

leven of saproob. Maar ook oligotroof levende soorten werden niet aangetroffen. Het is natuurlijk mogelijk, dat in een ander jaargetijde toch nog blauwwieren en diatomeeën gevonden worden. Waarschijnlijk is dit echter niet, daar de blauwwieren hun maximale ontwikkeling juist in de herfst hebben en de diatomeeën in het koudere jaargetijde domineren in het plankton. Indien wel aanwezig zal de ont-

wikkeling van blauwwieren en diatomeeën in de Leersumse plassen gering zijn. Vissen kunnen in het zure vennenwater niet leven. Er zijn wel pogingen gedaan vis uit te zetten, maar met weinig succes. In de plas waar de meeuwen nestelen zouden thans, doordat het water minder zuur is, wel vissen kunnen leven, voorzover de vogels ze er niet weer uithalen.

De invloed van de temperatuur op het gedrag van de Zandhagedis (*Lacerta agilis* L.)

C. F. VAN DE BUND.

Zoals algemeen bekend, is de activiteit van veel hagedissesoorten sterk afhankelijk van zonnig, warm weer. Zodra 's morgens de zon op hun woongebied gaat schijnen komen de hagedissen tevoorschijn en laten zich op beschutte plaatsen, liefst op een stuk hout, op dor blad, op een stam of op droog zand, door de zon bestralen. Om van deze zonbestraling zoveel mogelijk profijt te trekken spreidt het dier zijn ribben breed uit en maakt zich daardoor plat, waarbij hij het lichaam wat schuin houdt om een loodrecht invallen van de zonnestralen te verzekeren (fig. 1). In korte tijd wordt het dier opgewarmd. De in het lichaam geabsorbeerde hoeveelheid warmte is zeer groot en geeft het dier een lichaamstemperatuur, die veel hoger is dan de temperatuur van de lucht in de onmiddellijke omgeving. Zodra de temperatuur van het lichaam een bepaald niveau bereikt heeft, worden de ribben opgetrokken; het dier wordt actief en gaat op jacht (fig. 2). Het zonnen van hagedissen heeft dus tot doel de lichaamstemperatuur

op een zodanig niveau te brengen, dat het lichaam fysiologisch het meest efficient functioneert. Met de homoiotherme of warmbloedige dieren (met een constante lichaamstemperatuur) hebben de poikiotherme of koudbloedige dieren (met een wisselende lichaamstemperatuur, afhankelijk van die van de omgeving) gemeen, dat de stofwisseling het meest gunstig verloopt bij een bepaalde temperatuur. Bij poikiotherme dieren is dat de voorkeurstemperatuur, dat is de lichaamstemperatuur, waaraan het dier de voorkeur geeft, als hij keuze heeft uit een volledige reeks van mogelijkheden. Deze voorkeurstemperatuur kan al naar gelang de soort variëren, doch bezit voor elke soort een vaste waarde die slechts binnen nauwe grenzen varieert. Bij reptielen, en in het bijzonder bij hagedissen, ligt de voorkeurstemperatuur hoog. Bij een aantal woestijnhagedissen, die door Cowles en Bogert onderzocht zijn, lag ze gemiddeld bij 37,5° C. Bij de reptielen, die in Europa op de voorkeurstemperatuur zijn onderzocht, zijn de gevonden waarden

