, blyk dit dat al die groepe van tabel 27 ook in Deschiens se lys voorkom. In die algemeen gestel, was die fauna in die riviermodelletjie dus verteenwoordigend van natuurlike slakhabitatte.

3.192 Die hoër plante

Tabel 28 is 'n lys van die hoër plante wat gedurende 1965-1966 in die riviermodelletjie aanwesig was.

TABEL 28 · Die hoër plante in die riviermodelletjie

-
- | | |
|---|---|
| 1 | <u>Berula thunbergii</u> , (D.C.) Wolff |
| 2 | <u>Juncus exsertus</u> Buch |
| 3 | <u>Limosella maior</u> Diels |
| 4 | <u>Nasturtium officinale</u> Ait f. |
| 5 | <u>Paspalum distichum</u> L. |
| 6 | <u>Potamogeton schweinfurtii</u> A. Bennett |
| 7 | <u>Sium corymbosus</u> (Roth) Heyné |
| 8 | <u>Veronica anagallis aquatica</u> L. |
-

Die meerderheid van die hoër plante het in die vakkies gegroei wat vir dié doel aan die kante van die stroombedding aangebring is. Op die moddersubstrata in die poele het die plante welig gegroei. Die groter substrata het egter geen hoër plante onderhou nie, ten spyte van pogings om hulle ook daar aan die groei te kry.

Hoewel daar blykbaar nie 'n vaste verband tussen besondere waterplante en varswaterslakke is nie, is dit tog opmerklik dat die genus Potamogeton so dikwels in die literatuur genoem word (Boycott, 1936; Andrews, 1945, aangehaal uit Abdel-Malek 1956; Van Someren, 1946; Dexter, 1950; Abdel-Malek, 1956; Deschiens, 1956; Pimentel en White, 1959; Stiglingh, 1966; De Kock, 1966b).

Die verskynsel dat kalsiumkarbonaat neerslaan op die blare van P. schweinfurtii is reeds gemeld, so ook die feit

dat hierdie plant 'n hoë gaswisselingskoers het. Dit is albei eienskappe wat dit vir varswaterslakke voordelig sou maak.

Abdel-Malek (1956) verklaar dat breëblaarwaterplante voordelig is in slakhabitatte omdat dit 'n gesikte oppervlak vir die vashegting van eierpakkies bied. Dit was inderdaad ook so dat L. natalensis en B. (B.) tropicus in die riviermodelletjie meer eiers gelê het op die breë blare van P. schweinfurtii as op die smaller plante soos Chara Valliant. Beide slakspesies het wel die eierpakkies gevorm om by die ronding van die dunner plante se blare of stingels aan te pas, maar die feit bly staan dat die slakke nie so maklik kon beweeg op die dunner plante nie.

Dit blyk dat daar vir die slakke ook een of ander optimumdigtheid t.o.v. waterplante bestaan. Abdel-Malek (1956) verklaar bv. dat die afwesigheid van waterplante nie die verspreiding van Planorbidae nie, maar wel hul getalle, in 'n gegewe habitat beperk. Aan die ander kant kan daar ook te veel plante wees (Boycott, 1936; Van Someren, 1946; Abdel-Malek, 1956). So kan digte plantegroei in staande water lae suurstofspannings en hoë konsentrasies van ontbindende organiese materiaal in die water bewerkstellig terwyl dit ook die beweging van die slakke mag belemmer.

Die plante was nie só dig in die riviermodelletjie dat dit die slakke aldaar kon benadeel nie.

TABEL 29

DIE ALGAE IN DIE RIVIERMODELLETJIE

Chlorophyceae

Mougeotia Agardh

Zygnema Agardh

Spirogyra Link

Ongeïdentifiseerde spesies 1 tot 3

Sirgonium kützing

Netrium Nägeli

Cosmarium Corda

Ongeïdentifiseerde spesies 1 tot 3

Coelastrum Nägeli

Ongeïdentifiseerde vorme of spesies 1 tot 41

Characeae

Chara Valliant

Euglenophyceae

Ongeïdentifiseerde vorme of spesies 1 en 2

Chrysophyceae

Fragilaria Lyngbye

Ongeïdentifiseerde vorme of spesies 1 tot 11

Cyanophyta

Oscillatoria Vaucher

Ongeïdentifiseerde vorme of spesies 1 tot 16

Ongeïdentifiseerde vorme of spesies is genommer hangende finale identifikasie.

3.193 *Die Algae in die riviermodelletjie*

Die alge wat in die riviermodelletjie gevind is, is in tabel 29 opgesom in soverre ek dit met sekerheid kon identifiseer. Die genus Oscillatoria het die grootste gedeelte van die perifiton uitgemaak terwyl die Zygnemales oorheers het onder die drywende alge. Die algegroei in die stroombedding en aan die wande van die poele was taamlik uniform dwarsdeur die hele riviermodelletjie versprei. In die stroombedding is 17 verskillende vorme getel terwyl daar aan die poelwande sowat ses soorte voorgekom het. Onder die drywendes is daar 31 vorme gevind en op die waterplante agt. Wat die substrata aanbetrif, was die volgorde van verskeidenheid soos volg:

TABEL 30 Aantal algvorme wat op die verskillende substrata gevind is

Substraat	Aantal vorme
Modder.	65
Klip	28
Sand	19
Gruis	12
Fynsand	7

Tabel 30 is gebaseer op 'n opname wat in die somer gemaak is en wel net voordat die substrata tydens een van die periodieke opsuigings van die bodemneerslag skoongemaak is. Die getalle in tabel 30 verteenwoordig die totale aantal mikroflora-soorte wat tesame op 'n gegewe substrattipe in elke twee

poele van die riviermodelletjie aangetref is.

Hoewel daar altyd 'n oormaat voedsel in die vorm van alge in die poele teenwoordig was, is dit duidelik dat elke substrattipe nie dieselfde verskeidenheid gehuisves het nie. Na elke skoonmaak van die substrata het daar gou weer 'n lagie bodemneerslag gevorm wat veral in die geval van die klipsubstrata duidelik waarneembaar was. Daar het dit in die holtes tussen die klippe gevorm en is dit baie gou met 'n welige lagie alge oordek. Die modder was klaarblyklik in staat om die grootste verskeidenheid te huisves in weerwil van Hynes (1960) se reeds gemelde bewerings in dié verband.

Dit is so dat alge die belangrikste voedsel van 'n aantal varswaterslakspesies vorm (Boycott, 1936; Van Someren, 1946; Deschiens, 1956; WGO, 1956; Frank, 1964; McClelland, 1964; Bovbjerg, 1965). Abdel-Malek (1956) meen dat dit eerder die kwantiteit as die kwaliteit van voedsel is wat varswaterslakhabitatte karakteriseer. Hy verklaar verder dat 'n dieet van Chlorophyceae en Cyanophyceae aan al die vereistes van die Planorbidae voldoen. Daar moet egter onthou word dat daar in die definisie van r_m , en dus ook van r_c , 'n onderskeid gemaak is tussen kwantiteit en kwaliteit van die voedsel. In ooreenstemming met die voorwaardes vir die bepaling van r_m was daar genoeg voedsel in elke poel, maar die kwaliteit in terme van verskeidenheid het van substratum tot substratum gewissel.

In die literatuur word hier en daar na die voedselvoorkure van verskeie spesies verwys. Die WGO (1956) rapporteer dat bilharziasevektore fitofaag is met omnivore neigings.

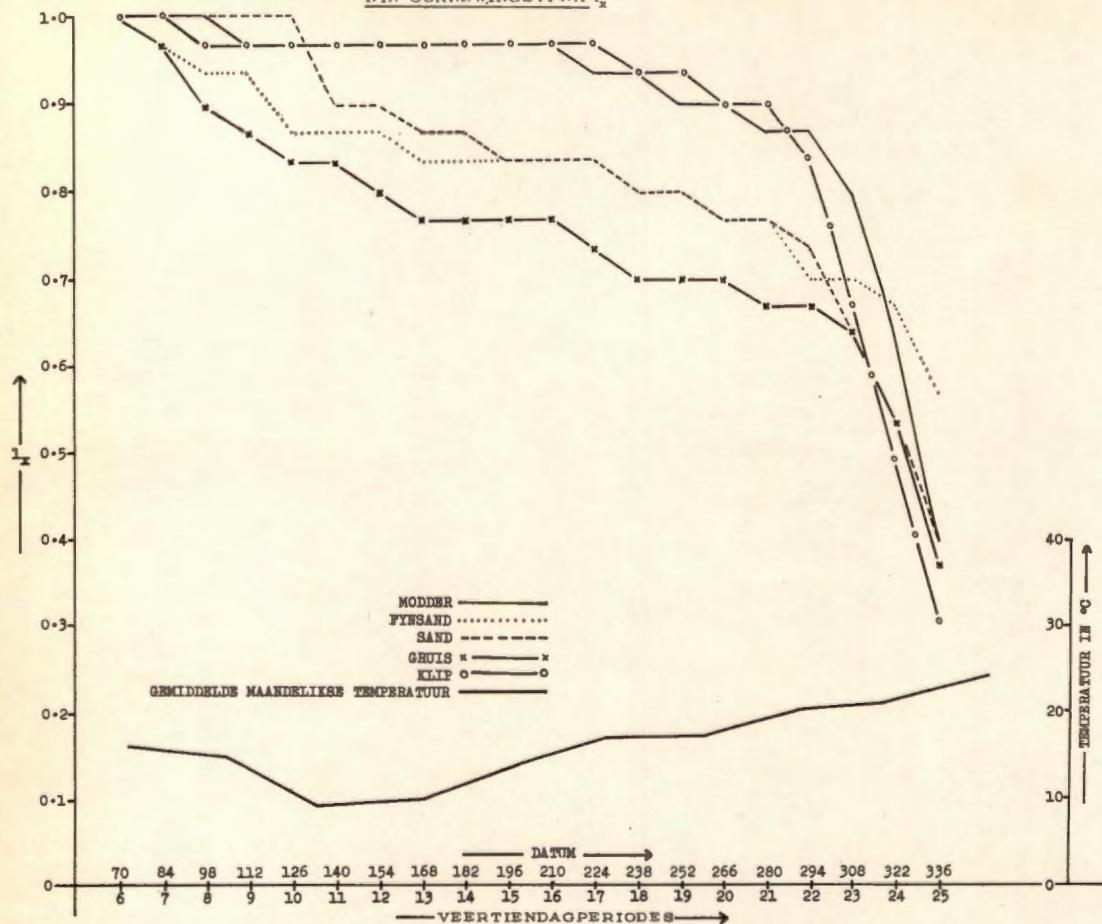
Volgens hierdie verslag verkies Oncomelania voedsel met 'n hoë cellulose-inhoud, is die Bulininae min of meer herbivoor, terwyl die Planorbinae omnivoor is. Dit was duidelik dat L. natalensis en B. (B.) tropicus tydens my ondersoek nie net plantmateriaal ingekry het nie. Hoewel in die minderheid was daar heelwat Protozoa en Rotifera tussen die alge in die riviermodelletjie en die slakke het dikwels groot kolle teen die wande van die poele kaalgevreet. Terselfdertyd was die perifiton op 'n gegewe oppervlak te homogeen vermeng om enige seleksie toe te laat.

Behalwe vir die onbekende spesie 1 van Spirogyra wat hulle met rus gelaat het, het L. natalensis en B. (B.) tropicus 'n neerdrukkende invloed op die Zygemales gehad. Dit is nooit gesien dat enige van die twee slakspesies op Chara voed nie. Hierdie alg het so welig gegroei op die moddersubstraata dat dit telkens verminder moes word om waarneming van die slakke moontlik te maak. Voorkeure vir sekere alge is ook al by ander slakspesies opgemerk. Bovbjerg (1965) het gevind dat Stagnicola reflexa Say aggregeer en voed op Spirogyra in natuurlike habitatte. Frank (1964) verklaar dat B. pfeifferi en B. (P.) africanus nie voed op die Zygemales nie. By implikasie sou hierdie twee spesies dus aan ander alge voorkeur gee.

Die moontlikheid van verskillende voorkeure t.o.v. natuurlike voedsel kan nie buite rekening gelaat word in 'n vergelyking tussen L. natalensis en B. (B.) tropicus nie, alhoewel nadere besonderhede nie bekend is nie. Die twee spesies mag ook in hierdie opsig, net soos in die geval van tem-

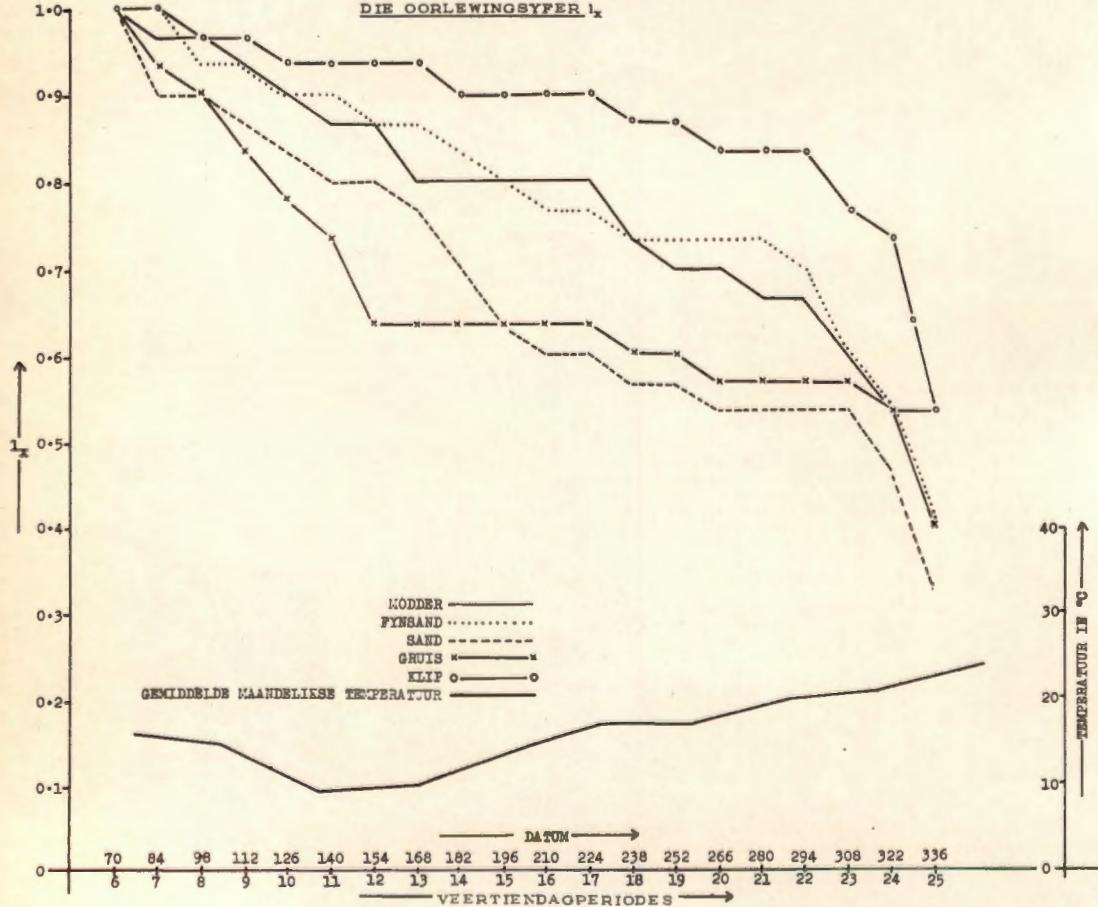
FIGUUR 7 LYMPNÆA NATALENSIS OP DIE VERSKILLENDÉ SUBSTRATA

DIE OORLEWINGSYFER 1_x



FIGUUR 8 BULINUS (BULINUS) TROPICUS OP DIE VERSKILLENDÉ SUBSTRATA

DIE OORLEWINGSYFER 1_x



peratuur (Prinsloo, 1966) verskillend reageer onder dieselfde toestande.

3.2 DIE VERMOË VAN L. NATALENSIS EN B. (B.) TROPICUS OM OP DIE VERSKILLENDÉ SUBSTRATA TE VERMEERDER

3.21 Oorlewing: l_x

Die l_x -gedeeltes van die lewenstabellé (sien tabellé b6 tot b15 in die bylae) is grafies voorgestel in figuur 7 vir L. natalensis en in figuur 8 vir B. (B.)tropicus. Die l_x -of oorlewingswaardes is per definisie die proporsie of breukdeel van die oorspronklike aantal individue lewend aan die begin van elke veertiendagperiode. Al die groepe se l_x -waardes was dus $30/30 = 1.0$ aan die begin van die sesde periode, die tydstip waarop die slakke in die riviermodelletjie geplaas is. Dit sal onthou word dat die slakke eers in die riviermodelletjie geplaas is nadat hulle so groot geword het dat hulle nie meer deur die gaasafskortings voor die poele kon beweeg nie. Streng gesproke is 'n l_x -waarde van 1.0 foutief vir periode ses want daardeur word 'n mortaliteit van nul persent aanvaar vir die vorige periodes. Daar kon egter om die reeds genoemde redes nie anders te werk gegaan word nie (sien 2.7). Hierdie fout was egter vir al die slakgroepe dieselfde en kan dus buite rekening gelaat word by onderlinge vergelykings van die groepe. Dit het R_c , r_c en λ_c waarskynlik ietwat groter gemaak as wat die geval sou gewees het as die proef met periode een van die slakke se lewe begin het.

Uit figuur 7 blyk dit dat L. natalensis die beste oorlewingswaardes gehad het op klippe en modder. Behalwe tussen periodes sewe en nege asook tussen 22 en 25, was l_x vir die klipgroep net so hoog of hoër as vir die moddergroep. Die sandgroep het die beste oorlewingsyfer gehad tot en met periode tien waarna dit, tesame met die fynsandgroep, 'n intermediêre posisie ingeneem het tussen die modder- en klipgroepe aan die een kant en die gruisgroep aan die ander kant. Tussen die sand- en fynsandgroepe was daar in die geheel gesien, nie veel onderskeid nie. Tot en met periode 15 was die sandgroep se l_x -waarde hoër as dié van die fynsandgroep, maar na periode 23 was dit weer laer. Die gruisgroep het die laagste l_x -waarde van almal gehad, behalwe tussen periodes 23 en 25 toe dit effens hoër was as dié van die klipgroep. Opsommend dus, kry ons die volgorde van l_x -waardes vir L. natalensis:

$$M \geq K > S \geq Fs > G.$$

Waar M = moddergroep

K = klipgroep

S = sandgroep

Fs = fynsandgroep

en G = gruisgroep .

In die geval van B. (B.) tropicus het die klipgroep die beste oorlewingswaarde gehad. Die fynsand- en moddergroepe was in die geheel gesien, min of meer eenders t.o.v. l_x . Soms het die een en soms het die ander 'n hoër oorlewingssyfer gehad. Gedurende die eerste helfte van die proef was die sandgroep se l_x -waarde hoër as dié van die gruisgroep, maar in die

tweede helfte was dit net andersom. Die l_x -volgorde van B. (B.) tropicus sien dus soos volg daar uit:

$$K > Fs \geq M > S \geq G$$

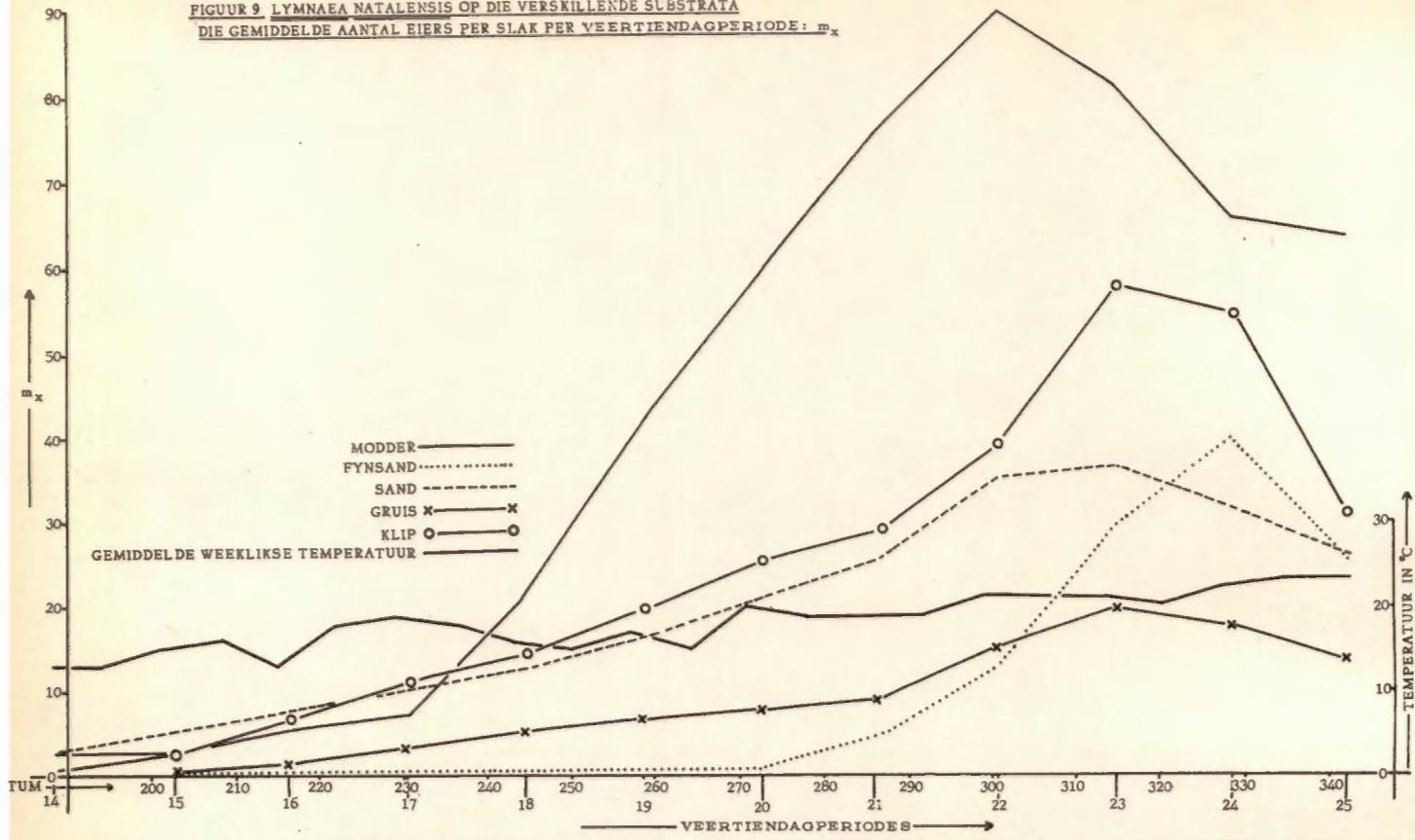
Albei spesies het hoër waardes op klip en modder as op sand en gruis gehad. Die fynsandgroep was in die geval van L. natalensis onder die drie swakstes en in die geval van B. (B.) tropicus onder die drie bestes. In 'n vergelyking tussen figure 7 en 8 blyk dit dat die l_x -waardes vir L. natalensis op al die substrata min of meer reglynig afgeneem het tot periode 22 en daarna skerp gedaal het. By B. (B.) tropicus is dieselfde neiging t.o.v. die klipgroep bespeur, maar op die ander substrata het die l_x -waardes deurgaans min of meer reglynig afgeneem. Hieruit kan afgelei word dat, terwyl L. natalensis teen die end van die waarnemingsperiode ook die einde van hul lewensduur benader het, B. (B.) tropicus waarskynlik nog neelwat langer sou geleef het. Slegs die fynsandgroep van L. natalensis het by periode 25 nog 'n $l_x > 0.4$ gehad, vergeleke met drie van B. (B.) tropicus se groepe t.w. dié op modder, klip en sand.

Figure 7 en 8 verraai geen duidelike verband tussen l_x en temperatuur nie. Ten tye van die laagste temperature (tussen periodes 10 en 13) het sommige groepe se l_x -waardes skerp gedaal, maar dit was nie deurgaans die geval nie.

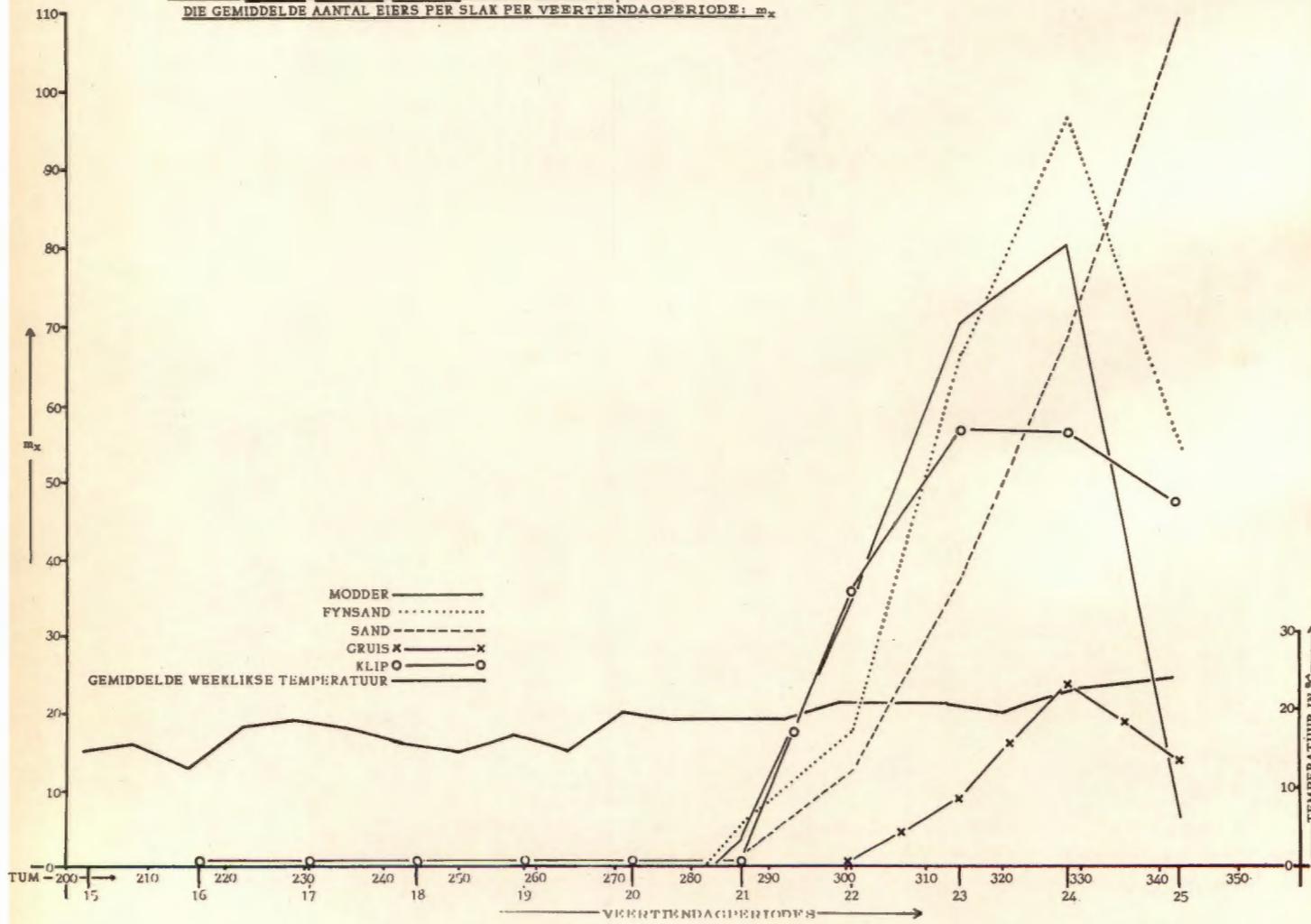
3.22 Die voortplantingskoers: m_x

In figure 9 en 10 is die m_x -waardes van L. natalensis en B. (B.) tropicus onderskeidelik, grafies voorgestel. Die

FIGUUR 9 LYMNAEA NATALENSIS OP DIE VERSKILLEND SUBSTRATA
DIE GEMIDDELDE AANTAL EIERS PER SLAK PER VEERTIENDAGPERIODE: m_x



FIGUUR 10 BULINUS (BULINUS) TROPICUS OP DIE VERSKILLEND SUBSTRATA
DIE GEMIDDELDE AANTAL EIERS PER SLAK PER VEERTIENDAGPERIODE: m_x



m_x -waardes is volgens definisie die gemiddelde aantal eiers voortgebring per individu per veertiendagperiode.

Betreffende L. natalensis (figuur 9), het die moddergroep die beste eierproduksie vertoon, gevvolg deur die klipgroep, dan die sandgroep en laastens die gruis- en fynsandgroepe. Op fynsand was die m_x -waarde die swakste tot by periode 22, waarna dit eers dié van die gruisgroep en later dié van die sandgroep oortref het. Op modder, klip en sand het die eierproduksie alreeds by periode 14 begin maar op gruis en fynsand een periode later. Op modder is die hoogste m_x -waarde reeds by periode 22 aangeteken, teenoor periode 23 op klip, sand en gruis, en periode 24 op fynsand. Die m_x -volgorde van L. natalensis was dus:

M > K > S > G > Fs

Dit stem in hooftrekke ooreen met die l_x -volgorde M > K > S > Fs > G, behalwe dat die posisies van Fs en G omgeruil is.

Ten opsigte van B. (B.) tropicus (figuur 10) is die m_x -waardes op fynsand en sand moeilik te onderskei, want hoewel die hoogste totale eierproduksie op die sand bereik is, was dit tot by periode 24 baie laer op hierdie substratum as op die fynsand en selfs laer as op die modder. Die modder- en klipgroepe het, in hierdie volgorde, 'n swakker eierproduksie gehad as die fynsandgroep. Die gruisgroep was die swakste van almal. Die klipgroep het reeds by periode 16 begin eiers lê, die modder-, sand- en fynsandgroepe eers by periode 20 en die gruisgroep nie voor periode 22 nie. Die klipgroep het reeds by periode 23 'n maksimum m_x -waarde bereik en dit volgehou tot by periode 24. Die fynsand-, modder- en gruisgroepe

daarenteen, het eers by periode 24 maksimum m_x -waardes bereik en die sandgroep heel laaste by periode 25. Alles in ag gene- nome is vir B. (B.) tropicus die volgende volgorde verkry:

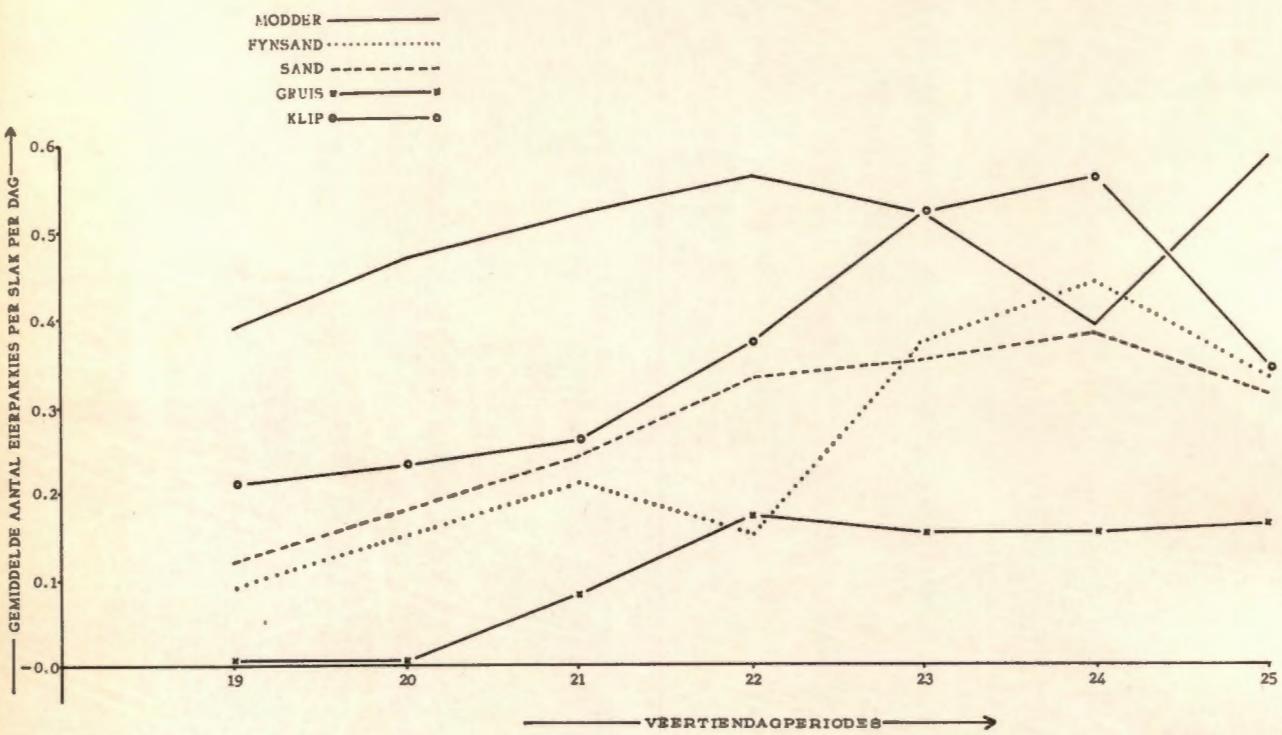
$$Fs \geq S > M > K > G$$

Die enigste ooreenkoms met die l_x -volgorde, $K > Fs \geq M > S \geq G$, is die onderskeie posisies van die modder- en gruisgroepe.

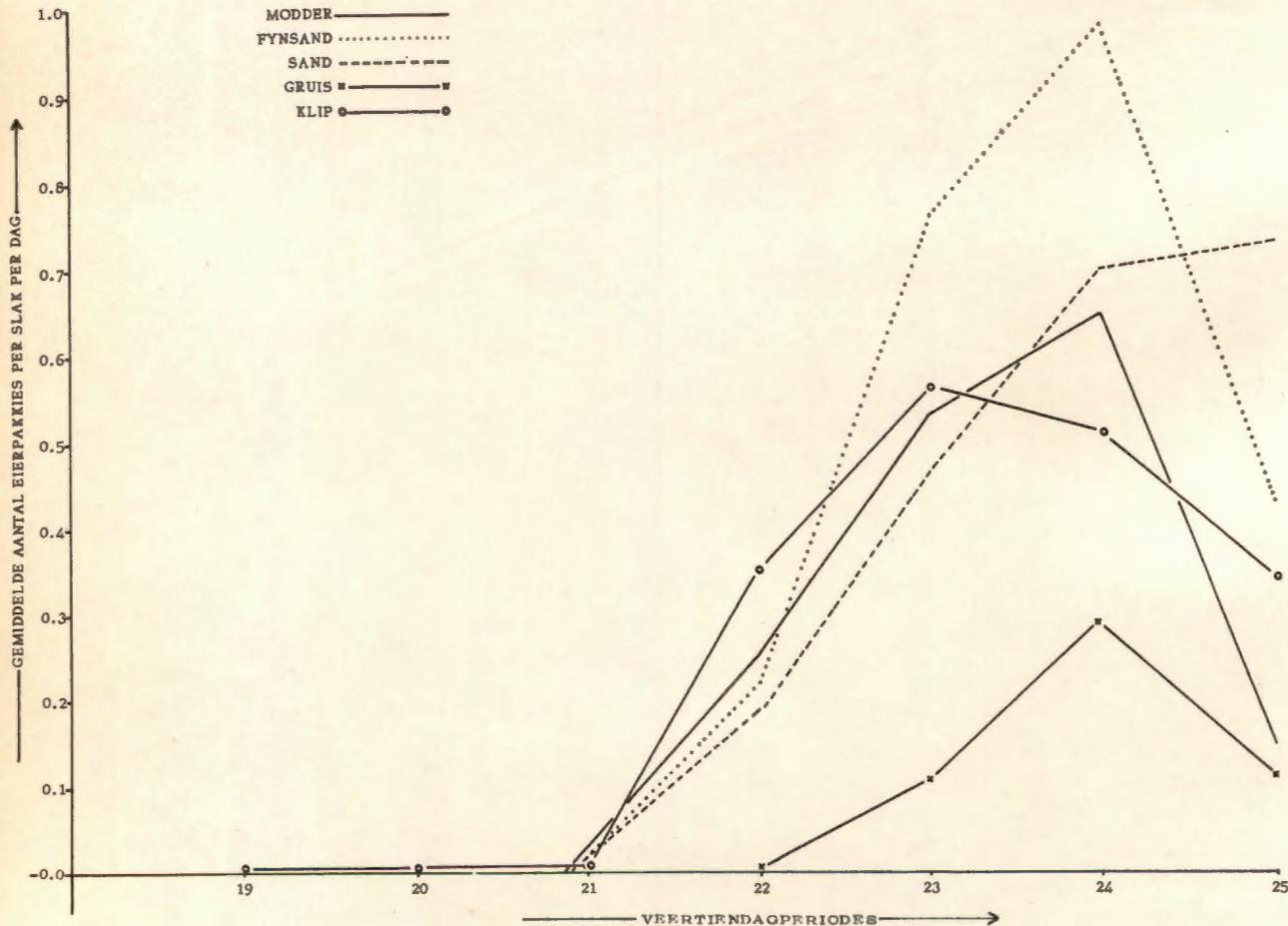
As die voortplantingskoerse van die twee spesies met mekaar vergelyk word (figure 9 en 10), blyk dit dat L. natalensis oor die algemeen op 'n heelwat jonger leeftyd as B. (B.) tropicus begin eiers lê het. Lymnaea natalensis het met eierproduksie begin net nadat die gemiddelde weeklikse temperatuur tot 13°C gestyg het en B. (B.) tropicus eers nadat die temperatuur vir drie weke gemiddeld 19°C was. Albei spesies het egter eers 'n goeie eierproduksie begin toon nadat die gemiddelde weeklikse temperatuur hoër as 19°C gestyg het. Maksimum eierproduksie is deur albei spesies bereik in of na periode 23. Lymnaea natalensis se eierproduksie was oor die algemeen oor 'n langer periode versprei, maar B. (B.) tropicus se voortplantingskoers het baie vinniger gestyg in die korter tydjie wat dié spesie wel eiers gelê het. Terwyl L. natalensis se hoogste m_x -waarde maar 90 was, was dié van B. (B.) tropicus 107. Al tien die slakgroepe het, behalwe moontlik B. (B.) tropicus se sandgroep, maksimum m_x -waardes bereik voordat die proef gestaak is.

