

Faktore wat die fenologie van *Ursinia cakilefolia*, 'n efemeer van Namakwaland, beïnvloed

H.M. Steyn*, N. van Rooyen, M.W. van Rooyen en G.K. Theron
Departement Plantkunde, Universiteit van Pretoria, Pretoria, 0002

Ontvang 15 Oktober 1995; aanvaar 20 Mei 1996

UITTREKSEL

Die invloed van temperatuur en saaityd op die fenologie van *Ursinia cakilefolia DC.*, 'n Namakwalandse efemeer, is ondersoek. Plante is op verskillende tye gesaaï en aan verskeie temperatuurbehandelings onderwerp. Saaityd het 'n duidelike invloed op die groei en fenologie van die plante gehad. Uit die resultate blyk dit dat temperatuur 'n belangrike faktor in die tydsbepaling van fenologiese stadia is. Die invloed van temperatuur varieer egter tussen die verskillende saaitye, aangesien dit skynbaar later in die seisoen opgehef word deur fotoperiode of 'n endogene ritme. Oor die algemeen blyk dit dat plante koue nodig het tot en met die inisiasie van bloeiwyses, waarna hitte nodig is vir verdere ontwikkeling en antese.

ABSTRACT

Factors influencing the phenology of Ursinia cakilefolia DC., an ephemeral from Namaqualand

The aim of this study was to investigate the effect of temperature and sowing date on the phenology of *Ursinia cakilefolia*, a Namaqualand ephemeral species. Seeds were sown on different dates and plants were subjected to various temperature treatments. Sowing date had a distinct effect on the growth and phenology of the plants. From the results it seems that temperature plays an important role in the timing of phenological stages. However, the effect of temperature differed between sowing dates. The plant's response to temperature is apparently modified by the prevailing photoperiod, although it may also be due to an endogenous rhythm. Generally it seems as if plants require cold temperatures from sowing until the initiation of flower buds, after which the plants need heat for anthesis and further development.

INLEIDING

Fenologie word gedefinieer as die tydsbepaling van herhalende biologiese gebeure, die oorsake van hul tydsbepaling met

betrekking tot biotiese en abiotiese faktore en die interaksie tussen fases van verskillende of dieselfde spesies.¹ Alhoewel fenologiese stadia soos ontkieming, blaarontwikkeling, blomtyd, vrugontwikkeling, saadverspreiding, veroudering en blaarverlies

* Outeur aan wie korrespondensie gerig kan word

geneties bepaal word, word die aanvang van 'n fenologiese fase dikwels deur 'n omgewingsfaktor beheer.²

Namakwaland, in die Noord-Kaap, is veral bekend vir die lente-blommeskouspel van die eenjariges, wat die andersins dorre landskap in 'n land van kleur omskep na genoegsame winterreën.^{3,4} Blomtyd in Namakwaland is gewoonlik in Augustus en/of September, afhangende van wanneer die eerste genoegsame winterreën voorgekom het.

Die onvoorspelbare aard van die reënval in Namakwaland is 'n belangrike selektiewe faktor wat die lewensgeskiedenismerke van die efemere, inheems aan hierdie gebied, bepaal. As gevolg van die onvoorspelbare reënval kan ontkieping van die sade oor 'n lang tyd plaasvind, en die lengte van die groeiseisoen wissel dienooreenkomsdig. Die reaksie van die efemere op hierdie onvoorspelbaarheid kom na vore in aanpassings in lewensduur, grootte en biomassatoewysing.⁴