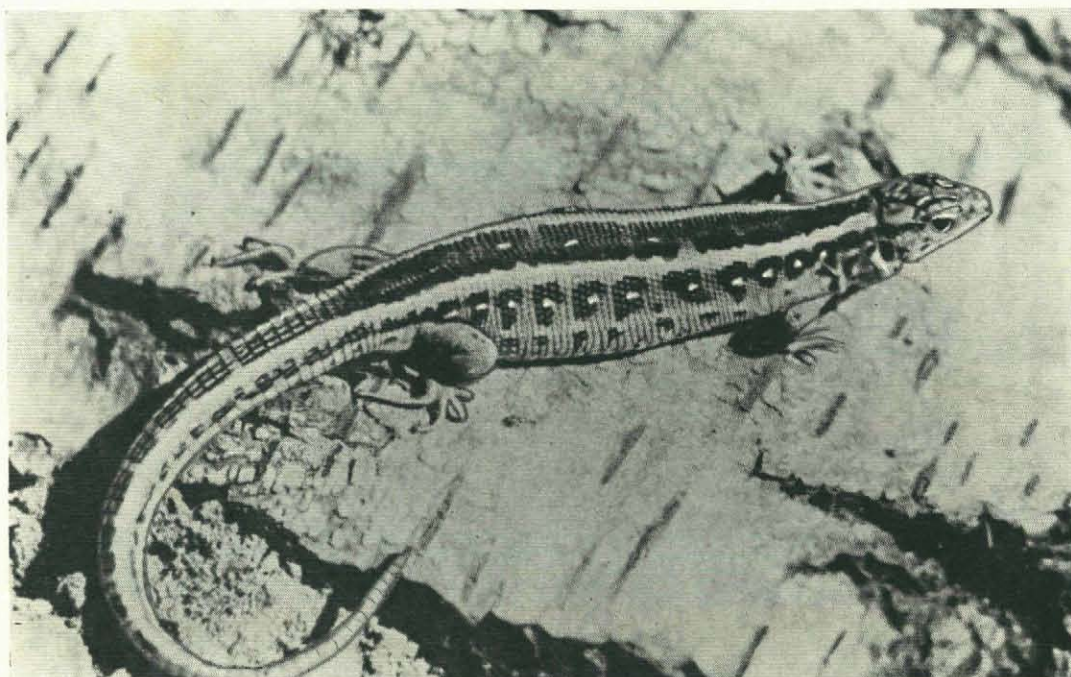


Fig. 1. *Zonnende Zandhagedis.*

gemiddeld hoger dan die door Cowles en Bogert werden vastgesteld. De over het algemeen iets hogere voorkeurstemperatuur, waargenomen aan de in Europa onderzochte dieren, is vermoedelijk veroorzaakt door de verschillen in techniek, die bij het onderzoek werden gebezigd. Cowles en Bogert voerden hun proeven grotendeels in de open lucht uit bij directe zonbestraling, waarbij de lichaamstemperatuur, met een thermokoppel gemeten, als criterium gold. De proeven, die Herter in Europa nam, werden uitgevoerd in het laboratorium in een zogenaamd temperatuurorgel. Dit is een lange kooi met een bodem, die bestaat uit een metalen plaat, welke aan het ene uiteinde sterk verwarmd en aan het andere uiteinde gekoeld wordt, waardoor een temperatuurgradient ontstaat. Als criterium geldt hier de bodemtemperatuur van de plaats waar het proef-

dier zich bij voorkeur blijkt op te houden. De door de proefdieren ontvangen warmte wordt dus uitsluitend via de bodem verkregen. Door de verwaarlozing van de overigens in dit geval niet erg belangrijke afkoeling door de lucht, waaraan ze aan de bovenkant blootstaan, is het mogelijk dat met de methode van Herter een hogere voorkeurstemperatuur wordt gevonden dan bij de proeven van Cowles en Bogert, waarbij de verwarming van het dier plaatsvindt door zonbestraling en de door de zon verwarmde bodem. De warmte, die het dier door zonbestraling ontvangt, in het bijzonder door absorptie van infrarode stralen, is zeer belangrijk. Zo vond Franz (1930) bij twee exemplaren van de Zandhagedis, dat de lichaamstemperatuur, door de dieren bloot te stellen aan zonbestraling, in 20 minuten steeg van 9,6 tot resp. 29,6 en 33,5° C.