Dit is interessant om daarop te let dat Prinsloo (1966) ook in die algemeen hoër m_x -waardes vir B. (B.) tropicus as vir L. natalensis gemeet het in sy konstante-temperatuur studies. By 18°C het hy vir L. natalensis 'n maksimum m_x -waarde van 75

FIGUUR 11 LYMINAEA NATALENSIS: DIE GEMIDDELDE AANTAL EIERPAKKIES PER SLAK PER DAG VIR VEERTIENDAGPERIODES 19 - 25



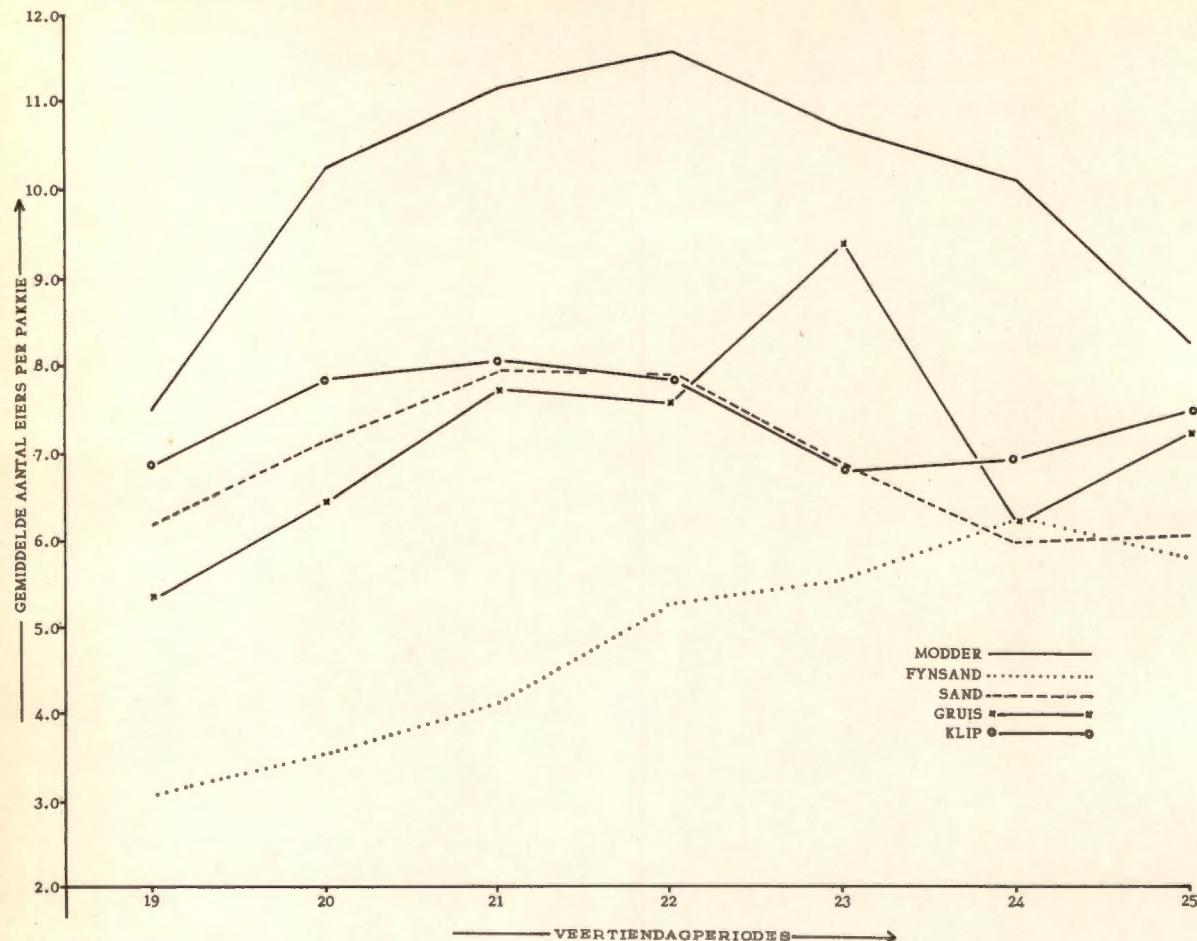
FIGUURE 12 BULINUS (BULINUS) TROPICUS: DIE GEMIDDELDE AANTAL EIERPAKKIES PER SLAK PER DAG VIR VEERTIENDAGPERIODES 19 - 25



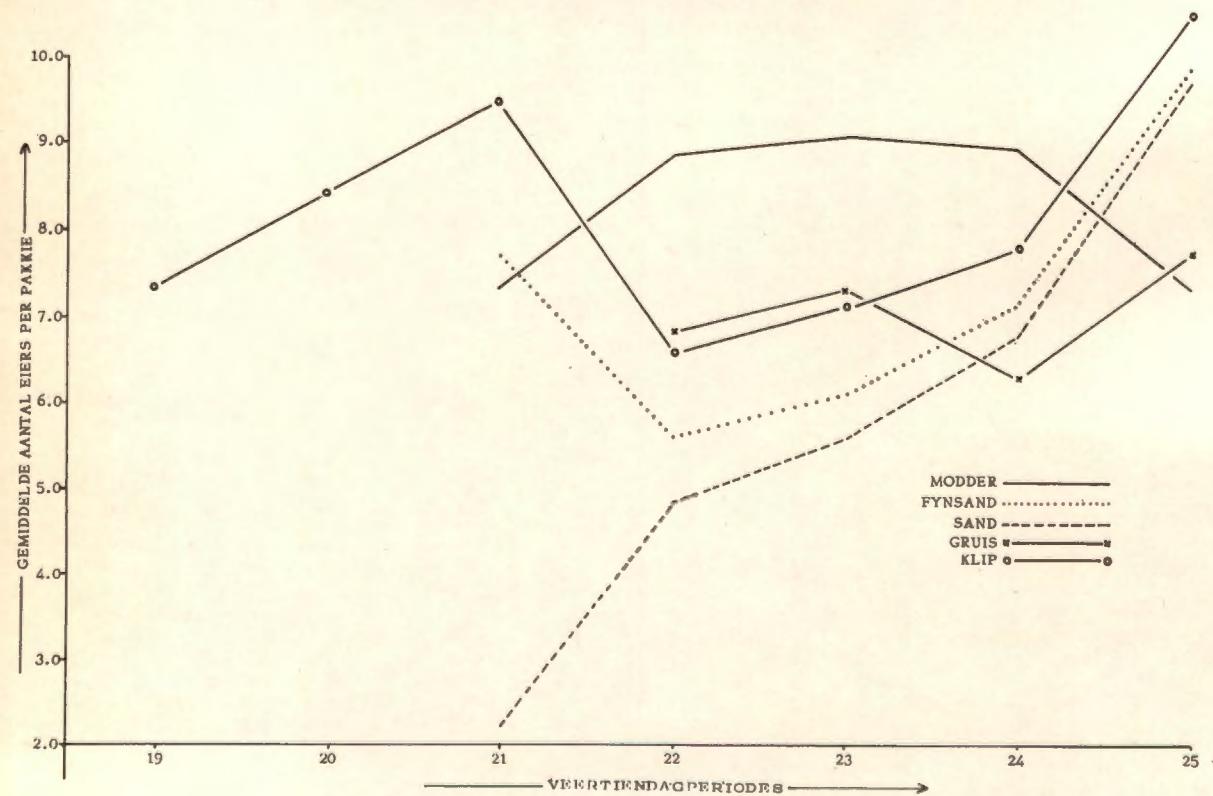
aangeteken teenoor 129 vir B. (B.) tropicus. Die lg. spesie het egter, in teenstelling met my bevinding, by al die temperature eerste begin eiers produseer. Beide spesies het by die konstante temperatuur veel vroeër begin eiers lê as in die huidige ondersoek. By 'n konstante temperatuur van 18°C bv., het B. (B.) tropicus in die vierde en L. natalensis in die seconde veertiendagperiode begin eiers lê. Schiff (1964a) het gevind dat B. (P.) globosus in die elfde periode begin eiers lê het by 'n konstante temperatuur van 18°C ; B. (P.) globosus se hoogste m_x -waarde was egter net 11.7 by daardie temperatuur.

'n Merkwaardige aspek van die eierproduksie van die twee spesies in die riviermodelletjie, onder die toestande van die huidige ondersoek, was dat die voortplantingskoers blykbaar op twee maniere gereguleer is. In die geval van B. (B.) tropicus was daar 'n merkbare ooreenkoms tussen die aantal eierpakkies per slak per dag (fig. 12) en die m_x -waardes (fig. 10). Trouens, as figuur 12 i.p.v. figuur 10 gebruik sou word om die volgorde van sukses op die verskillende substrata te meet, sou feitlik dieselfde resultate verkry word as met die m_x -waardes, nl. $F_s > S > M > K > G$. As egter die gemiddelde aantal eiers per pakkie vir elke periode (fig. 14) vergelyk word met die m_x -waardes (fig. 10), is daar geen waarneembare verband nie. Die eierproduksie van B. (B.) tropicus in terme van aantal eiers per slak per veertiendagperiode het dus grootliks berus op die gemiddelde aantal eierpakkies per slak vir elke periode en nie soseer op die aantal eiers per pakkie nie.

FIGUUR 13 LYMNAEA NATALENSIS: GEMIDDELDE AANTAL EIERS PER PAKKIE
VIR VEERTIENDAGPERIODES 19 - 25



FIGUUR 14 BULINUS (BULINUS) TROPICUS: GEMIDDELDE AANTAL EIERS PER
PAKKIE VIR VEERTIENDAGPERIODES 19 - 25



Met L. natalensis was die saak enigsins anders gesteld. Beide die gemiddelde aantal eierpakkies per slak (fig. 11) en die gemiddelde aantal eiers per pakkie (fig. 13) het 'n invloed gehad in die daarstelling van die m_x -kurwes. Waar die aantal eierpakkies per slak (fig. 11) en die aantal eiers per pakkie (fig. 13) gelyktydig 'n maksimum bereik het, soos in die geval van die moddergroep by periode 22, vertoon die m_x -kromme ook sy hoogste waarde. Dieselfde geld vir die fynsandgroep wat pieke bereik het (figure 9, 11 en 13) by periode 24. In die geval van die sand- en klipgroepe is L. natalensis se eiers-per-pakkie maksimum (fig. 13) by periodes 21 en 22 aangeteken, maar die eierpakkies-per-slak maksimum eers by periode 24. Die gevolg hiervan was dat, vir die klip- en sandgroepe, maksimum m_x -waardes by die intermediêre periode 23 geregistreer is. By die gruisgroep was dit net andersom, want hul eiers-per-pakkiepiek (fig. 13) is eers by periode 25 aangeteken, terwyl die eierpakkies-per-slak-piek reeds by periode 22 voorgekom het. Die eierpakkies-per-slak-waarde het egter weinig verminder na periode 25 toe sodat die getal eiers per pakkie in hierdie geval die deurslaggewende faktor was wat die m_x -kromme sy hoogste waarde by periode 24 besorg het (fig. 9).

In die geval van B. (B.) tropicus dus, was die gemiddelde aantal eierpakkies per slak per dag die bepalende faktor in die daarstelling van 'n m_x -kromme, wat by L. natalensis berus het op min of meer gelyke invloede van eiers per pakkie en eierpakkies per slak.

Lymnaea natalensis het hoogstens sowat 0.56 eierpakkies per slak per dag geproduseer (fig. 11, moddergroep by periode

22). Dit wil sê, die gemiddelde slak kon hoogstens elke tweede dag 'n eierpakkie voortbring; B. (B.) tropicus daarinteen, kon tot 0.98 eierpakkies per slak per dag voortbring (fig. 12, fynsandgroep by periode 24). Aangesien dit 'n gemiddelde waarde is, is dit nie onmoontlik dat sommige slakke van daardie groep selfs een pakkie per slak per dag by periode 24 geproduceer het nie. Aan die ander kant het L. natalensis meer eiers per pakkie voortgebring (fig. 13, moddergroep by periode 22) as B. (B.) tropicus (fig. 14, klipgroep by periode 15). Stiglingh (1966) het in natuurlike habitatte gemiddelde aantalle van 13 en 16 eiers per pakkie getel vir B. (B.) tropicus. As dit vergelyk word met waardes wat tydens my ondersoek verkry is, moet afgelei word dat B. (B.) tropicus in die riviermodelletjie onder ongunstiger toestande geleef het as in die natuurlike habitatte soos deur Stiglingh (1966) ondersoek.

Wright (1960) het onder laboratoriumtoestande 'n maksimum van 6.01 eiers per pakkie aangeteken vir B. forskali. Hierdie syfer is nader aan my waardes vir B. (B.) tropicus as dié vir L. natalensis. Wright (1966) het ook gevind dat die aantal eiers per pakkie by B. forskali eers met die groei van die slakte toeneem en daarna weer afneem. Dit is in ooreenstemming met die huidige bevindinge vir L. natalensis. Gaud (1956) toon aan dat B. truncatus, onderworpe aan wisselende seisoenstoestande, soos die slakke in die huidige ondersoek, 'n grootste gemiddelde van 11.4 eiers per pakkie gelewer het en 'n maksimum van 1.04 pakkies per slak per dag. Hierdie twee pieke was nie gesinkroniseerd nie, maar het 'n maand na mekaar voorgekom, soos wat meestal die geval vir L. natalensis in die riviermodelletjie

was. Die grootste gemiddelde aantal eiers per slak per periode (m_x) was 131.6 vir B. truncatus. Dit is veel meer as wat deur my vir óf L. natalensis óf B. (B.) tropicus aangeteken is. Die m_x -maksimum van B. truncatus was gesinkroniseer met die piek van die aantal eierpakkies per slak en nie met dié van die aantal eiers per pakkie nie. Dit stem dus eerder ooreen met die eierproduksiepatroon soos in hierdie ondersoek vir B. (B.) tropicus vasgestel is.

Sturrock (1965) het gevind dat Biomphalaria angulosa Mandahl-Barth 'n maksimum eierproduksie van 180 eiers per slak per veertiendae (m_x) kan bereik. Hy het 'n gemiddelde van 10.24 eiers per pakkie aangeteken en 'n positiewe korrelasie tussen aantal eiers per pakkie en die grootte van die slakke vasgestel. Dit impliseer dat die aantal eiers per pakkie waarskynlik 'n belangrike rol gespeel het in die vermeerdering van die aantal eiers per slak.

Dit wil dus voorkom asof daar by varswaterslakke minstens twee maniere is waarop die eierproduksie kan toeneem: Eerstens kan die aantal eierpakkies per slak vermeerder met die ouderdom terwyl die aantal eiers per pakkie redelik konstant bly, soos in die geval van B. (B.) tropicus en moontlik ook B. truncatus. Tweedens kan daar tegelykertyd ook 'n ewe belangrike toename wees in aantal eiers per pakkie soos by L. natalensis en waarskynlik ook B. forskali en B. angulosa. 'n Derde manier, nl. dat die aantal eierpakkies konstant bly, maar dat daar 'n toename in die aantal eiers per pakkie is, is teoreties nie uitgesluit nie.

- 3.23 Die proporsionele eierkromme (V_x), die netto voortplantingsyfer (R_c) en die gemiddelde kohortgenerasie-duur (T_c)

Indien beide oorlewing en eierproduksie gebruik word om die sukses van die slakgroepe op die verskillende substrata te bepaal, is dit in sommige gevalle moeilik om tot 'n slot-som te kom. Die twee waardes l_x en m_x het nl., veral wat B. (B.) tropicus aanbetrif, nie dieselfde volgordes gegee nie. Die oplossing van die probleem lê in die gebruik van die so-genaamde proporsionele eierkrommes of V_x -waardes wat bereken word op grond van eierproduksie sowel as oorlewing. Volgens definisie is

$$V_x = l_x m_x \quad \text{vir elke periode.}$$

Die proporsionele eierkromme kom in wese daarop neer dat elke groep se geboortesyfer vir elke periode met die ooreenstemmende sterftesyfer gepenaliseer word, want die oorlewing-syfer is die komplement van die sterftesyfer:

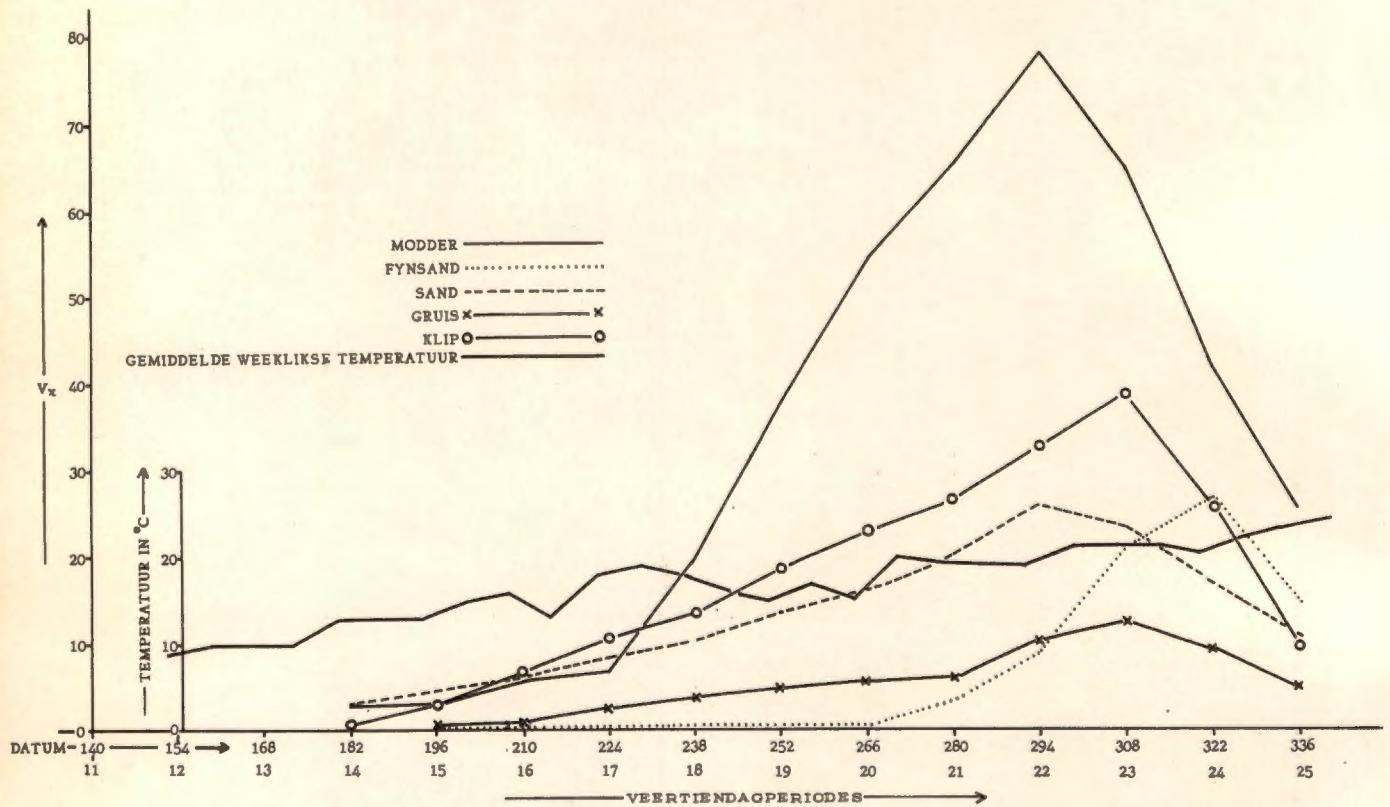
$$(l_x + d_x) = 1$$

Waar d_x = die proporsie individue reeds dood aan die begin van veertiendagperiode x .

(Uit 'n waarskynlikheidsoogpunt gesien is l_x dus die kans wat 'n slak ten tye van ouderdom nul het om te leef tot by ouderdom x).

Die V_x -krommes van die slakgroepe is uiteengesit in figuur 15 vir L. natalensis en in figuur 16 vir B. (B.) tropicus.

FIGUUR 15 DIE V_x-KROMMES VAN LYMNAEA NATALENSIS OP DIE VYF SUBSTRATA



FIGUUR 16 DIE V_x-KROMMES VAN BULINUS (BULINUS) TROPICUS OP DIE VYF SUBSTRATA

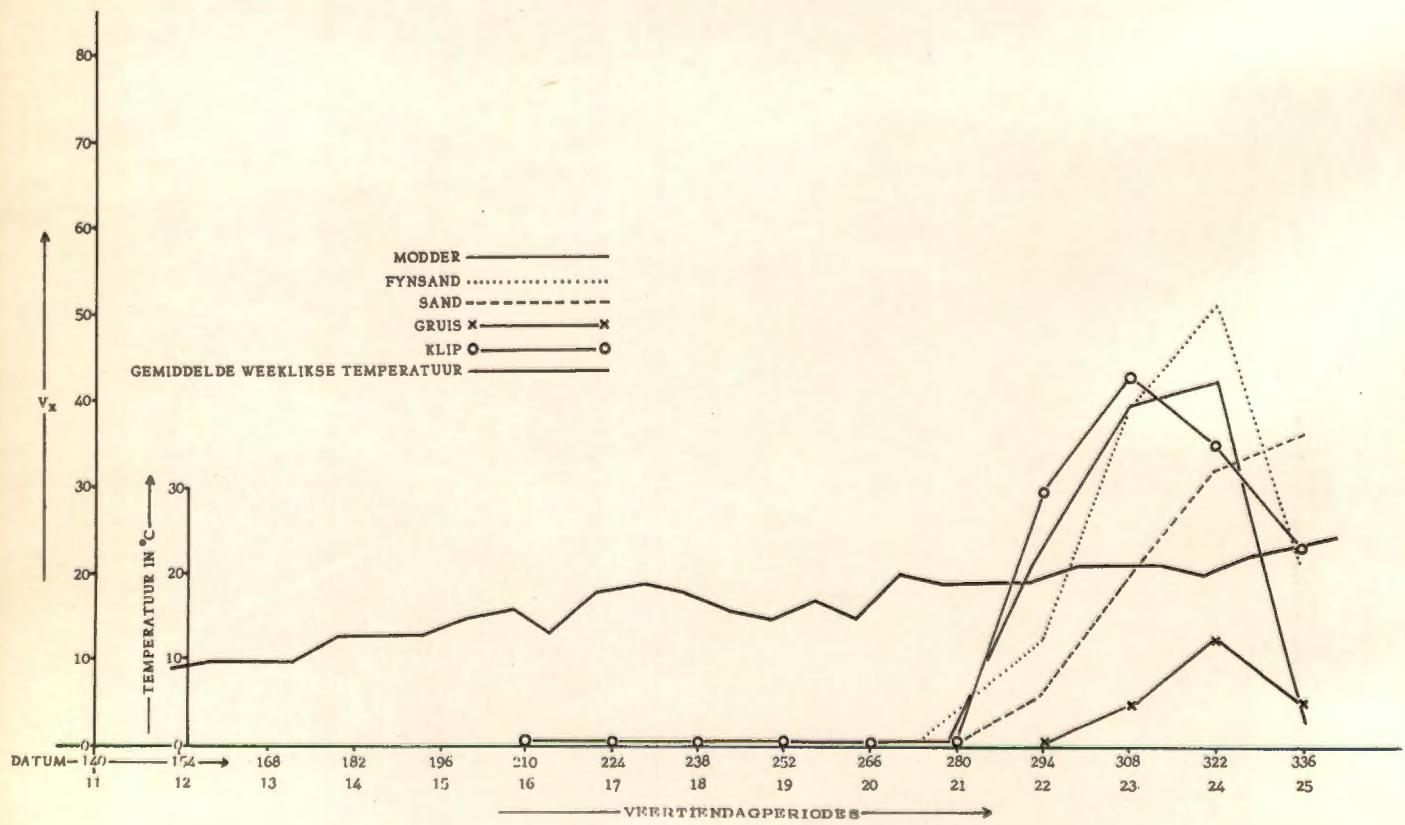


Figure 15 en 16 is dan eintlik 'n samevatting van onderskeidelik figure 7 en 9 vir L. natalensis en figure 8 en 10 vir B. (B.) tropicus. Waar die m_x -waardes nul is, is die V_x -waardes ook nul. Die V_x -krommes neem eers vorm aan nadat die eierproduksie begin het. Uit figuur 13 kan gesien word dat die eksperiment, 'n kort tydjie voordat L. natalensis se V_x -krommes buitendien na nul sou teruggekeer het a.g.v. 'n oorlewingssyfer nul, gestaak is. Minstens twee van die B. (B.) tropicus- groepe nl. die sand- en klipgroepe sou waarskynlik nog etlike periodes na beëindiging van die proef geleef het alvorens hulle die oorlewingssyfer nul sou bereik het. Hieruit sou dan verkeerdelik afgelei kon word dat die sandgroep moontlik die beste van die vyf tropicusgroepe was. Dit is egter so dat die tydsfaktor wel deeglik in ag geneem is by die daarstelling van die beginsels waarop r_c berus, soos verduidelik sal word in die latere bespreking van T_c . Ooreenkomsdiglik is daar in die huidige proewe van die veronderstelling uitgegaan dat 'n bepaalde tyd aan al tien die slakgroepe gegun sou word om te vermeerder op die verskillende substrata waarna die eksperiment gestaak sou word. Dit is nl. vooraf besluit om op te hou met die proef sodra dit duidelik word dat die meerderheid van die groepe se V_x -krommes reeds maksima bereik het.

Die totale oppervlak onder die V_x -kromme, dit is die netto voortplantingskoers (R_c), bied 'n gerieflike manier om die V_x -waardes vir die opeenvolgende veertiendagperiodes saam te vat:

$$R_c = \sum V_x$$

Die R_c -waardes van die tien slakgroepe is in tabel 31 uiteengesit.

TABEL 31 Die netto voortplantingskoerse (R_c) van die groepe slakke op die verskillende substrata

Spesie	Slakgroepe volgens substrata				
	modder	fynsand	sand	gruis	klip
<u>Lymnaea natalensis</u>	403.96	75.60	155.71	59.26	206.32
<u>Bulinus (Bulinus) tropicus</u>	110.18	128.34	95.19	23.08	132.23

Na aanleiding van tabel 31 kan die volgende suksesreeke saamgestel word:

L. natalensis : M > K > S > Fs > G

B. (B.) tropicus: K > Fs > M > S > G

In die geval van L. natalensis is daar 'n merkwaardige ooreenstemming tussen die $1x$ -, m_x - en V_x -volgorde. Slegs die gruis- en fynsandgroepe se volgorde is in die m_x -reeks andersom as in die ander twee reekse. Vir B. (B.) tropicus wyk die m_x -volgorde af van die ander twee en dit kan moontlik toegeskryf word aan die kort voortplantingsperiode van die tropicus-groepe.

Die belangrikste afleiding wat uit tabel 31 gemaak kan word is dat B. (B.) tropicus blybaar minder sensitief vir verskille in die substratum was as L. natalensis. Die onderskeie natalensis-groepe se V_x -krommes en R_c -waardes verskil duidelik van mekaar, behalwe moontlik in die geval van die

fynsand- en gruisgroepe. By die tropicusgroepe was daar slegs tussen die gruisgroep aan die een kant, en die ander vier groepe aan die ander kant, 'n baie groot verskil.

In die berekening van R_c is gebruik gemaak van die oorlewingsyfer en die eierproduksie, maar die tyd wat die slakke geneem het om wasdom te bereik is buite rekening gelaat. Hierdie leemte is gevul deur die gemiddelde kohortgenerasieduur (T_c) te bereken. Volgens definisie is T_c die gemiddelde aantal veertiendagperiodes wat verloop vanaf die geboorte van 'n ouderdomsgroep tot en met daardie tydstip wat met die gemiddelde waarde van hul V_x -kromme ooreenstem.

$$T_c = \frac{\sum V_x^x}{\sum V_x}$$

Hervolgens sal dié slakgroep met die laagste T_c die beste kan sorg vir die voortbestaan van die spesie omdat die minste tyd verloop tussen hul geboortedatum en hul voortplantingsperiode.

Die gemiddelde kohortgenerasieduur van die tien slakgroepe is uiteengesit in tabel 32.

TABEL 32 Die gemiddelde kohortgenerasieduur (T_c) in veertiendag-periodes van elk van die tien slakgroepe

Spesie	Slakgroepe volgens substrata				
	modder	fynsand	sand	gruis	klip
<u>Lymnaea natalensis</u>	20.8774	22.9067	20.4006	21.2149	20.6331
<u>Bulinus (B.) tropicus</u>	22.6973	23.0728	23.5034	23.5061	22.8599

As tabel 32 se gegewens in ag geneem word, is die R_c -waardes in tabel 31 nie meer so maklik teen mekaar op te weeg nie. Vir L. natalensis bv., was die moddergroep se R_c -waardes hoër as dié van die sandgroep, maar die sandgroep het weer die kleinste T_c -waarde gehad. Dit is duidelik dat beide die netto voortplantingsyfer en die gemiddelde kohort-generasieduur betrek moet word by die bepaling van die mate van sukses wat die slakke op die substrata behaal het. Dit is gedoen deur die vermoë om te vermeerder (r_c) te bereken. In die berekening van r_c word die R_c -waardes proporsioneel verminder as T_c groter (nadeliger vir voortbestaan) is.

$$r_c = \frac{\ln R_c}{T_c}$$

3.24 Die vermoë om te vermeerder (r_c) en die bepaalde voortplantingskoers (λ_c) van elk van die tien slakgroepe

Die mate van sukses wat L. natalensis en B. (B.) tropicus behaal het op die verskillende substrata, neem in terme van r_c 'n finale vorm aan. Dit kom daarop neer dat die oorspronklike geboortesyfer (m_x) eers met die oorlewingsyfer (l_x) gekorrigeer is en daarna met die gemiddelde kohort-generasieduur (T_c). In die voorafgaande gedeeltes is daarop gewys dat die samestelling van 'n suksesvolgorde op grond van slegs een bevolkingstatistiek soos l_x , weerspreek kan word deur dié van 'n ander waarde soos m_x . Dit sou dus foutief wees om die een of ander van die tien slakgroepe as meer suksesvol te bestempel bloot op grond van een van die kompo-

nente van r_c . Die vermoë om te vermeerder is 'n omvattende bevolkingstatistiek en as sodanig is dit die enigste gebalanserde maatstaf van bevolkingsgroei. Die finale beslissing moet dus gegrond wees op r_c en nie op λ_x , m_x , V_x , R_c of T_c nie, want dan sou die hele sintese van die begrip "vermoë om te vermeerder" omvergewerp word.

Die vermeerderingsvermoë en bepaalde voortplantingskoers van L. natalensis en B. (B.) tropicus op die verskillende substrata is bereken soos tevore beskryf (sien 2.9) en is uiteengesit in tabel 33.

TABEL 33 Lymnaea natalensis en B. (B.) tropicus se r_c -en λ_c -waardes op die verskillende substrata

Spesies	Item	Slakgroepe volgens substrata				
		Modder	Fynsand	Sand	Gruis	Klip
<u>Lymnaea natalensis</u>	r_c	0.2875	0.1888	0.2474	0.1924	0.2583
	λ_c	1.333	1.208	1.280	1.213	1.295
<u>Bulinus (Bulinus) tropicus</u>	r_c	0.2072	0.2104	0.1938	0.1335	0.2137
	λ_c	1.230	1.234	1.214	1.143	1.238

Na aanleiding van tabel 35 kan die suksesvolgordes van die twee spesies in terme van vermeerderingsvermoë soos volg neergeskryf word:

Lymnaea natalensis: M > K > S > G > Fs

Bulinus (B.) tropicus: K > Fs > M > S > G

Dit blyk dan dat die r_c -volgorde van die L. natalensis-groep hoofsaaklik ooreenstem met hul m_x -volgorde, terwyl

B. (B.) tropicus se r_c -volgorde weer ooreenstem met die l_x -volgorde van daardie spesie. In die eersgenoemde geval was eierproduksie klaarblyklik die bepalende faktor in die onderlinge verhoudings van die r_c -waardes en in die geval van B. (B.) tropicus was uit die oorlewingsyfer.

Ten opsigte van die r_c -waardes van L. natalensis is die verskille tussen die groepe meestal duidelik omlyn. Die verskille tussen die r_c -waardes van die onderskeie natalensis-groepe is in tabel 34 aangegee. Hierdie gegewens is verkry deur r_c van bv. die klipgroep af te trek van r_c van die moddergroep, die teken (+ of -) van die antwoord te ignoreer en die syfer in te vul in tabel 34 in die kolom getitel "klip" waar dit die ry getitel "modder" ontmoet. Die mate waarmee enige twee van die natalensis-groepe se r_c -waardes van mekaar verskil, kan dus direk uit tabel 34 afgelees word.

TABEL 34 Lymnaea natalensis: Die verskille tussen die r_c -waardes van die vyf groepe

	Slakgroepe volgens substrata →				
	Modder	Klip	Sand	Gruis	Fynsand
Modder	0.0000	0.0292	0.0401	0.0951	0.0987
Klip	0.0292	0.0000	0.0109	0.0659	0.0695
Sand	0.0401	0.0109	0.0000	0.0550	0.0586
Gruis	0.0951	0.0659	0.0550	0.0000	0.0036
Fynsand	0.0987	0.0695	0.0586	0.0036	0.0000

Die grootste verskil is vanselfsprekend tussen die modder- en fynsandgroepe en die kleinste verskil kom voor tussen die gruis- en fynsandgroepe. By die interpretasie van hierdie verskille (en dus ook van die r_c -volgordes) moet

noodwendig besluit word wanneer die verskille so klein is dat dit betekenisloos raak. Die enigste presiese metode om die betekenisvolheid, al dan nie, van hierdie verskille te bepaal vereis 'n voorkennis van die variasie van r_c binne elke slakgroep. Uit die aard van die saak was dit nie moontlik om die parametriese waardes van r_c , d.w.s. die r_c -waarde van elke individu in elke groep in die proef, te bepaal nie.

