

FURSTENBURG, DEON

DIE INVLOED VAN TANNIENE IN PLANTE
OP DIE VOEDINGSEKOLOGIE VAN KAMEEL-
PERDE (GIRAFFA CAMELOPARDALIS)

MSc

UP

1991

**DIE INVLOED VAN TANNIENE IN
PLANTE OP DIE VOEDINGSEKOLOGIE
VAN KAMEELPERDE (*Giraffa
camelopardalis*)**

deur

DEON FURSTENBURG

1991

DIE INVLOED VAN TANNIENE IN PLANTE OP DIE VOEDINGSEKOLOGIE

VAN KAMEELPERDE (*Giraffa camelopardalis*)

deur

DEON FURSTENBURG

Voorgelê ter vervulling van die vereistes
vir die graad

MAGISTER SCIENTIAE (Natuurlewebestuur)

in die Fakulteit LANDBOUWETENSKAPPE

Sentrum vir Natuurlewenavorsing

Universiteit van Pretoria

Pretoria

1991

Opgedra aan my eggenote

HESTER FURSTENBURG



Gekondenseerde tannienkristalle geëkstraheer vanuit
die blare van *Acacia nigrescens*-bome.



'n Volwasse jong kameelperdbul in *Acacia nigrescens* -
Sclerocarya birrea - savanne wat begin bot nadat dit
gebrand het.

**DIE INVLOED VAN TANNIENE IN PLANTE OP DIE VOEDINGSEKOLOGIE
VAN KAMEELPERDE (*Giraffa camelopardalis*)**

deur

Deon Furstenburg

Leier: Prof. W. van Hoven

Sentrum vir Natuurlewenavorsing
Universiteit van Pretoria
Pretoria

Magister Scientiae (Natuurlewebestuur)

SAMEVATTING

Die projek het ontstaan na aanleiding van koedoevrektes op verskeie plase in die Transvaalse bosveld. Die slotsom gevind, is dat plante hulself deur middel van chemiese verdedigings-agense, naamlik flavonoïede, teen oormatige blaarvreterbeweiding beskerm, en dat plante mekaar kan waarsku as hulle benut word.

Flavonoïede is byprodukte van fotosintese. Meer as 3 000 flavonoïedverbindinge is reeds bekend. Die belangrikste hiervan is gekondenseerde en hidroliseerbare tannien, in besonder stereochemiese tipes met 'n molekulêremassa van tussen 300 en 700. Tannien het 'n hoë affiniteit vir proteïene en presipiteer dit tot 'n onbruikbare vorm vir die dierlike liggaam. Die herkouer kan nie die presipitate verteer nie. Ongepresipiteerde tannienmolekule inhibeer ook ensimatiese-aktiwiteit in die spysverteringskanaal.

Presipitasie van mukoproteïene op die spysverteringskanaal-epiteel

verlaag die absorpsie van verteerde voedselprodukte na die bloedstroom. Tannien-proteïenpresipitasie verleen onaangename smaakgebaarwording (adstringering) in die herkouer se mond.

Tannientipes in plante is spesiesesifiek. Dertig tot veertig steriochemiese tannientipes kan binne dieselfde plant voorkom. Elke plantspesie het 'n eie tannieninhoud-waardespektrum waarbinne tannienkonsentrasie varieer. Hiervolgens kan plantspesies verdeel word in spesies met lae tannienkonsentrasie-drumpelwaardes (TKDW) (> 0 tot 4% droëmassa gekondenseerde tannien [DGT]), spesies met hoë TKDW (4 tot 15% DGT) en spesies met uiters hoë TKDW ($> 15\%$ DGT). Binne die kroonvolume van *Acacia nigrescens*-bome is nege tannienkonsentrasie-waardevlakke gevind. Die vlakke hou verband met verskillende mates van gesoneerde blaarbenutting deur herbivore op die plant. Tannieninhoud varieer namate lugtemperatuur verander en 'n sikliese 24 uur-ossillasiekurve is vir die plante gevind. Aktiewe meristematie se weefsel van jong blare en bot het beduidend hoër tannienkonsentrasies as volwasse ou blaarweefsel.

Bome en struike reageer op fisiese versteuring as gevolg van blaarbenutting. *Acacia nigrescens*-bome het binne 2 min na aanvang van versteuring (onmiddellike respons) 'n 70% -toename in tannienkonsentrasie getoon. 'n Tweede reaksie kom voor na 30 tot 100 min. (vertraagde respons) met 'n tannienkonsentrasietoename van 120% . Na 60 uur herstel die boom weer tot ekwilibrium met die normale 24 uur-ossillasiekurve.

'n Swak korrelasie ($r = 0,332$; $p < 0,001$) is verkry tussen frekwensievoorkoms van voedselplante in die habitat en voedselvoorkeur van kameelperde. 'n Goeie korrelasie ($r = 0,730$; $p < 0,001$) is verkry tussen voedselvoorkeur en tannienkonsentrasie van die voedsel. Kameelperde het geselekteer vir lae tannien-

konsentrasie in hul dieet, deurdat 83 % van alle benuttings op plantspesies met lae tannienkonsentrasie was, minder as 10 % van blaar-droëmassa.

Waar benutte bome windaf geleë was ten opsigte van vorige benutte bome, was 63 % van die windafbenuttings van merkbaar korter duur as die vorige windopbenutting. In 74 % van alle benuttingsgevalle het kameelperde in 'n rigting windop of dwars met die wind benut tydens 'n benuttingsreeks. Dit is bevind dat vorige windopbenuttings 'n opeenvolgende windafbenutting beïnvloed ten opsigte van hoër tannienproduksie. Etileen wat uit beskadigde blaarweefsel vrygestel word, word deur middel van lugstroming versprei en dien as kommunikasiemedium tussen bome. Wanneer dit in kontak kom met onbeskadigde bome lei dit tot hoër tannienbiosintese-aktiwiteit. Kameelperde het dié effek probeer vermy.

**THE INFLUENCE OF PLANT TANNIN ON THE FEEDING ECOLOGY
OF GIRAFFE (*Giraffa camelopardalis*)**

by

Deon Furstenburg

Supervisor: Prof. W. van Hoven

Centre for Wildlife Research
University of Pretoria
Pretoria

Magister Scientiae (Wildlife Management)

ABSTRACT

The project originated due to kudu mortalities on several Western Transvaal Bushveld farms. Conclusively was found that plants defend themselves against excessive browsing by means of chemical substances such as flavonoids and that neighbouring plants alarm each other upon utilization.

Flavonoids are byproducts of photosynthesis. More than 3 000 flavonoid compounds have already been described of which condensed and hydrolyzable tannin is of most importance, in particular those stereochemical types with a molecular mass between 300 and 700. Tannin precipitates protein readily to the disadvantage of herbivores. The precipitate is undigestable to ruminants. Unprecipitated tannin inhibits enzyme activity within the digestive tract. Precipitation of muco-protein on the epithelium of the digestive tract decreases absorption of digestive products across the membrane. Tannin protein preci-

pitiation result an unpalatable taste (astringent) to the browser.

Diversity of tannin composition within plants is species specific. Thirty to forty stereochemical tannins may occur within the same plant. For each plant species a specific spectrum of tannin concentration values exists. Plant species can thus be divided into three categories according to dry mass tannin concentration threshold value (TCTV): species containing low TCTV (> 0 to 4 %), species containing high TCTV (> 4 to 15 %) and species containing extremely high TCTV (> 15 %). Within the canopy cover of *Acacia nigrescens* trees nine tannin concentration levels were distinguished. The levels resemble different degrees of zonized ruminant browsing. Tannin concentration differs with temperature variation and therefore follows a 24 hour cyclic oscillation curve. Active merystematic tissue of young leaflets and sprout contain higher tannin concentrations than old mature leaves.

Trees and shrubs respond to physical disturbance due to browsing. Tannin concentration of *Acacia nigrescens* increased by 70 % within two minutes after commencement of browsing (immediate response). A second reaction (belated response) followed within 30 to 100 min. after commencement (an increase of 120 %). Normal equilibrium, corresponding to the 24 hour oscillation curve, was retrieved after 60 hours.

The availability frequency of dietary plants within the habitat correlated poorly ($r = 0,332$; $p < 0,001$) with the feeding preference of giraffes. Feeding preference correlated acceptably ($r = 0,730$; $p < 0,001$) to tannin content of the diet. Giraffes positively selected low tannin content diets. Eighty three percent of the observed giraffe utilizations were of plant species containing low tannin concentration threshold values

(less than 10 % TCTV).

For 63 % of all utilizations on trees situated down wind from previously utilized trees, feeding duration was significantly shorter for the former trees than for the latter. Seventy four percent of all giraffe feeding movements were either upwind or across wind during a sequence of utilizations. Down wind utilizations were affected by previous upwind utilizations regarding increased tannin production within the tree leaves. It seems that ethylene which is dispersed by wind from disturbed/utilized leaf tissue, activate undisturbed tissue to increase its tannin biosynthesis activity. Giraffes sensed tannin increase by taste and tried to avoid it.

B E D A N K I N G S

Ek wens my dank en waardering teenoor die volgende persone en instansies uit te spreek vir die meehelp in die suksesvolle voltooiing van hierdie studieprojek:

Prof. W. van Hoven wat bereid was om as leier op te tree en dit vir my moontlik gemaak het om hierdie projek te kon onderneem, en vir sy positiewe leiding, aansporing en hooggewaardeerde hulp en advies.

Die *Sentrum vir Natuurlewenavorsing, Universiteit van Pretoria*, vir aanvaarding van die projek, beskikbaarstelling van nodige apparate & chemikalieë, 'n mobiele veldlaboratorium, 'n 4 X 4-voertuig vir die eerste drie maande van die projek en ander hulpmiddele.

Nasionale Parkeraad vir goedkeuring om die projek binne die *Nasionale Krugerwildtuin* te kon uitvoer, finansiële steun deur 'n studiebeurs en brandstof-toelaag vir 'n tydperk van twee jaar, gebruik van laboratoriumfasiliteite op Skukuza, gebruik van die navorsingsrekenaar op Skukuza onder leiding van Mnr. P. Retief, huisvesting en vier kameelperdkarkasse vir eksperimentele proewe.

Alle *Parkeraadpersoneel* wat op een of ander wyse bygedra het dat die projek voltooi kon word, in besonder:

Dr. S. C. J. Joubert (huidige parkhoof van die Krugerwildtuin) wat as Parkeraadkoördineerder opgetree het,

Mnr. J. J. Botha (veldwagter van die Satara-afdeling tydens die studie) vir sy samewerking en hulp tydens die uitvoer van sekere aspekte van die projek en

Mnr. & mev. F. W. C. Botha (kampbestuurder van Satara-ruskamp tydens die studie) vir hulle besondere hulp en bystand t.o.v. my en my eggenote se verblyf in Satara-ruskamp asook t.o.v. die uitvoer van die projek.

Prof. C. Smit, Departement van Statistiek, Universiteit van Pretoria, vir die statistiese verwerking van die data.

Dr. M. van der Linde, Buro vir Rekenaardienste, Universiteit van Pretoria, vir die vaslegging en transformering van die data en die uitvoer van statistiese berekeninge.

Mev. Karien Pienaar, Instituut vir Vakterminologie, S. A. Akademie vir Wetenskap en Kuns, vir die taalkundige versorging en verwerking van die manuskrip.

Mnr. & mev. W. J. Furstenburg (ouers) vir finansiële hulp t.o.v. die aanskaffing van 'n 4 X 4-veldvoertuig sodat die projek sonder onderbreking end-uit deurgevoer kon word en vir hul besondere morele ondersteuning en bystand.

Mnr. & mev. F. R. Maré (skoonouers) vir hul gewaardeerde bystand en steun.

Mnr. C. J. Neethling vir sy hulp ten opsigte van rekenaarfasiel- teite en -onderrig.

My eggenote, *Hester*, vir haar innig gewaardeerde aanmoediging en bystand en bowenal haar opoffering en eindelose verdraagsaamheid gedurende moeilike tye, ook vir die tik en proeflees van groot gedeeltes van die manuskrip.

❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ---ooOoo--- ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖

INHOUDSOPGAWE

I N H O U D S O P G A W E

	Bladsy
SAMEVATTING	i
ABSTRACT	iv
BEDANKINGS	vii
INHOUDSOPGAWE	ix
LYS VAN TABELLE	xii
LYS VAN FIGURE	xvi
1 INLEIDING	1
1.1 Hipotese en agtergrond	1
Historiese agtergrond tot die ontwikkeling van die projek	1
Hipotese	2
1.2 Die molekulêre-struktuurkonfigurasies van fenole	4
1.3 Voorkoms en funksie van flavonoïede (tannien) in plantweefsel	16
1.4 Flavonoïedbiosintese	23
1.5 Etileensintese	31
1.6 Tannienpresipitasie met proteïen (adstringering)	36
1.7 Die moontlike werking en interaksies van tannien op die herkouer	43
2 STUDIEGEBIED	61
2.1 Ligging	61
2.2 Klimaat	64
2.3 Geologie	71
2.4 Plantegroei	78
1. <i>Sclerocarya birrea</i> - <i>Acacia nigrescens</i> - savanne	78

2. Dwerg <i>Acacia nigrescens</i> - savanne	81
3. Bungu-hardeveld	82
4. <i>Combretum</i> - <i>Acacia</i> - hardeveld	82
5. Doringveld op gabbro-intrusies	83
6. <i>Combretum</i> - <i>Colophospermum mopane</i> - hardeveld	83
7. <i>Combretum</i> - <i>Colophospermum mopane</i> - bosveld van die Timbavatigebied	83
8. Gemengde <i>Combretum</i> - <i>Terminalia</i> - bosveld	84
9. <i>Acacia welwitschii</i> - ruigtes op Karoo-sedimente	85
10. Kumana-sandveld	86
11. Lebomboberge-suid	86
12. Pumbe-sandveld	87
3 ALGEMENE ETOLOGIE VAN KAMEELPERDE	88
Habitat	88
Voeding	91
Sosiale gedrag en tuisgebied	96
Bevolkingsaanwas	98
4 KAMEELPERDVREETSTRATEGIE	102
4.1 Metodiek	102
Waarneming en datanotering	102
Varieerbare-kwadrantpersele	121
4.2 Resultate	124
4.2.1 Voedselvoorkeur en benuttingskapasiteit	125
Voedselvoorkeur en benuttingskapasiteit	125
Algemene visuele waarnemings aangaande seisoenale gedrag van die kameelperde	137
4.2.2 Tydsduur en frekwensie van benutting	140
Enkelvoudige (eenmalige) benuttings windop	140
Meervoudige benuttings	153
Enkelvoudige (eenmalige) en meermalige benuttings windaf	172
4.2.3 Kameelperdbeweging tussen benuttings	184
4.3 Opsomming	187
5 TANNIENANALISE VAN KAMEELPERDDIEET	190
5.1 Metodiek	190

Versameling van monsters	190
Catechin-standaardkurwe en Vanillin-HCl-reagenstoets	192
Suiwer geëkstraheerde planttannien-standaardkurwe	202
5.2 Resultate	212
5.2.1 Tannienwaardes van kameelperdvoedselplante	214
5.2.2 <i>Acacia nigrescens</i> -tannienwaardes relatief tot boomvolume en klimaatfaktore	227
5.2.3 Die invloed van fenologie en monsterberging op tannienwaardes	240
5.2.4 Effek van kameelperdbenutting op tannienwaardes van <i>Acacia nigrescens</i> -blare	244
5.3 Opsomming	253
6 BESPREKING EN GEVOLGTREKING	257
6.1 Bespreking	257
6.2 Gevolgtrekking	273
7 LITERATUUR GERAADPLEEG	277
8 BYLAAG	289
1 Voorbeelde van flavonoïede	289
2 Fotosintese-prosesse betrokke by flavonoïedbiosintese	294
3 Datavel gebruik vir kameelperdvreetstrategie-waarneming	309
4 Gemiddelde tydsduurwaardes van kameelperdbenuttings soos waargeneem oor 'n jaarperiode (Mrt. 1985 tot Feb. 1986), in die Suid-sentrale distrik van die Nasionale Krugerwildtuin	310
5 Frekwensievoorkoms van die onderskeie kameelperdbenuttingstye soos gevind vir die onderskeie boom/struik-spesies	313
6 Hidroliseerbare tannienanalise en Quebracho-standaardkurwe	319
7 Literatuurstatistiek aangaande tannienanaliserings-tegnieke	323

❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ---ooOoo--- ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖

L Y S V A N T A B E L L E

1	Vermoë van hidroliseerbare en gekondenseerde tannien om proteïen te presipiteer.	39
2	Relatiewe adstringeringswaardes vir proanthocyanidiene verkry met skaapserum-albumien.	40
3	Totale maandelikse reënval te Satara-weerstasie vir die tydperk Apr. 1983 tot en met Mrt. 1987. Gemiddelde reënval vir elke betrokke seisoen word ook getoon.	69
4	Voorkoms van kameelperde in die onderskeie habitatte van Oostelik-Tsavo Nasionale Park; volgens seisoenverandering. Aantal kameelperde per km ² .	90
5	Verdeling van tyd (in persentasie) wat kameelperde aan verskillende gedragsaktiwiteite binne 3 uur-dag-siklusse spandeer.	97
6	Kameelperd-kalfpersentasies soos verkry vanaf lug-sensusse in die Krugerwildtuin.	101
7	Korrigeringsstabel vir die plasing van benutte boom B ten opsigte van benutte boom A, vir bome wat agtereenvolgens deur een of meer kameelperde benut is. Verplasingshoek is 10°.	115
8	Dies. as 7. Verplasingshoek is 20°.	116
9	Dies. as 7. Verplasingshoek is 30°.	117
10	Dies. as 7. Verplasingshoek is 40°.	118
11	Dies. as 7. Verplasingshoek is 45°.	119
12	Mate van korrelasie gevind deur verskeie outeurs tussen voedselvoorkeur van kameelperde en voedingswaarde van die betrokke dieet, en frekwensievoorkoms van die voedselplante in die betrokke kameelperdhabitat.	130
13	Voorkeurrangorde van kameelperde, in die suid-sentrale distrik van die Krugerwildtuin, ten opsigte van boom- en struikspesies in hul dieet, gegrond op die frekwensievoorkoms van die spesies in die veld en die benuttingsfrekwensie van die onderskeie spesies deur die kameelperde.	132

- 14 Relatiewe belangrikheidswaarde van verskillende plantspesies vir kameelperde, op grond van frekwensie benut en totale tydsduur van benutting deur kameelperde in die suid-sentrale distrik van die Krugerwildtuin. Gemiddelde droëmassa gekondenseerde tannienkonsentrasie (% DGTK) van die betrokke plantspesies word ook aangedui. 133
- 15 Verspreiding van maandelikse kameelperdbenuttings waargeneem in die suid-sentrale distrik van die Krugerwildtuin, volgens plantspesiediversiteit (1985/1986). 136
- 16 Voorkeurrangorde van verskillende grootteklasse *Acacia nigrescens*-bome deur kameelperde in die suid-sentrale distrik van die Krugerwildtuin; bepaal volgens die frekwensie benut deur verskillende groottes kameelperde. 137
- 17 Gemiddelde tydsduur van kameelperdbenutting op verskeie boom- en struikspesies in die suid-sentrale distrik van die Nasionale Krugerwildtuin. Slegs eenmalige windopbenuttings (kode 1 GG) het betrekking. 141
- 18 Gemiddelde tydsduur van eenmalige (1) en meervoudige (2) kameelperdbenuttings van *Acacia nigrescens*-bome wat windop (GG) en windaf (XX) van vorige benutte bome geleë was. 155
- 19 Statistiese analise om die betekenisvolheid aangaande die verskil in tydsduur van benutting deur 'n kameelperd te toon, tussen 'n boom wat opeenvolgend (tweede) in 'n spesifieke benuttingsreeks benut is, en die boom wat voorafgaande (eerste) benut is: waar die tweede boom windaf ten opsigte van die eerste boom geleë was. 181
- 20 Frekwensie van beweging van kameelperde in verskeie rigtings vanaf een benutte boom na 'n volgende benutte boom ten opsigte van die heersende windrigting, soos waargeneem oor 'n tydperk van een jaar. 185
- 21 Die gradiëntreeks oplossings wat berei is vir die opstel van 'n catechin-standaardkurwe vir tannieninhoudbepaling met die Vanillin-HCl-reagenstoets. 193
- 22 Die spektrum van golflengtes waarby maksimale absorpsiewaardes vir verskeie flavonoïede verkry word. 194

23	Effek van temperatuur op vanillin-flavanolkompleksing tydens die Vanillin-HCl-reagenstoets; tydsverloop totdat maksimum absorpsie verkry is.	199
24	Effek van lig op die stabiliteit van vanillin-flavanolprodukte tydens die Vanillin-HCl-reagenstoets.	199
25	Die hoeveelheid tannienkristalle (mg) wat deur middel van 'n Sephadex LH-20-gelkolom (1,8 x 25,0 cm) in metanol vanuit 10 g droë plantweefsel geëkstraheer is.	207
26	Lys van fenoliese analise-reagense en hul reaksiekomponente.	209
27	Vergelykende absorpsiewaardes verkry vir 'n aantal fenole met die onderskeie reagenstoetse.	211
28	Spektrum en gemiddelde tannienkonsentrasie-drumpelwaardes vir volwasse ou-blare van verskillende houtagtige plantspesies.	219
29	Verandering in droëmassa gekondenseerde tannienkonsentrasiewaardes (% DGT) van homogene blaarmonsters van 'n <i>Acacia nigrescens</i> -boom oor 'n periode van ses dae; met inagneming van heersende lugtemperatuur (T °C) en relatiewe lughumiditeit (H %).	236
30	Vergelyking van gemiddelde drumpelwaardes van gekondenseerde tannienkonsentrasie op 'n droëmassa basis (% DGTK), van verskillende fenotipes van 'n aantal houtagtige plantspesies; soos bepaal op 2,0 m-hoogte aan die buitekroonoppervlakte van die plante.	241
31	Gekondenseerde tannienkonsentrasies (% DGTK) van droë peule ten tyde van afsnoering deur die boom, en na twee maande van berging in geperforeerde papiersakkies.	242
32	Droëmassa gekondenseerde tannienkonsentrasies (% DGTK) van vars versamelde en in-plastieksak-gebergde blaarmonsters.	243
33	Vergelyking van vertraagde responsaktiwiteit in <i>Acacia nigrescens</i> -boomblare ten opsigte van tannienkonsentrasie met toenemende tydsduur van kameelperdbenutting op die boom; soos verkry uit die tendense in Figuur 93 tot 98.	251

34 Tannienkonsentrasies (% DGTK) oor tyd, van enkele ander kameelperdbenuttings van *Acacia nigrescens*-bome. Die ooreenkoms met die responsreaksiekurwes (Figuur 93 tot 98) word aangedui.

252

⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ---ooOoo--- ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠

L Y S V A N F I G U R E

1	Voorstelling van die biogenese van flavonoïede (C ₆ -C ₃ -C ₆).	7
2	Verspreiding van flavonoïede (fenole) in die planteryk.	17
3	Skematiese voorstelling van die betrokkenheid van bepaalde ontlokkers in plantselle in reaksie op patoëeninfeksie.	21
4	Skematiese voorstelling van die geïntegreerde fisiologiese plantprosesse wat deel uitmaak van flavonoïedbiosintese.	24
5	Uitbeelding van lokaliteite binne die fotosintese-proses waar verhoogde etileenkonsentrasie membraan-deurlaatbaarheid verhoog en gevolglik flavonoïed-biosintese-tempo versnel.	26
6	Verandering van ensiemaktiwiteit in aangrensende, onbeskadigde selle rondom A) meganies gewonde en B) virusgeïnfekteerde, aartappelweefsel-selle.	27
7	Skematiese voorstelling van die biosintese van gekondenseerde tannien en biogenese van flavonoïede en tannien.	28
8	Voorstelling van die biosintese van hidroliseerbare tannien vanaf die shikimiensuursiklus tydens fotosintese.	29
9	Voorgestelde meganisme van sintese van etileen vanaf metionien met S-adenosiel-metionien as tussen-ganger.	33
10	Voorstelling van 'n waterstof (H ⁻)-binding tussen 'n tannienmolekule en 'n proteïen.	37
11	Voorstelling van proteïenpresipitasie deur fenole.	37
12	Mate van presipitasie van verskeie proteïene deur gekondenseerde tannien, as 'n funksie van pH-gehalte.	41

13	Skematiese voorstelling van die meganisme van tannienkonsentrasieverhoging in benutte/beskadigde blaarweefsel; en die meganisme van moontlike werking en moontlike effek van verhoogde tannienkonsentrasie op die herkouer se spysverteringsfisiologie.	44
14	Voorstelling van die meganisme van fitoaleksienakumulاسie in beskadigde plantweefsel selle.	46
15	Meganisme van afbraak (detoksifisering) van 'n aktiewe toksiese alkaloid (dihidropirrolizien-ester) in die lewer van rotte.	59
16	Geografiese ligging van die Nasionale Krugerwildtuin en die ingeslote studiegebied.	62
17	Gemiddelde reënval vir die studiegebied soos gemeet oor 47 jaar te Satara-weerstasie.	65
18	Gemiddelde maandelikse temperatuur vir die studiegebied soos gemeet te Satara-weerstasie vir die tydperk Des. 1983 tot en met Jul. 1987.	65
19	Verskillende reënvalstreke van die Nasionale Krugerwildtuin.	66
20	Uiteensetting van die persentasie voorkoms van die gemiddelde jaarlikse reënval van die Krugerwildtuin, en 'n aanduiding van die opeenvolgende nat en droë tydperke sedert 1919.	67
21	Werklike reënval vir die studiegebied vanaf Apr. 1983 tot en met Jul. 1987, soos gemeet te Satara-weerstasie.	68
22	Geologiekaart van die studiegebied.	72
23	Grondtipekaart van die studiegebied.	73
24	Aanduiding van die vlakke waarlangs geologiese deursnitprofiel (Figuur 25 tot 30) geskets is; lyne <u>AB</u> , <u>CD</u> , <u>EF</u> , <u>GH</u> , <u>IJ</u> , en <u>KL</u> .	75
25-30	Geologiese deursnitprofiel van die studiegebied.	76/77
31	Vereenvoudigde plantegroeikaart van die Nasionale Krugerwildtuin.	79
32	Plantegroeikaart van die studiegebied; 'n gewysigde weergawe van Gertenbach (1983).	80

33	Die hoof biotiese streke (biome) van Afrika.	89
34	Verskillende boomvorme wat ontstaan as gevolg van uitermate swaar benutting deur kameelperde.	95
35	Bevolkingsgroeikurwe van kameelperde in die Kruger-wildtuin vanaf 1966 tot en met 1986.	100
36	Indekskaart vir visuele ouderdomsbepaling van kameelperde, volgens 'n relatiewe skaal onder normale veldtoestande.	106
37	Bepaling van rigting ten opsigte van windrigting wat een benutte boom geleë is ten opsigte van 'n vorige benutte boom (almal kameelperdbenuttings binne een benuttingswaarnemingsreeks).	110
38a	Grafiese voorstelling van 'n ononderbroke waarnemingsreeks van kameelperdbenuttings volgens plasing van die opeenvolgende benutte bome ten opsigte van mekaar en ten opsigte van die heersende windrigting; VOORBEELD 1.	111
38b	Dies. as 38a, VOORBEELD 2.	112
39	Diagram ter verduideliking van die probleem wat ondervind is met betrekking tot die beantwoording van die vraag of 'n opeenvolgende kameelperdbenutte boom, boom B, moontlik deur die effek van windoordraging van etileen vanaf 'n vorige benutte boom, boom A, beïnvloed kon gewees het al dan nie.	114
40	Skematiese voorstelling van die 50 x 50 m varieerbare-kwadrantperseel wat vir die plantopnames gebruik is.	122
41	Hoogtespan volgens maksimum en minimum boomhoogte, wat deur 2,5 tot 3,5 m hoë kameelperde benut is.	127
42	Hoogtespan volgens maksimum en minimum boomhoogte, wat deur 3,6 tot 4,5 m hoë kameelperde benut is.	127
43	Hoogtespan volgens maksimum en minimum boomhoogte, wat deur 4,6 tot 4,9 m hoë kameelperde benut is.	128
44	Hoogtespan volgens maksimum en minimum boomhoogte, wat deur 5,0 tot 5,6 m hoë kameelperde benut is.	128

45	Voorstelling van strukturele kroonbedekking van houtagtige plantegroei ten opsigte van grondoppervlak binne verskillende hoogteklasse.	136
46	Grafiese voorstelling van die residu-stip spreiding van kameelperdbenuttingstye op verskillende boomspesies.	144
47	Frekwensievoorkoms (%) van verskillende kameelperdbenuttingstye (min) vir <i>Acacia nigrescens</i> -bome gedurende die warm-natseisoen (Nov. tot Mrt.).	145
48	Dies. as 47. Gedurende die koue-droëseisoen (Apr. tot Jul.).	145
49	Dies. as 47. Gedurende die warm-droëseisoen (Aug. tot Okt.).	146
50	Dies. as 47. Geneem oor 'n volle jaarperiode (Mrt. 1985 tot Feb. 1986), ongeag seisoen.	146
51	Gemiddelde tydsduur van benutting van <i>Acacia nigrescens</i> -bome deur kameelperde ten opsigte van boomfenologie en die hoeveelheid kroonbedekking van die betrokke fenofase.	148
52	Gemiddelde tydsduur van kameelperdbenutting op <i>Acacia nigrescens</i> -bome ten opsigte van blaarouderdom van die voedsel.	148
53	Driedimensionele voorstelling om die korrelasie tussen tydsduur van kameelperdbenutting op <i>Acacia nigrescens</i> -bome, boomstruktuur-grootte en kameelperdhoogte te toon.	150
54	Driedimensionele voorstelling van die korrelasie tussen kameelperdbenuttingstyd van <i>Acacia nigrescens</i> -bome, blaarouderdom en boomstruktuur-grootte.	151
55	Gemiddelde tydsduur van 894 eenmalige, windop-kameelperdbenuttings op <i>Acacia nigrescens</i> -bome ten opsigte van relatiewe lughumiditeit ten tyde van benutting.	152
56	Gemiddelde tydsduur van 894 eenmalige, windop-kameelperdbenuttings op <i>Acacia nigrescens</i> -bome ten opsigte van relatiewe windsterkte ten tyde van benutting.	152

- 57 Gemiddelde tydsduur van 894 eenmalige, windop-kameelperdbenuttings op *Acacia nigrescens*-bome ten opsigte van lugtemperatuur ten tyde van benutting. 153
- 58 Grafiese voorstelling van die verskillende tipes kameelperdbenuttingstye (1 GG, 2 GG, 1 XX & 2 XX) vir *Acacia nigrescens*-bome. 157
- 59 Benuttingstydure van meervoudige kameelperdbenuttings op *Acacia nigrescens*-bome, asook die betrokke hoogtevlakke waarop elke boom benut is. Kategorie A - *Dieselfde tydsinterval, gelyktydig of kort na mekaar begin vreet; nie 'n verkorting van opeenvolgende benuttingstydure nie.* 162
- 60 Dies. as 59. Kategorie B - *Verskillende tydsintervalle, op verskillende hoogtevlakke gevreet; nie 'n verkorting van opeenvolgende benuttingstydure nie.* 163
- 61 Dies. as 59. Kategorie C - *Dieselfde tydsinterval, nie gelyktydig begin vreet nie; verkorting van opeenvolgende benuttingstydure.* 164
- 62 Dies. as 59. Kategorie D - *Verskillende tydsintervalle gevreet; periodieke verkorting van opeenvolgende benuttingstydure.* 165
- 63 Dies. as 59. Kategorie E - *Onverklaarde uitsonderings; nie 'n verkorting van opeenvolgende benuttingstydure nie.* 166
- 64 Benuttingstydure van meervoudige kameelperdbenuttings op verskeie boomspesies (uitgesonder *Acacia nigrescens*), asook die betrokke hoogtevlakke waarop elke boom benut is. Kategorie A, B, C, D en E soos in Figuur 59 tot 63 aangedui. 167
- 65 Frekwensieverspreiding vir die meervoudige kameelperd-benuttingstydure op die *Acacia nigrescens*-bome in Figuur 59 tot 63 ter sprake, ten opsigte van die onderskeie kategorieë (A, B, C, D, & E) in Figuur 59 tot 63 uiteengesit. 168
- 66 Frekwensieverspreiding vir die meervoudige kameelperdbenuttings op alle boomspesies deur kameelperde benut, uitgesonder *Acacia nigrescens* in Figuur 64 ter sprake, ten opsigte van die onderskeie kategorieë (A, B, C, D, & E) in Figuur 59 tot 63 uiteengesit. 169

- 67 Vergelyking van kameelperdbenuttingstyd op *Acacia nigrescens*-bome waar boom B onderkant die wind ten opsigte van boom A geleë was, en die frekwensie van aantal benuttings met 'n langer, korter of gelyke benuttingstyd vir boom B as vir boom A. 174
- 68 Vergelyking van kameelperdbenuttingstyd waar boom A en B dieselfde spesie was, uitgesonder *Acacia nigrescens*-bome en waar boom B onderkant die wind ten opsigte van boom A geleë was, en die frekwensie van aantal benuttings met 'n langer, korter of gelyke benuttingstyd vir boom B as vir boom A. 175
- 69 Vergelyking van kameelperdbenuttingstyd waar boom A en B verskillende spesies was, waar boom B onderkant die wind ten opsigte van boom A geleë was, en die frekwensie van aantal benuttings met 'n langer, korter of gelyke benuttingstyd vir boom B as vir boom A. 176
- 70 Vergelyking van die somtotaal van die kameelperdbenuttingstye vir *Acacia nigrescens*-bome (Figuur 67a-e), vir dieselfde spesies uitgesonder *Aca nig* (Figuur 68a-e) en vir verskillende boomspesies (Figuur 69a-e). 177
- 71 Vergelyking van die somtotaal van die kameelperdbenuttingstye vir die onderskeie afstandskategorieë a tot e verkry vanuit Figuur 67 tot 69, ongeag boomspesie. 178
- 72 Vergelyking van die som van die 605 windaf-kameelperdbenuttings in figuur 67 tot 69, ongeag boomspesie of afstand wat die bome van mekaar was. 179
- 73 Δ A₅₀₀ vir vanillin-flavanolprodukte ten opsigte van temperatuur en vanillinkonsentrasie. 196
- 74 Δ A₅₀₀ met (2 %) vanillinkonsentrasie van catehinkompleks en verskillende HCl-konsentrasies, oor tyd, tydens die Vanillin-HCl-reagenstoets. 197
- 75 Effek van vanillinkonsentrasie op vanillin-flavanolkomplekse tydens die Vanillin-HCl-reagenstoets. 197
- 76 Afname in die optiese digtheid van die vanillin-flavanolproduk met Vanillin-HCl-reagenstoets, oor tyd. 198

77	Verandering van ΔA_{500} oor tyd vir vanillin-flavanolprodukte tydens die Vanillin-HCl-reagenstoets, by verskillende HCl-konsentrasies.	198
78	Sigbare spektrum van vanillin-flavanolprodukte met die Vanillin-HCl-reagenstoets.	200
79	Effek van HCl-konsentrasie op absorpsie ΔA_{500} , van die vanillin-flavanolproduk verkry met die Vanillin-HCl-reagenstoets.	200
80	Oonderskatting van ΔA_{510} vir hidroliseerbare tannien bepaal deur middel van 'n tanniensuur-standaardkurwe tydens die proteïenpresipitasie-metode van Hagerman & Butler (1978).	203
81	Oorskatting van mg tannien vir vanillin-tannienkompleks met 'n catechin-standaardkurwe tydens die Vanillin-HCl-reagenstoets.	203
82	Skeiding van ware tanniene en nie-tanniene van mekaar deur adsorbering op Sephadex LH-20-gel.	206
83a-d	Suiwer geëkstraheerde tannien-standaardeikkurwes wat bepaal is vir die onderskeie plantspesies wat deel uitgemaak het van die kameelperddieet.	215/216
84	Persentasie voorkeur van onderskeie plantspesies volgens frekwensie, deur kameelperde benut; teenoor gemiddelde en eksakte tannienkonsentrasie-drumpelwaardes (% DGTK) van die onderskeie spesies se blare.	222
85	Gemiddelde tydsduur van kameelperdbenutting vir elke onderskeie plantspesie; teenoor gemiddelde en eksakte tannienkonsentrasie-drumpelwaardes (% DGTK) van elke spesie.	223
86	Driedimensionele uitbeelding van gemiddelde boomkroonoppervlak binne bereik van kameelperde en gemiddelde tannienkonsentrasie-drumpelwaarde (% DGTK); teenoor gemiddelde kameelperd-benuttings-tydsduur vir elke onderskeie boomspesie.	226
87a/b	Variasie van tannienkonsentrasie (% DGTK) binne die volume van 'n <i>Acacia nigrescens</i> -boom soos bepaal vir 12 verskillende bome.	228

- 88 Variasie van tannienkonsentrasie (% DGTK) binne die volume van 'n *Acacia nigrescens*-boom soos bepaal in 'n horisontale vlak (2,0 m-hoogte) van binne na buite van die kroon vir 10 individuele bome. 230
- 89 Lengtedeursnitprofiel van 'n *Acacia nigrescens*-boom om die variasie in tannienkonsentrasievlakke van die blare binne die volume van die kroon van die boom te toon. 232
- 90 Droëmassa gekondenseerde tannienkonsentrasie in horisontale vlak, 2,0 tot 2,5 m bo grondvlak, op die buitekroonontrek van twee *Acacia nigrescens*-bome en 'n *Ziziphus mucronata*-boom om tannienverskille ten opsigte van die skadu- en sonkant van die boom, op dieselfde tydstip, te illustreer. 234
- 91a/b Grafiese voorstelling van die 24 uur dag/nag-ossillasiekurve van tannienwaardes binne 'n *Acacia nigrescens*-boom. Verwantskap tussen tannienkonsentrasie (% DGTK) met lugtemperatuur (A) en relatiewe humiditeit (B) binne die ossillasiekurve. 237
- 92 Die verhouding tussen inwendige blaartemperatuur en netto fotosintese-tempo van jong *Grewia flavescens* en *Terminalia sericea*-bome onder gekontroleerde laboratoriumtoestande. 238
- 93-98 Voorstelling van tannienbiosintese-responsaktiwiteit in *Acacia nigrescens*-boomblare in reaksie op fisiese beskadiging (kameelperdbenutting); gemeet in % droëmassa gekondenseerde tannien (% DGTK) teenwoordig binne die direk-naasliggende onbeskadigde blare, met verloop van tyd na aanvang van versteuring. 247/250
- 99 Fotofosforilering (1). Proses van lig-gestimuleerde e^- - en H^+ -oordrag in die tilakoïed van die chloroplaste. 299
- 100 Calvinsiklus (2). Tydens fotosintese in die chloroplaste van plantselle. 300
- 101 Glikolise en fermentasie (3). Vind plaas in die sitoplasma van plantselle. 301
- 102 Pentose-P-respiratoriese siklus (4) in die sitoplasma van plantselle. 302
- 103 Vetsuurproduksie (5) in die sferosoom van plantselle. 303

104	Glioksielsuursiklus (6). Omskakeling van oksaal- asynsuur na suksinielsuur deur middel van vetsuur. Vind plaas in die glioksisoom van plantselle.	304
105	Vetsuurdegradasie (7) in die mitochondrion.	305
106	Krebs-siklus (8). Vind plaas in die matriks van die mitochondrion van plantselle.	306
107	Die Elektronoordragsisteesem (9) van die binne-mem- braan van die mitochondrion; ook bekend as oksida- tiewe fosforilase.	307
108	Shikimiensuursiklus (10). Die kern van flavonoied- biosintese in die sitoplasma van lewende plantsel- le.	308
109	Gallotannien-standaardkurwe vir hidroliseerbare tannien.	320
110	Quebracho-standaardkurwe vir gekondenseerde tan- nienwaardes	321

⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ---ooOoo--- ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠

1

INLEIDING

1 I N L E I D I N G

1 . 1 H I P O T E S E E N A G T E R G R O N D

HISTORIESE AGTERGROND TOT DIE ONTWIKKELING VAN DIE PROJEEK:

In die laat sewentigerjare het raaiselagtige koedoe (*Tragelaphus strepsiceros*)-vrektes op verskeie plase in die Transvaalse Bosveldgebiede voorgekom.

Nadoodse ondersoeke het getoon dat die koedoes vermaering as gevolg van 'n voedingstekort ondergaan het, ten spyte van die feit dat daar voldoende weiding op die betrokke plase beskikbaar was (Van Hoven, 1984a). Geen tekens van infeksiesiektes of oormatige inwendige parasitisme is gevind nie.

Van Hoven het gevind dat daar op kleiner plase met homogene plantegroei, wat wildwerend omhein is, ses maal meer koedoes gevrek het as op groter natuurreservate en groter plase met heterogene plantegroei. Op die kleiner plase het 20 tot 25 % van die totale koedoebevolking gevrek. Dit het aan die lig gekom dat wanneer meer as gemiddeld drie koedoes.100 ha⁻¹ voorkom, vrektes drasties toegeneem het.

Gedurende 1983 is 'n aantal koedoedieet-blaarmonsters geanaliseer en die voedingswaarde daarvan bepaal (Van Hoven, 1984b). Die voedingswaarde van die blare was oor die algemeen goed, met proteïenwaardes van 8 tot 18 % van die droëmassa. *In-vitro* verteringsproewe is op die blaarmonsters uitgevoer met koedoe-rumenvloeistof. Daar was geen verband tussen die blare se proteïeninhoud en die verteerbaarheid daarvan nie.

Van Hoven het die afleiding gemaak dat die koedoes op die betrokke probleemplase in die winter swak spysvertering ondervind ten spyte van die goeie gehalte en voldoende beskikbaarheid van boomblaarvoedsel. Die swak spysvertering lei tot swak vetsuurproduksie in die rumen (hoof-energiebron vir herkouers). Wanneer die energietoevoer laer raak as die dier se behoefte begin hy liggaamsvette en -proteïene kataboliseer tot energie, wat lei tot vermaering van die dier, en dan sy dood kan veroorsaak (Van Hoven, 1984a). Stikstoftoetse op die koedoes se voedsel (voor inname) sowel as op mis, het getoon dat proteïen onverteerd deur die spysverteringskanaal beweeg en fekaal uitgeskei word.

Rhoades & Cates (1976) het 'n teorie aangaande 'n toename van sekondêre fenoliese verbindings in plante as gevolg van insekbenutting van die plante se blare, ondersoek. Rhoades se bevindings (Rhoades & Cates, 1976; Rhoades, 1983 & 1985a) het getoon dat *Aldus rubra* en *Salix sitchensis*-bome wat deur "Tent"-ruspes (*Malacosoma californicum*) en "Webworms" (*Hyphantria canea*) aangeval is, baie meer fenoliese tannien in hul blare gehad het as kontrolebome wat nie deur die ruspes aangeval is nie.

HIPOTESE:

Plante beskerm hulself deur middel van biosintese van chemiese verdedigingsagense teen oormatige beweiding deur blaarvreters in reaksie op fisiese versteuring van blaarweefsel as gevolg van benutting. Onbenutte plante en/of plantweefsel aangrensend tot weefsel wat deur een of meer blaarvreters benut word, word deur die benuttingsversteuring gestimuleer tot verhoogde tanniensintese sonder dat dit self versteuring ondergaan het.

DIE HIPOTESE STEL DAT:

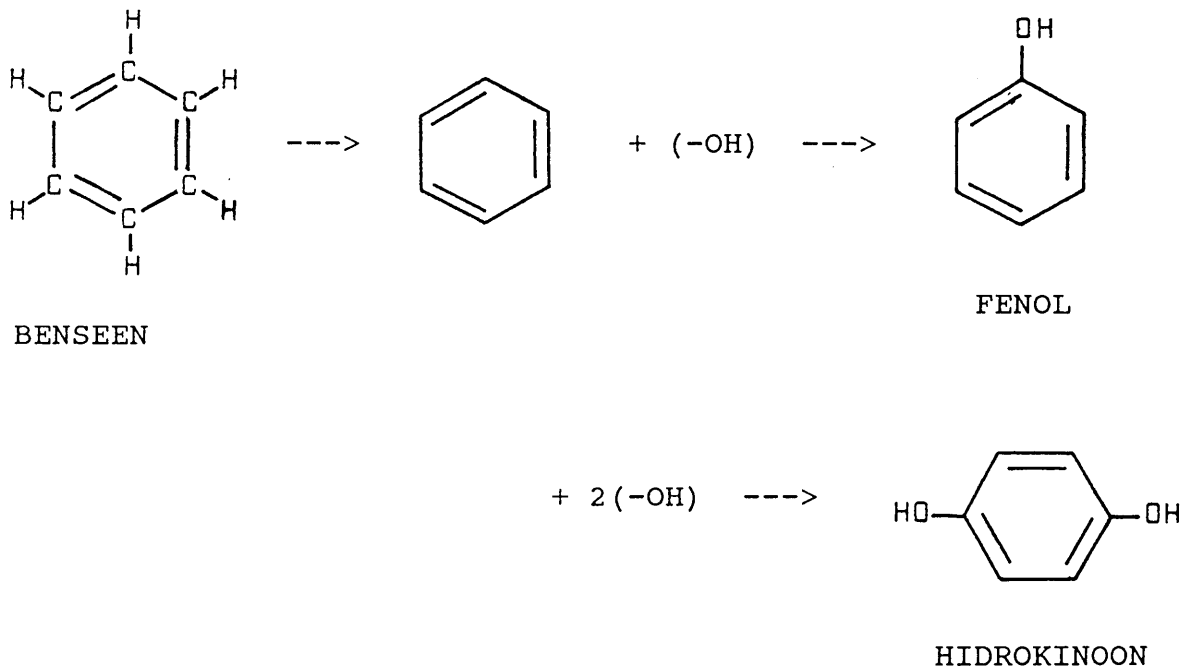
- 1) fisiese versteuring van plantweefsel 'n toename in konsentrasie sekondêre fenoliese metaboliete in die onversteurde res van die plant veroorsaak;
- 2) blaarvreters net beperkte hoeveelhede fenoliese tannien in hul dieet kan verdra en/of oorleef;
- 3) tannien met blaarproteïene presipiteer om onverteerbare verbindings vir blaarvreters te vorm;
- 4) tannien mikrobiële-ensiemaktiwiteit (verantwoordelik vir voedselvertering) in die rumen van ruminante inhibeer;
- 5) verhoogde dieet-tannieninhoud gevolglike verswakking van dierkondisie te weeg bring;
- 6) tannieninhoud in houtagtige plante verhoog met verhoging in takvoervreter-beweidingsdruk;
- 7) houtagtige plante hulself deur verhoogde tannienbiosintese beskerm teen algehele ontblaring deur takvoervreters; en dat
- 8) die kommunikasie- en aktiveringsagens verantwoordelik vir verhoogde tannienbiosintese in aangrensende onversteurde plantweefsel vermoedelik etileen is.

Rhoades (1983) het in die natuur bevind dat onbenutte bome tot sover as 100 m vanaf 'n benutte boom 'n verhoogde tannieninhoud gehad het, terwyl Haukioja & Niemelia (1979) die verskynsel oor 'n afstand van tot 9 m bevestig het. Baldwin & Schultz (1983) het dieselfde kommunikasie in laboratoriumtoestande gevind met "sugar maple"-saailinge. Van Hoven (1984a) het die verskynsel gevind by verskeie Bosveld-boomspesies waar die bome tot sover as 3 m van mekaar was.

❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ---ooOoo--- ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖

1 . 2 D I E M O L E K U L Ê R E - S T R U K T U U R - K O N F I G U R A S I E S V A N F E N O L E

'n Fenool is 'n aromtiese ring met een of meer hidroksielgroepe (-OH), en/of sykettings van esters en derivate. Die aromtiese ring is 'n C₆-ringstruktuur waarin enkel- en dubbelbindings afwisselend voorkom (Leffler, 1973).



Benseen is die eenvoudigste bestaande aromtiese ring en is ook die basiese boustof van petroleum. Fenol is die eenvoudigste fenool terwyl hidrokinoon die eenvoudigste vorm van 'n fenool is wat in plante voorkom. Hidrokinoon is giftig vir die dierlike liggaam, hetsy oraal ingeneem of deur die huid geabsorbeer.

Verskeie hidroksiel-, karboksiel- en metoksielgroepe en ander nie-aromtiese ringstrukture kan aan die benseenring bind. Baie fenole is byprodukte van selmetabolisme sonder enige werklike funksie (Salisbury & Ross, 1978). Fenole los maklik op in water en polêre organiese oplosmiddels. Aromtiese aminosure soos fenielalanien, tirosien en triptofaan speel 'n belangrike rol in

flavonoïedbiosintese.

Volgens Geissman & Hinreiner (1952a/b) maak die volgende tipes verbindings almal deel uit van flavonoïedbiogenese:

A BENSEEN-DERIVATE SONDER SYKETTINGS

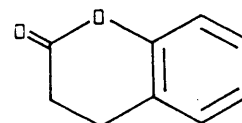
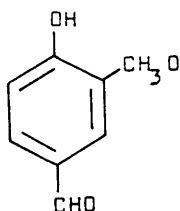
Twee-en-twintig verbindings is reeds bekend, byvoorbeeld:

FENOL en HIDROKINOON.

B C₆-C₁-; C₆-C₂-; en C₆-C₃- VERBINDINGS EN HUL DIMERE

Byvoorbeeld: VANILLIN (C₆-C₂),

KOUMARIEN (C₆-C₃),



GALLIENSUUR, KINNAMIENSUUR, KAFEÏENSUUR en FERULIENSUUR.

C C₆-C_n- VERBINDINGS MET n > 4

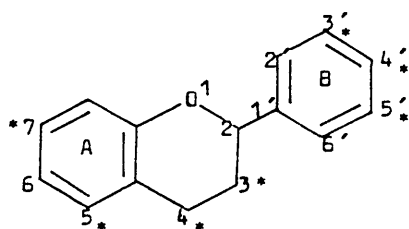
D CHROMOON (C₆-C₄)

E FLAVONOÏEDE (C₆-C₃-C₆)

Flavonoïede sluit in: I Flavanone, II Flavone, III Flavanonole, IV Flavonole, V Chalkone, VI Dihidroksichalkone, VII Bensalkoumaranone, VIII Anthocyanidiene en IX Catechins (Voorbeelde in BYLAAG 1).

Flavonoïede is C₁₅-verbindings wat in alle hoër taksonomiese plantordes voorkom. Die basiese struktuur van flavonoïede is die flavaanmolekule. Dit is 'n A en 'n B aromatiese ring wat

deur middel van 'n alifatiese C₃-ketting verbind is.

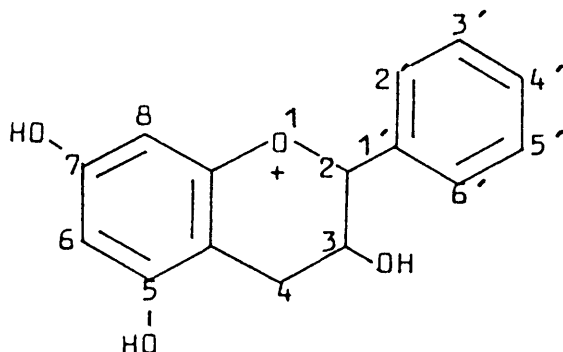


* Koolstowwe wat dien as aanhegtingspunte vir hidroksielgroepe of ander derivate.

FLAVAAN-C₁₅-MOLEKULE

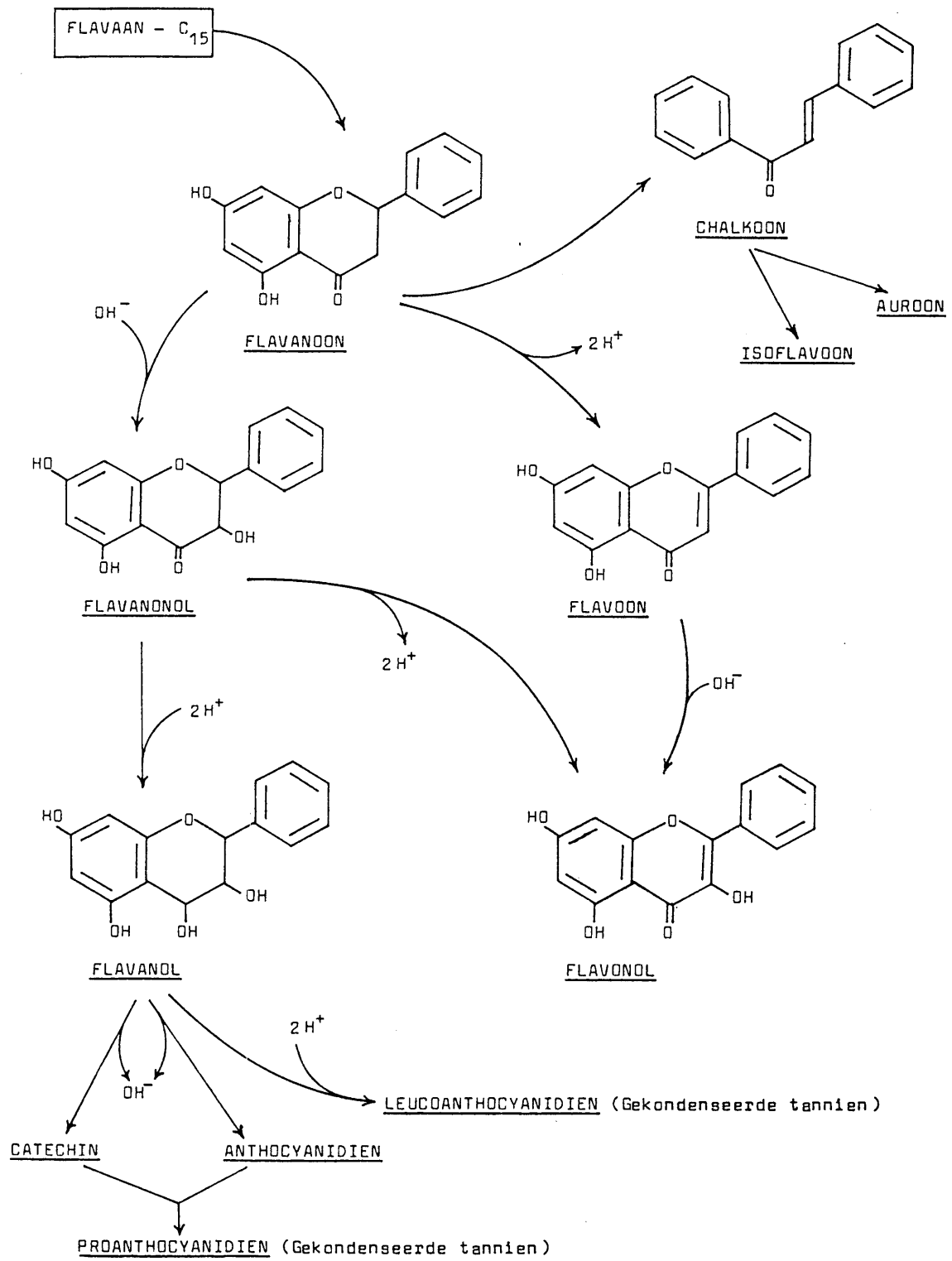
Afhangend of daar 'n hidroksielgroep op die C³ of op beide die C³ en C⁴-koolstowwe voorkom, is dit 'n flavaan-3-ol of 'n flavaan-3,4-diol. Figuur 1 toon die biogenese van die flavonoïede wat almal vanuit die flavaan-C₁₅-molekule ontwikkel het.