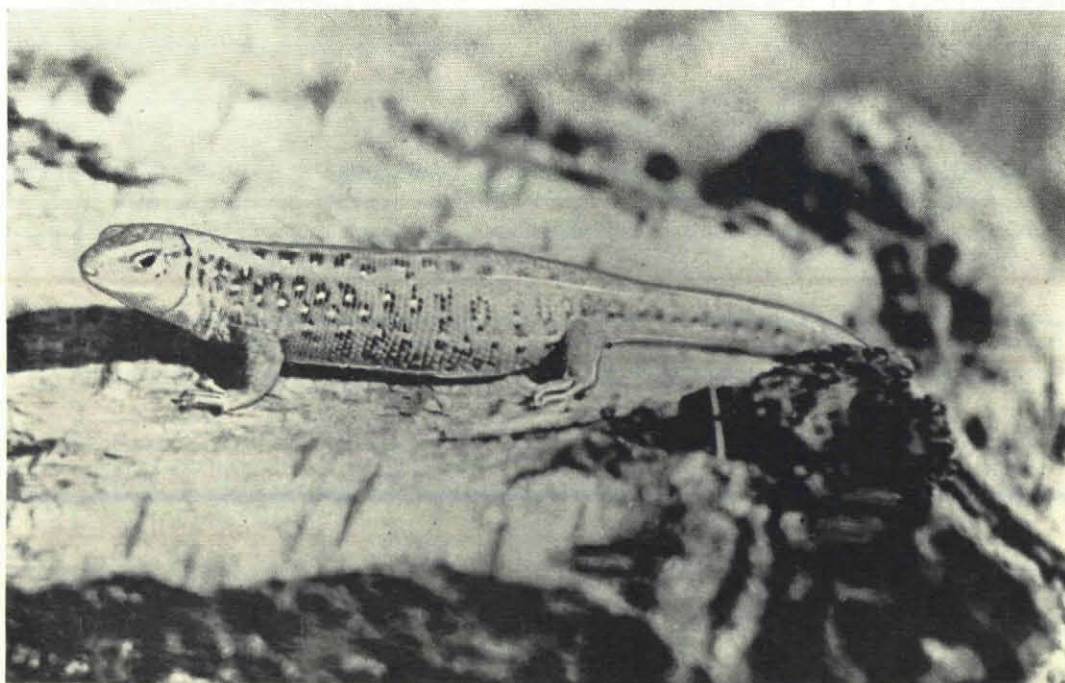


Fig. 2. *De hagedis richt zich op.*

Krüger en Duspiva (1933) vonden bij de Zandhagedis na 25 minuten zonbestraling bij een luchttemperatuur van $21,5^{\circ}\text{C}$ een lichaamstemperatuur van $36,8^{\circ}\text{C}$. De temperatuur van het mos, vlak onder het oppervlak was in het laatste geval $27,5^{\circ}\text{C}$. Even snel als het lichaam de warmte kan absorberen, wordt de ontvangen warmte weer uitgestraald, zodra de bestraling ophoudt. Krüger en Duspiva (1933) namen waar, dat een Zandhagedis na beschaduwing in 12 minuten $\pm 7,5^{\circ}\text{C}$ in temperatuur afnam. De lichaamsgrootte is, uit de aard der zaak, bij de snelheid van de warmteabsorptie zeer belangrijk. Hoe kleiner het dier is des te sneller wordt het lichaam verwarmd. Zeer treffend is dit aangetoond bij jonge alligators. Bij een exemplaar van 47 gram bedroeg de temperatuurstijging $6,4^{\circ}\text{C}$ per 15 minuten, bij een exemplaar van 13 kg slechts 5°C per

uur. Door de lange tijd, die nodig is om een groot lichaam te verwarmen, is het slechts voor kleine reptielen mogelijk in de gematigde en noordelijke luchtstreken te leven.