De Witt (1954, aangehaal uit Laughlin, 1965) toon aan dat die r_m -waardes van die individue uit groepe van Physa gyrina Say om 'n gemiddeld van 0.6916 kan variëer tussen 0.4298 en 0.8064. Ongelukkig beskik ek nie oor genoegsame gegewens uit De Witt se werk om betroubaarheidsgrense vir P. gyrina se r_m -waardes te bereken en op my resultate vir L. natalensis en B. (B.) tropicus van toepassing te maak nie. Hierdie toedrag van sake dwing my dus om met 'n arbitrière skatting van die betekenisvolheid, al dan nie, van die verskille in r_c te volstaan. Dit is gevoleglik besluit om geen waarde te heg aan verskille kleiner as 0.01 nie. Volgens hierdie kriterium vertoon slegs die fynsand- en gruisgroepe van L. natalensis geen noemenswaardige onderlinge verskil in r_c -waardes nie.

Die r_c -volgorde van L. natalensis lees dan:

$$M > K > S > G \approx Fs$$

Die verskille in r_c -waardes van die verskillende B. (B.) tropicus-groepe is in tabel 35 aangegee. Hierdie tabel is op dieselfde manier as tabel 34 opgestel.

TABEL 35 Bulinus (B.) tropicus: Verskille tussen die r_c -waardes van die vyf groepe

	Slakgroepe volgens substrata →				
	Klip	Fynsand	Modder	Sand	Gruis
Klip	0.0000	0.0033	0.0065	0.0199	0.0802
Fynsand	0.0033	0.0000	0.0032	0.0166	0.0769
Modder	0.0065	0.0032	0.0000	0.0134	0.0737
Sand	0.0199	0.0166	0.0134	0.0000	0.0603
Gruis	0.0802	0.0769	0.0737	0.0603	0.0000

In ooreenstemming met die reeds aanvaarde kriterium vir betekenisvolheid kan uit bestaande tabel slegs tussen die volgende tropicus-groepe betekenisvolle verskille in r_c -waardes afgelees word: Tussen die sandgroep en elk van die ander vier groepe en tussen die gruisgroep en elk van die ander vier. Die r_c -volgorde van B. (B.) tropicus behoort dus soos volg te lees:

$$K \approx F_s \approx M > S > G$$

Die grootste verskil (0.0802) tussen enige twee van die tropicus-groepe se r_c -waardes is egter nog kleiner as die grootste verskil (0.0987) tussen enige twee van die natalensis-groepe se r_c -waardes. Dit blyk hieruit en soos elders afgelei uit die R_c -waardes, dat B. (B.) tropicus nie so baie as L. natalensis geaffekteer is deur verskille in die substratum nie.

Die r_c -waardes van L. natalensis was gemiddeld hoër as dié van B. (B.) tropicus (0.2349 teenoor 0.1917). Dit kan teruggevoer word na die gemiddeld groter T_c -waardes (23.13

teenoor 21.21) en kleiner R_c -waardes (97.80 teenoor 180.17) van B. (B.) tropicus. Die gemiddeld kleiner R_c -waardes van B. (B.) tropicus kan waarskynlik gewyt word aan hul korter voortplantingsperiode en die feit dat hul mortaliteit min of meer reglynig toegeneem het, in teenstelling met L. natalensis waarvan die mortaliteit feitlik deurgaans laag was en eers aan die einde van die proef vinnig toegeneem het.

Uit die finale r_c -volgordes is dit duidelik dat die mate van sukses van die verskillende groepe van beide spesies nie korreleerbaar is met kleinerwordende of groterwordende partikelgroottes van die substrata nie. Vir L. natalensis was die twee uiterstes, klip en modder, amper ewe voordelig en in die geval van B. (B.) tropicus was daar weinig verskil tussen die voordeligheid van klip, modder en fynsand.

'n Afleiding wat gemaak kan word uit die r_c -waardes as sulks is dat albei spesies in staat is om voort te bestaan onder die omstandighede wat geheers het in die riviermodelletjie. Al tien die slakgroepe se r_c -waardes was groter as nul en hul bepaalde vermeerderingskoerse was gevolglik groter as een, ongeag die substrata waarop hul geleef het. Die eienskappe van λ_c is sodanig dat 'n bevolking groei as $\lambda_c > 1$, staties is as $\lambda_c = 1$ en aan die uitsterf is as $\lambda_c < 1$. Verder is dit so dat λ_c ekwivalent is aan R_c as die tydseenhede waarin R_c gemeet is gelyk is aan die gemiddelde kohortgenerasieduur:

$$\lambda_c = e^{r_c t}$$

$$R_c = e^{r_c T_c}$$

$$\text{As } T_c = t, \text{ is } \lambda_c = R_c$$

In die berekening van λ_c word $t = 1$ gestel en dan is $\lambda_c = \text{antiln } r_c$. Dit gee dan die gemiddelde vermeerderingskoers per individu per periode. Lymnaea natalensis se moddergroep sou bv. tydens die groep se gemiddelde ouderdomsgroepgenerasieduur oorsprong gegee het aan $(30)[(1.33)^{20.88}] = 11590$ nasate as die eiers in die poele gevlaat is.

Andrewartha en Birch (1954) verkies om met λ_c te werk omdat dit 'n makliker verstaanbare en meer direk toepasbare waarde as r_c is. In die huidige proewe sou die gebruik van λ_c maar tot dieselfde gevolgtrekkings lei as wat reeds gemaak is m.b.v. r_c .

3.25 Die mate waarin die voorwaardes vir die bepaling van r_c nagekom is tydens die proef en 'n moontlike verklaring vir die onderskeie r_c -waardes

In die bespreking van r_c se afleiding en eienskappe (sien 2.9) is daar ook melding gemaak van die voorwaardes waaronder r_c eksperimenteel bepaal behoort te word (bl. 39). Aler 'n rede gesoek word vir die besondere r_c -waardes en suksesvolgordes wat gemeet is, moet daar eers besluit word of die voorwaardes vir die bepaling van r_c nagekom is tydens die proef.

Een voorwaarde vir die bepaling van r_c lui dat ander diere van dieselfde spesie in optimale hoeveelhede teenwoordig moet wees. Dit beteken dat die slakdigtheid in die poele van die riviermodelletjie sodanig moes wees dat dit 'n mak-

simale voortplantingskoers in die hand sou werk sonder dat die slakke op enige wyse deur hul getalsterkte nadelig beïnvloed sou word. Myns insiens is daar aan hierdie voorwaarde voldoen, want die slakke is aangehou by 'n digtheid van minder as een per liter water (sien bl. 75).

'n Tweede voorwaarde stel dat ander diersoorte uit die eksperiment gehou moet word. Dit is vanselfsprekend dat daar nie in 'n eksperimentele habitat soos die riviermodelletjie aan hierdie vereiste voldoen kan word nie. Die voorwaarde is deels nagekom deur diere wat moontlik die slakke kon skaad, uit die riviermodelletjie uit te hou en deur die twee slakspesies in afsonderlike poele te huisves. Op hierdie manier is daar gesorg dat die slakke glad nie, of slegs op 'n voordelewyse, beïnvloed is deur die ander diere in die eksperimentele habitat. As die slakke nie voordelig beïnvloed is deur die ander fauna nie, is die voorwaarde vir die bepaling van r_c vir alle praktiese doeleinades nagekom. Indien die slakke wel voordelig beïnvloed is deur die ander fauna, moet ons volstaan met die gevolgtrekking dat die gemete r_c -waardes moontlik ietwat groter is as wat dit behoort te wees. Dit beteken egter nie dat die r_c -waardes van die onderskeie slakgroepe verskillend beïnvloed is nie, aangesien die ander diere redelik homogeen in die riviermodelletjie versprei was.

Die derde vereiste vir die meet van r_c is dat lewensruimte optimaal behoort te wees. Myns insiens het die lewensruimte van L. natalensis en B. (B.) tropicus in die riviermodelletjie bestaan uit twee komponente, nl. die oppervlaktes waar teen of waarop hulle beweeg het en die volume water wat tot

hul beskikking was. Dit is reeds besluit dat die volume water waarskynlik optimaal was tydens die proef. Die oppervlaktes kan in vier verdeel word, nl. die wateroppervlak, die wande van die poele, die substrata en die waterplante op die muddersubstrata. Daar is geen voorkennis tot my beskikking waarvolgens direk geoordeel kan word of die slakke optimale ruimte in terme van bg. oppervlaktes gehad het nie, maar indirek kan daar tog 'n gevolgtrekking in hierdie verband gemaak word: Moontlike redes waarom die oppervlaktes suboptimaal kon gewees het sluit o.a. in dat dit onvoldoende beweegruimte, plek om eiers te lê of oppervlakte vir algegroei kon verskaf het. Myns insiens was egter nie een van die slakgroepe in die riviermodelletjie onderhewig aan bg. beperkings nie.

Die vierde en laaste voorwaarde vir die bepaling van r_c is dat die hoeveelheid voedsel optimaal moet wees. Dit was die geval in die riviermodelletjie want die slakke het nie naastenby al die mikroflora, beskikbaar in enige besondere poel, verbruik nie.

Die enigste faktore, in terme van die vier omgewingskomponente (sien 2.9, bl. 39), wat dus kon veroorsaak het dat die vyf groepe van elke slakspesie verskillende r_c -waardes gehad het, was die klimaat en gehalte van die voedsel. Dit is reeds besluit dat die klimaat vir al tien slakgroepe in die proef dieselfde was (sien 3.11 tot 3.18). Die verklaring vir die besondere r_c -volgordes soos gemeet vir L. natalensis en B. (B.) tropicus, moet dus gesoek word in die gehalte van die voedsel wat in die verskillende poele beskikbaar was.

Daar is reeds op gewys dat die mikroflora-verskeidenheid rede-lik homogeen was op die verskillende poele se wande, maar dat dit grootliks gewissel het op die verskillende substrata (sien 3.193). Trouens, as die substrata neergeskryf word in volgorde van mikroflora-verskeidenheid wat op elkeen gevind is, nl. $M > K > S > G > Fs$, tref dit dadelik dat hierdie volgorde feit-lik identies is aan die r_c -volgorde van L. natalensis ($M > K > S > G \approx Fs$). Daar is egter geen ooglopende verband met B. (B.) tropicus se r_c -volgorde, $K \approx Fs \approx M > S > G$, nie. Ek kom dus tot die gevolgtrekking dat die r_c -volgorde van L. natalensis moontlik toe te skryf is aan die verskille in voedselver-skeidenheid op die onderskeie substrata, maar dat B. (B.) tropicus nie op 'n herkenbare wyse deur hierdie verskille in voedselgehalte geaffekteer is nie. Uit die voorafgaande is dit nie duidelik waarom B. (B.) tropicus se gruisgroep soveel swak-ker as die ander vier groepe gevaaar het nie.

As aanvaar word dat die verskille in mikroflora-verskei-denheid op die onderskeie substrata verantwoordelik was vir die besondere r_c -waardes van L. natalensis, ontstaan die vraag of die verskille in mikroflora-samestelling alleenlik aan die verskil in substraattipes toegeskryf kan word en of dit ook deur ander faktore in die hand gwerk is. Hieroor kan uit die beskikbare resultate geen uitsluitsel gegee word nie. Dit mag wees dat die lagie bodemneerslag wat gedurig gevorm het en gereeld verwyder is, by die saak betrokke was, want op elke substraattipe het dit 'n ander voorkoms aangeneem. Op die modder was die bodemneerslag moeilik te onderskei, in die poele met klip het dit tussen die klippe versamel, op die gruis het dit 'n diskontinue lagie gevorm en op die twee

tipes sand 'n aaneenlopende lagie. Dit het reeds tydens die proef duidelik geword dat die bodemneerslag sou neig om die verskille in struktuur van die substrata op te hef, maar dit was nie moontlik om die bodemneerslag bv. elke dag te verwijder sonder om die slakke baie te steur in die proses nie.

3.3 GROEIKOERS: VERMEERDERING IN GEWIG

3.31 Die vasstelling van 'n gewigskompensasiefaktor vir L. natalensis en B. (B.) tropicus

Die regressielyne wat die verband tussen die tydsverloop nadat die slakke uit die water gehaal is en hul ooreenstemmende gewigsverlies aangee, is bereken volgens die metode soos onder 2.10 verduidelik.

3.311 Die regressielyn van $(\log \% \text{ gewig})$ op $(\text{sek.} \times 10^{-4})$ vir L. natalensis

$$n = 384$$

$$\Sigma x = 815.3540 (\text{sek.} \times 10^{-4})$$

$$\bar{x} = 2.1233$$

$$\Sigma y = 703.4629 (\log \% \text{ gewig})$$

$$\bar{y} = 1.8319$$

$$\Sigma x^2 = 2501.9471$$

$$\Sigma y^2 = 1292.0557$$

$$\Sigma xy = 1445.5645$$

Die algemene formule vir die regressielyn is

$$y - \bar{y} = b(x - \bar{x})$$

$$\text{of } y = a + b(x - \bar{x})$$

$$\text{waar } a = \bar{y} = 1.8319$$

b is soos volg verkry:

$$\begin{aligned}\sum(x - \bar{x})^2 &= \sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n} \\ &= 2501.9471 - \frac{(815.354)^2}{384} \\ &= 2501.9471 - \frac{664802.1453}{384} \\ &= 2501.9471 - 1731.2556 \\ \sum(x - \bar{x})^2 &= 770.6915\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\sum[y(x - \bar{x})] &= \sum xy - \frac{\sum x \cdot \sum y}{n} \\ &= 1445.5645 - \frac{(815.354)(703.4629)}{384} \\ &= 1445.5645 - \frac{573571.3709}{384} \\ &= 1445.5645 - 1493.6755\end{aligned}$$

$$\sum[y(x - \bar{x})] = -48.1110$$

$$b = \frac{\sum[y(x - \bar{x})]}{\sum(x - \bar{x})^2}$$

$$= \frac{-48.1110}{770.6915}$$

$$\underline{b = -0.0624}$$

$$\begin{aligned}
 y &= 1.8319 + (-0.0624)(x - \bar{x}) \\
 &= 1.8319 + (-0.0624)(x - 2.1233) \\
 &= 1.8319 - 0.0624x + 0.1325 \\
 \underline{y} &= \underline{1.9644 - 0.0624x}
 \end{aligned}$$

Die formule is gekorrigeer om $y = 2.0$ te gee as $x = 0$, m.a.w.
100% gewig by t_0 .

Dit was nodig omdat die E-gewigte te groot geskat is volgens
die liniëre formule (18).

Finale vorm: $y = 2.0 - 0.0624x$ of

$$\log \% \text{ gewig} = 2.0 - 0.0624 (\text{sek. } x 10^{-4})$$

$$\underline{\% \text{ gewig} = \text{antilog} [2.0 - 0.0624 (\text{sek. } x 10^{-4})]}$$

Die regressiekoëffisiënt is soos volg getoets:

$$\begin{aligned}
 \Sigma(y - \bar{y})^2 &= \Sigma y^2 - \frac{(\Sigma y)^2}{n} \\
 &= 1292.0557 - \frac{(703.4629)^2}{384}
 \end{aligned}$$

$$\Sigma(y - \bar{y})^2 = \underline{3.3573}$$

$$\begin{aligned}
 \frac{\{\Sigma[y(x-\bar{x})]\}^2}{\Sigma(x-\bar{x})^2} &= \frac{(-48.1110)^2}{770.6915} \\
 &= \underline{3.0033}
 \end{aligned}$$

Ontleding van die variansie

Item	Som van die vierkante	N	Gemiddelde vierkant
Regressie	3.0033	1	3.0033
Fout	0.3540	382	0.0009267
Totaal	3.3573		

$$t = \sqrt{\frac{3.0033}{0.0009267}}$$

$$= \underline{56.93} \quad 2p << 0.001$$

Die regressiekoëffisiënt b , is dus hoogs betekenisvol.

Die korrelasiekoëffisiënt en standaardfout is soos volg bereken:

$$S_y = \sqrt{\frac{1/n \sum y^2 - \bar{y}^2}{384}} - (1.8319)^2$$

$$\underline{S_y = 0.09419}$$

$$S_x = \sqrt{\frac{1/n \sum x^2 - \bar{x}^2}{384}} - (2.1233)^2$$

$$\underline{S_x = 1.416}$$

$$r = \frac{\frac{1}{n} \sum xy - \bar{x} \bar{y}}{S_x \cdot S_y}$$

$$r = \frac{\frac{1445.4645}{384} - (2.1233)(1.8319)}{(0.09419)(1.416)}$$

$$r = -0.9404 \quad 2\alpha << 0.001$$

r is die korrelasiekoëffisiënt.

$$\text{Die standaardfout } S_E = S_y \sqrt{1 - r^2}$$

$$= (0.09419) (0.34117)$$

$$S_E = 0.03213 \text{ vir log \% gewig}$$

$$\text{vir \% gewig is } S_E = \text{antilog } 0.03213$$

$$S_E = 1.076\%$$

Foutgrense wat by $p = 0.003$ oorskry sal word:

$$3 S_E = 3.228\%$$

3.312 Die regressielyn van (log \% gewig) op (sek. $\times 10^{-4}$)
vir B. (B.) tropicus

Die regressielyn vir B. (B.) tropicus se gewigsverlies
by uitdroging is op dieselfde wyse as vir L. natalensis be-
reken. (sien bylae, tabel b16, bl. 222).

Die finale vorm is

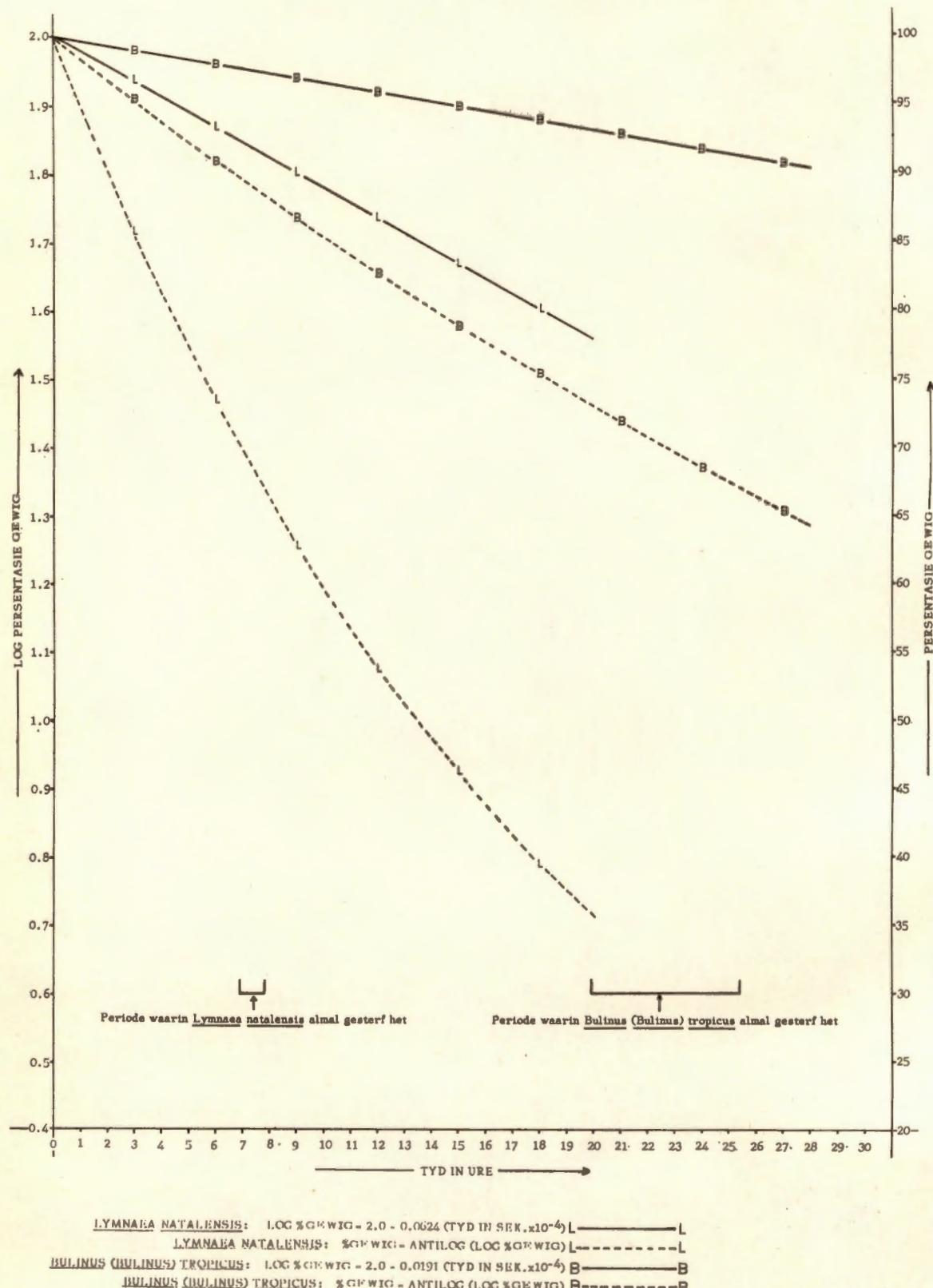
$$y = 2.0 - 0.0191x$$

$$\text{log \% gewig} = 2.0 - 0.0191 (\text{t in sek. } \times 10^{-4})$$

Die regressiekoëffisiënt b is hoogs betekenisvol by $2p << .001$

Die korrelasiekoëffisiënt: $r = -0.8331$

FIGUUR 17 REGRESSIELYNE VAN LOG %GEWIG EN %GEWIG OP TYD VIR
LYMNAEA NATALENSIS EN BULINUS (BULINUS) TROPICUS
TYDENS UITDROGING IN DIE LABORATORIUM



Dit het betekenisvol verskil van 0 by $2\alpha < 0.001$.

Die standaardfout: $S_E = 0.0323$

antilog $S_E = 1.077\%$

3 antilog $S_E = 3.231\%$

3.313 Vergelyking van die twee slakspesies se uitdrogingskoerse

Die "standaardfout" wat prakties bepaal is, was vir L. natalensis 4.38% en vir B. (B.) tropicus 2.41%. Daar is besluit om 'n fout van 4% tot 5% vir die hele metode te aanvaar met inbegrip van 'n slak se variasie in gewig oor 16 uur.

Die regressielyne is grafies voorgestel in figuur 17: B. (B.) tropicus was in staat om langer buite die water te leef as L. natalensis en het ook stadiger uitgedroog. Beide spesies het egter begin sterf nadat ongeveer 30% van hul t_0 -gewigte verlore gegaan het. By $21^\circ C$ tot $27^\circ C$ en 35% tot 40% vogtigheid het L. natalensis en B. (B.) tropicus onderskeidelik, binne 7 tot 8 ure en 20 tot 25 ure hierdie kritiese gewig bereik. Lynch (1966) het gevind dat Lymnaea tomentosa Pfeiffer sterf sodra gemiddeld 40% van die liggaamsgewig tydens uitdroging by $30^\circ C$ en 89% relatiewe vogtigheid verlore gaan het. Dieselfde outeur het ook gevind dat 'n periode van verminderde gewigsverlies intree net voordat die slakte sterf. Hy het egter sy slakke met 10-minute intervalle geweeg, terwyl van halfuur-intervalle in die huidige ondersoek gebruik gemaak is. So 'n periode van verminderde gewigsverlies sou dus nie by L. natalensis en B. (B.) tropicus

bemerk kon word nie, al was dit teenwoordig. Lynch (1966) het ook gevind dat slakke wat minder weeg (en dus waarskynlik jonger is) gouer sterf by uitdroging; L. tomentosa is egter baie minder bestand teen uitdroging as L. natalensis en B. (B.) tropicus want eg. spesie kan hoogstens 100 minute buitekant die water leef (by 30°C en 'n relatiewe vogtigheid van 89%). Daar is natuurlik ook spesies wat veel langer as L. natalensis en B. (B.) tropicus buite die water kan leef. So het Van der Schalie et al. (1963) gevind dat spesies van Oncomelania en Pomatiopsis tot 'n week lank by 25°C en 0% tot 5% relatiewe vogtigheid, buite die water kan leef. Beide spesies is amfibies en dus klaarblyklik aan desikasie aangepas.

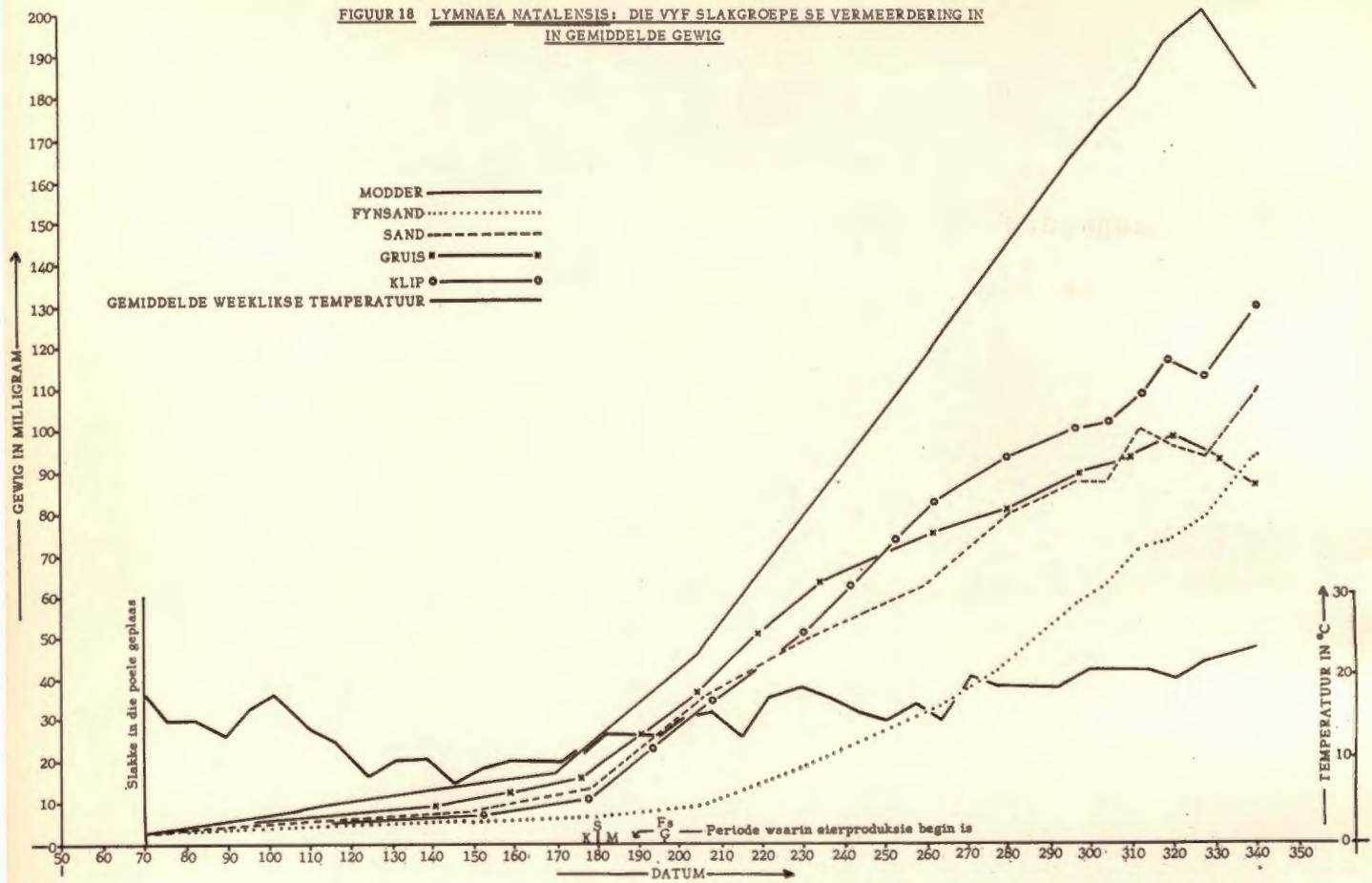
Die regressielyne van L. natalensis en B. (B.) tropicus is sekerlik van toepassing op anhidrobiiese in die natuur. Daar is egter verskeie faktore wat die proses van natuurlike anhidrobiiese kan beïnvloed soos bv. epifragmavorming, graving in die substratum in, skuilplek bo-op die substratum, temperatuur, relatiewe vogtigheid van die atmosfeer, ens. (Oliver, 1956 a en b; Stiglingh, 1966). Op grond van my eie bevindings hierbo weergegee, sou verwag kon word dat onder identiese natuurlike toestande, L. natalensis ook minder bestand sal wees teen uitdroging as B. (B.) tropicus. Hierdie verskil is, myns insiens, tydens my ondersoek bewys inherent aan die twee spesies te wees. Dit wil nie sê dat die twee spesies nie onder natuurlike toestande veel langer of dalk veel korter buite die water sou kon leef as wat hulle dit in die laboratorium kan doen nie. Stiglingh (1966) praat in terme van

etlike maande in die geval van B. (B.) tropicus en Cridland (1957) het gevind dat L. natalensis caillaudi tot twee maande suksesvol in anhidrobiose kan verkeer. Alhoewel die toestande van relatiewe vogtigheid en temperatuur tydens die bogenoemde waarnemings onbekend was, kan aanvaar word dat dit radikaal van die toestande tydens die vasstelling van die regressielyne verskil het en/of dat die twee spesies in die natuur eers fisiologies gekondisioneer is om uitdroging te weerstaan deur 'n geleidelike verhoging in die geleidingsvermoë wat noodwendig met die verlies van water uit die natuurlike habitatte gepaard moes gaan.

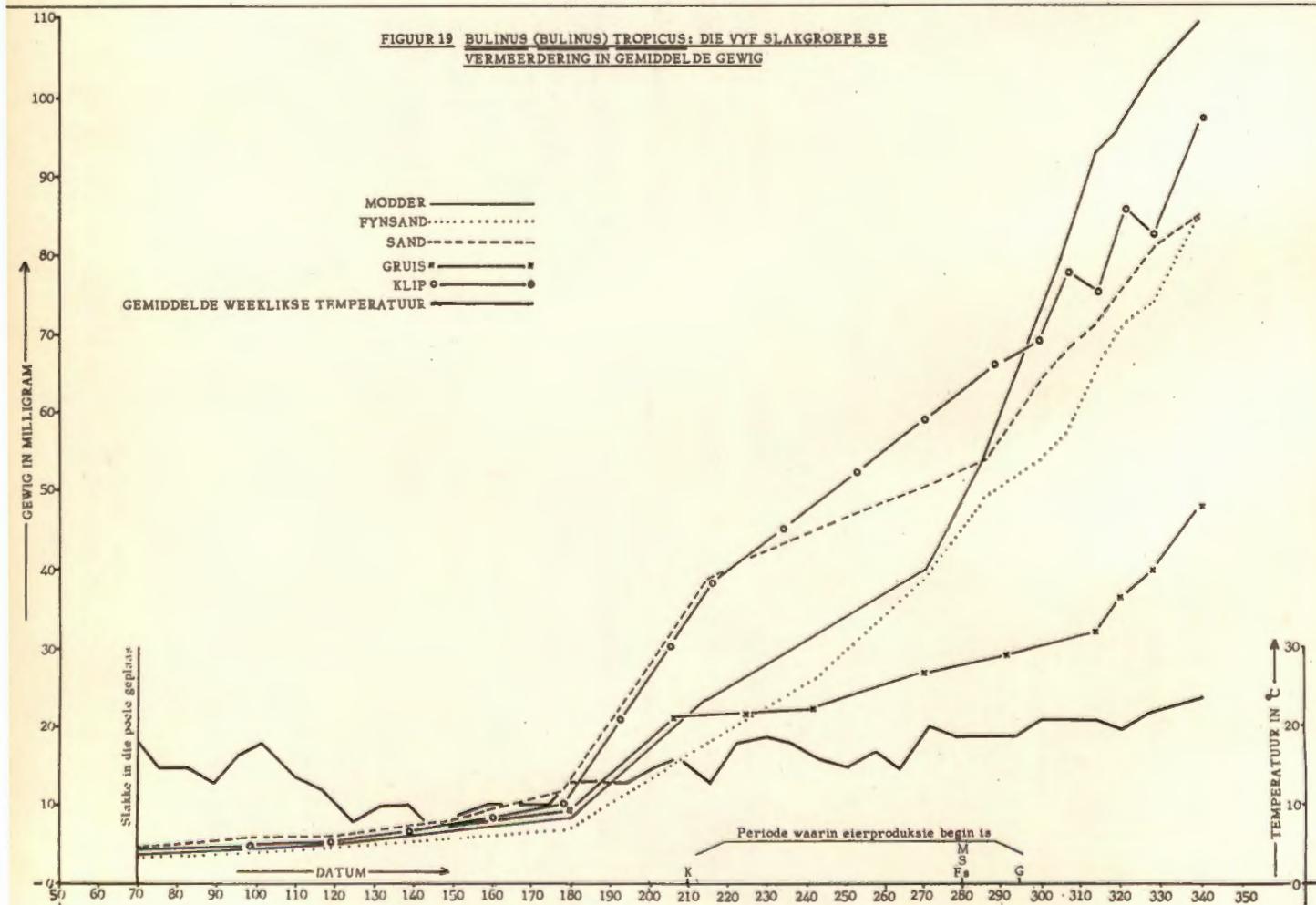
Dit is opmerklik dat die regressielyne vir L. natalensis en B. (B.) tropicus t.o.v. vorm baie ooreenstem met die grafiek wat vir die spesies van Pomatiopsis en Oncomelania getrek is (Van der Schalie en Getz, 1963). Dit is nie onwaarskynlik dat, indien regressielyne deur die lg. outeur uitgewerk sou word, dit ook een of ander logaritmiese vorm sou aanneem nie.

Die regressielyne is gebruik om gewigskompensasiefaktore m.b.t. uitdroging vir L. natalensis en B. (B.) tropicus uit te werk. Die persentasiegewigte by opeenvolgende intervalle van 300 - 3,600 sek. is uitgewerk en die omgekeerde daarvan is met 100 vermenigvuldig om vir elke tydstip 'n ooreenstemmende kompensasiefaktor te gee. Die gewigskompensasiefaktore is getabuleer in tabel b17 vir L. natalensis en tabel b18 vir B. (B.) tropicus (bylae, bl. 225 en 226). Met 'n bekende gewig van 'n slak wat geweeg is by 'n bekende tyd nadat uitdroging begin het was dit slegs nodig om die gewig verkry met die ooreenstemmende faktor te vermenigvuldig

FIGUUR 18 LYMNAEA NATALENSIS: DIE VYF SLAKGROEPE SE VERMEERDERING IN
IN GEMIDDELDE GEWIG



FIGUUR 19 BULINUS (BULINUS) TROPICUS: DIE VYF SLAKGROEPE SE
VERMEERDERING IN GEMIDDELDE GEWIG



ten einde die slak se gewig by t_0 te kry. In tabelle b17 en b18 is slegs daardie tydsintervalle aangegee wat met 'n verskil van 0.001 in die gewigskompensasiefaktor ooreenstem want dit verteenwoordig hoogstens 0.1% van die slak se gewig en val nog binne die grense van die standaardfout van die regressielyne.

3.32 Die tien slakgroepe se vermeerdering in gewig

3.321 Die groeikoers-krommes van L. natalensis en B. (B.) tropicus

Die vermeerdering in gemiddelde gewig van elke groep is grafies uiteengesit in figuur 18 vir L. natalensis en figuur 19 vir B. (B.) tropicus. Die tabelle van maksimum-, minimum- en gemiddelde gewigte met ooreenstemmende variasiekoëfisiënte verskyn in die bylae (tabel b19 tot b28 , bl. 227 tot 236).