Die **anthocyanidene** is die grootste groep flavonoïedverbindinge wat in plante voorkom. Hulle vervul talle funksies binne die plantweefsel (Hoofstuk 1.3). Anthocyanidene is flavaan-3-ol monomere van flavanol, met die volgende basiese struktuurkonfigurasie:



Geissman & Hinreiner (1952a/b) gee die struktuurkonfigurasies van 40 anthocyanidene, terwyl Harborne (1967) nog 'n verdere 75 verbindinge beskryf.

Catechin is flavaan-3-ol monomere soos beskryf deur Geissman



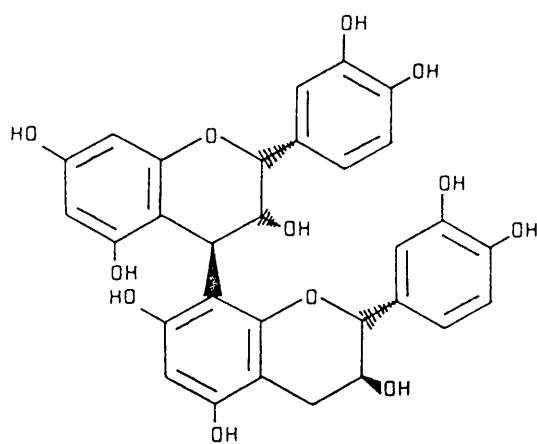
FIGUUR 1: Voorstelling van die biogenese van flavonoïede (C₆-C₃-C₆).

& Hinreiner (1952a); Brown (1963); Fletcher *et al.* (1977) en Bailey (1980). Catechin is 'n *trans*-konfigurasie, terwyl epicatechin 'n *cis*-konfigurasie is. Catechin gee oorsprong aan 10 derivate en epicatechin aan 16. Isomerie kan albei konfigurasievorms (*trans* en *cis*) onderskei word as (+) of (-) konfigurasies. Thompson *et al.* (1972) beskryf 'n verdere twee konfigurasies naamlik gallo-catechin en epigallo-catechin.

Die **Proanthocyanidiene** (Figuur 1) is di-, tri- of polimere van flavaan-3-ole. Proanthocyanidien word ook **gekondenseerde tannien** genoem (Jacques *et al.*, 1977). Die verbinding hou probleme in vir herbivoorbenutters deurdad dit 'n hoë affiniteit vir proteïen het. Proanthocyanidien presipiteer met proteïen en maak dit onbenutbaar vir herbivore (later bespreek, Hoofstuk 1.6 en 1.7).

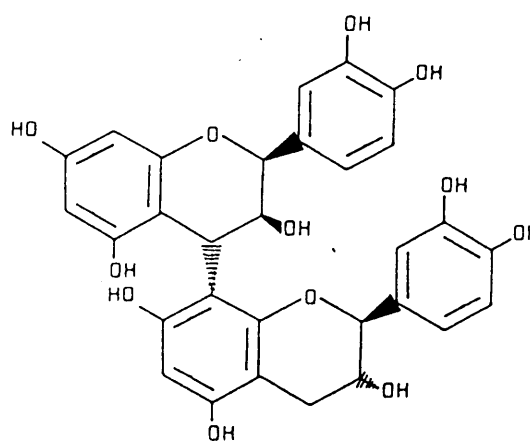
Vanuit die publikasies van Geissman & Hinreiner (1952b); Thompson *et al.* (1972); Jacques *et al.* (1973); Haslam (1974); Bate-Smith (1968 en 1975); Butler *et al.* (1982) en Zucker (1983) kan die molekule van die volgende proanthocyanidiene as volg voorgestel word:

PROANTHOCYANIDIEN B₁



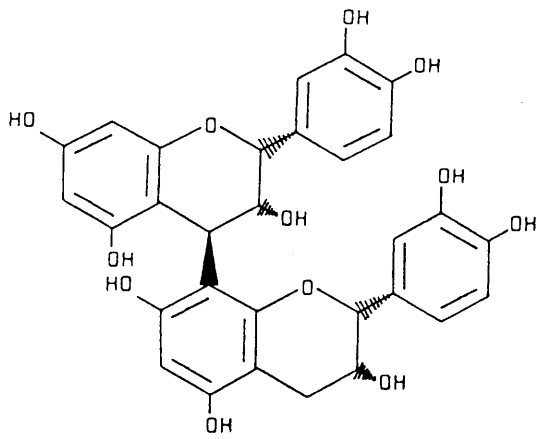
(-)-epicatechin + (+)-catechin

PROANTHOCYANIDIEN B₇



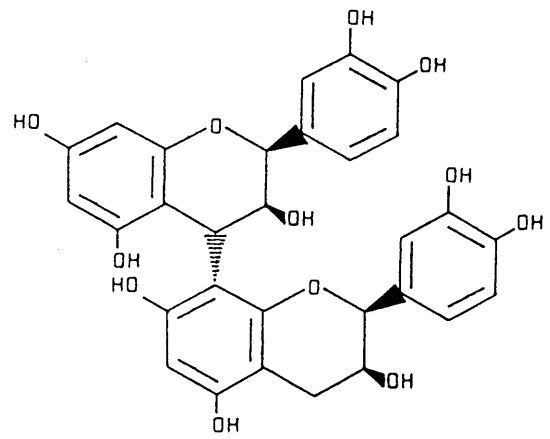
(+)-epicatechin + (-)-catechin

PROANTHOCYANIDIEN B₂



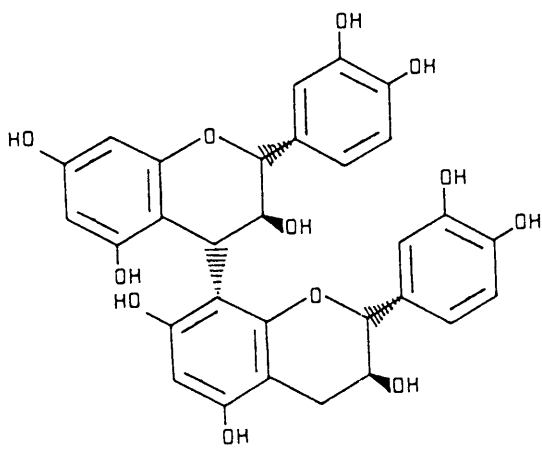
(-)-epicatechin + (-)-epicatechin

PROANTHOCYANIDIEN B₅



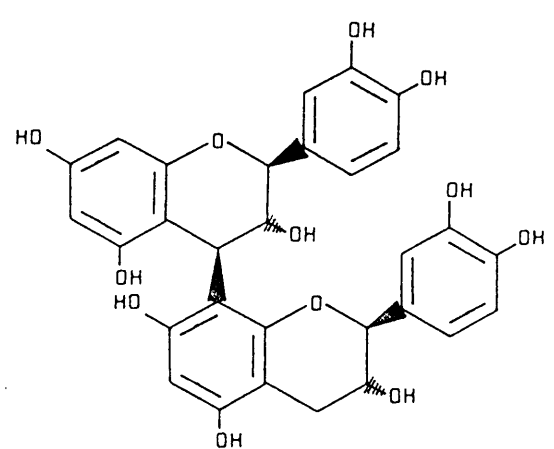
(+)-epicatechin + (+)-epicatechin

PROANTHOCYANIDIEN B₃



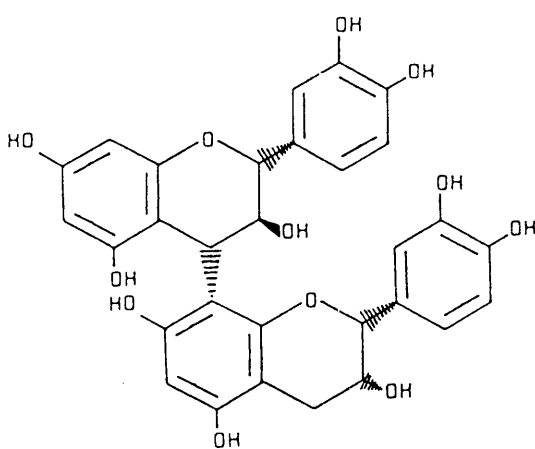
(+)-catechin + (+)-catechin

PROANTHOCYANIDIEN B₆



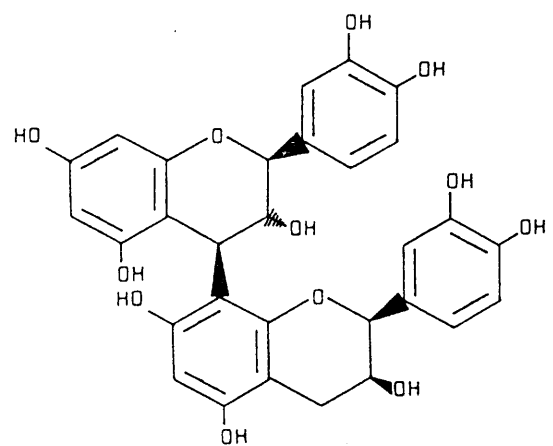
(-)-catechin + (-)-catechin

PROANTHOCYANIDIEN B₄

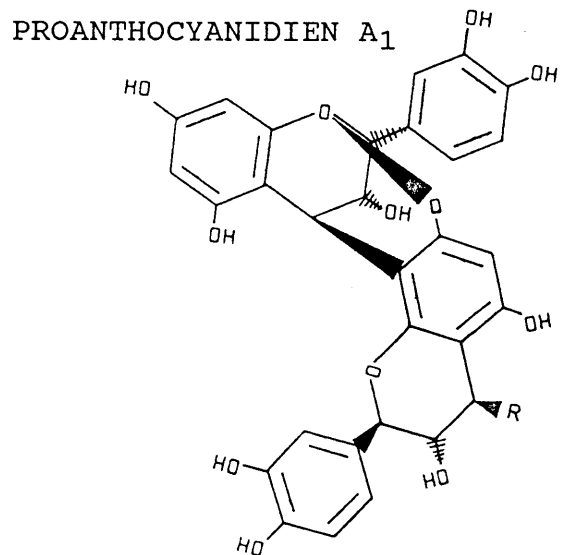


(+)-catechin + (-)-epicatechin

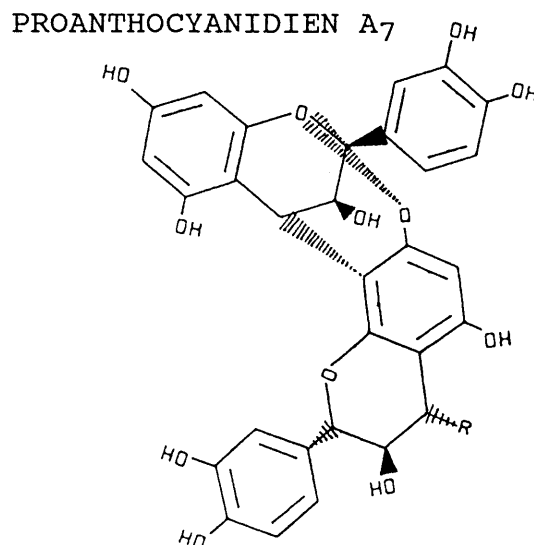
PROANTHOCYANIDIEN B₈



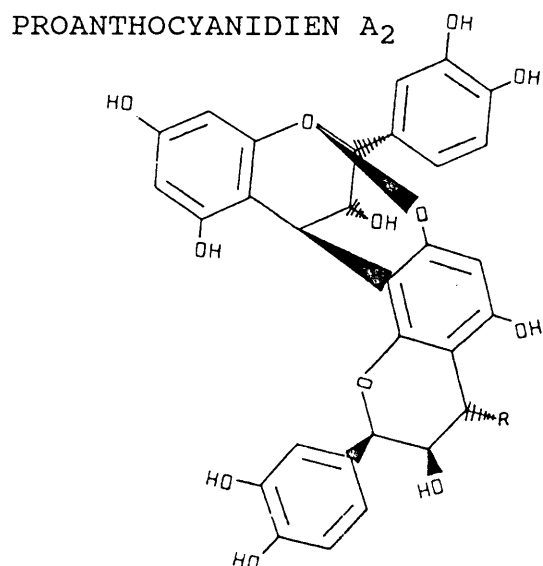
(-)-catechin + (+)-epicatechin



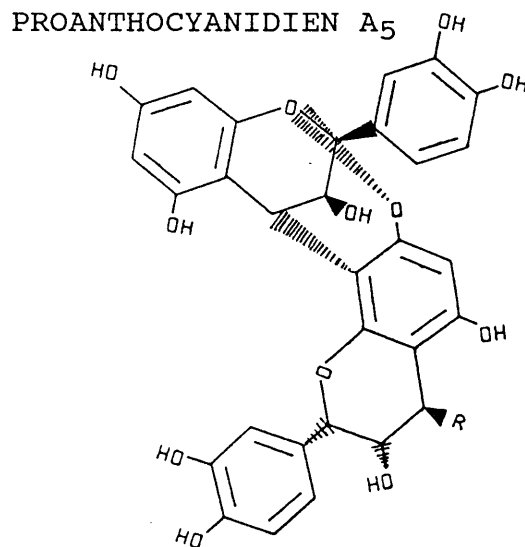
(-)-epicatechin + (+)catechin



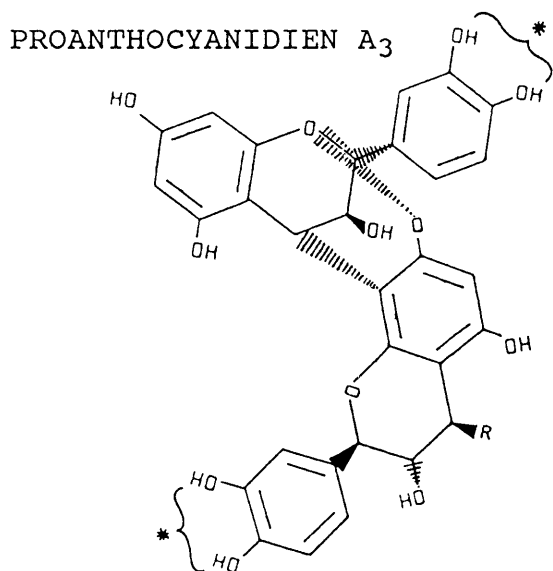
(+)epicatechin + (-)catechin



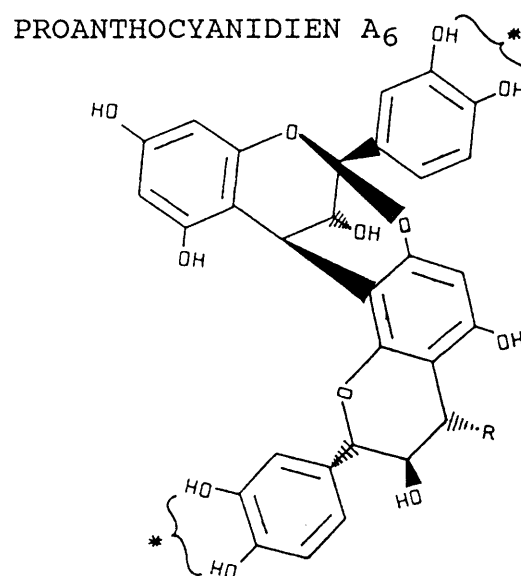
(-)-epicatechin + (-)epicatechin



(+)epicatechin + (+)epicatechin

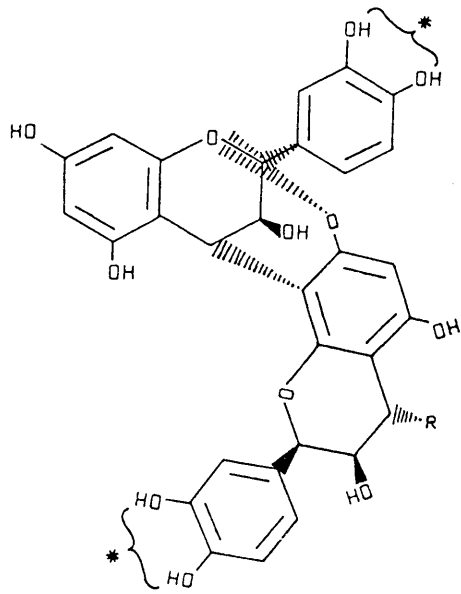


(+) catechin + (+) catechin



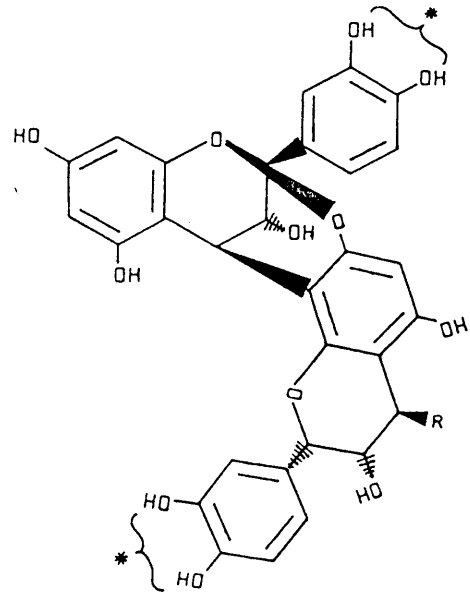
(-) catechin + (-) catechin

PROANTHOCYANIDIEN A₄



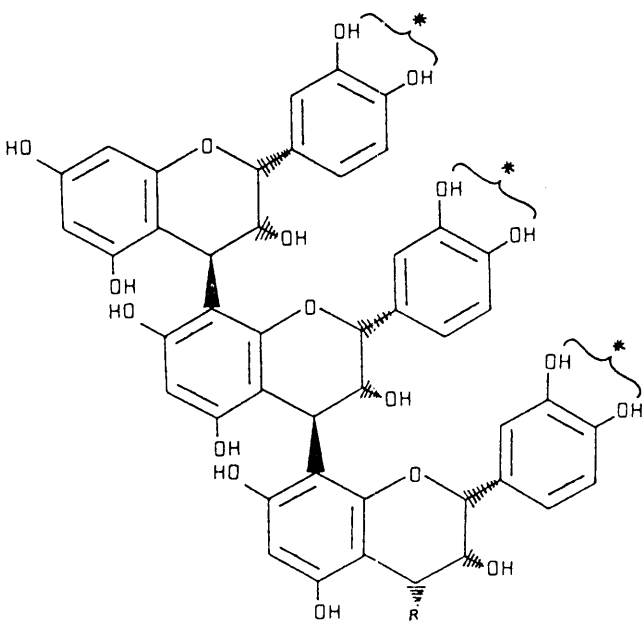
(+) catechin + (-) epicatechin

PROANTHOCYANIDIEN A₈



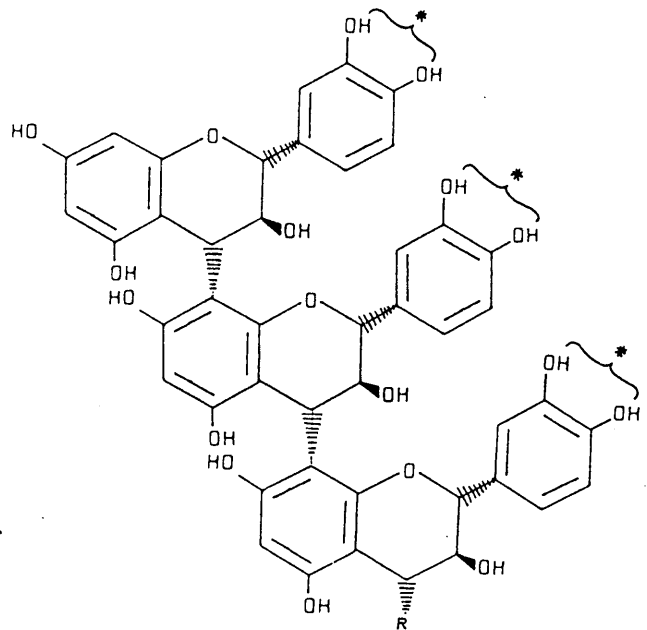
(-) catechin + (+) epicatechin

PROANTHOCYANIDIEN C₁



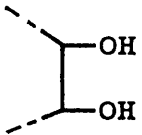
(-) epicatechin X 3

PROANTHOCYANIDIEN C₂



(+) catechin X 3

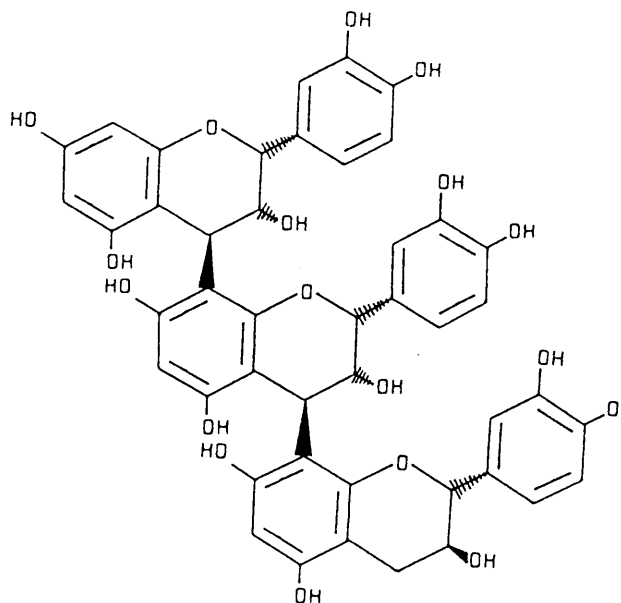
Tipes B_{7,5,6,8}; A_{7,5,6,8} en C₂ is stereochemiese spieëlbeelde van tipes B_{1,2,3,4}; A_{1,2,3,4} en C₁.

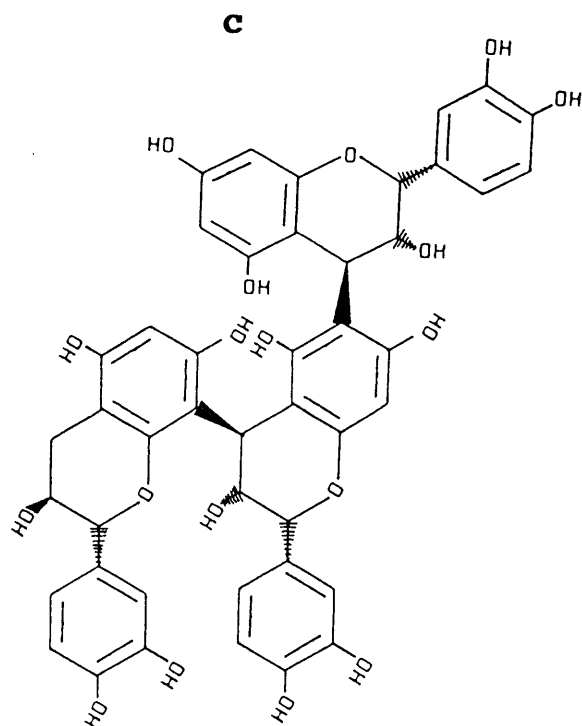
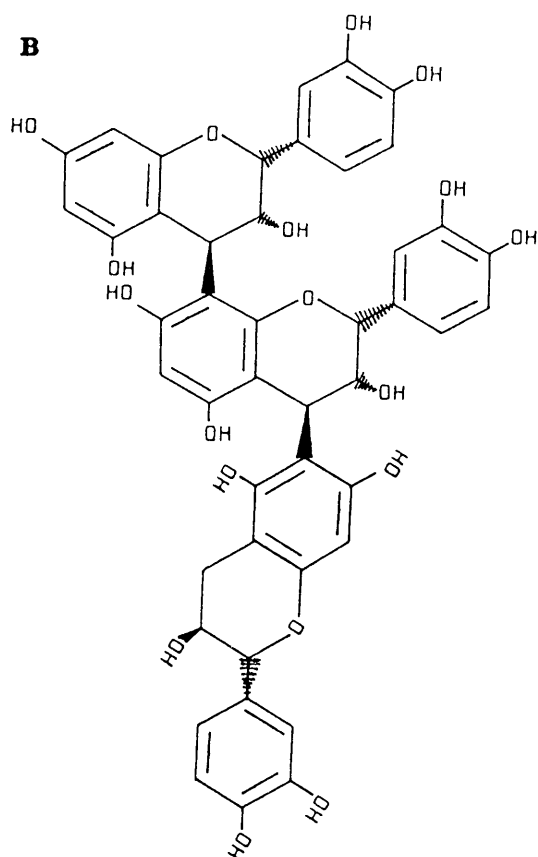
Die  -groepe dien as aanhegtingskoppelpunte vir die presipitering met proteïen-aminogroepe.

Ander proanthocyanidene is tipes $C_{3,4,5,6,7,8}$; $D_{1,2}$ (almal trimere) en E, F & G (polimere). Die proanthocyanidene word verder uitgebrei deur derivaatkoppeling en isomerisasie. Verskeie isomeriese konfigurasies kan van dieselfde tri- of polimeer-proanthocyanidienstruktuur verkry word (Zucker, 1983).

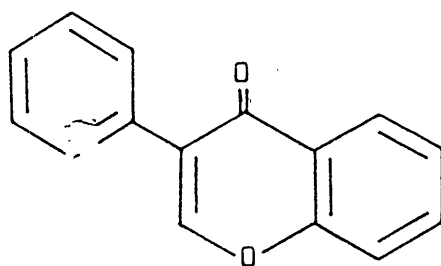
Die volgende geïllustreerde konfigurasies (A, B & C) is almal isomere van die molekule $\{[(-)\text{epicatechin-4}]-[(-)\text{epicatechin-4}]-\text{catechin}\}$:

A





F ISOFLAVONE (C₆-C₃-C₆)



G XANTONE EN BENSOFENOON-DERIVATE (C₆-C-C₆)

H STILBEEN (C₆-C₂-C₆)

I BRAZILIENE EN HEMATOKSILIENE [C₆-C₃(C)-C₆]

J VARIASIES VAN BOGENOEMDE VERBINDINGSKLASSE (A tot I) MET:

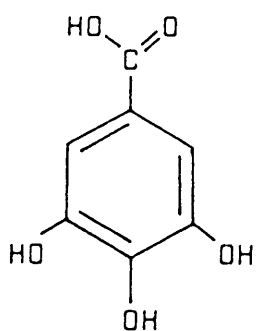
- 1) furanoringe,
- 2) chromanoringe,

- 3) B₁B-dimetielalliel sykettings en
- 4) gewysigde en vestigiale isoprenoïed sykettings.

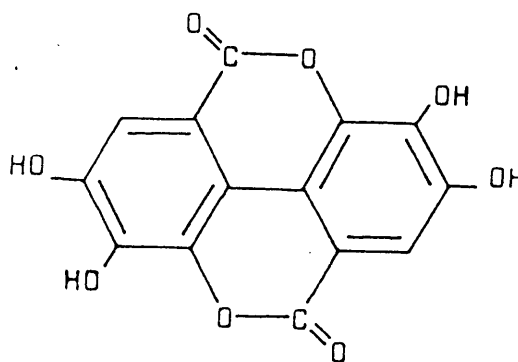
Binne hierdie globale spektrum (**A** tot **J**) van die flavonoïede bestaan daar volgens raming meer as 3 000 verskillende stereochemiese verbindings wat almal in lewende plante kan voorkom (Harborne, 1986).

K HIDROLISEERBARE TANNIEN:

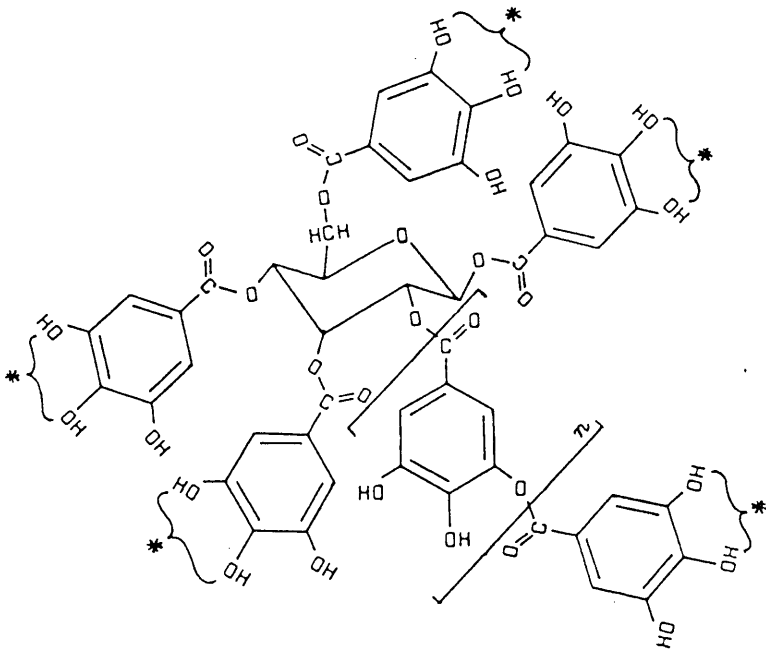
Dit 'is esters van heksose-suikers en fenolkarboniëlsure (C₆-C₁-verbindings), (Gustavson, 1949). Galliënsuur en/of ellaënsuur koppel aan 'n glukose- of fruktosering (met of sonder bykomende derivate). Galliënsuurkoppeling gee oorsprong aan gallotannien terwyl die koppeling van ellaënsuur, ellaëgitannien tot gevolg het (Zucker, 1983). Suurhidrolise van gallotannien omvorm dit tot ellaëgitannien. Verder ontstaan daar tara-gallotannien wanneer die galliënsuurkomponente (galloïelgroepe) met kinoënsuur in plaas van heksosesuiker koppel (Brown, 1963). Sien Figuur 8, p. 29.



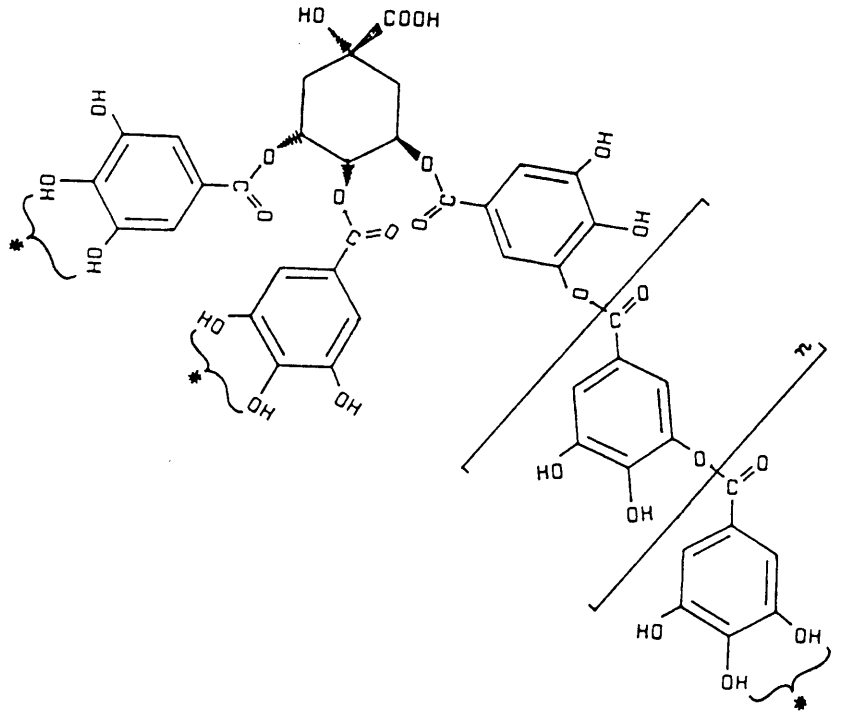
GALLIËNSUUR



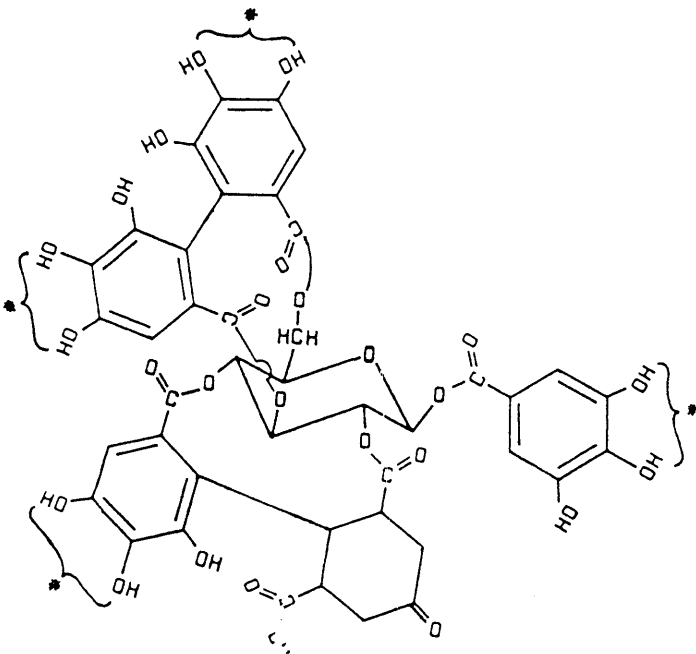
ELLAËNSUUR



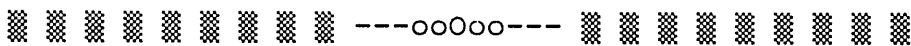
GALLOTANNIEN



TARRA-GALLOTANNIEN



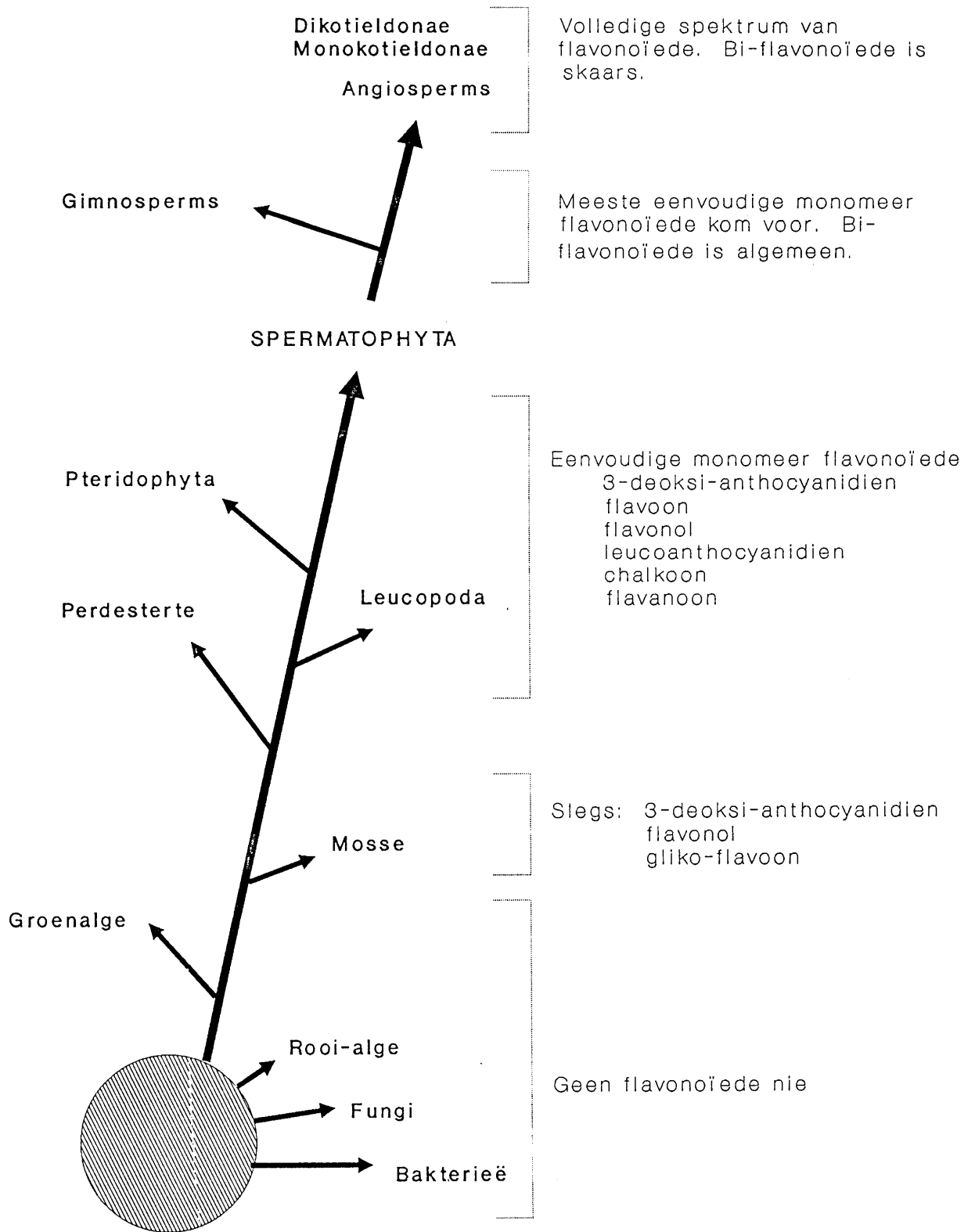
ELLAGITANNIEN



1 . 3 V O O R K O M S E N F U N K S I E V A N F L A V O N O Ï E D E (t a n n i e n) I N P L A N T W E E F S E L

Tannien sowel as enkele nie-tannien flavonoïede akkumuleer en word gestoor in die sentrale selvakuool van ongeskonde plantweefsel (McLeod, 1974 en Salisbury & Ross, 1978). In die vakuool is die tannien nie in kontak met die sitoplasma nie en kan dit nie sitoplasmiese ensieme konjugeer nie. Daar is aanduidings dat vaatweefsel van houtagtige plante relatief meer tannien bevat as enige ander plantweefsel. Nie-tannien flavonoïedverbindinge word in selmembrane en selwande aangetref waar dit die plant teen patogeenindringing beskerm (Salisbury & Ross, 1978; Touze & Esquerré-Tugaye, 1980 en Harborne, 1986). Volgens Zucker (1983) kan gekondenseerde tannien ook op selwande akkumuleer.

Chemiese verdediging deur sekondêre verbindinge, waarvan flavonoïede die belangrikste is, kom grotendeels voor by hoër taksonomiese plantordes (Figuur 2). Flavonoïede ontbreek by bakterieë, virusse, fungi en alge (Harborne, 1967). By hoër plante word 'n groter diversiteit van flavonoïede aangetref as by laer plantordes. Die invloed van flavonoïede in monokotiele plante (veral *Poacea*) op herbivoervoeding word as onbelangrik beskou (McLeod, 1974). Weinig eksperimentele werk aangaande flavonoïede in grasse (*Poacea*) is reeds gedoen. Data is wel beskikbaar vir graansorgum. Die voedingswaarde en aanneemlikheid van dikotiele, houtagtige plantvoedsel vir herbivore word beïnvloed deur die teenwoordigheid van fenole (flavonoïede) in die plantblare (Swain, 1986).



FIGUUR 2: Verspreiding van flavonoïede (fenole) in die planteryk (Harborne, 1967).

Meeste van die kleurpigmente wat in blomme en vrugte voorkom, is flavonoïede (Salisbury & Ross, 1978). Bekende kleure soos oranje, skarlakenrooi ("scarlet"), bloosrooi ("crimson"), malvapers ("mauve"), blou, geel, ivoor en roomkleurig word deur flavanoïede veroorsaak (Harborne, 1967). Die algemeenste anthocyanidien (tannien)-pigmente is pelargonidien (pienk, rooi en oranje), cyanidien (bloosrooi en persrooi ["magenta"]) en delphinidien (pers en blou). Blomkleure dien as lokmiddel van voëls, skoenlappers, motte, bye en vlieë om blombestuiwing en saadverspreiding te bewerkstellig. Voëls en vlieë is sensitief vir die rooi en oranje kleure van pelargonidien, terwyl bye sensitief is vir blou (delphinidien), geel en pigmente wat ultraviolet reflekteer. Blomme wat meestal deur wind bestuif word, soos *Poaceae* en ander graangewasse, is gewoonlik onopvallend gekleurd aangesien insek-aanlokking nie essensieel is nie (Swain, 1986). Die onopvallendheid van sulke blomme is as gevolg van die afwesigheid van flavonoïedpigmente (anthocyanidien).

Anthocyanidien (veral pelargonidien) akkumuleer in die skil van baie vrugte namate die vrug ryp word, byvoorbeeld aarbeie, appels, kersies, perskes en appelkose. Die pelargonidien (meestal rooi en oranje) dien as 'n aanlokker van vrugtevretende voëls. Die voëls benut die vrugte en stel die saad bloot vir verspreiding (Harborne, 1967 en Salisbury & Ross, 1978). Meestal word die saad deur die voël ingesluk en dan weer in 'n ander lokaliteit gedefekteer, aangesien 'n voël se spysverteringskanaal dit nie kan verteer nie.

Vrugte soos piesangs is ryk aan tannien solank die vrug groen is, maar met rypwording bind die tannien aan die selwande en die vrug word smaaklik. Die onmaaklikheid wat met die eet van groen

piesangs ervaar word, is as gevolg van tanniene wat in die benutter se mond met speekselensieme presipiteer (adstringeer). Adstringering is 'n bitter, vrank smaak (Hoofstuk 1.6). Onsmaklikheid van groen vrugte gee die vrug kans om ryp te word en sy saad ten volle te ontwikkel alvorens dit deur 'n herbivoor benut word. Die plant verseker so dat sy saad in 'n reprodktiewe vorm versprei word (Swain, 1977 & 1986 en Ozawa et al., 1987). Baie sade se saadskedes bevat hoë konsentrasies tannien wat die saad teen patogene-infeksie beskerm.

Tannien bewerkstellig stadige afbraak en verrotting van blaarafval deur mikrobiële grondorganismes, deurdat dit die ensiematiese-aktiwiteit van grondorganismes inhibeer. Tannien-proteïenpresipitasie in blaarweefsel veroorsaak dus stadige vrystelling van die blaar se stikstofreserwes (geïnkorporeer in proteïen) in die grond in. Hierdie geleidelike vrystelling bevoordeel die plant wat die stikstof weer deur sy wortels absorbeer vir hergebruik. Vinnige vrystelling sou tydelike akkumulasie van stikstof in die grond veroorsaak waarna dit vinnig uit die grond sal uitloog. Omdat plante dit nie eenmalig kan opneem nie sal dit dan vir hergebruik verlore gaan (Swain, 1977 & 1986; Salisbury & Ross, 1978 en Zucker, 1983).

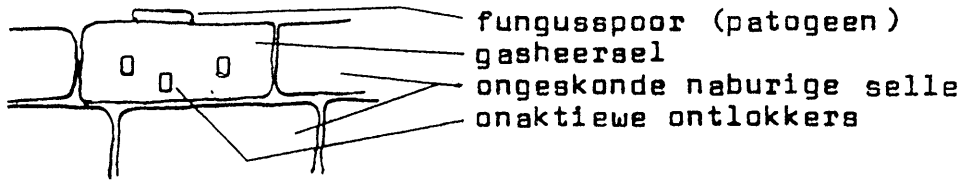
Sommige flavonoïede is groei-inhibeerders wat die plantgroeihormoon, IAA (indoolasynsuur) tydens fototropisme van aktief-groeiende plantweefsel dekonstrueer (Harborne, 1967). Anthocyanidien beskerm ook die plant teen ultravioletbestraling (Salisbury & Ross, 1978), terwyl leucoanthocyanidien ook belangrik is vir industriële vervaardiging van wyn, tee en kakao. Flavoon kom voor in die meeste sitrusvrugte, en flavoon in die meeste monokotiele graangewasse (Harborne, 1967).

Beskerming teen patogene is sekerlik dié belangrikste funksie van flavonoïede vir plante. Antifungiale, antivirus en antibakteriële flavonoïede staan bekend as **fitoaleksiene** (Swain, 1986). Inhibering van patogene deur fitoaleksiene vind plaas in dooie geïnfekteerde gasheer-plantselle. Patogene val die plantweefsel-gasheersel aan en beskadig die selwand. Die gasheersel stel bepaalde ontlokkers vry wat na naburige ongeskonde plantselle diffundeer. In reaksie op die ontlokkers, stel die gasheersel (reeds dood) en die naburige ongeskonde selle, gestoorde fitoaleksiene vry. Produksie van nuwe fitoaleksien word terselfdertyd gestimuleer (Hillis, 1958 en Bailey, 1980). Die fitoaleksiene diffundeer na die dooie gasheersel, akkumuleer daar en beveg die patogeen deur inhibering van sy groei-aktiwiteit (Figuur 3).

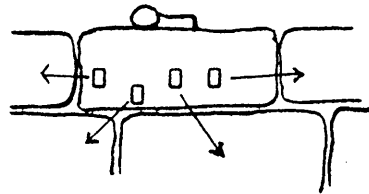
Antiliggame van fungusselle word deur fitoaleksiene in die plantweefselgasheersel geïnaktiveer. Inaktivering is die inhibering van die patogeen se ekstrasellulêre hidrolase ensieme (Swain, 1977). Hidrolase ensieme tree op as ontbinder van die gasheerplantseel, tot voordeel van die fungus (Touze & Esquerré-Tugaye, 1980). Belangrike fitoaleksiene is anthocyanidien, flavonol, flavoon en iso-flavoon (Salisbury & Ross, 1978 en Swain, 1986).

Steroïede, glikosied-derivate, en glikoproteïen kom voor as bouwstowwe van selwande en selmembrane. Glikosied-derivate veroorsaak hartsametrekking by invertebraatherbivore (Salisbury & Ross, 1978) terwyl glikoproteïen die patogeen se afbrekingsensieme inhibeer (Touze & Esquerré-Tugaye, 1980). Gallotannien (gestoor in selvakuool) tree allelopaties op deur die groei van patogene in die nabyheid van die gasheerplant te inhibeer. Sekere kourmarien-derivate word ook gesintetiseer in reaksie op parasitisme.

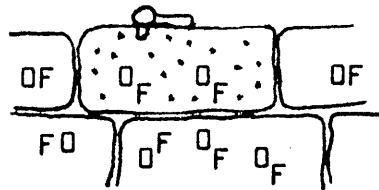
PATOGEEEN INFEKTEER DIE GASHEERPLANTSEL



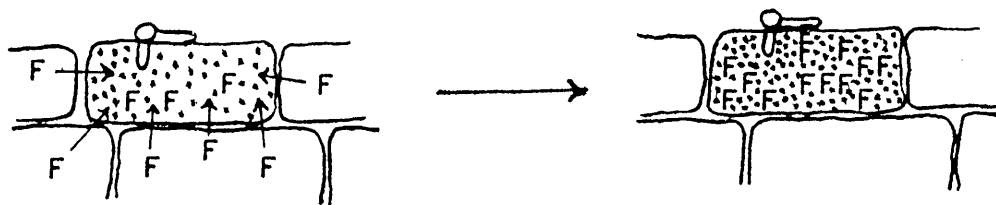
ONTLOKKERS WORD VRYGESTEL



FITOALEKSIENE (F) WORD VRYGESTEL EN GEPRODUSEER IN REAKSIE OP DIE ONTLOKKERS



FITOALEKSIENE DIFFUNDEER NA GASHEERSEL EN AKKUMULEER DAAR. PATOGEEEN SE GROEI WORD GEÏNHIBEER



FIGUUR 3: Skematiese voorstelling van die betrokkenheid van bepaalde ontlokkers in plantselle in reaksie op patogeeninfeksie (Bailey, 1980).

Gekondenseerde tannien wat tydens infeksie geproduseer en vrygestel word, presipiteer met die plantsel se sellulose en proteïne. Dit beteken 'n stikstofverlies vir die patogeen (Zucker, 1983). Hidroliseerbare tannien daarenteen inhibeer sellulase-verteringsensieme van patogeniese insekherbivore (McLeod, 1974; Rhoades & Cates, 1976 en Zucker, 1983).

Flavonoïede beskik ook oor die vermoë om gevaarlike oksidasie-induserende metale soos koper en yster in plante te bind, en die toksiese reaksie-aktiwiteit van dié metale te inhibeer (Swain, 1986).

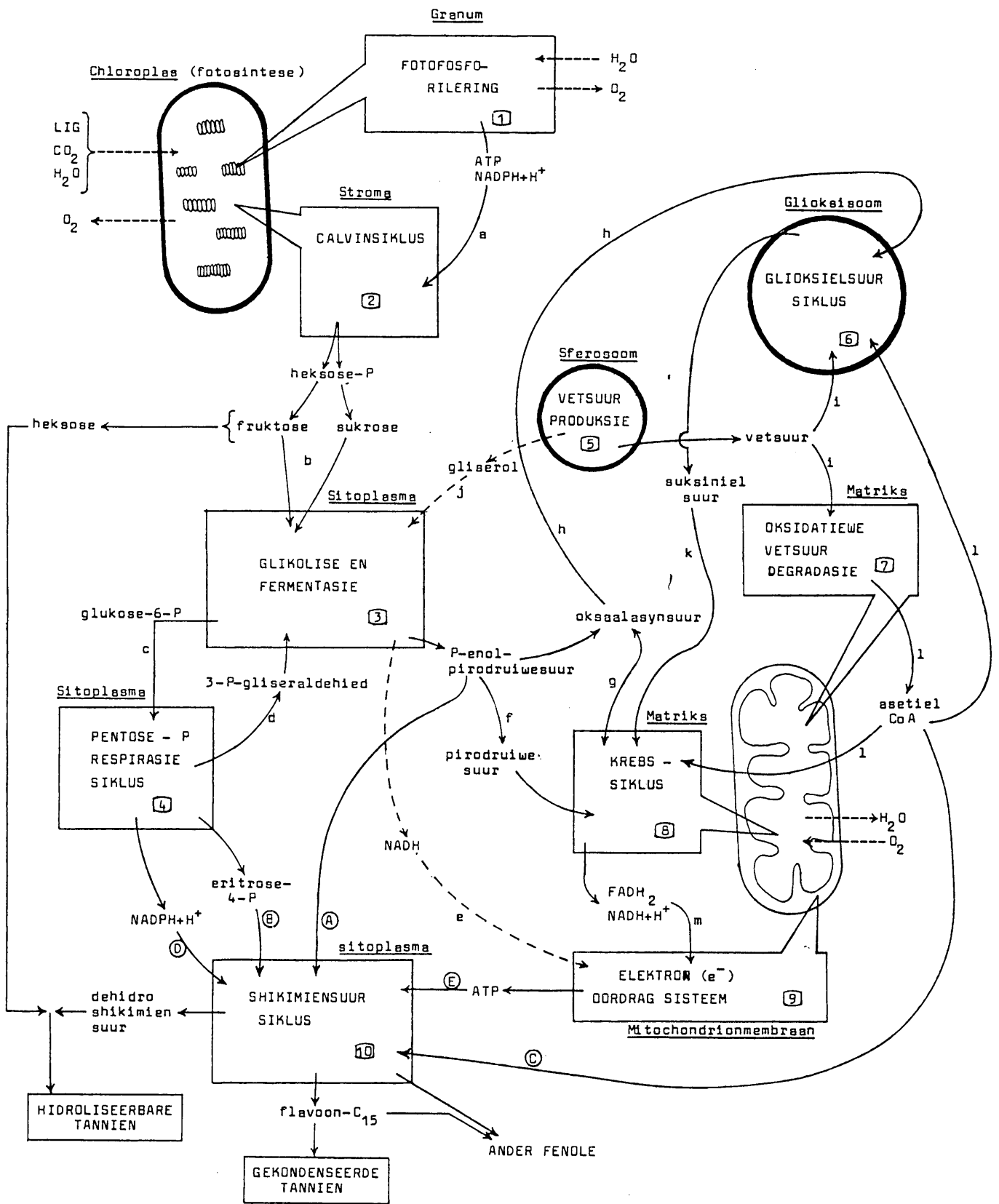
⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ---ooOoo--- ⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ⌘

1 . 4 F L A V O N O Ï E D B I O S I N T E S E

Flavonoïedbiosintese is een van die mees komplekse sinteseprosesse bekend. Die volgende siklusse wat in die lewende vegetatiewe plantsel funksioneer (Figuur 4) maak almal deel uit van flavonoïedbiosintese (Sien ook BYLAAG 2):

- 1) *Fotofosforilering,*
- 2) *Calvinsiklus,*
- 3) *Glikolise- en fermentasiesiklus,*
- 4) *Pentose-fosfaat-respirasiesiklus,*
- 5) *Vetsuurproduksie in die sferosoom,*
- 6) *Glioksielsuursiklus,*
- 7) *Oksidatiewe vetsuurdegradasie in die mitochondrion,*
- 8) *Krebs-siklus,*
- 9) *Elektronoordragsisteam van die mitochondrionmembrane en*
- 10) *Shikimiensuursiklus.*

Chemiese aktiveerders soos byvoorbeeld etileen (geproduseer tydens selbeskadiging van aangrensende selle), stimuleer die globale flavonoïedbiosintese-proses. Meestal bewerkstellig die stimulant 'n verhoging in konsentrasie van sekere chemiese agente betrokke by een of meer van die siklusse. Konsentrasieverhoging van 'n agent binne 'n spesifieke siklus veroorsaak verhoogde aktiwiteit van die siklus. 'n Groter konsentrasie van die siklus se eindprodukte word dan geproduseer. Weens konsentrasiever-skille sal die eindprodukte na die opeenvolgende siklusse diffundeer en 'n verhoogde aktiwiteit van laasgenoemde veroorsaak. Die gevolg is 'n kettingreaksie van verhoogde aktiwiteit deur al die siklusse. Die kettingreaksie van flavonoïedbiosintese is 'n eenrigtingreaksie beginnende by twee gesamentlike



FIGUUR 4: Skematiese voorstelling van die geïntegreerde fisiologiese plantprosesse wat deel uitmaak van flavonoïed-biosintese. Sien BYLAAG 2 vir verdere uiteensetting.