Alle waarnemingen, die hierboven zijn gerefereerd, berusten voornamelijk op laboratoriumwaarnemingen of op waarnemingen, waarbij het proefdier min of meer door de apparatuur wordt beïnvloed. Bij de waarnemingen aan de Zandhagedis, die ik zelf deed en hier laat volgen, is uitgegaan van het gedrag van dieren, die in geen enkel opzicht werden gestoord. De proefdieren bevonden zich in 1957 in een terrarium van $120 \times 80 \times 80\text{ cm}$, dat in een tuin was geplaatst en dat bloot stond aan alle invloeden van het klimaat. De zuid- en noordwand waren van glas, de west- en oostwand waren evenals de bovenkant van gaas van 3 mm maaswijdte. De bodem was

bedekt met een laag zand van 15—20 cm dik. Het terrarium werd bevolkt door drie mannetjes en drie wijfjes van de Zandhagedis en twee zeer jonge exemplaren van de Griekse landschildpad (*Testudo hermannii*). In 1958 werden de waarnemingen uitgevoerd in een openluchtterrarium van 2×2 m met wanden van ± 40 cm hoog, die van binnen glad waren gemaakt om uitklimmen te beletten. Dit terrarium bevond zich op dezelfde plaats als het eerstgenoemde, het werd bevolkt door vier Zandhagedissen, twee Muurhagedissen (*Lacerta muralis*), twee Ruïnehagedissen (*Lacerta sicula*), twee jonge Griekse landschildpadden (*Testudo hermannii*), één jonge Kaspische waterschildpad (*Clemmys caspica*), vier Hazelwormen (*Anguis fragilis*), twee Groene padden (*Bufo viridis*), één Gewone pad (*Bufo bufo*) en één Vuursalamander (*Salamandra salamandra*). Beide terraria waren beplant met lage planten. Er waren op de plaatsen, waar de meeste zon inviel, kale zandige plekken, hier en daar met een stuk hout of een platte steen. Het laatst genoemde terrarium was voorzien van een klein drinkvijvertje. De zon scheen in het terrarium gedurende de zomermaanden van 's morgens ± 8 uur tot in de namiddag ± 17 uur. De temperatuur werd met kwikthermometers gemeten, en wel de temperatuur van de lucht op 1 cm hoogte in de schaduw en de temperatuur van het zandoppervlak in de zon. Voor de meting van de temperatuur van het zandoppervlak werd de thermometer op het zand gelegd, waarbij de kwikbol door een dun laagje zand werd bedekt. Zowel gedurende 1957 als 1958 werd elke dag waargenomen om 12.45 uur van half april tot begin oktober. Hierbij werd genoteerd de temperatuur en de plaats waar de hagedissen zich bevonden, waarbij er vooral op werd gelet of zij zich

in de zon ophielden en op welk substraat zij zaten. Ook werden natuurlijk de algemene weerscondities en de mate van vochtigheid van het substraat opgetekend. De relatieve luchtvochtigheid kon helaas niet worden waargenomen wegens het ontbreken van deugdelijke apparatuur.

De uitwerking van de temperatuurgegevens gaf moeilijkheden. Men krijgt nl. bij het uitwerken van de afzonderlijke lucht- en substraattemperatuur, zonder rekening te houden met de andere omstandigheden van het ogenblik van de waarneming, geen juiste voorstelling van zaken. Om deze reden zijn van de temperatuurgegevens, zoals ook Saint Girons bij zijn waarnemingen aan adders heeft gedaan, bij elke waarneming beide temperatuurgegevens tot één gemiddelde verwerkt. Hiertoe wordt de temperatuur van het substraat met 3 vermenigvuldigd, waarbij de temperatuur van de lucht 1 maal wordt opgeteld. Het verkregen getal wordt door 4 gedeeld en levert dan de „gemiddelde temperatuurwaarde” die bepalend is voor de lichaamstemperatuur van het dier.