Dit is opvallend dat beide spesies se gewig vinnig begin toeneem het (figure 18,19) eers nadat die gemiddelde weeklikse temperature gestyg het tot 13°C aan die einde van die winter. Die eienaardige is egter dat geen van beide spesies haas enige tekens van groei tydens die hoë temperature voor die aanbreek van die winter getoon het nie. Enersyds kan dit beteken dat die groeikoers van albei spesies seisoensgebonde is, waarvolgens slakke wat in die na-somer uitbroei eers gedurende die daaropvolgende somer wasdom bereik - die mees voordelige tyd vir voortplanting. Aan die ander kant maak Stiglingh (1966) egter gewag van B. (B.) tropicus wat in

natuurlike habitatte gedurende die vroeë winter eiers lê. Dit lei tot die gevolgtrekking dat elke generasie moontlik 'n verskillende kohortgenerasieduur (T_c) het, afhangende van die tyd van die jaar waarin hul uitgebroei het.

Die gemiddelde gewigte van L. natalensis was opvallend hoër as dié van B. (B.) tropicus; L. natalensis se moddergroep het 'n hoogste gemiddelde gewig van 200 mg. bereik, terwyl B. (B.) tropicus se moddergroep skaars 110 mg. gehaal het, ten spyte van die feit dat B. (B.) tropicus gemiddeld omtrent net soveel (vier mg.) as L. natalensis geweeg het toe die proef begin is. In die algemeen het L. natalensis reëlmatiger groeikrommes as B. (B.) tropicus vertoon.

In die geval van L. natalensis (fig. 18) was die suksesvolgorde wat groeikoers aanbetrif die volgende:

M > K > S > G > Fs

In die geval van B. (B.) tropicus is dit enigsins moeilik om op grond van die groeikoers (fig. 19) 'n volgorde van sukses vas te stel. Die moddergroep het op die ou end die hoogste gemiddelde gewig bereik, maar was tot en met weging agt ondergeskik aan die klip- en sandgroepe. Die fynsandgroep het egter duidelik 'n intermediêre posisie ingeneem tussen die eerste drie groepe en die gruisgroep. 'n Moontlike volgorde is dus:

M ≥ K > S > Fs > G

Die groeikoersvolgorde van B. (B.) tropicus stem feitlik ooreen met dié van L. natalensis. Waar die gruisgroep van

L. natalensis egter meer suksesvol was as die fynsandgroep, was dit in die geval van B. (B.) tropicus net omgekeerd. In breē trekke was die groeikoersvolgordes van die twee spesies dus dieselfde met die modder- en klipgroepe eerste, die sandgroep intermediêr en die gruis- en fynsandgroepe laaste.

3.322 Meer akkurate omskrywings van die groeikoerskrommes

Die groeikrommes soos voorgestel in figure 18 en 19 kan tot 'n mate misleidend wees. Eerstens was die gemiddelde gewigte van die groepe slegs naastenby dieselfde toe die slakke in die riviermodelletjie geplaas is. Sommige groepe het dus uit die staanspoor al 'n voorsprong bo die ander gehad (tabelle b19 tot b28 , bl.227 tot 236, in die bylae). Tweedens was die gewigsverspreiding van die groepe ook nie gelykwaardig nie; die variasiekoëffisiënt van die gemiddelde groepgewigte het aan die begin al van mekaar verskil. Die derde rede is dat die sterfte van slakke die gemiddelde gewig beïnvloed het. In figuur 19 bv., het die klipgroep van B. (B.) tropicus ten laaste 'n tweede gewigsdaling getoon. Dit is veroorsaak deur die dood van swaarder slakke (tabel b38, bl. 234 in bylae) wat die skyn wek van 'n daling in die gemiddelde gewig. Feit is dat die mortaliteitsfaktor soms 'n aansienlike styging in gemiddelde gewig van 'n groep slakke teen die einde van die eksperiment versluier het. In tabel 36 is die persentasiegewigsvermeerdering tussen wegings 9 en 14 op twee maniere bereken. Eerstens (kolom A) is die gemiddelde gewig van elke slakgroep by tye van weging 9 afgetrek van dié by weging 14 en die ver-

skil uitgedruk as persentasie van die gemiddelde gewig van daardie groep by weging 9. Tweedens, (kolom B) is elke slak (nog lewend by weging 14) se gewig ten tye van weging 9 afgetrek van dié by weging 14, die verskil uitgedruk as persentasie van die slak se gewig by weging 9 en die resulterende persentasies se gemiddelde vir elke slakgroep bereken.

TABEL 36 Die persentasiegewigsvermeerdering tussen wegings 9 en 14 op twee maniere bereken

	A	B
<u>Lymnaea natalensis</u>		
M	12.3	23.4
Fs	58.6	56.7
S	23.0	24.1
G	-4.4	33.7
K	29.7	100.9
<u>Bulinus (B.) tropicus</u>		
M	53.8	17.3
Fs	57.4	84.4
S	30.8	26.1
G	65.5	75.9
K	40.6	43.9

Waar die groeikoers van L. natalensis op gruis, gemeet aan groepsgemiddeldes, negatief was tussen wegings 9 en 14, het die individuele slakke wat lewend was by weging 14 in

werklikheid 'n vermeerdering in gewig van 33.7% getoon. Behalwe vir die fynsandgroep, was die groeikoers van al die L. natalensis-groepe hoër wanneer dié wat gesterf het, buite rekening gelaat is. In hierdie groep is daar tussen wegings 9 en 14 vier slakke dood (nommers 2,7,8 en 16, tabel b30 bl.238). wat ligter was as die groepgemiddelde, maar geeneen wat swaarder was nie. Die persentasiegewigsvermeerdering gebaseer op groepgemiddeldes (kolom A, tabel 36) het dus in werklikheid in hierdie geval 'n té hoë waarde gehad. Die moddergroep van L. natalensis illustreer die onbetroubaarheid van 'n groepgemiddelde egter die beste. Slak nr.1 het die verbasende gewig van 698 mg. bereik by weging 13 (tabel b29, bl. 237) en daarna gesterf. Hierdie gewig was $3\frac{1}{2}$ keer die gemiddelde gewig van die groep. Die gevolg was dat die gemiddelde gewig tussen wegings 13 en 14 gedaal het van 201 tot 183 mg. en die daling sou nog groter gewees het as daar nie-nog ses slakke (nrs. 9,12,17,20,25,26), almal met subgemiddelde gewigte, ook gesterf het nie. Hierdie daling was heeltemal denkbeeldig want slegs twee slakke (nrs. 6 en 24) het tussen weke 13 en 14 gewig verloor (tesame 7 mg.), terwyl die res almal in gewig toegeneem het (tesame 60 mg.). Die moddergroep se kromme in figuur 18 moes dus eintlik aanhou styg het tussen wegings 13 en 14 i.p.v. 'n daling te toon.

In die geval van B. (B.) tropicus het net die modder- en sandgroepe tussen wegings 9 en 14 laer gemiddelde gewichtoename volgens individue as volgens groepsgemiddeldes openbaar (tabel 36, kolomme B en A respektiewelik). In die geval van die moddergroep is dit waarskynlik 'n tegniese fout,

want 'n klompie van die slakke se nommers het afgegaan nadat hulle gemerk is en hoewel hul gewigte by die groepsgemiddeldes ingerekken is, kon dit nie vir individuele groeikoersmetings gebruik word nie. In die sandgroep van B.(B.)tropicus het ses slakke tussen wegings 9 en 14 gesterf waarvan vyf se gewigte subgemiddeld was met die gevolg dat die groepgemiddelde se toename van weke 9 tot 14 ten onregte bevoordeel is. Dit volg uit bogenoemde voorbeeld dat grafieke soos dié in figure 18 en 19 nie sonder inagneming van wye foutgrense geïnterpreteer moet word nie.

'n Gedeeltelike oplossing vir die inherente onnoukeurigheid verbonde aan die direkte vergelyking van die groepe se gemiddelde gewigte sou wees om die persentasiegewigsvermeerdering vir elke groep oor die eksperimentele tydperk te bereken en hierdie syfers dan met mekaar te vergelyk. Dit sou minstens die verskil in gemiddelde begin gewigte van die groepe uitskakel, hoewel mortaliteit nog net so 'n groot invloed sou hê. As die persentasiegewigsvermeerdering oorslegs die eerste deel van die eksperiment bereken word, sê van weging 1 tot 9, sou die mortaliteitsfaktor in 'n groot mate uitgeskakel word want dit het eers na weging 9 'n ooglopende invloed gehad op die krommes in figure 18 en 19. Sodanig berekende waardes verskyn in tabel 37.

TABEL 37 Persentasiegewigsvermeerdering van die tien slakgroepe tussen wegings 1 en 9

	<u>Lymnaea natalensis</u>	<u>Bulinus (Bulinus) tropicus</u>
M	5303	1654
Fs	1704	1254
S	2715	1502
G	2781	625
K	3088	1570

Die volgordes wat hieruit voortvloei is:

L. natalensis: M > K > G > S > Fs

B. (B.) tropicus: M > K > S > Fs > G

Vir L. natalensis verskil hierdie volgorde van dié afgelees uit figuur 18 slegs daarin dat sand en gruis plekke omgeruil het. Bulinus (B.) tropicus se volgorde uit figuur 19 en tabel 37 is dieselfde. Tabel 37 neem egter net die eerste deel van die eksperiment in ag en dit sou dus moeilik wees om te besluit tussen die twee teenstrydige volgordes van L. natalensis. Die verskil tussen die sand- en gruisgroepe van L. natalensis in tabel 37 is egter so klein dat die twee groepe se gewigstoenamevolgorde tydens die res van die eksperiment kon omgeruil het, soos die eerste kolom van tabel 36 aandui. Die volgorde uit figuur 18 kan dus aanvaar word met dié voorbehoud dat die sandgroep gemiddeld net so swaar of swaarder as die gruisgroep was.

Die finale volgorde vir L. natalensis is dus

M > K > S ≥ G > Fs

3.323 Hoogste gemiddelde groepsgewigte

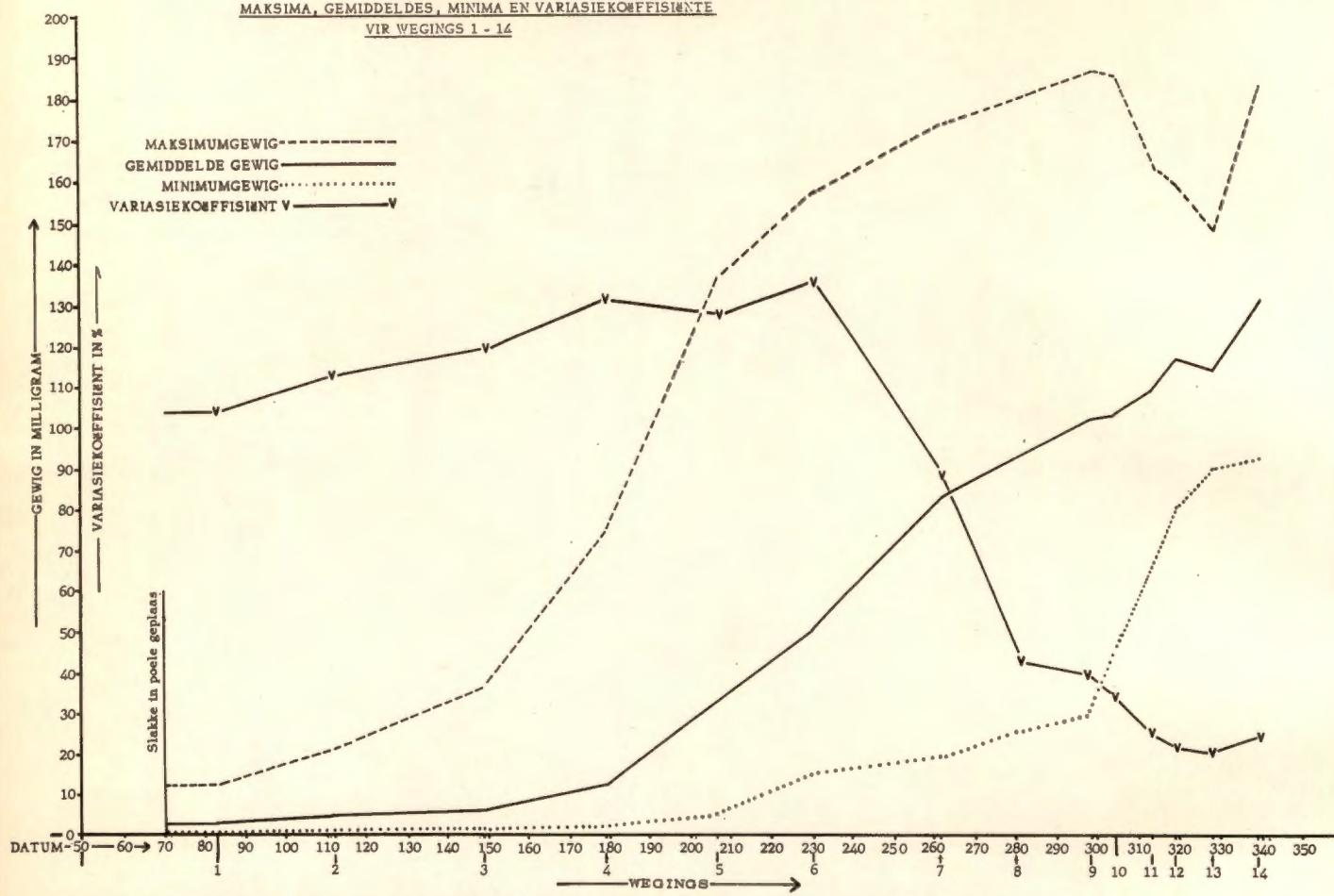
Die hoogste gemiddelde groepsgewigte wat vir L. natalensis in die riviermodelletjie gemeet is (201 mg., tabel b29, bl. 237) vergelyk redelik goed met die hoogste gemiddeldes gemeet deur Prinsloo (1966) by konstante temperatuur (253 mg. by 15°C). By konstante temperatuur is hierdie gewigte egter baie gouer bereik (na 13 veertiendagperiodes) as in die riviermodelletjie (na 24 veertiendagperiodes). Aan die ander kant het B. (B.) tropicus in die riviermodelletjie, ook oor 'n langer tydperk (25 teenoor 13 veertiendagperiodes), nie naastenby die maksimum gemiddelde gewig gehaal wat by konstante temperatuur verkry is nie (109 mg. op modder teenoor 246 mg. by 21°C). Na my mening weerspieël dit, net soos die lae r_c -waardes, B. (B.) tropicus se onvermoë om by die toestande wat in die riviermodelletjie geheers het (waarskynlik o.a. ongunstige temperature) behoorlik te groei en te vermeerder. Waar die r_c -waardes van B. (B.) tropicus minder duidelik van mekaar verskil het, was die groeikoerse (tabelle 36 en 37) redelik uitmekaar gespasieer vir die vyf groepe. Dit wil dus voorkom of Andrewartha en Birch (1954) se sienswyse dat vermeerderingsvermoë 'n meer sensitiewe maatstaf is as vermeerdering in grootte, nie altyd streng van toepassing is nie.

FIGUUR 20 ONTLEDING VAN DIE GEWIGSTOENAME VAN LYMNAEA NATALENSIS

OP KLIP

MAKSIMA, GEMIDDELDES, MINIMA EN VARIASIEKOEFFISIENTE

VIR WEGINGS 1 - 14

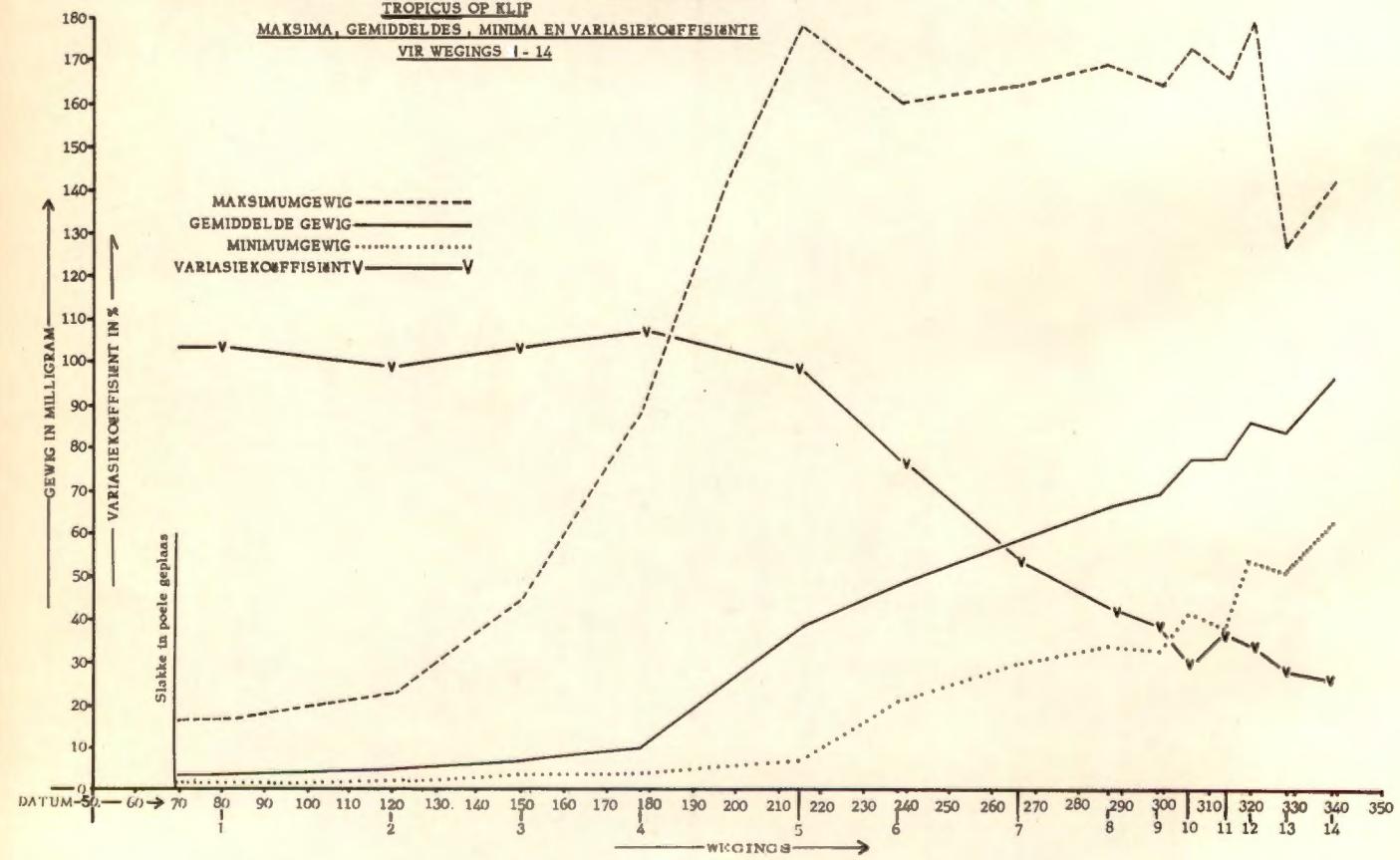


FIGUUR 21 ONTLEDING VAN DIE GEWIGSTOENAME VAN BULINUS (BULINUS)

TROPICUS OP KLIP

MAKSIMA, GEMIDDELDES, MINIMA EN VARIASIEKOEFFISIENTE

VIR WEGINGS 1 - 14



3.324 Die variasiekoëffisiënt

Prinsloo (1966) het gevind dat die variasiekoëffisiënt van die gewigte in elke groep baie toeneem sodra die slakke begin eiers lê; in die meerderheid van gevalle het dit vertiendubbel. Dié verskynsel is, as sulks, nie in die substraateksperimente opgemerk nie. Inteendeel, die variasiekoëffisiënt het vir albei spesies steeds geneig om te daal behalwe gedurende die heel laaste deel van die voortplantingsperiode, soos gesien kan word in figure 20 en 21, gebaseer op tabelle b23 en b28 (bladsye 231 en 236 in bylae) wat verteenwoordigende neigings t.o.v. variasiekoëffisiënt, maksimum- en minimumgewig aantoon. Die paradoks met Prinsloo (1966) se gegewens kan deels opgeklaar word as in aanmerking geneem word dat die m_x -kurwes van die twee spesies baie skerper gestyg het by konstante temperature as in die riviermodelletjie, m.a.w. die slakke van elke groep het waarskynlik een na die ander begin eiers lê in die riviermodelletjie, terwyl 'n hele paar min of meer gelyk by elke konstante temperatuur begin eiers lê het. Soos onder 3.327 aangetoon is, kan 'n slak se gewig baie variëer tydens die voortplantingstadium.

3.325 Minimum- en maksimumgewigte

Die minimumgewigte (figure 20 en 21) het, as 'n reël, eweredig met die gemiddelde gewig toegeneem. Waar 'n skielike styging van die minimumgewig plaasgevind het, soos by L. natalensis se moddergroep (tabelle b23 en b33, bl. 231 en

241 in bylae) was dit as gevolg van die dood van die ligste slak. In die algemeen het die maksimumgewigte verder van die gemiddeldes afgewyk as die minimumgewigte. Dit beteken dat daar in elke groep 'n paar groot slakke en 'n klomp kleintjies was - 'n toedrag van sake wat doelbewus so gereel was ten einde die variasiekoëffisiënt en gemiddelde gewigte aan die begin van die eksperiment so uniform as moontlik te kry.

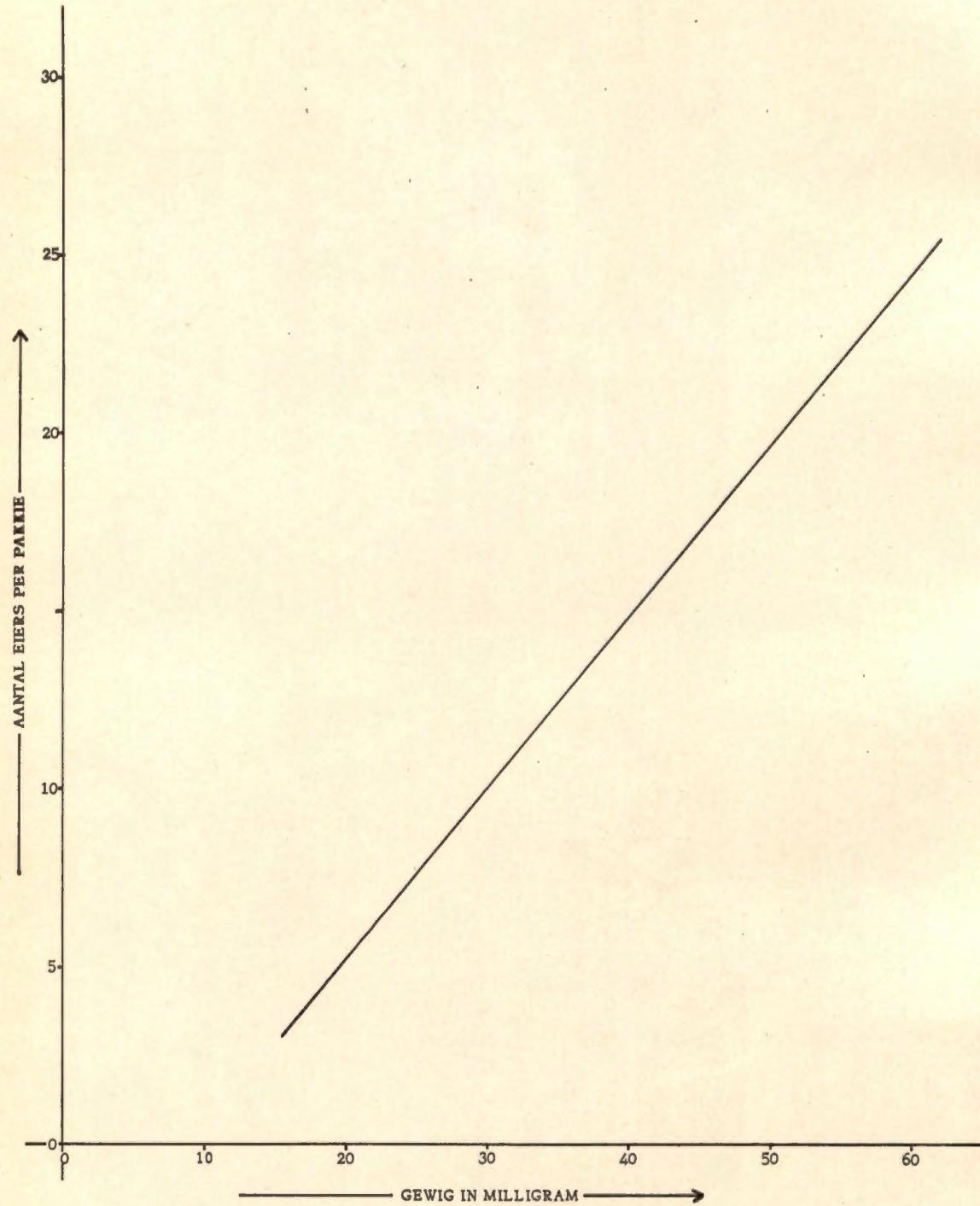
3.326 Gemiddelde gewigte en die begin van eierproduksie

Prinsloo (1966) noem die moontlikheid dat B. (B.) tropicus se eierproduksie waarskynlik eers kan begin nadat 'n kritiese gewig van 20 tot 40 mg. bereik is. My eie gegewens steun die gedagte van 'n minimumgewig voordat eierproduksie kan begin, maar hierdie minimumgewig het vir die verskillende substraatgroepe verskil. Dit was nl. 30 mg. vir die gruisgroep, 35 mg. vir die klipgroep en 47 tot 53 mg. vir die fynsand-, sand- en moddergroepe (fig. 19). In teenstelling met Prinsloo (1966) se gegewens, het L. natalensis in die riviermodelletjie egter veel eerder begin eiers lê en ook by laer gewigte (fig. 18).

3.327 Die groeikoerse van individuele slakke en die gewig van die eierpakkies

Die ontleding van individuele slakke se groeikoers het heelwat skommelinge in die enkelinge se gewigte aan die lig gebring wat by die berekening van die gemiddeldes versluier

FIGUUR 22 DIE VERHOUING TUSSEN DIE AANTAL EIERS PER PAKKIE EN DIE GEWIG VAN DIE EIERPAKKIE VIR *LYMNAEA NATALENSIS*



is. Ter illustrasie word na die klipgroep van L. natalensis verwys (tabel b33, bl. 241 in bylae). Slak nr. 1 het bv. tussen weging 13 en 14 (d.i. gedurende 11 dae) met 51 mg. (van 98 tot 149 mg.) swaarder geword. Hier teenoor het slak nr. 17 tussen wegings 12 en 13,12 mg. aan gewig verloor en tussen wegings 13 en 14, sewe mg. swaarder geword. Die vraag het dus ontstaan of verliese en abnormale stygings in gewig toegeskryf kan word aan die weegmetode of aan eierproduksie. Gevolglik is 'n aantal dagoud of jonger eierpakkies van L. natalensis geweeg. Die gewigsverskille het gekorreleer met die aantal eiers per pakkie, maar die verbasende feit was dat die pakkies so swaar geweeg het. In figuur 22 is die verhouding tussen die aantal eiers per pakkie en die gewig van die pakkie grafies voorgestel. 'n Klein eierpakkie met ses eiers weeg reeds 20 mg., 'n gemiddelde pakkie met 10 eiers 28 mg. en 'n groot pakkie met 25 eiers, meer as 55 mg. Die gewigskommeling van die slakke kan dus geredelik in terme van eierproduksie verklaar word, veral as in ag geneem word dat daar gemiddeld net twee of meer dae tussen die produksie van twee agtereenvolgende pakkies verloop het. Slak nr. 1 van L. natalensis se klipgroep is waarskynlik by weging 13 geweeg net nadat 'n eierpakkie gelê is en by weging 14 net voordat een gelê is, d.i. as 'n 10 - 20 mg. werklike gewigstoename van die nie-geslagtelike dele van die slak bygereken word.

'n Soortgelyke skommeling in gewig is by B. (B.) tropicus opgemerk (tabel b35, bl. 243 in bylae) en kan waarskynlik op dieselfde manier verklaar word. Die hele ver-

skynsel dui, myns insiens, op die onbetroubaarheid van gewig as 'n maatstaf vir groei, tensy enersyds wye foutgrense toegelaat word of andersyds meer slakke betrek word in 'n gegewe proef en met korter tussenposes geweeg word.

3.328 *Skulp gewigte*

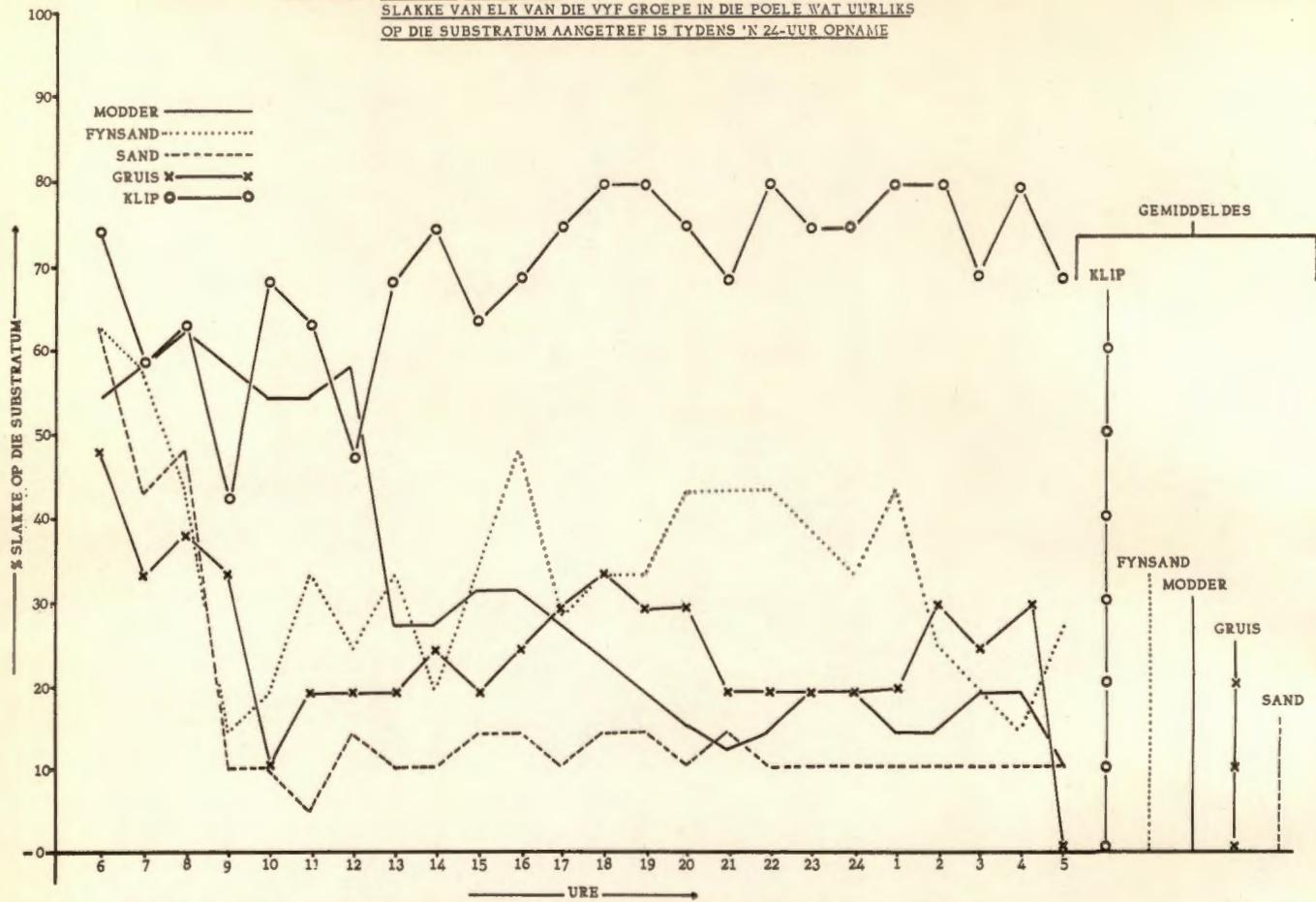
In die loop van die proewe in die riviermodelletjie was dit moontlik om die persentasie wat die skulp gewig van die totale slakgewig uitmaak, te bereken deur skulpe van genommerde slakke te weeg kort nadat hulle dood is. Geen aanduiding kon gevind word dat hierdie syfer deur verskille in substratum beïnvloed is nie. Daar was wel 'n duidelike verskil tussen die twee spesies want B. (B.) tropicus se skulp het gemiddelde 51% van die totale lewendige gewig uitgemaak en dié van L. natalensis, 35%. Hierdie waardes sou, gesien die verskille in skulpdikte tussen die twee spesies, min of meer verwag kon word.