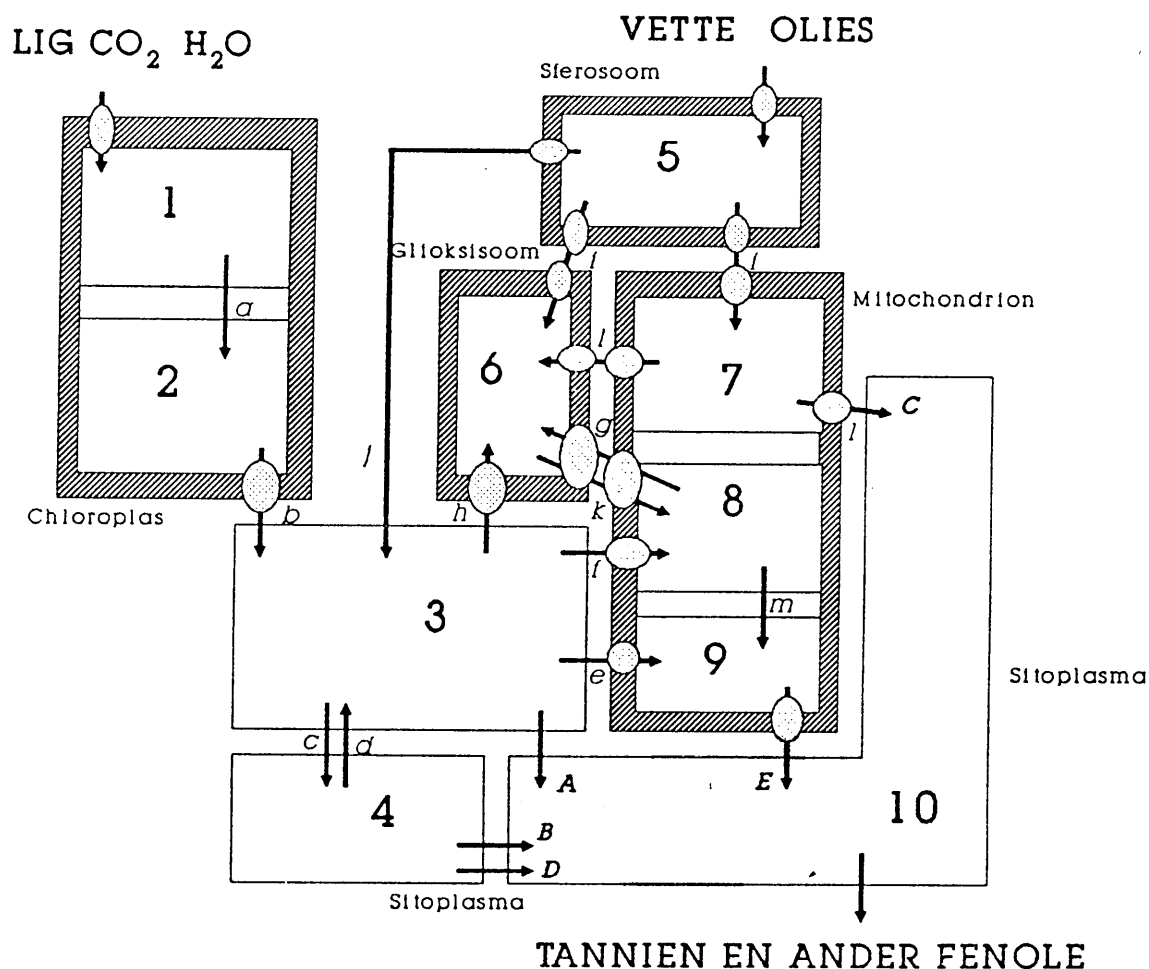
beginpunte naamlik fotofosforilering (Stap 1, Figuur 5) en vetsuurproduksie (Stap 5, Figuur 5). Die shikimiensuursiklus (Stap 10, Figuur 5) vorm die eindpunt van die ketting. Flavonoïede word tydens die shikimiensuursiklus gekonstrueer. Die ander siklusse in die kettingreaksie dra by tot produksie van boustowwe wat nodig is vir die konstruering. Enige stimulasie wat verhoogde aktiwiteit in die ketting veroorsaak (byvoorbeeld etileen in Figuur 5), sal dus verhoogde flavonoïedproduksie tot gevolg hê, mits die plant oor genoeg bykomende eksterne boustowwe vir elke siklus beskik. Wonding van aartappelweefsel het die aktiwiteit van lipoksigenase, peroksidase en polifenolase, in die aangrensende onbeskadigde selle, oor sewe dae laat styg (Figuur 6a). Met patogene infeksie is verhoogde aktiwiteit van bogenoemde ensieme tot drie weke na beskadiging in die aangrensende onbeskadigde selle gehandhaaf (Figuur 6b), (Galliard, 1978).

Twee tipes tannien naamlik **hidroliseerbare** en **gekondenseerde** tannien word deur bogenoemde flavonoïedbiosintese-proses gesintetiseer.

Gekondenseerde tannien is di-, tri-, of polimere van flavanol (Figuur 7). Dit word verdeel in twee tipes: flavaan-3-ole (die leucoanthocyanidene) en flavaan-3,4-diole (die proanthocyanidene). Sien ook Hoofstuk 1.2.

Proanthocyanidien is di-, tri- of polimere van anthocyanidien en/of catechin. Suurhidrolise kan proanthocyanidien weer tot sy onderskeie monomeriese eenhede ontbind.

Leucoanthocyanidien is dimere van flavanol en gehidroliseerde catechin. Deur suurhidrolise kan dit weer tot monomeriese



VERSKEIELENDE PLANTSELPROSESSE BETROKKE BY FLAVONOÏEDBIOSINTESE

- 1) - Fotofosforilase; 2) - Calvinsiklus; 3) - Glikolise;
 4) - Pentose-P-respirasiesiklus; 5) - Vetsuurproduksie;
 6) - Glioksielsuursiklus; 7) - Vetsuurdegradasie;
 8) - Krebs-siklus; 9) - Elektronoordragsisteem;
 10) - Shikimiensuursiklus.

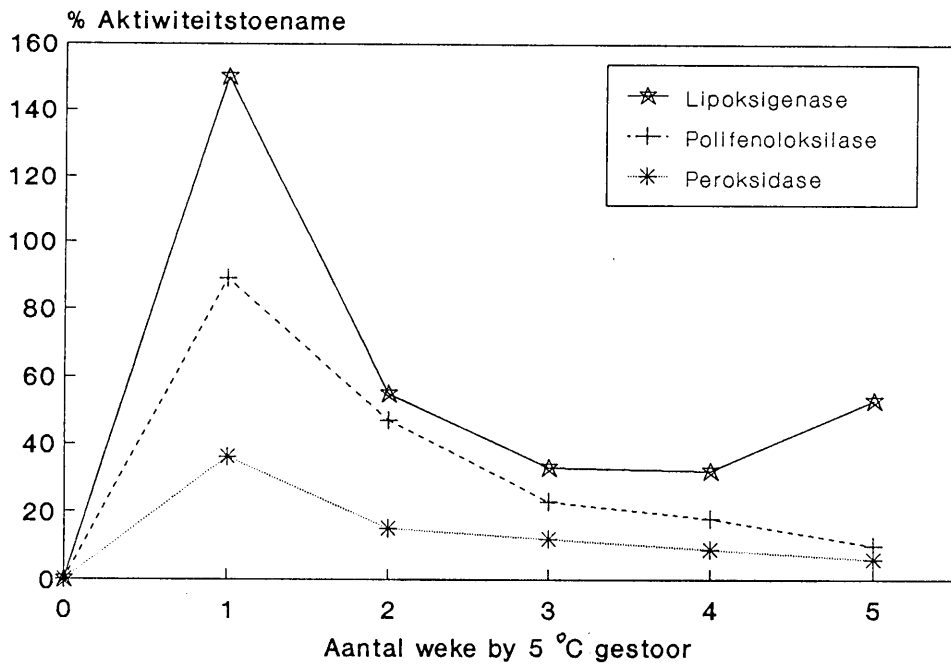
CHEMIESE AGENTE

- a) - $ATP + NADPH + H^+$; b) - Heksose-P; c) - Glukose-6-P;
 d) - 3-P-gliserinaldehyd; e) - $NADH$; f) - Pirodruiwesuur;
 g/h) - Oksaalasynsuur; i) - Vetsuur; j) - Gliserol;
 k) - Suksinielsuur; l) - Asetiel-Co A; m) - $FADH_2 + NADH + H^+$.

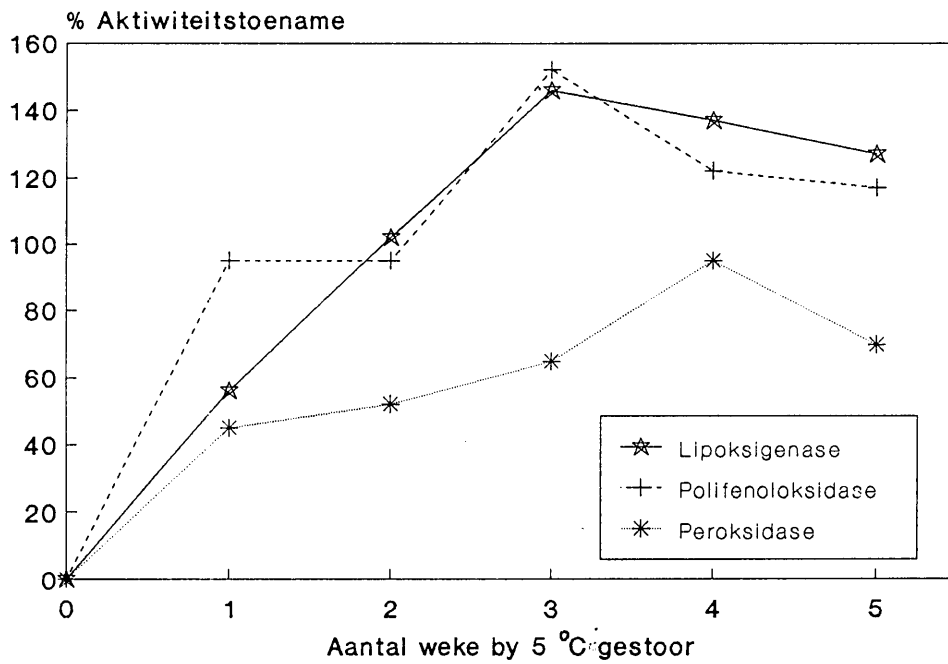
VOORLOPER-AGENTE VAN FLAVANOÏEDSINTESE

- A) - P-enol-pirodruiwesuur; B) - eritrose-4-P;
 C) - Asetiel-Co A; D) - $NADPH + H^+$; E) - ATP .

FIGUUR 5: Uitbeelding van lokaliteite ($\rightarrow \text{pomp} \leftarrow$) binne die fotosintese-proses waar verhoogde etileenkonsentrasie membraandeurlaatbaarheid verhoog en gevolglik flavonoïedbiosintese-tempo versnel.

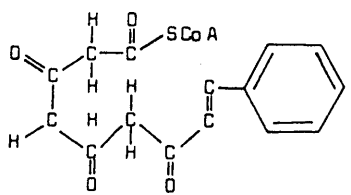


A

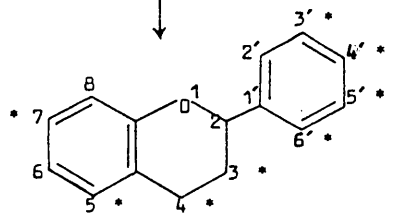


B

FIGUUR 6: Verandering van ensiemaktiwiteit in aangrensende, onbeskadigde selle rondom A) meganies gewonde en B) virusgeïnfekteerde, aartappelweefsel selle (Galliard, 1978).



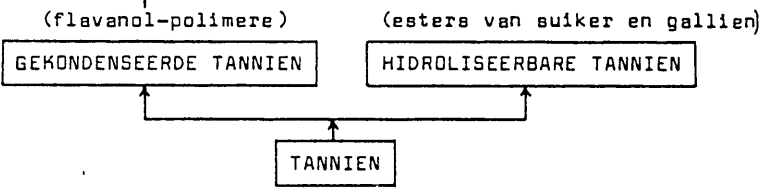
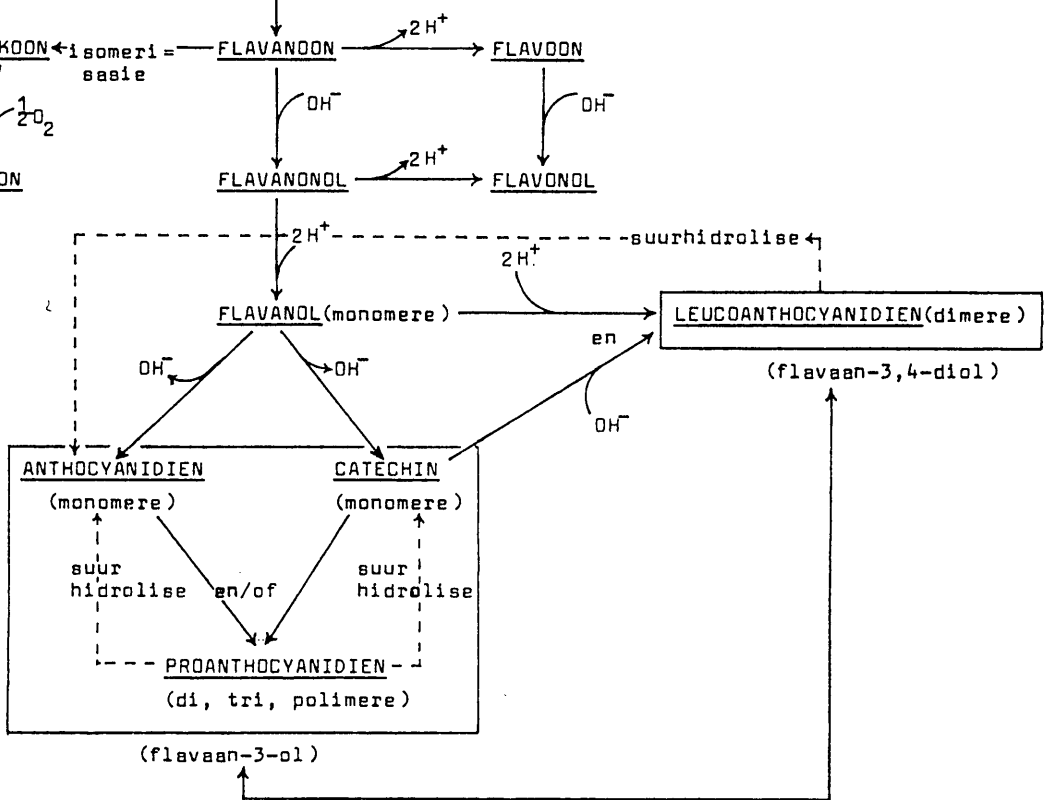
C₁₅ - INTERMEDIËR



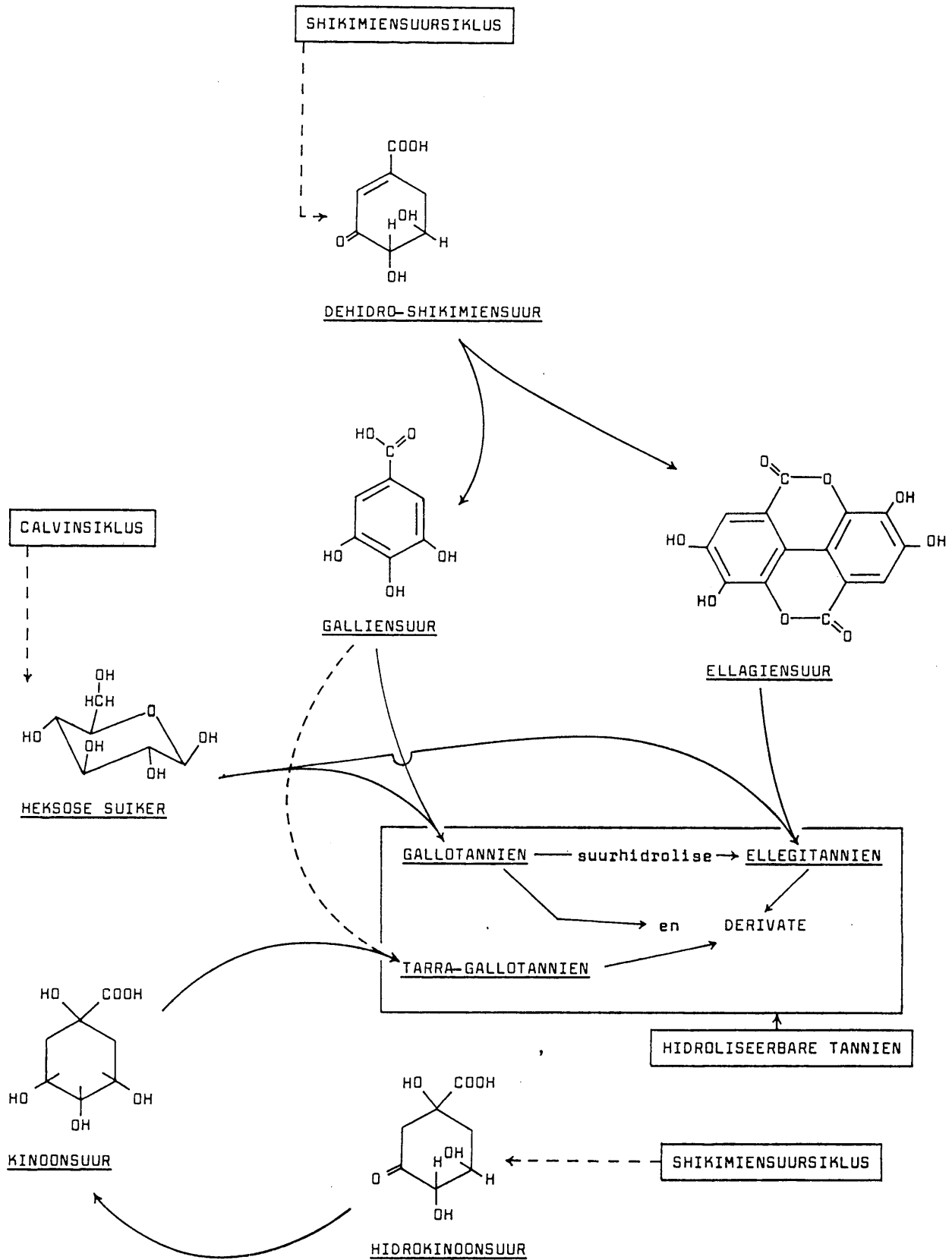
* Posities van hidroksiel en derivaat aanhegting.
 -OH op C³ = flavaan-3-ol
 -OH op C³, C⁴ = flavaan-3,4-diol

FLAFAAN - C₁₅

CHALKOON ← isomerisatie
 ISOFLAVOON ← arielmigrasie
 AUROON



FIGUUR 7: Skematiese voorstelling van die biosintese van gekondenseerde tannien en biogenese van flavonoïede en tannien. Geissman & Hinreiner (1952a/b); Harborne (1967); Sarkar et al. (1976) en Rhoades & Woollorton (1978).



FIGUUR 8: Voorstelling van die biosintese van hidroliseerbare tannien vanaf die shikimiensuursiklus tydens fotosintese.

anthocyanidiene ontbind word. Die struktuurformules is reeds in Hoofstuk 1.2 beskryf.

Hidroliseerbare tannien is verbindings van fenolkarbonielsure soos galliensuur en ellagiensuur met heksosesuikers (Figuur 8). Albei die sure word deur die shikimiensuursiklus geproduseer, terwyl die suikers vanaf die Calvinsiklus afkomstig is. Hidroliseerbare tannien word in drie tipes verdeel, naamlik gallo-tannien, ellagitannien en tarra-gallotannien. Kinoonsuur in plaas van suiker (vanaf shikimiensuursiklus) koppel met galliensuur om tarra-gallotannien te vorm. Sien ook Hoofstuk 1.2.

⊗ ⊗ ⊗ ⊗ ⊗ ⊗ ⊗ ⊗ ⊗ ---ooOoo--- ⊗ ⊗ ⊗ ⊗ ⊗ ⊗ ⊗ ⊗

1 . 5 E T I L E E N S I N T E S E

Die evolusie van etileen en etaan as gesintetiseerde produk van beskadigde plantweefsel is lank reeds bekend, maar die biogenese van hierdie produkte kan nog nie ten volle verklaar word nie. Galliard (1978) is van mening dat die hoeveelheid etaan geproduseer in beskadigde plantselle proporsioneel is tot die getal selle wat beskadig is. Etileenproduksie is weer proporsioneel tot die getal onbeskadigde selle aangrensend aan die beskadigde sel/le. Etaanproduksie is hiervolgens 'n funksie van beskadigde plantselle, terwyl etileensintese 'n tipiese selbeskadigings-respons is.

Alle vegetatiewe plantweefsel is in staat om etileen as normale metaboliet te sintetiseer (Burg, 1965 en Williamson, 1950). Etileen is betrokke by die regulering van verskeie fenologiese ontwikkelingsprosesse van die plant soos rypwording van vrugte, veroudering van blomme, afsnoering van verouderde blare en groei in akwatiese plante (Salisbury & Ross, 1978; Yang & Pratt, 1978 en Boller & Kende, 1980). Etileen word ook geproduseer wanneer die plant onderwerp word aan spanning (veroorzaak deur fisiese wonding/beskadiging), droogte en versuiping (Burg, 1965; Salisbury & Ross, 1978 en Yang & Pratt, 1978). Dit wil sê enige vorm van versteuring van plantselle lei tot verhoogde etileen-sintese.

Onbeskadigde plantblare produseer normaalweg slegs klein hoeveelhede etileen wat plantspesiespesifiek is (Williamson, 1950). Plantwortels produseer relatief min etileen in vergelyking met die res van die plant. Die stingelnodusse produseer meer etileen as stingelinternodusse, terwyl meristematiëse weefsel in die

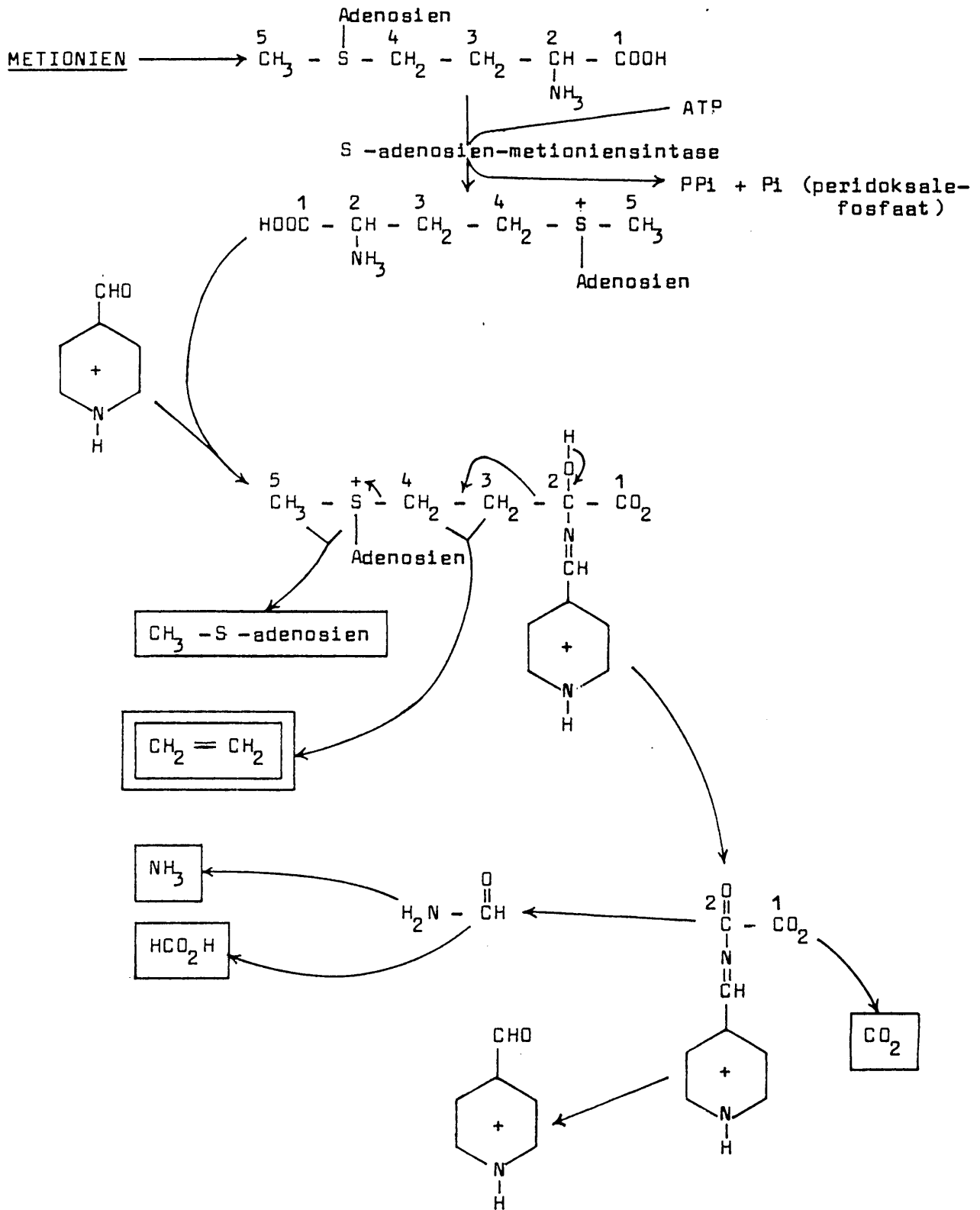
apeks van stingelgroeipunte die meeste etileen in die plant produseer (Salisbury & Ross, 1978).

Dit word algemeen aanvaar dat metionien die voorganger is van etileensintese. S-adenosiel-metionien tree op as intermediêre tussenganger in die omskakeling van metionien na etileen (Fowden *et al.*, 1967; Salisbury & Ross, 1978; Yang & Pratt, 1978 en Boller & Kende, 1980), (Figuur 9). Volgens Boller & Kende (1980) kan 1-aminosiel-klopropaan-1-karboksielsuur (AKK) ook as tussenganger optree. Die ensiem AKK-sintase reguleer dan etileensintese-aktiwiteit. Boller & Kende (1980) het gevind dat AKK-sintese-aktiwiteit laag was in vars gesnyde tamatieweefsel, maar drievoudig toegeneem het na 20 min en tienvoudig na 40 min, waarna dit konstant gebly het.

Burg (1965) het 'n etileentoename gevind by appels wat in segmente gesny is. In die eerste 15 min het die etileen met 550 % toegeneem. Na 60 min het dit weer gedaal tot byna die normale konsentrasie, waarna 'n sekondêre respons ingetree het en die etileenkonsentrasie met 400 % toegeneem het. Na 4 uur is 'n ekwilibrium bereik wat vir 'n paar dae gehandhaaf is alvorens dit weer teruggekeer het na normaal.

Tydsduur na beskadiging (min)	0	30	60	90	----->
$\mu\text{mol.g}^{-1}.\text{uur}^{-1}$ etileen gesintetiseer	0,2	1,3	0,4	2,0	Plat af tot 'n konstante

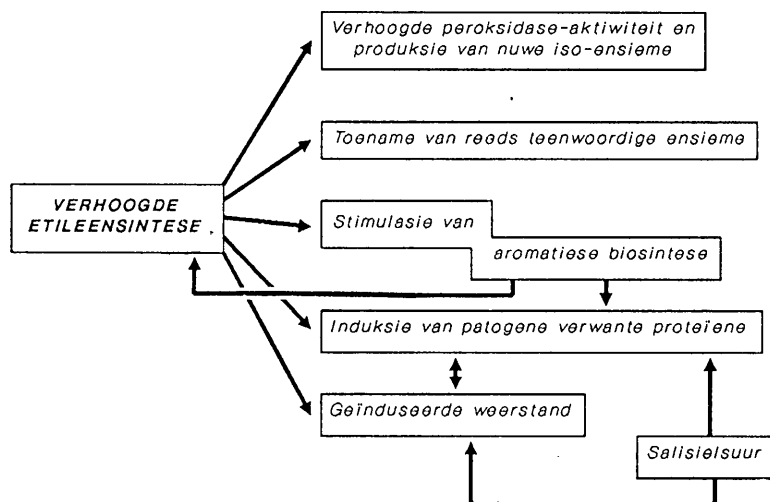
Verhoogde etileensintese-aktiwiteit is 'n respons op selbeskadiging en duur slegs vir solank die sel lewendig bly. By af-



FIGUUR 9: Voorgestelde meganisme van sintese van etileen vanaf metionien met S-adenosiel-metionien as tussenganger. Weergegee deur Fowden et al. (1967); Pratt & Goeschl (1969); Salisbury & Ross (1978) en Yang & Pratt (1978).

sterwing van die sel kom alle sintese-aktiwiteit tot 'n stilstand (Williamson, 1950). Volgens Burg (1965) neem etileensintese-aktiwiteit af by temperature hoër as 20 °C, en kan etileen nie sintetiseer by temperature hoër as 30 °C nie.

Shain & Hillis (1972) het gevind dat *Pinus radiata*-bome betreklik groot hoeveelhede etileen produseer in respons op aanvalle van *Sirex noctilio*-insekte. Terselfdertyd is groter hoeveelhede fenole teen 'n vinniger tempo in dieselfde bome geproduseer. Volgens Van Loon (1980) is verhoogde etileenvlakke direk verantwoordelik vir 'n toename in peroksidase-aktiwiteit, die produksie van nuwe iso-ensieme, en 'n toename van reeds teenwoordige ensieme in versteurde plantweefsel. Etileen stimuleer ook die biosintese van aromatiere ringverbindings en gepaardgaande proteïensintese vanaf fenielpropanoïed:



Salisielsuur kan self ook biosintese van aromatiere ringverbindings en proteïensintese stimuleer. Van Loon (1980) beklemtoon dat etileensintese net in omliggende onbeskadigde selle plaasvind en nie in dooie of beskadigde gasheerplantselle nie. Die

etileengas kan deur enkele van die omliggende sellae diffundeer en biosintese in aangrensende selle stimuleer alvorens dit die blaar verlaat en in die atmosfeer vrygestel word.

⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ---ooOoo--- ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠

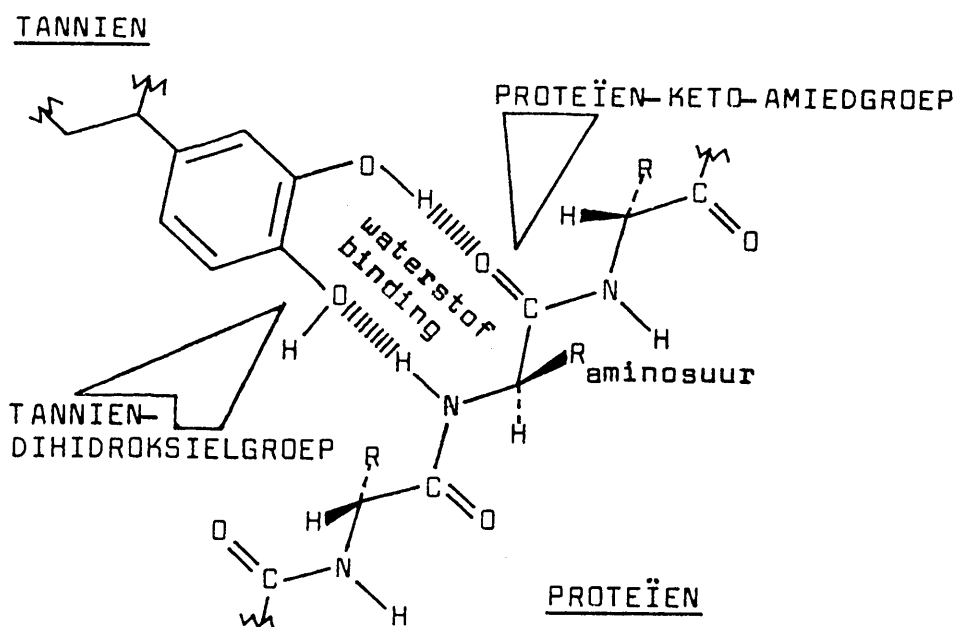
1 . 6 T A N N I E N P R E S I P I T A S I E M E T P R O T E Ï E N (A D S T R I N G E R I N G)

Tannien kan drie tipes bindings ondergaan: 1) H-binding, 2)ioonbinding of verestering (kovaalent, Van der Waal-kragte of hidrofobies) en 3) oksidatiewe binding (Gustavson, 1954; McLeod, 1974; Zucker, 1983; Hagerman & Klucher, 1986 en Haslam & Lilley, 1986). Tannien-proteïenkompleksering vind plaas deur middel van waterstof (H)-kruisbinding tussen die hidroksielkoppelpunte van tannien en die keto-amied (karboniel)-groepe van proteïen, Figuur 10, (Haslam, 1974; Daiber, 1975; Hagerman & Butler, 1981; McManus *et al.*, 1981; Zucker, 1983 en Haslam & Lilley, 1986).

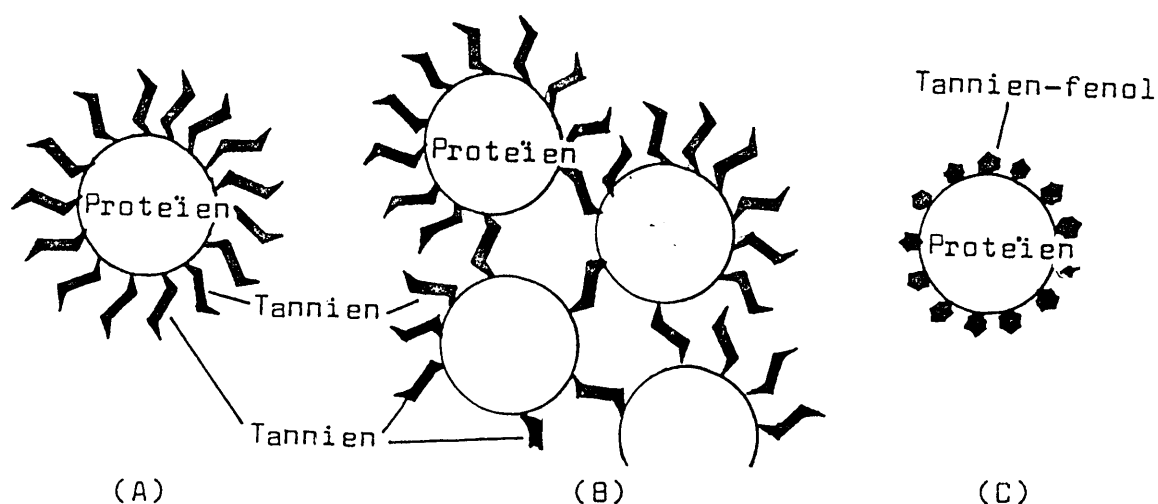
Die waterstofbinding tussen gekondenseerde tannien en proteïen is meestal geïoniseerd, maar nie vir hidroliseerbare tannien nie (Zucker, 1983). As gevolg hiervan is **gekondenseerde tannien-proteïenpresipitaat meer stabiel as hidroliseerbare tannienpresipitaat** en dus moeiliker ontbindbaar. Hidroliseerbare tannienmolekule wat oor 'n galloëielketting beskik kan verskillende proteïenmolekule onderling kruisbind (Figuur 11).

Tannien se affiniteit vir proteïen word bepaal deur:

- 1) die molekulêremassa en -struktuur van die fenool (tipe tannien),
- 2) die molekulêre-struktuurkonfigurasie van die fenool (dit wil sê die hoeveelheid di-hidroksielgroepe wat H-binding kan ondergaan),
- 3) die tipe proteïen,
- 4) die vermoë van die tannienmolekule om te ioniseer,
- 5) die konsentrasie tannien teenwoordig, en
- 6) die teenwoordigheid van opgeloste Na, K, Ma, en/of Ca-katione in die rumen (dit verhoog presipitering), (Gustavson, 1949; Goldstein & Swain, 1963; Haslam, 1974; McLeod, 1974;



FIGUUR 10: Voorstelling van 'n waterstof (H-)-binding tussen 'n tannienmolekule en 'n proteïen.



- A - Polifenole, lae proteïenkonsentrasie
- B - Polifenole, hoë proteïenkonsentrasie
- C - Eenvoudige fenole, hoë proteïenkonsentrasie

FIGUUR 11: Voorstelling van proteïenpresipitasie deur fenole (McManus et al., 1981).

Swain, 1977; Hagerman & Butler, 1981; Zucker, 1983; Martin et al., 1985; McManus et al., 1985; Asquith & Butler, 1986 en Haslam & Lilley, 1986).

In afwesigheid van die regte proteïentipe kan tannien met stysel, sellulose, alkaloïede, gelatien, pektien, lignien, nukleïensure en koolhidrate presipiteer (Swain, 1977; Hagerman & Butler, 1980a & 1981; Zucker, 1983 en Ozawa et al., 1987). Hidroliseerbare tannien vorm minder stabiele presipitate met proteïen as gekondenseerde tannien (Goldstein & Swain, 1965; Swain, 1977 en Zucker, 1983), (Tabel 1).

Maksimum adstringering word verkry met tannientipes met 'n molekulêremassa van 300 tot 500, soms tot so groot as 700 (Goldstein & Swain, 1963). Fenole met kleiner molekulêremassas, asook monomeriese boustowwe van tannien is te klein om H-kruisbindings met proteïen te vorm en word nie as adstringerend beskou nie. Groot gepolimeriseerde tannien (molekulêremassa 700 tot > 40 000) is òf onoplosbaar, òf te groot om tussen die proteïenhelikse in te pas, en kan nie met proteïen presipiteer nie.

Proteïene is polimere wat meestal deur intermolekulêre H-bindings in helikse opgedraai is. Om 'n proteïen te kan presipiteer moet 'n tannien al die H-bindings, verantwoordelik vir die heliks, kan opbreek. Dit kan slegs plaasvind indien daar 'n tannien-di-hidroksielkoppelpunt vir elke H-binding van die proteïenheliks teenwoordig is. 'n Proteïen sal nie presipiteer alvorens genoeg tannien-di-hidroksielkoppelpunte teenwoordig is om die hele heliks eenmalig te ontkoppel nie. 'n **Drumpelhoeveelheid tannienmolekule is dus nodig voordat proteïenpresipitasie kan plaasvind** (Bate-Smith, 1973a; Haslam, 1974; Asquith & Butler, 1985 en McManus et al., 1985).

TABEL 1: Vermoë van hidroliseerbare en gekondenseerde tannien om proteïen te presipiteer (Goldstein & Swain, 1965).

Presipitasievermoë gemeet as relatiewe adstringering

Hidroliseerbare tannien	Gekondenseerde tannien	Proteïen-polimeer
71	24	ADH
59	50	Peroksidase
58	20	Katalase

'n Tannien met baie di-hidroksielkoppelpunte (soos hidroliseerbare tannien), kan by 'n laer konsentrasie met proteïen presipiteer as tanniene met min koppelpunte (soos gekondenseerde tannien). Intermediêre gekondenseerde tannienmolekule is di- of trimere (soms polimere) met twee of drie koppelpunte per molekule, terwyl hidroliseerbare tannien polimere is met drie tot vyf koppelpunte (Haslam, 1974). Hidroliseerbare tannien het dus 'n geringe hoër affiniteit vir proteïen as gekondenseerde tannien (Hagerman & Klucher, 1986).

Geïsoleerde fenool-eenhede soos die inter-galloïelgroepe van die galloïelketting van hidroliseerbare tannien kan nie deelneem aan presipitasie nie (Haslam, 1974 en Haslam & Lilley, 1986). Die lengte van die galloïelketting verhoog dus nie die hidroliseerbare tannien se presipitasievermoë nie. Tabel 2 gee die adstringeringswaardes wat Bate-Smith (1973b) verkry het vir 'n paar proanthocyanidiene (gekondenseerde tannien) met skaapserumalbumien.

Volgens Tabel 2 verhoog 'n toename in die aantal di-hidroksielkoppelpunte tannien se adstringeringsvermoë. Dit kan slegs tot

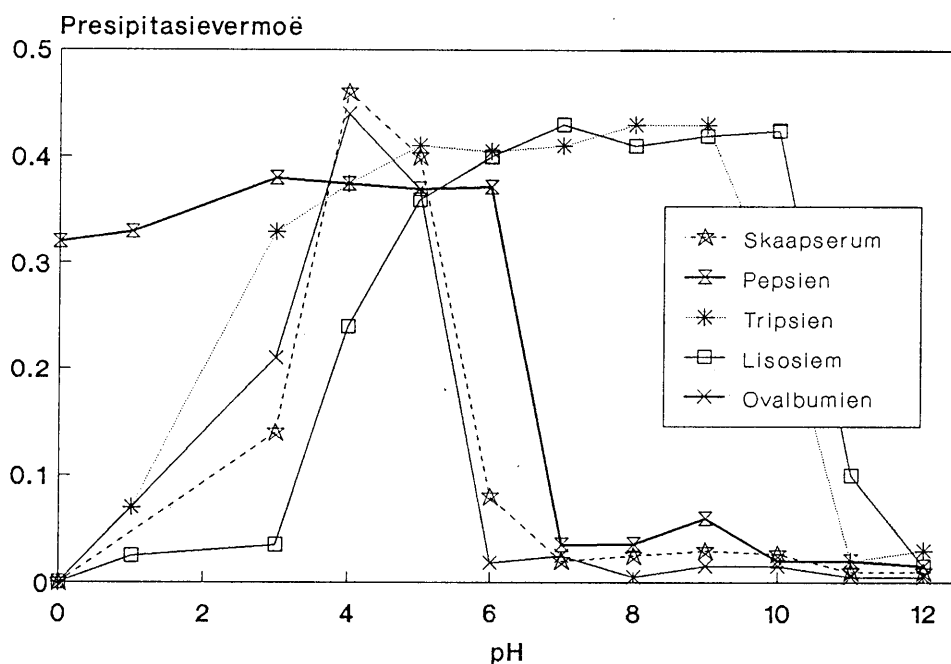
TABEL 2: Relatiewe adstringeringswaardes vir proanthocyanidien verkry met skaapserum-albumien (Bate-Smith, 1973b).

Proanthocyanidien	Aantal dihidroksiel koppelpunte	Relatiewe adstringering met skaapserum-albumien
B ₂ dimere	2	0,10
B ₁ B ₂ B ₄ dimere	2	0,12
D ₁ D ₂ trimere	3	0,27
Tetramere	4	0,40
Groter oligomere	meer as 4	0,50

'n sekere maksimum verhoog waarna die molekule te groot word vir presipitasie (reeds bespreek). Volgens Hagerman & Butler (1981) presipiteer sterk-gedraaide, kompakte, globulêre proteïene soos ribonuklease A, sitochroom C, lisosieme en mioglobien, swakker met tannien as proteïen met los konfugurasiestrukture, byvoorbeeld skaapserum-albumien en histoon-F1. Prolienryke proteïen (belangrikste komponent van speeksel) en polimere asook poli-aminosure het hoë affiniteite vir tannienpresipitering weens die groot areas van hul los-gedraaide of kollageenhelikse. Poli-aminosure (soos poli-hidroksiprolien en poli-proliel-glikosiel-proliën) se bindingsvermoë met tannien word benadeel deur inter-ketting-H-binding van karbonielsure.

Omdat tannien se affiniteit ten opsigte van proteïen spesifiek is vir die tipe proteïen, kan dit gebeur dat proanthocyanidien een tipe proteïen sal presipiteer ten spyte van die teenwoordigheid van ander tipes (Hagerman & Butler, 1981).

Tannien-proteïenpresipitering word minimaal beïnvloed deur pH. Goldstein & Swain (1965), McLeod (1974), Hagerman & Butler



FIGUUR 12: Mate van presipitasie van verskeie proteïene deur gekondenseerde tannien, as 'n funksie van pH-gehalte, (Hagerman & Butler, 1978).

(1978), Zucker (1983) en McManus *et al.* (1985) is dit almal eens dat gekondenseerde tannien-proteïenpresipitasie onafhanklik is van pH tussen 2 en 7, maar dat dit afneem by pH > 8 (Figuur 12). Maksimum presipitering geskied by pH van 4 tot 6. Volgens Hagerman & Klucher (1986) is hidrofobiese tannienbinding onafhanklik van pH. Hidroliseerbare tannien-proteïenpresipitasie vind grootliks plaas by pH van 3 tot 4, en neem af by pH > 5.

Met oksidatiewe toestande en relatief hoë pH (5 tot 7) is bindings gewoonlik permanent en die presipitaat moeilik ontbindbaar. By toestande anders as genoemde, vind H-binding, Van der Waal-binding of hidrofobiese binding normaalweg plaas, wat nie-permanente, omkeerbare presipitate lewer wat dan weer in die

spysverteringskanaal ontbind kan word (Haslam & Lilley, 1986).

Stowwe soos kafeïensuur, 50 % ureumoplossing en polivinielpirolidien kan beide gekondenseerde en hidroliseerbare tannien-proteïenpresipitate ontbind. Hierdie ontbinding is nie van veel belang vir blaarvreters nie, aangesien kafeïensuur en ureum (wat self toksies vir die dier is) by inname deur die dier gedetoksifiseer word, waarna dit nie meer tannienpresipitate kan ontbind nie.

Presipitering van tannien met proteïen tydens voeding het dus 'n voedingsverlies vir blaarvreters tot gevolg (Hoofstuk 1.7).

⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ---ooOoo--- ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠

1 . 7 D I E M O O N T L I K E W E R K I N G E N I N T E R A K S I E S V A N T A N N I E N O P D I E H E R K O U E R

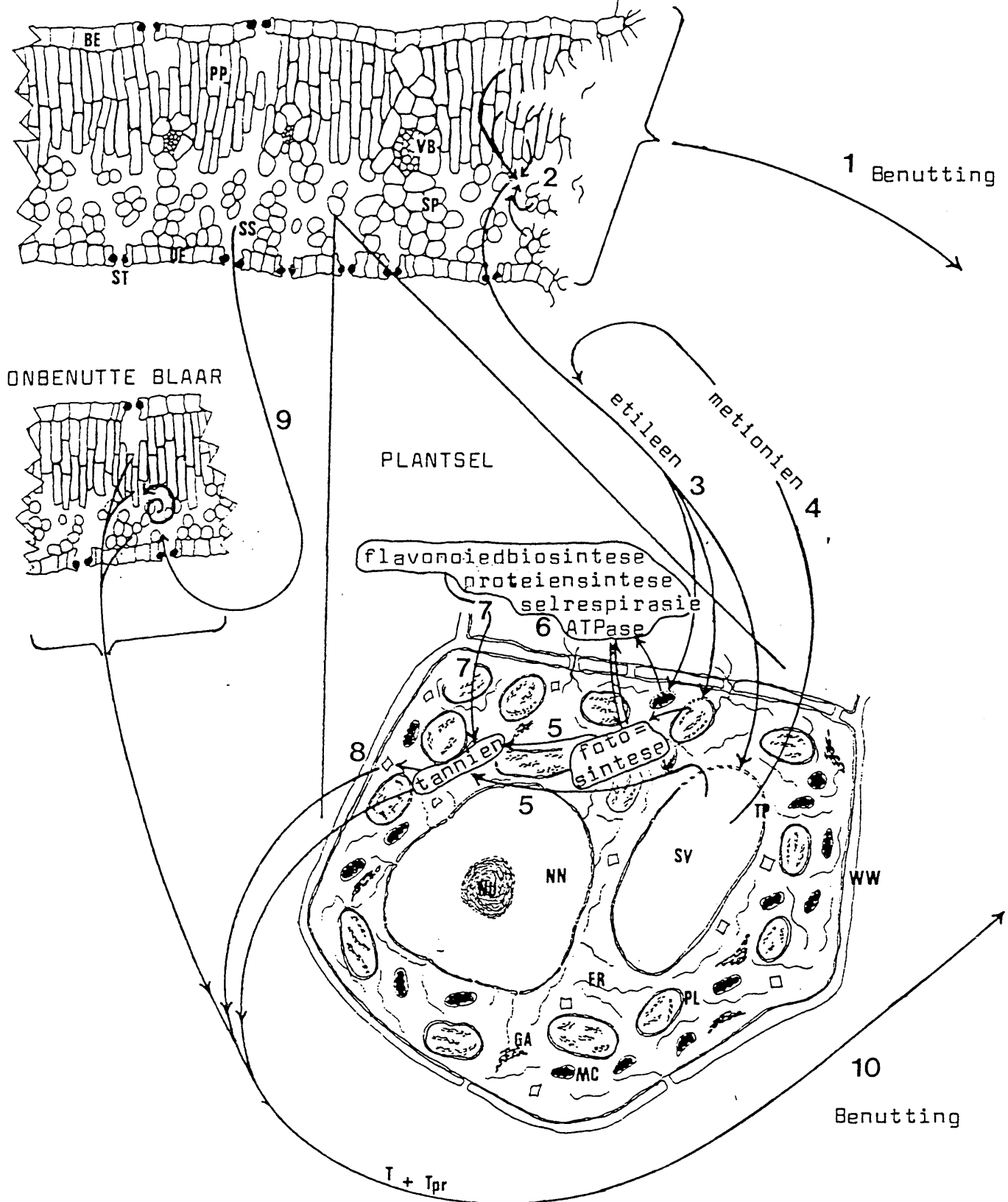
Sedert die bekendstelling van tannien as 'n chemiese verdedigingsagent wat plantweefsel teen herbivoorbenuiting beskerm, het die werking van tannien en die toksiteit daarvan op die herbivoor baie aandag geniet. Omdat die proses van tannienaktiwiteit nog nie in geheel in die literatuur weergegee is nie, is die eksperimentele data van talle plantfisioloë en biochemici in hierdie oorsig saamgevoeg. Die mees waarskynlike meganisme van werking en aktiwiteit van tannien ten opsigte van ruminantherbivore word skematies in Figuur 13 voorgestel.

Vervolgens 'n omskrywing van die skema in Figuur 13 (nommering in die teks stem ooreen met die figuur):

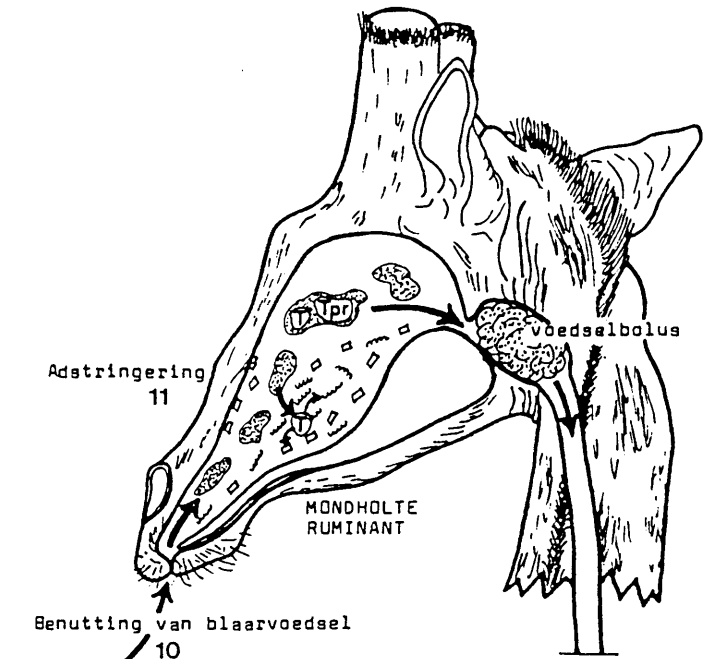
(1) Benutting van boom- en/of struikblare deur blaarvreter veroorsaak beskadiging of wonding van blaarweefsel. Mesofil- en vaatweefsel selle word gebreek en gedekonstrueer en deur die dier as voedsel ingeneem. Die herkouer bekom sy energie deur die blaarweefselproteïene en -koolhidrate in sy spysverteringskanaal te verteer en metaboliseer.