Uit de onderzoeken van Herter en van

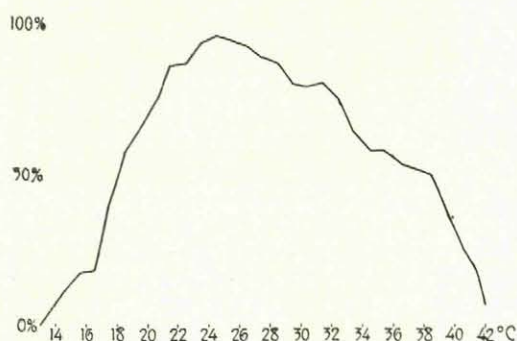


Fig. 3. Het aantal zonnende Zandhagedissen in procenten van het totale aantal, vergeleken met de „gemiddelde temperatuurwaarde”.

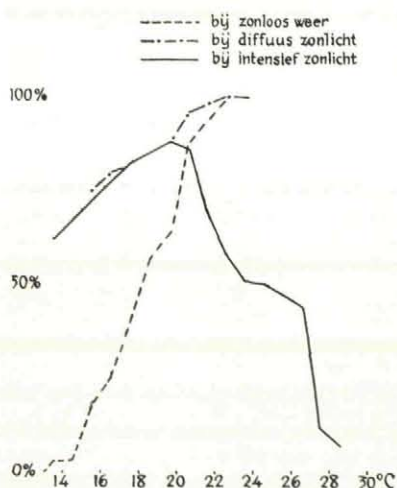


Fig. 4. Activiteit van zonnende Zandhagedissen, uitgedrukt in procenten van het totale aantal, vergeleken met de luchttemperatuur op 1 cm boven de grond in de schaduw (bij zonloos weer, bij diffuus zonlicht en bij intensief zonlicht).

Cowles blijkt nl. dat de substraattemperatuur verreweg het grootste aandeel heeft bij de verwarming van het dier. Verwarming via de lucht speelt maar een geringe rol. De verwerking van de temperatuurgegevens, zoals hierboven beschreven, heeft als voornaamste voordeel, dat de invloed van de zonbestraling volledig tot zijn recht komt. Bij geringe zonbestraling is het verschil tussen de substraattemperatuur en de luchttemperatuur klein, doch bij sterke zonbestraling is de substraattemperatuur veel hoger dan die van de lucht; de temperatuur van de lucht heeft dan nog maar een geringe nivellerende invloed. Uit de aard der zaak zijn de verkregen cijfers speculatief, men behoeft er geen absolute waarde aan te hechten, doch het één en ander geeft toch een inzicht omtrent het gedrag van het dier onder verschillende weersomstandigheden. De Zandhagedis begint tot activiteit te komen bij een ge-

middelde temperatuurwaarde van $\pm 14^{\circ}\text{C}$ (zie fig. 3). De waarde (het geldt dus hier het volgens bovengenoemde formule berekende gemiddelde), waarbij men het grootste percentage dieren ziet zonnen, ligt tussen $24^{\circ}\text{--}26^{\circ}\text{C}$, daarna neemt het percentage zonnende hagedissen geleidelijk af en is bij een gemiddelde temperatuurwaarde van $41^{\circ}\text{--}42^{\circ}\text{C}$ nog maar zeer gering. Bij deze laatste temperatuur bevinden bijna alle dieren zich in de schaduw van de vegetatie of hebben zij zich in hun holen in de grond teruggetrokken.

Bij een optimale activiteit is volgens de grafiek (fig. 3) 95 % van de proefdieren op door de zon beschenen plaatsen te vinden. Dat betekent in feite, dat de dieren praktisch alle zonbestraling nodig hebben om hun voorkeurstemperatuur te verkrijgen of te handhaven. Deze toestand vindt men in de zomer vooral in de ochtend of ook midden op de dag kort na regenbuien als de grond nog koud is door het vele vocht. In het vroege voorjaar en in het late najaar kan dit de gehele dag zo zijn. Zodra de temperatuur boven het optimum stijgt, ziet men, naarmate ze hoger wordt, de hagedissen zich vaker in de schaduw terugtrekken. Daar de luchttemperatuur op 1 cm hoogte en de substraattemperatuur in de schaduw in de regel ongeveer aan elkaar gelijk zijn en bij normaal zonnig weer in de zomer veel lager zijn dan de temperatuur van de oppervlakte van het substraat in de zon, koelt het dier in de schaduw snel af. Zodra de lichaamstemperatuur belangrijk onder de voorkeurstemperatuur daalt, zal het dier weer op de door de zon beschenen plaats terugkeren teneinde de verloren gegane warmte weer aan te vullen. De hagedissen proberen dus zoveel mogelijk hun lichaamstemperatuur constant op de voor-