3.4 GEDRAGSPATRONE VAN L. NATALENSIS EN B.(B.) TROPICUS

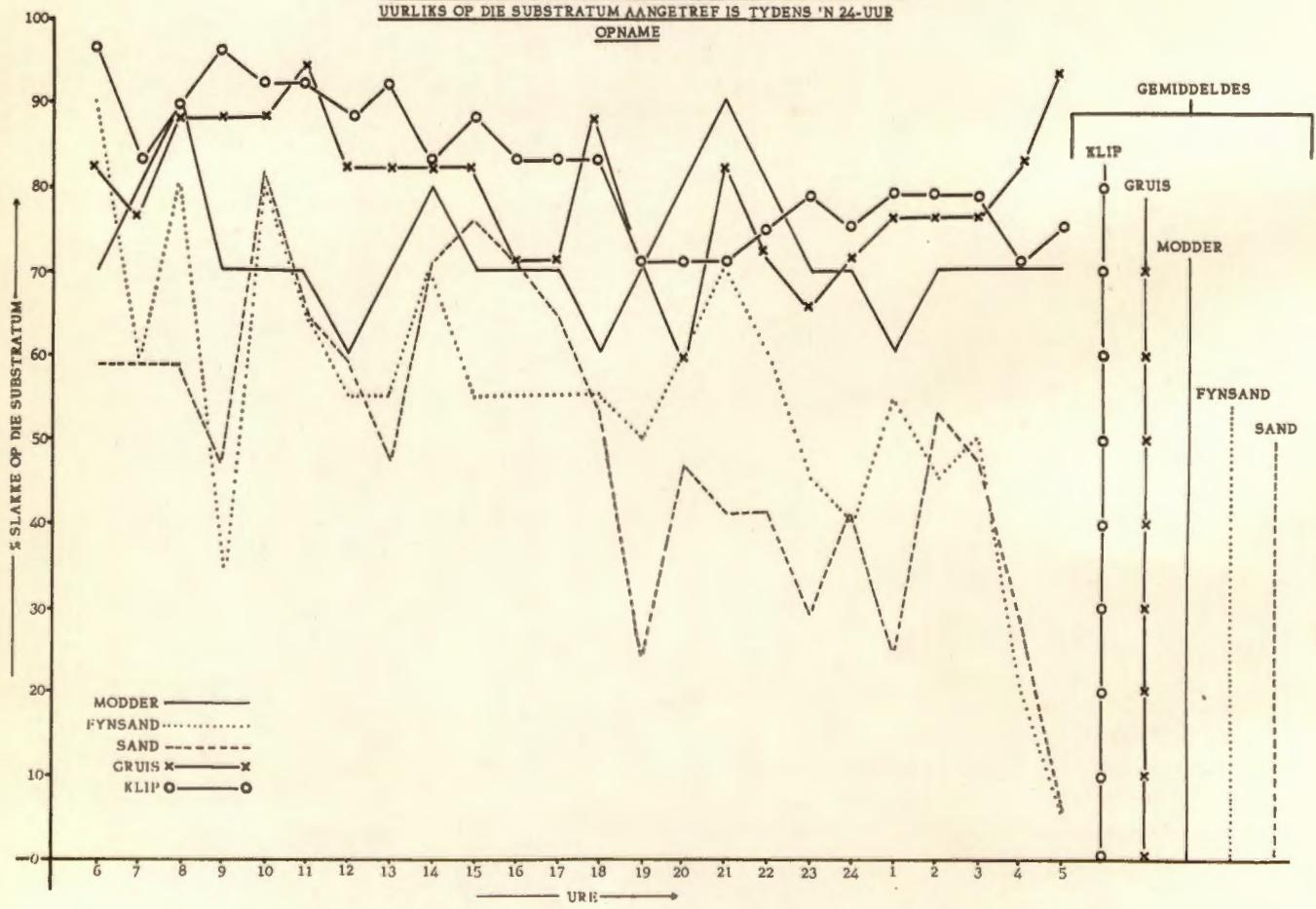
3.41 Die gedrag van die tien slakgroepe t.o.v. die substrata in die riviermodelletjie tydens 24 opeenvolgende uurlikse waarnemings

Die persentasie van elk van die tien slakgroepe wat tydens 'n 24-uur opname uurliks op die substratum gevind is,

FIGUUR 23 LYMNAEA NATALENSIS: PERSENTASIES VAN DIE TOTALE AANTAL SLAKKE VAN ELK VAN DIE VYF GROEPE IN DIE POELE WAT UURLIKS OP DIE SUBSTRATUM AANGETREF IS TYDENS 'N 24-UUR OPNAME



FIGUUR 24 BULINUS (BULINUS) TROPICUS: PERSENTASIES VAN DIE TOTALE AANTAL SLAKKE VAN ELK VAN DIE VYF GROEPE IN DIE POELE WAT UURLIKS OP DIE SUBSTRATUM AANGETREF IS TYDENS 'N 24-UUR OPNAME



is in figure 23 en 24 uiteengesit. Hieruit blyk dat B. (B.) tropicus (fig. 24) heelwat meer tyd op die substratum deurgebring het as L. natalensis (fig. 23). Eersgenoemde spesie was trouens meer op die substratum as weg daarvan af. Vir L. natalensis was die patroon presies die teenoorgestelde hiervan. Die enigste uitsondering by L. natalensis was die klipgroep waarvan gemiddeld 67% van die eksemplare op 'n gegewe tyd op die substratum was. Die B. (B.) tropicus-groepe het, in die geheel, geneig om meer tyd op die substratum gedurende die dag (0600 tot 1900 uur) as in die nag (2000 tot 0500 uur) deur te bring. Alhoewel hierdie neiging nie vir al die groepe van L. natalensis deur figuur 23 verraai word nie, is dit tydens ander uurlikse opnames wel opgemerk dat hierdie spesie die substratum ook, oor die algemeen, minder na die aand se kant toe besoek. Die volgorde van die gemiddeldes (figure 23 en 24) het geen ooglopende verband met die r_c -volgordes nie. Dis egter opvallend dat beide spesies die hoogste persentasieteenwoordigheid op klip getoon het, die laagste persentasie op sand en die intermediêre persentasie op modder. Op die fynsand en gruis was die volgorde vir die twee spesies die omgekeerde van mekaar. Die vraag is egter of daar hoegenaamd van volgordes gepraat kan word want by L. natalensis was die waardes van al die groepe, uitgesonderd dié op klip, betreklik naby mekaar. In die geval van B. (B.) tropicus was die klip-, gruis- en moddergroepe se waardes naby aan mekaar en hoër as dié van die fynsand- en sandgroepe wat ook weer nader aan mekaar was. Nietemin was daar nie 'n ooreenkoms tussen hierdie volgordes en dié verkry vir partikelgroottes of r_c -waardes nie. Dit is nie bekend waarom

die twee spesies soms meer gedurende die dag as die nag op die substratum voorgekom het nie. Die gedagte dat dit tot negatiewe fototaksis teruggevoer mag word, word deur die afwesigheid van ooglopende slakaggregasies in die skaduwee weerspreek.

3.42 *Lymnaea natalensis* en *B. (B.) tropicus* op ewekansig-verspreide substraattypes

3.421 Seleksie tussen ewekansig-verspreide substraattypes
in poel V van die riviermodelletjie

3.4211 Die verskillende plekke waar die slakke aangetref is

Poel V is een maal per dag vir 30 dae ondersoek en die verskillende plekke waar elk van die 30 eksemplare van *L. natalensis* aangetref is, is aangeteken. Na elke vyf dae is die totale aantal slakke, op enige besondere plek gevind, bereken en is die ses substraattypes ewekansig herrangskik. Die hele proef is dus opgedeel in ses kleiner, vyfdaagse proewe of replikate. Die resultate is in tabel 38 getabuleer en in tabelle 39 en 40 ontleed volgens die metode genoem onder 2.11.

TABEL 38 Lymnaea natalensis: Seleksie tussen ewekansig-
verspreide substrattypes in poel V

$R_1 - R_6$ = herhalings van die basiese vyfdaagse proef nadat die substrata telkens herraangskik is.

P = die plekke waar die slakke gevind is

M = modder K = klip

Ms = modder-sand mengsel W = wande van die poel

S = sand D = aan die wateroppervlak

G = gruis

TABEL 39 Ontleding van die variansie in die gegewens van tabel 38

Bron	Vryheids-grade	Som van die vierkante	Gemiddelde vierkant
Replikate	$b - 1 = 5$	$T_1 - T_0 = 0$	$\frac{T - T_1 - T_2 + T_0}{40}$
Oppervlaktes	$t - 1 = 8$	$T_2 - T_0 = 24,611.33$	$= \frac{1578.67}{40}$
Fout	$N - b - t + 1 = 40$	$T - T_1 - T_2 + T_0 = 1,578.67$	$= 39.47$
Totaal	$N - 1 = 53$	$T - T_0 = 26,190.00$	

$$T = 41,190.00 \quad T_2 = 39,611.33 \quad N = 54 \quad t = 9$$

$$T_1 = 15,000.00 \quad T_0 = 15,000.00 \quad b = 6$$

$$\text{Standaardfout vir t-toetse} = \sqrt{\left(\frac{1}{6} + \frac{1}{6}\right)(39.47)} = \sqrt{13.157} \\ = 3.627$$

Die berekeninge in tabel 39 gaan die uitvoering van die t-toetse, soos aangedui in tabel 40, vooraf. Die t-waardes in tabel 40 is gebruik om vas te stel of daar enige betekenis geheg kan word aan die verskille in gemiddelde aantal slakke gevind op die verskillende plekke soos aangegee in tabel 38. Die besondere statistiese metode wat hier gebruik word, kom daarop neer dat die variansie van twee gemiddeldes dien as 'n kriterium van 'n werklike verskil of nie, tussen hulle; m.a.w. as twee stelle gegewens se afsonderlike variansie te groot word kan dit beteken dat daar geen waarde geheg kan word aan die verskil tussen hulle gemiddeldes nie.

TABEL 40

DIE t-TOETSE UITGEVOER MET DIE VERSKILLE TUSSEN DIE WAARDES
 IN KOLOM R_{gem.} VAN TABEL 38

Oppervlaktes	Gemiddeldes	Verskille	t	2p
Modder	4.5	1.5	0.414	0.70>2p>0.60
Modder-Sand	6.0			
Modder	4.5	1.2	0.331	0.80>2p>0.70
Fynsand	5.7			
Modder	4.5	1.67	0.460,	0.70>2p>0.60
Sand	6.17			
Modder	4.5	2.8	0.772	0.50>2p>0.40
Gruis	1.7			
Modder	4.5	20.5	5.652	2p<0.001
Klip	25.0			
Modder-Sand	6.0	0.3	0.0827	0.95>2p>0.90
Fynsand	5.7			
Modder-Sand	6.0	0.17	0.047	0.975>2p>0.95
Sand	6.17			
Modder-Sand	6.0	4.3	1.186	0.30>2p>0.20
Gruis	1.7			
Modder-Sand	6.0	19.0	5.238	2p<0.001
Klip	25.0			
Fynsand	5.7	0.47	0.129	0.90>2p>0.80
Sand	6.17			
Fynsand	5.7	4.0	1.103	0.30>2p<0.20
Gruis	1.7			
Fynsand	5.7	19.3	5.321	2p<0.001
Klip	25.0			
Gruis	1.7	4.47	1.232	0.30>2p>0.20
Sand	6.17			
Klip	25.0			
Gruis	1.7	23.3	6.424	2p<0.001
Klip	25.0			
*Substrata	49.07	23.1	4.28	2p<0.001
Poelwande	72.17			
*Substrata	49.07	24.07	4.46	2p<0.001
Poelwande	72.17			

Die $2p$ -kolom van tabel 40 word bv. soos volg geïnterpreteer: Daar is 'n verskil van 1.5 tussen die gemiddelde getal slakke gevind op modder (4.5) en dié gevind op die sandmodder (6.0), maar daar is 'n waarskynlikheid ($2p$) van tussen 0.6 en 0.7 dat die verskil tussen die twee gemiddeldes toevalig is, want dit is statistiese konvensie dat verskille slegs betekenisvol is by $2p \leq 0.05$, hoogs betekenisvol is by $2p \leq 0.01$ en baie hoogs betekenisvol is by $2p \leq 0.001$. Aangesien slegs die hipotese van 'n moontlike verskil vooraf aanvaar is, en nie ook die rigting van die verskil nie, is $2p$ i.p.v. p gebruik.

Uit tabel 40 kan dus die volgende afleidings gemaak word: Die gemiddelde aantal slakke op klip gevind, het baie hoogs betekenisvol verskil van die gemiddelde getalle op die ander substrata. Daar was egter geen verskille van betekenis tussen die slakkonsentrasies wanneer die ander substrata vergelyk is nie. Trouens, in baie gevalle was daar sterk aanduiding van geen verskil nie. Daar was ook 'n werklike verskil tussen die gemiddelde aantal slakke op die bodem van die poel (d.w.s. op al die substrata) en die aggregasies teen die poelwande. Dieselfde geld vir die getalle op plante gevind, en vir die paar wat telkens aan die wateroppervlak gevind is, hoewel daarvoor nie getoets is nie. Ten opsigte van die substrata kan 'n keuse-volgorde vir L. natalensis soos volg opgestel word.

$$K > S \approx M-S \approx F_s \approx M \approx G$$

25.0 6.2 6.0 5.7 4.5 1.7

In die variansie-ontleding (tabel 39) is daar nie aandag gegee aan die homogeniteit van die fout se som van die vierkante nie. Dit kan dus wees dat daar verskille van betekenis kan bestaan, nie net tussen die aggregasies op gruis en klip nie, maar ook tussen bv. die gruis en een van die ander substrata. Dieselfde mag waar wees vir modder. Die gelykstelling $F_s \approx M \approx G$ word dus slegs voorwaardelik aanvaar. Die aggregasies teen die poelwande, op die plante en dié teen die wateroppervlak kan nie in die substraatvolgorde ingesluit word nie, aangesien die oppervlake van o.a. die poelwande en plante waarop die slakke kon beweeg, nie van dieselfde grootte as dié van die onderskeie substrata was nie. Die algemene volgorde van gemiddelde aggregasies kan egter gestel word as:

Poelwande > substrata > plante > wateroppervlak

72.17	49.07	25.00	3.80
-------	-------	-------	------

Die resultate van hierdie proef herinner sterk aan dié verkry tydens die waarnemings van die tien slakgroepe in die ander poele van die riviermodelletjie. In daardie geval is L. natalensis ook meestal op die klip aangetref terwyl die waardes vir die ander vier substrata in terme van aan- of afwesigheid nie veel onderling verskil het nie. Die verskynsel van meer slakke teen die wande as op die substrata is ook weer in die poel V-eksperiment gesien.

'n Soortgelyke ondersoek soos hierbo beskryf vir L. natalensis, is met B. (B.) tropicus uitgevoer. Die resultate is op 'n identiese manier verwerk, soos aangegee in tabel

b39, b40 en b41 (bladsye 247, 248 en 249 in bylae). Die keuse-volgorde van B. (B.) tropicus wat daaruit voortvloeи, kan geskryf word as

M	>	M-S	>	K	\approx	G	\approx	S	\approx	Fs
37.8		28.8		12.8		10.5		8.0		5.2

In die algemeen was die keuse:

Substrata	>	Poelwande	>	Plante
103.17		38.0		8.83

Die voorkeurvolgorde van B. (B.) tropicus t.o.v. die substrata toon geen ooglopende ooreenkoms met die slakke se persentasievoorkoms in die ander poele van die riviermodelletjie nie (3.421). In beide gevalle is modder en klip egter die meeste besoek en sand en fynsand die minste. Die posisie van gruis in die twee volgordes bied egter die grootste teenstrydigheid want in die gesamentlike opname van die tien slakgroepes in die poele was hierdie substratum onder die gunstigstes en tydens die keuse-eksperiment in poel V onder die ongunstigstes. dit dien egter gemeld te word dat van minder slakke in elke groep tydens die 24-uur opname gebruik gemaak is, veral in die geval van B. (B.) tropicus op gruis waar slegs sowat 17 slakke teenwoordig was. Die gegewens is dus minder betroubaar as dié van die ondersoek in poel V. Nietemin is dit so dat B. (B.) tropicus, anders as L. natalensis, in beide eksperimente meer op die substratum as elders gevind is.

Albei spesies het meer op die substrata en poelwande as op plante voorgekom, maar die lae aggregasies op die plante kan eerder toegeskryf word aan die klein hoeveelheid

plante in poel V as aan 'n moontlike afkeur van die slakke self.

Anders as B. (B.) tropicus, is L. natalensis in poel V ook aan die wateroppervlak gevind. Hierdie besoeke aan die wateroppervlak het waarskynlik te doen gehad met die vernuwing van die lugblasie in die mantelholte, hoewel die slakke skynbaar slegs met lang tussenposes die wateroppervlak besoek het.

Die vernuwing van die lugblasie het by L. natalensis volgens 'n vaste gedragspatroon geskied. Die slak het "laat los" waar dit besig was om op die substratum of wand te beweeg en, met die skulp na bo gerig, na die wateroppervlak gestyg. Hier is die voet na links en na bo omgekrul, soos van agter en van bo gesien, tot die voorpunt daarvan die oppervlaktespanning van die water gebreek het. Daarna is die res van die voet omgekrul sodat die hele oppervlak daarvan net bokant die water uitgesteek het en terselfdertyd is die skulp omgeswaai sodat die slak dan onderstebo aan die wateroppervlak gehang het. Vervolgens het die opening van die mantelholte oopgegaan en na 'n paar sekondes weer gesluit, vermoedelik om lug om te ruil. Die slak het dan so onderstebo tot teen die poel se wand beweeg en daarlangs weer af na die substratum. Die breking van die oppervlaktespanning van die water en die klaarblyklik lae soortlike gewig van die spesie is waarskynlik die faktore wat hierdie proses moontlik maak. Alberts (1966) is van mening dat L. natalensis, B. (B.) tropicus en B. (P.) africanus die mantelholtegasse as 'n suurstofreservoir, en nie as 'n gasuitwisselingsmeganisme nie, onder die water gebruik. Hy is voorts van mening dat die lug in die mantelholte eerder

'n hidrostatiese as respiratoriese funksie het, alhoewel die omgekeerde waar kan wees as die slakke in lae onderwaterse suurstofkonsentrasie beland. Die bg. gedragspatroon van L. natalensis ondersteun hierdie gedagtegang. Bulinus (B.) tropicus het egter nie in die riviermodelletjie opvallend van die mantelholte as hidrostatiese orgaan gebruik gemaak nie. Trouens, dié slakke het baie selde die wateroppervlak besoek, in teenstelling met die bevindings van Stiglingh (1966) wie hierdie gedrag ook vir B. (B.) tropicus dikwels in die laboratorium waargeneem het.

3.4212 *Die verskillende plekke waar die eierpakkies van die twee spesies gevind is*

Tydens die daaglikse waarnemings op die twee spesies in poel V is daar verslag gehou van waar die eierpakkies geplaas is en dit is deurgaans slegs in drie posisies gevind, nl. op die klipsubstratum, teen die wande van die poel en op die waterplante. In tabel 41 is die persentasieverspreiding van die eierpakkies van die twee spesies op die drie oppervlaktes aangegee.

TABEL 41 Persentasie eierpakkies van L. natalensis en B. (B.) tropicus op die plante, poelwande en klippe in poel V

Spesie	Posisies		
	Klippe	Poelwande	Plante
<u>Lymnaea natalensis</u>	50%	32%	18%
<u>Bulinus (B.) tropicus</u>	10%	31%	59%

Uit tabel 41 en die voorafgaande bevindings aangaande die plekke waar die twee spesies oral gevind is, is dit duidelik dat nie een van die twee spesies die meeste eierpakkies geplaas het op die plekke waar hulle die meeste in poel V voorgekom het nie. Lymnaea natalensis het meestal teen die poelwande voorgekom, maar vir eierplasing aan die klippe voorkeur gegee, daarna aan die poelwande. Die heel laaste keuse was die plante, waarop betreklik min eiers voorgekom het. Bulinus (B.) tropicus, wat redelik min op die plante aangetref is, het die eiers by voorkeur aan die plante geheg. Hierdie spesie het byna net soveel eiers teen die poelwande gelê as L. natalensis, hoewel B. (B.) tropicus baie minder daar aangetref is. Die minste eiers is op die klippe gelê, ten spyte daarvan dat die slakke self so dikwels daarop voorgekom het.

Beide spesies het klaarblyklik net eiers gelê op effens growwe en harde oppervlaktes en glad nie op die substrata fyner as klip nie. Dit is in ooreenstemming met Stiglingh (1966) se bevindings. Tydens die r_c -ondersoek het L. natalensis soms ook eiers geplaas op die gruissubstratum wat ook hier en daar 'n redelike groot en harde oppervlakte gebied het.

3.4.22 Seleksie tussen ewekansig-verspreide substrattypes in die akwariums

Hierdie eksperiment het in die volgende opsigte van die 30-dae eksperiment in poel V verskil:



Plaat 4. 'n Keuse van ewekansig-verspreide
substraat-tipes in akwarium B.

1 Slegs vier substrata, nl. modder (M), fynsand (Fs), gruis (G) en klip (K), is in plaas van ses gebruik. Dit is gedoen omdat die akwariums te klein was om vyf of ses substrata ewekansig daarin te plaas.

2 Daar was net vier replikate van elke substraattipe i.p.v. ses, ook as gevolg van beperkte ruimte.

3 Die replikate is almal gelyktydig en urliks ondersoek tydens 'n 24-uur periode en nie oor 'n tydperk van dae nie.

4 Daar was geen hoër plante teenwoordig nie.

5 Die modder is voor gebruik by 100°C drooggebak en die ander substrata is eers deeglik gewas. Hierdie behandeling het verseker dat die perifiton in minimale hoeveelhede aanwesig was en uniform op die substrata versprei was.

Die rede vir bg. verskille was om die slakke pertinent voor 'n keuse van partikelgrootte te stel sonder enige bykomende beïnvloeding deur voedsel en hoër plante. Die waarnemings is net soos dié onder 3.421 ontleed. Die bewerkings is in die bylae in tabelle b42, b43 en b44 vir L. natalensis, en tabelle b45,b46 en b47 vir B. (B.) tropicus aangegee. Die aantal slakke teen die wande is wel getel maar by die ontleidings in tabelle b42 tot b47 weggelaat.

Albei spesies het in hierdie proef meer op die substratum as teen die glaswande van die akwariums voorgekom. Nogtans is L. natalensis minder kere (452) as B. (B.) tropicus (549), op die substratum aangetref. In teenstelling met die poel V-eksperiment was die akwariums se wande skoongewas en

vry van alge. Albei spesies het in die akwariums, net soos in die 24-uur opname van die slakke in die poele, geneig om snags van die substratum af weg te beweeg.

Lymnaea natalensis het in hierdie proef net tussen klip aan die een kant en die ander drie substrata aan die ander kant, onderskei. In volgorde was die aggregasies dus:

$$\begin{array}{ccccccc} K & > & G & \approx & F_s & \approx & M \\ 55.8 & & 23.5 & & 22.5 & & 11.3 \end{array}$$

Hoewel daar geen betekenisvolle verskille was tussen die aggregasies op gruis, fynsand en modder nie, het dit tog opvallend verminder met kleinerwordende partikelgroottes.

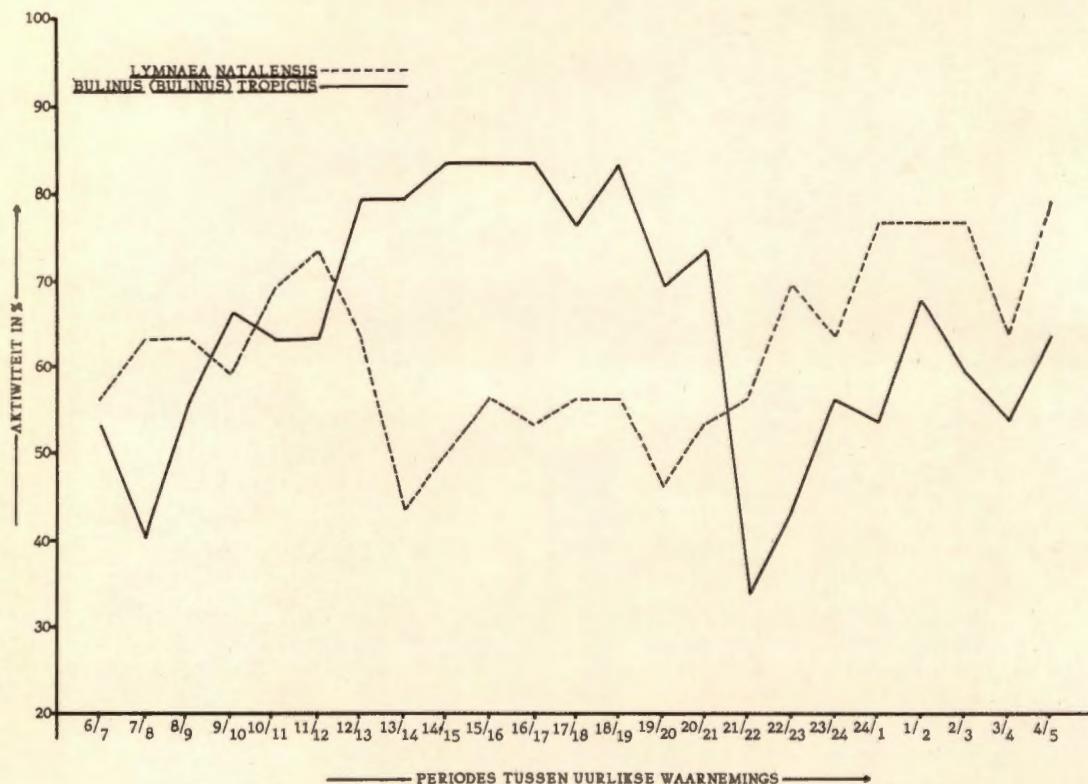
In die geval van B. (B.) tropicus was daar geen betekenisvolle verskille, in die aanvaarde sin van die woord, tussen die aggregasies op enige van die vier substrata nie. Amper betekenisvolle verskille is tussen die klip en die ander twee growwe substrata verkry:

$$\begin{array}{ccccc} \overbrace{K \approx M} & \geq & \overbrace{F_s \approx G} \\ 47.8 & & 39.3 & & 25.8 \end{array}$$

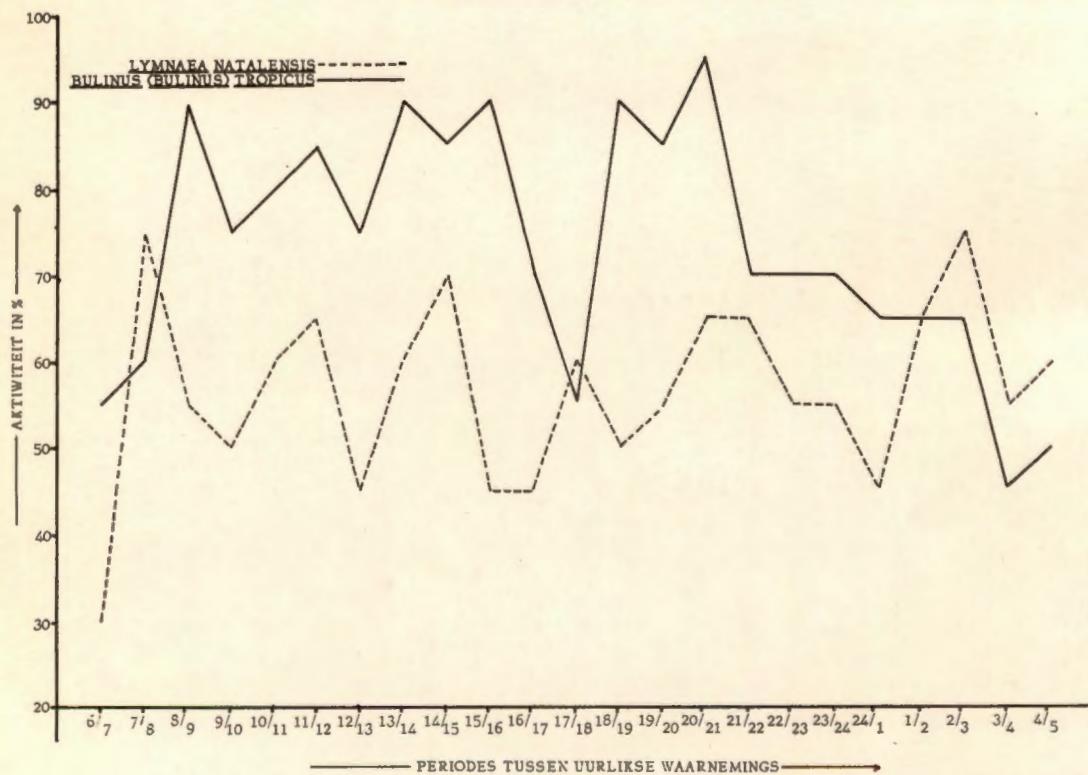
Die laaste deel van die proef, waar 20 individue van elke spesie in akarium C geplaas is, het bg. neigings vir albei groepe bevestig.

In al drie akwariums was daar 'n keuse tussen oostelike, noordelike, westelike en suidelike akariumwande. Daar was egter geen aanduidings dat die twee spesies se gedrag in hierdie opsig beïnvloed is deur die rigting waaruit die sonlig afkomstig was nie.

FIGUUR 25 LYMNAEA NATALENSIS IN AKWARIUM A EN BULINUS (BULINUS) TROPICUS IN AKWARIUM B
AKTIWITEIT AS PERSENTASIE SLAKKE VAN ELKE SPESIE WAT TUSSEN
TWEE OPEENVOLGENDE UURLIKSE WAARNEMINGS VAN POSISIE
VERANDER HET



FIGUUR 26 LYMNAEA NATALENSIS EN BULINUS (BULINUS) TROPICUS IN
AKWARIUM C
AKTIWITEIT AS PERSENTASIE SLAKKE VAN ELKE SPESIE WAT TUSSEN
TWEE OPEENVOLGENDE UURLIKSE WAARNEMINGS VAN POSISIE
VERANDER HET



3.43 Die aktiwiteit van L. natalensis en B. (B.) tropicus
in afsonderlike akwariums en in dieselfde akwarium

'n Interessante verskynsel is opgemerk i.v.m. die aktiwiteit van die slakke in akwariums A, B en C tydens die gedragstudies. Die aantal slakke wat van posisie verander het tussen elk van die uurlikse waarnemings is geneem as 'n rowwe maatstaf van die groep se aktiwiteit. Posisies is gedefinieer as die 16 substraatvakkies plus die vier wande van elke akwarium, altesaam dus 20. Die aantal slakke wat tussen waarnemings van posisie verander het, is uitgedruk as persentasie van die totaal en is grafies voorgestel in figure 25 en 26. Figuur 25 duï die aktiwiteit van L. natalensis in akwarium A, en B. (B.) tropicus in akwarium B, aan. Figuur 26 gee die aktiwiteit van beide spesies tydens hul samesyn in akwarium C. Lymnaea natalensis se aktiwiteit was, in die afwesigheid van die ander spesie, hoog in die voormiddag, laag in die middag en aand en het weer gestyg in die nag (fig. 25). Bulinus (B.) tropicus se aktiwiteit het feitlik net die teenoorgestelde patroon gevolg in akwarium B, nl. laag in die voormiddag, hoog in die namiddag en aand, 'n skielike daling by 2100 uur en daarna weer 'n styging deur die nag. Die gemiddelde aktiwiteit (62.2%) van L. natalensis in akwarium A was baie dieselfde as dié (64.6%) van B. (B.) tropicus in akwarium B.

Waar die twee spesies egter saam in akwarium C was, was die aktiwiteitspatrone heel anders (fig. 26). Albei se aktiwiteit was oor die hele waarnemingsperiode onreëlmatrik,

terwyl B. (B.) tropicus se aktiwiteit feitlik deurgaans hoër was as dié van L. natalensis (72.6% teenoor 56.7%). Waar die twee spesies dus saam in akwarium C was, was L. natalensis se aktiwiteit 5.5% laer en dié van B. (B.) tropicus 8.0% hoër as waar hulle afsonderlik gehou is in akwariums A en B onderskeidelik. Hierdie verskille mag óf toevalig, óf die resultaat van 'n hoër slakdigtheid in akwarium C (40) as in akwariums A en B (30 elk) gewees het, maar dit mag ook daaraan te wyte wees dat die twee spesies mekaar se gedrag beïnvloed het. Hieroor kan op die oomblik geen uitspraak gegee word nie.

3.44 Vergelyking van die resultate verkry met die gedragstudies

Beide spesies het 'n neiging getoon om bedags meer op die substratum voor te kom as snags. Hierdie gedragspatroon kan, onder die eksperimentele toestande, na my mening, nie aan enige ritme anders as dié van dag en nag gekoppel word nie. Daardie omgewigsfaktore soos temperatuur en pH, wat in die 24-uur opname gewissel het, was feitlik sonder twyfel in die vloeiente water van die riviermodelletjie en akwariums nie op enige gegewe tydstip op die substratum anders as elders nie.

In die eerste twee gedragseksperimente (sien 3.41 en 3.42) het L. natalensis meer teen die wande van die poele as op die substratum voorgekom. Tydens die akwarium-proef het hierdie spesie egter meer op die substratum voorgekom, ten spyte daar-

van dat die slakke twee keer soveel geleentheid gehad het om teen die akwariumwande voor te kom, aangesien die wande van die houers, soos in die vorige twee eksperimente, 'n groter totale oppervlakte beskikbaar gestel het as die substrata daarin. In die laaste eksperiment was daar egter, anders as in die vorige twee, geen perifiton op die vertikale oppervlaktes nie. Die verskil in gedrag van L. natalensis kan dus moontlik aan die teenwoordigheid van voedsel in die eerste twee eksperimente en die afwesigheid daarvan in die laaste, toegeskryf word. Dit blyk dat B. (B.) tropicus se gedrag waarskynlik ook beïnvloed is deur die mikroflora, want waar hierdie spesie in die akwarium-eksperiment geen onderskeid gemaak het tussen die substrata wat identiese voedsel gebied het nie, het die tropicus-groep in poel V wel deeglik voorkeur gegee aan die moddersubstrata wat vermoedelik die beste voedsel verskaf het. As die rondswervgedrag (sien later) van beide B. (B.) tropicus en L. natalensis in ag geneem word, sou die meganisme van hul reaksie t.o.v. die aan- of afwesigheid van voedsel moontlik beskou kan word as 'n ortokinese of selfs 'n klinokinese. In die geval van B. (B.) tropicus was hierdie gedragspatroon blykbaar oorheersendeur 'n ander waarvolgens die spesie meer op die substratum voorgekom het as elders.

In al drie gedragsproewe het L. natalensis, wat substrata aanbetrif, die meeste tyd deurgebring op klip. Die versoeking is dus groot om sonder meer aan te neem dat die spesie voorkeur gee aan 'n klipsubstraat, veral as in ag geneem word dat die natalensis-groep in poel V meeste eierpakkies op klip

gelê het. 'n Alternatiewe verklaring sou egter wees dat, wanneer die substraatpartikels so groot is soos in die geval van klip, die slakke in werklikheid in staat is om nie net op die substratum voor te kom nie, maar ook daarin. Die slakke kan, en het ook tydens die eksperimente, in die ruimtes tussen die klippe in beweeg. Hoewel die klippe tydens die ewekansige keuse-proewe in dieselfde grootte vakkies geplaas is as die ander substrata, was die totale oppervlakte beskikbaar vir beweging van die slakke veel meer in die vakkies of poele met klip as in die ander. As 'n slak op die klipsubstraat beland het, sou dit hom veel langer neem om weer daarvandaan weg te kom as van 'n ander substratum af waar die dier slegs oor die oppervlakte hoef te beweeg. Die klippe het nie net meer beweeg-oppervlakte aan die slakke gebied nie, maar dit het ook relatief meer oppervlakte beskikbaar gestel waarop mikroflora gegroei het. 'n Slak het dus nie noodwendig sy tyd nutteloos bestee as hy langer op die klippe vertoeft nie. Dit is wel so dat mikroflora ook tussen die boonste lae korrels van die gruis, sand en fynsand gegroei het, maar dit was onbereikbaar vir die slakke wat nie tussen die partikels in kon beweeg nie.

Die aanname wat dus aan die begin van die keuseproewe gemaak is, nl. dat gelyke oppervlaktes van elke substraattipe aan die slakke voorgelê is, is dus heel moontlik verkeerd. Trouens, as die gemiddelde aggregasies van L. natalensis op klip tydens die tweede en derde gedragsproewe aangepas sou word om die oppervlaktes almal gelyk aan mekaar te stel, en dit beteken deur minstens vier of vyf te deel, sou daar waarskynlik geen betekenisvolle verskille tussen die aggregasies

van L. natalensis gewees het nie.

Die oënskynlik abnormale gedrag van L. natalensis se klipgroep tydens die eerste gedragsproef kan op 'n soortgelyke wyse as hierbo verklaar word. Die poele van die riviermodelletjie is almal min of meer kubies sodat die totale oppervlakte van die poelwande in vergelyking met dié van die bodem van elke poel in 'n verhouding van vier tot een staan. In die geval van die poele met klippe is die verhouding egter minstens vier tot vier of selfs minder. Geen wonder dus dat L. natalensis se klipgroep, anders as die ander vier, meer tyd op die substratum deurgebring het as teen die poelwande nie. Dit is egter nie uitgesluit dat hierdie spesie voorkeur gee aan klippe vir die lê van eiers nie, want hulle het in poel V die meeste eierpakkies op klippe gelê, ten spyte daarvan dat hulle meeste van die tyd teen die poelwande deurgebring het.

Die reaksies van B. (B.) tropicus t.o.v. die substratum kan basies op dieselfde manier as vir L. natalensis verklaar word. Tydens die keuse-proef in die akwariums was dit opmerklik dat B. (B.) tropicus groter aggregasies vertoon het op klip as op fynsand of gruis terwyl die aggregasies op modder en klip nie betekenisvol verskil het nie. Tydens die waarnemings in poel V was die spesie beslis meer gekonsentreer op modder en moddersand as op die ander substrata. In hierdie proef was die veelheid en/of verskeidenheid van voedsel op die moddersubstrata waarskynlik die deurslaggewende faktor. Die verskyning van klip derde op die ranglys weerspieël moontlik 'n toestand waar die groter beskikbare oppervlakte op klip nie kon opweeg teen die beter voedseltoestande en aanwesigheid van hoër plante

(plek vir eierpakkies) op die moddersubstrata nie. Die ander drie substrata, gruis, sand en fynsand verskil nie juis onderling t.o.v. beskikbare oppervlakte nie en as dit aanvaar word dat die voedselvoorwaardes daar swakker was, kon die klein en onderling ononderskeibare aggregasies van B. (B.) tropicus op hierdie substrata verwag word.