In normale onbeskadigde plantselle kom chemiese ontlokkers voor wat in 'n onaktiewe toestand in die selle verkeer (Hillis, 1958 en Bailey, 1980). Met beskadiging van blaarweefsel selle word die bepalende ontlokkers vanuit die gewonde selle vrygestel (Hoofstuk 1.3). Die vrygestelde ontlokkers stimuleer flavonoïedbiosintese in die naasliggende, onbeskadigde blaarselle. Flavonoïede wat gevolglik gesintetiseer word, diffundeer terug na die gewonde

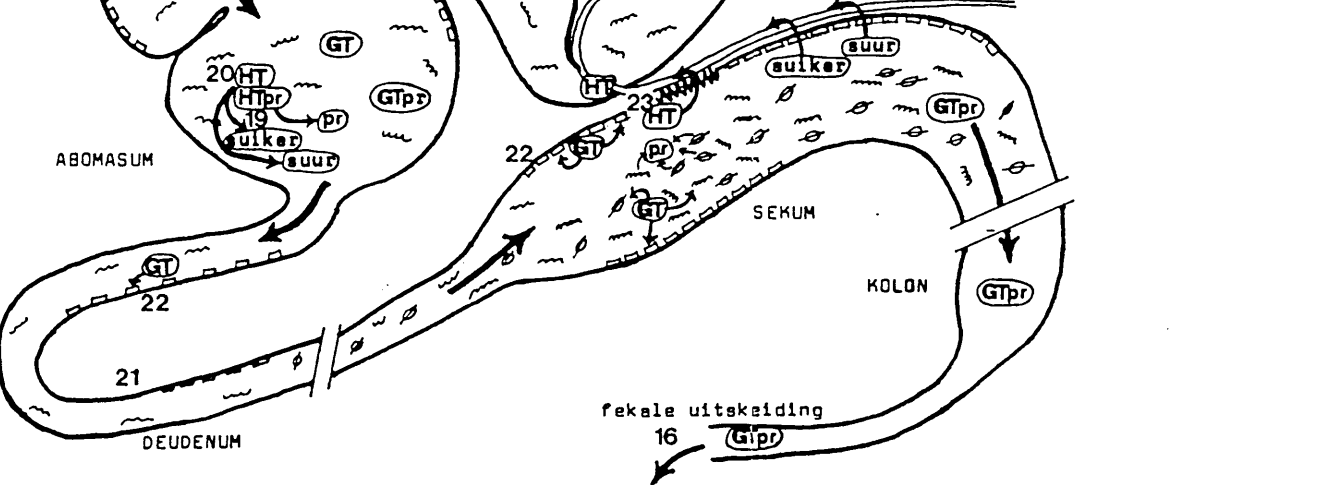
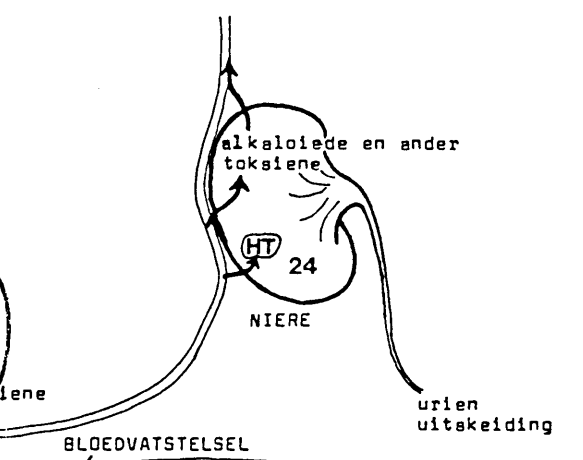
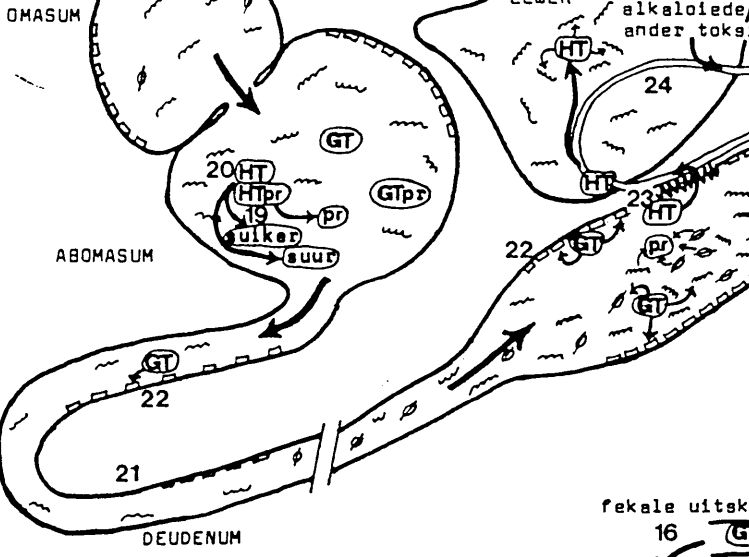
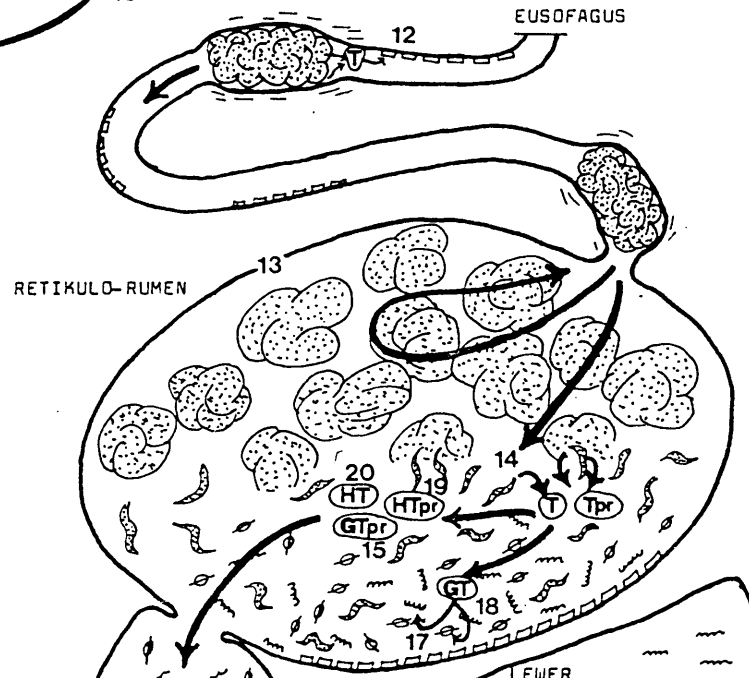
DEURSNIT VAN 'n BLAAR (benutte, blaarweefsel)



FIGUUR 13: Skematiese voorstelling van die meganisme van tannienkonsentrasieverhoging in benutte/beskadigde blaarweefsel; en die meganisme van moontlike werking en moontlike effek van verhoogde tannienkonsentrasie op die herkouer se spysverteringsfisiologie. (Sien teks vir bespreking).



- BE Boonste epidermisselle
- OE Onderste epidermisselle
- PP Palisade parenchiemselle
- SP Spons parenchiemselle
- VB Vaatbondel
- SS Intrasubstomale holtes
- ST Stomaporie
- WW Selwand
- GA Golgiapparaat
- ER Endoplasmieseretikulum
- NN Nukleus
- NU Nukleolus
- SV Sentrale selvakuool
- TP Tonoplas
- PL Chloroplaste en ander plastiedes
- MC Mitochondrion
- T Tannien
- Tpr Tannien-proteienpresipitaat
- GT Gekondenseerde tannien (ongepresipiteer)
- GTpr Gekondenseerde tannien-proteienpresipitaat
- HT Hidroliseerbare tannien (ongepresipiteer)
- HTpr Hidroliseerbare tannien-proteienpresipitaat
- pr Proteien wat vry voorkom
- ▨ Mukoproteien
- ~ Verteringsensieme
- ☙ Mikrobiële flora
- ☉ Grootte on-geherkoude plantvoedsel
- ☪ Fyn geherkoude plantvoedsel

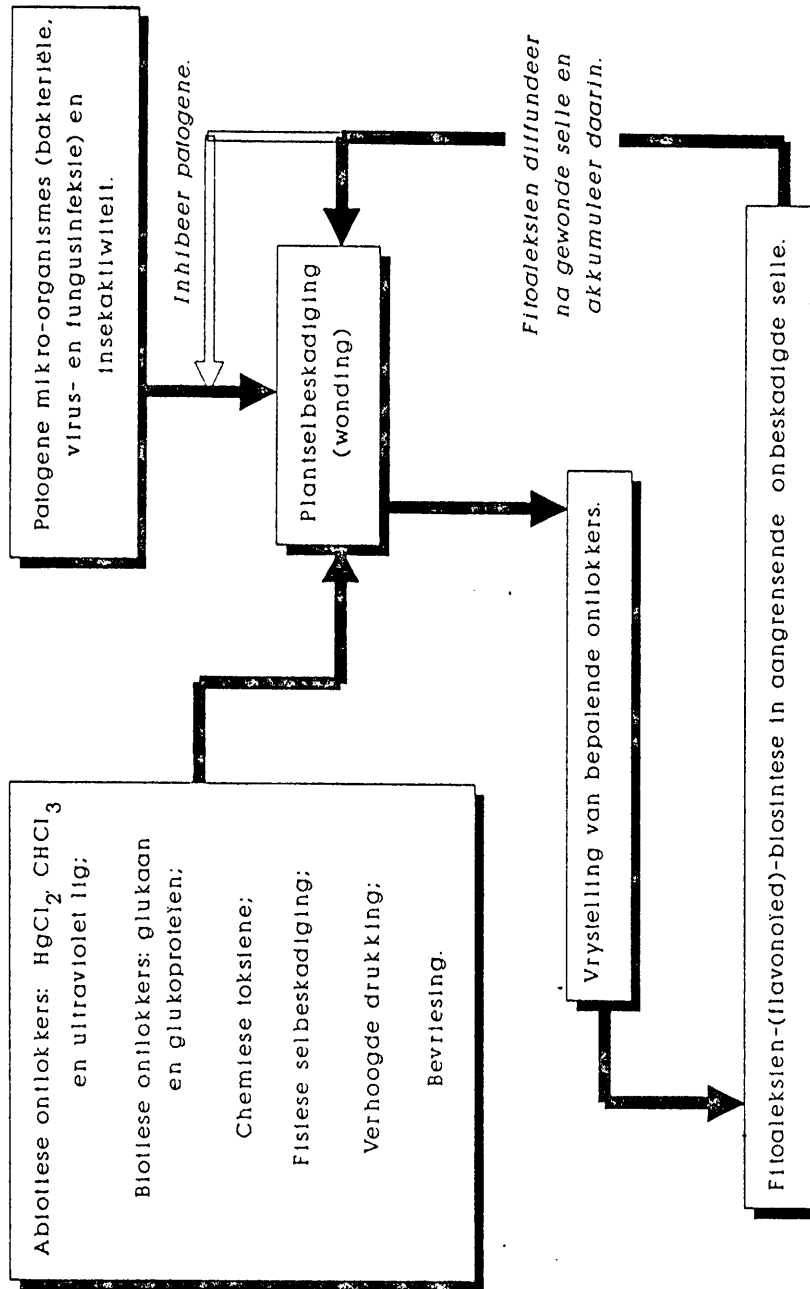


selle, akkumuleer daar en beskerm die beskadigde, ontblote blaarselle teen bakteriële en virusinfeksie (Figuur 14). Die meeste van die fitoaleksiene (gesintetiseerde flavonoïede wat toksies inwerk op patogene mikro-organismes) is monomeriese of eenvoudige fenole wat deur die herkouer se spysverteringsensieme afgebreek en gedetoksifiseer word (Hackett, 1986).

(2) Tydens die vrystelling van bepaalde ontlokkers word etileen ($H_2C=CH_2$) vanuit die aangrensende onbeskadigde blaarselle vrygestel (Rhoades & Cates, 1976 en Williamson, 1950). Etileen ('n alkeen) kom voor as 'n kleurlose gas by normale atmosferiese druk. Die meganisme van etileenvrystelling bly steeds 'n onverklaarbare proses. Volgens Burg (1965) en Pratt & Goeschl (1969) kan alle lewende vegetatiewe plantselle etileen vrystel tydens beskadiging van aangrensende selle. Volgens Boller & Kende (1980), het aartappels wat in 16 afsonderlike blokkies gesny is, 20 % meer etileen geproduseer binne 2 tot 4 uur na beskadiging. Die etileenkonsentrasie het na 30 min met $1,5 \mu\text{mol.g}^{-1}$ weefsel.uur⁻¹ gestyg. Meristematische apekselle van aktiefgroeiende plantweefsel sintetiseer baie meer etileen tydens beskadiging as verouderde onaktiewe weefsel (Pratt & Goeschl, 1969 en Salisbury & Ross, 1978).

(3) Verhoogde etileenkonsentrasie veroorsaak verhoogde deurlaatbaarheid van mitochondrionmembrane, plastiedmembrane en die tonoplas (Barckhausen, 1978; Kahl, 1978 en Salisbury & Ross, 1978). Volgens Pratt & Goeschl (1969) kan 'n verhoging van 20 dele.milj⁻¹ in etileenkonsentrasie, die deurlaatbaarheid van mitochondrionmembrane verhoog.

(4) Verhoogde tonoplasdeurlaatbaarheid veroorsaak vrystelling



FIGUUR 14: Voorstelling van die meganisme van fitoaleksienakkumulاسie in beskadigde plantweefsel selle (Hillis, 1958; Rhoades & Cates, 1976; Salisbury & Ross, 1978 en Bailey, 1980). Sien ook Figuur 3, p. 21.

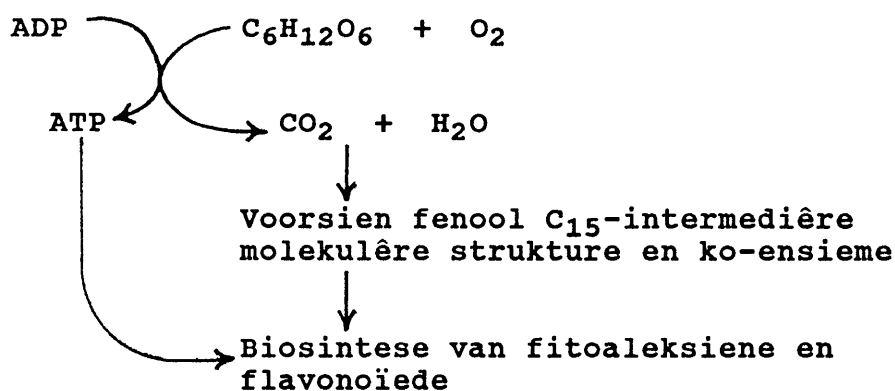
van metionien vanuit die sentrale selvakuool (Salisbury & Ross, 1978). Metionien is 'n boustof van etileensintese (Hoofstuk 1.5) en dus stimuleer etileen sy eie sintese. Dít staan bekend as die outokatalitiese vermoë van etileen.

(5) Gallotannien ('n hidroliseerbare tannien) is 'n groei-inhibeerder wat in gestoorde vorm in die sentrale selvakuool voorkom, waar dit nie met die sel se sitoplasmiese-ensieme kan reageer of dit denatureer nie. Talle flavonoïede akkumuleer en word in die sentrale selvakuool gestoor. Verskeie flavonoïede word tydens fotosintese in die chloroplaste gesintetiseer en akkumuleer in die plastiede (Salisbury & Ross, 1978). Met verhoogde membraan-deurlaatbaarheid word die geakkumuleerde en gestoorde flavonoïede en tanniene in die sitoplasma vrygestel. Fotosintese-aktiwiteit neem toe as gevolg van die verhoogde membraandeurlaatbaarheid (Barckhausen, 1978). Deur verhoogde fotosintese-aktiwiteit word meer fosfo-enolpirodruiwesuur en eritrose-4-P (albei boustowwe van flavonoïedbiosintese) geproduseer. Verhoogde membraandeurlaatbaarheid en gevolglike verhoogde fotosintese-aktiwiteit veroorsaak dus dat die tannienkonsentrasie in beskadigde of benutte blaarweefsel selle toeneem.

Ensieme soos kinnamiensuur-4-hidroksilase en P-koumariensuur-hidroksilase wat in selmembrane voorkom, speel ook 'n rol in flavonoïedbiosintese. Hierdie ensieme word ook as gevolg van bogenoemde etileenwerking in die sel vrygestel (Rhoades & Cates, 1976). Verskeie tanniene wat in die primêre selwandlae voorkom word terselfdertyd, tydens fisiese blaarbeskadiging, in die sel vrygestel (Zucker, 1983).

(6) Verhoogde mitochondrionmembraan-deurlaatbaarheid het ver-

hoogde selrespirasie- en ATPase-aktiwiteit tot gevolg wat verhoogde ATP (adenosien-trifosfaat)-produksie veroorsaak (Pratt & Goeschl, 1969; Hanchey-Bauer, 1978; Salisbury & Ross, 1978 en Uritani & Oba, 1978).



Verhoogde ATPase-aktiwiteit veroorsaak verhoogde sintese van proteïen, glukose-6-fosfaatdehidrogenase, 6-fosfoglukonaat-dehidrogenase, sukrose, fosfogliseromutase, pirodruiwesuurkinase, malaatkinase, vinielalanien, vetsuursintase, RNA-polimerase, peroksidase-ensieme, *trans*-kinnamiensuur-dehidroksilase, tiro sien, polifenooloksidase en fruktosaanhidrolase (Kahl, 1978). Volgens Kahl (1978) het glukose-6-fosfaatdehidrogenase-aktiwiteit in beskadigde patatweefsel, eksperimenteel van $50 \times 10^3 \text{ mol.mg}^{-1} \text{ droë weefsel.min}^{-1}$, tot $100 \times 10^3 \text{ mol.mg}^{-1} \text{ .min}^{-1}$ in een dag toegeneem. Na 2 dae was die aktiwiteit $115 \times 10^3 \text{ mol.mg}^{-1} \text{ .min}^{-1}$ en na 3 dae het dit afgeneem tot $90 \times 10^3 \text{ mol.mg}^{-1} \text{ .min}^{-1}$. Na 4 dae was dit $55 \times 10^3 \text{ mol.mg}^{-1} \text{ .min}^{-1}$.

(7) Glukose-6-P-dehidrogenase en pirodruiwesuurkinase is twee van die belangrikste ensieme betrokke by die voorloperreaksies tot flavonoïedbiosintese (Hoofstuk 1.4). Sintese van hierdie ensieme as gevolg van verhoogde ATPase-aktiwiteit in die mitochondrion lei tot verhoogde flavonoïedbiosintese en gevolglike

verhoging in tannienkonsentrasie van die blaarweefsel. Blootstelling van blaarselle aan bloulig, rooilig, stikstof, fosfaat, swael en lae temperature, lei ook tot hoër anthocyanidienproduksie (Salisbury & Ross, 1978). Stimulasie van flavonoïedbiosintese deur verhoogde etileensintese by lae temperatuur word duidelik gesien in die verkleuring van herfsblare, waar die geel en roesbruin kleure die teenwoordigheid van flavonoïede wat in die blare akkumuleer, aandui (Hoofstuk 1.3).

(8) As gevolg van bogenoemde reaksies en aktiwiteite (Stap 3 tot 7) wat die produk is van verhoogde etileenvrystelling in beskadigde blaarselle, styg tannienkonsentrasie in beide beskadigde en aangrensende onbeskadigde selle tydens benutting deur blaarvreters. Beide gekondenseerde en hidroliseerbare tannien het 'n groot affiniteit vir proteïene. Die tannien presipiteer met die plantsel se vrye proteïene om komplekse makro-molekulêre verbindings te vorm (Gustavson, 1949; Goldstein & Swain, 1965; Bates-Smith, 1973a; Haslam, 1974; McLeod, 1974; Daiber, 1975; Swain, 1977; Hagerman & Butler, 1981; Zucker, 1983 en Asquith & Butler, 1985), (reeds bespreek in Hoofstuk 1.6). Die mate van presipitasie hang af van die tannienkonsentrasie, die tannien se molekulêrestruktuur en -grootte en polariteit asook die proteïentipe teenwoordig. Dit gebeur selde dat al die tannien as proteïenpresipitate in die plantsel voorkom. Proteïen is 'n stikstof- en energiebron vir diere en daarom is dit essensieel dat blaarvreters dit tydens benutting vanuit plantblare moet verkry. Tannien-proteïenpresipitasie is dus nadelig vir herbivore.

(9) Etilen wat as 'n gas vrygestel word, diffundeer van hoë na lae konsentrasie (Pratt & Goeschl, 1969; Leffler, 1973; Lippincott et al., 1977 en Salisbury & Ross, 1978). Hoë etileen-

konsentrasies akkumuleer in die intra-substomale holtes (tussen die mesofil selle) van beskadigde blare. Die holtes is in verbinding met die blaarstomas. As gevolg van konsentrasieverskille met die atmosfeer buite die blaar, diffundeer die etileen deur die stomas en beskadigde blaarselle/wonde uit die blaar uit (Salisbury & Ross, 1978). Die etileen word deur die atmosfeer versprei deur middel van diffusie en lugstroming of wind. S6 kom die etileen in kontak met naburige onbenutte blare van dieselfde en/of naburige bome of struik. Die etileen diffundeer deur die stomas van die onbenutte blare en kom in kontak met die mesofil- en vaatweefsel selle. Stap 3 tot 7 (reeds bespreek) vind vervolgens binne die onbenutte blare plaas en verhoging in tannienkonsentrasie volg. Die effek van etileenstimulasie word dus deur 'n kettingreaksie van blaar tot blaar oorgedra. Die tempo van oordraging hang af van (eie bevinding):

- 1) *intensiteit van benutting,*
- 2) *heersende mikro- en makroklimaat,*
- 3) *boomfenologie,*
- 4) *boomstruktuur en*
- 5) *mate van lugstroming of wind.*

Hierdie faktore bepaal ook die afstand waaroor die kettingreaksie sal plaasvind. Plantegroeidigheid speel ook 'n rol by die afstand van etileenverspreiding. Gasdiffusie van etileen verklaar hoekom een vrot appel in 'n houer die ander appels in dieselfde houer kan laat sleg word (Salisbury & Ross, 1978).

Dit is nog nie bekend hoe die kettingreaksie weer geinhibeer word sodat dit nie *ad infinitum* voortgaan nie. Analises het getoon dat benutte *Acacia nigrescens*-bome se tannienvlakke na 60 uur

weer herstel het.

(10) Met verloop van tyd sal die dier tannien-gepresipiteerde proteïene en hoë konsentrasies vrye tannien inneem as hy in dieselfde omgewing waar die oorspronklike benutting plaasgevind het, aanhou vreet (eie bevinding, tannienanalise). As gevolg hiervan vreet 'n blaarvreter net vir 'n sekere tyd (nie vir 'n onbepaalde tyd nie) aan dieselfde of 'n nabygeleë plant (eie bevinding, benuttingstydskuur). Na verloop van hierdie tydsduur/periode loop die dier weg om ander bome (met minder tannien) verder weg te benut.

(11) Die benutte blare word in die mondholte van ruminantherbivore gedeeltelik deur die molare-gebit fyngekou en in 'n voedselbolus gekompakteer en ingesluk. Die kou-aksie breek of skeur groot hoeveelhede van die blaarweefsel selle. Ongepresipiteerde tannien word só in die mondholte vrygestel en presipiteer met die speekselensieme sowel as die mukoproteïene in die mond. Hierdie presipitasie veroorsaak 'n droë, korrelrige gewaarwording of vransk smaak in die mond, bekend as adstringering (Gustavson, 1949; Goldstein & Swain, 1965; Singleton & Kratzer, 1969 en Hoff & Singleton, 1977). Smeerbaarheid van die mond verlaag tydens presipitasie en 'n droogheid word ervaar (Harborne, 1967 en McLeod, 1974). Dit is dieselfde smaak wat deur die mens ondervind word wanneer groen piesangs of oorryp appels geëet word, òf die vransk smaak van droë rooiwyn. By piesangs polimeriseer die tannien met die selwande namate die vrug ryp word en die piesang word meer smaaklik (Goldstein & Swain, 1963). Ongepresipiteerde tannienmolekule smaak bitter (Singleton & Kratzer, 1969). Hierdie onaangename smaak kan self ervaar word deur geëkstraheerde tannienkristalle op jou tong te plaas. Groot hoe-

veelhede tannien moet dus 'n onsmaklike effek in die blaarvreter se mond tot gevolg hê. Diere wat baie speeksel produseer behoort 'n groter verdraagsaamheid vir hoë tannienkonsentrasies te hê as diere wat min speeksel produseer. Hoe meer speeksel, hoe laer die adstringeringseffek en hoe smaakliker die voedsel vir die dier. Robbins et al. (1987b) stel: "*Herbivores adapted to consume tanniferous forages may defend against allelochemicals by producing salivary proteïns that bind tannins in a highly specific manner. Salivary proteïns that preferentially bind tannins may minimize fecal nitrogen losses by maximizing the efficiency of tannin-binding per unit of proteïn and may reduce the absorption of hydrolyzable tannins and the potential for tannin toxicity. The hypothesis is that ruminants that normally consume tannins (mixed feeders and browsers) will produce saliva that more effectively binds tannins than will grazers*". Eksperimentele werk deur Asquith et al. (1987); Robbins et al. (1987a/b); Austin et al. (1989) en Hofmann (1989) bevestig laasgenoemde hipotese.

Van Hoven (*pers med.*) is tans besig met 'n verdere ondersoek aangaande hierdie aspek op kameelperde en ander ruminante se speekselproduksie.

(12) Die voedselbolus word ingesluk en peristaltiese spiersame-trekking van die esofaguswand laat die bolus afbeweeg in die slukderm tot in die retikulo-rumen. Enkele tanniene word as gevolg van wrywing teen die esofaguswand uit die blaarselle vrygestel. Enkele van hierdie vrygestelde, ongepresipiteerde tanniene presipiteer met die mukoproteïene van die esofagus-epiteel.

(13) Die herkouer se maag bestaan uit vier kompartemente naamlik die rumen, retikulum, omasum en abomasum. Die inhoud in die retikulo-rumen verkeer by 'n gemiddelde pH van $\approx 6,3$. In die omasum is die verteerde voedsel 'n droë medium, omdat alle rumenvloeistof vanuit die omasum teruggeforsier word na die retikulo-rumen. Die abomasum bevat 'n suurmedium (stem ooreen met die maag van die mens) wat ongeskik is vir mikrobiële-aktiwiteit. Voordat die abomasumvloeistof in die intestinum beland, word dit deur gal geneutraliseer om 'n alkaliese medium te verkry. In die retikulo-rumen, intestinum en sekum, kom 'n verskeidenheid bakterieë en protozoa voor. Die rumenvloeistof vul nie die totale volume van die retikulo-rumen nie. Growwe ongekoude voedselmateriaal dryf bo-op die vloeistof, terwyl fyner herkoude materiaal afsak in die rumen na waar mikrobiële vertering plaasvind. Tydens herkouing van die growwe materiaal word Stap 11 en 12 herhaal. Die herkouer se spysverteringskanaal beskik oor die vermoë om sekondêre toksiese verbindings soos sekere aminosure, mimosien, pirrolizidien, enkele alkaloiëde, kaffeïensuur, cheirolen, gossypol, oksalate, sianogeniese glikosiede en eenvoudige monomeerfenole af te breek en te detoksifiseer (Oh et al., 1967 en Hackett, 1986). Die rumen kan groot hoeveelhede essensiële plantolies en polimeriese fenole soos flavonoïede verdra, maar kan dit nie afbreek nie (Oh et al. 1967). Laasgenoemde stowwe het groot molekulêrestrukture wat nie deur die spysverteringskanaalepiteel geabsorbeer kan word nie en gevolglik gedefekteer word. Sou die deurlaatbaarheid van die epiteel deur chemiese of fisiese beskadiging verhoog word, sal bogenoemde molekule wel geabsorbeer word en dan fisiologies-toksies op die dier inwerk. Nie-tannien-monomeerfenole (afhangend van hul molekulêregrootte) word wel deur die spysverteringskanaalepiteel geabsorbeer (Hackett, 1986). 'n Tekort aan koolhidrate en

stikstof in die rumen lei tot verminderde replisering van mikrobiële flora (Freeland & Janzen, 1974).

(14) Na herkouing kom gepresipiteerde (meeste van die gekondenseerde) sowel as ongepresipiteerde (meeste van die hidroliseerbare) tannien in die rumenvloeistof voor. Gekondenseerde tannien presipiteer by 'n pH van 2 tot 7, terwyl hidroliseerbare tannien by 'n pH van 3 tot 4 presipiteer (Hoofstuk 1.6).

(15) (16) Gekondenseerde tannien-proteïenpresipitate kan nie deur die spysverteringsensieme ontbind word nie en gevolglik beweeg die presipitaat (onverteer) deur die spysverteringskanaal en die proteïene word onverteerd fekaal uitgewerp (McLeod, 1974 en Zucker, 1983).

(17) (18) Ongepresipiteerde, gekondenseerde tannien wat in die rumen beland komplekseer met rumenensieme en inhibeer protease, invertase, sellulase, pektinase en amilase-aktiwiteite. Só word die rumen se vermoë om ongetanniseerde proteïene te verteer, benadeel (Pridham, 1963; Harborne, 1967; Strumeyer & Malin, 1969; McLeod, 1974; Daiber, 1975; Hoff & Singelton, 1977; Swain, 1977; Klocke & Chan, 1982 en Zucker, 1983). Klocke en Chan (1982) het gevind dat met 'n verhoging van 0 tot 3 000 µg gekondenseerde tannien in 2,0 ml *in-vitro* reaksiemengsels van die spysverteringskanaal van *Heliothis zea*-larwes, die protease-aktiwiteit in die monsters van 100 tot 55 % afgeneem het. Met 'n verhoging van 0 tot 10 µg gekondenseerde tannien in 0,8 ml *in-vitro* reaksiemengsels, het die invertase-aktiwiteit van 75 na 15 % afgeneem. Nie-tannien-monomeerfenole wat in plantvoedsel kan voorkom, inhibeer ook mikrobe-aktiwiteit in die rumen (Varel & Jung, 1986). Herkouers is afhanklik van mikrobies om sellulose en

hemisellulose te verteer (Goldstein & Swain, 1965). Hiervolgens sal enige faktor wat die verteerbaarheid van sellulose inhibeer, 'n nadelige effek uitoefen op die verteerbaarheid van plantvoedsel vir herbivore (Cooper & Owen-Smith, 1985). Inhibering van sellulase deur gekondenseerde tannien het 'n nadelige voedingsverlies vir die dier tot gevolg (Goldstein & Swain, 1965). Gustavson (1954), Goldstein & Swain (1965) en Feeny (1969) is dit eens dat gekondenseerde tannien, en nie hidroliseerbare tannien nie, die belangrikste inaktiveerder van rumenensieme is.

(19) (20) Hidroliseerbare tannien-proteïenkompleks (betreklik min weens hoë pH vlak) sowel as ongepresipiteerde hidroliseerbare tannien bly stabiel in die rumen. Die rumenensieme kan nie die verbindings ontbind nie (Cabrera & Martin, 1986). In die suurbevattende abomasum word baie hidroliseerbare tannienpresipitate deur proteolitiese-ensieme ontbind (Goldstein & Swain, 1965; McLeod, 1974 en Zucker, 1983). Dit geskied ten spyte van geskikte pH vir presipitering. Tannase breek die hidroliseerbare tannienmolekule op in galliensuur of ellagiensuur en glukosekomponente (Singleton & Kratzer, 1969; Glick & Joslyn, 1970 en Fox, 1981). Die proteïen word vrygestel vir metaboliese aktiwiteit en die twee onderskeie komponente van die opgebreekte hidroliseerbare tannienmolekule gekataboliseer tot kleiner nientannien fenole wat geabsorbeer word in die bloedstroom (Hackett, 1986). Absorpsie geskied via die duodenumepiteel. Omdat die meeste hidroliseerbare tannienmolekule opgebreek word, het dit nie 'n ernstige nadelige effek op die dier nie. Sou hidroliseerbare en gekondenseerde tannien gesamentlik in groot hoeveelhede via voeding ingeneem word, sal die gekondenseerde tannien protease-aktiwiteit inhibeer. Hidroliseerbare tannien sal onafgebreek bly en gevolglik met proteïene presipiteer. 'n Ander

fenool, floridzien, inhibeer glukose-absorpsie vanaf die duodenum na die bloedstroom (Singleton & Kratzer, 1969).

(21) Weens die groot molekulêrestrukture van gekondenseerde en hidroliseerbare tannien en hul polariteit, kan dit nie deur die spysverteringskanaalepiteel diffundeer nie. Dit is ook die geval met die tannien-proteïenpresipitate (Booth & Bell, 1968; McLeod, 1974 en Zucker, 1983). Indien tannienmolekules heel geabsorbeer sou word, sal dit toksies vir die dier wees (Clarke & Cotchin, 1956), (sien Stap 24).

(22) Gekondenseerde tannien wat ongepresipiteer in die duodenum beland, presipiteer met die mukoproteïene van die epiteel. Hoe groter die tannienkonsentrasie van die blaarvoedsel, hoe meer tannien sal uiteindelik op die duodenumepiteel kompakteer (McLeod, 1974). Die meeste absorpsie van verteerde metaboliese voedingsprodukte vind plaas oor die duodenumepiteel. Gekondenseerde tannien-mukoproteïenpresipitasie verlaag die absorpsievermoë oor dié epiteel. Die dier se kondisie kan afneem weens ondervoeding ten spyte van die feit dat dit voldoende blaarvoedsel inneem (McLeod, 1974). *[Dit is nie seker in hoe 'n mate hierdie proses op die rumenepiteel van toepassing is nie]*

(23) As blaarvreters blare vreet wat groot konsentrasies tannien gesintetiseer het, kan groot hoeveelhede ongepresipiteerde gekondenseerde tannien in die maag en intestinum beland. Tannienmukoproteïenpresipitasie sal dan op die spysverteringskanaalepiteel plaasvind. Die epiteel raak met die verloop van tyd geïrriteerd, tot so 'n mate dat gastritis veroorsaak word. Gevolglik verhoog die deurlaatbaarheid van die epiteel deur verbrokkeling van die weefsel (McLeod, 1974 en Hoff & Singleton,

1977). Beide gekondenseerde en hidroliseerbare tannienmolekules word dan spontaan in die bloedstroom geabsorbeer.

(24) Die meeste flavonoïede is toksies vir die dierlike liggaam (Singleton & Kratzer, 1969 en Hackett, 1986). Hidroliseerbare tannienmolekule inaktiveer die lewerensieme wat verantwoordelik is vir die dier se natuurlike detoksifiseringsmeganisme (McLeod, 1974). Clarke & Cotchin (1956) het bevind dat klein hoeveelhede hidroliseerbare tannien wat direk in die bloedstroom van rotte ingespuut is, ontwrigting van die lewerfunksie veroorsaak het en die diere laat vrek het. Ensieme verantwoordelik vir afbraak van verdowingsmiddels (meestal eenvoudige fenole) en alkaloidede, kom voor in die endoplasmiese-retikulum van lewer- en nierselle. Hierdie ensieme omvorm ongewenste sekondêre chemikalieë in maklik uitskeibare, wateroplosbare produkte met polêre groepe wat ionies is by fisiologiese pH (Freeland & Janzen, 1974 en Hackett, 1986).

Detoksifisering geskied deur twee opeenvolgende prosesse (Singleton & Kratzer, 1969 en Hackett, 1986): **a)** ensiemoksidasie, -reduksie of -hidrolise en **b)** konjugasie met glukose, sulfaatgroepe, metieleters of aminosure. As die toksien 'n OH, COOH, NH₂ of 'n SH-groep bevat kan dit direk proses (b) ondergaan (Singleton & Kratzer, 1969). Die konjugant is minder toksies en maklik uitskeibaar. Effektiwiteit van ensiematiese detoksifisering hang af van die dier se grootte, geslag, ouderdom en seksuele status (Hackett, 1986). Manlike diere het 'n effektiewer detoksifiseringsvermoë as vroulike diere weens hul hoë androgeenvlakke.

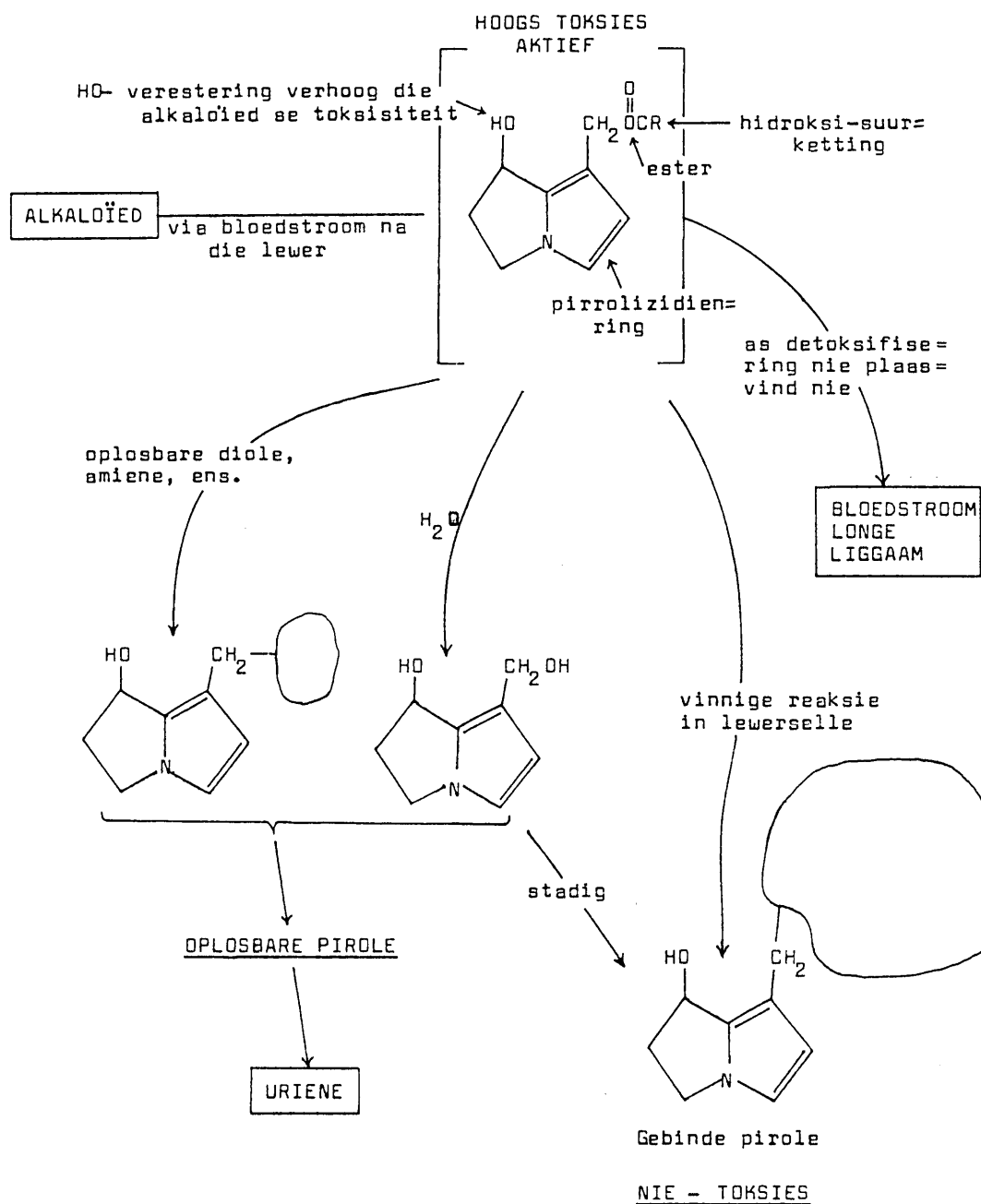
Alkaloidede is van die mees fisiologies-toksiese gifstowwe vir dierlike liggame (Singleton & Kratzer, 1969). Alkaloidekonsen-

trasies van minder as 1 % word in die spysverteringskanaal afgebreek, maar hoër konsentrasies moet deur die lewer gedetoksifiseer word en deur die niere uitgeskei word (Rhoades & Cates, 1976 en Fox, 1981). Figuur 15 toon die meganisme van alkaloid-detoksifisering deur die lewer (Mattocks, 1972).

As hoë tannienkonsentrasies deur die blaarvreter gevreet word, lei dit daartoe dat hidroliseerbare tannien in die bloedstroom beland en die normale detoksifiseringsmeganisme van die lewer en niere belemmer. Alkaloidede, ander sekondêre flavonoïedverbindings en stikstofafvalprodukte kan dan nie effektief gedetoksifiseer word nie en nie deur die niere uitgeskei word nie (Hackett, 1986). Die dier se liggaam word fisiologies vergiftig (Swain, 1977). Die volgende is sekondêre toksiene (flavonoïede) wat normaalweg deur die lewer gedetoksifiseer word: hidrokinoon, salisielsuur, koumarien, bikoumarolsafrool, mirietisien, urushiol, gossypol, phloridzien, tangeretien, hiperisien, psoralen, senosied, tetrahidrokannabinoöl, trematoon, dihidrometistisien, podofillotoksien, retenoon en sommige gekondenseerde tanniene (Singelton & Kratzer, 1969 en Hackett, 1986).

Booth & Bell (1968) het die volgende gewigsveranderinge ten opsigte van rotte se organe gevind nadat die diere 'n dieet met 2 % gekondenseerde tannien gevoer is:

Voeding	Geslag	Gemiddelde orgaangewig (g.100 g ⁻¹ liggaamsgewig, (n = 10))				
		Lewer	Niere	Hart	Milt	Testikels
Geen tannien	Manlik	3,14	0,77	0,19	0,38	1,26
Met tannien	Manlik	3,57	0,77	0,18	0,37	1,18
Geen tannien	Vroulik	3,84	0,70	0,23	0,40	----
Met tannien	Vroulik	3,97	0,67	0,20	0,38	----



FIGUUR 15: Meganisme van afbraak (detoksifisering) van 'n aktiewe toksiese alkaloid (dihidropirrolizien-ester) in die lewer van rotte. Mattocks (1972).

'n Haas wat 2,5 kg geweeg het is met 133 mg.kg⁻¹ liggaamsgewig hidroliseerbare tannien ingespuut. Na 18 uur het die haas gevrek met buitengewoon geswolle lewer en niere (Clarke & Cotchin, 1956). 'n Kalf wat 46,8 kg geweeg het en met 120 mg.kg⁻¹ liggaamsgewig van dieselfde hidroliseerbare tannien ingespuut is, het die volgende dag gevrek. Die lewer was ontkleur en ook geswel. Singelton & Kratzer (1969) het gevind dat 530 mg Fenol, 1 580 mg vanillin, 320 mg hidrokinoon, 680 mg koumarien en 1 460 mg dihidrokoumarien wat per kg liggaamsgewig, onderhuids in rotte ingespuut is, die diere laat vrek het.

OPSOMMEND:

As herkouers voortdurend plantvoedsel sou vreet wat hoë konsentrasies tannien bevat kan die dier se kondisie afneem weens onder andere 'n verlies aan voedingsproteïen. Die verlies word veroorsaak deur:

- a) tannien-proteïenpresipitasie,
- b) oneffektiewe vertering van proteïen in die spysverteringskanaal weens inaktivering van verteringsensieme deur gekondenseerde tannien en
- c) verlaagde absorpsie van verteerde produkte weens verlaagde epiteeldeurlaatbaarheid (veroorzaak deur gekondenseerde tannien-mukoproteïenpresipitasie).

Verswakte liggaamskondisie lei tot verminderde fisiologiese weerstand. Irritasie van die spysverteringskanaal-epiteel lei tot verbrokkeling van die epiteel sodat ongepresipiteerde hidroliseerbare tannienmolekule in die bloedstroom geabsorbeer word. Hidroliseerbare tannien se inwerking op die detoksifiseringsvermoë van die lewer en niere veroorsaak dat die dier deur onafgebreekte alkaloiëde, ander sekondêre flavonoïedverbindinge (toksiene) en stikstofafvalprodukte vergiftig word. Mortaliteit kan volg.

❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ---ooOoo--- ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖

2

STUDIEGEBIED

2 S T U D I E G E B I E D

2 . 1 L I G G I N G

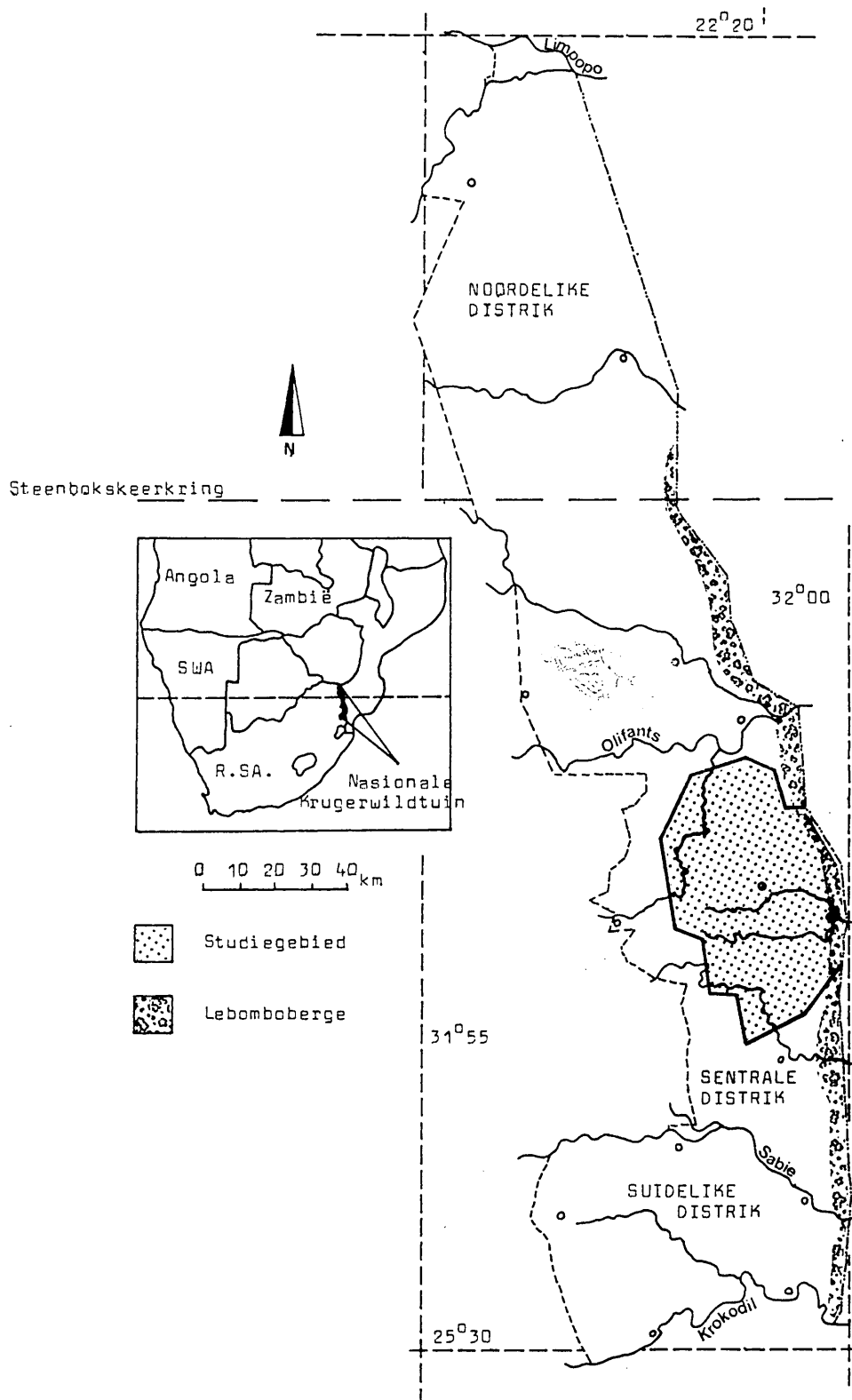
Die studiegebied maak deel uit van die Nasionale Krugerwildtuin wat in die noordoostelike hoek van Transvaal geleë is (Figuur 16). Geografies staan die gebied bekend as die Oos-Transvaalse Laeveld. Die Krugerwildtuin is nagenoeg 19 485 km² groot met 'n totale lengte van 320 km. Dit is noord-suid georiënteer met ruitverwysing; 22°20' tot 25°32' suiderbreedte en 30°53' tot 32°02' oosterlengte.

Soos die res van die Laeveld het die Wildtuin 'n uniforme voorkoms. Die grootste deel is 'n plat of golwende savanneveldtipe wat geleidelik van wes na oos in hoogte daal. Op die oosgrens is die Lebomboberge ('n uitgestrekte, lae bergreeks wat feitlik oor die hele lengte van die grens met Mosambiek strek). Topografiese hoogte wissel tussen 837 m bo seespieël (op 'n bergpiek in die suide) en 122 m (in die Sabierivierbedding). Die grootste gedeelte lê tussen 200 en 500 m bo seevlak.

Ses groot, standhoudende riviere deurkruis die Wildtuin van wes na oos. Hulle is van noord na suid as volg: Limpopo-, Luvuvhu-, Letaba-, Olifants-, Sabie- en Krokodilrivier. Belangrike nie-standhoudende riviere is die Shisha-, Phongolo-, Shingwidzi-, Tsende-, Timbavati-, Nwanedzi-, Sweni-, Nwaswitsontso- en Mbyamitirivier. Laasgenoemde riviere vloei slegs na swaar reënbuie, andersins is hulle stilstaande met droë sandbeddings en verspreide waterkuile.

Die grootste gedeelte van die Wildtuin is met wildwerende omheining toegespan wat grootskaalse migrasie van diere in en uit die Wildtuin verhoed.

Vir veldbestuurdoeleindes is die Wildtuin in vier geografiese



FIGUUR 16: Geografiese ligging van die Nasionale Krugerwildtuin en die ingeslote studiegebied.

streke verdeel: 1) **Noordelike distrik** tussen die Limpopo- en die Letabarivier, 2) **Noord-sentrale distrik** tussen die Letaba- en die Olifantsrivier, 3) **Suid-sentrale distrik** tussen die Olifants- en die Sabierivier en 4) **Suidelike distrik** tussen die Sabie- en die Krokodilrivier (Figuur 16).

Die studiegebied val binne die suid-sentrale distrik van 5 616 km², waarvan die studiegebied 2 365 km² (236 500 ha) uitmaak. Dit is 42,1 % van die totale oppervlakte van dié distrik. Tydens die studie was die totale kameelperdbevolking in die Wildtuin \approx 5 580 diere waarvan \approx 3 730 (66,0 %) in die suid-sentrale distrik voorgekom het; syfers is volgens die 1986-lugsensusverslag van die Parkeraad.

Die studiegebied strek oor 33 veldbestuurbrandblokke van die Parkeraad wat elk deur een of ander tipe pad omgrens word. Dit sluit toeristepaaie, brandpaaie en kleiner veldpaadjies in, wat vinnige en maklike toegang tot enige lokaliteit binne die studiegebied verleen het. Die topografie is van so 'n aard dat, behalwe in die Lebomboberge en enkele granietskoppies, die hele studiegebied met 'n vierwielaangedrewe voertuig deurkruis kon word. Kameelperde kon dus maklik opgespoor en vir lang periodes ononderbroke agtervolg word.

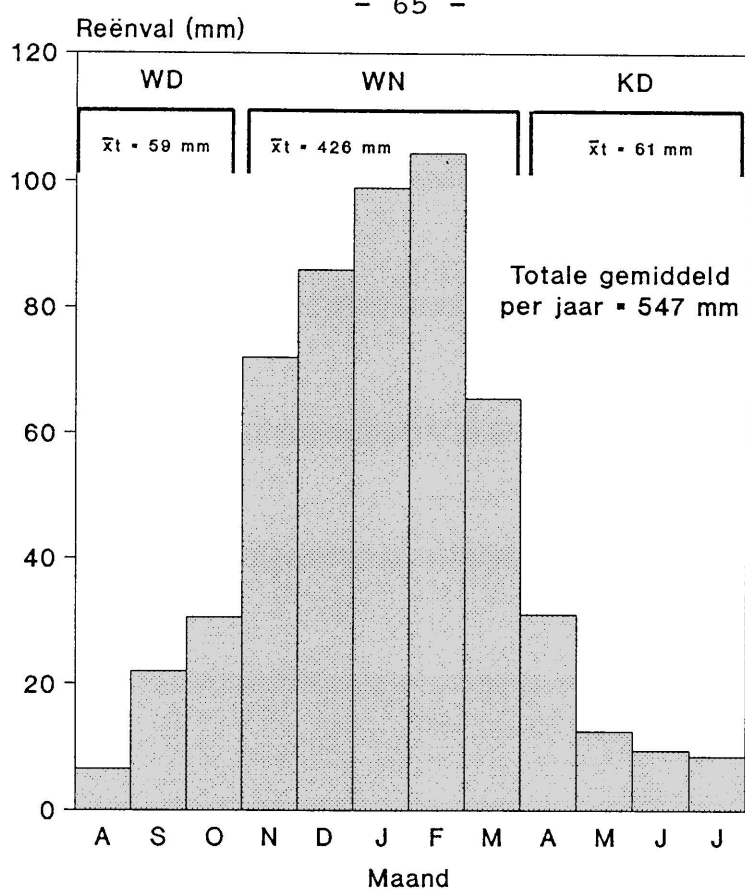
■ ■ ■ ■ ■ ■ ■ ■ ■ ■ ---ooOoo--- ■ ■ ■ ■ ■ ■ ■ ■ ■ ■

2 . 2 K L I M A A T

Die reënseisoen begin gewoonlik in Oktober, bereik 'n hoogtepunt in Jan. of Feb. en eindig in Apr. Reënneerslae kom meestal voor in die vorm van swaar, wisselvallige donderstorms wat dikwels gepaard gaan met swaar weerlig. Die nat maande word deur uitermate droë maande gevolg. Op grond van reënval en temperatuur kan die klimaat in drie seisoene verdeel word: 'n **warm-natseisoen** van Nov. tot Mrt. met 'n totale gemiddelde reënval van \approx 400 mm, gevolg deur 'n **koue-droëseisoen** van Apr. tot Jul. en 'n **warm-droëseisoen** van Aug. tot Okt., elk met 'n totale gemiddelde reënval van \approx 60 mm (Figuur 17). Die warm-natseisoen het 'n gemiddelde maksimumtemperatuur van 33 °C en 'n gemiddelde minimumtemperatuur van 19 °C. Gemiddelde temperature vir die koue-droëseisoen en warm-droëseisoen onderskeidelik is as volg: maksimum 25 °C en minimum 12 °C; maksimum 29 °C en minimum 15 °C (Figuur 18). Uiterste maksimum van 47 °C in Jan. en 35 °C in Jul. en uiterste minimum van 7 °C in Jan. en 4 °C in Jul. is al aangeteken. Klimaatdata is verkry vanaf die tweede-orde meteorologiese stasie te Satara. Gemiddelde jaarlikse reënval vir Satara is 547 mm, en vir die hele studiegebied tussen 490 en 580 mm (Figuur 19).