keurstemperatuur te houden door afwisselend te zonnebaden en af te koelen in de schaduw. Vaak ziet men exemplaren om de lichaamstemperatuur op het gewenste peil te houden de ene helft (meestal het voorste deel) in de schaduw houden en de andere in de zon.

Indien de gebezigde methode van verwerking van de temperatuurgegevens inderdaad reëel is, zou in de grafiek het punt, waarbij zich evenveel dieren in de zon als in de schaduw bevinden, ongeveer bij de voorkeurstemperatuur van de hagedis moeten liggen. In de grafiek (fig. 3) ziet men, dat de 50 %-lijn tussen de 38° en 39° C wordt doorsneden. Volgens Herter is de voorkeurstemperatuur van de Zandhagedis 38.57°, waarmee onze resultaten dus aardig overeen komen.

Zoals reeds is opgemerkt is het praktisch niet uitvoerbaar de lucht- of substraattemperatuur op zich zelf uit te werken zonder rekening te houden met de gegeven weersomstandigheden.

Om dit te verduidelijken volgen hier enkele voorbeelden.

22 April 1958: licht bewolkt, zonnig weer, zwakke noordenwind, grond en planten droog, temperatuur 1 cm boven de grond in de schaduw 14° C, temperatuur van het zandoppervlak 40° C. Alle proefdieren waren voortdurend aan het zonnen.

24 April 1958: licht bewolkt, zonnig weer, windstil, grond en planten droog, temperatuur van de lucht op 1 cm hoogte in de schaduw 18.5° C, temperatuur van het zandoppervlak 44° C. Van de proefdieren bevonden zich twee exemplaren half in de schaduw half in de zon, op de manier zoals hierboven is beschreven. Voorts zal één exemplaar half onder een plant, doch nog volledig in de zon. Het vierde exem-

plaar had zich teruggetrokken in de grond.

31 Juli 1958: licht bewolkt, zonnig weer, zwakke zuidwestenwind, grond een weinig vochtig, planten droog, temperatuur 1 cm hoog in de schaduw 21° C, het zandoppervlak in de zon 28° C. Drie exemplaren zonnend op een stuk hout, één exemplaar zonnend op het zand.

1 Augustus 1958: zwakke zuidoostenwind, licht bewolkt, de zon schijnt diffuus door de bewolking, grond en planten droog, temperatuur 1 cm hoog in de schaduw 25° C, het zandoppervlak in de zon 37° C. Drie exemplaren zonnend, één op schors, één op zand, één op een plant. Eén exemplaar half in de zon, half in de schaduw op het zand.

In een tweede grafiek (fig. 4) wordt nu de activiteit bij het zonnen vergeleken met de temperatuur van de lucht op 1 cm hoogte in de schaduw. De luchttemperatuurgegevens zijn daarbij verdeeld in drie groepen nl. de temperatuur bij intensieve zonneschijn, bij diffuus zonlicht en bij zonloos weer. In de grafiek ziet men de lijn, die de activiteit bij zonloos weer aangeeft, beginnen bij omstreeks 14° C, waarna zij geleidelijk stijgt tot een maximale waarde bij 23° C. Hogere temperaturen zijn bij dit weertype gedurende de waarnemingsperiode niet geconstateerd. Bij diffuus zonlicht ziet men de activiteit bij een temperatuur, waar ze bij intensief zonlicht reeds gaat afnemen, nog steeds stijgen, om pas tussen de 23° en 24° C haar hoogtepunt te bereiken. Bij stralend zonnig weer ziet men de meeste exemplaren zonnen tussen de 19° en 20° C, daarna begint de neiging om in de schaduw te kruipen geleidelijk toe te nemen, na 26° C neemt de activiteit