Tydens die waarnemings op al tien slakgroepe in die poele van die riviermodelletjie, is B. (B.) tropicus meer gevind op klip, gruis en modder as op sand en fynsand. Die voorkeur vir modder kan verklaar word in terme van die voedselverskeidenheidteorie. Die voorkeur vir klip kon die gevolg gewees het van meer beskikbare oppervlaktes en moontlik ook beter voedselvoorwaardes. Die insluiting van gruis onder die substrata waarop B. (B.) tropicus meeste gevind is, is oënskynlik onverklaarbaar. Die lede van die tropicusgroep op gruis was egter besonder klein (sien tabel b37 in bylae asook fig. 19); hulle was selfs kleiner as die gruispartikels, met die gevolg dat die beginsel van meer beskikbare oppervlakte ook in hierdie geval gegeld het, hoewel in 'n mindere mate as vir die klipgroep. Die lae besoekfrekwensie van B. (B.) tropicus aan die substratum in die sand- en fynsandpoele is waarskynlik veroorsaak deur die swak voedselverskeidenheid op hierdie substrata. Bulinus (B.) tropicus het, in teëstelling met L. natalensis, deurgaans meer op die substratum as elders voorgekom. Tog het die tropicusgroep in poel V die meeste eierpakkies op plante gelê - dieselfde teenstrydigheid as in die geval van L. natalensis waar die spesie meeste tyd op die een soort oppervlakte deurgebring het maar tog 'n ander verkieks het om eiers op te lê.

Die gedrag van L. natalensis en B. (B.) tropicus t.o.v. die klipsubstrata word enigsins duideliker as die bewegings van die slakke van naderby beskou word. Beide spesies het voortdurend beweeg - 'n gemiddeld van 50 persent of meer het tussen elke uurlikse waarneming van posisie verander in die akwariums. Hierdie syfer kan selfs hoër wees, want daar is geen waarborg dat sommige nie meer as een keer van posisie verander het tussen twee opeenvolgende waarnemings nie. Die bewegings was klaarblyklik heeltemal ewekansig en ongerig. Dit was 'n tipiese swerfgedrag soos beskryf deur Schiff (1966) vir B. (P.) globosus en deur Bovbjerg (1965) vir S. reflexa. Die klipsubstrata het waarskynlik bloot die effek gehad van 'n groter oppervlakte beskikbaar vir beweging wat gekonsentreer is in dieselfde ruimte as wat die ander substrata gehad het en dus 'n groter deel van die groep se rondswerwery in beslag geneem het. In die poele van die riviermodelletjie is die toestand egter gekompliseer deur die vorming van 'n lagie bodemneerslag tussen die klippe wat, soos reeds gemeld, 'n redelike hoeveelheid perifiton onderhou het. Die gevolg was dat die klipsubstraat 'n addisionele voordeel gebied het wat sou neig om nog meer van die slakke se rondswerftyd in beslag te neem.

Die algemene gedragsverskille tussen die twee slakspesies is nie sonder meer te verklaar nie. Waar die keuse net tot partikelgroottes beperk was, was die twee spesies amper ewe min vir verskille sensitief. Waar die keuse deur differensiële voedselverspreiding en hoër plantegroei gekompliseer is, het B. (B.) tropicus blykbaar 'n skerper seleksievermoë as

L. natalensis vertoon. Gesien die feit dat L. natalensis deurgaans minder op die substratum voorgekom het as B. (B.) tropicus, verbaas hierdie verskil glad nie.

Die verskynsel dat L. natalensis minder op die substratum voorgekom het as B. (B.) tropicus, tesame met die feit dat L. natalensis minder tyd op die substratum deurgebring het as elders tydens die eerste twee gedragsproewe, asook die voorkeur wat B. (B.) tropicus in aldrie proewe aan die substratum bo ander moontlike oppervlaktes gegee het, kan moontlik geïnterpreteer word as 'n verskil in verspreidingsvermoë tussen die twee spesies. Hierdie gedagte word gesteun deur die volgende: Dit is nl. so dat die slakke in die poele in al sterker stroming beland het namate hulle weg van die substratum af en teen die poelwande op beweeg het (sien 2.1). Lymnaea natalensis het 'n groter kans gehad om in so 'n stroming te beland as B. (B.) tropicus, omdat eg. spesie meer teen die poelwande beweeg het as lg. en omdat L. natalensis by tye, in teenstelling met B. (B.) tropicus, direk van die substratum of poelwande af na die wateroppervlak beweeg het. Normaalweg sou hierdie stromings die slakke weggevoer het uit die poele as dit nie vir die gaasafskortings was nie. Trouens, nadat die afskortings voor die poele verwyder is na afloop van die r_c -proef, het L. natalensis algou in die stroombedding in beweeg, afgespoel en aan die eindpunt van die riviermodelletjie beginakkumuleer. In teenstelling hiermee het B. (B.) tropicus meestal in die poele waartoe hulle tevore beperk is, gebly en het baie selde hul verskyning in die stroombedding gemaak. Terselfdertyd is dit weereens gesien dat L. natalensis stroom-

op beweeg in al die stroomsektors, hoewel in kleiner getalle as stroom-af. Uit 'n funksioneel-morfologiese oogpunt gesien, is L. natalensis se groter stroombestandheid glad nie verbaalend nie, want hierdie spesie se skulpvorm en liggaamsoriëntasie tydens beweging, is baie meer stroombelynd as dié van B. (B.) tropicus.

Die waargenome gedrag van L. natalensis en B. (B.) tropicus dwing my tot 'n kritiese oorweging van die bruikbaarheid van die woord "substratum" in varswaterslak-ekologie. In die huidige proewe is die klassieke hidrobiologiese definisie van die woord aanvaar, nl. dat "substratum" verwys na die min of meer horizontale bodem van die een of ander natuurlike watermassa. Na afloop van die gedragstudies het ek egter basies dieselfde beswaar teen die gebruik van die woord "substratum" in varswaterslak-ekologie as wat Andrewartha en Birch (1954) het teen die woord "habitat" in algemene ekologie, nl. dat die delimitasie van die ruimte (of oppervlakte in die geval van substratum) beskryf deur die woord nie soseer deur die dier of diere wat ondersoek word, geskied nie, maar deur die ondersoeker self. Die substratum is op die oog af 'n diskrete en goed omlynnde deel van die omgewing van varswaterslakke; tog het L. natalensis tydens die gedragstudies geen onderskeid tussen die substrata in die poele en die poelwande self gemaak nie; gegee dat daar voedsel op die poelwande teenwoordig was. Bulinus (B.) tropicus het wel meer op die substratum voorgekom as elders, maar geen een van selfs hierdie spesie se aktiwiteite was slegs tot die substratum beperk nie. Om hierdie rede moes die vierde omgewingskomponent, nl. 'n plek om in te leef

(Andrewartha en Birch, 1954, se plaasvervanger vir "habitat"), elders omskryf word as volume water, waterplante, wateroppervlak en substratum. Hierdie indeling is onnodig ingewikkeld en kan baie vereenvoudig word as 'n nuwe en meer omvattende begrip "begaanbare oppervlaktes" ingevoer word. Die begaanbare oppervlaktes van die een of ander varswaterslakspesie se plek om in te leef word dan gedefinieer as al daardie oppervlaktes waarop, waarskynlik ewe belangrik is in die gedrag van die twee ondersoekte spesies, maar dat die substraatgedeelte vir B. (B.) tropicus 'n belangriker deel vorm van die begaanbare oppervlaktes as vir L. natalensis. As anhidrobiose in ag geneem word, raak die argument ingewikkelder want dan is die substratum 'n oppervlakte waarop beweeg word sowel as 'n medium waarin beweeg word. In hierdie geval het die substratum egter dieselfde tweeledige aard as die water self en hoef daar dan slegs onderskeid gemaak te word tussen die oppervlakte van die substratum onder normale omstandighede en die volume e.a. eienskappe daarvan onder toestande van anhidrobiose.

4 VERGELYKING VAN DIE RESULTATE VERKRY UIT DIE
PROEWE OOR VERMEERDERINGSVERMOË, GEWIGSTOENAME
EN GEDRAG

Die suksesvolgorde van L. natalensis se vyf groepe in terme van vermeerderingsvermoë is basies dieselfde as in terme van gewigstename. Die enigste verskil is dat die sandgroep wel 'n hoër r_c -waarde as die gruisgroep gehad het, maar dat dit nie seker is of die sandgroep 'n beter gewigstename as die gruisgroep gehad het nie. Dieselfde parallelisme tussen vermeerderingsvermoë en groeikoers blyk ook uit Prinsloo (1966) se ondersoek na die invloed van konstante temperature op L. natalensis en B. (B.) tropicus.

Uit die resultate van die gedragstudies kon in die geval van L. natalensis nie bevestiging gekry word vir die suksesvolgordes afgelei uit die vermeerderingsvermoë-en gewigstename-proewe nie. Lymnaea natalensis kon blykbaar nie onderskei tussen die verskillende substraattypes nie, of die spesie het geen besondere voorkeur vir die een of ander substratum se mikroflora-samestelling openbaar nie. Selfs waar die gedrag van daardie slakke dopgehoud is wat in die vermeerderingsvermoë- en gewigstename-proewe gebruik is, kon geen ooreenkoms bespeur word tussen die tyd wat die slakgroepe op die substrata deurgebring het en hul r_c - en gewigstename-volgordes nie. Lymnaea natalensis het slegs onderskeid gemaak tussen begaanbare oppervlaktes met voedsel en dié sonder voedsel, soos in die akwariums gesien is.

In die geval van B. (B.) tropicus kom die groeikoers-volgorde baie ooreen met die substraatvolgorde volgens mikroflora-verskeidenheid, behalwe vir die fynsand en gruis wat in die twee volgordes net mooi omgeruil is. Daar kan egter met geen sekerheid aanvaar word dat die mikroflora-volgorde in die tropicus-poele dieselfde is as die volgorde aangegee onder 3.193 (bl.114) nie, want die volgorde van die substrata volgens mikroflora-verskeidenheid is saamgestel uit die totale aantal mikroflora-soorte wat op die bodems van beide poele met 'n gegewe substratum voorgekom het. Trouens, my indruk is dat die fynsandgroep van B. (B.) tropicus oor 'n groter voedselverskeidenheid beskik het as die gruisgroep. Die fynsandgroep van B. (B.) tropicus was in poel IX wat die stroompoel aan die end van die klaterstroom in die helfte van die riviermodelletjie is (sien fig. 4) en dit was opmerklik dat die bodemneerslag in hierdie poel veel hewiger was as in die ander poele van die riviermodelletjie waar die water baie stadiger deurgevloeи het. Waar die ander poele gevrywaar was van daardie gedeelte van die bodemneerslag wat in die stroombedding voor of langs die poele gevorm het, het poel IX gedien as opvangbak vir die bodemneerslag wat nie in die klaterstroom kon vorm nie. As die aanname korrek is dat daar meer soorte mikroflora in B. (B.) tropicus se fynsandpoel as gruispoel was, beteken dit dat daar geen verskil tussen die volgorde van mikroflora-verskeidenheid in die tropicus-poele en die gewigstoename-volgorde van hierdie spesie is nie. In daardie geval verleen dit steun aan die vermoede dat die mikroflora-verskeidenheid wat op die substratum voorgekom het, verantwoordelik was vir die invloed van die substratum op L. natalensis en

B. (B.) tropicus in die afgelope proewe.

As die gruispoel 'n swakker voedselgehalte as die fynsandpoel aan B. (B.) tropicus gestel het, kan die r_c -waardes van die tropicus-groep ook beter verstaan word. Blykbaar was daar in die gruispoel, in teëstelling met die ander vier tropicus-spoele, die een of ander komponent/e van die spesie se voedselvereistes afwesig of in gebrekkige hoeveelhede teenwoordig. Hierdie vermoede is gesterk deur die vinnige groei-tempo wat die oorlewendes van die gruisgroep begin toon het toe gekookte slaaiblare aan hulle gevoer is na afloop van die r_c - en gewigstoename-proef. Sommige van hierdie slakke se skulpe het binne twee weke na aanvang van die slaaivoeding met 'n kwart winding vergroot. Dit wil dus voorkom asof B. (B.) tropicus, wat vermeerderingsvermoë aan betrek, minder sensitiief is t.o.v. voedselverskeidenheid as L. natalensis, maar dat eg. spesie tog die een of ander minimumvereiste t.o.v. mikroflora-verskeidenheid het. Sodra die beskikbare voedselverskeidenheid nie aan hierdie minimumvereiste voldoen nie, ly B. (B.) tropicus se vermeerderingsvermoë daar onder. Die interessante van die hele aangeleentheid is egter dat L. natalensis se vermeerderingsvermoë en groeikoers blykbaar afhanklik was van die voedselverskeidenheid op die substrata, terwyl net die groeikoers van B. (B.) tropicus sodanig geaffekteer is. Uit 'n ander oogpunt gesien, beteken dit dat B. (B.) tropicus dieselfde vermeerderingsvermoë gehandhaaf het onder voedseltoestande wat kwalitatief, binne sekere perke, gewissel het. Dit is 'n besonder waardevolle eienskap wat B. (B.) tropicus openbaar het want in der waarheid het hierdie spesie dan vermoedelik wyer perke van verdraagsaamheid as L. natalensis t.o.v.

die gehalte van voedsel wat beskikbaar was in die riviermodelletjie. As dieselfde reël sou geld in die natuur, kan dit, tesame met B. (B.) tropicus se wyer perke van verdraagsaamheid t.o.v. temperatuur (Prinsloo, 1966), bydra tot die verskil in geografiese verspreidingspatrone van die twee spesies, soos uiteengesit deur Van Eeden en Combrinck (1966).

Daar is egter een teenstrydigheid wat nie op grond van die afgelope proewe se resultate verklaar kan word nie. Dit is die verskynsel dat B. (B.) tropicus, wat juis in terme van vermeerderingsvermoë redelik onsensitief vir substraat- (en vermoedelik dus voedselverskeidenheid-) verskille is, tog die vermoë om die substrata met die beste voedselgehalte te selekteer, besit, terwyl L. natalensis, die r_c - en gewigsensitiewe spesie, nie 'n vermoë om te selekteer vertoon het nie. Dit beteken egter nie dat L. natalensis geen voedselvoorkeure het nie, want Prinsloo (1966) verklaar dat jong eksemplare van L. natalensis mikroflora verkies bo gekookte slaai in teëstelling met B. (B.) tropicus wat geen onderskeid maak tussen hierdie twee soorte voedsel nie.

Aangaande die vraag na die voordeeligheidsvolgorde van substrattypes vir L. natalensis en B. (B.) tropicus, word verwys na L. natalensis se r_c - en groeikoersvolgordes asook B. (B.) tropicus se groeikoersvolgorde, tesame met die spesie se keusevolgorde in poel V. Dit kan egter nie op grond van die afgelope eksperimente se resultate aanvaar word dat dieselfde volgorde nl. M > K > S > G > Fs, ook in die natuur sou geld nie. As, soos vermoed word, die mikroflora-verskeidenheid die bepalende faktor was, is dit vanselfsprekend dat daar ander omge-

wingsinvloede as net die substratum werkzaam mag wees in die bepaling van die voedselgehalte van die slakke en dit volg nie noodwendig dat die besondere stel omgewingstoestande in die riviermodelletjie dieselfde as in natuurlike habitatte, wat op sigself van mekaar mag verskil, was nie. Buitendien sou beide spesies op 'n gegewe substratum kon leef slegs as die stroom-snelheid laag genoeg is (sien 3.114).

Nietemin lyk dit tog moontlik dat 'n stewige moddersubstratum met die (blykbaar meestal) daarmee gepaardgaande plantegroei en lae stroomsnelheid die beste lewensvoorwaardes aan L. natalensis en B. (B.) tropicus kan bied. Hierdie afleiding volg nie net uit die resultate van die huidige proewe nie, maar ook uit ander aanduidings reeds elders bespreek, nl. die ooglopende voordele wat 'n moddersubstratum met plantegroei vir varswaterslakke inhoud, die verskeidenheid van spesies wat alreeds daarop gevind is en die feit dat L. natalensis en B. (B.) tropicus tydens twee veldondersoeke meeste kere daarop aangetref is.

5. OPSOMMING

1. Die ondersoek wat ingestel is na die invloed van veral die substratum op L.natalensis en B.(B.)tropicus het ook 'n evaluasie van die riviermodelletjie wat in die ondersoek gebruik is, ingehou. Gevolglik is die eksperimentele omgewing waarin die twee slakspesies gehou is, ook nader omskryf.
2. Besondere aandag is aan fisiese omgewingsfaktore soos o.a. volume water, stroomsnelheid, temperatuur, en geleidingsvermoë geskenk. Die waardes vir bogenoemde faktore gemeet, is met beskikbare gegewens aangaande die omgewingsvereistes van verskeie varswaterslakspesies vergelyk. Die algemene gevolgtrekking is gemaak dat die riviermodelletjie in verskeie opsigte moontlik optimale, maar beslis gunstige, lewensvoorwaardes aan beide L.natalensis en B.(B.)tropicus gebied het.
3. Daar is tot die gevolgtrekking gekom dat B.(B.)tropicus, sover dit die spesie se gedrag in die riviermodelletjie aan betrek, minder stroombestand as L.natalensis is.
4. Dit is gevind dat beide spesies se eierproduksie gestimuler is deur 'n skielike verandering in die geleidingsvermoë van die water. 'n Afleiding is gemaak dat bogenoemde eienskap nie net beperk is tot L.natalensis en B.(B.)tropicus nie, en dat dit moontlik in verband kan staan met die reënseisoene in die natuur.
5. Dit is heel moontlik so dat die temperatuur in die riviermodelletjie verantwoordelik was vir die relatief lang tyd

wat beide spesies geneem het om te begin voortplant en klaarblyklik is B.(B.)tropicus meer deur die temperatuur geaffekteer as L.natalensis. In die algemeen gestel, wil dit voor kom of die gemete temperature van die riviermodelletjie sub-optimaal sou wees, in terme van gemiddeldes sowel as fluktuanies, vir 'n hele aantal varswaterslakspesies.

6. Die chemiese eienskappe van die water wat gemeet is, het o.a. ingesluit pH, persentasieversadiging met O.S., B.SA., hardheid, alkaliniteit, asook verskeie katioon- en anioonkonse ntrasies. Ten opsigte van al hierdie eienskappe sou die riviermodelletjie se water as gunstig beskryf kon word vir o.a. L.natalensis en B.(B.)tropicus, hoewel die lae B.SA.-waardes moontlik beter lewensomstandighede vir L.natalensis as vir B.(B.)tropicus geskep het.
7. 'n Ondersoek is ook ingestel na die fauna en flora wat in die riviermodelletjie voorgekom het, o.a. om te verseker dat organismes skadelik vir die slakke afwesig was, maar ook om die mikroflora, wat gedien het as voedsel vir die slakke, nader te ondersoek. Sover vasgestel kon word, was daar 'n redelik verteenwoordigende en gebalanceerde diere- en plantelewe in die riviermodelletjie.
8. Die invloed van die substratum op L.natalensis en B.(B.)tropicus is op drie maniere ondersoek: Eerstens is daar m.b.v. 'n bevolkingstatistiek, nl. die vermoë om te vermeerder (r_c), vasgestel welke substraattypes die beste lewensvoorraardes aan die twee slakspesies gebied het. Vir hierdie doel is groepe van 30 slakke van elke spesie in afgeskorte poele van die riviermodelletjie op verskillende substraat-

tipes vir etlike maande ondersoek. Die substraattypes wat gebruik is, het modder, fynsand, sand, gruis en klip ingesluit. Tweedens is dieselfde slakgroepe se gewigsvermeerdering oor die eksperimentele tydperk gemeet te einde vas te stel of die substraattypes die slakke se groeikoers op dieselfde wyse sou affekteer as hul r_c -waardes. Derdens is die gedrag van die twee slakspesies t.o.v. die substratum in drie eksperimente nader ondersoek: Die gedrag van die slakke in die riviermodelletjie se poele is nl. ontleed, terwyl daar ook 'n keuse van ewekansig-verspreide substraattypes op twee maniere aan groepe van beide spesies voorgelê is.

9. Die volgorde van r_c -waardes, soos gemeet vir die L.natalensis-groepe op die verskillende substrata, was as volg: Moddergroep > klipgroep > sandgroep > gruisgroep = fynsandgroep. Dit is basies dieselfde volgorde wat verkry is vir die mikroflora-verskeidenheid op die verskillende substrata en die afleiding is gemaak dat dit heel moontlik verskille in voedselkwaliteit was wat aanleiding gegee het tot die besondere r_c -waardes wat gemeet is vir L.natalensis. In die geval van B.(B.)tropicus was daar egter net 'n baie groot verskil tussen die r_c -waardes van die gruisgroep aan die een kant en die ander vier groepe aan die ander kant. Dit kan beteken dat B.(B.)tropicus in terme van r_c minder sensitief was as L.natalensis t.o.v. substraatverskille soos verteenwoordig in die verskeidenheid van mikroflora op elk. Dit was duidelik dat daar in die geval van beide spesies, geen eweredigheid was tussen r_c -waardes en substraatpartikelgroottes nie.
10. 'n Nuwe weegmetode is ontwerp wat daarop neergekom het dat 'n

gewigskompensasiefaktor vir elke spesie bepaal is waarmee 'n slak se gewig by tye van weging gekompenseer is vir gewigsverlies a.g.v. uitdroging na verwydering uit die water. Tydens die vasstelling van die gewigskompensasiefaktore is ook bepaal hoe lank elke spesie buite die water in die laboratorium kan leef, terwyl kenmerkende gewigsverliesgrafieke vir elke spesie opgestel is.

11. Die gewigstoename van die slakke in die r_c -proef was sodanig dat dit in die geval van L.natalensis basies ooreengestem het met die r_c -volgorde van die groepe. In die geval van B.(B.)tropicus het die gewigstoename-volgorde van die groepe nie met die spesie se eie r_c -waardes nie, maar wel met L.natalensis se r_c -volgorde ooreengestem. Hierdie resultate is beskou as steun vir die teorie dat die kwaliteit van die slakvoedsel soos verteenwoordig in mikroflora-verskeidenheid, verantwoordelik was vir die differensiële invloed wat die substraattypes op die twee spesies gehad het. Dan is egter aanvaar dat B.(B.)tropicus, anders as L.natalensis, slegs in terme van gewigstoename en nie in terme van r_c nie, grootliks geaffekteer is deur substraatverskille.
12. Tydens die gedragstudies was dit opvallend dat L.natalensis, wat in terme van r_c en groeikoers sensitiief was t.o.v. substraatverskille, 'n swakker seleksievermoë teenoor dieselfde substrata openbaar het as B.(B.)tropicus, wat slegs m.b.t. gewigsvermeerdering sensitiief was. Uit die verskynsel dat L.natalensis minder substraatgebonden was as B.(B.)tropicus en makliker in die stromende water van die rivierbedding

in beweeg het, wil dit voorkom of eg. spesie 'n beter lokale verspreidingsvermoë as lg. het.

13. Op grond van die resultate wat verkry is met aldrie die ondersoekmetodes na die invloed van die substratum op die twee slakspesies, is tot die slotsom gekom dat 'n modder-substratum met plantegroei waarskynlik die beste lewensvoorwaardes aan L.natalensis en B.(B.)tropicus sou bied. Daar is egter ook op gewys dat die besondere meriete-volgorde van die oorblywende substraattipes soos vasgestel in die eksperimentele habitat, nie noodwendig ook in die natuur sou geld nie, aangesien faktore soos stroomsnelheid en voedselkwaliteit in die riviermodelletjie nie sonder meer gelyk gestel kan word aan dié in natuurlike habitatte nie.

6. DANKBETUIGINGS

Ek maak graag van hierdie geleentheid gebruik om my opregte dank en waardering uit te spreek teenoor:

Prof. J.A. van Eeden vir sy bekwame optrede as projekleier en vir sy raad, hulp en aanmoediging wat deurentyd tot my beskikking was.

Prof. P.A.J. Ryke vir sy vriendelike belangstelling, aanmoediging en hulp.

Prof. H.J. Schoonbee vir die aandeel wat hy gehad het in die beplanning van die riviermodelletjie, die identifikasie van baie van die fauna en flora wat van tyd tot tyd daarin aangevind is en die waardevolle raad en verduidelikings wat ek dikwels van hom gekry het.

Mnr. W.J. van Aardt vir sy belangstelling en interessante mededelings.

Mnr. J.L. Aucamp vir sy aandeel aan die konstruksie van die riviermodelletjie en raad met die latere onderhoud daarvan.

Mnr. J.F. Prinsloo, nie net vir sy aandeel aan die bou van die apparaat nie, maar ook vir die hulp en noue samewerking wat ek van hom ervaar het in die loop van die proewe.

Mnr. K. N. de Kock vir die oorspronklike gegewens van sy ondersoek na die Mollusca in die Mooirivier wat hy tot my beskikking gestel het, asook die bystand in raad en daad wat ek steeds van hom geniet het.

Mnr. G. Oberholzer vir sy werk i.v.m. die bevestiging van die identiteit van die twee slakspesies wat in die proewe gebruik is.

Mnr. V.L. Hamilton-Atwell vir sy hulp met die hantering van taksonomiese probleme.

Die hidrobiologiese navorsingspan (1965) van hierdie Instituut vir hul oorwegende aandeel aan die chemiese ontledings van die water in die riviermodelletjie.

Die W.N.N.R. wat die nodige fondse vir hierdie projek beskikbaar gestel het.

7. LITERATUURVERWYSINGS

Werke aangedui met + is nie in die oorspronklike gesien nie.

- ABDEL-MALEK, E.T. 1956. Factors conditioning the habitat of bilharziasis intermediate hosts of the family Planorbidae. Bull. Wld Hlth Org. 26. 51 p.
- ALBERTS, L.E. 1966. Some aspects of the respiratory physiology of three South African freshwater pulmonate snails, Bulinus (Physopsis) africanus (Krauss), Bulinus (Bulinus) tropicus (Krauss) and Lymnaea natalensis Krauss. S. Afr. J. Sc. 62, 7 : 215-233.
- ALLEN, K.R. 1951. The Horokiwi stream. A study of a trout population. N. Z. Mar. Dept. Fish. Bull. 10 : 231 p.
- AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION 1955. Standard methods for the examination of water and sewage. Tenth edition. New York.
- ANDREWARTHA, H.G. & BIRCH, L.C. 1954. The distribution and abundance of animals. Chicago, The University of Chicago Press. 782 p.
- + ANDREWS, F.W. 1945. Water plants in the Gezira canals. A study of aquatic plants and their control in the canals of the Gezira cotton area (Anglo-Egyptian Sudan). Ann. appl. Biol. 32 : 1-14.
- + AYAD, N. 1956. Bilharzias survey in British Somaliland, Eritrea, Ethiopia, Somalia, the Sudan and Yemen. Bull. Wld Hlth Org. 14 : 1-14.
- BAKER, F.C. 1927. Molluscan associations of White Lake, Michigan: A study of a small inland lake from an ecological and systematic viewpoint. Ecology 8 : 353-370.
- BARLOW, C.H. 1950. Snail ponds. J. Parasit. 36 : 447-450.
- BERRIE, A.D. 1964. Observations on the life of Bulinus Physopsis ugandae Mandahl-Barth, its ecological relation to Biomphalaria sudanica tanganyicensis (Smith) and its role as intermediate host of Schistosoma. Ann. trop. Med. Parasit. 58 : 457-466.

- BOVBJERG, R.V. 1952. Ecological aspects of the snail Campeloma decisum. Ecology 33 : 169-176.
- BOVBJERG, R.V. 1965. Feeding and dispersal in the snail Stagnicola reflexa (Basommatophora : Lymnaeidae). Malacologia 2, 2 : 199-207.
- BOYCOTT, A.E. 1936. The habitats of fresh-water Molusca in Britain. J. Anim. Ecol. 5 : 116-186.
- + BRUMPT, E. 1941. Observations biologiques diverses concernant Planorbis (Australorbis) glabratus hôte intermédiaire de Schistosoma mansoni. Ann. De Parasit. 18, 1, 2, 3 : 9-44.
- + BUTCHER, R.W. 1933. Studies on the ecology of rivers. I. On the distribution of macrophytic vegetation in the rivers of Britain. J. Ecol. 21 : 58-91.
- + CHERNIN, E. & MICHELSON, E.H. 1957a. Studies on the biological control of schistosome - bearing snails. III : The effects of population density on growth and fecundity in Australorbis glabratus. Am. J. Hyg. 65 : 57.
- + CHERNIN, E. & MICHELSON, E.H. 1957b. Studies on the biological control of schistosome - bearing snails. IV : Further observations on the effect of crowding on growth and fecundity in Australorbis glabratus. Am. J. Hyg. 65 : 71.
- COKER, R.E. 1954. Streams, lakes, ponds. Chapel Hill, The University of North Carolina Press. 327 p.
- COMBRINCK, J.J. 1966. 'n Kwantitatiewe en kwalitatiewe ondersoek van die plankton van Baberspan. Ongepubliseerde verhandeling, Potch. Univ. vir C.H.O., Rep. van S.Afr. 71 p.
- CRIDLAND, C.C. 1957. Ecological factors affecting the numbers of snails in temporary bodies of water. J. Trop. Med. Hyg. 60 : 287-293.

- CRIDLAND, C.C. 1958. Ecological factors affecting the numbers of snails in a permanent stream. *J. Trop. Med. Hyg.* 61 : 16-20.
- + DE ANDRADE, R.M. 1954. Alguns dados hidroquimicos de criadouras de planorbidaes no Distrito Federal. *Rev. Brasil. Malar.* 6 : 473-5.
- DE KOCK, K.N. 1966a. Ongepubliseerde gegewens.
- DE KOCK, K.N. 1966b. Die verspreiding en habitatseleksie van die Mollusca in die Mooirivier, Transvaal. Ongepubliseerde verhandeling, Potch. Univ. vir C.H.O., Rep. van S. Afr. 130 p.
- DE MEILLON, B., FRANK, G.H. & ALLANSON, B.R. 1958. Some aspects of snail ecology in South Africa. A preliminary report. *Bull. Wld Hlth Org.* 18 : 771-783.
- DESCHIENS, R. 1956. Factors governing the habitat of bilharzia snail vectors. WHO/Bil. Ecol./23. 49 p.
- + DE WITT, R.M. 1954. The intrinsic rate of natural increase in a pond snail (*Physa gyrina* Say). *Am. Nat.* 88 : 353-9.
- DEXTER, R.W. 1950. Distribution of the molluscs in a basic bog lake and its margins. *Nautilus* 64 : 19-26.
- FRANK, G.H. 1964. The ecology of the intermediate hosts of Bilharzia. Ecological studies in Southern Africa. *Monographiae biol.* 14 : 353-362.
- + GAMBLE, F.W. 1910. *Platyhelminthes and Mesozoa.* Cambridge National History 2. Londen, MacMillan Co.
- GAUD, J. 1956. Seasonal and climatic factors influencing the reproductive cycle of snail vectors of bilharziasis in North Africa. WHO/Bil. Ecol./2. 21 p.
- GERSBACHER, W.M. 1937. Development of stream bottom communities in Illinois. *Ecology.* 18, 3 : 359-390.

- + GORDON, R.M., DAVEY, T.H. & PEASTON, H. 1934. Transmission of human bilharziasis in Sierra Leone, with an account of the schistosomes concerned, S.mansoni and S.haematobium. Ann. trop. Med. Hyg. 28 : 323-419.
- HARRISON, A.D. 1964. An ecological survey of the Great Berg river. Ecological studies in Southern Africa. Monographiae biol. 14 : 143-158.
- HARRISON, A.D. & FARINA, T.D.W. 1965. A naturally turbid water with deleterious effects on the egg capsules of planorbid snails. Ann. trop. Med. Parasit. 59, 3 : 327-330.
- + HARRY, H.W., CUMBIE, B.G. & MARTINEZ DE JESUS J. 1957. Studies on the quality of fresh waters of Puerto Rico relative to the occurrence of Australorbis glabratus (Say). Am. J. trop. Med. Hyg. 6 : 313.
- + HOFFMAN, D.O. & ZAKHARY, R. 1954. A study of water temperature in a representative Egyptian canal in connection with schistosomiasis control. J. Egypt. med. Ass. 37 : 963-7.
- HYNES, H.B.N. 1960. The Biology of Polluted Waters. Liverpool, University Press. 202 p.
- KEVERN, N.R. & BALL, R.C. 1965. Primary productivity and energy relationships in artificial streams. Limnol. Oceanogr. 10 : 74-87.
- KLEIN, L. 1957. Aspects of river pollution. London, Butterworths Scientific Publications. 621 p.
- + KWAMATO, S. 1952. On the photophototaxis of Oncomelania nosophora. Med. a. biol. 23 : 76.
- LAUGHLIN, R. 1965. Capacity for increase : a useful population statistic. J. Anim. Ecol. 34 : 77-91.
- LESLIE, P.H. & PARK, T. 1949. The intrinsic rate of natural increase of Tribolium castaneum Herbst. Ecology 30 : 469-477.

- + LOTKA, A.J. 1925. Elements of physical biology. Baltimore, Williams & Wilkens.
- LYNCH, J.J. 1965. The ecology of Lymnaea tomentosa (Pfeiffer 1855) in South Australia. Aust. J. Zool. 13 : 461-473.
- LYNCH, J.J. 1966. The physical environment and aestivation in Lymnaea tomentosa (Pfeiffer). Aust. J. Zool. 14 : 65-71.
- McCLELLAND, F.W.J. 1964. A method of breeding Bulinus (Physopsis) nasutus in the Laboratory. Ann. trop. Med. Parasit. 58, 3 : 265-9.
- McCLELLAND, W.F.J. & JORDAN, P. 1962. Schistosomiasis at Bukoba, Tanganyika, on lake Victoria. Ann. trop. Med. Parasit. 56 : 396-400.
- MCCULLOUGH, F.S. 1962. Observations on Bulinus (Bulinus) truncatus rohlfsi (Clessin) in Ghana. I. The distribution of the snails and their role in the transmission of Schistosoma haematobium. Ann. trop. Med. Parasit. 56 : 53-60.
- MCINTIRE, D.C., JANNISON, R.L., CHINNEY, H.K. & WARREN, C.E. 1964. Primary production in laboratory streams. Limnol. Oceanogr. 9 : 92-102.
- McNEIL, C.W. 1963. Winter survival of stagnicola palustris nutalliana and Physa propinqua. Ecology 44 : 187-191.
- MANDAHL-BARTH, G. 1957a. Intermediate hosts of Schistosoma. African Biomphalaria and Bulinus: I. Bull. Wld Hlth Org. 16 : 1103-1163.
- MANDAHL-BARTH, G. 1957b. Intermediate hosts of Schistosoma. African Biomphalaria and Bulinus: II. Bull. Wld Hlth Org. 17 : 1-65.
- MARILL, F.G. 1956. Seasonal variations in the reproductive cycle of certain freshwater snails and particularly Bulinus contortus Michaud. WHO/Bil. Ecol./28 . 67 p.

- MATHER, K. 1960. Statistical analysis in biology. Londen, Butler & Tanner Ltd. 267 p.
- MEADOWS, S.P. 1964a. Experiments on substrate selection by Corophium species : Films and bacteria on sand particles. J. exp. Biol. 41 : 499-511.
- MEADOWS, S.P. 1964b. Substrate selection by Corophium species : The particle size of the substrates. J. Anim. Ecol. 33, 3 : 387-394.
- MEADOWS, S.P. 1964c. Experiments on substrate selection by Corophium volutator (Pallas) : Depth selection and population density. J. exp. Biol. 41 : 677-687.
- MICHELSON, E.H. 1957. Studies on the biological control of schistosome - bearing snails. Predators and parasites of freshwater Mollusca : A review of the literature. Parasitology 47 : 413-426.
- MORGANS, J.F.C. 1956. Notes on the analysis of shallow-water soft substrata. J. Anim. Ecol. 25 : 367-387.
- + MOZLEY, A. 1944. The control of bilharzia in Southern Rhodesia. Salisbury, Southern Rhodesia. 307 p.
- OLIFF, W.D. & KING, J.L. 1964. Hydrobiological studies on the Tugela river system. Part IV. The Mooi River. Hydrobiologia 24, 4 : 567-583.
- OLIVER, L.J. 1956a. Observations on vectors of Schistosomiasis mansoni kept out of the water in the laboratory. J. Parasit. 42 : 137-146.
- OLIVER, L.J. 1956b. Survival of pulmonate bilharzia vectors out of water. WHO/Bil. Ecol./27.7 p.
- OLIVER, L.J. 1956c. Natural enemies of snails and their possible use for snail control. WHO/Bil. Ecol./8. 5 p.