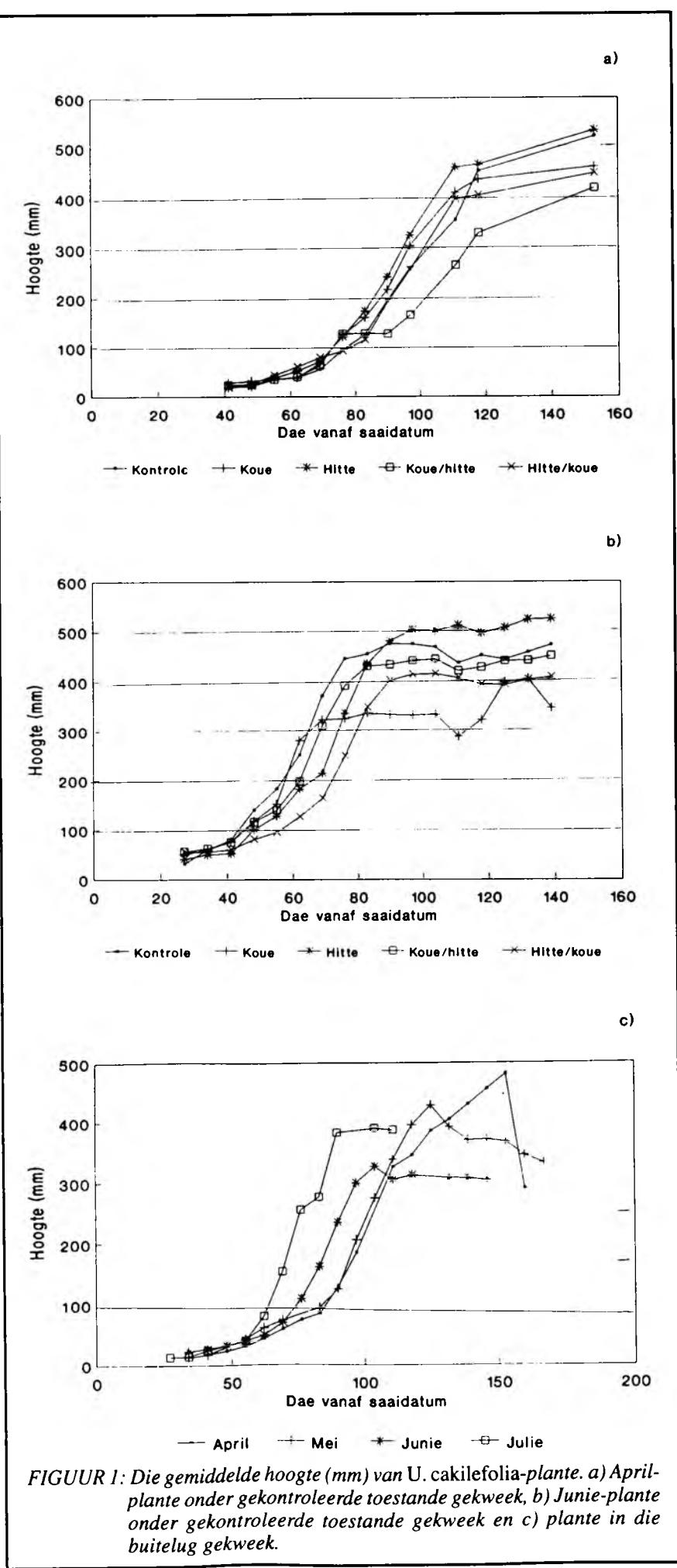
Ursinia cakilefolia DC. is 'n efemere van die Asteraceae wat tot 250 mm hoog word. Die liggroen, veeragtige blare is tot 60 mm lank, getand en twee maal ingesny in smal segmente. Die bloeiwyse word enkel en hoog bo die blare op 'n bloeisteel gedra. Die hangende hofie lig op sodra dit in blom kom.⁵ Die bloeiwyse is 25 - 35 mm in deursnee, met oranje lintblomme en swart buisblomme. Die omwindsel-skutblare is in 'n aantal rye gerangskik en die binneste skutblare is groter met deurskynende punte.³ Alhoewel *U. cakilefolia* wydverspreid deur Namakwaland voorkom, is dit veral bekend vir die kleurskouspel op oulande.

Die doel van die studie was om die invloed van verskillende omgewings-toestande op die fenologie van *U. cakilefolia* te bepaal, en om die hipotese dat temperatuur 'n belangrike rol in die tydsbepaling van fenologiese stadia van *U. cakilefolia* speel, te ondersoek.

METODES

Agene van *U. cakilefolia* is gedurende 1990 van plante op die Goegap Natuurreservaat (tussen lengtegraad 17°55' en 18°08' en breedtegraad 29°34' en 29°43') geoos. Die eksperiment is by die Universiteit van Pretoria onder die volgende toestande uitgevoer: a) in 'n temperatuur-gekontroleerde fitotron by temperature van 22 °C/16 °C (dag/nag) en heersende daglengtes en b) in die buitelug.

- a) In die fitotron het die "dag"-temperatuurtoestande gestrek van 8:00 tot 17:00 (9 ure), en "nag"-temperature vanaf 17:00 tot 8:00 (15 ure). Twee



FIGUUR 1: Die gemiddelde hoogte (mm) van *U. cakilefolia*-plante. a) April-plante onder gekontroleerde toestande gekweek, b) Junie-plante onder gekontroleerde toestande gekweek en c) plante in die buitelug gekweek.

saaltye, naamlik die vyfde April 1991 (April-plante) en die vierde Junie 1991 (Junie-plante) is gebruik. Agt-en-twintig dae na die saaidatum is die plante onderwerp aan een van die volgende vyf behandelings:

- kontrole: 22 °C/16 °C (9 ure/15 ure);
- kouebehandeling: 14 dae by 22 °C/3 °C (9 ure/15 ure);
- hittebehandeling: 14 dae by 25 °C vir 24 ure;
- koue-/hittebehandeling: kouebehandeling soos in (ii) uiteengesit en vier weke later 'n hittebehandeling soos in (iii) uiteengesit;
- hitte-/kouebehandeling: hittebehandeling soos in (iii) uiteengesit en vier weke later 'n kouebehandeling soos in (ii) uiteengesit.

Terwyl die plante nie 'n koue- of hittebehandeling onderraan het nie, is hulle in die kontrole kamer (22 °C/16 °C) by heersende daglengtes gehou.

- b) In die buitelugeksperiment is die sade op vier verskillende saaltye gesaaï, naamlik die vyfde April 1991 (April-plante), die tweede Mei 1991 (Mei-plante), die vierde Junie 1991 (Junie-plante) en die tweede Julie 1991 (Julie-plante).