snel af en bij 29°C is ze nog slechts zeer gering. Wegens het ontbreken van voldoende gegevens van extreem hoge temperaturen zijn de lijnen in figuur 2 die de activiteit bij zonneschijn aangeven aan de rechter kant afgebroken.

De waarnemingen zijn uitgevoerd op een zeer beschut gelegen plaats. Vergeleken bij de temperaturen, die men op open terreinen kan waarnemen, zijn de temperatuurextremen naar boven niet hoog, de hoogst waargenomen temperatuur van het zandoppervlak was 48°C . Op open heidevelden en dergelijke plaatsen wordt de oppervlakte van de grond, vooral als deze met een dunne moslaag is bedekt, in de zomer veel warmer; temperaturen van 50° — 60°C op zonnige zomerdagen zijn niet zeldzaam. Bij hogere luchttemperaturen dan 20°C ziet men op heidevelden zelden hagedissen, als tenminste het weer zonnig en de grond droog is. Slechts op plaatsen met veel schaduw kan men dan nog enkele exemplaren vinden. Het door verschillende auteurs opgemerkte feit, dat de Zandhagedis in warme zomers een soort zomerslaap zou houden, is onjuist. Wanneer deze waarnemers tijdig waren opgestaan, dan hadden zij de hagedissen in de vroege ochtend terdege kunnen waarnemen.

Heidevelden en duinpannen alsmede zandige zuidhellingen, die niet volledig met struiken en bomen bedekt zijn, vertonen in ons land de grootste temperatuurextremen aan het grondoppervlak. Juist op die plaatsen komt de Zandhagedis in ons land voor. Van oorsprong is zij een steppedier. Door het vochtige en gematigde klimaat in ons land is deze soort hier sterk gebonden aan plaatsen met grote temperatuurextremen in het microklimaat.

Uit de bovenstaande gegevens blijkt, dat

bij de Zandhagedis de drempelwaarde tot vrijwillige activiteit ligt bij $\pm 14^{\circ}\text{C}$, dat de meeste hagedissen in de zon te vinden zijn bij een gemiddelde temperatuurwaarde van 24° — 26°C of bij een luchttemperatuur bij intensief zonlicht van 19 — 20°C , bij diffuus zonlicht van 22 — 24°C , terwijl bij zonloos weer de meeste dieren buiten waargenomen werden bij $\pm 23^{\circ}\text{C}$. Bij de temperatuur, waar 50 % van de hagedissen actief zijn, dus evenveel dieren in de zon als in de schaduw, moet de lichaamstemperatuur rond de voorkeurstemperatuur liggen. Dat is het geval bij een gemiddelde temperatuurwaarde tussen de 38° en 39°C , of bij een luchttemperatuur op 1 cm hoogte in de schaduw van 24° — 25°C bij intensieve zonneschijn. De temperatuur, waarbij het zonnen volledig ophoudt, is in het materiaal dat hier behandeld wordt, niet waargenomen, doch de activiteit is bij de hoogst waargenomen gemiddelde temperatuurwaarde van 42°C tot 10 % teruggevallen. Bij de luchttemperatuur was de hoogst waargenomen waarde 28.5°C , waarbij de activiteit tot 7 % was gedaald.