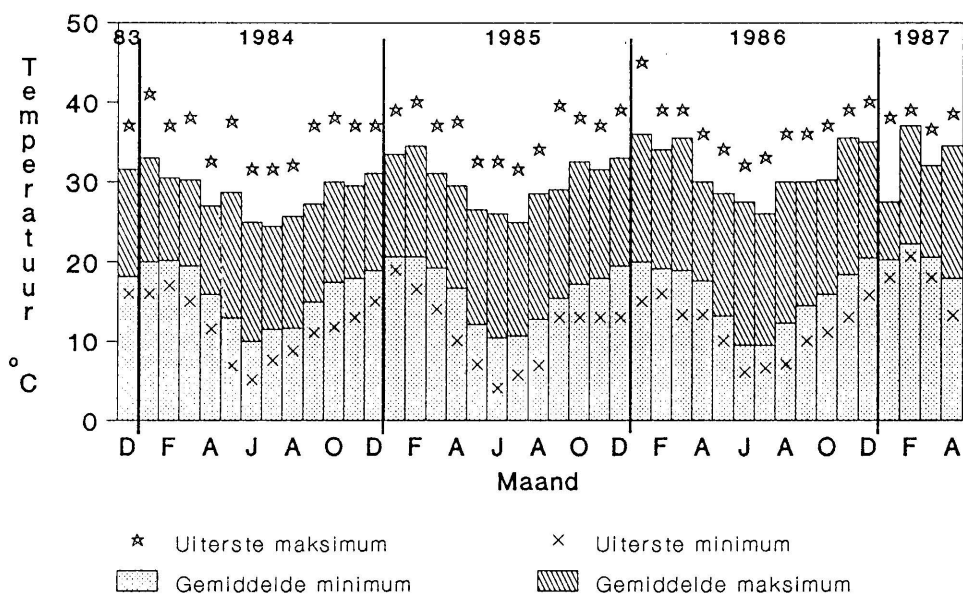
Meteorologiese navorsing in Suid-Afrika het getoon dat daar siklusse van goeie en swak reënval is wat elk ongeveer 10 jaar duur (Paynter & Nussey, 1986 en Venter & Gertenbach, 1986). Die Wildtuin se klimaat val in 'n dergelike patroon, hoewel die siklusse korter is. Die rekords toon 'n nat tydperk tot en met 1925 toe die reënval 119 % van die gemiddelde was, gevolg deur 8 jaar waarin die syfer tot 90 % verminder het, en toe vyf agtereenvolgende tydperke van 8 tot 10 nat en droë jare.

In die sewentigerjare is die hoogste reënval in 60 jaar aange-teken, maar in 1979 daal die reënval en die Wildtuin gaan 'n wispelturige, uitermate warm, droë tydperk binne wat talle diere, veral rooibokke (*Aepyceros melampus*), koedoes en vlakvarke (*Phacochoerus aethiopicus*), laat vrek het. Dié toesand het aangehou tot in 1984, toe dit deur sikloonweer gebreek is. Hierna het uitermate droë jare weer gevolg. Figuur 20 illustreer die verloop van nat en droë siklusse in die Wildtuin (Gertenbach, 1980).

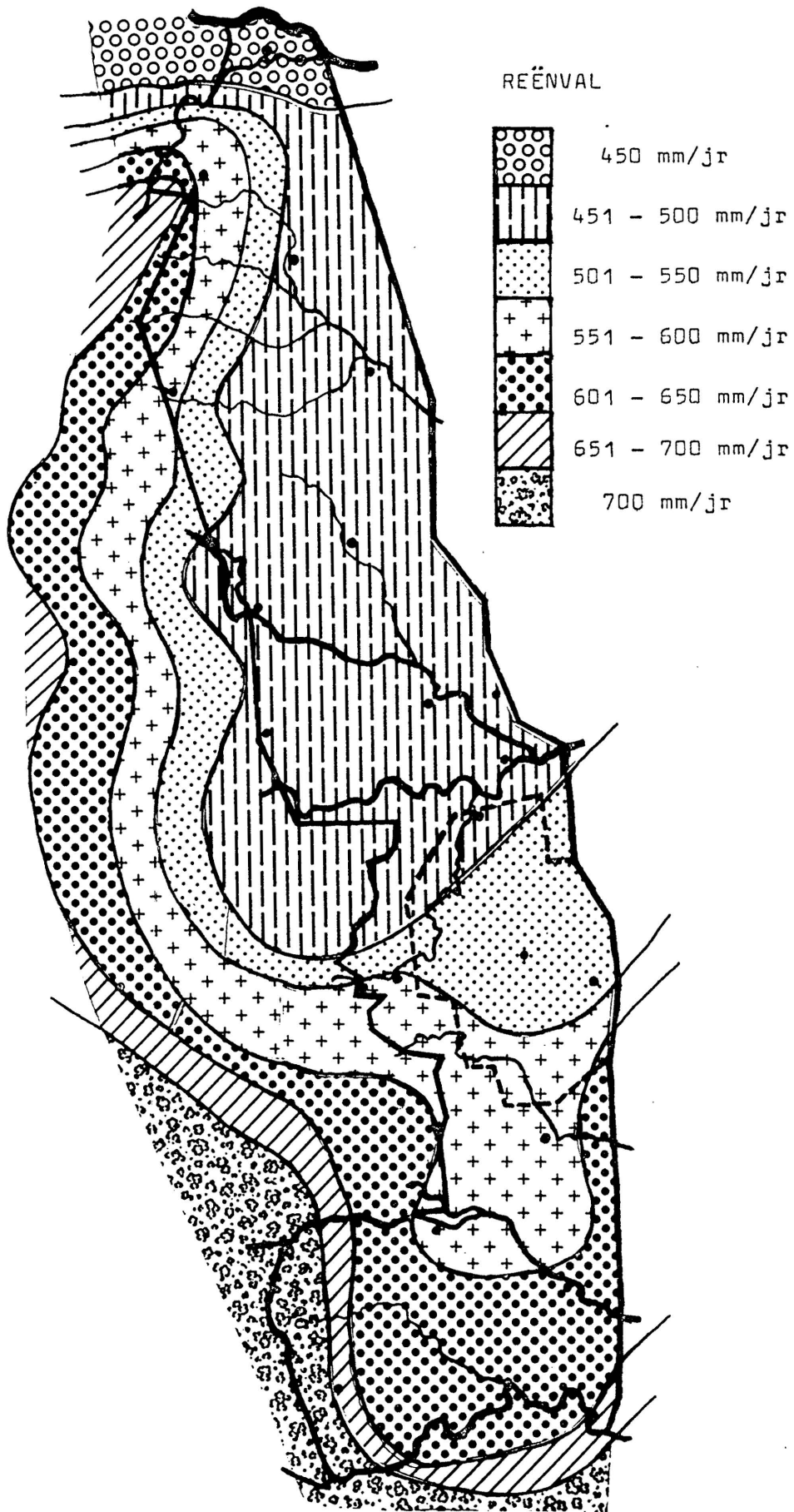


WD - Warm-droëseisoen WN - Warm-natseisoen KD - Koue-droëseisoen
 \bar{x}_t - Totale gemiddeld vir die betrokke seisoen

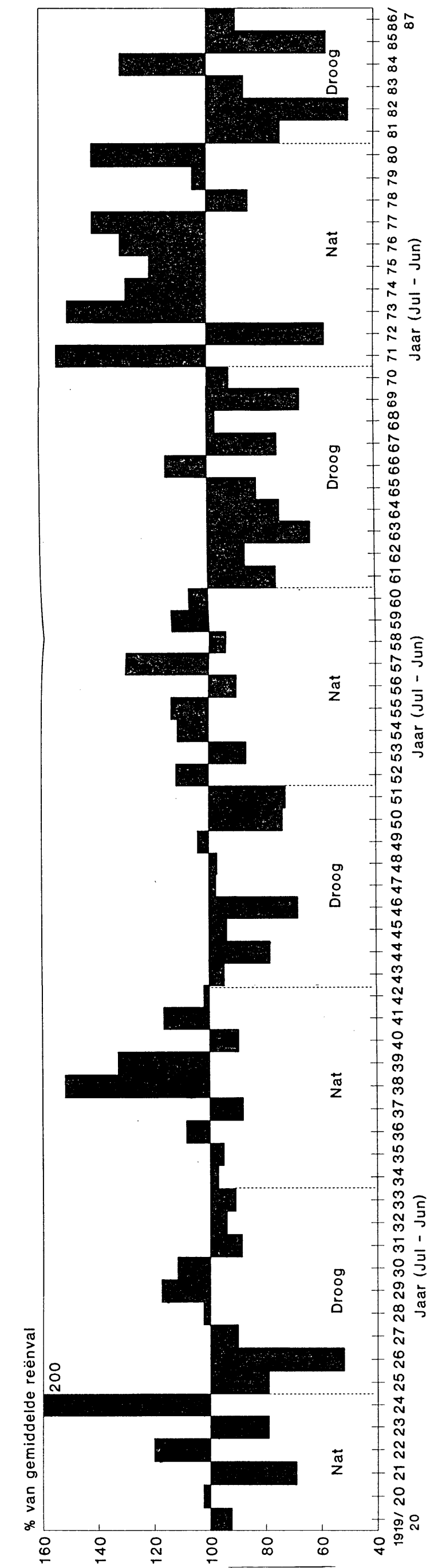
FIGUUR 17: Gemiddelde reënval vir die studiegebied soos gemeet oor 47 jaar te Satara-weerstasie.



FIGUUR 18: Gemiddelde maandelikse temperatuur vir die studiegebied soos gemeet te Satara-weerstasie vir die tydperk Des. 1983 tot en met Jul. 1987.

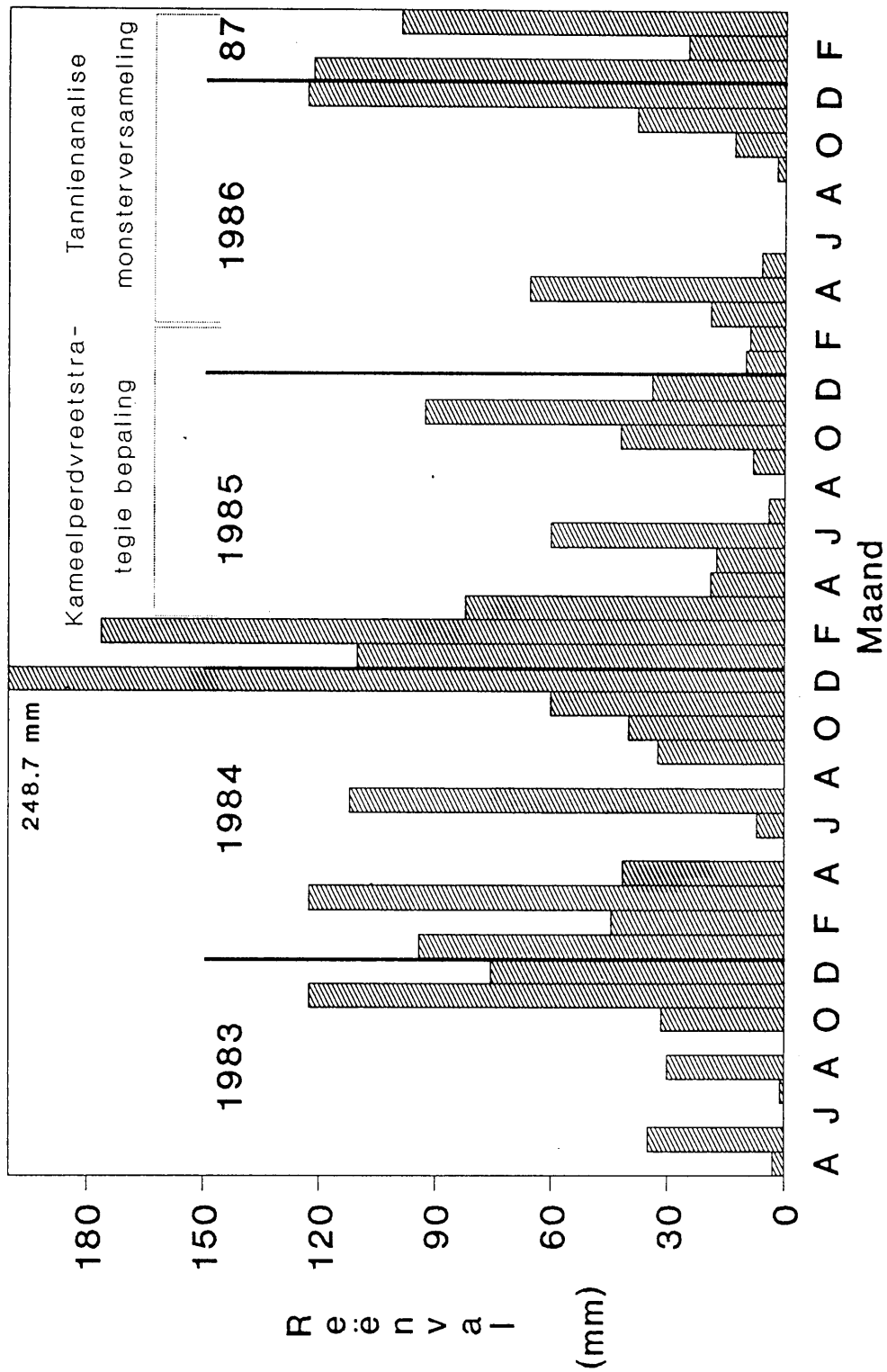


FIGUUR 19: Verskillende reënvalstreke van die Nasionale Kruger-wildtuin (Whyte, 1985).



Die waardes vir 1980 tot en met 1987 is self bygewerk.

FIGUUR 20: Uiteensetting van die persentasie voorkoms van die gemiddelde jaarlikse reënval van die Krugerwildtuin, en 'n aanduiding van die opeenvolgende nat en droë tydperke sedert 1919. Gertenbach (1980).



FIGUUR 21: Werklike reënval vir die studiegebied vanaf Apr. 1983 tot en met Jul. 1987, soos gemeet te Satara-weerstasie.

Volgens Figuur 21 het die projek 'n aanvang geneem na afloop van 'n goeie natseisoen (675 mm, 1984/1985) gevolg deur 'n swak natseisoen (165 mm, 1985/1986) en 'n buitengewoon droë, koue-droë- en warm-droëseisoen (87 mm, 1986). Die grootste gedeelte van die projek is dus uitgevoer gedurende 'n uitermate droë tydperk. Dit word geïllustreer deur die totale reënval vir elke seisoen, Tabel 3.

Buiten die jaarlikse veldvure veroorsaak deur weerlig, is veldbrande reeds in 1838 doelbewus deur die Voortrekkers aangesteek

TABEL 3: Totale maandelikse reënval te Satara-weerstasie vir die tydperk Apr. 1983 tot en met Mrt. 1987. Gemiddelde reënval vir elke betrokke seisoen word ook getoon.

Jaar	Koue-droëseisoen		Warm-droëseisoen		Warm-natseisoen	
	maand	(mm)	maand	(mm)	maand	(mm)
1983/ 1984	Apr	00,0	Aug	18,0	Nov	----
	Mei	14,4	Sep	----	Des	76,2
	Jun	00,0	Okt	----	Jan	94,3
	Jul	00,0			Feb	45,5
					Mrt	122,3
Totaal		14,0	18,0		338,3	
Gemiddeld \bar{x}		----	----		84,6	
1984/ 1985	Apr	41,5	Aug	00,0	Nov	60,3
	Mei	00,0	Sep	33,0	Des	248,7
	Jun	7,3	Okt	40,4	Jan	110,5
	Jul	112,3			Feb	175,5
					Mrt	82,7
Totaal		161,1	73,4		677,7	
Gemiddeld \bar{x}		40,3	24,5		135,5	
1985/ 1986	Apr	19,0	Aug	00,0	Nov	92,7
	Mei	18,0	Sep	8,0	Des	34,3
	Jun	60,0	Okt	42,1	Jan	10,0
	Jul	4,0			Feb	9,2
					Mrt	19,5
Totaal		101,0	50,1		165,7	
Gemiddeld \bar{x}		25,3	16,7		33,1	
1986/ 1987	Apr	65,8	Aug	00,0	Nov	38,0
	Mei	6,0	Sep	2,3	Des	123,0
	Jun	00,0	Okt	13,0	Jan	121,3
	Jul	00,0			Feb	25,5
					Mrt	98,5
Totaal		71,8	15,3		406,3	
Gemiddeld \bar{x}		18,0	5,1		81,3	

om beesweiding te verkry. Vroeë swart stamme het die veld gebrand om wild te lok vir jagdoeleindes. In 1949 het die Parkeraad besluit om die veld een keer in 5 jaar, na die lentereëns, te brand. In 1954 is besluit om alle gras wat te welig groei een keer in 3 jaar te brand. In die middel sewentigerjare is 80 % van die Wildtuin oor 'n 3 jaar-siklus afgebrand. Sedert 1979 word 'n rekenaar gebruik om 'n brandprogram saam te stel (Paynter & Nussey, 1986 en Nasionale Parkeraad *pers med.*). 'n Databank word in die rekenaar gehou waarin alle vure, oorsaak van 'n vuur, reënval, veldkondisie, grondtipe, geologiese formasie, nagevolge van 'n vuur, e.a. aangeteken word (Nasionale Parkeraad *pers med.*). Jaarliks word aan die hand van die databank besluit watter gebiede gebrand moet word al dan nie.

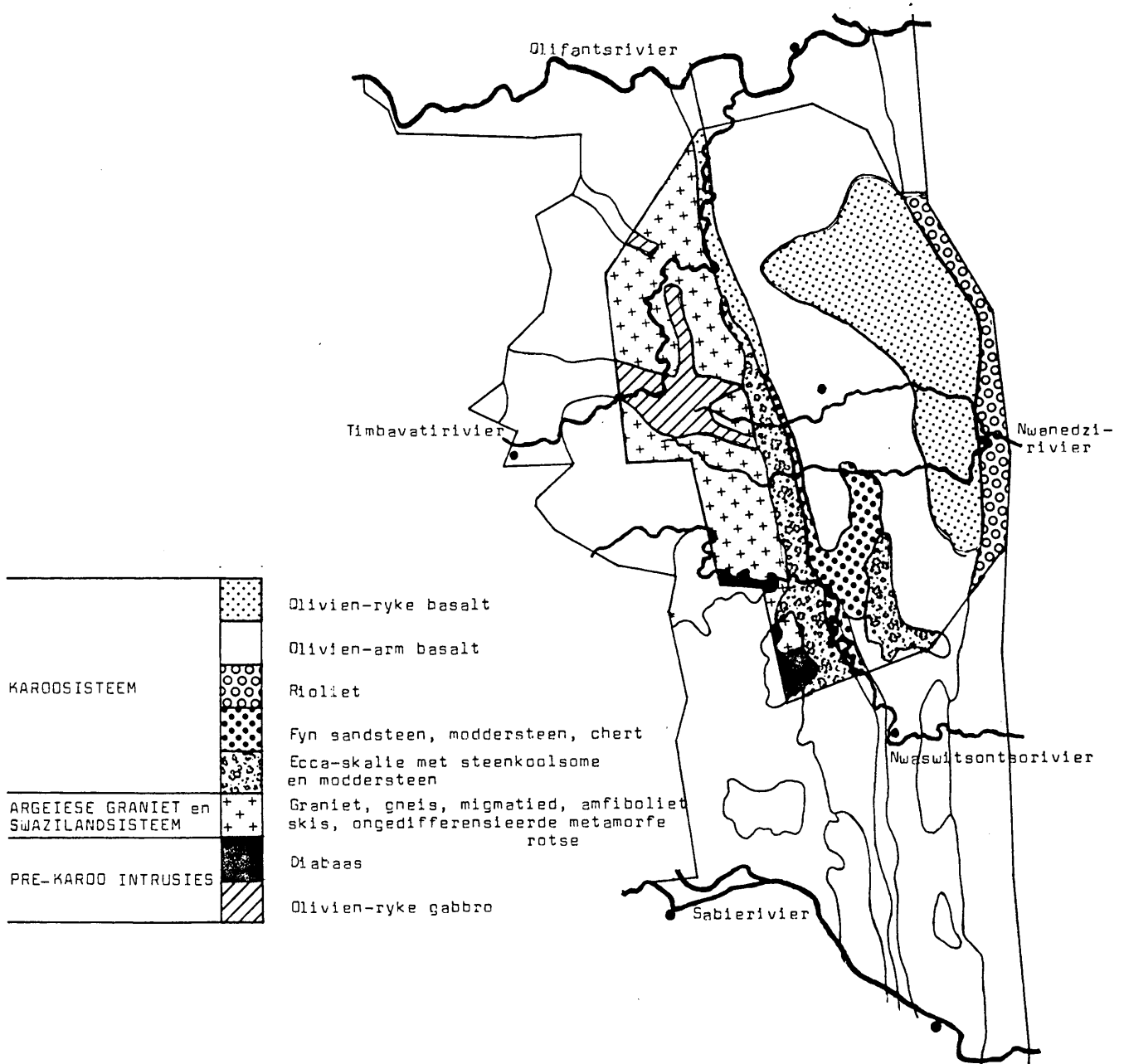
❏ ❏ ❏ ❏ ❏ ❏ ❏ ❏ ❏ ---ooOoo--- ❏ ❏ ❏ ❏ ❏ ❏ ❏ ❏

2 . 3 G E O L O G I E

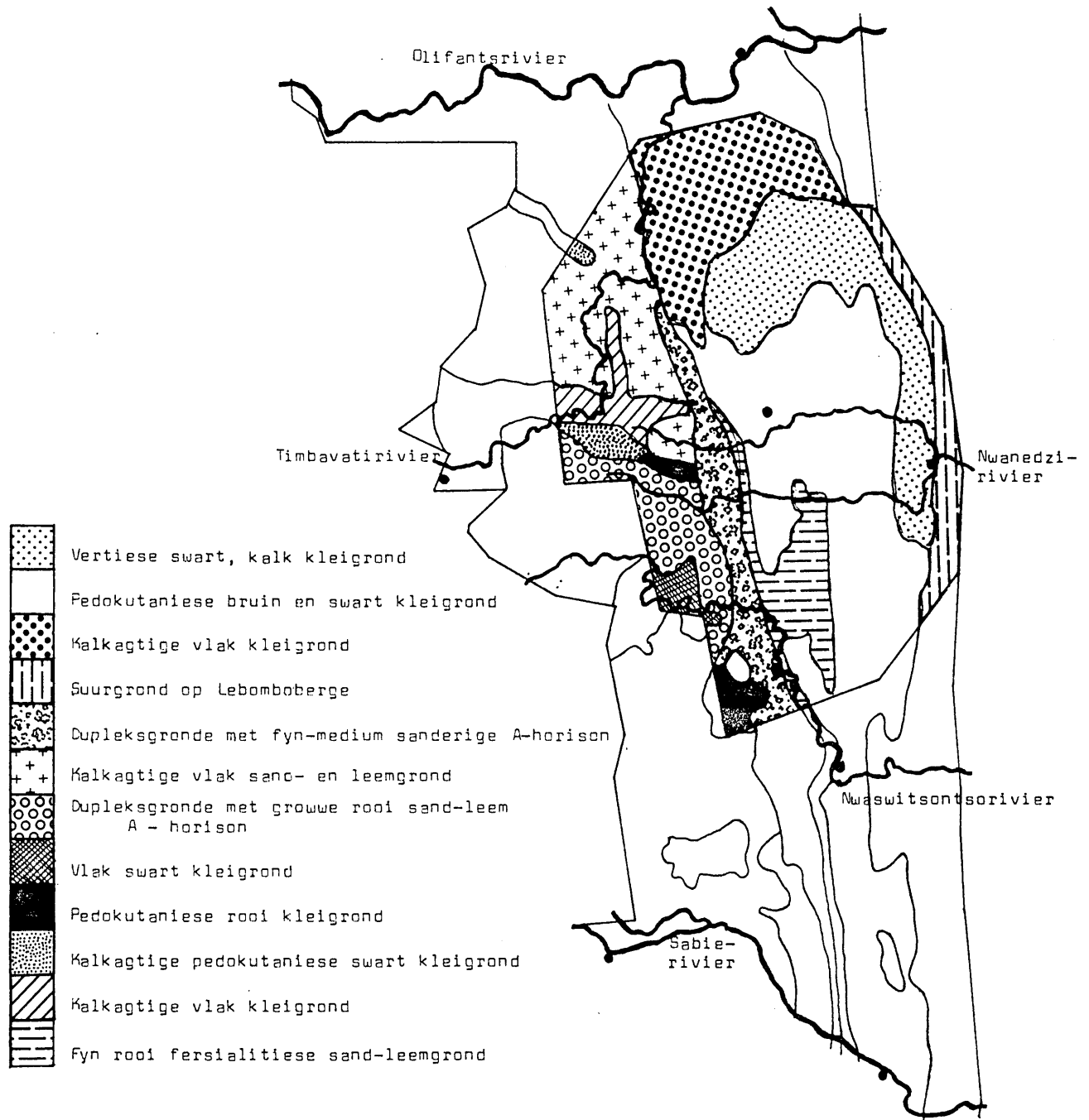
Die geologie is breedvoerig deur Harmse *et al.* (1977); Bristow & Venter (1986); Bristow *et al.* (1986); Schutte (1986); Sweeney (1986); Venter (1986); Venter & Bristow (1986) en Walraven (1986) beskryf. Dit bestaan uit horisontale gesteentelae wat ooswaarts gekantel het en deur erodering van die gekantelde oppervlak op die grondoppervlak blootgestel word. Die onderste (oudste) laag is aan die westekant van die studiegebied en die jongste laag aan die oostekant. As gevolg van die opeenvolgende gesteentegordels wat aan die oppervlak blootgestel word en die verskillende grondtipes wat daaruit ontwikkel het (Figuur 22 en 23), varieer die plantegroei van wes na oos binne die studiegebied. Dit skep 'n heterogene habitat wat 'n beter nisverspreiding van wildsoorte tot gevolg het en sodoende kompetisie tussen die verskillende wildsoorte verminder.

Figuur 25 tot 30 is deursnitprofiele van die studiegebied om die topografie en gesteentelae langs ses onderskeie vlakke te illustreer.

Deur Figuur 22 met Figuur 23 en 31 (p. 79) te vergelyk, kan gesien word hoedanig die geologie die grondtipe, en die grond die plantegroeisamestelling, binne die studiegebied bepaal.



FIGUUR 22: Geologieskaart van die studiegebied (Venter, 1986).






















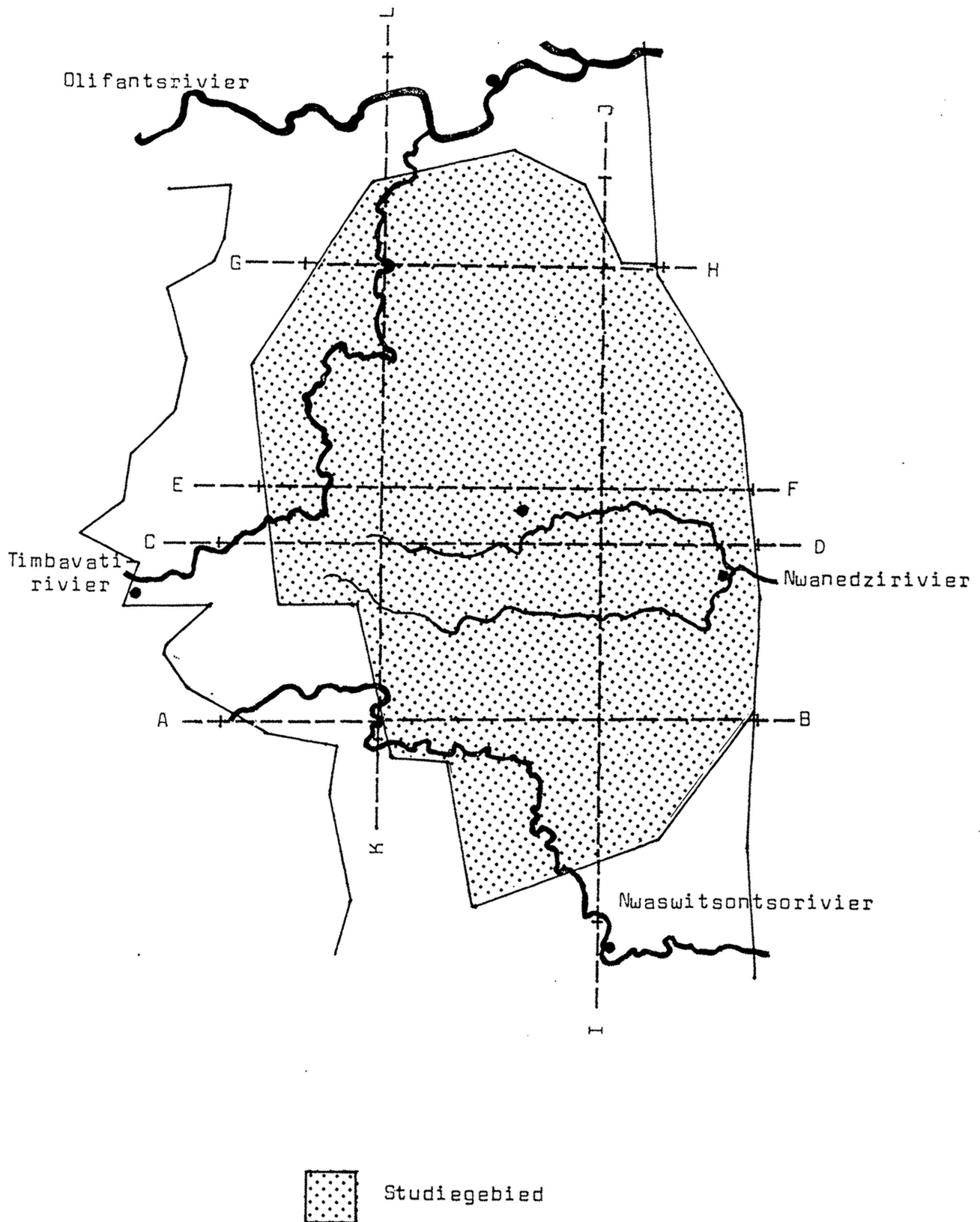
FIGUUR 23: Grondtipekaart van die studiegebied (Venter, 1986).

LEGENDE TOT:

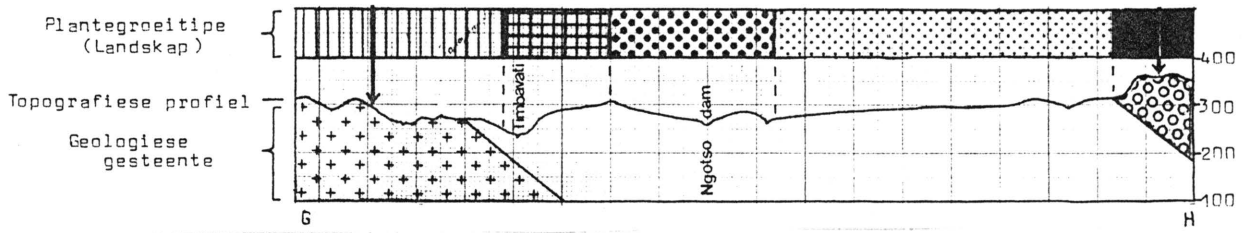
FIGUUR 24 tot 30: Deursnitprofiele van die studiegebied om die topografie en die geologiese formasie van die onderskeie landskappe (soos beskryf in Hoofstuk 2.4) voor te stel.

LEGENDE

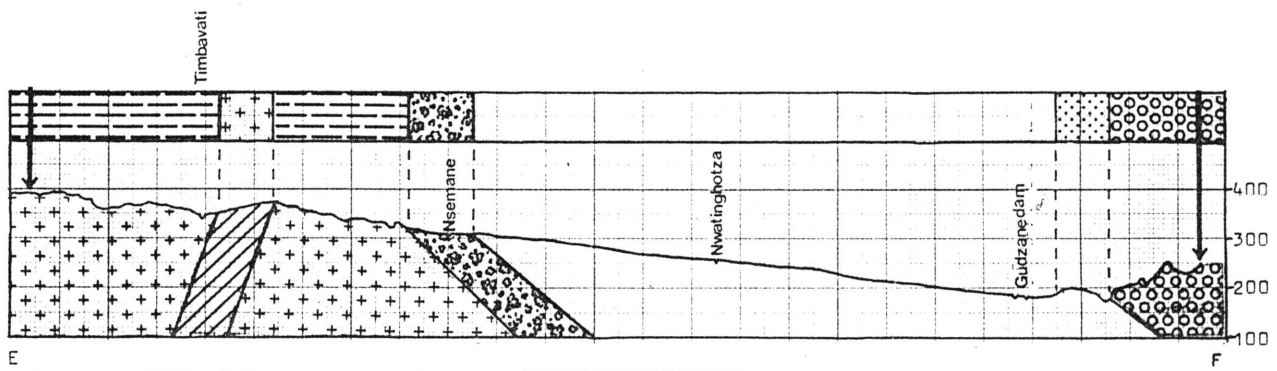
GEOLOGIESE GESTEENTELAE	PLANTEGROEITIPES of LANDSKAPPE
 Sabie-basalte	 <i>Sclerocarya birrea</i> - <i>Acacia nigrescens</i> savanne
 Rioliët	 Dwerf <i>Acacia nigrescens</i> - savanne
 Fyn sandsteen, moddersteen en chert	 Bangu-hardeveld
 Eccaskalies met steenkool some en moddersteen	 <i>Combretum</i> - <i>Acacia</i> - hardeveld
 Graniet	 Doringveld op gabbro
 Diabaas	 <i>Combretum</i> - <i>Colophospermum mopane</i> - hardeveld
 Olivienryke gabbro	 <i>Combretum</i> - <i>Colophospermum mopane</i> - bosveld van Timbavati
	 Gemengde <i>Combretum</i> - <i>Terminalia</i> - bosveld
	 <i>Acacia welwitschii</i> - ruigtes op Karoo-sedimente
	 Kumana-sandveld
	 Lebomboberge-suid
	 Pumbe-sandveld



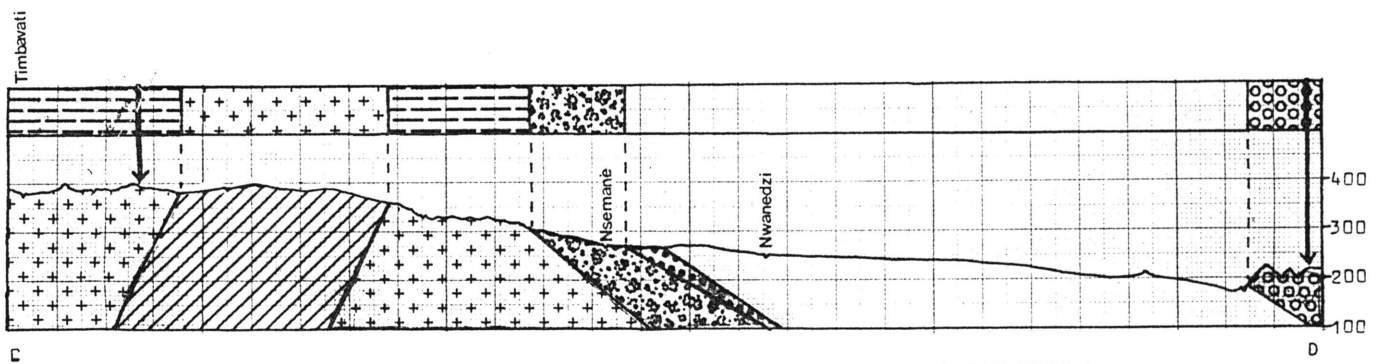
FIGUUR 24: Aanduiding van die vlakke waarlangs geologiese deursnitprofiële (Figuur 25 tot 30) geskets is; lyne **AB**, **CD**, **EF**, **GH**, **IJ**, en **KL**.



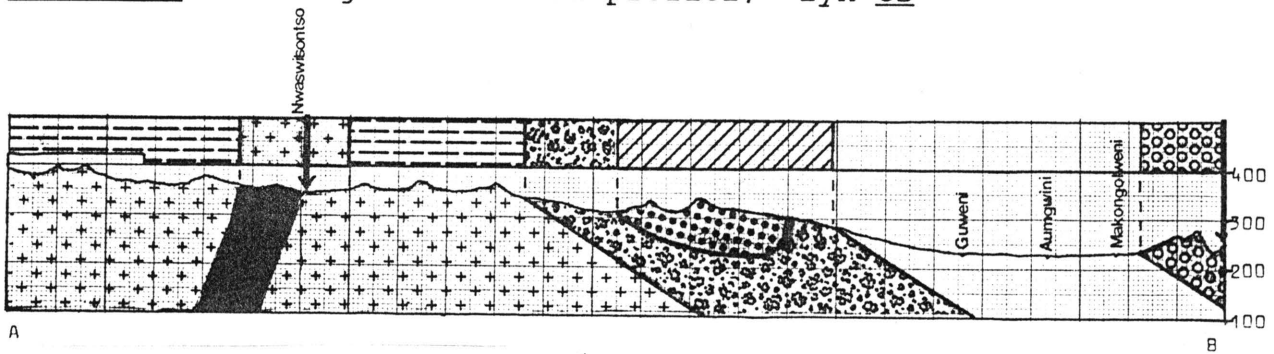
FIGUUR 25: Geologiese deursnitprofiel; lyn GH



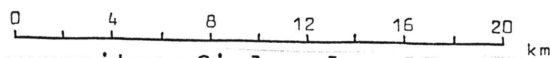
FIGUUR 26: Geologiese deursnitprofiel; lyn EF

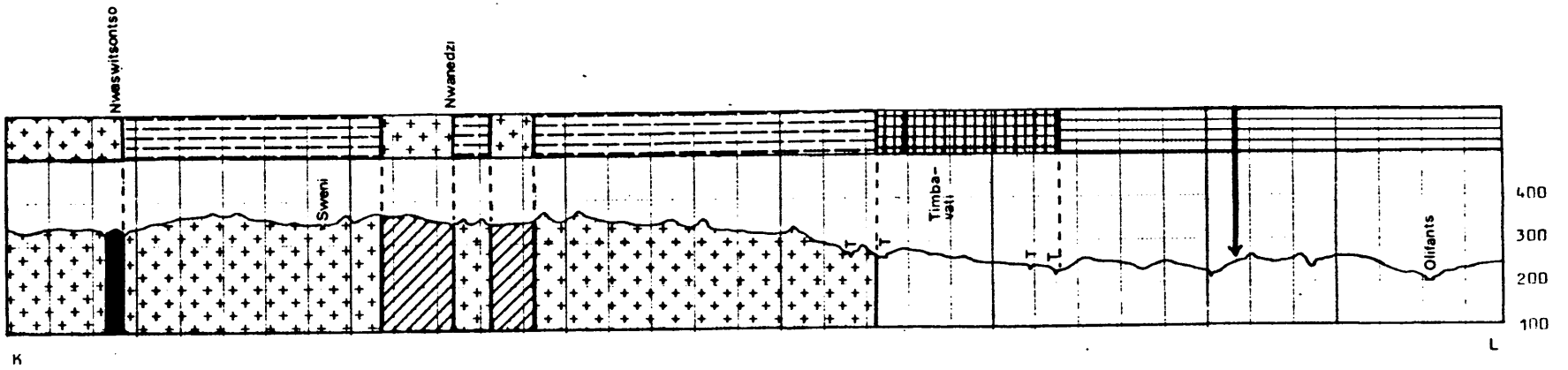


FIGUUR 27: Geologiese deursnitprofiel; lyn CD

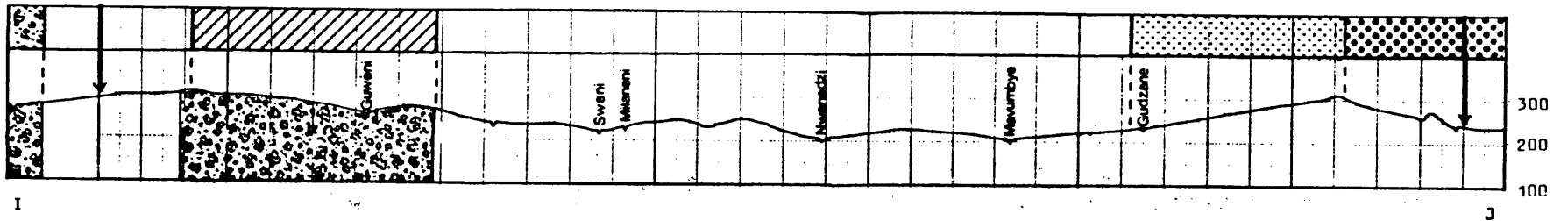


FIGUUR 28: Geologiese deursnitprofiel; lyn AB





FIGUUR 29: Geologiese deursnitprofiel; lyn KL



FIGUUR 30: Geologiese deursnitprofiel; lyn IJ

SKAAL: 0 4 8 12 16 20 km

2 . 4 P L A N T E G R O E I

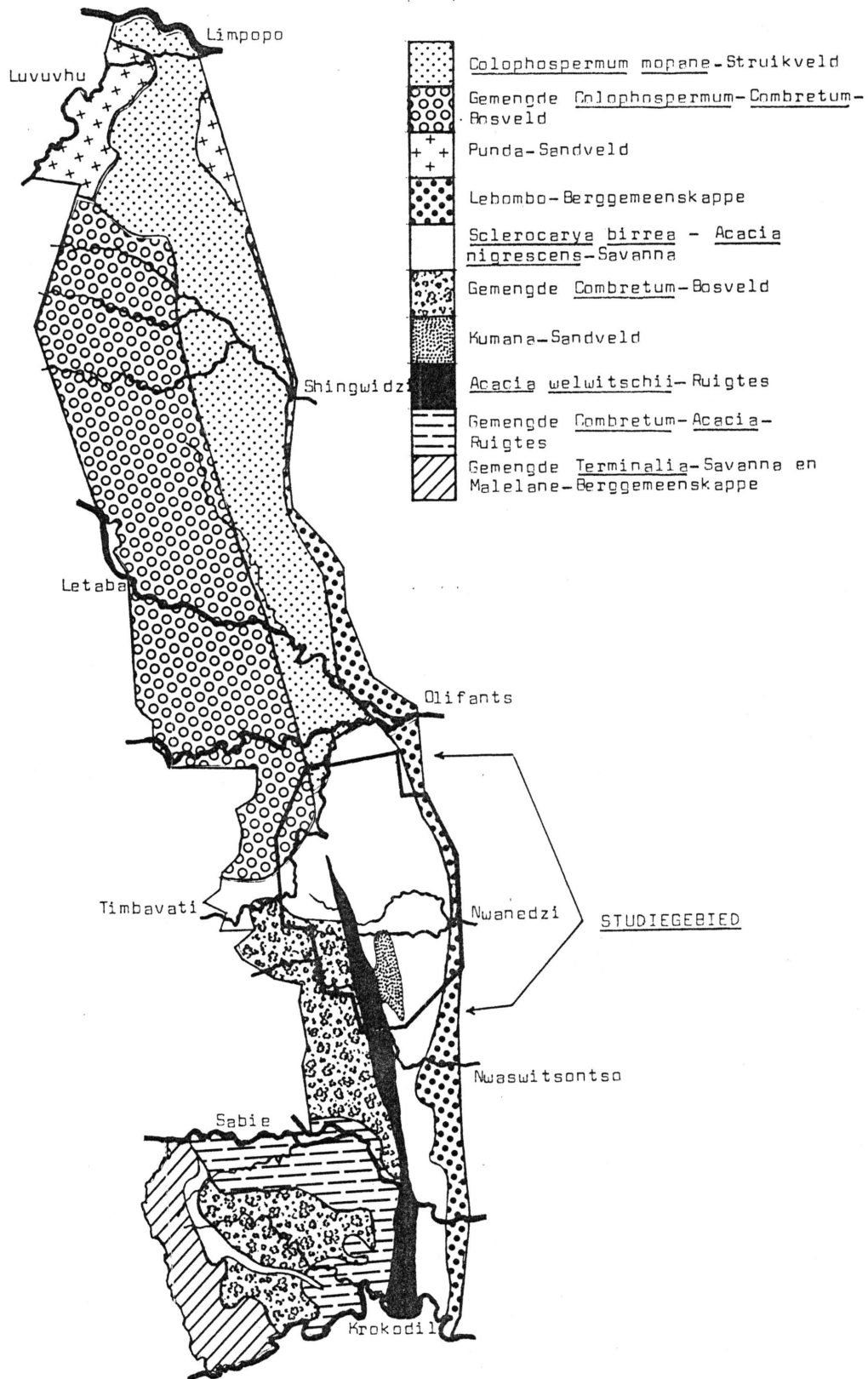
Verskeie plantkundiges, waaronder Van der Schijff (1957), Coetzee (1983) en Gertenbach (1983) het die plantegroei noukeurig bestuur en beskryf. Figuur 31 toon 'n vereenvoudigde indeling van die Wildtuin se plantegroeilandskappe. Gertenbach het op grond van plantspesiediversiteit, plantegroeistruktuur, geologie en grondtipe, klimaat en topografie en geassosieerde wildbevolkings, die Wildtuin in 35 homogene landskappe verdeel. Twaalf van die landskappe kom binne die studiegebied voor (Figuur 32) en kan as volg beskryf word:

1. Sclerocarya birrea - Acacia nigrescens - savanne

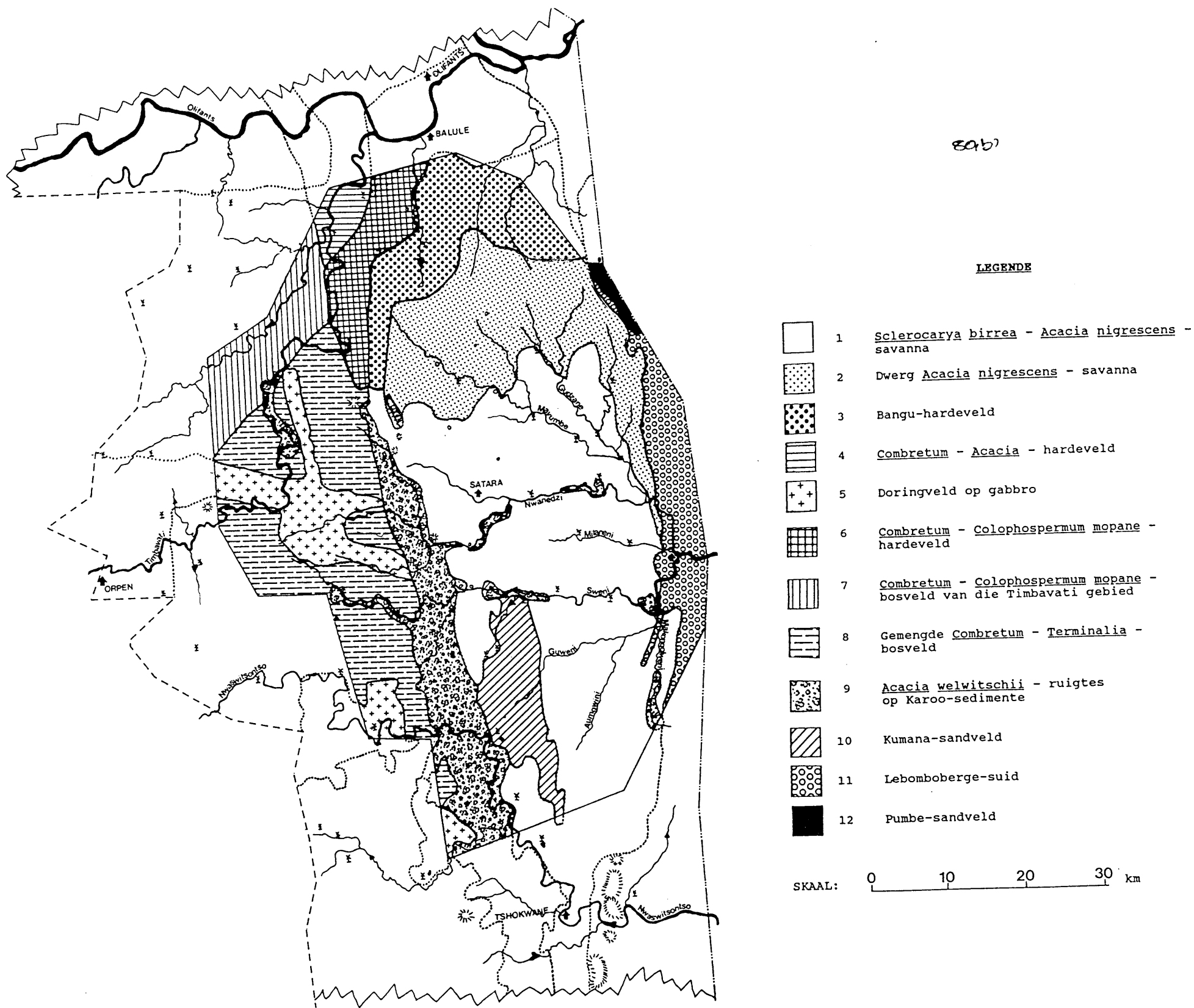
Die grootste enkele deel van die studiegebied, 785 km² (33,19 % van die gebied), word deur hierdie landskap verteenwoordig. Dit is die plat, effens konkawe topografie in die sentrale en suidoostelike deel van die studiegebied op Sabierivier-basalte, op 'n hoogte van 170 tot 250 m bo seespieël. Die gebied word gekenmerk deur 'n aaneenlopende voorkoms van struikagtige (2 tot 6 m hoog), *Acacia nigrescens*-bome en groot (10 tot 15 m hoë), enkelstammige *Sclerocarya birrea*-bome. Volgens Hoofstuk 4.2.1 is *Acacia nigrescens* die belangrikste voedselplant van kameelperde in die Wildtuin en gevolglik word die grootste konsentrasie in hierdie landskap/habitat aangetref. Die oop boomsavanne met 'n gemiddelde struikbedekking en digte, maar kort graslaag, dra ook by tot hierdie habitatvoorkeur.

Die mees dominante bome is *Acacia nigrescens*, *Sclerocarya birrea*, *Combretum imberbe* en *Lannea stuhlmannii*. Ander bome en struike wat algemeen voorkom is *Acacia tortilis*, *Lonchocarpus capassa*, *Combretum hereroense*, *Ziziphus mucronata*, *Cassia abbreviata*, *Peltophorum africanum*, *Dichrostachys cinerea*, *Grewia bicolor*, *Albizia harveyi*, *Acacia gerrardii*, *Ormocarpum trichocarpum*, *Dalbergia melanoxylon* en *Securinega virosa*.

Langs die dreineringslyne is die plantegroei 'n yl, immergroen oewerbos bestaande uit *Lonchocarpus capassa*, *Ficus sycomorus*, *Kigelia africana*, *Trichelia emetica*, *Acacia robusta*, *Acacia xanthophloea*, *Diospyros mespeliformis* en *Combretum imberbe*-bome en *Croton megalobotrys*, *Maytenus heterophylla*, *Maytenus senegalensis*.



FIGUUR 31: Vereenvoudigde plantegroeikaart van die Nasionale Krugerwildtuin (Gertenbach, 1983).



FIGUUR 32: Plantegroeikaart van die studiegebied; 'n gewysigde weergawe van Gertenbach (1983).

sis, *Euclea divinorum* en *Hyphaene natalensis*-struik. In die stroombeddings kom *Phoenix reclinata*, *Cyperus sexangularis* en *Phragmites australis* voor.

Waar die grond vlak word op die hoërliggende gebiede, word digte stande *Combretum apiculatum*, *Terminalia prunioides*, *Grewia bicolor* en *Acacia exuvialis* aangetref. Op die vloedvlaktes langs die dreineringskanale kom brakkolle voor (grond ryk aan natrium) waarop *Euclea divinorum* en *Acacia borleae*-struik 'n digte boskassie van 1,0 tot 2,5 m hoog vorm.

Die landskap is 'n gewilde habitat van kameelperde, koedoes, waterbokke (*Kobus ellipsiprymnus*) en rooibokke (albei op die vloedvlaktes), steenbokke (*Raphicerus campestris*), vlakvarke, volstruise en buffels (*Syncerus caffer*, in die laagliggende vlaktes en vleie). Olifantbulle (*Loxodonta africana*) en enkele teeltroppe deurkruis die gebied sporadies. Dit is ook die belangrikste somerhabitat van die wildduine se blouwildebees (*Connochaetus taurinus*)- en bontkwagga (*Equus burchelli*)-bevolkings. In die winter beweeg laasgenoemde diere suidwaarts na die Sabierivier-omgewing met steeds dieselfde landskap, maar 'n hoër reënval. Weens die hoë wildkonsentrasie, kom die meeste van die wildduine se leeu (*Panthera leo*) ook in die gebied voor.

2. Dwerg Acacia nigrescens - savanne

Vorm die noord-oostelike deel van die studiegebied, 356 km² (11,84 % van studiegebied). Topografie is soortgelyk aan landskap (1) maar hoër geleë (250 tot 300 m bo seespieël). Die grond verskil van (1) daarin dat die basalte in die gebied olivien bevat. Die landskap is op die waterskeiding tussen die Nwanedzi- en Olifantsrivier en word gekenmerk deur 'n oop struiksavanne van *Acacia nigrescens*-struik (2 tot 4 m hoog). Dit word onderbreek deur kolle suiwer stande langgras-veld waar die grond meer verties is. Ander plantspesies is *Acacia tortilis*, *Dichrostachys cinerea*, *Ziziphus mucronata*, *Securinega virosa*, *Ormocarpum trichocarpum*, *Cordia sinensis* en *Ehretia rigida*.

Groot konsentrasies koedoes en swartwitpense (*Hippotragus niger*) kom in die habitat voor. Die gebied is verder yl bevolk deur kwaggas, blouwildebeeste, rooibokke, kameelperde, vlakvarke, waterbokke en enkele buffeltroppe. Die meeste wild beweeg net

sporadies deur die gebied.

3. Bangu-hardeveld

Dit is die mees noordelike deel van die studiegebied, 181 km² (7,65 %). 'n Baie droë landskap op vlak, basaltiese grond teen die hellings van 'n sterk golwende topografie. Lê tussen 250 en 300 m bo seespieël. Die gebied is in die verlede oorbewei en toon steeds tekens van retrogressiewe suksessie. Die effens geslote grootstruik-savanne word gekenmerk deur 'n gemengde plantegroei van *Acacia nigrescens*, *Terminalia prunioides*, *Grewia bicolor*, *Acacia exuvialis*, *Acacia tortilis*, *Commiphora africana*, *Grewia villosa*, *Dichrostachys cinerea*, *Maerua parvifolia* en *Securinega virosa*. Die graslaag is baie yl.

Dié habitat geniet voorkeur by blouwildebeeste, kwaggas, koedoes, kameelperde en olifantteeltroppe. Baie rooibokke kom ook voor.

4. Combretum - Acacia - hardveld

Langs die oostelike hellings van die Timbavatirivier en verder noord geleë op basaltiese gronde (180 tot 300 m bo seespieël). Dit is 'n smal gordel van 100 km² (4,23 % van studiegebied) wat vanaf Timbavati-piekniekplek noordwaarts deur die studiegebied strek. Op die bulte en teen die hellings kom 'n digte struikbosveld met klein boompies en 'n yl graslaag voor. Belangrikste plantspesies is *Terminalia prunioides*, *Combretum apiculatum*, *Acacia nigrescens*, *Acacia exuvialis*, *Grewia bicolor*, *Commiphora glandulosa*, *Maerua parvifolia*, *Combretum mossambicense*, *Securinega virosa*, *Dichrostachys cinerea* en *Acacia senegal*.