Alle plante is daagliks met kraanwater natgegooi en een maal per week is Arnon & Hoagland se volledige voedingsoplossing toegedien.⁶ In die geval van die fitotroneksperiment is die kraanwater en voedingsoplossing teen die temperatuur van die betrokke behandeling gehou. Fenologiese data is weekliks ingesamel vanaf 28 dae na die saaidatum. Vanaf die inisiasie van bloeiwyses is alle plante twee maal per week fenologies ondersoek. Die getal dae vanaf saaityd totdat 'n spesifieke fenologiese stadium bereik is, is vir elke plant aangegeteken. Die fenologiese stadia wat onderskei is, is bloeiwyse-inisiasie, antese en piekblomtyd. Indien 60% van die plante van 'n behandeling 'n spesifieke stadium bereik het, is dié datum as die aanvang van die betrokke stadium vir daardie behandeling aangegeteken.

'n Eenrigtingvariansie-analise (ANOVA) is gebruik om vir statisties betekenisvolle verskille by $\alpha = 0,05$ te toets. Scheffé se toets van die Statgraphics 5,0 rekenaarprogram (1989, STSC, Inc., U.S.A.) is vir die statistiese analises gebruik. Verskille in planthoogte tussen behandelings is statisties geanaliseer teen 40, 80 en 120 dae na die saaidatum. 'n Multifaktorvariansie-analise is gebruik om vir statistiese verskille in die totale getal bloeiwyses wat by verskillende behandelings geproduseer is, te toets.

RESULTATE

Lengtegroei

a) Plante onder gekontroleerde toestande gekweek:

Die Junie-plante van al die temperatuurbehandelings het vinniger (korter sloerfasie) as die April-plante verleng (figuur 1a & b) en teen 'n ouderdom van 40 sowel as 80 dae, was die Junie-plante betekenisvol langer as die April-plante. Die April-plante het hul maksimum lengte (420 mm - 536 mm) teen 'n ouderdom van ongeveer 140 dae bereik, waarteenoor die maksimum lengte van die Junie-plante (406 mm - 527 mm), met die uitsondering van die kouebehandeling, reeds na ongeveer 80 dae bereik is (figuur 1a & b).

Aangesien die temperatuurbehandelings wat toegepas is by albei saaltye

dieselde was, kan die verskille tussen April- en Junie-plante moontlik aan verskille in daglengte tussen die saaltye toegeskryf word (figuur 2). In die geval van die April-plante het die daglengte vir die eerste 77 dae afgeneem, terwyl daglengte in die geval van Junie-plante na 18 dae begin toeneem het. Alhoewel die April-plante korterwordende daglengtes vir die eerste 11 weke ondervind het, het die plante tog vir die eerste 40 dae onder langer dae gegroeи as Junie-plante. Die verskil in planthoogte tussen die April- en Junie-plante word duideliker tussen 40 tot 80 dae na saaityd, wanneer die daglengtes wat deur die Junie-plante ondervind word, langer is as dié van April-plante. Die plante van albei saaltye wat aan 'n hittebehandeling onderwerp is, het die langste plante geproduseer (figuur 1a & b). Hierdie resultate dui daarop dat hoë temperature lengtegroei in *U. cakilefolia* bevorder, onafhanklik van die saaidatum. 'n Koue-/hitte- en 'n kouebehandeling het die groei van onderskeidelik April- en Junie-plante gerem.

b) Plante in die buitelug gekweek:

Die maksimum planthoogte van April-plante (484 mm) was betekenisvol hoër as dié van Junie-plante (326 mm). Julie-plante se maksimum planthoogte was 390 mm. Weereens was die sloerfasie korter hoe later die saaidatum, en plante van 'n later saaityd het vroeëer hul maksimum hoogte bereik (figuur 1c). Teen 'n ouderdom van 40 dae was Julie-plante betekenisvol langer as plante van vroeëer saaltye. Dit is teenstrydig met die bevinding van Van Rooyen *et al.*,⁴ wat gevind het dat *D. sinuata* DC., *U. calenduliflora* (DC.) N.E. Br. en *H. pendula* L. plante wat gedurende die middel van die winter ontkiem het, 'n duideliker sloerfasie gehad het as gevolg van die lae temperature gedurende Junie en Julie.

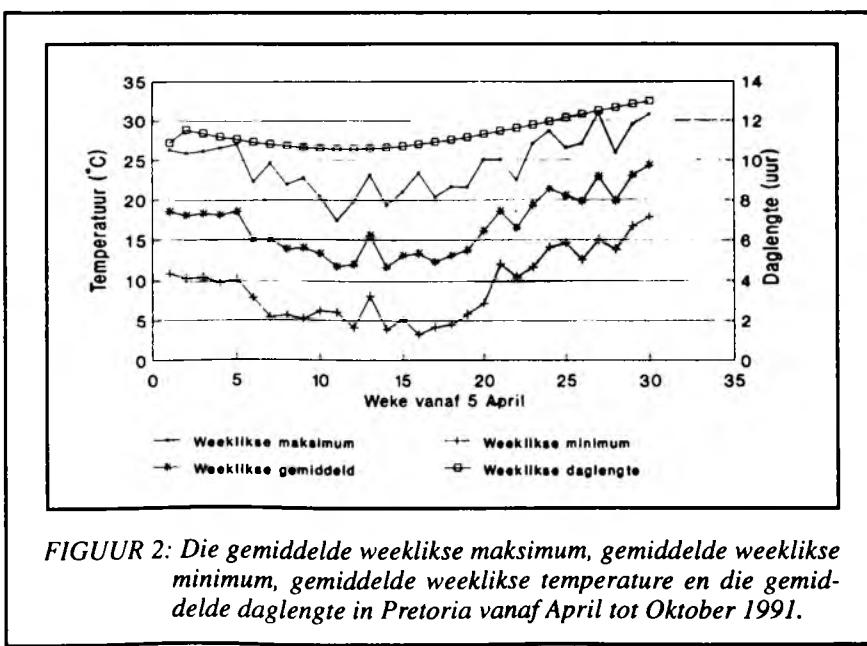
Op die ouderdom van 120 dae was daar geen betekenisvolle verskil in planthoogte tussen plante van die verskillende saaltye nie.