- OLIVER, L.J. &
BUZO, S.J. 1963. Report on the preliminary survey
in Iran by the WHO bilharziasis
advisory team. WHO/PA/178.
63, 25 p.
- + OLIVER-GONZALES, J.
BAUMAN, P.M. &
BENENSON, A.S. 1956. Effect of the snail Marisa cornu-
arietis on Australorbis glabratu-
s in natural bodies of water in
Puerto Rico. Am. J. trop. Med.
Hyg. 5 : 290-6.
- PEARCE, S.C. 1965. Biological statistics : an introduc-
tion. New York, McGraw-Hill
Book Company. 212 p.
- + PEARL, R. &
READ, L.J. 1920. On the rate of growth of the po-
pulation of the United States
since 1790 and its mathematical
representation. Proc. natn. Acad.
Sci. U.S.A. 6 : 275-288.
- PILSBRY, H.A. &.
BEQUAERT, J. 1927. The aquatic molluscs of the Bel-
gian Congo, with a geographical
and ecological account of Congo
malacology. Bull. Amer. Mus.
nat. Hist. 53 : 69-602.
- PIMENTEL, D. &
WHITE, P.C. 1959. Physiochemical environment of
Australorbis glabratu- the snail
intermediate host of Schistosoma
mansonii in Puerto Rico. Ecology
40 : 533-541.
- PORTER, ANNIE 1938. The larval Trematoda found in cer-
tain South African Mollusca with
special reference to schistoso-
miasis (bilharziasis). Publs
S.Afr. Inst. med. Res. 42, 8 :
492 p.
- PRETORIUS, S.J. 1963. Some aspects of the morphology
of Lymnaea natalensis Krauss
(Mollusca : Basommatophora).
Ongepubliseerde verhandeling,
Potch. Univ. vir C.H.O., Rep.
van S. Afr. 56 p.
- PRINSLOO, J.F. 1966. 'n Vergelykende studie van tem-
peratuur as 'n ekologiese fak-
tor by die varswaterslakspesies
Lymnaea natalensis Krauss en
Bulinus (Bulinus) tropicus (Krauss)
(Mollusca: Basommatophora). On-
gepubliseerde verhandeling,
Potch. Univ. vir C.H.O., Rep.
van S. Afr. 47 p.

- + RITCHIE, L.S. 1955. The biology and control of the amphibious snails that serve as intermediate hosts for Schistosoma japonicum. Am. J. Trop. Med. Hyg. 4 : 426.
- SCHIFF, C.J. 1964a. Studies on Bulinus (Physopsis) globosus in Rhodesia. I. The influence of temperature on the intrinsic rate of natural increase. Ann. trop. Med. Parasit. 58 : 94-105.
- SCHIFF, C.J. 1964b. Studies on Bulinus (Physopsis) globosus in Rhodesia. II. Factors influencing the relationship between age and growth. Ann. trop. Med. Parasit. 58 : 106-115.
- SCHIFF, C.J. 1966. The influence of temperature on the vertical movement of Bulinus (Physopsis) globosus in the laboratory and in the field. S. Afr. J. Sci. 62, 7 : 210-4.
- SCHOONBEE, H.J. 1962. An account of the hydrobiology of the Umgeni estuary and Zeekoe river with special reference to pollution. Ongepubliseerde verhandeling, Potch. Univ. vir C.H.O., Rep. van S. Afr. 83 p.
- SCHUTTE, C.H.J. & FRANK, G.H. 1964. Observations on the distribution of freshwater Mollusca and chemistry of the natural waters in the South-Eastern Transvaal and adjacent Northern Swaziland. Bull. Wld Hlth Org. 30 : 389-400.
- STEHR, W.C. & BRANSON, J.W. 1938. An ecological study of an intermittent stream. Ecology 19, 2 : 294-310.
- STIGLINGH, INA 1966. Further contributions to the study of Bulinus tropicus (Krauss). Ongepubliseerde proefskrif, Potch. Univ. vir C.H.O., Rep. van S. Afr. 279 p.
- STIGLINGH, INA, VAN EEDEN, J.A. & RYKE, P.A.J. 1962. Contributions to the morphology of Bulinus tropicus (Krauss) (Gastropoda : Basommatophora : Planorbidae). Malacologia 1 : 73-114.

- STURROCK, R.F. 1965. Studies on the biology of Biomphalaria angulosa Mandahl-Barth and on its ability to act as intermediate host to Schistosoma mansoni. Ann. trop. Med. Parasit. 59 : 1-9.
- SUDIA, W.D. 1951. A device for rearing animals requiring a flowing water environment. The Ohio Journal of Science 51, 4 : 197-202.
- TEESDALE, C. 1954. Freshwater molluscs in the coast province of Kenya with notes on an indigenous plant and its possible use in the control of bilharzia. E. Afr. med. J. 31 : 351-365.
- + VAN DER BERGHE, L. 1934. Sur un ciliate parasite de pontes de mollusques d'eau douce, Glaucoma paedophtera n. sp. C. R. Soc. Biol. 115 : 1423.
- VAN DER SCHALIE, H. & GETZ, L.L. 1963. Comparison of temperature and moisture responses of the snail genera Pomatiopsis and Oncomelania. Ecology 44 : 73-83.
- VAN EEDEN, J.A., ALLANSON, B.R. & DE KOCK, K.N. 1964. Die herkoms en verspreiding van bilharzia-tussengashere in die noordelike munisipale gebied van Johannesburg en verder noordwaarts tot by die Hartebeespoortdam. Tydskr. Natuurw. 4 : 52-66.
- VAN EEDEN, J.A. EN COMBRINCK, C. 1966. Distributional trends of four species of freshwater snails in South Africa with special reference to the intermediate hosts of bilharzia. Zoologica Africana. 2, 1 : 95-109.
- VAN SOMEREN, V.D. 1946. The habitats and tolerance ranges of Lymnaea (Radix) caillaudi, the intermediate host of liver fluke in East Africa. J. Anim. Ecol. 15 : 170-197.
- + VERHULST 1893. Aangehaal uit Andrewartha en Birch (1953): The distribution and abundance of animals. Chicago, The University of Chicago Press.

- + VOLTERRA, V. 1926. Lecons sur la théorie mathéma-
tique de la lutte pour la vie.
Ca. Scient. 7. Parys, Gauthiers-
Villars.
- + VON BRAND, T.,
NOLAN, M. &
MANN, E.R. 1948. Observations on the respiration
of Australorbis glabratus and
some other aquatic snails.
Biol. Bull. 95 : 199-213.
- + WALTON, C.L. 1918. Liver rot of sheep, and biono-
mics of Limnaea truncatula in
the Aberystwith area. Parasito-
logy 10 : 232-266.
- + WALTON, C.L. EN
WRIGHT, W.R. 1926. Hydrogen-ion concentration and
the distribution of Lymnaea truncatula and L.peregra, with a note
bearing on mosquitos. Parasito-
logy 18 : 363-7.
- WATSON, J.M. 1956. The present status of knowledge
regarding the ecology and dis-
tribution of Bulinus truncatus
in the Middle East. WHO/Bil.
Ecol./15.53 p.
- WHO. 1956. Study group on the ecology of
intermediate snail hosts of bil-
harziasis. Some aspects of
snail ecology in South Africa.
WHO/Bil. Ecol./25.47 p.
- WRIGHT, C.A. 1960. The crowding phenomenon in la-
boratory colonies of freshwater
snails. Ann. trop. Med. Parasit.
54 : 224-232.

8. BYLAE

INHOUDSOPGawe

<u>Tabelnr.</u>	<u>Titel</u>	<u>Bladsy</u>
b1	Voorbeeld van 'n temperatuurtabel. Twee-uurlikse temperatuurwaardes in °C.	207
b2	Numeriese kalender 1965-1966	208
b3	Indelings van die kalender volgens veertien-dagperiodes soos gebruik in die eksperimente	209
b4	Temperature van die riviermodelletjie, die Mooirivier en die lug in die omgewing van die riviermodelletjie; 1965-1966. Weeklikse maksima, gemiddeldes minima en spanne tussen die uiterstes	210
b5	Maandelikse temperature in die riviermodelletjie, die Mooirivier en die lug in die omgewing van die riviermodelletjie; 1965-1966	211
b6	Lewenstabel van <u>L.natalensis</u> op modder	212
b7	Lewenstabel van <u>L.natalensis</u> op fynsand	213
b8	Lewenstabel van <u>L.natalensis</u> op sand	214
b9	Lewenstabel van <u>L.natalensis</u> op gruis	215
b10	Lewenstabel van <u>L.natalensis</u> op klip	216
b11	Lewenstabel van <u>B.(B.)tropicus</u> op modder	217
b12	Lewenstabel van <u>B.(B.)tropicus</u> op fynsand	218
b13	Lewenstabel van <u>B.(B.)tropicus</u> op sand	219
b14	Lewenstabel van <u>B.(B.)tropicus</u> op gruis	220
b15	Lewenstabel van <u>B.(B.)tropicus</u> op klip	221
b16	<u>Bulinus (Bulinus) tropicus</u> . Die regressie-formule vir (log % gewig) op (sek. $\times 10^{-4}$)	222
b17	<u>Lymnaea natalensis</u> : Gewigskompensasiefaktor (Gkf.)	225
b18	<u>Bulinus (Bulinus) tropicus</u> : Gewigskompensasiefaktor (Gkf.)	226
b19	<u>Lymnaea natalensis</u> op modder : Vermeerdering in gewig	227

b20	<u>Lymnaea natalensis</u> op fynsand : Vermeerdering in gewig	228
b21	<u>Lymnaea natalensis</u> op sand : Vermeerdering in gewig	229
b22	<u>Lymnaea natalensis</u> op gruis : Vermeerdering in gewig	230
b23	<u>Lymnaea natalensis</u> op klip : Vermeerdering in gewig	231
b24	<u>Bulinus (Bulinus) tropicus</u> op modder : Ver- meerdering in gewig	232
b25	<u>Bulinus (Bulinus) tropicus</u> op fynsand : Ver- meerdering in gewig	233
b26	<u>Bulinus (Bulinus) tropicus</u> op sand : Ver- meerdering in gewig	234
b27	<u>Bulinus (Bulinus) tropicus</u> op gruis : Ver- meerdering in gewig	235
b28	<u>Bulinus (Bulinus) tropicus</u> op klip : Ver- meerdering in gewig	236
b29	<u>Lymnaea natalensis</u> op modder : Wegings 9 tot 14	237
b30	<u>Lymnaea natalensis</u> op fynsand : Wegings 9 tot 14	238
b31	<u>Lymnaea natalensis</u> op sand: Wegings 9 tot 14	239
b32	<u>Lymnaea natalensis</u> op gruis : Wegings 9 tot 14	240
b33	<u>Lymnaea natalensis</u> op klip : Wegings 9 tot 14	241
b34	<u>Bulinus (Bulinus) tropicus</u> op modder : Wegings 9 tot 14	242
b35	<u>Bulinus (Bulinus) tropicus</u> op fynsand : Wegings 9 tot 14	243
b36	<u>Bulinus (Bulinus) tropicus</u> op sand : Wegings 9 tot 14	244
b37	<u>Bulinus (Bulinus) tropicus</u> op gruis : Wegings 9 tot 14	245
b38	<u>Bulinus (Bulinus) tropicus</u> op klip : Wegings 9 tot 14	246
b39	<u>Bulinus (B.) tropicus</u> : Seleksie tussen ewekan- sig-verspreide substraatstypes in poel V	247
b40	Ontleding van die variansie in tabel b39	248

b41	Die t-toetse uitgevoer op die verskille tussen die waardes in kolom Rgemiddeld van tabel b39	249
b42	<u>Lymnaea natalensis</u> : Seleksie tussen ewekansig- verspreide substraattypes in akwarium A.	250
b43	Ontleding van die variansie in tabel b42	251
b44	Die t-toetse uitgevoer op die verskille tussen die waardes in kolom Rgemiddeld van tabel b42	252
b45	<u>Bulinus (B.) tropicus</u> : Seleksie tussen ewekan- sig-verspreide substraattypes in akwarium B	253
b46	Ontleding van die variansie in tabel b45	254
b47	Die t-toetse uitgevoer op die verskille tussen die waardes in kolom Rgemiddeld van tabel b45	255

TABEL b1.

207

VOORBEELD VAN 'N TEMPERATUURTABEL. TWEE-UURLIKSE TEMPERATUURWAARDES IN °C

Termograafnr. 2 Locus Sisteem Maand November Jaar 1965

Week-nr.	Dag	Ure														Tot.	Gem.
		2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24				
43	1	17	17	16	19	22	26	27	26	24	22	20	19	255	21		
	2	17	14	14	17	22	25	27	27	24	21	20	20	248	21		
	3	19	18	16	16	18	19	19	19	19	18	17	16	214	18		
	4	15	15	15	15	16	19	19	19	19	16	15	13	196	16		
	5	13	12	12	13	17	21	23	23	22	19	17	16	208	17		
	6	15	14	14	15	19	21	23	23	22	19	18	16	219	18		
	7	14	13	12	14	19	22	24	25	26	23	20	18	230	19		
Tot.		110	103	99	109	133	153	162	162	156	138	127	118	1570			
Gem.		16	15	14	16	19	22	23	23	22	20	18	17		19		
44	8	17	16	16	17	19	21	23	24	22	20	19	17	231	19		
	9	16	15	14	15	18	23	25	26	27	24	21	19	243	20		
	10	17	15	15	17	21	24	27	26	26	24	22	20	254	21		
	11	19	18	17	19	22	26	27	26	25	24	22	20	265	22		
	12	19	18	17	19	22	25	26	25	24	23	21	20	259	22		
	13	19	18	17	18	20	23	21	20	20	19	17	16	228	19		
	14	15	14	13	13	14	15	14	13	12	10	8	8	149	12		
Tot.		122	114	109	118	136	157	163	160	156	144	130	120	1629			
Gem.		17	16	16	17	19	22	23	23	22	21	19	17		19		
45	15	7	6	6	7	9	12	14	14	14	13	13	13	128	11		
	16	12	12	12	12	15	19	20	20	19	18	17	16	192	16		
	17	15	14	14	16	20	23	24	23	23	22	20	19	233	19		
	18	19	17	17	19	23	26	25	26	24	23	21	19	259	22		
	19	18	17	17	20	24	26	26	25	23	22	21	20	259	22		
	20	18	17	16	17	21	25	27	27	25	22	21	19	255	21		
	21	18	18	17	18	21	23	23	24	23	21	19	18	243	20		
Tot.		107	101	99	109	133	154	159	159	151	141	132	124	1569			
Gem.		15	14	14	15	19	22	23	23	22	20	19	18		19		
46	22	18	18	17	17	18	19	21	22	21	20	19	18	228	19		
	23	17	17	16	18	21	24	25	26	26	23	21	20	254	21		
	24	18	18	17	19	23	25	26	28	28	26	23	21	272	23		
	25	20	18	18	20	23	26	26	25	23	22	21	20	262	22		
	26	19	18	18	20	23	26	28	27	27	25	21	19	271	23		
	27	19	18	17	19	22	25	25	21	18	17	17	16	234	19		
	28	15	15	15	16	20	22	24	25	26	24	21	20	243	20		
Tot.		126	122	118	129	150	167	175	174	169	157	143	134	1764			
Gem.		18	17	17	18	21	24	25	25	24	22	20	19		21		
47	29	19	18	17	17	20	23	24	25	22	21	18	17	241	20		
	30	16	15	16	18	23	27	27	27	26	22	21	19	257	21		
	Deels 31																
Tot.		35	33	33	35	43	50	51	52	48	43	39	36	498			
Gem.		18	17	17	18	22	25	26	26	24	22	20	18		21		
Groot-tot.		500	473	458	500	595	681	710	707	680	623	571	532	7030			
Gem.		17	16	15	17	20	23	24	24	23	21	19	18		20		

TABEL b2.

NUMERIESE KALENDER 1965-1966

Maand	J.	F.	M.	A.	M.	J.	J.	A.	S.	O.	N.	D.	J.
Maandnr. Dagnr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	-29	2	30	61	91	122	152	183	214	244	275	305	336
2	-28	3	31	62	92	123	153	184	215	245	276	306	337
3	-27	4	32	63	93	124	154	185	216	246	277	307	338
4	-26	5	33	64	94	125	155	186	217	247	278	308	339
5	-25	6	34	65	95	126	156	187	218	248	279	309	340
6	-24	7	35	66	96	127	157	188	219	249	280	310	341
7	-23	8	36	67	97	128	158	189	220	250	281	311	342
8	-22	9	37	68	98	129	159	190	221	251	282	312	343
9	-21	10	38	69	99	130	160	191	222	252	283	313	344
10	-20	11	39	70	100	131	161	192	223	253	284	314	345
11	-19	12	40	71	101	132	162	193	224	254	285	315	346
12	-18	13	41	72	102	133	163	194	225	255	286	316	347
13	-17	14	42	73	103	134	164	195	226	256	287	317	348
14	-16	15	43	74	104	135	165	196	227	257	288	318	349
15	-15	16	44	75	105	136	166	197	228	258	289	319	350
16	-14	17	45	76	106	137	167	198	229	259	290	320	351
17	-13	18	46	77	107	138	168	199	230	260	291	321	352
18	-12	19	47	78	108	139	169	200	231	261	292	322	353
19	-11	20	48	79	109	140	170	201	232	262	293	323	354
20	-10	21	49	80	110	141	171	202	233	263	294	324	355
21	-9	22	50	81	111	142	172	203	234	264	295	325	356
22	-8	23	51	82	112	143	173	204	235	265	296	326	357
23	-7	24	52	83	113	144	174	205	236	266	297	327	358
24	-6	25	53	84	114	145	175	206	237	267	298	328	359
25	-5	26	54	85	115	146	176	207	238	268	299	329	360
26	-4	27	55	86	116	147	177	208	239	269	300	330	361
27	-3	28	56	87	117	148	178	209	240	270	301	331	362
28	-2	29	57	88	118	149	179	210	241	271	302	332	363
29	-1		58	89	119	150	180	211	242	272	303	333	364
30	0		59	90	120	151	181	212	243	273	304	334	365
31	1		60		121		182	213		274		335	366

TABEL b3

INDELINGS VAN DIE KALENDER VOLGENS VEERTIENDAGPERIODES
SOOS GEBRUIK IN DIE EKSPERIMENTE

Periode nr.	Almanaktydperke	Numeriese kalender-tydperke	Middelpunte volgens numeriese kalender
1	30/1/65 - 12/2/65	0 - 13	6 - 7
2	13/2/65 - 26/2/65	14 - 27	20 - 21
3	27/2/65 - 12/3/65	28 - 41	34 - 35
4	13/3/65 - 26/3/65	42 - 55	48 - 49
5	27/3/65 - 9/4/65	56 - 69	62 - 63
6	10/4/65 - 23/4/65	70 - 83	76 - 77
7	24/4/65 - 7/5/65	84 - 97	90 - 91
8	8/5/65 - 21/5/65	98 - 111	104 - 105
9	22/5/65 - 4/6/65	112 - 125	118 - 119
10	5/6/65 - 18/6/65	126 - 139	132 - 133
11	19/6/65 - 2/7/65	140 - 153	146 - 147
12	3/7/65 - 16/7/65	154 - 167	160 - 161
13	17/7/65 - 30/7/65	168 - 181	174 - 175
14	31/7/65 - 13/8/65	182 - 195	188 - 189
15	14/8/65 - 27/8/65	196 - 209	202 - 203
16	28/8/65 - 10/9/65	210 - 223	216 - 217
17	11/9/65 - 24/9/65	224 - 237	230 - 231
18	25/9/65 - 8/10/65	238 - 251	244 - 245
19	9/10/65 - 22/10/65	252 - 265	258 - 259
20	23/10/65 - 5/11/65	266 - 279	272 - 273
21	6/11/65 - 19/11/65	280 - 293	286 - 287
22	20/11/65 - 3/12/65	294 - 307	300 - 301
23	4/12/65 - 17/12/65	308 - 321	314 - 315
24	18/12/65 - 31/12/65	322 - 335	328 - 329
25	1/1/66 - 14/1/66	336 - 349	342 - 343

TEMPERATURE VAN DIE RIVIERMODELLETJIE, DIE MOOIRIVIER EN
DIE LUG IN DIE OMGEWING VAN DIE RIVIERMODELLETJIE ;
1965-1966
WEEKLIKSE MAKSIMA, GEMIDDELDES, MINIMA EN SPANNE TUSSEN
DIE UITERSTES

Week nr.	Maand	Lug				Riviermodelletjie				Mooirivier			
		Maks.	Gem.	Min.	Span	Maks.	Gem.	Min.	Span	Maks.	Gem.	Min.	Span
1	Jan.	33	22	14	19	28	21	14	14				
2	Jan.	35	25	15	20	35	24	16	19				
3	Jan.	28	21	16	12	33	21	16	17				
4	Feb.	36	24	15	21	35	23	14	21				
5	Feb.	36	25	15	21	30	23	16	14				
6	Feb.	37	24	16	21	29	22	17	12				
7	Feb.	35	24	12	23	29	21	12	17				
8	Maart	36	25	14	22	28	21	14	14	27	22	15	12
9	Maart	34	20	11	23	26	18	11	15	26	20	15	11
10	Maart	34	23	14	20	28	20	13	15	26	21	17	9
11	Maart	30	22	15	15	26	19	15	11	26	20	17	9
12	Mrt./Apr.	32	21	14	18	26	19	15	11	23	19	16	7
13	April	32	21	13	19	26	19	13	13	23	19	15	8
14	April	31	15	10	21	25	15	10	15	22	16	13	9
15	April	28	15	4	24	23	15	6	17	20	15	10	10
16	Apr./Mei	29	14	3	26	22	13	5	17	16	12	7	9
17	Mei	31	18	8	23	24	17	10	14	17	13	10	7
18	Mei	29	15	3	26	26	18	11	15	18	12	6	12
19	Mei	28	14	3	25	28	14	4	24	14	10	7	7
20	Mei	28	15	4	24	19	12	4	15	15	10	6	9
21	Mei/Jun.	20	9	0	20	14	8	0	14	12	7	3	9
22	Junie	25	14	0	25	17	10	1	16	14	8	3	11
23	Junie	26	12	1	25	19	10	2	17	14	9	5	9
24	Junie	23	9	0	23	16	7	0	16	11	6	2	9
25	Jun./Jul.	25	10	0	25	17	9	2	15	11	7	3	8
26	Julie	25	12	2	23	17	10	2	15	13	8	4	9
27	Julie	24	11	2	22	17	10	3	14	14	9	5	9
28	Julie	26	11	2	24	18	10	4	14	14	9	5	9
29	Jul./Aug.	27	16	5	22	21	13	7	14	16	11	7	9
30	Aug.	27	15	3	24	20	13	4	16	16	12	6	10
31	Aug.	29	16	6	23	21	13	6	15	16	12	7	9
32	Aug.	33	18	7	26	23	15	8	15	18	13	9	9
33	Aug.	32	19	10	22	23	16	10	13	19	14	10	9
34	Aug./Sept.	26	15	6	20	20	13	7	13	17	13	8	9
35	Sept.	35	22	12	23	27	18	11	16	22	16	11	11
36	Sept.	35	23	14	21	27	19	13	14	20	17	12	8
37	Sept.	34	21	7	27	26	18	8	18	21	16	9	12
38	Sept./Okt.	31	19	8	23	25	16	10	15	19	14	10	9
39	Okt.	31	18	7	24	25	15	8	17	20	14	9	11
40	Okt.	35	21	7	28	26	17	8	18	25	17	10	15
41	Okt.	36	18	4	32	28	15	6	22	23	16	10	13
42	Okt.	36	26	13	23	26	20	14	12	27	21	15	12
43	Nov.	35	20	8	27	27	19	12	15	27	20	14	13
44	Nov.	33	20	12	21	27	19	13	14	29	21	17	12
45	Nov.	33	20	6	27	27	19	6	21	27	20	13	14
46	Nov.	34	22	13	21	28	21	15	13	30	23	18	12
47	Des.	33	23	13	20	27	21	15	12	30	24	20	10
48	Des.	34	23	12	22	30	21	14	16	30	23	17	13
49	Des.	35	21	8	27	29	20	10	19	31	23	16	15
50	Des.	36	25	13	23	30	22	14	16	32	24	18	14
51	Jan.	39	25	15	24	33	23	16	17	32	25	20	12
52	Jan.	39	26	15	24	33	24	17	16	33	26	21	12

TABEL b5

MAANDELIKSE TEMPERATURE IN DIE RIVIERMODELLETJIE, DIE
MOOIRIVIER EN DIE LUG IN DIE OMGEWING VAN DIE RIVIER-
MODELLETJIE; 1965 - 1966

Maand	Maand middel- punt	Lug				Riviermodelletjie				Mooirivier			
		Maks.	Gem.	Min.	Span	Maks.	Gem.	Min.	Span	Maks.	Gem.	Min.	Span
Jan.	-14	35	23	14	21	35	22	14	21				
Feb.	15/16	37	24	12	25	35	22	12	23				
Maart	45	36	22	11	25	28	20	11	17	26	21	15	11
April	76/77	32	17	3	29	26	16	5	21	23	16	7	16
Mei	106	31	16	3	28	28	15	4	24	18	11	6	12
Junie	136/137	26	11	0	26	19	9	0	19	14	7	2	12
Julie	168	27	12	1	26	21	10	2	19	14	9	4	10
Aug.	199	33	17	3	30	23	14	4	19	19	13	6	13
Sept.	228/229	35	20	6	29	27	17	7	20	22	16	8	14
Okt.	259	36	20	4	32	28	17	6	22	27	17	10	17
Nov.	289/290	34	21	6	28	28	20	6	22	30	21	13	17
Des.	320	39	22	8	31	31	21	10	21	32	24	16	16
Jan.	351	39	26	15	24	33	24	17	16	33	27	21	12

Maks. = hoogste temperatuur geregistreer

Gem. = gemiddelde maandelikse temperatuur

Min. = laagste temperatuur geregistreer

Span = (Maks. - Min.)

TABEL b6

LEWENSTABEL VAN L. NATALENSIS OP MODDER

Veertiendag- periodes	x	t_x	m_x	v_x
6	5.5	1.0000	0	0
7	6.5	1.0000	0	0
8	7.5	1.0000	0	0
9	8.5	0.9667	0	0
10	9.5	0.9667	0	0
11	10.5	0.9667	0	0
12	11.5	0.9667	0	0
13	12.5	0.9667	0	0
14	13.5	0.9667	2.80	2.7068
15	14.5	0.9667	3.08	2.9774
16	15.5	0.9667	5.88	5.6842
17	16.5	0.9333	7.28	6.7944
18	17.5	0.9333	21.00	19.5993
19	18.5	0.9000	42.00	37.8000
20	19.5	0.9000	59.92	53.9280
21	20.5	0.8667	75.04	65.0372
22	21.5	0.8667	89.74	77.7777
23	22.5	0.8000	81.06	64.8480
24	23.5	0.6333	65.52	41.4938
25	24.5	0.4000	63.28	25.3120

$$R_c = \Sigma v_x = 403.9588$$

TABEL b7

LEWENSTABEL VAN L. NATALENSIS OP FYNSAND

Veertiendag-periodes	x	l_x	m_x	v_x
6	5.5	1.0000	0	0
7	6.5	0.9667	0	0
8	7.5	0.9333	0	0
9	8.5	0.9333	0	0
10	9.5	0.8667	0	0
11	10.5	0.8667	0	0
12	11.5	0.8667	0	0
13	12.5	0.8333	0	0
14	13.5	0.8333	0	0
15	14.5	0.8333	0.14	0.1167
16	15.5	0.8333	0.28	0.2333
17	16.5	0.8333	0.28	0.2333
18	17.5	0.8000	0.42	0.3360
19	18.5	0.8000	0.42	0.3360
20	19.5	0.7667	0.70	0.5367
21	20.5	0.7667	4.48	3.4348
22	21.5	0.7000	12.74	8.9180
23	22.5	0.7000	29.54	20.6780
24	23.5	0.6667	39.62	26.4147
25	24.5	0.5667	25.34	14.3602

$$R_c = \sum v_x = 75.5977$$

TABEL b8

LEWENSTABEL VAN L. NATALENSIS OP SAND

Veertiendag- periodes	x	l_x	m_x	v_x
6	5.5	1.0000	0	0
7	6.5	1.0000	0	0
8	7.5	1.0000	0	0
9	8.5	1.0000	0	0
10	9.5	1.0000	0	0
11	10.5	0.9000	0	0
12	11.5	0.9000	0	0
13	12.5	0.8667	0	0
14	13.5	0.8667	2.66	2.3054
15	14.5	0.8333	5.04	4.1998
16	15.5	0.8333	7.42	6.1831
17	16.5	0.8333	10.08	8.3997
18	17.5	0.8000	12.60	10.0800
19	18.5	0.8000	16.52	13.2160
20	19.5	0.7667	20.72	15.8860
21	20.5	0.7667	25.76	19.7502
22	21.5	0.7333	35.00	25.6655
23	22.5	0.6333	36.40	23.0521
24	23.5	0.5333	31.36	16.7243
25	24.5	0.4000	25.62	10.2480

$$R_c = \Sigma v_x = 155.7101$$

TABEL b9

LEWENSTABEL VAN L. NATALENSIS OP GRUIS

Veertiendag-periodes	x	l_x	m_x	v_x
6	5.5	1.0000	0	0
7	6.5	0.9667	0	0
8	7.5	0.9000	0	0
9	8.5	0.8667	0	0
10	9.5	0.8333	0	0
11	10.5	0.8333	0	0
12	11.5	0.8000	0	0
13	12.5	0.7667	0	0
14	13.5	0.7667	0	0
15	14.5	0.7667	0.14	0.1073
16	15.5	0.7667	1.12	0.8587
17	16.5	0.7333	3.08	2.2586
18	17.5	0.7000	5.04	3.5280
19	18.5	0.7000	6.72	4.7040
20	19.5	0.7000	7.84	5.4880
21	20.5	0.6667	8.82	5.8803
22	21.5	0.6667	14.98	9.9872
23	22.5	0.6333	19.60	12.4127
24	23.5	0.5333	17.08	9.1088
25	24.5	0.3667	13.44	4.9285

$$R_c = \Sigma v_x = 59.2620$$

TABEL b10LEWENSTABEL VAN L. NATALENSIS OP KLIP

Veertiendag-periodes	x	l_x	m_x	v_x
6	5.5	1.0000	0	0
7	6.5	1.0000	0	0
8	7.5	0.9667	0	0
9	8.5	0.9667	0	0
10	9.5	0.9667	0	0
11	10.5	0.9667	0	0
12	11.5	0.9667	0	0
13	12.5	0.9667	0	0
14	13.5	0.9667	0.70	0.6767
15	14.5	0.9667	2.94	2.8421
16	15.5	0.9667	6.72	6.4962
17	16.5	0.9667	10.64	10.2857
18	17.5	0.9333	14.28	13.3275
19	18.5	0.9333	19.74	18.4233
20	19.5	0.9000	25.20	22.6800
21	20.5	0.9000	28.98	26.0820
22	21.5	0.8333	38.92	32.4320
23	22.5	0.6667	57.68	38.4553
24	23.5	0.4667	54.46	25.4165
25	24.5	0.3000	30.66	9.1980

$$R_c = \Sigma v_x = 206.3153$$

TABEL b11

LEWENSTABEL VAN B. (B.) TROPICUS OP MODDER

Veertiendag-periodes	x	l_x	m_x	v_x
6	5.5	1.0000	0	0
7	6.5	0.9667	0	0
8	7.5	0.9667	0	0
9	8.5	0.9333	0	0
10	9.5	0.9000	0	0
11	10.5	0.8667	0	0
12	11.5	0.8667	0	0
13	12.5	0.8000	0	0
14	13.5	0.8000	0	0
15	14.5	0.8000	0	0
16	15.5	0.8000	0	0
17	16.5	0.8000	0	0
18	17.5	0.7333	0	0
19	18.5	0.7000	0	0
20	19.5	0.7000	0	0
21	20.5	0.6667	3.36	2.2401
22	21.5	0.6667	34.02	22.6811
23	22.5	0.6000	65.94	39.5640
24	23.5	0.5333	79.66	42.4827
25	24.5	0.5333	6.02	3.2105

$$R_c = \Sigma v_x = 110.1784$$

TABEL b12LEWENSTABEL VAN B. (B.) TROPICUS OP FYNSAND

Veertiendag- periodes	x	l_x	m_x	v_x
6	5.5	1.0000	0	0
7	6.5	1.0000	0	0
8	7.5	0.9333	0	0
9	8.5	0.9333	0	0
10	9.5	0.9000	0	0
11	10.5	0.9000	0	0
12	11.5	0.8667	0	0
13	12.5	0.8667	0	0
14	13.5	0.8333	0	0
15	14.5	0.8000	0	0
16	15.5	0.7667	0	0
17	16.5	0.7667	0	0
18	17.5	0.7333	0	0
19	18.5	0.7333	0	0
20	19.5	0.7333	0	0
21	20.5	0.7333	5.74	4.2091
22	21.5	0.7000	17.50	12.2500
23	22.5	0.6000	65.24	39.1440
24	23.5	0.5333	96.18	51.2928
25	24.5	0.4000	53.62	21.4480

$$R_c = \Sigma v_x = 128.3439$$

TABEL b13

LEWENSTABEL VAN B. (B.) TROPICUS OP SAND

Veertiendag-periodes	x	l_x	m_x	v_x
6	5.5	1.0000	0	0
7	6.5	0.9000	0	0
8	7.5	0.9000	0	0
9	8.5	0.8667	0	0
10	9.5	0.8333	0	0
11	10.5	0.8000	0	0
12	11.5	0.8000	0	0
13	12.5	0.7667	0	0
14	13.5	0.7000	0	0
15	14.5	0.6333	0	0
16	15.5	0.6000	0	0
17	16.5	0.6000	0	0
18	17.5	0.5667	0	0
19	18.5	0.5667	0	0
20	19.5	0.5333	0	0
21	20.5	0.5333	1.68	0.8959
22	21.5	0.5333	12.46	6.6449
23	22.5	0.5333	37.24	19.8601
24	23.5	0.4667	67.76	31.6236
25	24.5	0.3333	108.50	36.1631

$$R_c = \Sigma v_x = 95.1876$$

TABEL b14

LEWENSTABEL VAN B. (B.) TROPICUS OP GRUIS

Veertiendag- periodes	x	l_x	m_x	v_x
6	5.5	1.0000	0	0
7	6.5	0.9333	0	0
8	7.5	0.9000	0	0
9	8.5	0.8333	0	0
10	9.5	0.7667	0	0
11	10.5	0.7333	0	0
12	11.5	0.6333	0	0
13	12.5	0.6333	0	0
14	13.5	0.6333	0	0
15	14.5	0.6333	0	0
16	15.5	0.6333	0	0
17	16.5	0.6333	0	0
18	17.5	0.6000	0	0
19	18.5	0.6000	0	0
20	19.5	0.5667	0	0
21	20.5	0.5667	0	0
22	21.5	0.5667	0.14	0.0793
23	22.5	0.5667	8.96	5.0776
24	23.5	0.5333	23.52	12.5432
25	24.5	0.4000	13.44	5.3760

$$R_c = \Sigma v_x = 23.0761$$

TABEL b15

LEWENSTABEL VAN B. (B.) TROPICUS OP KLIP

Veertiendag-periodes	x	l_x	m_x	v_x
6	5.5	1.0000	0	0
7	6.5	1.0000	0	0
8	7.5	0.9667	0	0
9	8.5	0.9667	0	0
10	9.5	0.9333	0	0
11	10.5	0.9333	0	0
12	11.5	0.9333	0	0
13	12.5	0.9333	0	0
14	13.5	0.9000	0	0
15	14.5	0.9000	0	0
16	15.5	0.9000	0.14	0.1260
17	16.5	0.9000	0.14	0.1260
18	17.5	0.8667	0.14	0.1213
19	18.5	0.8667	0.28	0.2427
20	19.5	0.8333	0.28	0.2333
21	20.5	0.8333	0.70	0.5833
22	21.5	0.8333	35.14	29.2822
23	22.5	0.7667	56.00	42.9352
24	23.5	0.6333	55.58	35.1988
25	24.5	0.5000	46.76	23.3800

$$R_C = \Sigma V_x = 132.2288$$

TABEL b16BULINUS (BULINUS) TROPICUSDie Regressieformule vir (log % gewig) op (sek. $\times 10^{-4}$)

$$n = 519$$

$$\Sigma x = 1697.217$$

$$\bar{x} = 3.2702$$

$$\Sigma y = 994.596$$

$$\bar{y} = 1.9164$$

$$\Sigma x^2 = 8918.4635$$

$$\Sigma y^2 = 1907.8244$$

$$\Sigma xy = 3188.3351$$

$$y = a + b(x - \bar{x})$$

$$a = \bar{y} = 1.9164$$

$$\begin{aligned}\Sigma(x - \bar{x})^2 &= \Sigma x^2 - \frac{(\Sigma x)^2}{n} \\ &= 8918.4635 - \frac{2880555.7284}{519}\end{aligned}$$

$$\Sigma(x - \bar{x})^2 = 3368.2598$$

$$\Sigma[y(x - \bar{x})] = \Sigma xy - \frac{\Sigma y \Sigma x}{n}$$

$$= 3188.3351 - \frac{(994.596)(1697.217)}{519}$$

$$\Sigma[y(x - \bar{x})] = -64.1663$$

$$b = \frac{\Sigma[y(x - \bar{x})]}{\Sigma(x - \bar{x})^2}$$

$$= \frac{-64.1663}{3368.2598}$$

$$b = -0.019050$$

$$y = 1.9164 - 0.01905(x - 3.2702)$$

$$y = 1.9787 - 0.01905x$$

TABEL b16 (vervolg)

Maar $y = 2.0$ as $x = 0$

dus: $y = 2.0 - 0.0191x$

of

$$(\log \% \text{ gewig}) = 2.0 - 0.0191 (\text{sek.} \times 10^{-4})$$

Toets vir die Regressiekoëfisiënt

$$\begin{aligned}\sum(y - \bar{y})^2 &= \sum y^2 - \frac{(\sum y)^2}{n} \\ &= 1907.8244 - \frac{989221.2032}{519}\end{aligned}$$

$$\sum(y - \bar{y})^2 = 1.8105$$

$$\begin{aligned}\frac{\{\sum[y(x - \bar{x})]\}^2}{\sum(x - \bar{x})^2} &= \frac{(-64.1663)^2}{3368.2598} \\ &= 1.2223\end{aligned}$$

ontleding van die variansie

Item	som van die vierkante	N	Gemiddelde vierkant
Regressie	1.2223	1	1.2223
Fout	0.5882	517	0.001138
Totaal	1.8105	518	

$$\begin{aligned}t &= \sqrt{\frac{1.2223}{0.001138}} \\ &= 32.77\end{aligned}$$

Regressiekoëfisiënt b , hoogs betekenisvol

TABEL b16 (vervolg)Die korrelasiekoëfisiënt:

$$s_y = \sqrt{\frac{1}{n} \sum y^2 - \bar{y}^2}$$

$$= \sqrt{\frac{1907.8244}{519} - (1.9164)^2}$$

$$s_y = 0.05831$$

$$s_x = \sqrt{\frac{1}{n} \sum x^2 - \bar{x}^2}$$

$$= \sqrt{\frac{8918.4635}{519} - (3.2702)^2}$$

$$s_x = 2.584$$

$$r = \frac{\frac{1}{n} \sum xy - \bar{x}\bar{y}}{s_x \cdot s_y}$$

$$= \frac{\frac{3188.3351}{519} - (3.2702)(1.9164)}{(2.548)(0.05831)}$$

$$r = -0.8331 \text{ by } 2\alpha << 0.001$$

Die standaardfout:

$$s_E = s_y \sqrt{1 - r^2}$$

$$= 0.05831 \sqrt{1 - (-0.8331)^2}$$

$$s_E = 0.0323$$

$$\text{antilog } s_E = 1.077\%$$

$$\text{By } p = 0.003 \text{ is } 3s_E = 3.231\%$$

TABEL b17LYMNAEA NATALENSIS : GEWIGSKOMPENSASIEFAKTOR (Gkf.)($t_0 + 300$) sek. tot ($t_0 + 3600$) sek.