Een eigenschap, die de meeste hagedissen met elkaar gemeen hebben, is de hoge voorkeurstemperatuur die meestal tussen de 34° en 41°C ligt. De tot dusver onderzochte subtropische soorten vallen op door de hoge temperatuurdrempel, waarbij de dieren tot vrijwillige activiteit beginnen te komen. Hun voorkeurstemperatuur wijkt maar weinig af van die van de Westeuropese soorten. Cowles vond bij zijn proefdieren, Californische woestijnhagedissen, een drempelwaarde voor vrijwillige activiteit van gemiddeld 27.4°C . Deze hoge drempelwaarde voor de activiteit, alsmede de lichaamsgrootte zijn voor vele soorten de belemmering om zich in meer noordelijk gelegen gebieden te vestigen.

Litteratuur:

- Cowles and Bogert, A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. 83 (1944).
- K. Herter, Ueber Vorzugstemperaturen von Reptilien. Z. f. vergl. Physiologie, Band 28 (1941).
- K. Herter, Ueber das Wesen der Vorzugstemperatur bei Echten und Nagern. Z. f. vergleichende Physiologie, Band 28 (1941).
- P. Krüger, Ueber die Bedeutung der ultraroten Strahlen für die Wärmehaushalt der Poikilothermen. Biol. Zbl. 49, 65—82 (1929).
- P. Krüger, Weitere Beiträge über die Faktoren des Wärmehaushaltes der Poikilothermen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 22, 759—773 (1931).
- P. Krüger und F. Duspiva, Der Einfluss der Sonnenstrahlung auf die Lebensvorgänge der Poikilothermen. Biol. generalis (Wien) 9, 2, 167—188 (1933).
- P. Krüger und H. Kern, Die physikalische und physiologische Bedeutung des Pigments bei Amphibien und Reptilien. Pflügers Arch. 202, 119—138 (1924).
- F. Rücker, Durchlässigkeit tierischer Gewebe im Ultrarot. Pflügers Arch. 231, 741—749 (1933).
- H. Saint Girons, Ecologie et éthologie des vipères de France. Ann. des sciences naturelles, 11e serie. Zoologie et Biologie animale, Zoologie Band 14.

Volvox aureus

Historisch overzicht — Kweken — Zwemmen — Oriëntatie

H. J. NIEBOER.

(Botanisch Laboratorium, R.U. Groningen)

Historisch overzicht.

Sinds Van Leeuwenhoek onder zijn microscoop *Volvox*, in een watermonster uit een sloot bij Delft, ontdekte (30 augustus 1698), deze „ronde deeltjes” beschreef en afbeeldde, het aantal cellen van deze celkolonies bepaalde en in een experiment waarnam dat in de moederkolonie dochterkolonies ontstonden en tenslotte zich uit de moederkolonie bevrijdden, heeft dit organisme in het centrum van de wetenschappelijke belangstelling gestaan.

De oorzaak van deze belangstelling is wel in de eerste plaats de betrekkelijke grootte, waardoor *Volvox* zich als het ware aan de onderzoeker opdringt. Met het blote oog kan men al duidelijk de dochterkolonies in de moederbollen zien en met vrij zwakke vergrotingen zijn reeds allerlei details te onderscheiden (fig. 1 en 2). Verder valt

Volvox soms op door zijn plaatselijk veelvuldig voorkomen, waardoor zelfs een zogenaamde bloei van het water kan ontstaan.

In de tweede plaats heeft *Volvox* vooral vroegere onderzoekers geboeid, omdat zijn vegetatieve vermenigvuldiging steun scheen te verlenen aan de scatulatie- of Einschachtelungshypothese, ook wel genoemd de idee van de „emboîtement”. Volgens deze hypothese zou elk organisme zijn nakomelingen reeds bevatten, zoals een serie steeds kleiner wordende, in elkaar geschoven dozen. Zo zag Rösel von Rosenhof (volgens Ehrenberg 1838) de dochterkolonies voor de eerste generatie aan, de grotere cellen daarvan, waaruit hun dochterkolonies zich zullen ontwikkelen, voor de tweede generatie, de cellen zelf van die dochterkolonies werden beschouwd als de derde generatie, terwijl