Getal blare op hoofas tydens inisiasie van bloeiwyses

a) Plante onder gekontroleerde toestande gekweek:

Gedurende die aanvanklike periode van stadige groei, word blare slegs op die hoofas geproduseer. Die apikale meristeem van die hoofas produseer ook die eerste bloeiwyseprimordium. Die getal blare wat op die hoofas geproduseer word, word dus bepaal deur faktore wat bloeiwyse-inisiasie kontroleer.⁴

April-plante wat onderwerp is aan 'n koue- sowel as koue-/hittebehandeling, het betekenisvol minder blare op die hoofas



gehad (tabel 1) as plante van die hitte-/kouebehandeling, terwyl plante van die koue-/hittebehandeling ook betekenisvol minder blare gehad het as plante van die hittebehandeling. Daar was geen betekenisvolle verskil in die getal blare op die hoofas in die geval van Junie-plante van verskillende behandelings nie (tabel 1).

b) Plante in die buitelug gekweek:

Die getal blare op die hoofas het betekenisvol afgeneem vanaf plante van die eerste saaityd na dié van latere saaitye (tabel 1). Hierdie algemene afname in die getal blare op die hoofas kan moontlik verklaar word deur die feit dat lae temperature vroeg in die groeiperiode (soos ondervind deur plante van latere saaitye), bloeiwyse-inisiasie bevorder.⁷ Plante wat blootgestel is aan lae temperature vroeg in hul groeiperiode sal daarom minder blare op die hoofas hê ten tye van die inisiasie van bloeiwyses.^{8,9,10} Plante van die latere saaitye was dus "fisiologies" (ontwikkelingsgewys) jonger op die stadium van bloeiwyse-inisiasie.¹⁰

Tydsduur van saaidatum tot inisiasie van bloeiwyses

a) Plante onder gekontroleerde toestande gekweek:

'n Kouebehandeling vroeg in die groeiseisoen het bloeiwyse-inisiasie by die April-plante versnel (tabel 1). Dit was egter nie

die geval by die Junie-plante nie. In die geval van Junie-plante van *U. cakilefolia* het die kontrole en hitte-/kouebehandeling eerste die stadium van bloeiwyse-inisiasie bereik. Daarom kan die hipoteese dat lae temperature die inisiasie van bloeiwyses in eenjarige plante versnel, nie die waargenome resultate volledig verklaar nie. Die plante se reaksie op temperatuur word klaarblyklik deur die heersende fotoperiode of die voorkoms van 'n endogene ritme verander. As gevolg van hierdie interaksies het bloeiwyse-inisiasie vroeër by Junie-plante as by April-plante voorgekom, ten spyte daarvan dat die temperatuurbehandelings dieselfde was. Dit kan moontlik beskou word as 'n aanpassing om lenteblomming by die spesie te verseker.

Mott & McComb⁸ sowel as Roberts & Menary¹¹ het waargeneem dat lae temperature tot 'n verkorting van die tyd tot blom-inisiasie lei in onderskeidelik die wintereenjarige *Helipterum craspedioides* en *Boronia megastigma*, 'n ondergroeistruik.

b) Plante in die buitelug gekweek:

Die merkbare afname in dae vanaf saaidatum tot bloeiwyse-inisiasie met latere saaityd (tabel 1), kan verklaar word deur die feit dat plante van latere saaitye, vroeër in hul lewensiklus aan lae temperature blootgestel word. Dit blyk dat al vyf spesies wat deur Steyn⁷ ondersoek is, koue nodig het om die stadium van bloeiwyse-inisiasie te bereik. Die afsnytemperatuur waar-

TABEL 1 Die getal blare op die hoofas met bloeiwyse-inisiasie (BI), die getal dae vanaf saaidatum tot BI, vanaf BI tot A (antese), vanaf BI tot piekblomtyd, sowel as die getal oop bloeiwyses tydens piekblomtyd en die totale getal bloeiwyses geproduseer