Langs die rivieroewers en dreineringslyne kom *Ficus sycomorus*, *Breonadia microcephala*, *Trichelia emetica*, *Combretum imberbe*, *Lonchocarpus capassa*, *Diospyros mespeliformis*, *Acacia nigrescens*, *Acacia robusta*, *Acacia senegal*, *Acacia xanthophloea*, *Schotia brachypetala*, *Zanthocercis zambesiaca*, *Croton megalobotrys*, *Berchemia discolor*, *Galpinia transvaalica*, *Maytenus heterophylla*, *Acacia tortilis*, *Combretum paniculatum*, *Cordia ovalis*, *Gardenia spatulifolia*, *Combretum mossambicense* en *Combretum hereroense* voor.

Rooibokke, koedoes, duikers (*Sylvicapra grimmia*), vlakvarke en buffelbulle kom algemeen voor. Kameelperde en waterbokke is

skaars, meestal beperk tot die oewers van die Timbavativier.

5. Doringveld op gabbro-intrusies

Dit vorm die sentrale deel langs die westelike kant van die studiegebied op 'n hoogte van 350 tot 500 m bo seespieël, met 'n effens konkawe tot plat topografie. Gekenmerk deur 'n oop doringsavanne met 'n digte grasbedekking wat 118 km² (4,99 %) van die studiegebied uitmaak. Hierdie veldtipe is die tweede belangrikste kameelperdhabitat in die Wildtuin. Sommige areas stem baie ooreen met landskap (1) deurdat struikagtige (3 tot 7 m hoog) *Acacia nigrescens*-bome die plantegroei domineer. Op die dieper, meer kleierige grond kom 'n oop boomsavanne voor van *Acacia nigrescens*, *Sclerocarya birrea*, *Acacia tortilis*, *Acacia nilotica*, *Combretum apiculatum*, *Albizia harveyi*, *Dalbergia melanoxylon*, *Bolosanthus speciosus*, *Lanea stuhlmannii* en *Grewia bicolor*.

Groot getalle koedoes, rooibokke, kameelperde, waterbokke, vlakvarke, steenbokke, buffelbulle en olifantbulle word hier aangetref. Olifantteeltroppe deurkruis die gebied sporadies en kwaggas en wildebeeste trek tydelik saam, kort na die voorkoms van veldbrande. Leeus is volop as gevolg van die hoë wildkonsentrasie.

6. Combretum - Colophospermum mopane - hardeveld

In die noorde van die studiegebied kom 32 km² (1,35 % van studiegebied) basaltiese vlaktes met 'n oop struiksavanne van *Colophospermum mopane*-struik (2 tot 3 m hoog) voor. Grasbedekking is geil. Ander houtagtiges wat voorkom is *Combretum apiculatum*, *Terminalia prunioides*, *Acacia nigrescens*, *Acacia tortilis*, *Acacia exuvialis*, *Maerua parvifolia*, *Combretum mossambicense*, *Grewia bicolor* en *Dichrostachys cinerea*.

Min wild kom voor. Buffels en kwaggas is die opvallendste.

7. Combretum - Colophospermum mopane - bosveld van die Timbavatiegebied

'n Baie ongelyke terrein op graniet, wat lê tussen 300 en 400 m bo seevlak, in die noord-westelike deel van die studiegebied. Dit beslaan 84 km² (3,55 %) van die studiegebied en bestaan uit 'n gemengde, oop struikagtige bossavanne. Op die bulte is die

grond sanderig en die volgende spesies kom algemeen voor: *Colophospermum mopane*, *Terminalia sericea*, *Combretum apiculatum* (dominant), *Sclerocarya birrea*, *Albizia harveyi*, *Dalbergia melanoxylon*, *Cissus cornifolia*, *Acacia exuvialis*, *Acacia burkei* en *Dichrostachys cinerea*.

In die laagtes waar die grond meer kleierig is, kom minder *Combretum apiculatum*, maar meer *Colophospermum mopane*-bome voor. Ander spesies is *Ormocarpum trichocarpum*, *Acacia gerrardii*, *Acacia nigrescens*, *Euclea divinorum*, *Bolosanthus speciosus*, *Combretum hereroense*, *Terminalia prunioides*, *Grewia bicolor*, *Maueria parvifolia* en *Ximenia affra*.

Oewerbos bestaan uit *Colophospermum mopane*, *Combretum imberbe*, *Combretum hereroense*, *Lonchocarpus capassa*, *Acacia robusta*, *Albizia harveyi*, *Diospyros mespeliformis*, *Schotia brachypetala*, *Euclea natalensis*, *Ziziphus mucronata*, *Dalbergia melanoxylon*, *Lanena stuhlmannii* en *Euclea divinorum*.

Dit is 'n gesogte habitat vir swartwitpense, olifant- en buffel-teeltroppe. Koedoes en rooibokke kom langs die rivieroewers voor. Kameelperde word selde in die habitat aangetref.

8. Gemengde Combretum - Terminalia - bosveld

Dié landskap vorm die westelike deel van die studiegebied; nagenoeg 302 km² (12,77 % van studiegebied). Dit is 'n ongelyke landskap van golwende bulte en laagtes tussen 300 en 450 m bo seespieël. Dreineringskanale is onduidelik en kan eerder as 'n netwerk van klein, vlak kanaaltjies beskou word waarin stormwater vinnig afloop om uiteindelik met die groter dreineringskanale, verder ooswaarts, te verenig. 'n Basis van granietgesteentes veroorsaak die ongelyke topografie. Die plantegroei is 'n ruiebossavanna teen die bulte en 'n oop boomsavanne in die laagtes.

Plantspesiesamestelling in die diep sandgrond op die bulte is as volg: *Terminalia sericea*, *Combretum apiculatum* en *Combretum zeyheri* (dominante struikagtige bosse), *Strychnos madagascariensis*, *Commiphora africana*, *Cissus cornifolia*, *Dichrostachys cinerea*, *Sclerocarya birrea*, *Acacia exuvialis*, *Dalbergia melanoxylon*, *Lanena stuhlmannii*, *Pterocarpus rotundifolius*, *Acacia burkei*, *Peltoporum africanum*, *Ziziphus mucronata* en *Ormocarpum trichocar-*

pum. Op vlakker grond langs die hellings kom groot, enkelstammige *Sclerocarya birrea*, *Acacia nigrescens* en *Albizia harveyi*-bome voor.

Op die kleigronde in die laagtes kom *Acacia nigrescens*, *Combretum apiculatum*, *Sclerocarya birrea*, *Combretum hereroense*, *Dichrostachys cinerea*, *Grewia bicolor*, *Acacia gerrardii*, *Dalbergia melanoxylon*, *Lanea stuhlmannii*, *Ziziphus mucronata*, *Acacia tortilis*, *Pterocarpus rotundifolius*, *Combretum imberbe* en *Albizia harveyi* voor.

Koedoes is volop in die gebied en dit is 'n goeie habitat vir swartwitpense en olifantteeltroppe. Ander wild is skaars en kameelperde word selde aangetref (indien wel, slegs in die laagtes).

9. *Acacia welwitschii* - ruiqtes op Karoo-sedimente

Die landskap lê op 'n smal, lengteverlopende gordel van Ecca-skalies wat vanaf sentraal-noord, regdeur tot by die suidelike grens van die studiegebied strek. Die maksimumbreedte van die gordel is ongeveer 4 km. Dié landskap beslaan 166 km² (7,02 %) van die studiegebied en vorm 'n skeiding tussen die basaltiese *Acacia nigrescens*-oop boomsavanne in die ooste en die granitiese *Combretum*-bosveld in die weste. Dit is 'n kenmerkende plat landskap (260 tot 320 m bo seespieël) wat gedomineer word deur 'n digte aaneenlopende stand van *Acacia welwitschii*-bome (6 tot 18 m hoog). Dreineringskanale is duidelik ingesny en deurkruis die gebied van wes na oos. Ander plantspesies (almal groot struike 2 tot 4 m hoog) is *Euclea divinorum*, *Teclea pilosa*, *Capparis tomentosa*, *Boscia mossambicensis*, *Grewia bicolor*, *Maerua parvifolia*, *Dichrostachys cinerea* en *Rhus spinescens*. Die lae struikstratum (0,5 tot 2,0 m hoog) en die graslaag lewer 'n yl bedekking van ongeveer 4 %.

Kenmerkende plantegroei langs die dreineringslyne is *Spirostachys africana* (onderbroke stande), *Trichelia emetica*, *Diospyros mespeliformis*, *Lonchocarpus capassa*, *Acacia ataxacantha*, *Xanthocercis zambesiaca* en *Schotia brachypetala*.

Dit is die habitat met die rykste wildbevolking in die Wildtuin. Die volgende wildsoorte kom voor: rooibokke (grootste troppe in

die Wildtuin), koedoes, kameelperde, blouwildebeeste, kwaggas, waterbokke, vlakvarke, buffelbulle, olifantteeltroppe, steenbokke, duikers, bosbokke (*Tragelaphus scriptus*), wit-(*Ceratohierium simum*)- en swartrenosters (*Diceros bicornis*) en menige leeus.

10. Kumana-sandveld

'n Klein landskap 114 km² (4,82 % van die studiegebied) wat in die suide van die studiegebied ingewig lê tussen die basaltiese gronde aan die oostekant en die Ecca-skaliegedel direk wes daarvan. 'n Konkawe topografie op Karoo-sandsteen op 'n hoogte van 260 tot 360 m bo seespieël. Op die vlakker kleierige grond kom oop struikagtige boomsavanne voor, maar op die dieper, hoërliggende sandgrond, 'n geslote grootstruik-savanne met digte onderstruikbedekking. Dominante plantspesies is *Combretum apiculatum*, *Combretum hereroense*, *Lanea stuhlmannii*, *Peltophorum africanum*, *Sclerocarya birrea*, *Cassia abbreviata*, *Grewia bicolor* en *Acacia tortilis*. Ander spesies is *Ficus soldanella*, *Ximenia americana*, *Thilachium africanum*, *Albizia forbesii*, *Acacia erubescens*, *Acacia nigrescens*, *Erythroxylum emarginatum*, *Phyllanthus reticulatus*, *Dichrostachys cinerea*, *Spirostachys africana*, *Maytenus heterophylla*, *Bridelia cathartica*, *Ziziphus mucronata* en *Pappea capensis*.

Koedoes, kameelperde, rooibokke, vlakvarke en leeus kom algemeen voor. Witrenosters en olifantteeltroppe toon voorkeur vir dié habitat.

11. Lebomboberge-suid

'n Reeks ongelyke rante en heuwels (200 tot 360 m bo seespieël) langs die oosgrens wat 130 km² (5,5 %) van die studiegebied uitmaak. Die plantegroei is 'n digte, gemengde bossavanne saamgestel uit *Combretum apiculatum*, *Boscia albitrunca*, *Albizia harveyi*, *Cassia abbreviata*, *Tephrosia sericea*, *Kirkia acuminata*, *Commiphora mollis*, *Croton gratissimus*, *Sclerocarya birrea*, *Lanea stuhlmannii*, *Ozoroa engleri*, *Grewia bicolor*, *Grewia flavescens*, *Sterculia rogersii*, *Pappea capensis*, *Manilkara mochisia*, *Acacia nigrescens* (net in laagtes), *Dichrostachys cinerea*, *Securinega virosa*, *Euphorbia confinalis* en *Euphorbia cooperi*.

Koedoes, kameelperde, rooibokke, waterbokke (net in reënseisoen)

en olifantteeltroppe kom voor.

12. Pumbe-sandveld

Bo-op die Lebomboberge (380 m bo seespieël), in die noord-oostelike hoek van die studiegebied, lê 'n klein landskap van 73 km² (3,09 % van die studiegebied). Dit is geleë op 'n effense plato met diep sandgrond. Die plantegroei is 'n hoëstruik-savanne sonder groot bome en met 'n matige grasbedekking. *Combretum zeyheri* is die mees dominante plantspesie en *Combretum apiculatum*, *Combretum molle*, *Terminalia sericea*, *Cassia abbreviata*, *Lonchocarpus capassa*, *Lannea stuhlmannii*, *Dalbergia melanoxylon*, *Dichrostachys cinerea*, *Tephrosia sericea* en *Ozoroa engleri* kom algemeen voor.

Wild is skaars. Slegs enkele buffels, kwaggas, rooibokke, kameelperde en vlakvarke kom voor.

⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ---ooOoo--- ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠

3

**ALGEMENE ETOLOGIE
VAN KAMEELPERDE**

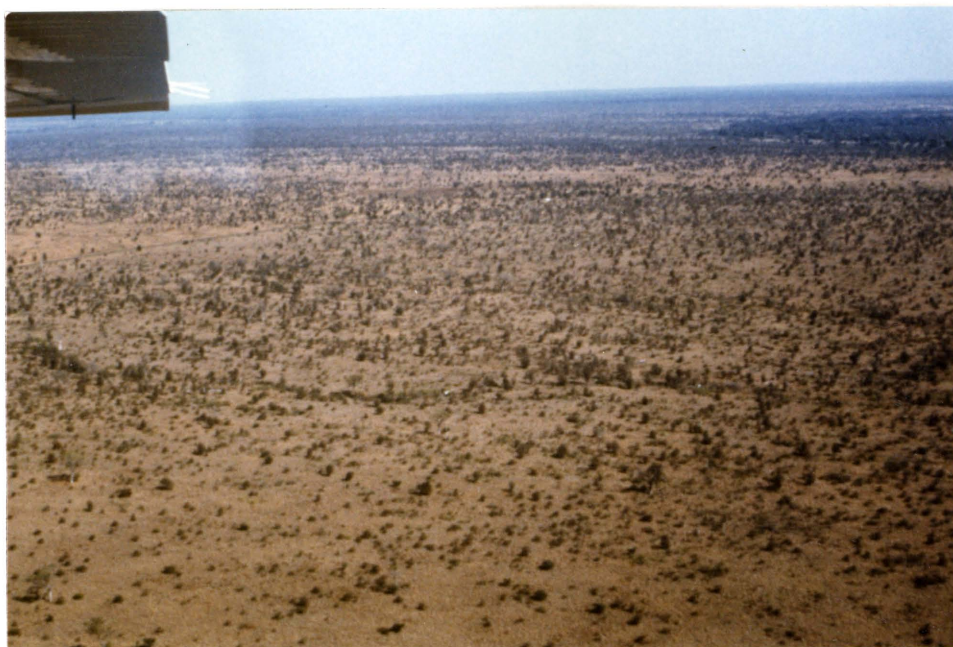
3 A L G E M E N E E T O L O G I E V A N K A M E E L - P E R D E

HABITAT:

Kameelperde kom voor in 'n wye reeks droë en semi-droë subtropiese savanneplantgemeenskappe wat wissel van struikveld tot digte boomveld. Meestal word plantegroeitipes verkies wat baie *Acacia*-spesies insluit. Kameelperde is grootliks afwesig in woestyne of halfwoestyne (behalwe in die Kaokoveld in die noorde van Suidwes-Afrika) en tropiese woude (Smithers, 1983).

Oorspronklik het kameelperde vanaf Noord-Natal, deur Mosambiek en Oos-Transvaal tot in die suide van Angola voorgekom. As gevolg van runderpes, wildstropery en die uitbreiding van menslike woongebiede en hul aktiwiteite het die kameelperdverspreiding gekrimp en gebroke geraak (Smithers, 1983). Vandag kom hulle net op wildplase en in reservate voor waar hulle beskerming geniet. Vrylopende kameelperde kom nog voor in die *Acacia*-gordels in die noorde van Botswana, die Kaokoveld en langs die droë rivierlope van die sentrale Kalahari. Die onomheinde reservate van Midde-Oos-Afrika huisves nog sowat twee derdes van die totale wêreldbevolking van kameelperde. Hierdie reservate bestaan hoofsaaklik uit subtropiese *Acacia*-savanneplantgemeenskappe. Kameelperdverspreiding val grootliks saam met die Miombo-bloom van Afrika wat die noordelike sowel as die suidelike Afrika-savanne insluit (Figuur 33).

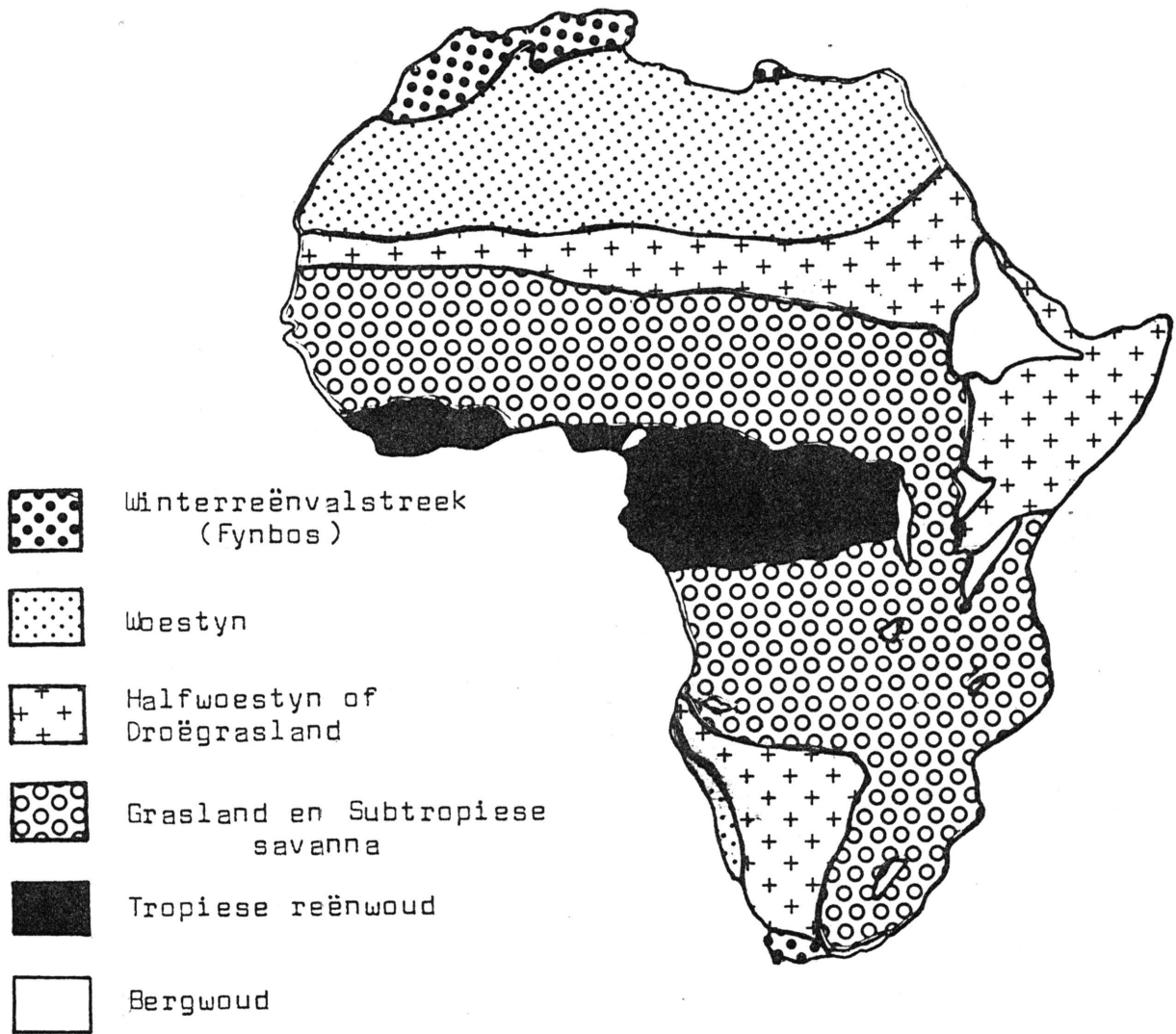
Gedurende droë winterseisoene konsentreer kameelperde in die groener (immergroen) oewerplantegroei van riviere en dreineringslyne. Na die eerste somerreëns versprei hulle oor die oop *Acacia*-savannevlaktes of in die geval van die Krugerwildtuin met 'n meer golwende topografie, divergeer hulle op die waterskeidings (eie waarneming). Foster & Dagg (1972) en Leuthold & Leuthold (1972a/b), (sien Tabel 4), en Hall-Martin (1974b), Hall-



Die grootste gedeelte van die studiegebied bestaan uit 'n *Acacia nigrescens* - *Sclerocarya birrea* - savanne op basaltiese, swart turfgronde, soos uitgebeeld op dié lugfoto. Die foto is tydens die jaarlikse lugsensus van die Nasionale Parkeraad geneem.



Kameelperde maak van struik gebruik om hul buik mee te krap om bosluis- en mytirritasie te verlig.



FIGUUR 33: Die hoof biotiese streke (biome) van Afrika (Ryke, 1978).

TABEL 4: Voorkoms van kameelperde in die onderskeie habitatte van Oostelik-Tsavo Nasionale Park; volgens seisoenverandering (Leuthold & Leuthold, 1972b). Aantal kameelperde per km².

Seisoen	A	B	C	D	Oewerbos	Eweredige verspreiding
Nat seisoen	0,00	0,09	0,39	0,37	0,06	0,21
Droë seisoen	0,00	0,01	0,36	1,07	0,53	0,38

A - grasvlakte met enkelverspreide bome;
 B - grasveld met struik met/of sonder bome;
 C - oop-boomveld met gras onder-bedekking;
 D - digte boomveld met weinig grasbedekking;
 Oewerbos - digte plantegroei langs riviere en ander dreineringslyne;
 Eweredige verspreiding - verwagte digtheid indien kameelperde eweredig oor alle habitatte versprei sou wees.

Martin & Bason (1975) en Leuthold (1978) bevestig ook hierdie gedragsverskynsel.

Kameelperdteeltroppe verkies oop of yl boomsavanne. Hulle vermy ruie en bebosde veldtipes. Foster (1968) en Fourie (1977) het waargeneem dat kameelperdbulle (veral alleenlopers) meer geneig is om digter bebosde areas te betree op soek na voedsel. Digte plantegroei beperk die kameelperd se visie op grondvlak en maak die diere meer kwesbaar teen leeupredasie. Dit is bekend dat meer kameelperdbulle as koeie deur leeus gevang word (Hirst, 1969 en Hall-Martin, 1975a) aangesien bulle minder waaksaam is as koeie en kalwers en meer dikwels in ruie plantegroei beweeg.

In die studiegebied is kameelperdbulle en enkele bultroppe gereeld in die digte *Acacia welwitschii*-doringruigtes opgemerk. Koeie, kalwers en jong diere is selde in die ruigtes gesien, indien wel, was dit klein teeltropies van hoogstens ses individue.

Gedurende die natseisoen het die kameelperde meestal gehou in die

oop *Acacia nigrescens*-savanne op die basaltgronde aan die oostekant van die studiegebied. In die warm-droëseisoen (Aug. tot Okt.) het 'n deel van die bevolking in die digter rivieroewerplantegroei langs die volgende dreineringslyne voorgekom: Nwanedzispruit-Oos, Swenispruit-Oos, Mavumbespruit en Gudzanespruit. Die res van die bevolking het weswaarts beweeg na die ekotoongebiede aangrensend aan die digter, gemengde *Combretum*-plantgemeenskappe. 'n Groot persentasie van laasgenoemde kameelperde het langs die Nwanedzispruit-Wes, Swenispruit-Wes, Timbavati-rivier en Nwaswitsontsorivier gekonsentreer.

Weens die daling in temperatuur in die nag langs die dreineringslyne het die kameelperde in die laatmiddag (16:00 tot 18:00) na die waterskeidings beweeg en weer vroegoggend (06:00 tot 09:00) teruggekeer na die immergroen oewerplantegroei.

Twee weke na die eerste lentereëns het die kameelperde terugbeweeg en uitgesprei oor die *Acacia nigrescens*-savanne. Enkele veldbrande het teen die einde van die koue-droëseisoen (Apr. tot Jul.) voorgekom en gevolglik het die kameelperde in hierdie gebrande blokke, wat vroeg begin tot het, inbeweeg (Hoofstuk 4.2.1).

VOEDING:

Kameelperde is oorwegend blaarvreters wat 'n wye reeks voedselplante benut, meestal houtagtige struik en bome waarvan *Acacia*'s die belangrikste is. Soms word jongspruitende grasse ook benut, maar dit is weglaatbaar min (< 2 % van totale dieet), (Oates, 1972; Hall-Martin, 1974a; Sauer et al., 1977 en Smithers, 1983). Kameelperde is herkouters wat vir lang tye in die skadu van bome sal staan of lê (met kop en nek regop) en herkou. Innes (1958) beweer dat die herkou-aksie uit 29 tot 49 kou-aksies per voedselbolus bestaan.

Die tipe voedsel benut, wissel deur die jaar met verandering van voedselbeskikbaarheid, na gelang die fenotipe van die plante verander. Gedurende die warm-natseisoen (Nov. tot Mrt.) wanneer boomblare volop is, word verskillende spesies *Acacia*'s, *Combretum*'s, *Terminalia*'s en ook *Ziziphus mucronata* hoofsaaklik benut (Hall-Martin, 1975b). Solank die *Acacia*-spesies beskikbare voedsel het, bly dit (ten alle tye, ongeag seisoen) die belangrikste voorkeurvoedselplante vir kameelperde, (Foster & Dagg, 1972; Hall-Martin, 1975b; Sauer et al., 1977; Kok & Opperman, 1985 en eie waarneming). Sauer (1977) het bevind dat blare van *Acacia*'s 'n hoër proteïënhoud het as die res van die voedselspesies. Foster (1968); Innes (1958); Dagg (1959) en Kok & Opperman (1985) kon geen korrelasie vind tussen voedselvoorkeur deur kameelperde en die voedingswaarde (proteïënhoud ingesluit) van die dieet nie. Sauer et al. (1977) beskou *Acacia caffra*, *A. karroo* en *A. senegal* as voorkeurspesies en *Combretum apiculatum*, *C. hereroense*, *C. imberbe*, *C. zeyheri*, *Colophospermum mopane*, *Dichrostachys cinerea* en *Diospyros mespeliformes* as belangrike voedselplante van kameelperde. Tydens hierdie studie is gevind dat *Acacia nigrescens*, *A. tortilis* en *A. welwitschii* ook voorkeurspesies is en dat *A. nilotica*, *Grewia* spp. en *Terminalia prunioides* addisionele belangrike voedselplante is.

Gedurende die warm-droëseisoen (Aug. tot Okt.) wanneer die plante 'n minimum blaarbedekking het, word immergroen en half-bladwisselende bome soos *Euclea*, *Maytenus*, *Schotia* en *Diospyros* benut (Leuthold & Leuthold, 1972a; Hall-Martin, 1974b en eie waarneming). *Acacia robusta*, *A. xanthophloea* en *Lonchocarpus capassa* (was almal immergroen tydens die studie, maar is volgens Van Wyk [1984] half bladwisselend) was die belangrikste kameelperddieet in dié tydperk in die studiegebied. Laasgenoemde drie spesies kom meestal langs die dreineringslyne voor en is nie deur die res van die jaar deur kameelperde benut nie. Vrugte/peule van *Acacia*'s en *Combretum*'s en die blomme van *Acacia nigrescens*, *A. welwitschii* en *Terminalia prunioides* het ook deel uitgemaak van

die kameelperde se dieet.

Dit is hoofsaaklik die jong lote aan die buitekroonoppervlak van bome en struik wat deur kameelperdbeweiding ontblaar word. Houtagtige plantsoorte word selde van binne- of van onderaf deur kameelperde benut (Foster & Dagg, 1972; Sauer et al., 1977; Kok & Opperman, 1985; en eie waarneming). Groot bome (hoër as 5 m) wat 'n benuttingslyn aan die onderkant van hul kroon (op 5 m hoogte) ontwikkel het, word wel van onderaf gevreet; byvoorbeeld: *Sclerocarya birrea*, *Lannea stuhlmannii* en sommige *Acacia tortilis*-bome in die studiegebied.

Die kameelperd vou die punt van sy tong (\approx 45 cm lank) om die basis (30 tot 50 cm vanaf punt) van die jong, dun takkies; trek die takkie met die tong nader tot in sy bek; byt dit vas tussen die tande in die onderkaak en die harde kussing van die palatum; en met half oop lippe word die kop vinnig weggetrek. Die blare, petiole en stukkies bas word in die dier se bek afgestroop. Volgens Sauer et al. (1977) duur 'n byt gemiddeld 2 s. Volgens eie waarneming het kameelperde gemiddeld drie tot vyf sulke byte afgepluk/afgestroop alvorens 'n voedselbolus gevorm en ingesluk is. Afhangend van plantspesie en fenotipe het die kameelperde ses tot nege bolusse.min⁻¹ ingesluk. Die voedsel is nie gekou nie, net een of twee maal deur die mond gerol om 'n bolus te vorm, en dan ingesluk. Houtagtige takkies wat in die bek beland (afbreek) tydens die stropingsproses, word met die tong uit die bek uitgewerk.

Gedurende die droë seisoen wanneer die dorings verhard het en die jong takkies reeds gelygnifiseerd geraak het, het die kameelperde met hul lippe, eerder as met die tong, die blare of peule tussen die dorings van *Acacia*-bome uitgepluk. Dit het veral voorgekom by die benutting van *Acacia robusta* en *A. xanthophloea*-bome. Later het dit gelyk asof die tegniek net by *Acacia*'s met lang reguit dorings en by *Maytenus* en *Dichrostachys* met hulle lang

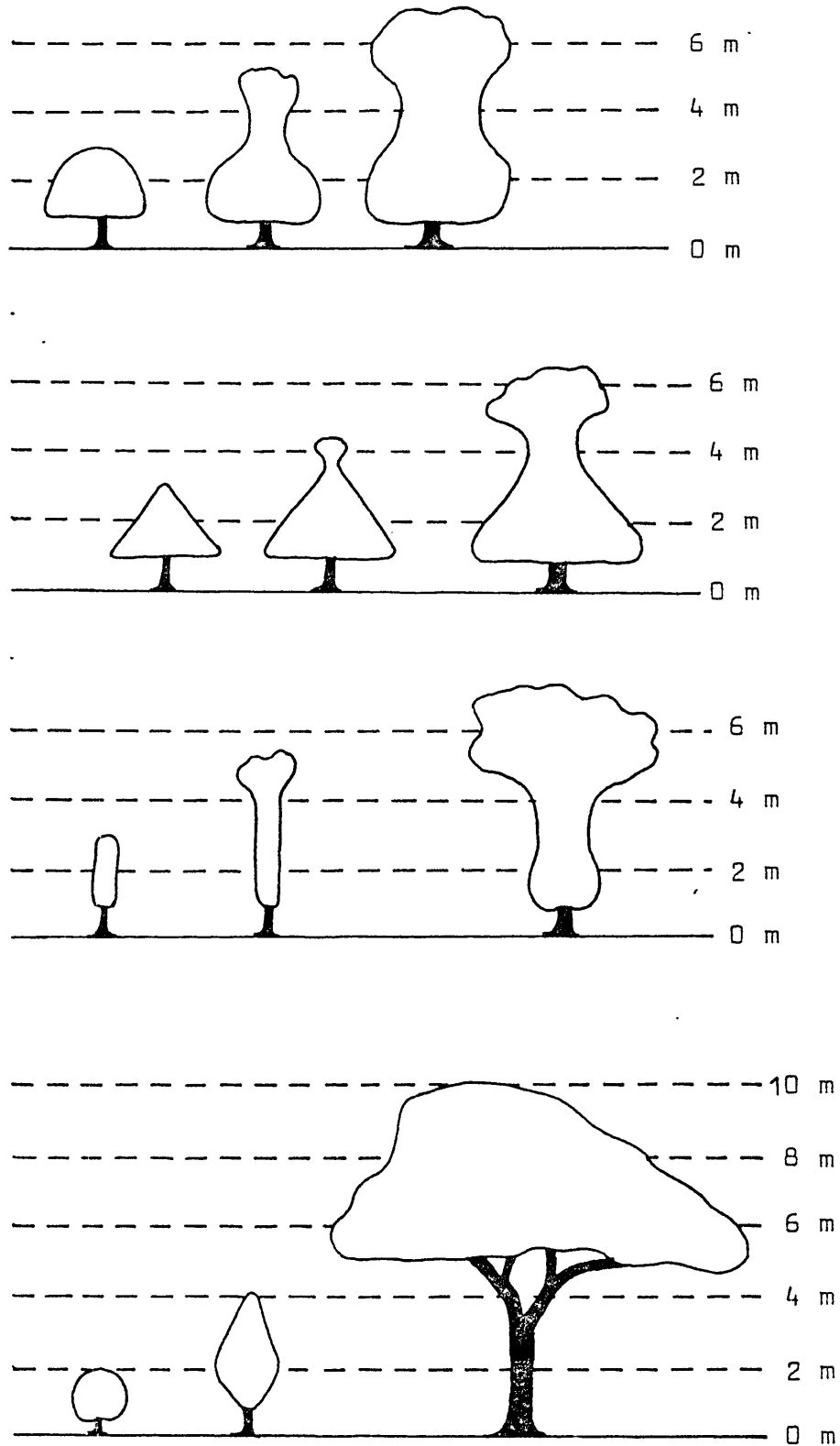
pendorings toegepas word. By *Acacia's* met haakdorings is die strooptegniek toegepas. Sauer et al. (1977) meld wel die verskynsel van blarepluk by *Acacia erubescens* wat haakdorings besit. Volgens hulle het die metode gemiddeld 6 s per byt geduur. Dit is 4 s langer as die 2 s per byt wanneer die stroopaksie uitgevoer word.

Sauer et al. (1977) gee die volgende uiteensetting van fenotipebenutting van *Acacia tortilis* deur kameelperde, volgens seisoen, uitgedruk as persentasie van die totale tydsduur wat die boom benut is:

In die natseisoen	80 % van die tyd is blare gevreet,
	16 % van die tyd is peule gevreet,
	4 % van die tyd is jong takkies gevreet.
In die droëseisoen	17 % van die tyd is blare gevreet,
	83 % van die tyd is peule gevreet.

Volgens Sauer et al. (1977) het die boomstratum (> 2,0 m) 67,4 % van die totale dieet uitgemaak, terwyl die struikstratum (> 0,5 tot 2,0 m) 32,6 % van die dieet uitgemaak het. Dit stem ooreen met eie resultate, Hoofstuk 4.2.1. Benutting van die laer plantegroei (< 0,5 m) was weglaatbaar min. Kameelperde kan blare tot op 'n hoogte van 5,5 m benut.

Strawwe kameelperdbenutting veroorsaak dat bome in verskillende struktuurvorms gevreet word. Met uitermate swaar benutting kan 'n hele plantgemeenskap in 'n sekere vorm gevreet word. Foster & Dagg (1972) het in Nairobi Nasionale Park bevind dat 'n *Acacia drepanolobium*-boomgemeenskap deur kameelperde en vuur gereduseer is tot 2,0 m hoë struik. Net buite die park waar geen kameelperdbenutting voorgekom het nie, was die bome almal hoër as 6,0 m. Dieselfde effek word verkry in die Nwanetsi-Satara en Mapetane-Noord omgewings in die Krugerwildtuin. Figuur 34 gee 'n voorstelling van die verskillende vorms waarin kameelperde houtagtige plantegroei kan vreet.



FIGUUR 34: Verskillende boomvorme wat ontstaan as gevolg van uitermate swaar benutting deur kameelperde. Volgens Innis (1958); Foster (1968); Fourie (1977); Leuthold (1978); Kok & Opperman (1985) en eie waarne-
ming. Normaalweg dui dit op oorbenutting van die veldtipe.

Kameelperde hou van soutlekke, maar moet op ander diere staatmaak om die grond fyn te trap en die afsetting los te maak (Langman, 1978). Osteofagie, die optel en kou van bene, is 'n algemene verskynsel onder kameelperde. Dit kom meer dikwels gedurende die koue-droëseisoen van Apr. tot Jul. voor. Volgens Langman (1978) kan dit 'n poging wees om 'n gebalanseerde verhouding van kalsium en fosfor in die dieet in te neem.

SOSIALE GEDRAG EN TUISGEBIED:

Kameelperde is grotendeels daglewend, maar beweeg ook snags rond. Tabel 5 gee 'n indikasie van hulle daaglikse aktiwiteit tussen 05:00 en 18:00.

Sosiale bande is swak ontwikkel en tropstrukture is nie van 'n vaste aard nie (Innes, 1958; Foster & Dagg, 1972; Leuthold & Leuthold, 1972b; Langman, 1977 en eie waarneming). Troppe bestaan gewoonlik uit koeie en kalwers met of sonder een of twee nomadiese bulle. Daar is geen standvastigheid in die verhouding van bulle tot koeie in 'n trop nie en ook nie in tropgrootte nie. Aantal diere in 'n trop kan van dag tot dag wissel. Lede van verskillende troppe meng vrylik met mekaar en loop van een trop na 'n ander. Bulle is nomadies, gewoonlik alleenlopers, maar jonger bulle kan wel klein troppies vorm. Die bulle swerf rond tussen die teeltroppe en sluit van tyd tot tyd by 'n trop aan. Ou bulle neig om alleenlopers te word wanneer hulle nie meer suksesvol kan meeding om koeie nie. Hulle ontwikkel ook 'n onaangename reuk. Geen hiërargie of tropleiers word binne troppe aangetref nie.

Kameelperde is nie-territoriaal maar sal vir lang tydperke in 'n bepaalde tuisgebied bly totdat die veld versteurd raak of verswak, waarna hulle na nuwe gebiede sal trek.

Die grootte van tydelike tuisgebiede wissel baie (Foster & Dagg,

1972; Leuthold & Leuthold, 1972b en Langman, 1973):

Nairobi Nasionale Park:		Elkarama Ranch Kenya:	
62,0 km ²	n = 10	16,5 km ²	n = 16
85,0 km ²	n = 10	13,0 km ²	n = 28
Timbavati:		Tsavo Nasionale Park:	
37,4 km ²	n = 4	163,6 km ²	n = 60
22,9 km ²	n = 9	161,8 km ²	n = 50

TABEL 5: Verdeling van tyd (in persentasie) wat kameelperde aan verskillende gedragsaktiwiteite binne 3 uur-dagsiklusse spandeer (Innis, 1958).

Maand	Siklus	Vreet	Herkou	Lê	Staan	Konflik
September	5:00 - 9:00	76	8	3	9	4
	9:00 - 12:00	88	4	2	3	4
	12:00 - 15:00	63	5	7	20	5
	15:00 - 18:00	98	0	0	2	0
	\bar{x}	83	4	3	8	3
Oktober	5:00 - 9:00	90	3	1	2	5
	9:00 - 12:00	62	14	11	12	3
	12:00 - 15:00	65	6	15	2	12
	15:00 - 18:00	95	4	0	1	0
	\bar{x}	77	7	7	4	5
November	5:00 - 9:00	60	13	17	9	5
	9:00 - 12:00	41	30	18	7	4
	12:00 - 15:00	34	20	33	11	2
	15:00 - 18:00	78	10	1	3	9
	\bar{x}	55	17	16	6	5
Desember	5:00 - 9:00	57	35	3	1	4
	9:00 - 12:00	34	38	12	1	3
	12:00 - 15:00	78	0	22	0	0
	15:00 - 18:00	88	3	0	1	8
	\bar{x}	65	19	12	1	4

Volgens Foster & Dagg (1972) is 'n trop 'n getal van dieselfde dierspesie wat saambeweeg en voortdurend gesamentlik by die een of ander aktiwiteit betrokke is. Hiervolgens vorm kameelperde los en onstabiele troppe. Kameelperde word as een trop beskou wanneer die individue almal binne 'n spanwydte van $\approx 1,0$ km voorkom en alle individue in dieselfde rigting beweeg. Troppgroottes van 20 tot 30 kameelperde kom algemeen in die Krugerwildtuin voor. Fourie (1977) meld dat 'n trop van 46 al in die Krugerwildtuin gesien is. By een geleentheid gedurende die studie (27 Aug. 1985) is 'n tydelike massatrop van 72 kameelperde tussen Nkayapan en die Marhya-brandproefpersele (suid van Sataruskamp) waargeneem. Die trop was oor 'n gebied van $1,7 \times 0,6$ km versprei. Almal was binne sigafstand van mekaar. Hulle het gewei op 'n plaat *Dichrostachys cinerea*-struik met gemiddeld 70 % bot. Die spesifieke trop is vir 4 dae agtereenvolgens in dieselfde omgewing gesien waarna dit opgebreek het in drie onderskeie troppe. Dieselfde verskynsel is naby Onder-Sabie opgemerk waar 65 kameelperde 'n tydelike massatrop gevorm het.

Aangesien kameelperde deur selektiewe beweiding die meeste van hul waterbehoefte kan bevredig, is hulle nie van oppervlakdrinkwater afhanklik nie. In warm, droë klimaatsomstandighede waar water skaars is, kan kameelperde vir etlike maande oorleef sonder om enige water te drink (Foster & Dagg, 1972). Die Kaokoveldkameelperde maak grootliks van hierdie vermoë gebruik. As water wel beskikbaar is sal kameelperde daaglik drink. Young (1970) noem dat kameelperde enige tyd van die dag water sal drink; dit stem ooreen met eie waarneming. Innes (1958) het gesien dat hulle tot so laat as 20:00 saans, nadat dit al stikdonker was, gedrink het.

BEVOLKINGSAANWAS (voortplanting):

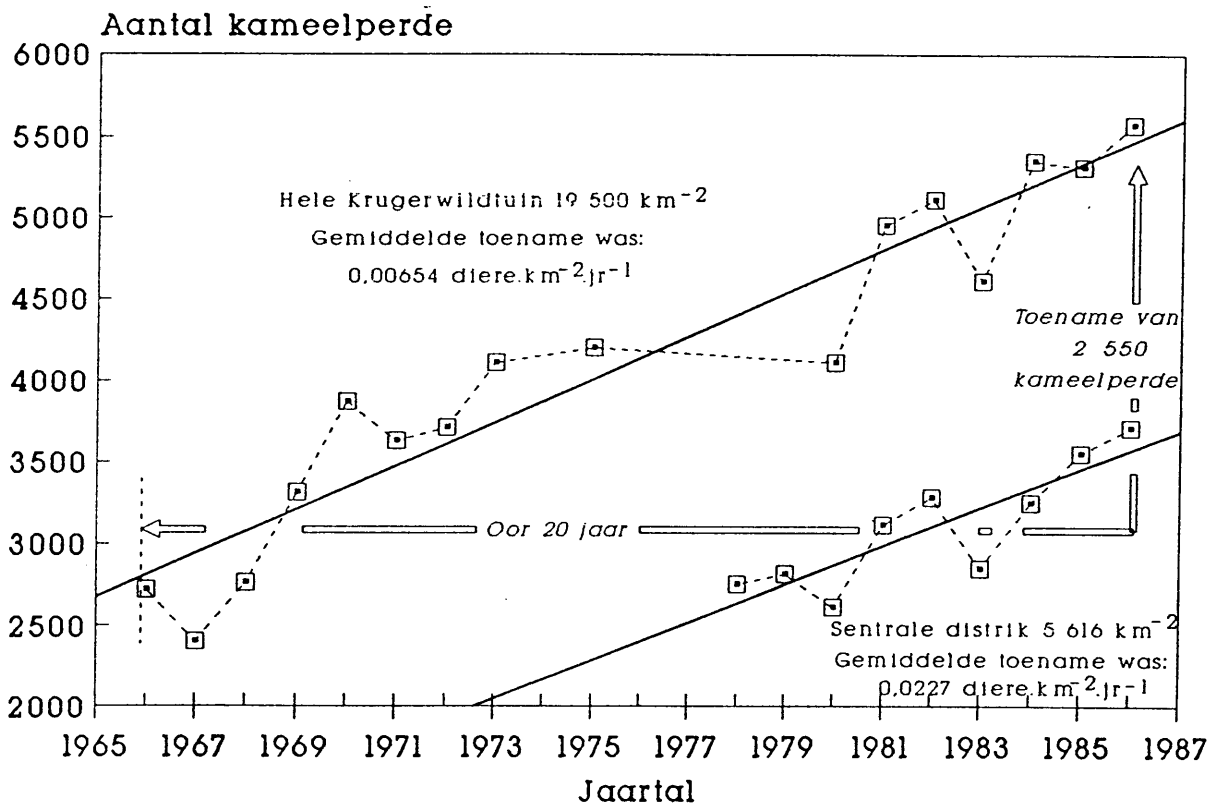
Die kameelperd is een van min hoefdiere met 'n dragtigheidsperiodes (457 dae) langer as 'n jaar. Alhoewel hulle dwarsdeur die

jaar teel, bestaan daar tog 'n positiewe verband tussen reënval 'n maand voor bevrugting en bevrugting self (Hall-Martin et al., 1975). Dagliglengte oefen 'n indirekte stimulus uit op bevrugting deurdat dit die voedingstatus (fenotipe) van die plante bepaal, byvoorbeeld bladwisselendheid van *Acacia*- en *Combretum*-bome (Smithers, 1983). Kalwers word regdeur die jaar gebore, maar met 'n toename in Feb. tot Mrt. en Aug. tot Okt. Haltenorth & Diller (1980) het in Oos-Transvaal bevind dat 60 % van die geboortes vanaf Des. tot Mrt. voorgekom het.

Geboortemassa van 'n kalf is \approx 102 kg met 'n skouerhoogte van \approx 1,5 m (Hall-Martin et al., 1975). Kalftussenpose is 20 maande en 'n koei word geslagsryp op 4 jaar en bly reproduktief tot op 20 jaar. Een koei kan dus 'n maksimum van nege kalwers voortbring (tweelinge uitgesluit). Algemene lewensverwagting van kameelperde is 28 jaar.

Gedurende die eerste 3 tot 6 weke word die kalf deur die koei versteek. Sy beskerm hom teen gevare deur bo-oor hom stelling in te neem en die aanvaller met kappe van haar voorpote te verdryf. Na 6 weke moet die kalf homself beskerm. Die kalf soog vir 6 tot 12 maande maar begin reeds na 1 maand blare peusel en vreet. Hoë mortaliteit kom voor onder kalwers jonger as 1,5 jaar. Foster & Dagg (1972) het in Nairobi Nasionale Park gevind dat 73 % van die kalwers binne die eerste jaar gevrek het. In Oos-Transvaal het Hall-Martin (1975b) die getal op 48 % vasgestel terwyl Pellew (1983) bevind het dat dit 52 % in Serengeti was.

In die Krugerwildtuin is die kameelperdpopulasie steeds besig om toe te neem. In die suid-sentrale distrik (studiegebied ingesluit) het die populasie vanaf 1978 tot 1986 (8 jaar) met \approx 966 individue toegeneem. In 1986 was die bevolking in die gebied (5 616,7 km²), \approx 3 730 individue. Kameelperddigtheid het dus van 0,49.km⁻² toegeneem tot 0,66.km⁻² (Figuur 35 en Tabel 6). Die totale bevolking van die hele Wildtuin het vanaf 1966 tot 1986



FIGUUR 35: Bevolkingsgroeikurve van die kameelperdbevolking in die Krugerwildtuin vanaf 1966 tot en met 1986. Data volgens jaarlikse lugsensus deur die Nasionale Parkeraad.

TABEL 6: Kameelperd-kalfpersentasies soos verkry vanaf lugsensusse in die Krugerwildtuin (Nasionale Parkeraad, 1980 tot 1986).

Gebied	Bevolking 1986		Kalfpersentasie						
	Totaal	Kalf	1986	1985	1984	1983	1982	1981	1980
A	104	9	8,65	--	--	1,39	1,69	13,33	3,33
B	65	2	3,08	1,31	2,47	7,69	15,29	15,38	12,50
C	88	1	1,14	0,72	2,29	0,76	2,07	4,42	--
D	146	10	6,85	7,43	6,94	11,73	3,83	11,72	8,75
E	503	32	6,36	8,05	7,77	4,95	6,56	8,55	4,42
F	3 730	291	7,80	8,21	6,12	7,08	9,06	11,31	8,22
G	943	51	5,41	6,05	6,02	4,34	7,14	8,93	8,45
KNP	5 579	396	7,10	7,43	6,52	6,20	8,12	10,55	7,89

A,B,C,D,E - Noordelike en noord-sentrale distrik van Wildtuin;
 F - Suid-sentrale distrik (studiegebied);
 G - Suidelike distrik;
 KNP - Hele Wildtuin.

(20 jaar) met 2 864 kameelperde toegeneem. Digtheid in 19 500 km² (hele Wildtuin) het van 0,14.km⁻² tot 0,29.km⁻² toegeneem. Hall-Martin (1975a) het in die Timbavati-wildreservaat bevind dat met 'n digtheid van 2,6 kameelperde.km⁻², 15 % (182 individue) van die bevolking gedurende die daaropvolgende droëseisoen gevrek het weens oorbenutting. Hoë voedingsdruk het die diere se kondisie drasties laat afneem en leeupredasie het toegeneem. Tabel 6 gee die persentasie nataliteit van kameelperdkalwers binne die studiegebied aan, asook binne die totale Krugerwildtuin.

❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ---ooOoo--- ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖

4

**KAMEELPERD-
VREETSTRATEGIE**

4 KAMEELPERDVREETSTRATEGIE

4.1 METODIEK

WAARNEMING EN DATANOTERING:

Kameelperde van die suid-sentrale distrik van die Nasionale Krugerwildtuin is 'n jaar lank dopgehou en agtervolg. In totaal het die waarnemings 1 080 uur van kameelperdbenutting ingesluit. Die doel was om die kameelperd se vreetstrategie te bepaal, wat later geïnkorporeer is met die tannieninhoud van die dieet. Hiervolgens is bepaal of tannien 'n rol speel by voedselvoorkeurseleksie van kameelperde en/of dit enige ander effek op kameelperd se vreetstrategie het. Omdat biosintese in plante onderhewig is aan klimaatfaktore, is aanvaar dat dit ook die geval met tannienbiosintese moet wees. Daarom was dit nodig om so veel moontlik van dié faktore te monitor. Kameelperde is om die beurt binne alle tydvakke van die dag (04:00 tot 19:00) dopgehou. So kon alle klimaattoestande binne elke seisoen verteenwoordig word. Waarnemings is ook gedurende reënneerslae gemaak. Gedurende Augustus 1985 is kameelperde snags dopgehou. Dit was onsuksesvol en moes afgelas word. Individue het verskillend gereageer op die beligting wat gebruik is en gevolglik kon geen aktiwiteitspatroon bepaal word nie. Identifisering en bepaling van fenologiese toestand van die plante op 'n afstand van 70 m of meer (minimum volgafstand wat die kameelperde verdra het) snags, het baie probleme veroorsaak. Die akkuraatheid van die waarnemings is bevraagteken.

Plantegroei voorkoms is aangeteken om vas te stel wat die invloed daarvan op die kameelperd se vreetstrategie is, en ook wat die

invloed daarvan op tannienbiosintese is. Hiervoor is die plantegroei vooraf bestudeer en op 'n 1 : 50 000 topografiese kaart gekarteer (Figuur 32, p. 80). Kameelperde is maandeliks ewekansig binne elke gekarteerde plantegroeitipe bestudeer.

Verskeie outeurs (sien Hoofstuk 3) het bevind dat kameelperdbulle en -teeltroppe normaalweg nie in dieselfde habitatte ten opsigte van plantegroeidigtheid voorkom nie. Dieselfde verskynsel is in die studiegebied gevind (Hoofstuk 4.2.1). As gevolg hiervan en ook om atipiese aktiwiteit te vermy, is daarteen besluit om kameelperde permanent te merk of te identifiseer. Die studie is oor die hele bevolking in die studiegebied uitgevoer en soveel moontlik verskillende kameelperde is dopgehou. Kameelperdtroppe bestaande uit vier tot 30 diere asook alleenloperbulle is om die beurt, van week tot week, met behulp van 'n vierwielaangedrewe voertuig agtervolg en dopgehou. Agtervolging het vir 4 tot 7 uur ononderbroke geskied. In die geval van troppe is twee tot vier individue uitgesonder en intensief dopgehou, terwyl die aktiwiteite van die res van die trop voortdurend in ag geneem is. Sou enige van die waargenome individue se benuttingsaktiwiteit te enige tyd deur 'n ander kameelperd beïnvloed word, hetsy deur benutting van dieselfde boom of van ander bome in die onmiddellike omgewing, is die bewegings en aktiwiteite van die "indringer/s" vir die betrokke tydsduur van invloed, ook aange-teken. In die tydperk 1 Mrt. 1985 tot en met 28 Feb. 1986 is 513 individuele kameelperde intensief dopgehou (met inagneming van die feit dat dieselfde dier moontlik meer as eenkeer tydens die studie dopgehou kon gewees het).

Bedags kon die kameelperde ongesteurd gevolg word met 'n minimum volgfstand van 70 m (verkieslik verder as 100 m). Kameelperde

is nie menssku nie maar wel nuuskierig en senuweeagtig wanneer hulle op 'n te kort volgfstand agtervolg word. By aankoms het dit tussen 30 en 80 min geneem voordat die diere met normale voedingsaktiwiteite voortgegaan het. Waarneming kon nie gedoen word alvorens die diere my teenwoordigheid aanvaar het nie. Gewoonlik het die kameelperde vir 20 tot 40 min na die voertuig gestaar; sommiges het selfs begin herkou. Daarna het hulle vir 'n tyd lank probeer wegbeweeg van die voertuig af en dan stelselmatig begin om hul normale aktiwiteite voort te sit. Hierna het hulle geen verdere notisie van die voertuig geneem nie, mits die minimum volgfstand gehandhaaf is. Indien nie, het die hele ritueel weer van vooraf begin. Plantegroeidigheid en terreinformasie het 'n groot rol gespeel in die toelaatbare volgfstand vir akkurate waarneming. Sodra 'n kameelperd onnatuurlik gereageer het of deur my teenwoordigheid beïnvloed is, is waarneming gestaak en die betrokke aaneenlopende waarnemingsreeks afgesluit. Sou die dier weer voortgaan met normale voedingsaktiwiteit, is met 'n nuwe waarnemingsreeks begin.

Elke individuele benutting van 'n boom of struik (een uit 'n aaneenlopende benuttings-/waarnemingsreeks) deur een of meer kameelperde, is deeglik gemonitor en op 'n **datavel** aangeteken. Die datavel maak voorsiening vir 34 statisties-varieerbare veranderlike faktore wat 'n invloed mag uitoefen op die tanniensamestelling van die plant en die tydsduur van benutting (BYLAAG 3).