Sek.	Gkf.	Sek.	Gkf.
300 - 370	1.005	2020 - 2090	1.030
380 - 450	1.006	2100 - 2150	1.031
460 - 520	1.007	2160 - 2230	1.032
530 - 580	1.008	2240 - 2300	1.033
590 - 660	1.009	2310 - 2380	1.034
670 - 740	1.010	2390 - 2440	1.035
750 - 810	1.011	2450 - 2520	1.036
820 - 870	1.012	2530 - 2580	1.037
880 - 950	1.013	2590 - 2620	1.038
960 - 1030	1.014	2630 - 2660	1.039
1040 - 1090	1.015	2670 - 2730	1.040
1100 - 1160	1.016	2740 - 2810	1.041
1170 - 1220	1.017	2820 - 2870	1.042
1230 - 1290	1.018	2880 - 2950	1.043
1300 - 1370	1.019	2960 - 3010	1.044
1380 - 1450	1.020	3020 - 3100	1.045
1460 - 1510	1.021	3110 - 3160	1.046
1520 - 1540	1.022	3170 - 3240	1.047
1550 - 1570	1.023	3250 - 3320	1.048
1580 - 1640	1.024	3330 - 3390	1.049
1650 - 1720	1.025	3400 - 3420	1.050
1730 - 1800	1.026	3430 - 3470	1.051
1810 - 1860	1.027	3480 - 3550	1.052
1870 - 1940	1.028	3560 - 3600	1.053
1950 - 2010	1.029		

TABEL b18BULINUS (BULINUS) TROPICUS : GEWIGSKOMPENSASIEFAKTOR (Gkf.) $(t_0 + 300)$ sek. tot $(t_0 + 3600)$ sek.

Sek.	Gkf.
300 - 340	1.001
350 - 550	1.002
560 - 760	1.003
770 - 1020	1.004
1030 - 1230	1.005
1240 - 1490	1.006
1500 - 1700	1.007
1710 - 1910	1.008
1920 - 2170	1.009
2180 - 2430	1.010
2440 - 2640	1.011
2650 - 2850	1.012
2860 - 3110	1.013
3120 - 3320	1.014
3330 - 3580	1.015
3590 - 3600	1.016

TABEL b19LYMNAEA NATALENSIS OP MODDERVERMEERDERING IN GEWIG

Gewigte in mg. Maks.= maksimumgewig Min.= minimumgewig
 Gem. = gemiddelde gewig V_k. = variasiekoëfficient in persentasie

Wegingnr.	Datum	Maks.	Gem.	Min.	V _k .
1	83	11.08	3.01	0.42	83.21
2	110	12.61	8.01	1.08	85.73
3	142	35.11	13.41	2.16	81.16
4	170	54.91	17.10	3.52	78.22
5	205	178.17	46.08	4.61	85.20
6	230	189.93	78.73	40.10	49.97
7	260	200.01	116.02	67.32	34.19
8	266	214.72	124.44	78.18	27.59
9	294	424.30	162.64	101.55	36.18
10	303	507.88	173.27	107.22	42.64
11	312	532.12	182.56	107.07	42.31
12	319	640.47	193.25	103.77	53.61
13	328	698.01	200.51	103.14	63.34
14	339	204.89	183.43	144.09	9.98

TABEL b20LYMNAEA NATALENSIS OP FYNSANDVERMEERDERING IN GEWIG

Gewigte in mg. Maks. = maksimumgewig Min. = minimumgewig
 Gem. = gemiddelde gewig V_{k.} = variasiekoëfфи-
 siënt in persentasie

Wegingnr.	Datum	Maks.	Gem.	Min.	V _{k.}
1	83	10.34	3.21	0.53	79.81
2	110	11.81	4.10	0.61	76.84
3	150	14.39	5.63	0.93	78.72
4	178	18.12	6.20	1.30	70.04
5	205	24.17	8.52	1.59	66.26
6	230	28.81	9.12	3.14	70.29
7	262	58.64	32.11	3.31	65.31
8	278	76.66	42.29	3.45	51.08
9	296	86.05	57.91	34.08	78.02
10	304	90.91	62.68	38.34	73.90
11	312	99.88	70.90	39.10	70.35
12	319	101.52	72.89	41.18	67.06
13	328	116.00	79.43	51.27	63.06
14	339	160.34	91.60	66.18	82.96

TABEL b21LYMNAEA NATALENSIS OP SANDVERMEERDERING IN GEWIG

Gewigte in mg. Maks. = maksimumgewig Min. = minimumgewig
 Gem. = gemiddelde gewig V_k. = variasiekoëfficient in persentasie

Wegingnr.	Datum	Maks.	Gem.	Min.	V _k .
1	83	11.61	3.10	0.45	98.44
2	111	14.87	5.03	1.32	98.91
3	150	25.00	7.91	1.97	103.46
4	178	47.61	12.89	2.01	109.37
5	205	113.65	34.16	2.20	122.28
6	230	156.92	48.36	5.33	87.10
7	260	146.13	62.00	17.29	56.76
8	280	168.58	79.41	22.68	45.93
9	297	170.86	87.26	27.18	40.27
10	304	175.60	87.86	29.08	42.93
11	312	177.85	100.28	48.29	36.41
12	319	184.15	96.84	38.16	40.61
13	328	182.13	93.00	40.63	32.98
14	339	186.61	107.29	70.40	29.77

TABEL b22LYMNAEA NATALENSIS OP GRUISVERMEERDERING IN GEWIG

Gewigte in mg. Maks.= maksimumgewig Min.= minimumgewig
 Gem. = gemiddelde gewig V_k. = variasiekoëfficiënt in persentasie

Wegingnr.	Datum	Maks.	Gem.	Min.	V _k .
1	83	9.93	3.14	0.53	74.19
2	109	9.25	6.08	1.99	81.36
3	142	21.33	8.54	2.68	83.41
4	176	55.01	16.01	4.01	77.19
5	216	101.77	47.21	6.16	56.85
6	234	131.46	58.67	15.17	37.57
7	262	142.83	73.95	18.64	40.89
8	287	169.06	83.49	23.27	42.81
9	299	194.01	90.46	37.23	43.38
10	306	201.46	91.48	41.13	41.06
11	314	209.96	95.21	44.76	42.32
12	320	214.79	98.45	52.45	37.58
13	328	215.22	94.91	53.47	40.90
14	339	162.76	86.60	52.83	35.22

TABEL b23

LYMNAEA NATALENSIS OP KLIP
VERMEERDERING IN GEWIG

Gewigte in mg. Maks. = maksimumgewig Min. = minimumgewig
 Gem. = gemiddelde gewig V_k. = variasiekoëffisiënt in persentasie

Wegingnr.	Datum	Maks.	Gem.	Min.	V _k .
1	83	12.37	3.16	0.61	103.92
2	112	21.47	4.42	0.97	112.78
3	149	36.39	5.87	1.45	118.39
4	179	74.71	12.20	2.34	130.29
5	206	136.36	33.21	4.51	127.82
6	230	156.21	49.89	15.27	135.27
7	261	172.93	82.35	18.93	87.01
8	280	178.83	93.00	25.59	41.87
9	298	185.09	100.74	29.82	38.69
10	304	183.96	101.75	44.53	33.91
11	313	161.68	108.20	69.76	25.16
12	319	157.78	116.11	79.93	20.97
13	328	146.97	112.56	90.47	19.95
14	339	182.06	130.73	91.90	23.92

TABEL b24BULINUS (BULINUS) TROPICUS OP. MODDERVERMEERDERING IN GEWIG

Gewigte in mg. Maks. = maksimumgewig Min. = minimumgewig
 Gem. = gemiddelde gewig V_k. = variasiekoëffisiënt in persentasie.

Wegingnr.	Datum	Maks.	Gem.	Min.	V _k .
1	80	17.12	4.06	1.09	85.64
2	120	18.70	4.79	1.12	133.47
3	150	21.35	6.45	1.10	157.31
4	180	28.97	8.61	1.15	166.76
5	213	72.22	23.02	1.14	172.81
6	240	84.80	30.43	3.32	144.79
7	270	97.32	39.96	3.71	93.63
8	284	101.76	53.30	5.03	53.27
9	298	107.71	71.20	12.41	37.67
10	305	112.10	79.88	18.88	36.13
11	313	117.31	92.77	49.29	25.26
12	319	120.40	95.99	55.97	24.47
13	328	124.25	102.93	53.29	27.04
14	339	131.06	109.50	49.74	31.69

TABEL b25BULINUS (BULINUS) TROPICUS OP FYNSANDVERMEERDERING IN GEWIG

Gewigte in mg. Maks. = maksimumgewig Min. = minimumgewig
 Gem. = gemiddelde gewig V_k. = variasiekoeffi-
 siënt in persentasie.

Wegingnr.	Datum	Maks.	Gem.	Min.	V _k .
1	80	15.98	4.10	1.50	94.17
2	121	18.95	4.42	2.07	102.25
3	150	25.33	5.75	2.13	108.16
4	180	35.41	7.02	2.18	106.03
5	214	66.67	18.09	2.49	104.64
6	242	89.14	26.17	12.87	74.21
7	268	94.62	38.97	15.13	69.93
8	285	97.31	49.40	20.15	44.53
9	299	99.20	54.37	26.29	39.87
10	305	104.15	57.11	25.52	335.50
11	314	113.37	65.85	35.67	35.17
12	320	120.23	70.90	44.20	32.47
13	328	113.29	73.65	42.34	31.50
14	339	132.76	84.61	48.65	26.36

TABEL b26
BULINUS (BULINUS) TROPICUS - OP SAND
VERMEERDERING IN GEWIG

Gewigte in mg. Maks. = maksimumgewig Min. = minimumgewig
 Gem. = gemiddelde gewig V_{k.} = variasiekoëffisiënt in persentasie

Wegingnr.	Datum	Maks.	Gem.	Min.	V _{k.}
1	80	12.41	4.03	2.62	72.46
2	119	18.81	6.16	2.41	71.23
3	150	37.03	8.14	3.96	68.91
4	178	58.72	11.92	4.06	68.28
5	215	102.00	38.70	5.65	54.21
6	242	104.35	45.01	17.13	37.38
7	170	105.17	50.53	25.27	31.41
8	285	79.68	54.69	33.63	21.39
9	299	88.79	64.55	48.45	17.60
10	306	97.19	67.91	47.68	23.74
11	314	107.83	71.86	49.36	24.81
12	320	115.79	76.15	49.30	25.00
13	328	117.87	80.83	51.56	23.52
14	339	128.90	85.12	64.32	22.49

TABEL b27BULINUS (BULINUS) TROPICUS OP GRUISVERMEERDERING IN GEWIG

Gewigte in mg. Maks.= maksimumgewig Min.= minimumgewig
 Gem. = gemiddelde gewig V_{k.} = variasiekoëfфи-
 siënt in persentasie

Wegingnr.	Datum	Maks.	Gem.	Min.	V _{k.}
1	80	16.43	4.01	1.96	83.21
2	120	17.09	5.33	2.31	76.52
3	150	21.28	7.26	3.35	73.56
4	180	27.36	9.40	3.96	76.89
5	206	53.73	21.58	5.30	65.62
6	240	55.49	22.01	6.73	60.88
7	270	56.63	27.12	13.43	47.21
8	280	57.97	28.24	15.86	40.37
9	298	61.37	29.07	13.31	39.21
10	304	65.19	30.06	15.68	52.40
11	313	65.53	32.53	16.85	38.52
12	319	68.40	35.97	17.65	37.84
13	328	71.50	39.99	18.00	36.48
14	339	76.56	47.56	18.02	34.08

TABEL b28BULINUS (BULINUS) TROPICUS - OP KLIPVERMEERDERING IN GEWIG

Gewigte in mg. Maks. = maksimumgewig Min. = minimumgewig
 Gem. = gemiddelde gewig V_k. = variasiekoëffisiënt in persentasie

Wegingnr.	Datum	Maks.	Gem.	Min.	V _k .
1	80	16.81	4.12	2.29	103.47
2	120	22.62	4.92	2.45	98.63
3	150	45.27	7.31	3.98	103.37
4	178	88.43	10.10	4.37	106.52
5	215	177.91	37.93	6.74	98.23
6	238	160.27	47.62	21.82	76.49
7	266	164.33	57.93	30.01	53.64
8	287	169.17	65.76	33.88	41.71
9	299	163.84	68.82	33.39	38.10
10	306	172.70	75.21	41.73	28.56
11	314	166.22	75.10	37.71	36.48
12	320	178.64	86.22	53.60	33.81
13	328	127.07	82.58	49.68	28.07
14	339	141.52	97.26	63.19	26.01

TABEL b29LYMNAEA NATALENSIS OP MODDER: WEGINGS 9 TOT 14

Gewigte tot die naaste mg.; + dui die slakke
aan wat dood is tydens die proef

Wegings	9	10	11	12	13	14
Dagnr.	294	303	312	319	328	339
Dae na vorige weging		9	9	7	9	11
Slaknr.	1	424	508	532	641	698
	2	166	175	180	190	188
	3	165	173	192	183	190
	4	135	139	148	148	169
	5	126	+	+	+	+
	6	168	166	172	166	182
	7	228	+	+	+	+
	8	162	166	183	181	+
	9	182	199	189	191	194
	10	133	138	147	194	+
	11	154	166	174	+	+
	12	114	113	121	122	121
	13	150	147	161	+	+
	14	178	189	194	195	195
	15	169	155	175	180	171
	16	190	210	221	224	+
	17	131	143	145	152	154
	18	158	171	183	+	+
	19	159	174	190	190	196
	20	153	154	157	180	177
	21	145	154	165	161	+
	22	126	141	147	155	157
	23	121	151	165	170	180
	24	119	131	135	132	145
	25	102	107	107	104	103
	26	172	189	201	199	191
Gemiddeld :		163	173	183	193	183

TABEL b30LYMNAEA NATALENSIS OP FYNSAND: WEGINGS 9 TOT 14

Gewigte tot die naaste mg.; + dui die slakke
aan wat dood is tydens die proef

Wegings	9	10	11	12	13	14
Dagnr.	296	304	312	319	328	339
Dae na vorige wegining		8	8	7	9	11
Slaknr.	1	37	40	46	52	60
	2	34	38	39	41	+
	3	42	50	66	82	78
	4	46	50	71	75	77
	5	54	55	63	63	67
	6	55	61	65	68	74
	7	42	46	56	56	51
	8	56	63	66	63	64
	9	60	63	68	69	76
	10	45	51	59	64	68
	11	58	63	67	71	69
	12	75	79	91	96	98
	13	55	61	69	69	69
	14	80	85	100	102	116
	15	62	68	88	89	97
	16	53	51	54	56	+
	17	76	82	90	92	95
	18	71	76	82	80	81
	19	75	80	82	86	98
	20	86	91	96	93	95
	21	56	64	73	65	78
Gemiddeld :	58	63	71	73	79	92

TABEL b31

LYMNAEA NATALENSIS OP SAND: WEGINGS 9 TOT 14

Gewigte tot die naaste mg.; + dui die slakke aan wat dood is tydens die proef

Wegings	9	10	11	12	13	14
Dagnr.	297	304	312	319	328	339
Dae na vorige weging		7	8	7	9	11
Slaknr.	1	27	29	+	+	+
	2	36	39	48	38	41
	3	45	46	51	50	45
	4	65	60	63	63	+
	5	63	65	65	69	67
	6	56	62	73	70	66
	7	78	64	83	79	81
	8	71	71	122	79	80
	9	63	73	85	85	87
	10	74	73	81	75	68
	11	84	79	+	+	+
	12	87	96	105	103	101
	13	92	105	112	108	95
	14	104	119	147	162	182
	15	98	+	+	+	+
	16	109	113	117	119	117
	17	115	121	132	129	129
	18	135	+	+	+	+
	19	120	132	143	137	142
	20	141	147	+	+	+
	21	171	176	178	184	+
Gemiddeld :	87	88	100	97	92	107

TABEL b32

LYMNAEA NATALENSIS.. OP.. GRUIS: WEGINGS 9 TOT 14

Gewigte tot die naaste mg.; + dui die slakke
aan wat dood is tydens die proef

Wegings	9	10	11	12	13	14
Dagnr.	299	306	314	320	328	339
Dae na vorige weging		7	8	6	8	11
Slaknr.	1	56	61	59	62	57
	2	38	52	64	77	75
	3	37	41	45	53	54
	4	101	79	+	+	+
	5	72	77	79	87	81
	6	76	83	74	82	81
	7	79	88	77	93	97
	8	79	82	87	97	+
	9	78	83	84	86	81
	10	77	88	92	99	96
	11	85	88	90	91	89
	12	93	97	92	101	97
	13	37	40	51	58	61
	14	84	92	99	108	116
	15	80	79	83	89	82
	16	132	+	+	+	+
	17	119	129	131	145	142
	18	135	132	130	132	+
	19	158	148	168	+	+
	20	194	202	210	215	215
Gemiddeld :	91	92	95	99	95	87

TABEL b33

LYMNAEA NATALENSIS OP KLIP : WEGINGS 9 TOT 14

Gewigte tot die naaste mg.; + dui die slakke
aan wat dood is tydens die proef

Wegings	9	10	11	12	13	14
Dagnr.	298	304	313	319	328	339
Dae na vorige wegining		6	9	6	9	11
Slaknr.	1	30	45	77	96	98
	2	33	49	70	87	91
	3	58	61	79	87	91
	4	56	63	70	80	+
	5	84	89	101	115	98
	6	71	79	88	104	96
	7	78	+	+	+	+
	8	95	103	108	119	109
	9	80	86	92	95	+
	10	78	85	91	95	93
	11	99	104	116	136	+
	12	107	108	114	128	+
	13	96	96	+	+	+
	14	119	120	128	136	125
	15	106	108	120	121	+
	16	98	+	+	+	+
	17	128	131	142	158	146
	18	106	117	142	149	145
	19	109	113	140	153	147
	20	125	138	+	+	+
	21	136	+	+	+	+
	22	163	161	162	+	+
	23	185	184	+	+	+
	24	179	+	+	+	+
Gemiddeld :	101	102	108	116	113	131

TABEL b34

BULINUS (BULINUS) TROPICUS OP MODDER: WEGINGS 9 TOT 14

Gewigte tot die naaste mg.; + dui die slakke aan wat dood is tydens die proef

Wegings	9	10	11	12	13	14
Dagnr.	298	305	313	319	328	339
Dae na vorige weging		7	8	6	9	11
Slaknr.	1	12	19	+	+	+
1	12	19	+	+	+	+
2	38	44	49	56	53	50
3	59	63	+	+	+	+
4	71	78	77	80	75	75
5	66	68	70	73	72	64
6	79	81	78	77	+	+
7	92	96	101	103	101	103
8	101	105	108	+	+	+
9	80	86	95	100	99	99
10	83	89	92	100	103	111
Gemiddeld :	68	73	84	84	84	84

Die gemiddeldes van hierdie tabel stem nie ooreen met dié van tabel b24 nie, aangesien sommige van die slakke se nommers afgegaan het en hulle dus nie hierby ingesluit is nie.

TABEL b35

BULINUS (BULINUS) TROPICUS, OP FYNSAND: WEGINGS 9 TOT 14

Gewigte tot die naaste mg.; + dui die slakke aan wat dood is tydens die proef

Wegings	9	10	11	12	13	14
Dagnr.	299	305	314	320	328	339
Dae na vorige weging		6	9	6	8	11
Slaknr.	1	26	26	36	47	42
	2	31	30	42	44	+
	3	27	58	40	49	51
	4	30	34	49	61	63
	5	35	31	41	43	39
	6	44	38	+	+	+
	7	40	+	+	+	+
	8	35	41	53	61	66
	9	44	45	57	64	59
	10	48	45	51	49	+
	11	56	53	58	56	+
	12	58	63	69	72	74
	13	61	59	68	72	68
	14	66	+	+	+	+
	15	61	63	73	83	83
	16	73	78	88	96	100
	17	72	99	110	110	107
	18	99	85	86	83	+
	19	96	74	86	96	94
	20	84	104	113	120	113
Gemiddeld :	54	57	66	71	74	85

TABEL b36BULINUS (BULINUS) TROPICUS OP SAND: WEGINGS 9 TOT 14

Gewig tot die naaste mg.; + dui die slakke aan wat
dood is tydens die proef

Weging	9	10	11	12	13	14
Dagnr.	299	306	314	320	328	339
Dag na vorige wegining		7	8	6	8	11
Slaknr.	1	49	48	49	49	+
	2	62	61	66	66	64
	3	52	57	69	78	77
	4	55	52	53	54	52
	5	52	55	55	55	+
	6	63	64	64	66	64
	7	74	78	79	78	75
	8	65	62	60	+	+
	9	53	53	56	+	+
	10	59	61	65	69	71
	11	71	79	88	95	98
	12	83	88	92	93	97
	13	89	90	96	94	92
	14	79	97	108	116	118
	15	49	50	55	60	62
	16	80	91	95	94	101
Gemiddeld:	65	68	72	76	81	85

TABEL b37

BULINUS (BULINUS) TROPICUS OP GRUIS: WEGINGS 9 TOT 14

Gewigte tot die naaste mg.; + dui die slakke aan wat dood is tydens die proef

Weging	9	10	11	12	13	14
Dagnr.	298	304	313	319	328	339
Dae na vorige weging		6	9	6	9	11
Slaknr.	1	13	16	17	24	30
	2	24	28	34	40	37
	3	17	18	17	18	18
	4	20	25	30	+	+
	5	25	29	27	27	+
	6	28	27	28	31	36
	7	26	27	27	26	+
	8	29	31	36	40	43
	9	27	32	37	42	38
	10	29	34	35	36	36
	11	42	45	46	54	53
	12	39	45	48	52	58
	13	40	43	43	46	+
	14	61	65	66	68	72
	15	21	20	23	30	41
	16	25	21	21	22	+
	17	18	17	19	20	19
Gemiddeld:	29	30	33	36	40	48

TABEL b38

BULINUS (BULINUS) TROPICUS OP KLIP: WEGINGS 9 TOT 14

Gewigte tot die naaste mg.; + dui die slakke aan wat dood is tydens die proef

Wegings	9	10	11	12	13	14
Dagnr.	299	306	314	320	328	339
Dae na vorige weging		7	8	6	8	11
Slaknr.	1	33	42	+	+	+
	2	39	69	38	+	+
	3	53	56	73	88	92
	4	52	50	56	62	61
	5	42	50	49	56	55
	6	62	65	65	75	75
	7	45	53	60	72	77
	8	60	64	+	+	+
	9	62	73	67	66	65
	10	61	67	65	71	64
	11	72	80	+	+	+
	12	67	73	72	80	78
	13	66	68	65	71	+
	14	61	62	59	64	61
	15	53	57	55	67	65
	16	70	80	81	99	106
	17	78	87	84	99	101
	18	72	76	71	71	+
	19	49	54	49	54	50
	20	82	88	90	106	107
	21	77	+	+	+	+
	22	96	98	96	110	105
	23	102	109	105	111	117
	24	102	112	112	127	127
	25	164	173	166	179	+
Gemiddeld :	69	75	75	86	83	97

TABEL b39
BULINUS (B.) TROPICUS : SELEKSIE TUSSEN EWEKANSIG - VER-
SPREIDE SUBSTRAATTIPES IN POEL V

R 1-6 = herhalings van die basiese vyfdaagse proef nadat die substrata telkens herraangskik is.

P1 = die plekke waar die slakke oral gevind is.

M = modder G = gruis

Ms = modder-sand K = klip

Fs = fynsand W = wande van die poel

S = sand P = plante

P1	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R _{tot.}	R _{gem.}
M	35	40	43	40	32	37	227	37.83
Ms	21	31	23	36	32	30	173	28.83
Fs	8	4	4	3	3	9	31	5.17
S	6	7	10	9	12	4	48	8.00
G	11	9	9	10	12	12	63	10.50
K	21	14	11	7	13	11	77	12.83
W	43	36	47	37	35	30	228	38.00
P	5	9	3	8	11	17	53	8.83
Totaal	150	150	150	150	150	150	900	149.99

TABEL b40ONTLEDING VAN DIE VARIANSIE IN TABEL b39BULINUS (B.) TROPICUS IN POEL V

Bron	Vryheidsgrade	Som van die vierkante	Gemiddelde vierkant
Replikate	b-1 = 5	$T_1 - T_0 = 0$	
Opper-vlaktes	t-1 = 7	$T_2 - T_0 = 8,027.33$	$\frac{T-T_1-T_2+T_0}{35} = \frac{741.67}{35}$
Fout	N-b-t+1=35	$T-T_1-T_2+T_0 = 741.67$	= 21.191
Totaal	N-1 = 47	$T-T_0 = 8,769$	

$$T = 25,644.00 \quad T_2 = 24,902.33 \quad N = 48 \quad t = 8$$

$$T_1 = 16,875.00 \quad T_0 = 16,875.00 \quad b = 6$$

$$\text{Standaardfout vir t-toetse} = \sqrt{\left(\frac{1}{6} + \frac{1}{6}\right)(21.191)} = \sqrt{7.063} = 2.658$$

TABEL b41

249

DIE t-TOETSE UITGEVOER OP DIE VERSKILLE TUSSEN DIE WAARDES
IN KOLOM R_{gemiddeld} VAN TABEL b39

BULINUS (B.) TROPICUS IN POEL V

Oppervlaktes	Gemiddelde	Verskille	t	2p
Modder	37.83	9.00	3.38	0.005 > 2p > 0.001
Modder-Sand	28.83			
Modder	37.83	32.66	12.29	2p < 0.001
Fynsand	5.17			
Modder	37.83	29.83	11.22	2p < 0.001
Sand	8.00			
Modder	37.83	27.33	10.28	2p < 0.001
Gruis	10.50			
Modder	37.83	25.00	9.41	2p < 0.001
Klip	12.83			
Modder-Sand	28.83	23.66	8.90	2p < 0.001
Fynsand	5.17			
Modder-Sand	28.83	20.83	7.84	2p < 0.001
Sand	8.00			
Modder-Sand	28.83	18.33	6.90	2p < 0.001
Gruis	10.50			
Modder-Sand	28.83	16.00	6.03	2p < 0.001
Klip	12.83			
Fynsand	5.17	2.83	1.06	0.30 > 2p > 0.20
Sand	8.00			
Fynsand	5.17	5.33	1.99	0.10 > 2p > 0.05
Gruis	10.50			
Klip	12.83	7.66	2.87	0.01 > 2p > 0.005
Modder	10.50	2.50	0.93	0.40 > 2p > 0.30
Sand	8.00			
Klip	12.83	4.83	1.81	0.10 > 2p > 0.05
Gruis	10.50	2.33	0.87	0.40 > 2p > 0.30
Klip	12.83			
x Substrata tesame Poelwande	103.17	65.17	15.82	2p < 0.001
	38.00			
x Substrata tesame Plante	103.17	94.34	22.90	2p < 0.001
	8.83			

$$t = \frac{\text{verskil in gemiddelde}}{\sqrt{(\frac{1}{16} + \frac{1}{36})(21.191)}}$$

TABEL b42

LYMNAEA NATALENSIS : SELEKSIE TUSSEN EWEKANSIG - VER-
SPREIDE SUBSTRAATTIPES IN AKWARIUM A

R 1-4 = replikate van die vier substraattypes

S = substrata

K = klip

G = gruis

Fs = fynsand

M = modder

S	R1	R2	R3	R4	R _{tot.}	R _{gem.}
K	77	39	24	83	223	55.75
G	13	26	21	34	94	23.50
Fs	18	10	17	45	90	22.50
M	9	13	11	12	45	11.25
Totaal	117	88	73	174	452	113.00

TABEL b43ONTLEDING VAN DIE VARIANSIE IN TABEL b42LYMNAEA NATALENSIS IN AKWARIUM A

Bron	Vryheidsgrade	Som van die vierkante	Gemiddelde vierkant
Replikate	b-1 = 3	$T_1 - T_0 = 1,490.5$	
Substrata	t-1 = 3	$T_2 - T_0 = 4,403.5$	
Fout	N-b-t+1 = 9	$T - T_1 - T_2 + T_0 = 1,947$	$\frac{T - T_1 - T_2 + T_0}{9} = 216.3$
Totaal	N-1 = 15	$T - T_0 = 7,841$	

$$T = 20,610.00 \quad T_2 = 17,172.50 \quad N = 16 \quad t = 4$$

$$T_1 = 14,259.50 \quad T_0 = 12,769.0 \quad b = 4$$

$$\text{Standaardfout vir t-toetse} = \sqrt{\left(\frac{1}{t} + \frac{1}{b}\right) 216.3} = \sqrt{108.15} = 10.40$$

TABEL b44DIE t-TOETSE UITGEVOER OP DIE VERSKILLE TUSSEN DIE WAARDESIN KOLOM R_{gemiddeld} VAN TABEL b42LYMNAEA NATALENSIS IN AKWARIUM A

Substrata	Gemiddeldes	Verskille	t	2p
Modder	11.25	11.25	1.08	0.40>2p>0.30
Fynsand	22.50			
Modder	11.25	12.25	1.18	0.30>2p>0.20
Gruis	23.50			
Modder	11.25	44.50	4.28	0.005>2p>0.001
Klip	55.75			
Fynsand	22.50	1.00	0.096	0.95>2p>0.90
Gruis	23.50			
Fynsand	22.50	33.25	3.20	0.02>2p>0.01
Klip	55.75			
Gruis	23.50	32.25	3.10	0.02>2p>0.01
Klip	55.75			

TABEL b45

BULINUS (B.) TROPICUS : SELEKSIE TUSSEN EWEKANSIG-VER-
SPREIDE SUBSTRAATTIPES IN AKWARIUM B

R 1 - 4 = replikate van die vier substraattypes
 S = substrata
 K = klip
 G = gruis
 Fs = fynsand
 M = modder

S	R1	R2	R3	R4	R _{tot.}	R _{gem.}
K	90	35	29	37	191	47.75
G	31	17	24	26	98	24.50
Fs	21	20	34	28	103	25.75
M	39	45	27	46	157	39.25
Totaal	181	117	114	137	549	137.25

TABEL b46ONTLEIDING VAN DIE VARIANSIE IN TABEL b45BULINUS (B.) TROPICUS IN AKWARIUM B

Bron	Vryheidsgrade	Som van die vierkante	Gemiddelde vierkant
Replikate	b-1 = 3	$T_1 - T_0 = 716.19$	
Substrata	t-1 = 3	$T_2 - T_0 = 1498.19$	$\frac{T - T_1 - T_2 + T_0}{9} = 239.67$
Fout	N-b-t+1 = 9	$T - T_1 - T_2 + T_0 = 2157.06$	
Totaal	n-1 = 15	$T - T_0 = 4371.44$	

$$T = 23,209.00 \quad T_2 = 20,335.75 \quad N = 16 \quad t = 4$$

$$T_1 = 19,553.75 \quad T_0 = 18,837.56 \quad b = 4$$

$$\text{Standaardfout vir t-toetse} = \sqrt{\left(\frac{1}{b} + \frac{1}{t}\right) 239.67} = \sqrt{119.83} = 10.95$$

TABEL b47

DIE t-TOETSE UITGEVOER OP DIE VERSKILLE TUSSEN DIE WAARDES
IN KOLOM R_{gemiddeld} VAN TABEL b45.

BULINUS (B.) TROPICUS IN AKWARIUM B

Substrata	Gemiddeldes	Verskille	t	2p
Modder	39.25	13.50	1.23	0.30>2p>
Fynsand	25.75			0.20
Modder	39.25	14.75	1.35	0.30>2p>
Gruis	24.50			0.20
Modder	39.25	8.50	0.78	0.50>2p>
Klip	47.75			0.40
Fynsand	25.75	1.25	0.114	0.95>2p>
Gruis	24.50			0.90
Fynsand	25.75	22.00	2.009	0.10>2p>
Klip	47.75			0.05
Gruis	24.50	23.25	2.123	0.10>2p>
Klip	47.75			0.05