Behandeling	Getal blare op hoofas	Dae BI	Dae A	Dae Piek	Getal oop bloeiwyses	Totale getal bloeiwyses
April	Kontrole	18.6	69	88	136	4.7
	Koue	15.8	69	87	136	4.2
	Hitte	20.7	73	89	136	4.8
	Koue/hitte	14.7	62	77	132	5.5
	Hitte/koue	23.1	73	92	136	6.2
Junie	Kontrole	16.1	39	58	132	5.4
	Koue	17.4	50	68	125	5.7
	Hitte	16.1	58	72	118	3.4
	Koue/hitte	18.4	50	58	142	5.3
	Hitte/koue	17.9	39	68	125	7.6
Mei	April	17.0	62	87	136	21.9
	Mei	15.5	60	82	118	12.6
	Junie	11.3	59	72	128	7.5
	Julie	10.7	51	69	104	6

TABEL 2 Die getal koue-eenhede en voorspelde getal weke vanaf S (saaidatum) tot BI (bloeiwyse-inisiasie) asook die getal hitte-eenhede en voorspelde getal weke vanaf BI (bloeiwyse-inisiasie) tot A (antese) en P (piekblomtyd)

Behandeling	S - BI		BI - A		BI - P	
	Koue-eenhede	Weke	Hitte-eenhede	Weke	Hitte-eenhede	Weke
April	868	9	415.5	4	969.5	12.0
Mei	1009	9	444.8	5	804.0	12.0
Junie	1086	6	357.3	5	1262.1	12.0
Julie	866	6	319.6	4	1054.6	11.0
Gem.	957.3		384.3		1022.6	

onder koue-eenhede deur die plante geakkumuleer word, is spesiespesifiek en moet dus vir elke spesie afsonderlik bereken word. Die beste indeks om bloeiwyse-inisiasie by *U. cakilefolia* te bepaal, is die sommering van die getal ure wat die plante blootgestel is aan temperature laer as 17 °C.⁷

Alhoewel daar 'n afname in die dae tot bloeiwyse-inisiasie was met latere saaityd, is die gemiddelde aantal ure <17 °C oor daardie tydperk (koue-eenhede) vir die saaitye taamlik konstant (tabel 2). Dit beteken dat plante van latere saaitye koue-eenhede vinniger akkumuleer as plante van die vroeë saaitye en sal dus die verlengde aantal koue-eenhede binne 'n korter periode akkumuleer.

Tydsduur vanaf saaidatum tot antese, asook piekblomtyd

a) Plante onder gekontroleerde toestande gekweek:

Die aanvang van antese in April-plante het 69 - 88 dae na die saaidatum voorgekom, terwyl Junie-plante reeds 55 - 65 dae na die saaidatum antese bereik het (figuur 3a - d).

Ondanks die verskillende temperatuurbehandelings, het April-plante bykans almal gelykydig die stadium van piekblomtyd bereik (132 - 136 dae na die saaidatum). Junie-plante met die uitsondering van die koue-/hittebehandeling, het piekblomtyd vroeër as April-plante bereik (tabel 1). Die Junie-plante, wat aan 'n hittebehandeling onderwerp is, het piekblomtyd na 118 dae bereik, terwyl plante van die koue-/hittebehandeling eers na 142 dae dié stadium bereik het. Plante van die koue-/hittebehandeling het egter 'n vroeë (75 dae) lae piek bereik (figuur 3c). Die grootste getal oop bloeiwyse tydens piekblomtyd vir albei saaitye is by plante van die hitte-/kouebehandeling aangetref (tabel 1 & figuur 3a - d).

Oor die algemeen blyk dit dat plante wat in Junie gevwestig is, 'n langer en meer aanskoulike blomperiode as April-plante gehad het (figuur 3a - d).

Die totale getal bloeiwyse wat geproduseer is (knoppe, oop bloeiwyse & saadhofies) is nie betekenisvol deur saaityd of temperatuurbehandelings beïnvloed nie (tabel 1).

b) Plante in die buitelug gekweek:

Die tydperk vanaf die saaidatum tot die aanvang van antese het verkort hoe later die sade gesaaai is (tabel 1 & figuur 3e). Hierdie bevinding stem ooreen met dié van Baskin & Baskin,¹² Guttermann¹³ en Van Rooyen *et al.*⁴ Van Rooyen *et al.*⁴ het verder gevind dat die tydperk tot antese van verskeie Namakwalandse efemeerspesies verkort word deur hoë temperature sodra bloeiwyse geïnisieer is. Dié bevinding word ondersteun deur die feit dat *U. cakilefolia*-plante, 384.28 hitte-eenhede nodig het om oor te gaan tot antese nadat bloeiwyse geïnisieer is (tabel 2).⁷