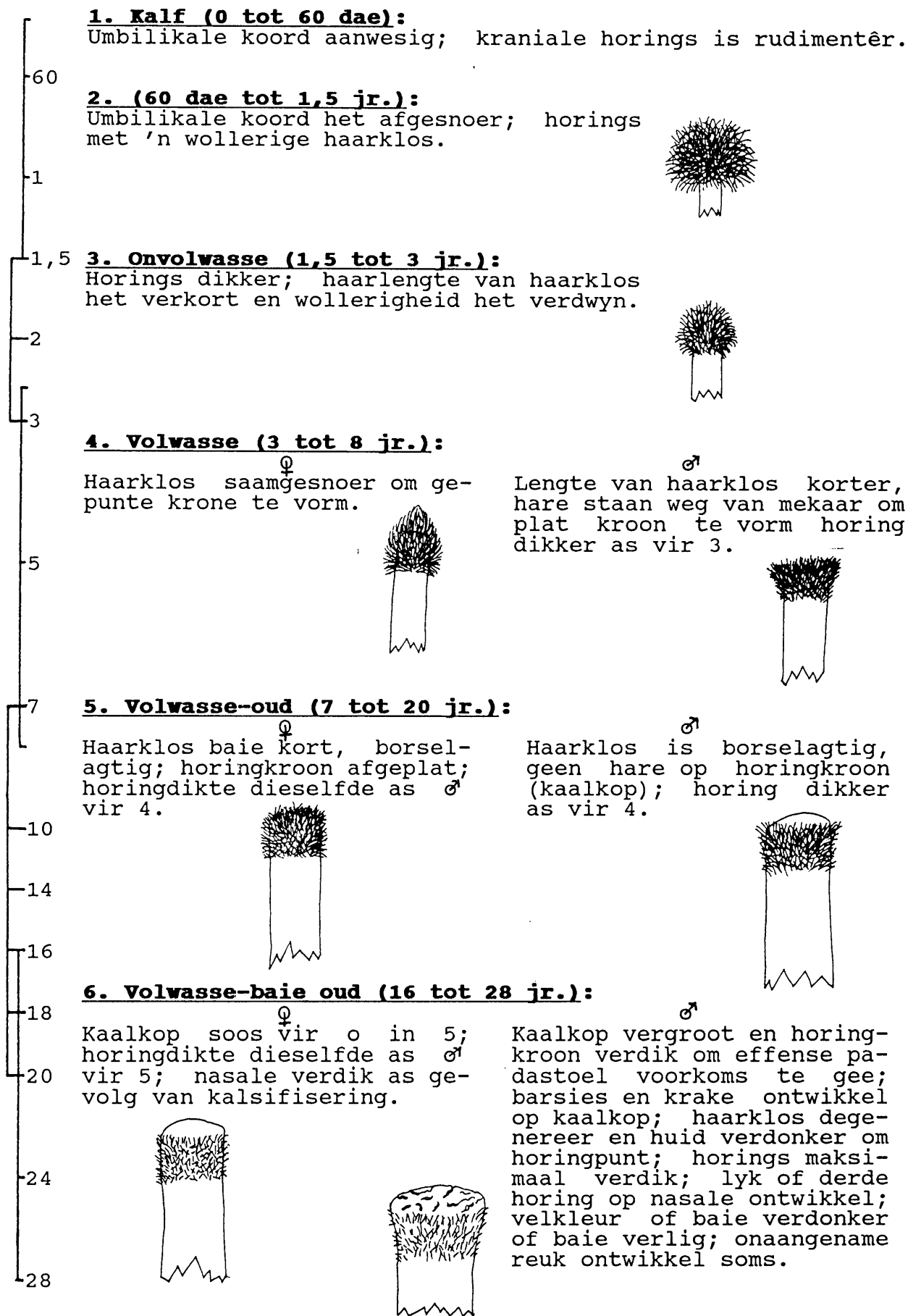
Vervolgens 'n uiteensetting van die datavel en die onderskeie veranderlikes:

A - DIERIDENTIFIKASIE

1. Diernommer - 'n Tydelike identifikasienommer (een uit 513) is toegeken aan elke kameelperd wat tydens agtervolging binne dieselfde waarnemingsreeks intensief dopgehou is.
2. Geslag - Kameelperd se geslag.
3. Hoogte - Hoogte van die dier word aan die begin van 'n waarnemingsreeks bepaal. Dit is gemeet relatief tot die hoogte van 'n boom wat deur die dier benut is. Die dier se hoogte word visueel teen die boom afgeëts en dan met 'n meetstok teen die boom gemeet.
4. Ouderdom - Die relatiewe ouderdom van die dier; kalf (k), volwasse-jonk (vj), volwasse (v), volwasse-oud (vo) of volwasse-baie oud (vbo). Dit is bepaal op grond van die dier se grootte, dikte van die horings, haarbedekking op die punte van die horings en velkleur. Hierdie kriteria verskil volgens geslag. Sien Figuur 36.

B - OMGEWINGSBESKRYWING

5. Boomnommer - 'n Identifikasienommer (een uit 2 200) is toegeken aan die boom wat benut is.
6. Lokaliteit - Die betrokke punt is tot die naaste 0,8 km² op 'n 1 : 50 000 topografiese kaart aangestip. Die kaart is in 4,0 km²-ruite opgedeel, wat onderverdeel is in vyf (0,8 km²) sektore. Elke sektor is genommer en die betrokke nommer is aangestip op die datavel.
7. Plot - Die varieerbare-kwadrantperseel (later bespreek) wat mees verteenwoordigend van die betrokke plantegroeistruktuur was.
8. Bloknommer - Die wildduin is deur die Parkeraad in veldbestuurbrandblokke ingedeel. Die betrokke blok waarin die waarneming gedoen is, is aangeteken. Hiervolgens kon veldbranddata (verkry vanaf die Parkeraad) bygereken word vir die bepaling van die bome se blaarouderdom.
9. Tyd - Tydstip van die dag (uur:min:s) wanneer waargeneem. Dit is ook die aanvangstyd van die benutting.
10. Temperatuur - Temperatuur is gemeet in die skaduwee, 1 m bo



FIGUUR 36: Indekskaart vir visuele ouderdomsbepaling van kameelperde, volgens 'n relatiewe skaal onder normale veldtoestande. Volgens Dagg (1968); Langman (1977) en eie waarneming.

grondvlak met 'n kwik-termometer (°C).

11. Vog - Relatiewe humiditeit (%) is met 'n mini-higrometer gemeet op dieselfde posisie as vir temperatuur, in die koelte, 1 m bo grondvlak. Die mini-higrometer is volgens die higrometer van die tweede-orde meteorologiese Satara-stasie (registrasie 0639474) gestandaardiseer.
12. Windrigting - Dit is bepaal met behulp van 'n kompas en 'n linnevlaggie (50 x 25 cm driehoek, gemonteer op 'n 1,3 m aluminiumstafie vooraan die voertuig). Die rigting uit 360° vanwaar die wind gewaai het is aangeteken.
13. Windsterkte - Op grond van die heftigheid waarmee bogenoemde vlaggie gewapper het, is windsterkte volgens 'n relatiewe skaal aangeteken; geen wind (gg), geen/bries (gb), bries (bb), bries/matig (bm), matig (mm), matig/sterk (ms), sterk (ss) en baie sterk (xs).
14. Veldtoestand I - Dit is die persentasie boom-/struikbedekking (relatief tot grondoppervlak) van die bome en struie wat alleenlik in die betrokke en/of laer hoogteklasstrata (maar nie in 'n hoër stratum) voorgekom het (in dié geval 0,0 tot 1,0 m hoë plante).
15. Veldtoestand II - Persentasie bedekking in stratum > 1,0 tot 2,0 m.
16. Veldtoestand III - Persentasie bedekking in stratum > 2,0 tot 4,0 m.
17. Veldtoestand IV - Persentasie bedekking in stratum > 4,0 m.
18. Datum

C - BOOMIDENTIFIKASIE

19. Spesie
20. Boomhoogte
21. Vryhoogte - Hoogte vanaf grondvlak tot en met die eerste blaardraende takke.
22. Kroondeursnit - Die maksimum deursnit van die kroonbedekking.

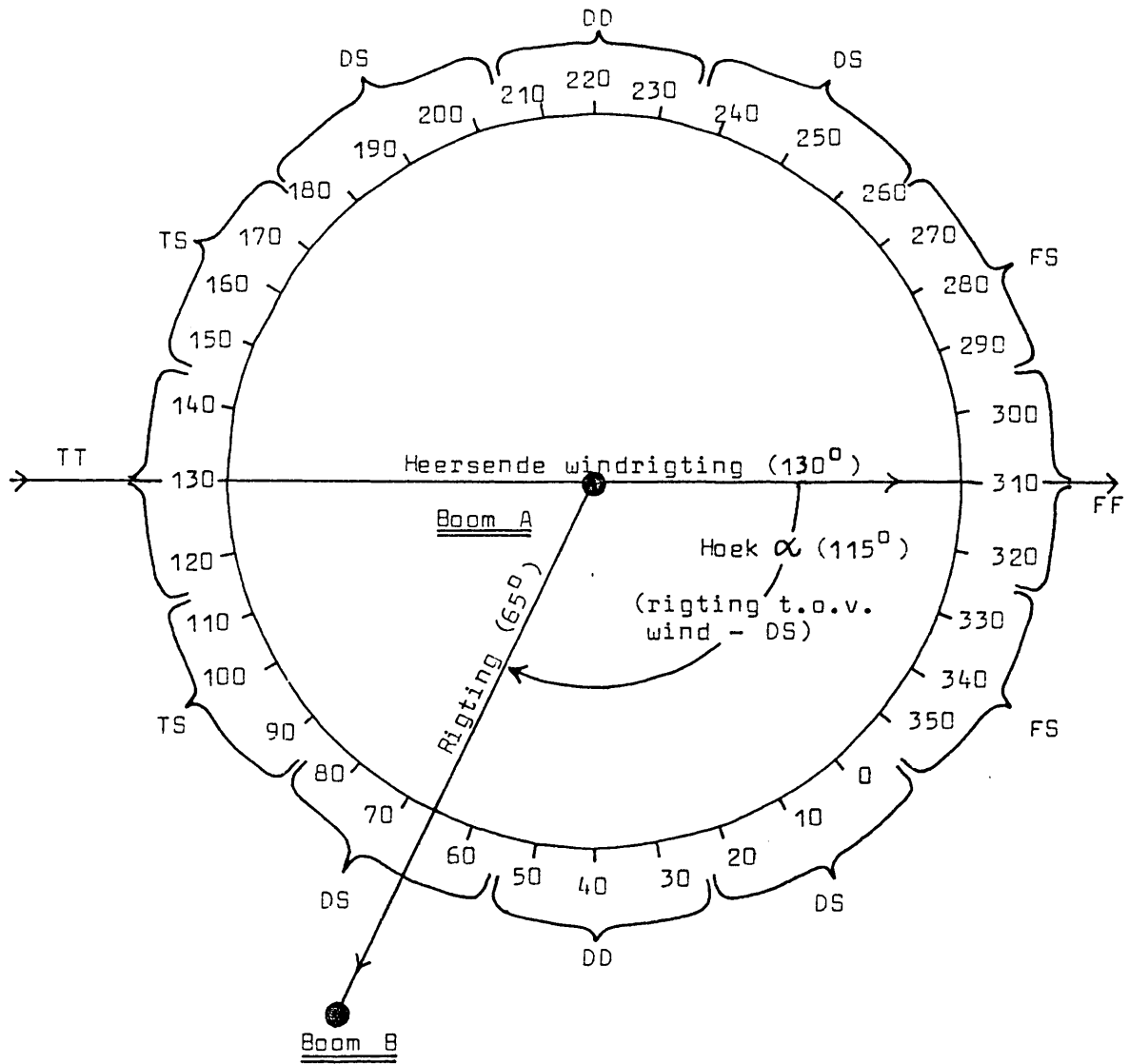
23. Rooibot - Fenologiese status van die plant, aangeteken as persentasie bedekking relatief tot die volume van die plant. Rooibot is die jongste stadium van vegetatiewe blaar- en stingelgroei. Die blaartjies is nog onderontwikkel en het 'n roesbruin kleur. Kategorieë vir rooibot is > 1 tot 10 % en > 10 % van die plant se kroonvolume.
24. Blaarbot - Dit is die helder, liggroen, nuwe blaar- en stingelgroei van plante (bot), wat direk na rooibot volg. Kategorieë vir blaarbot is: > 1 tot 10 %, > 10 tot 30 %, > 30 tot 50 % en > 50 % van die plant se kroonvolume.
25. Ou-blare - Volwasse, meestal donkergroen blare van die plant. Kategorieë is: > 1 tot 15 %, > 15 tot 30 %, > 30 tot 50 %, > 50 tot 70 % en > 70 % van die plant se kroonvolume.
26. Blomme - Kategorieë is: > 1 tot 10 % en > 10 % van die plant se kroonvolume.
27. Vrugte en saad/peule - Kategorieë is: > 1 tot 10 %, > 10 tot 50 % en > 50 % van die plant se kroonvolume.
28. Blaarouderdom - Behalwe vir *Euclea divinorum*, *Maytenus heterophylla*, *Spirostachys africana*, *Acacia robusta*, *A. xanthophloea*, *Lonchocarpus capassa* en *Ficus sycomorus* het al die ander bome en struik wat deel van die kameelperddieet uitmaak het, hul blare in die winter verloor. Binne 10 dae na die eerste reëns het die plante weer begin bot. Blaarouderdom is pro rata vir elke area uitgewerk na gelang van die eerste lentereëns in die spesifieke area. Vir korrelasie is die veld deurgaans visueel dopgehou. Data aangaande reënval is vanaf Satara-, Houtboschrand-, Nwanetsi-, Kingfisherspruit- en Tsokwane-weerstasie verkry. Die datums van voorkoms van veldbrande is van Skukuza-navorsingstasie verkry. Waar die veld binne die betrokke seisoen na die eerste reëns gebrand het, is blaarouderdom bepaal vanaf 14 dae na die brand. Brande wat baie laat in die seisoen voorgekom het, het meegebring dat die veld nie weer gebot het nie en die plante dus blaarloos gelaat was vir die res van die jaar. In sulke gevalle het die kameelperde getrek. Blaarouderdom is in die volgende kategorieë ingedeel: 7 tot 30 dae, 31 tot 60 dae, 61 tot 90 dae, 91 tot 150 dae, 151 tot 240 dae en 241 tot 360 dae.

D - BENUTTING

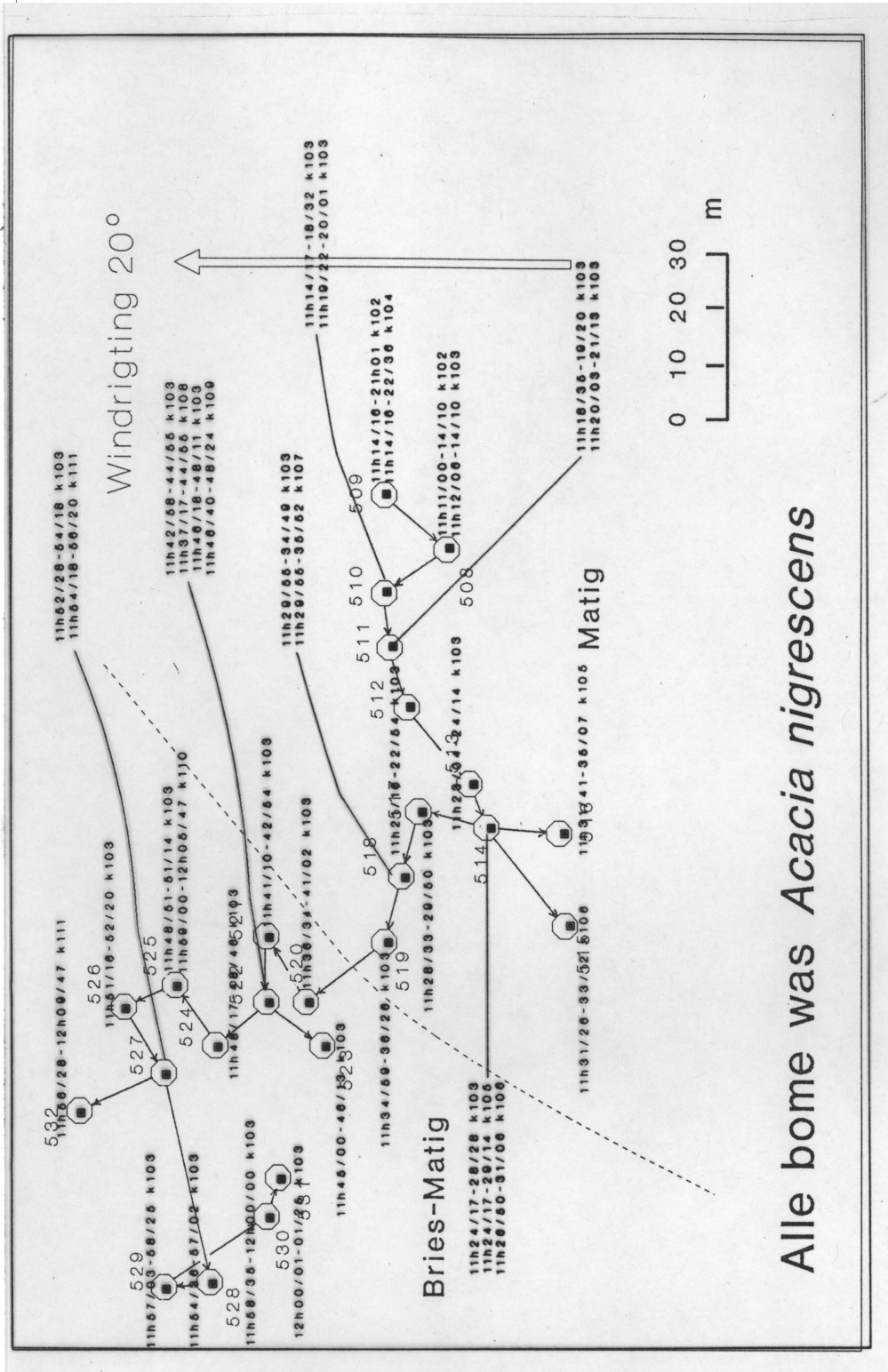
29. Endtyd - Tyd waarop die benutting beëindig is (uur:min:s).
30. Tydsduur - Werklike duur van die benutting in sekondes (endtyd minus aanvangstyd). 'n Elektroniese stophorlosie wat met die werklike tyd gesinkroniseer is, is gebruik.
31. Minimumhoogte - Laagste vlak waarop die kameelperd gevreet het.
32. Maksimumhoogte - Hoogste vlak waarop die kameelperd gevreet het. Benuttingshoogte was dus tussen hierdie twee hoogtes op die plant.
33. Vreet - Die betrokke fenotipe wat benut is: rooibot, blaarbot, ou-blare, blomme en/of vrugte/sade/peule.

E - BEWEGING

34. Boom-B - Identifiseringsnommer (een uit 2 200) van die opeenvolgende boom/struik in die waarnemingsreeks wat deur die kameelperd benut is. Vir boom B is 'n nuwe datavel voltooi.
35. Afstand - Loodregte afstand (m) tussen boom A en B.
36. Rigting - Loodregte kompasrigting vanaf boom A na B.
37. Looptyd - Tydsduur (s) tussen endtyd van boom A en aanvangstyd van boom B se benutting.
38. Rigting ten opsigte van wind - Dit is die verplasingshoek tussen die windrigting en die rigting wat boom A vanaf boom B geleë is. Dit word aangeteken as een van die volgende: windop (TT), windaf (FF), dwars met die wind (DD), skuins windop (TS), skuins windaf (FS), skuins dwars met die wind (DS), geen wind teenwoordig (gg) of einde van waarnemingsreeks (oo), (sien Figuur 37 ter verduideliking).
39. Plasing - Na afloop van 'n dag se agtervolging is die opeenvolgende benuttingsbome van elke waarnemingsreeks, volgens hulle lokaliteitsplasings ten opsigte van mekaar (dit wil sê volgens afstand en rigting wat boom B vanaf boom A geleë is) en ten opsigte van heersende windrigting, volgens skaal, grafies geplot. Sien voorbeelde in Figuur 38a/b. Honderd-

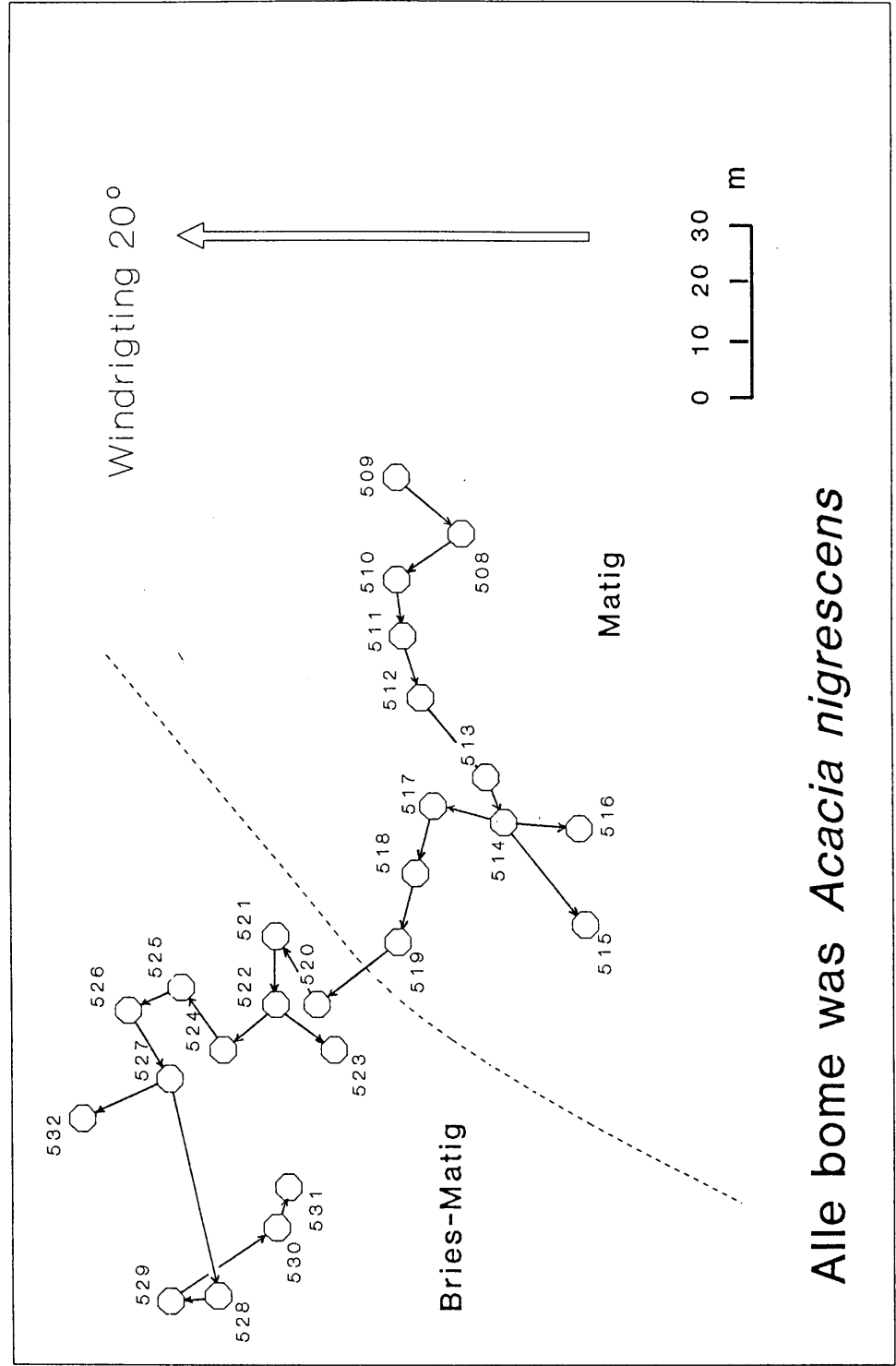
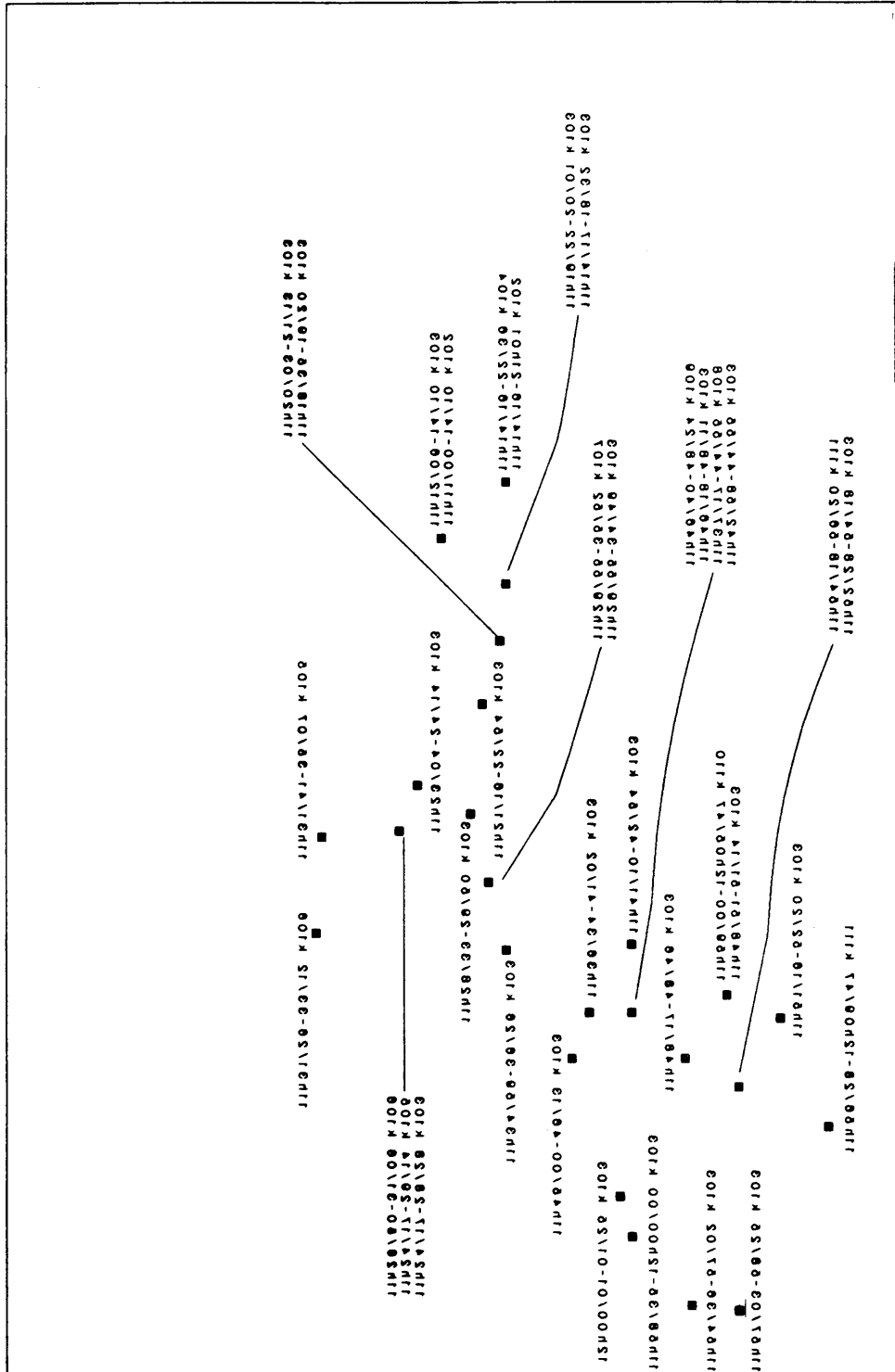


FIGUUR 37: Bepaling van rigting ten opsigte van windrigting wat een benutte boom geleë is ten opsigte van 'n vorige benutte boom (almal kameelperdbenuttings binne een benuttingswaarnemingsreeks). α is die verplasingshoek tussen windrigting en die rigting wat die kameelperd vanaf boom A na boom B geloop het.



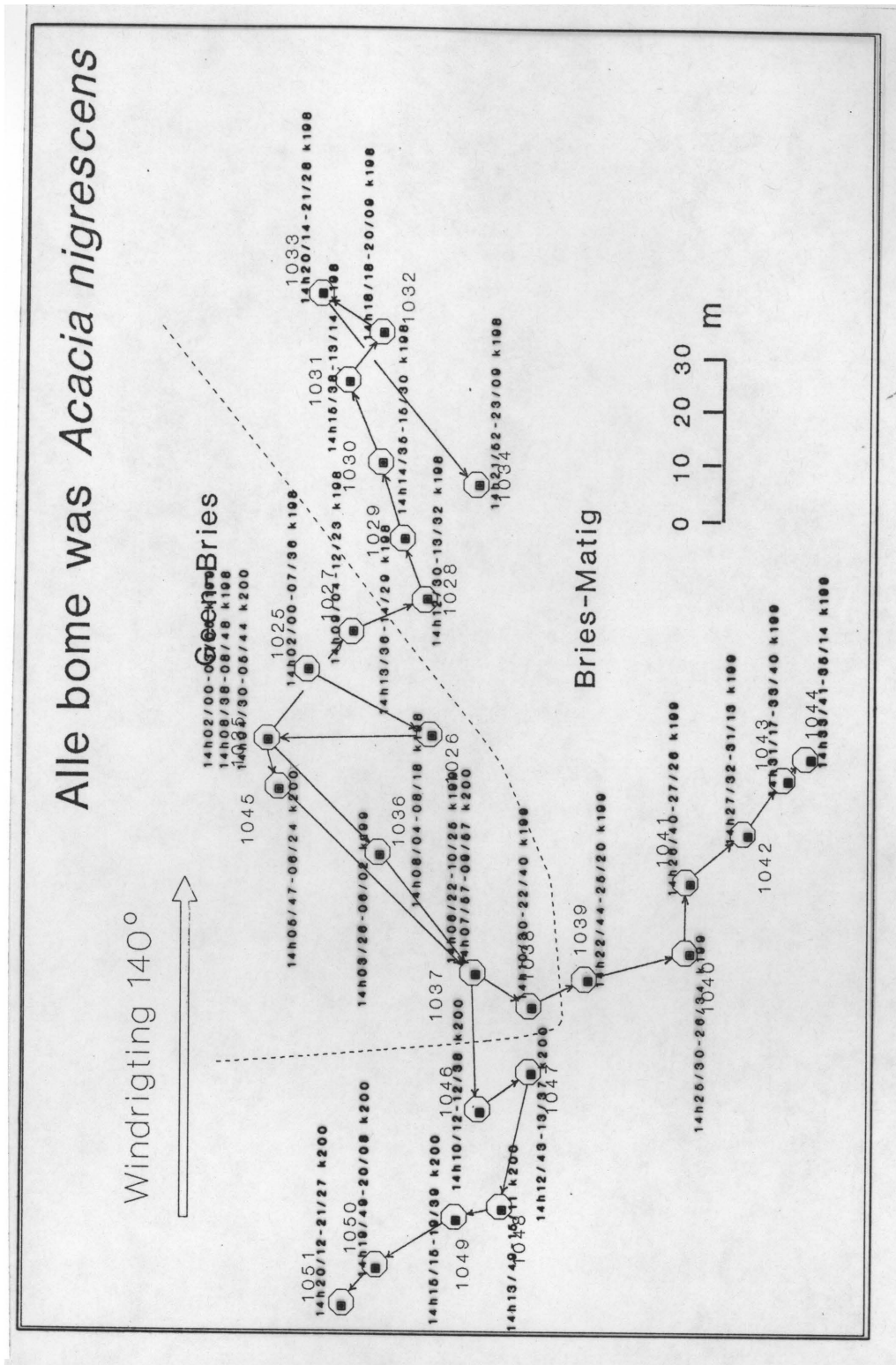
- - 'n Betrokke boom wat benut is. 525 - Boomnommer.
- k64 - Nommer van kameelperd wat die boom benut het.
- 12h20:13-12h20:54 - Tydsduur van die benutting.
- - Verandering van windsterkte. Matig - Windsterkte.
- ➔ - Windrigting.

FIGUUR 38a: Grafiese voorstelling van 'n ononderbroke waarnemingsreeks van kameelperdbenuttings volgens plasing van die opeenvolgende benutte bome ten opsigte van mekaar en ten opsigte van die heersende windrigting; **Voorbeeld 1.**



- - 'n Betrokke boom wat benut is. 525 - Boomnommer.
- k64 - Nommer van kameelperd wat die boom benut het.
- 12h20:13-12h20:54 - Tydsduur van die benutting.
- - Verandering van windsterkte. Matig - Windsterkte.
- ⇨ - Windrigting.

FIGUUR 38a: Grafiese voorstelling van 'n ononderbroke waarnemingsreeks van kameelperdbenuttings volgens posisie van die opeenvolgende benutte bome ten opsigte van mekaar en ten opsigte van die heersende windrigting; **Voorbeeld 1.**



○ - 'n Betrokke boom wat benut is. 525 - Boomnommer.
 k64 - Nommer van kameelperd wat die boom benut het.
 12h20:13-12h20:54 - Tydsduur van die benutting.
 ----- - Verandering van windsterkte. Matig - Windsterkte.
 ⇨ - Windrigting.

FIGUUR 38b: Grafiese voorstelling van 'n ononderbroke waarnemingsreeks van kameelperdbenuttings volgens posisie van die opeenvolgende benutte bome ten opsigte van mekaar en ten opsigte van die heersende windrigting; Voorbeeld 2.

J4P00111-00114 K100

J4P0111-00110 K100

J4P31105-01110 K100

J4P50110-00110 K100

J4P50110-01110 K100

J4P55111-00110 K100

J4P10111-01110 K500

J4P10111-01110 K500

J4P10111-01110 K500

J4P10111-00110 K500

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

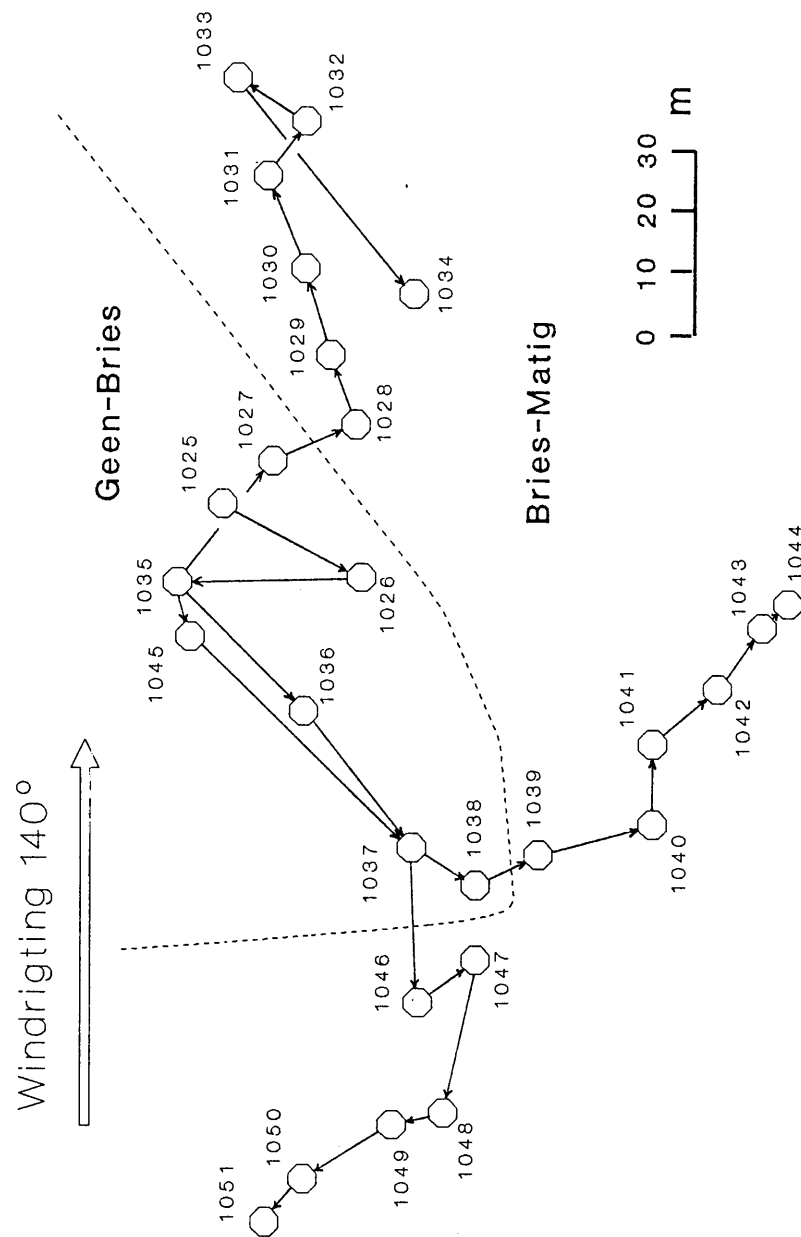
J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

J4P08111-00110 K100

Alle bome was *Acacia nigrescens*

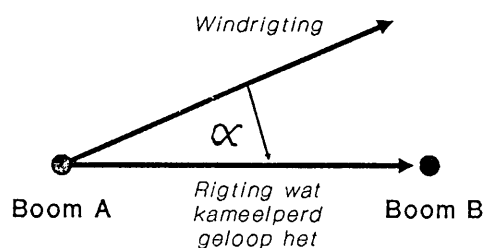


- - 'n Betrokke boom wat benut is. 525 - Boomnommer.
 k64 - Nommer van kameelperd wat die boom benut het.
 12h20:13-12h20:54 - Tydsduur van die benutting.
 - - - - - Verandering van windsterkte. Matig - Windsterkte.
 ⇨ - Windrigting.

FIGUUR 38b: Grafiese voorstelling van 'n ononderbroke waarnemingsreeks van kameelperdbenuttings volgens posisie van die opeenvolgende benutte bome ten opsigte van mekaar en ten opsigte van die heersende windrigting; **Voorbeeld 2.**

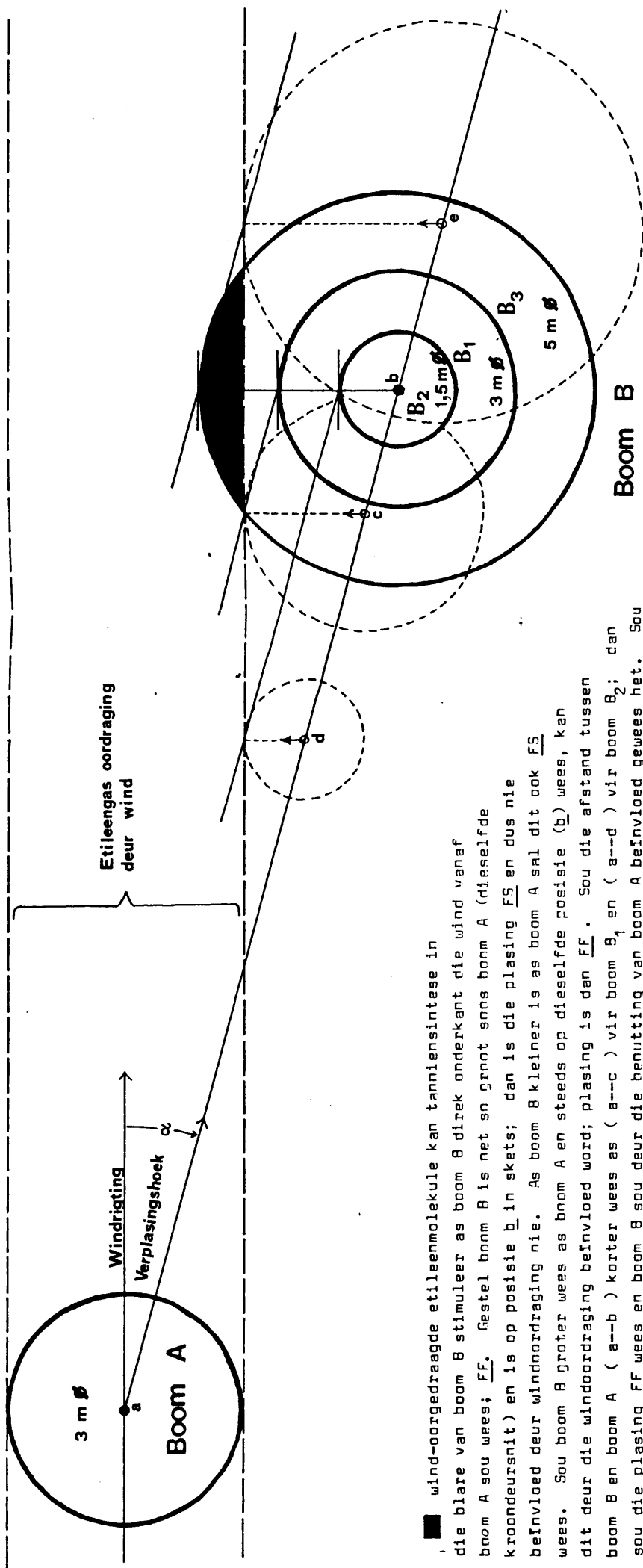
een-en-tagtig sulke grafieke is opgestel. Vanuit die grafieke kon vasgestel word of 'n benutting moontlik deur windoordraging van etileengas (Hoofstuk 1.7) vanaf 'n vorige benutte boom beïnvloed kon gewees het al dan nie.

Aangesien die onderskeie benuttingsbome van 'n waarnemingsreeks nie dieselfde kroondeursnit het nie, moes die **FF** en **FS**-waardes van *rigting ten opsigte van wind* op een of ander wyse gekorrigeer word om vas te stel of boom B werklik windaf of skuinswindaf van boom A geleë was al dan nie. Figuur 39 beeld die probleem uit waarom korrigering nodig was. Om die probleem te kon oorkom is vyf wiskundige tabelle saamgestel deur middel van eenvoudige driehoeksmeting. Vanaf die tabelle kon alle **FF** en **FS**-waardes gekorrigeer word. 'n Sodanige tabel is vir elk van die volgende hoekgroottes van hoek α (



) uitge-

werk: 10° , 20° , 30° , 40° en 45° (Tabel 7 tot 11). Die vertikale as van die Tabel gee die kroondeursnit aan van boom B en die horisontale as die kroondeursnit van boom A. Die matriks is die maksimum loodregte afstand (m) waarvolgens boom B nog onderkant die wind ten opsigte van boom A geplaas kan wees. *[Aangesien die oordraging van etileen deur windsterkte beïnvloed word, sal dit met ligte wind teen 'n wyer hoek versprei word, met 'n matige wind teen 'n kleiner hoek versprei word en met 'n sterk wind reglynig windaf versprei word. Weens fisiese probleme van monitering is alle verspreiding as reglynig windaf aanvaar en so, volgens berekening weergegee. Vir alle voortspruitende bewerkings aangaande kameelperdvreetstrategie is hierdie aanvaarding van reglynige windaf-verspreiding van etileen gebruik.]* As die werklike afstand soos bepaal tydens die waarneming groter is as die afstand in die Tabel, dan is boom B nie meer onderkant die wind ten opsigte van A nie, en die plasing is **FS**. As dit kleiner of gelyk is aan die afstand in die Tabel is die plasing **FF** en kon windoordraging van etileen waarskynlik benutting B beïnvloed het.

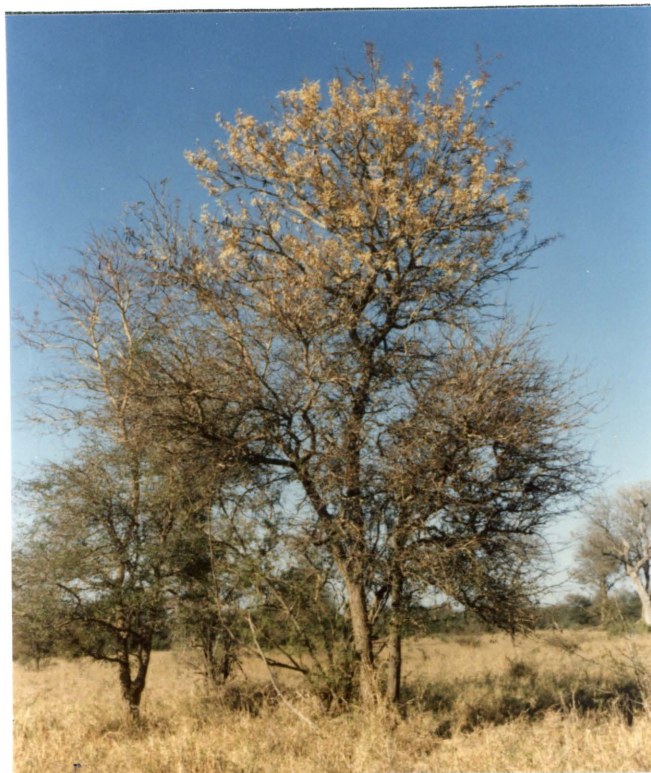


■ wind-oorge draagde etileenmolekule kan tanniensintese in die blare van boom B stimuleer as boom B direk onderkant die wind vanaf boom A sou wees; FF. Gestel boom B is net so groot soos boom A (dieselfde kroondeursnit) en is op posisie b in skets; dan is die plasing FS en dus nie beïnvloed deur windoordraging nie. As boom B kleiner is as boom A sal dit ook FS wees. Sou boom B groter wees as boom A en steeds op dieselfde posisie (b) wees, kan dit deur die windoordraging beïnvloed word; plasing is dan FF. Sou die afstand tussen boom B en boom A (a--b) korter wees as (a--c) vir boom B₁ en (a--d) vir boom B₂; dan sou die plasing FF wees en boom B sou deur die benutting van boom A beïnvloed gewees het. Sou dieselfde afstand vir boom B₃ langer wees as (a--e); dan sou die plasing FS wees en boom B₃ sou nie deur die benutting van boom A beïnvloed gewees het nie.

FIGUUR 39: Diagram ter verduideliking van die probleem wat ondervind is met betrekking tot die beantwoording van die vraag of 'n opeenvolgende kameelperdbenutte boom, Boom B, moontlik deur die effek van windoordraging van etileen vanaf 'n vorige benutte boom, Boom A, beïnvloed kon gewees het al dan nie. Die vraag was of boom B; **FF** (direk onderkant die wind) of **FS** (skuins onderkant die wind) vanaf boom A geleë was. *Praktiesonthalwe is aangeneem dat etileenverspreiding slegs reglynig windaf plaasvind, sydelingse verspreiding op grond van verskillende windsterktes is nie in aanmerking geneem nie.*



KAMEELPERDBENUTTINGSLYN - volgens die benuttingslyn van kameelperde op *Acacia nigrescens*-bome, kan gesien word dat dié diere die bome so hoog moontlik benut. Dit is waar die minste tannien in die blare voorkom. (Dié betrokke boom is 4,6 m hoog)



As gevolg van die hoë benuttingsdruk van kameelperde op *Acacia nigrescens*-bome, ontwikkel blomme slegs op 'n hoogte bokant die kameelperdbenuttingslyn (hoër as 5,2 m).

TABEL 7 :

Korrigerings tabel vir die plasing (par. 39, p. 109) van benutte boom B ten opsigte van benutte boom A, vir bome wat agtereenvolgens deur een of meer kameelperde benut is. Verplasingshoek is 10°. Matriks is die minimum afstand (m) tussen boom A en B waarvolgens boom B beïnvloed kon word.

		Maksimum kroondeursnit van boom B (m)																			
		0,5	1,0	1,5	2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0	5,5	6,0	6,5	7,0	7,5	8,0	8,5	9,0	9,5	10,0
Maksimum kroondeursnit van boom A (m)	0,5	4,8	7,2	9,6	12,0	14,4	16,8	19,2	21,6	24,0	26,4	28,8	31,2	33,6	36,0	38,4	40,8	43,2	45,6	48,0	50,4
	1,0	7,2	9,6	12,0	14,4	16,8	19,2	21,6	24,0	26,4	28,8	31,2	33,6	36,0	38,4	40,8	43,2	45,6	48,0	50,4	52,8
	1,5	9,6	12,0	14,4	16,8	19,2	21,6	24,0	26,4	28,8	31,2	33,6	36,0	38,4	40,8	43,2	45,6	48,0	50,4	52,8	55,2
	2,0	12,0	14,4	16,8	19,2	21,6	24,0	26,4	28,8	31,2	33,6	36,0	38,4	40,8	43,2	45,6	48,0	50,4	52,8	55,2	57,6
	2,5	14,4	16,8	19,2	21,6	24,0	26,4	28,8	31,2	33,6	36,0	38,4	40,8	43,2	45,6	48,0	50,4	52,8	55,2	57,6	60,0
	3,0	16,8	19,2	21,6	24,0	26,4	28,8	31,2	33,6	36,0	38,4	40,8	43,2	45,6	48,0	50,4	52,8	55,2	57,6	60,0	62,4
	3,5	19,2	21,6	24,0	26,4	28,8	31,2	33,6	36,0	38,4	40,8	43,2	45,6	48,0	50,4	52,8	55,2	57,6	60,0	62,4	64,8
	4,0	21,6	24,0	26,4	28,8	31,2	33,6	36,0	38,4	40,8	43,2	45,6	48,0	50,4	52,8	55,2	57,6	60,0	62,4	64,8	67,2
	4,5	24,0	26,4	28,8	31,2	33,6	36,0	38,4	40,8	43,2	45,6	48,0	50,4	52,8	55,2	57,6	60,0	62,4	64,8	67,2	69,6
	5,0	26,4	28,8	31,2	33,6	36,0	38,4	40,8	43,2	45,6	48,0	50,4	52,8	55,2	57,6	60,0	62,4	64,8	67,2	69,6	72,0
	5,5	28,8	31,2	33,6	36,0	38,4	40,8	43,2	45,6	48,0	50,4	52,8	55,2	57,6	60,0	62,4	64,8	67,2	69,6	72,0	74,4
	6,0	31,2	33,6	36,0	38,4	40,8	43,2	45,6	48,0	50,4	52,8	55,2	57,6	60,0	62,4	64,8	67,2	69,6	72,0	74,4	76,8
	6,5	33,6	36,0	38,4	40,8	43,2	45,6	48,0	50,4	52,8	55,2	57,6	60,0	62,4	64,8	67,2	69,6	72,0	74,4	76,8	79,2
7,0	36,0	38,4	40,8	43,2	45,6	48,0	50,4	52,8	55,2	57,6	60,0	62,4	64,8	67,2	69,6	72,0	74,4	76,8	79,2	81,6	
7,5	38,4	40,8	43,2	45,6	48,0	50,4	52,8	55,2	57,6	60,0	62,4	64,8	67,2	69,6	72,0	74,4	76,8	79,2	81,6	84,0	
8,0	40,8	43,2	45,6	48,0	50,4	52,8	55,2	57,6	60,0	62,4	64,8	67,2	69,6	72,0	74,4	76,8	79,2	81,6	84,0	86,4	
8,5	43,2	45,6	48,0	50,4	52,8	55,2	57,6	60,0	62,4	64,8	67,2	69,6	72,0	74,4	76,8	79,2	81,6	84,0	86,4	88,8	
9,0	45,6	48,0	50,4	52,8	55,2	57,6	60,0	62,4	64,8	67,2	69,6	72,0	74,4	76,8	79,2	81,6	84,0	86,4	88,8	91,2	
9,5	48,0	50,4	52,8	55,2	57,6	60,0	62,4	64,8	67,2	69,6	72,0	74,4	76,8	79,2	81,6	84,0	86,4	88,8	91,2	93,6	
10,0	50,4	52,8	55,2	57,6	60,0	62,4	64,8	67,2	69,6	72,0	74,4	76,8	79,2	81,6	84,0	86,4	88,8	91,2	93,6	96,0	

TABEL 8:

Korrigerings tabel vir die plasing (par. 39, p. 109) van benutte boom B ten opsigte van benutte boom A, vir bome wat agtereenvolgens deur een of meer kameelperde benut is. Verplasingshoek is 20°. Matriks is die minimum afstand (m) tussen boom A en B waarvolgens boom B bein-vloed kon word.