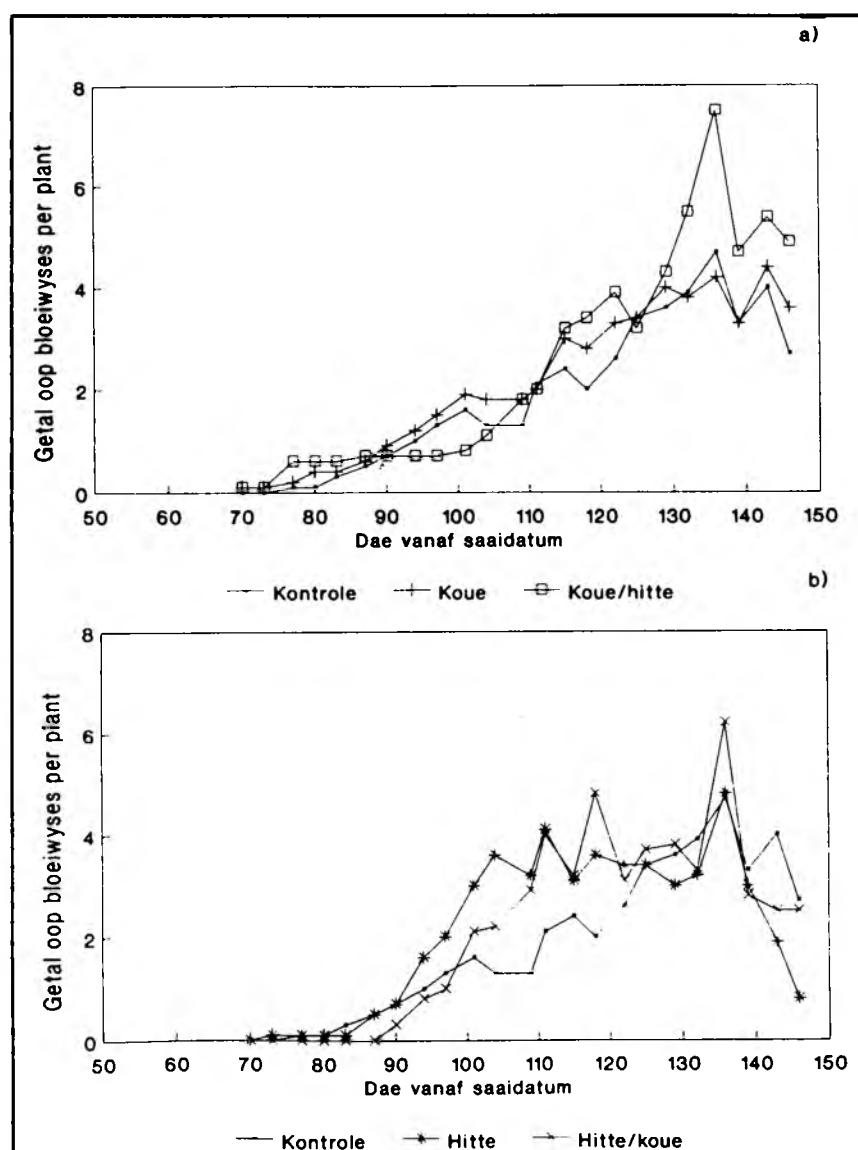
Daar is geen korrelasie tussen opeenvolgende saaitye en die duur van die blomperiode gevind nie; Mei-plante het die langste blomperiode gehad (figuur 3e). Saaityd het egter 'n duidelike invloed op die tydsbepaling van piekblomtyd gehad en daar was 'n afname in dae tot piekblomtyd in plante van latere saaitye. Alhoewel April-

plante langer geneem het om piekblomtyd te bereik, het die plante meer oop bloeiwyse tydens piekblomtyd gehad as plante van enige ander saaityd (tabel 1). Die groot getal oop bloeiwyse tydens piekblomtyd van April-plante kan toegeskryf word aan die relatiewe lang groeitydperk waarin bronre geakkumuleer kon word wat later vir voortplanting benut kon word. Die relatief laat piek kan moontlik die gevolg wees van die vertraging in bloeiwyse-inisiasie as gevolg van die tekort aan lae temperature vroeg in die plante se lewensiklus.¹⁴

Hiereenoor is die laagste piek (minste oop bloeiwyse gedurende piekblomtyd) geassosieer met plante met 'n kort groeiseisoen byvoorbeeld Junie- en Julie-plante (tabel 1). Plante van die Julie-saaityd het ook die minste bloeiwyse geproduseer gedurende die groeiseisoen. Volgens Van Rooyen *et al.*⁴ word die effek van 'n kort groeiseisoen verminder deur die vermoë van die spesies om 'n groter persentasie van al sy bronre aan voortplanting toe te wys. Alhoewel die reproduktiewe uitset hoër is by vroeë saaitye is die teenoorgestelde waar vir reproduktiewe toewysing.

Vanaf die inisiasie van bloeiwyse het *U. cakilefolia*-plante in die Springbok-omgewing ongeveer 4 - 5 weke nodig om genoeg hitte-eenhede te akkumuleer om die fenologiese stadium van antese te bereik, terwyl 11 - 12 weke nodig is vir piekblomtyd (tabel 2).

Uit die resultate van Steyn⁷ blyk dit dat die vyf efemeerspesies wat ondersoek is hitte-eenhede nodig het na die inisiasie van bloeiwyse, sodat die bloeiwyse kan ontwikkel en oorgaan tot



antese.

Die tydsduur tussen bloeiwyse-inisiasie en piekblomtyd by *U. cakilefolia* is die langste van die vyf spesies wat deur Steyn ondersoek is,⁷ aangesien dié plante 'n relatief groot hoeveelheid hitte-eenhede (1022.55 hitte-eenhede) tussen die betrokke fenologiese stadia nodig het.

Vir die voorspelling van antese en piekblomtyd is 'n kombinasie van koue- en hitte-eenhede (termiese eenhede) vanaf saaityd dus nodig.

Gevolgtrekking

Dit is belangrik om in gedagte te hou dat resultate by die Universiteit van Pretoria verkry, nie direk toegepas kan word op toestande in Springbok nie. Die reaksie van plante onder gekontroleerde toestande word gedeeltelik deur hul omgewingsgeskiedenis beïnvloed, dit wil sê deur die kondisionering wat hulle ontvang het.^{15,16} Verder is resultate verkry van plante wat onder optimale toestande gekweek is, terwyl plante in die veld aan waterspanning, wind en fluktuerende temperature onderwerp word.

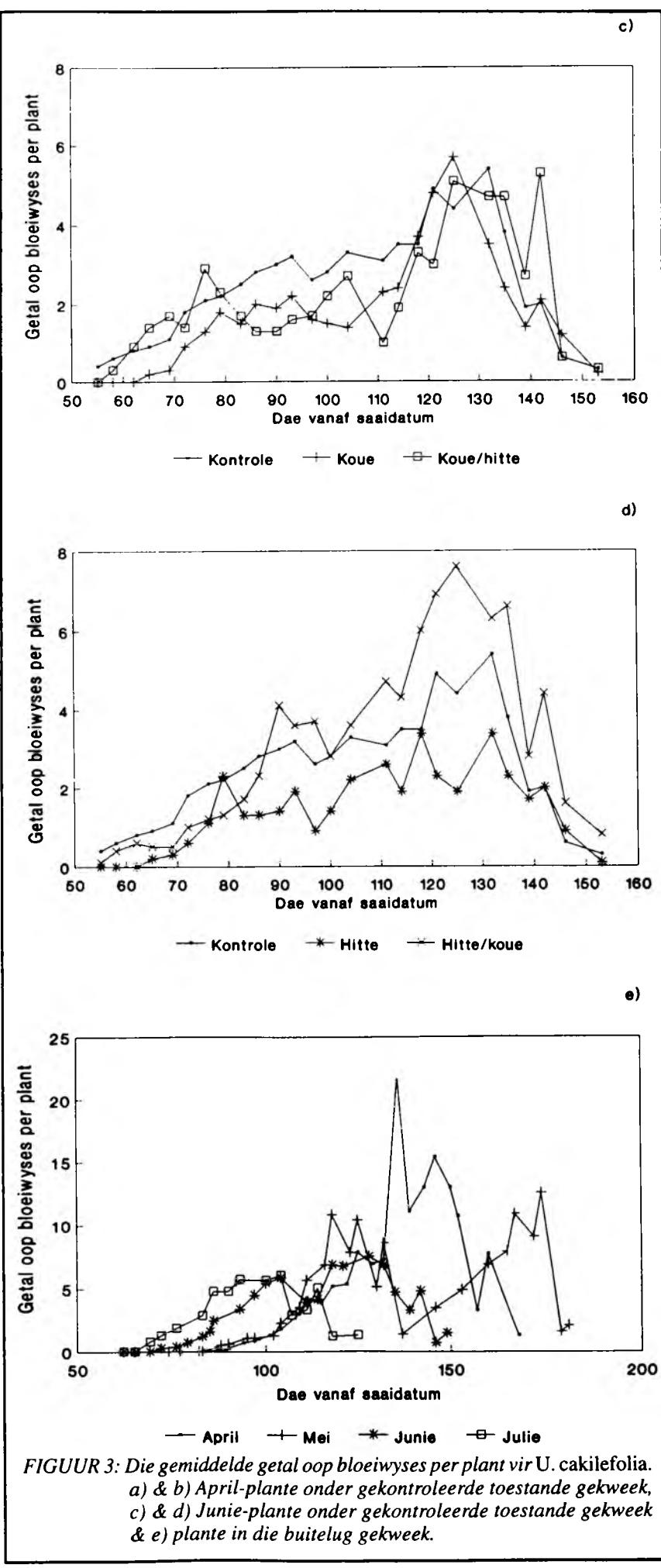
Uit die resultate blyk dit dat temperatuur 'n belangrike faktor in die tydsbepaling van fenologiese stadia is, maar die invloed van temperatuur kan skynbaar later in die seisoen opgehef word deur fotoperiode of 'n endogene ritme om lenteblomming te verseker.

Oor die algemeen lyk dit asof vroeë reënlei tot die vestiging van plante wat aanvanklik stadig verleng en 'n relatief lang tydperk neem om die fenologiese stadium van bloeiwyse-inisiasie, antese en piekblomtyd te bereik. As gevolg van hierdie lang vegetatiewe groefase is plante van die vroeë saaijye sterker en meer vertak en onder natuurlike toestande produseer hierdie plante meer oop blomme tydens piekblomtyd en dus 'n aanskoulike blomvertoning as plante wat later in die seisoen gevestig het.

Summary

While plant phenological stages such as germination, leaf development, flowering time, fruiting time, seed dispersal, senescence and leaf-fall are determined genetically, the onset of a phase is often controlled by some environmental factor.

Namaqualand, in the north-western Cape, owes its fame mainly to the flowering display of ephemerals in the spring following a good winter rainy season. Flowering time in Namaqualand generally ranges from August through September, depending on the timing of the first substantial rains. As a result of the unpredictability of



FIGUUR 3: Die gemiddelde aantal oop bloeiwyse per plant vir *U. cakilefolia*.
 a) & b) April-plante onder gekontroleerde toestande gekweek,
 c) & d) Junie-plante onder gekontroleerde toestande gekweek
 & e) plante in die buitelug gekweek.

the rainfall in this region, germination of seeds can occur over a long period of time and this in turn determines the length of the growing period. The reaction of the ephemerals to this unpredictability is manifested in plastic responses in life span, size and biomass allocation.

The aim of this study was to investigate the effect of different environmental conditions on the phenology of *Ursinia cakilefolia* DC., a Namaqualand ephemeral species, to test the hypothesis that temperature plays an important role in the timing of phenological stages.

Seeds were sown on different dates and plants were subjected to various temperature treatments. Phenological data were recorded weekly from 28 days after sowing. The following phenological stages were distinguished: inflorescence initiation, anthesis and peak flowering. The date on which the stage was reached, was noted for each plant and the number of days from sowing until a specific phenological stage was reached, was calculated.

Different sowing dates had distinct effects on the phenology of *U. cakilefolia*. Plants derived from seeds sown early in the season, were the tallest and produced more open inflorescences during peak flowering than those of later sowing dates. Later sowing resulted in early rapid stem elongation and the initiation of inflorescences in developmentally younger plants (fewer leaves on the main stem) and anthesis at a younger age.

From the results it seems that temperature plays an important role in the timing of phenological stages. However, the hypothesis that low temperatures promote the initiation of inflorescences in *U. cakilefolia* cannot fully explain the observed results. The plant's response to temperature is apparently modified by the prevailing photoperiod or an endogenous rhythm. As a result of these interactions inflorescence initiation occurred sooner in June plants than in April plants, which can possibly be regarded as an adaptation to ensure spring flowering in these species. Generally it seems as if plants require cold temperatures from sowing until the initiation of flower bud, after which the plants need heat for anthesis and further development.

It is therefore concluded that early rain (autumn) will result in the establishment of plants which will take a relatively long period to reach anthesis and peak flowering, but at their peak these plants will be taller and produce more open inflorescences and consequently a more spectacular show than plants that establish later in the season.

BEDANKINGS

Mnr. R. de Villiers word bedank vir hulp tydens die studie.

LITERATUURVERWYSINGS

1. Lieth, H. (1974). In *Phenology and seasonality modeling*, Lieth, H. ed. (Springer-Verlag, New York) pp. 3 - 22.
2. Daubenmire, R.F. (1974). *Plants and environment* (John Wiley & Sons, New York).
3. Le Roux, A. & Schelpe, E.A.C.L.E. (1988). *Namakwaland. Veldblomgids van Suid-Afrika 1. Hersiene uitgawe*. (Botaniese Vereniging van Suid-Afrika, Kaapstad).
4. Van Rooyen, M.W., Grobbelaar, N., Theron, G.K. & Van Rooyen, N. (1992). The ephemerals of Namaqualand: effect of germination date on development of three species, *Journal of Arid Environments*, 22, 51 - 66.
5. Eliovson, S. (1972). *Namaqualand in flower* (Macmillan, Johannesburg).
6. Hewitt, E.J. (1952). *Sand and water culture methods used in the study of plant nutrition* (Farnham Royal Bucks, Commonwealth Agricultural Bureau).
7. Steyn, H.M. (1993). *Namaqualand ephemerals: phenology and thermal units*. M.Sc. dissertation (University of Pretoria, Pretoria).
8. Mott, J.J. & McComb, A.J. (1975). The role of photoperiod and temperature control in the phenology of three annual species from an arid region of Western Australia, *Journal of Ecology*, 63, 633 - 641.
9. Elphinstone, E.D. & Rees, A.R. (1990). Temperature and development in *Iris x hollandica* during pre-planting storage. II. Floral initiation, *Journal of Horticultural Science*, 62, 185 - 192.
10. Krekule, J. & Hajkova, L. (1972). The developmental pattern in a group of therophytes. II. Vernalization and photoperiodic induction, *Flora*, 161, 121 - 128.
11. Roberts, N.J. & Menary, R.C. (1989). Environmental interaction between daylength, night temperature, and photon flux density on growth and flowering in *Boronia megastigma* Nees, *Journal of Horticultural Science*, 64, 597 - 604.
12. Baskin, J.M. & Baskin, C.C. (1974). Effect of vernalization on flowering of the winter annual *Alyssum alyssoides*, *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 101, 210 - 213.
13. Guterman, Y. (1988). Day-neutral flowering in some desert *Blepharis spp.*, *Journal of Arid Environments*, 14, 157 - 167.
14. Steyn, H.M., Van Rooyen, N., Van Rooyen, M.W. & Theron, G.K. (1996). The prediction of phenological stages in four Namaqualand ephemeral species using thermal unit indices, *Israel Journal of Plant Science* (In press).
15. Levitt, L. (1956). *The hardiness of plants*, (Academic Press, New York).
16. Lang, A. (1963). In *Environmental control of plant growth*, Evans, L.T. ed. (New York) pp. 405 - 419.