		Maksimum kroondeursnit van boom B (m)																			
		0,5	1,0	1,5	2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0	5,5	6,0	6,5	7,0	7,5	8,0	8,5	9,0	9,5	10,0
Maksimum kroon- deursnit (m)	0,5	1,9	2,9	3,9	4,9	5,8	6,8	7,8	8,7	9,7	10,7	11,6	12,6	13,6	14,6	15,5	16,5	17,5	18,4	19,4	20,4
	1,0	2,9	3,9	4,9	5,8	6,8	7,8	8,7	9,7	10,7	11,6	12,6	13,6	14,6	15,5	16,5	17,5	18,4	19,4	20,4	21,3
	1,5	3,9	4,9	5,8	6,8	7,8	8,7	9,7	10,7	11,6	12,6	13,6	14,6	15,5	16,5	17,5	18,4	19,4	20,4	21,3	22,3
	2,0	4,9	5,8	6,8	7,8	8,7	9,7	10,7	11,6	12,6	13,6	14,6	15,5	16,5	17,5	18,4	19,4	20,4	21,3	22,3	23,3
	2,5	5,8	6,8	7,8	8,7	9,7	10,7	11,6	12,6	13,6	14,6	15,5	16,5	17,5	18,4	19,4	20,4	21,3	22,3	23,3	24,3
	3,0	6,8	7,8	8,7	9,7	10,7	11,6	12,6	13,6	14,6	15,5	16,5	17,5	18,4	19,4	20,4	21,3	22,3	23,3	24,3	25,2
	3,5	7,8	8,7	9,7	10,7	11,6	12,6	13,6	14,6	15,5	16,5	17,5	18,4	19,4	20,4	21,3	22,3	23,3	24,3	25,2	26,2
	4,0	8,7	9,7	10,7	11,6	12,6	13,6	14,6	15,5	16,5	17,5	18,4	19,4	20,4	21,3	22,3	23,3	24,3	25,2	26,2	27,2
	4,5	9,7	10,7	11,6	12,6	13,6	14,6	15,5	16,5	17,5	18,4	19,4	20,4	21,3	22,3	23,3	24,3	25,2	26,2	27,2	28,2
	5,0	10,7	11,6	12,6	13,6	14,6	15,5	16,5	17,5	18,4	19,4	20,4	21,3	22,3	23,3	24,3	25,2	26,2	27,2	28,2	29,1
	5,5	11,6	12,6	13,6	14,6	15,5	16,5	17,5	18,4	19,4	20,4	21,3	22,3	23,3	24,3	25,2	26,2	27,2	28,2	29,1	30,1
6,0	12,6	13,6	14,6	15,5	16,5	17,5	18,4	19,4	20,4	21,3	22,3	23,3	24,3	25,2	26,2	27,2	28,2	29,1	30,1	31,1	
6,5	13,6	14,6	15,5	16,5	17,5	18,4	19,4	20,4	21,3	22,3	23,3	24,3	25,2	26,2	27,2	28,2	29,1	30,1	31,1	32,0	
7,0	14,6	15,5	16,5	17,5	18,4	19,4	20,4	21,3	22,3	23,3	24,3	25,2	26,2	27,2	28,2	29,1	30,1	31,1	32,0	33,0	
7,5	15,5	16,5	17,5	18,4	19,4	20,4	21,3	22,3	23,3	24,3	25,2	26,2	27,2	28,2	29,1	30,1	31,1	32,0	33,0	34,0	
8,0	16,5	17,5	18,4	19,4	20,4	21,3	22,3	23,3	24,3	25,2	26,2	27,2	28,2	29,1	30,1	31,1	32,0	33,0	34,0	34,9	
8,5	17,5	18,4	19,4	20,4	21,3	22,3	23,3	24,3	25,2	26,2	27,2	28,2	29,1	30,1	31,1	32,0	33,0	34,0	34,9	35,9	
9,0	18,4	19,4	20,4	21,3	22,3	23,3	24,3	25,2	26,2	27,2	28,2	29,1	30,1	31,1	32,0	33,0	34,0	34,9	35,9	36,9	
9,5	19,4	20,4	21,3	22,3	23,3	24,3	25,2	26,2	27,2	28,2	29,1	30,1	31,1	32,0	33,0	34,0	34,9	35,9	36,9	37,8	
10,0	20,4	21,3	22,3	23,3	24,3	25,2	26,2	27,2	28,2	29,1	30,1	31,1	32,0	33,0	34,0	34,9	35,9	36,9	37,8	38,8	

TABEL 9: Korrigeringstabel vir die plasing (par. 39, p. 109) van benutte boom B ten opsigte van benutte boom A, vir bome wat agterenvolgens deur een of meer kameelperde benut is. Verplasingshoek is 30°. Matriks is die minimum afstand (m) tussen boom A en B waarvolgens boom B beïnvloed kon word.

		Maksimum kroondeursnit van boom B (m)																			
		0,5	1,0	1,5	2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0	5,5	6,0	6,5	7,0	7,5	8,0	8,5	9,0	9,5	10,0
Maksimum kroondeursnit van boom A (m)	0,5	1,0	1,6	2,1	2,6	3,1	3,6	4,2	4,7	5,2	5,7	6,3	6,8	7,3	7,8	8,3	8,8	9,4	9,9	10,4	10,9
	1,0	1,6	2,1	2,6	3,1	3,6	4,2	4,7	5,2	5,7	6,3	6,8	7,3	7,8	8,3	8,8	9,4	9,9	10,4	10,9	11,4
	1,5	2,1	2,6	3,1	3,6	4,2	4,7	5,2	5,7	6,3	6,8	7,3	7,8	8,3	8,8	9,4	9,9	10,4	10,9	11,4	12,0
	2,0	2,6	3,1	3,6	4,2	4,7	5,2	5,7	6,3	6,8	7,3	7,8	8,3	8,8	9,4	9,9	10,4	10,9	11,4	12,0	12,6
	2,5	3,1	3,6	4,2	4,7	5,2	5,7	6,3	6,8	7,3	7,8	8,3	8,8	9,4	9,9	10,4	10,9	11,4	12,0	12,6	13,1
	3,0	3,6	4,2	4,7	5,2	5,7	6,3	6,8	7,3	7,8	8,3	8,8	9,4	9,9	10,4	10,9	11,4	12,0	12,6	13,1	13,6
	3,5	4,2	4,7	5,2	5,7	6,3	6,8	7,3	7,8	8,3	8,8	9,4	9,9	10,4	10,9	11,4	12,0	12,6	13,1	13,6	14,1
	4,0	4,7	5,2	5,7	6,3	6,8	7,3	7,8	8,3	8,8	9,4	9,9	10,4	10,9	11,4	12,0	12,6	13,1	13,6	14,1	14,6
	4,5	5,2	5,7	6,3	6,8	7,3	7,8	8,3	8,8	9,4	9,9	10,4	10,9	11,4	12,0	12,6	13,1	13,6	14,1	14,6	15,1
	5,0	5,7	6,3	6,8	7,3	7,8	8,3	8,8	9,4	9,9	10,4	10,9	11,4	12,0	12,6	13,1	13,6	14,1	14,6	15,1	15,6
	5,5	6,3	6,8	7,3	7,8	8,3	8,8	9,4	9,9	10,4	10,9	11,4	12,0	12,6	13,1	13,6	14,1	14,6	15,1	15,6	16,1
6,0	6,8	7,3	7,8	8,3	8,8	9,4	9,9	10,4	10,9	11,4	12,0	12,6	13,1	13,6	14,1	14,6	15,1	15,6	16,1	16,6	
6,5	7,3	7,8	8,3	8,8	9,4	9,9	10,4	10,9	11,4	12,0	12,6	13,1	13,6	14,1	14,6	15,1	15,6	16,1	16,6	17,1	
7,0	7,8	8,3	8,8	9,4	9,9	10,4	10,9	11,4	12,0	12,6	13,1	13,6	14,1	14,6	15,1	15,6	16,1	16,6	17,1	17,6	
7,5	8,3	8,8	9,4	9,9	10,4	10,9	11,4	12,0	12,6	13,1	13,6	14,1	14,6	15,1	15,6	16,1	16,6	17,1	17,6	18,2	
8,0	8,8	9,4	9,9	10,4	10,9	11,4	12,0	12,6	13,1	13,6	14,1	14,6	15,1	15,6	16,1	16,6	17,1	17,6	18,2	18,8	
8,5	9,4	9,9	10,4	10,9	11,4	12,0	12,6	13,1	13,6	14,1	14,6	15,1	15,6	16,1	16,6	17,1	17,6	18,2	18,8	19,3	
9,0	9,9	10,4	10,9	11,4	12,0	12,6	13,1	13,6	14,1	14,6	15,1	15,6	16,1	16,6	17,1	17,6	18,2	18,8	19,3	19,8	
9,5	10,4	10,9	11,4	12,0	12,6	13,1	13,6	14,1	14,6	15,1	15,6	16,1	16,6	17,1	17,6	18,2	18,8	19,3	19,8	20,3	
10,0	10,9	11,4	12,0	12,6	13,1	13,6	14,1	14,6	15,1	15,6	16,1	16,6	17,1	17,6	18,2	18,8	19,3	19,8	20,3	20,8	

TABEL 10:

Korrigerings tabel vir die plasing (par. 39, p. 109) van benutte boom B ten opsigte van benutte boom A, vir bome wat agtereenvolgens deur een of meer kameelperde benut is. Verplasingshoek is 40°. Matriks is die minimum afstand (m) tussen boom A en B waarvolgens boom B beïnvloed kon word.

		Maksimum kroondeursnit van boom B (m)																			
		0,5	1,0	1,5	2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0	5,5	6,0	6,5	7,0	7,5	8,0	8,5	9,0	9,5	10,0
Maksimum afstand van boom A (m)	0,5	0,6	0,8	1,1	1,4	1,7	2,0	2,2	2,5	2,8	3,1	3,4	3,6	3,9	4,2	4,5	4,8	5,0	5,3	5,6	5,9
	1,0	0,8	1,1	1,4	1,7	2,0	2,2	2,5	2,8	3,1	3,4	3,6	3,9	4,2	4,5	4,8	5,0	5,3	5,6	5,9	6,2
	1,5	1,1	1,4	1,7	2,0	2,2	2,5	2,8	3,1	3,4	3,6	3,9	4,2	4,5	4,8	5,0	5,3	5,6	5,9	6,2	6,5
	2,0	1,4	1,7	2,0	2,2	2,5	2,8	3,1	3,4	3,6	3,9	4,2	4,5	4,8	5,0	5,3	5,6	5,9	6,2	6,5	6,8
	2,5	1,7	2,0	2,2	2,5	2,8	3,1	3,4	3,6	3,9	4,2	4,5	4,8	5,0	5,3	5,6	5,9	6,2	6,5	6,8	7,0
	3,0	2,0	2,2	2,5	2,8	3,1	3,4	3,6	3,9	4,2	4,5	4,8	5,0	5,3	5,6	5,9	6,2	6,5	6,8	7,0	7,2
	3,5	2,2	2,5	2,8	3,1	3,4	3,6	3,9	4,2	4,5	4,8	5,0	5,3	5,6	5,9	6,2	6,5	6,8	7,0	7,2	7,5
	4,0	2,5	2,8	3,1	3,4	3,6	3,9	4,2	4,5	4,8	5,0	5,3	5,6	5,9	6,2	6,5	6,8	7,0	7,2	7,5	7,8
	4,5	2,8	3,1	3,4	3,6	3,9	4,2	4,5	4,8	5,0	5,3	5,6	5,9	6,2	6,5	6,8	7,0	7,2	7,5	7,8	8,1
	5,0	3,1	3,4	3,6	3,9	4,2	4,5	4,8	5,0	5,3	5,6	5,9	6,2	6,5	6,8	7,0	7,2	7,5	7,8	8,1	8,4
	5,5	3,4	3,6	3,9	4,2	4,5	4,8	5,0	5,3	5,6	5,9	6,2	6,5	6,8	7,0	7,2	7,5	7,8	8,1	8,4	8,7
6,0	3,6	3,9	4,2	4,5	4,8	5,0	5,3	5,6	5,9	6,2	6,5	6,8	7,0	7,2	7,5	7,8	8,1	8,4	8,7	9,0	
6,5	3,9	4,2	4,5	4,8	5,0	5,3	5,6	5,9	6,2	6,5	6,8	7,0	7,2	7,5	7,8	8,1	8,4	8,7	9,0	9,3	
7,0	4,2	4,5	4,8	5,0	5,3	5,6	5,9	6,2	6,5	6,8	7,0	7,2	7,5	7,8	8,1	8,4	8,7	9,0	9,3	9,6	
7,5	4,5	4,8	5,0	5,3	5,6	5,9	6,2	6,5	6,8	7,0	7,2	7,5	7,8	8,1	8,4	8,7	9,0	9,3	9,6	9,9	
8,0	4,8	5,0	5,3	5,6	5,9	6,2	6,5	6,8	7,0	7,2	7,5	7,8	8,1	8,4	8,7	9,0	9,3	9,6	9,9	10,2	
8,5	5,0	5,3	5,6	5,9	6,2	6,5	6,8	7,0	7,2	7,5	7,8	8,1	8,4	8,7	9,0	9,3	9,6	9,9	10,2	10,5	
9,0	5,3	5,6	5,9	6,2	6,5	6,8	7,0	7,2	7,5	7,8	8,1	8,4	8,7	9,0	9,3	9,6	9,9	10,2	10,5	10,8	
9,5	5,6	5,9	6,2	6,5	6,8	7,0	7,2	7,5	7,8	8,1	8,4	8,7	9,0	9,3	9,6	9,9	10,2	10,5	10,8	11,1	
10,0	5,9	6,2	6,5	6,8	7,0	7,2	7,5	7,8	8,1	8,4	8,7	9,0	9,3	9,6	9,9	10,2	10,5	10,8	11,1	11,4	

TABEL 11: Korrigeringstabel vir die plasing (par. 39, p. 109) van benutte boom B ten opsigte van benutte boom A, vir bome wat agtereenvolgens deur een of meer kameelperde benut is. Verplasingshoek is 45°. Matriks is die minimum afstand (m) tussen boom A en B waarvolgens boom B beïnvloed kon word.

		Maksimum kroondeursnit van boom B (m)																			
		0,5	1,0	1,5	2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0	5,5	6,0	6,5	7,0	7,5	8,0	8,5	9,0	9,5	10,0
(m) A	0,5	0,42	0,63	0,84	1,05	1,26	1,47	1,68	1,89	2,10	2,31	2,52	2,73	2,94	3,15	3,36	3,57	3,78	3,99	4,20	4,41
	1,0	0,63	0,84	1,05	1,26	1,47	1,68	1,89	2,10	2,31	2,52	2,73	2,94	3,15	3,36	3,57	3,78	3,99	4,20	4,41	4,62
	1,5	0,84	1,05	1,26	1,47	1,68	1,89	2,10	2,31	2,52	2,73	2,94	3,15	3,36	3,57	3,78	3,99	4,20	4,41	4,62	4,83
	2,0	1,05	1,26	1,47	1,68	1,89	2,10	2,31	2,52	2,73	2,94	3,15	3,36	3,57	3,78	3,99	4,20	4,41	4,62	4,83	5,04
	2,5	1,26	1,47	1,68	1,89	2,10	2,31	2,52	2,73	2,94	3,15	3,36	3,57	3,78	3,99	4,20	4,41	4,62	4,83	5,04	5,25
	3,0	1,47	1,68	1,89	2,10	2,31	2,52	2,73	2,94	3,15	3,36	3,57	3,78	3,99	4,20	4,41	4,62	4,83	5,04	5,25	5,46
	3,5	1,68	1,89	2,10	2,31	2,52	2,73	2,94	3,15	3,36	3,57	3,78	3,99	4,20	4,41	4,62	4,83	5,04	5,25	5,46	5,67
	4,0	1,89	2,10	2,31	2,52	2,73	2,94	3,15	3,36	3,57	3,78	3,99	4,20	4,41	4,62	4,83	5,04	5,25	5,46	5,67	5,88
	4,5	2,10	2,31	2,52	2,73	2,94	3,15	3,36	3,57	3,78	3,99	4,20	4,41	4,62	4,83	5,04	5,25	5,46	5,67	5,88	6,09
	5,0	2,31	2,52	2,73	2,94	3,15	3,36	3,57	3,78	3,99	4,20	4,41	4,62	4,83	5,04	5,25	5,46	5,67	5,88	6,09	6,30
	5,5	2,52	2,73	2,94	3,15	3,36	3,57	3,78	3,99	4,20	4,41	4,62	4,83	5,04	5,25	5,46	5,67	5,88	6,09	6,30	6,51
6,0	2,73	2,94	3,15	3,36	3,57	3,78	3,99	4,20	4,41	4,62	4,83	5,04	5,25	5,46	5,67	5,88	6,09	6,30	6,51	6,72	
6,5	2,94	3,15	3,36	3,57	3,78	3,99	4,20	4,41	4,62	4,83	5,04	5,25	5,46	5,67	5,88	6,09	6,30	6,51	6,72	6,93	
7,0	3,15	3,36	3,57	3,78	3,99	4,20	4,41	4,62	4,83	5,04	5,25	5,46	5,67	5,88	6,09	6,30	6,51	6,72	6,93	7,14	
7,5	3,36	3,57	3,78	3,99	4,20	4,41	4,62	4,83	5,04	5,25	5,46	5,67	5,88	6,09	6,30	6,51	6,72	6,93	7,14	7,35	
8,0	3,57	3,78	3,99	4,20	4,41	4,62	4,83	5,04	5,25	5,46	5,67	5,88	6,09	6,30	6,51	6,72	6,93	7,14	7,35	7,56	
8,5	3,78	3,99	4,20	4,41	4,62	4,83	5,04	5,25	5,46	5,67	5,88	6,09	6,30	6,51	6,72	6,93	7,14	7,35	7,56	7,77	
9,0	3,99	4,20	4,41	4,62	4,83	5,04	5,25	5,46	5,67	5,88	6,09	6,30	6,51	6,72	6,93	7,14	7,35	7,56	7,77	7,98	
9,5	4,20	4,41	4,62	4,83	5,04	5,25	5,46	5,67	5,88	6,09	6,30	6,51	6,72	6,93	7,14	7,35	7,56	7,77	7,98	8,19	
10,0	4,41	4,62	4,83	5,04	5,25	5,46	5,67	5,88	6,09	6,30	6,51	6,72	6,93	7,14	7,35	7,56	7,77	7,98	8,19	8,40	

Alle plasings wat na korrigering **FF** was, is as **XX** aangeteken en alle ander plasings: **FS**, **TT**, **TS**, **DD**, **DS**, **gg** en **oo** is as **GG** aangeteken.

40. Telling - Na afloop van die jaarperiode is alle waargenome data in 'n rekenaar ingevoer. Die rekenaar het aan elke boom wat slegs eenmalig benut is 'n telling-waarde van **1** toegeken, en aan bome wat meer as een keer (meermalig) benut is 'n telling-waarde van **2**.

Vervolgens kon al die benuttingswaarnemings van al die waarnemingsreeks volgens elke onderskeie boom-/struikspesie in vier kategorieë verdeel word:

- I - Bome wat eenmalig benut is en nie onderkant die wind ten opsigte van 'n vorige benutte boom geplaas was nie - **1 GG**.
- II - Bome wat meermalig benut is en nie onderkant die wind ten opsigte van 'n vorige benutte boom geplaas was nie - **2 GG**.
- III - Bome wat eenmalig benut is en wel onderkant die wind ten opsigte van 'n vorige benutte boom gesplaas was - **1 XX**.
- IV - Bome wat meermalig benut is en wel onderkant die wind ten opsigte van 'n vorige benutte boom geplaas was - **2 XX**.

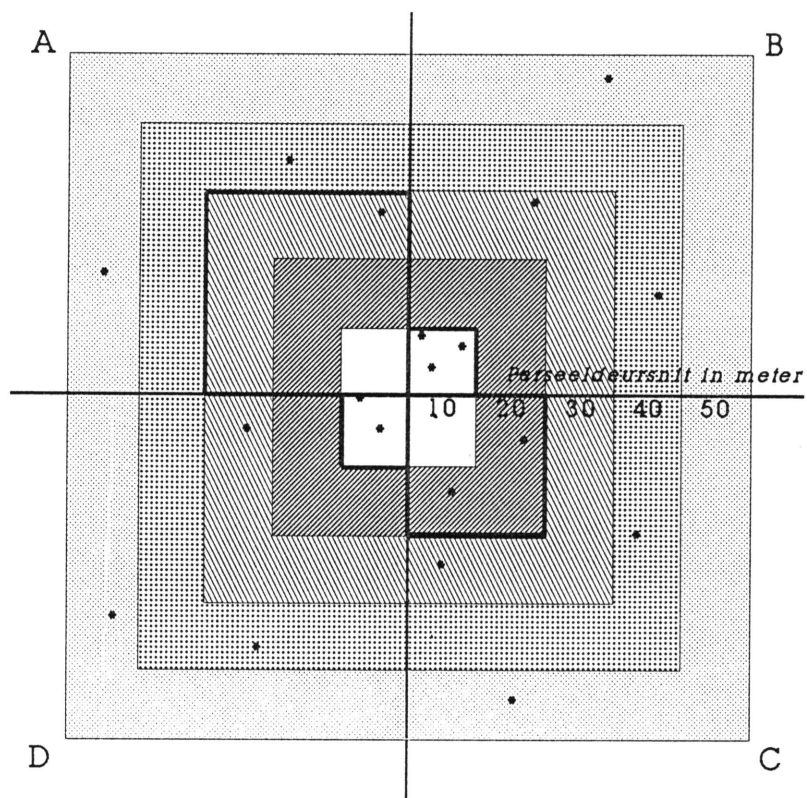
Hierdie indeling vorm die basis vir bestudering van die invloed van tannien op die kameelperd se vreetstrategie. Alle verdere verwerking van data aangaande die kameelperdvreetstrategie is aan die hand van bogenoemde kategorieë gedoen.

In totaal is 2 730 individuele benuttings oor die jaarperiode waargeneem. Vir elkeen is 'n datavel voltooi. Die benuttings het 2 200 individuele bome of struik ingesluit. Gevolglik was 530 benuttings meermalige benuttings op dieselfde boom of struik.

VARIEERBARE-KWADRANTPERSELE:

Beskikbaarheid van voedsel; dit is digtheid, frekwensievoorkoms en struktuur van die plantegroei, speel 'n belangrike rol in die bepaling van kameelperde se dieetvoorkeur ten opsigte van 'n betrokke plantspesie. Dit bepaal ook die afstand wat 'n kameelperd van boom A na B sal beweeg en die mate waartoe die dier onsmaaklikheid van die plant se blare en jong stingels as gevolg van tannien sal verdra.

Drie-en-twintig varieerbare-kwadrantpersele (Figuur 40) is ewekansig uitgeplaas binne die *Acacia nigrescens* - *Sclerocarya birrea* - savanne (habitat wat voorkeur geniet het deur kameelperde). Elke perseel het 'n totale oppervlakte van 2 500 m² beslaan (0,25 ha) en is deur middel van 'n kruis met vier arms, wat elk 25 m lank is, in vier kwadrante verdeel. Die arms is op elke 5 m, beginnende by die middelpunt, gemerk. Twee nylontoue van 50 m elk, is vir die arms gebruik. Alle houtagtige plantindividue hoër as 1,0 m wat in die 50 x 50 m perseeleenheid voorgekom het, se maksimum kroondeursnit is volgens onderskeie plantspesies binne elk van die volgende hoogteklasses: > 1,0 tot 2,0 m, > 2,0 tot 3,0 m, > 3,0 tot 4,0 m, > 4,0 tot 5,0 m en > 5,0 m, gemeet en aangeteken. Vir struik > 0,5 tot 1,0 m is die kleinste perseeleenheid binne elke kwadrant waarin só 'n struik voorgekom het, aangeteken as toetskwadrant. Die grootste van die vier toetskwadrante se grootte is as moniteringsperseeleenheid gebruik vir al vier kwadrante. Alle struik > 0,5 tot 1,0 m hoogte wat binne die betrokke perseeleenheid voorgekom het se maksimum kroondeursnit is gemeet en aangeteken volgens onderskeie plantspesies. Volgens die voorbeeld in Figuur 40 was die klein-



FIGUUR 40: Skematiese voorstelling van die 50 x 50 m varieerbare-kwadrantperseel wat vir die plantopnames gebruik is; * stel as voorbeeld, struik voor van die 0,5 tot 1,0 m-hoogteklas.

ste toetskwadrant vir $> 0,5$ tot $1,0$ m hoë struik as volg:
kwadrant A - 30×30 m, **kwadrant B** - 10×10 m, **kwadrant C** - 20×20 m en **kwadrant D** - 10×10 m. As perseleenheid is die 30×30 m oppervlak vir al vier kwadrante gebruik.

Die volgende is bereken vir elke perseel:

- I Totale persentasie kroonbedekking van alle individue van alle houtagtige spesies gesamentlik, binne elke onderskeie hoogteklasstratum.
- II Totale aantal individue ha^{-1} van alle houtagtige spesies gesamentlik, teenwoordig binne elke hoogteklasstratum.
- III Totale aantal individue van alle houtagtige spesies gesamentlik, wat slegs tot die spesifieke hoogteklasstratum beperk is. Dit sluit nie individue in wat ook 'n kroonbedekking in 'n hoër stratum het nie.
- IV Totale persentasie kroonbedekking van alle houtagtige plant-individue wat slegs tot die spesifieke stratum beperk is.
- V Totale persentasie kroonbedekking van alle individue van elke houtagtige plantspesie teenwoordig binne elke hoogteklasstratum.
- VI Totale aantal individue van elke houtagtige plantspesie teenwoordig binne elke hoogteklasstratum onderskeidelik.
- VII Totale aantal individue uitgedruk per hektaar van elke onderskeie houtagtige plantspesie teenwoordig binne elke hoogteklasstratum.

Persentasie kroonbedekking ten opsigte van grondoppervlakte vir elke houtagtige plantspesie binne elke onderskeie hoogteklasstratum is grafies uitgebeeld (sien Figuur 45, p. 136) sodat 'n duidelike illustrasie van die werklike plantegroei-bedekking en frekwensievoorkoms van die bedekking verkry kon word.

⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ---ooOoo--- ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠

4 . 2 R E S U L T A T E

Plantspesielys met erkende benamingsafkortings wat deurgaans in die resultate van toepassing is:

Familie	Spesie	Afkorting
MIMOSACEAE	<i>Acacia exuvialis</i>	[Aca exu]
	<i>Acacia nigrescens</i>	[Aca nig]
	<i>Acacia nilotica</i>	[Aca nil]
	<i>Acacia robusta</i>	[Aca rob]
	<i>Acacia tortilis</i>	[Aca tor]
	<i>Acacia welwitschii</i>	[Aca wel]
	<i>Acacia xanthophloea</i>	[Aca xan]
	<i>Dichrostachys cinerea</i>	[Dic cin]
CAESALPINIACEAE	<i>Peltophorum africanum</i>	[Pel afr]
	<i>Schotia brachypetala</i>	[Sch bra]
	<i>Cassia abbreviata</i>	[Cas abb]
FABACEAE	<i>Lonchocarpus capassa</i>	[Lon cap]
MELIACEAE	<i>Trichelia emetica</i>	[Tri eme]
EUPHORBIACEAE	<i>Croton megalobotrys</i>	[Cro meg]
ANACARDIACEAE	<i>Lanea stuhlmannii</i>	[Lan stu]
	<i>Sclerocarya birrea</i>	[Scl bir]
CELASTRACEAE	<i>Maytenus heterophylla</i>	[May het]
RHAMNACEAE	<i>Ziziphus mucronata</i>	[Ziz muc]
TILIACEAE	<i>Grewia</i> spp.	[Grew]
COMBRETACEAE	<i>Combretum apiculatum</i>	[Com api]
	<i>Combretum hereroense</i>	[Com her]
	<i>Combretum imberbe</i>	[com imb]
	<i>Combretum zeyheri</i>	[Com zey]
	<i>Terminalia prunioides</i>	[Ter pru]
EBENACEAE	<i>Euclea divinorum</i>	[Euc div]

4 . 2 . 1 V O E D S E L V O O R K E U R E N B E N U T - T I N G S K A P A S I T E I T

Ten spyte van verskeie navorsingstudies wat reeds gedoen is, bly die bepalende faktor/e aangaande kameelperd-voedselseleksie steeds 'n ope vraag. Die motief vir voedselseleksie kon nog nie met sekerheid bepaal word nie. Verskeie gegewens dui op seisoenvariasie in die chemiese samestelling van boomblare. Persentasie ru-proteïen en *in-vitro* verteerbaarheid neem toe gedurende die voorsomer. Ru-veselinhoud toon die teenoorgestelde effek. Die hoër voedingswaarde van nie-immergroen plante teenoor immergroen plante (Kok & Opperman, 1985), verklaar die opvatting dat nie-immergroen plante as voorkeurvoedsel van kameelperde beskou moet word (Hall Martin, 1974b; Van Aarde & Skinner, 1975 en Sauer, 1977). Dit kom voor asof voedselseleksie verband hou met fenologiese ontwikkeling van plante weens seisoenale verandering van klimaattoestande.

Kameelperde in die studiegebied het 'n voorkeur gehad vir maksimale kroonhoogte binne hul bereik en vir die buitekroonoppervlak van bome. Slegs enkele gevalle is waargeneem waar kameelperde in die binnevolumen van bome gevreet het. Die diere het so hoog moontlik aan 'n boom begin vreet en dan stelselmatig laer af met die omtrek langs. By lae bome is die kruin gewoonlik van bo-af gevreet. Die tendens is dat kameelperde eerder bome wat laer as hulself is, van bo-af benut as om groot bome (gewoonlik hoër as hulself) van die kant af te benut. Kameelperdkalwers het ook eerder klein boompies van bo-af benut as groter bome van die kant af. Enkele gevalle is gesien waar volwasse kameelperde groot bome wat bokant die kameelperdbenuttingslyn uitgegroeï het, van onderaf benut het. Voorbeelde hiervan was *Sclerocarya birrea* en

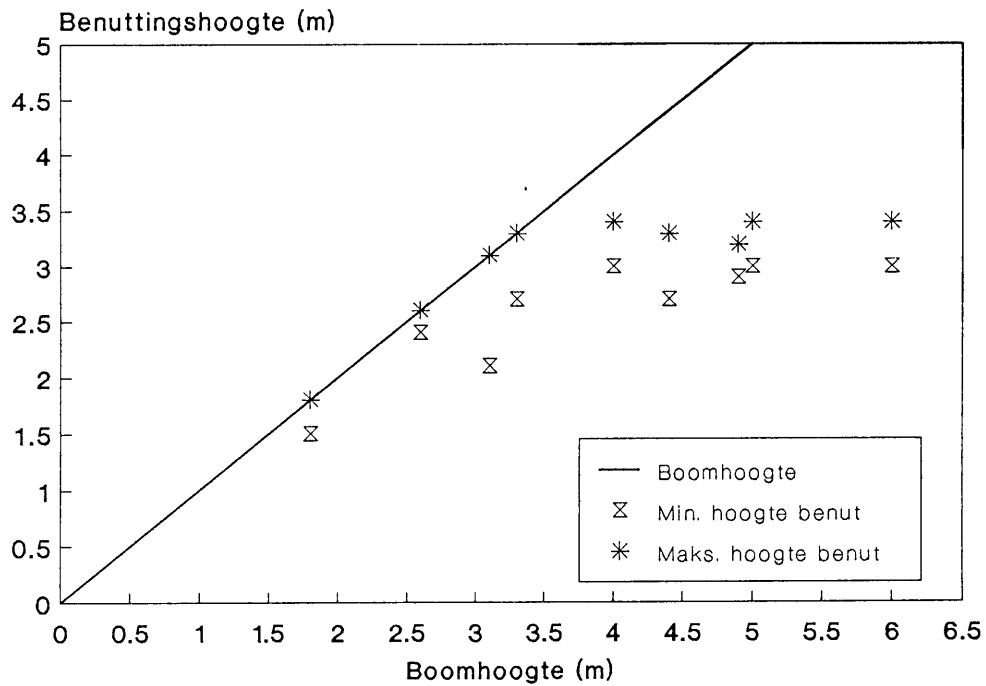
Acacia tortilis. Kameelperde het bome verkies wat ongeveer driekwart hul eie hoogte was.

Volgens Figuur 41 tot 44 het die onderskeie groottes kameelperde verskillende boomgroottes so hoog moontlik benut. Bome wat laer of net so hoog as hulself was is gewoonlik net op die kruin benut, terwyl, waar die bome hoër as die dier was, die dier probeer het om dit so hoog moontlik te benut.

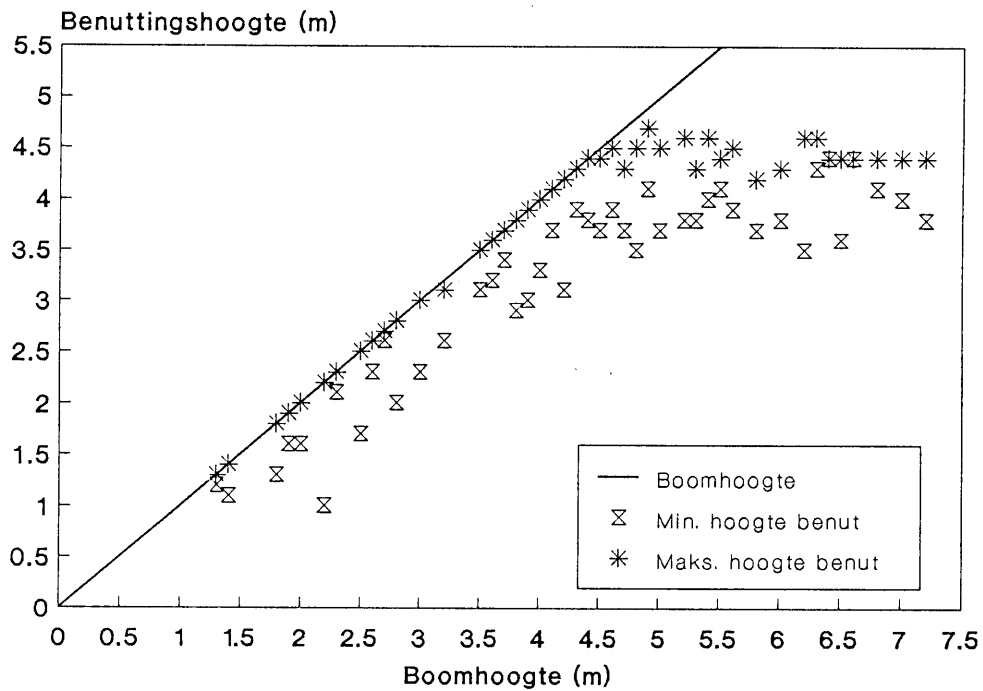
Kameelperde het voorkeur verleen aan blomme van *Acacia welwitschii*, *A. nigrescens* en *Terminalia prunioides* en aan nuwe blaarbot. *Acacia nigrescens* is regdeur die jaar, solank dit oor 'n blarekleed beskik het ongeag die fenologiese status daarvan, by voorkeur deur kameelperde benut. Verskeie kere is gesien dat 'n kameelperd 'n *A. nigrescens*-boom, in gemengde veld tussen ander boomspesies, oor 'n afstand van tot 130 m visueel raakgesien het en doelgerig na dié boom geloop het om dit te benut. Een geval van grasbenutting is waargeneem waar 'n volwasse kameelperd 12 byte *Panicum coloratum* gevreet het. Ses gevalle van osteofagi is gesien:

- I 'n Ribbebeen van 'n vars buffelkarkas (5 dae oud), wat deur leeus gevang is, is vir 7 min deur 'n kameelperd gekou.
- II Die bene van 'n ou kwaggakarkas (2 tot 4 weke oud) is vir 'n paar minute deur 'n kameelperd gekou.
- III By vier geleenthede is ou verweerde bene deur 'n kameelperd opgetel en vir 'n tyd lank gekou.
- IV Een voorval is tydens die studie geraporteer waar 'n kameelperd (binne die studiegebied) 'n dooie slang (vermoedelik deur 'n roofvoël gedood) geloop en kou het.

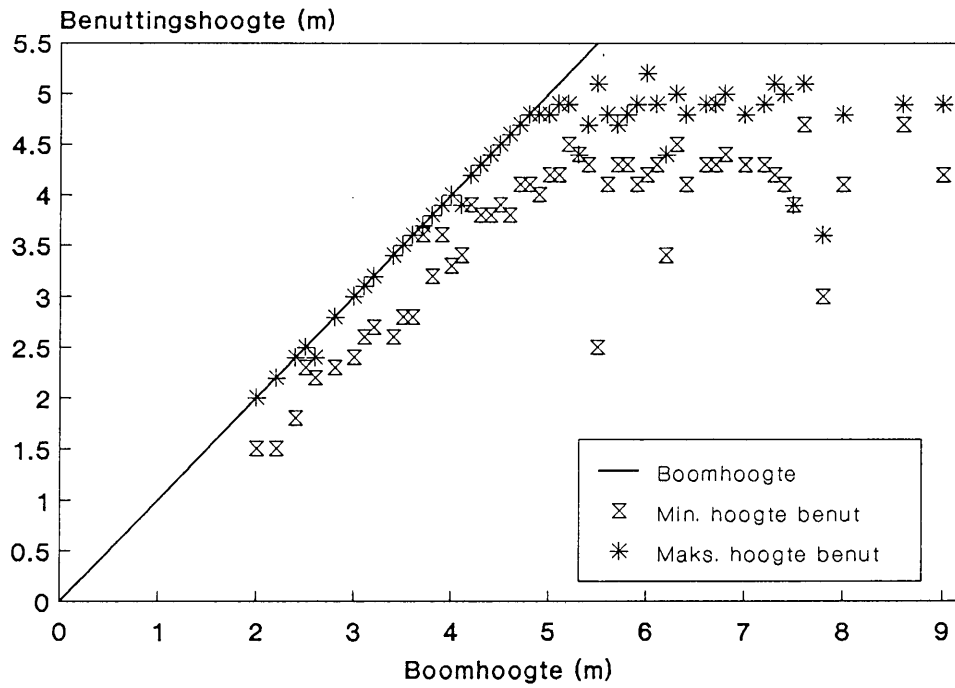
Tydens die studie het kameelperde gemiddeld 6 tot 12 km per



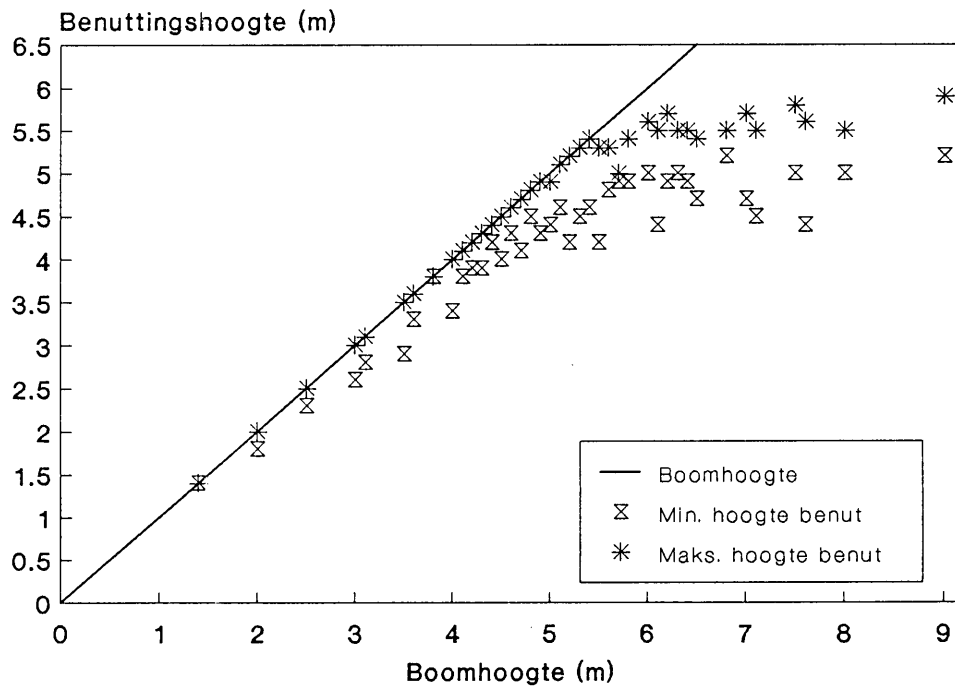
FIGUUR 41: Hoogtespan volgens maksimum en minimum boomhoogte, wat deur 2,5 tot 3,5 m-hoë kameelperde benut is. Benuttings sluit 14 individuele benuttings van *Acacia nigrescens*-bome in.



FIGUUR 42: Hoogtespan volgens maksimum en minimum boomhoogte, wat deur 3,6 tot 4,5 m-hoë kameelperde benut is. Benuttings sluit 469 individuele benuttings van *Acacia nigrescens*-bome in.



FIGUUR 43: Hoogtespan volgens maksimum en minimum boomhoogte, wat deur 4,6 tot 4,9 m-hoë kameelperde benut is. Benuttings sluit 820 individuele benuttings van *Acacia nigrescens*-bome in.



FIGUUR 44: Hoogtespan volgens maksimum en minimum boomhoogte, wat deur 5,0 tot 5,6 m-hoë kameelperde benut is. Benuttings sluit 319 individuele benuttings van *Acacia nigrescens*-bome in.

dag geloop, maar snags min. Die diere is telkens soggens in dieselfde omgewing opgespoor as waar hulle met sonder die vorige aand laas gesien is.

Dagg (1959), Hall-Martin (1975b), Sauer (1977), Pellew (1984) en Kok & Opperman (1985) het die chemiese voedingswaarde van kameelperd-voedselplante se blare geanaliseer en dit vergelyk met die diere se voedselseleksie. Drie van dié outeurs kon nie 'n korrelasie tussen voedingswaarde van die dieet en kameelperdseleksie vind nie, terwyl een 'n vae of swak korrelasie gevind het en een 'n redelike korrelasie (Tabel 12). Innes (1958), Leuthold & Leuthold (1972a), Oates (1972), Hall Martin (1974a) en Van Aarde & Skinner (1975) het die beskikbaarheid van boomblare binne bereik van kameelperde en die diere se seleksie vir die betrokke dieet ondersoek. Drie van genoemde outeurs het swak korrelasies gevind tussen voedselbeskikbaarheid en voedselseleksie deur kameelperde, terwyl een geen korrelasie kon vind nie (Tabel 12).

Figuur 84 (p. 222) toon 'n grafiese verwantskap tussen kameelperd-voedselvoorkeur en die gemiddelde hoeveelheid tannien (droë-massa-konsentrasie) wat binne die blare van elke plantspesie voorkom. Van die 22 plantspesies betrokke het 15 'n verwantskap getoon, terwyl sewe spesies (*Acacia robusta*, *A. xanthophloea*, *Combretum zeyheri*, *Lonchocarpus capassa*, *Peltophorum africanum*, *Schotia brachypetala*, en *Ziziphus mucronata*) geen verwantskap getoon het nie. Verskeie moontlike redes kan aangevoer word ter verklaring van die afwesigheid van verwantskap van laasgenoemde spesies; sien bespreking Hoofstuk 6.

Uit Tabel 12 blyk dit duidelik dat nie slegs voedingswaarde of frekwensievoorkoms van kameelperd-voedselplante kameelperde se

TABEL 12: Mate van korrelasie gevind deur verskeie outeurs tussen voedselvoorkeur van kameelperde en voedingswaarde van die betrokke dieet, en frekwensievoorkoms van die voedselplante in die betrokke kameelperdhabitat.

Datum	Outeur	Studiegebied	Kategorie bestudeer		Voedselvoorkeurkorrelasie
			Voedingswaarde	Frekwensievoorkoms	
1958	Innes	Klaserie-natuur-reservaat		X	swak
1959	Dagg	Fleur de lys Wildplaas	X		geen
1972	Oates	Hans Merensky-natuur-reservaat		X	geen
1972	Leuthold Leuthold	Tsavo National Park, Kenya		X	geen
1974	Hall- Martin	Timbavati-wildreservaat		X	swak
1975	Hall- Martin	Timbavati-wildreservaat	X		swak
1975	Van Aarde & Skinner	Jack Scott-natuur-reservaat		X	swak
1977	Sauer	Koos Meintjies-wildreservaat	X		geen
1984	Pellew	Serengeti	X		redelik
1985	Kok & Opperman	Willem Pretoriuswildtuin	X		geen
1987	Eie studie	Nasionale Kruger-wildtuin		X	swak $r = 0,332$ (Tabel 13)
1987	Eie studie	Nasionale Kruger-wildtuin	----- Tannienkonsentrasie van dieet vir 9 belangrikste voorkeur spp.		goed $r = 0,730$ (Tabel 14)

benuttingsvoorkeur bepaal nie. Vermoedelik word kameelperd-voedselseleksie deur 'n gesamentlike kombinasie van die volgende faktore bepaal:

- I gekondenseerde tannieninhoud van voedselplante se blare, en die teenwoordigheid van ander toksiese sekondêre metaboliete waaronder verskeie nie-tannien fenole.
- II voedingswaarde van die voedsel,
- III smaaklikheid en voginhoud van die voedsel,
- IV beskikbaarheid en/of frekwensievoorkoms van die voedselplante binne die betrokke habitat,
- V voorkoms van fisiese verdedigingsagense op die plante, soos dorings ens., en anatomiese struktuur van die plantweefsel,
- VI struktuurgrootte van die voedselplante en
- VII algehele voorkoms van die habitat.

Geen navorsing is al gedoen om die gesamentlike invloed van genoemde faktore te probeer bepaal nie. Multi-varieerbare statistiese analise sal hiervoor nodig wees. Daar mag meer faktore as die genoemdes betrokke wees. Vanuit die literatuur en die resultate van die studie (Figuur 84, p. 222 en Tabel 14), lyk dit asof tannieninhoud, in samewerking met bogenoemde faktore 'n belangrike faktor kan wees.

Tabel 13 toon dat daar 'n swak korrelasie ($r = 0,332$; $p < 0,001$; slegs spesies wat 'n benuttingsfrekwensie $> 1,0$ % gehad het, is bereken) was tussen kameelperd-voedselvoorkeur en die **frekwensievoorkoms** van die voedselplante in dié habitat. Voorkeurrangorde is bereken as die benuttingsfrekwensie van die betrokke voedselplant, gedeel deur die frekwensievoorkoms van die plant in die habitat.

As frekwensievoorkoms van die voedselplante in ag geneem word,

TABEL 13: Voorkeurrangorde van kameelperde, in die suid-sentrale distrik van die Krugerwildtuin, ten opsigte van boom- en struikspesies in hul dieet, gegrond op die frekwensievoorkoms van die spesies in die veld en die benuttingsfrekwensie van die onderskeie spesies deur kameelperde.

No.	Boom-/struikspesie	**	***	****	o		oo		ooo	
		Frekwensie-voorkoms %	Frekwensie benut %	Kameelperd-voorkeur-rangorde	Frekwensie benut %	Kameelperd-voorkeur-rangorde	Frekwensie benut %	Kameelperd-voorkeur-rangorde	Frekwensie benut %	Kameelperd-voorkeur-rangorde
		(Hele jaar, ongeag seisoene)			(Warm-natseisoen)		(Warm-droëseisoen)		(Koue-droëseisoen)	
Voorkeurspeies										
01	<i>Acacia tortilis</i>	1,89	6,66	3,52	5,44	2,88	8,90	4,71	4,48	2,37 ³
02	<i>Sclerocarya birrea</i>	0,12	0,29	2,42	0,27	2,25	0,50	4,16	0,00	0,00
03	<i>Acacia welwitschii</i>	2,70	5,49	2,22	4,90	1,81	9,14	3,39	0,62	0,23
04	<i>Lannea stuhlmannia</i>	0,27	0,59	2,19	0,95	3,52	0,76	2,81	0,12	0,44
05	<i>Combretum imberbe</i>	2,69	5,38	2,00	4,22	1,57	8,05	2,99	2,62	0,97 ²
06	<i>Acacia nigrescens</i>	38,33	60,40	1,58	60,41	1,58	49,41	1,29	76,46	1,99 ⁴
07	<i>Acacia erubescens</i>	0,07	1,11	1,57	0,00	0,00	0,00	0,00	0,37	5,34 ¹
08	<i>Acacia nilotica</i>	1,67	2,49	1,49	5,17	3,10	1,85	1,11	1,00	0,60 ⁷
09*	<i>Lonchocarpus capassa</i>	0,42	0,48	1,14	0,00	0,00	0,08	0,19	1,49	3,55 ²
10*	<i>Spirostachys africana</i>	0,37	0,33	0,89	0,00	0,00	0,67	1,81	0,12	0,32
11*	<i>Euclea divinorum</i>	1,27	0,99	0,85	0,54	0,43	1,34	1,06	0,75	0,59 ^{1b}
12*	<i>Acacia robusta</i>	0,32	0,22	0,69	0,00	0,00	0,08	0,25	0,62	1,94 ^{1b}
13	<i>Ziziphus mucronata</i>	0,80	0,54	0,68	0,54	0,68	0,76	0,95	0,25	0,31
14*	<i>Acacia xanthophloea</i>	0,11	0,07	0,64	0,00	0,00	0,08	0,73	0,12	1,09 ^{1c}
15	<i>Acacia exuvialis</i>	2,22	1,23	0,55	0,00	0,00	0,00	0,00	2,49	1,12 ⁶
16	<i>Terminalia pruniodes</i>	6,72	3,47	0,52	4,49	0,67	3,78	0,56	2,12	0,32
17	<i>Combretum hereroense</i>	6,23	2,74	0,44	2,86	0,46	2,27	0,36	3,49	0,56
18	<i>Combretum apiculatum</i>	3,24	1,36	0,42	1,36	0,42	1,34	0,41	1,25	0,39
19	<i>Maytens heterophylla</i>	0,49	0,20	0,41	1,50	3,06	0,59	1,20	0,25	0,51
20	<i>Peltophorum africanum</i>	0,91	0,29	0,32	0,54	0,59	0,25	0,27	0,12	0,13
21	<i>Dichrostachys cinerrea</i>	16,44	4,94	0,30	4,90	0,30	8,05	0,49	0,37	0,02
22	<i>Grewia</i> spp	9,66	1,14	0,12	1,22	0,13	1,59	0,16	0,50	0,50
23	<i>Schotia brachypetala</i>	1,06	0,11	0,10	0,00	0,00	0,25	0,24	0,00	0,00
24	<i>Combretum zeyheri</i>	1,00	0,04	0,04	0,00	0,00	0,08	0,08	0,00	0,00
Toevalig benutte spesies										
25	<i>Cassia eucliformis</i>	0,07	0,07	1,00	0,27	3,86	0,00	0,00	0,00	0,00
26	<i>Cordia sinensis</i>	0,06	0,04	0,67	0,14	2,33	0,00	0,00	0,00	0,00
27	<i>Strychnos bispinosa</i>	0,16	0,07	0,44	0,00	0,00	0,08	0,50	0,12	0,75
28	<i>Capparis ceparia</i>	0,10	0,04	0,40	0,14	1,40	0,00	0,00	0,00	0,00
29	<i>Dalbergia melanoxylon</i>	0,10	0,04	0,40	0,14	1,40	0,00	0,00	0,00	0,00
30	<i>Ficus sycomorus</i>	0,11	0,04	0,36	0,00	0,00	0,08	0,73	0,00	0,00
31	<i>Ximenia affra</i>	0,14	0,04	0,29	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	0,86
32	<i>Commiphora glandulosa</i>	0,26	0,04	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	0,46

* Spesies wat slegs in uiters droë seisoene benut is; dit is immer-groen spesies wat langs die dreineringslyne voorkom.

o n = 735
oo n = 1 192
ooo n = 803

** Die aantal individuele plante van die betrokke spesie teenoor totale aantal plante van alle spesies wat in habitat voorkom.

2 730

*** Aantal benuttings van betrokke spesie teenoor totale aantal benuttings (n = 2 730) van alle spesies in habitat gesamentlik.

**** Frekwensie benut ⇄ Frekwensievoorkoms

TABEL 14: Relatiewe belangrikheidswaarde van verskillende plantspesies vir kameelperde, op grond van frekwensie benut en totale tydsduur van benutting deur kameelperde in die suid-sentrale distrik van die Krugerwildtuin. Gemiddelde droë-massa gekondenseerde tannienkonsentrasie (% DGTK) van die betrokke plantspesies word ook aangedui.

No	Plantspesie	*	**		***	
		Frekwensie benut %	Totale benuttings-tydsduur (uur)	(%)	Belangrikheidswaarde vir kamlp.	% DGTK
01	<i>Acacia nigrescens</i>	60,40	85,43	51,68	56,04	3,33
02	<i>Acacia tortilis</i>	6,66	18,72	11,32	8,99	1,32
03	<i>Combretum imberbe</i>	5,38	14,75	8,92	7,15	0,22
04	<i>Acacia welwitschii</i>	5,49	12,21	7,39	6,44	2,36
05	<i>Dichrostachys cinerea</i>	4,94	4,89	2,96	3,95	3,21
06	<i>Terminalia pruniodes</i>	3,47	5,19	3,14	3,44	7,91
07	<i>Acacia nilotica</i>	2,49	4,99	3,02	2,76	16,19
08	<i>Combretum hereroense</i>	2,74	3,76	2,27	2,51	15,17
09	<i>Euclea divinorum</i>	0,99	6,18	3,74	2,37	12,71
10	<i>Combretum apiculatum</i>	1,36	1,50	0,91	1,14	18,15
11	<i>Grewia spp</i>	1,14	1,05	0,63	0,89	2,59
12	<i>Maytenus heterophylla</i>	0,70	0,96	0,58	0,64	9,22
13	<i>Lannea stulmannia</i>	0,59	0,92	0,56	0,58	33,21
14	<i>Ziziphus mucronata</i>	0,54	0,99	0,60	0,57	0,18
15	<i>Acacia exuvialis</i>	0,73	0,58	0,35	0,54	6,64
16	<i>Spirostachys africana</i>	0,33	1,08	0,65	0,49	(?)
17	<i>Lonchocarpus capassa</i>	0,48	0,31	0,19	0,34	0,0
18	<i>Acacia robusta</i>	0,22	0,62	0,38	0,30	1,30
19	<i>Peltophorum africanum</i>	0,29	0,31	0,19	0,24	10,61
20	<i>Sclerocarya birrea</i>	0,29	0,19	0,12	0,21	36,33
21	<i>Schotia brachypetala</i>	0,11	0,19	0,12	0,12	10,33
22	<i>Acacia erubescens</i>	0,11	0,22	0,13	0,12	(?)
23	<i>Acacia xanthophloea</i>	0,07	0,18	0,11	0,09	6,85
	(Nege spesies wat eenmalig benut is)	0,21	(?)	(?)	geen	(?)

* Die aantal individuele plante van die betrokke spesie teenoor totale aantal plante van alle spesies wat in habitat voorkom.

** Totale tyd van benutting van alle kameelperdbenuttings van die betrokke spesie oor 'n jaarperiode.

*** Frekwensie benut + Totale benuttingstydsduur (%) ÷ 2

dan het *Acacia nigrescens* wat 60,4 % van alle kameelperdbenuttings uitgemaak het, maar sesde op die kameelperde se voorkeur-rangorde verskyn (Tabel 13). Op grond van **belangrikheidswaarde**

(Tabel 14), was dit egter die belangrikste voedselplant vir die kameelperde. Die belangrikheid word gestaaf deur die voorkoms van ongeveer 3 700 individue van die totale kameelperdbevolking van 5 500 in die park binne die *Acacia nigrescens*-habitat van die studiegebied. 'n Groot aantal van die orige 1 800 kameelperde kom voor in 'n soortgelyke *Acacia nigrescens*-habitat in die suidelike distrik van die Wildtuin. Belangrikheidswaarde is bereken as die som van die frekwensie wat die plantspesie deur kameelperde benut is, en die totale tydsduur van benutting van die plantspesie deur kameelperde, gedeel deur twee.

Belangrikheidswaarde van die voedselplante vir kameelperde het 'n korrelasie getoon met die gemiddelde droëmassa gekondenseerde tannienkonsentrasie-inhoud van die plantvoedsel ($r = 0,771$; $p < 0,001$, vir die eerste nege spesies volgens belangrikheidsvolgorde.). Die volgende was die belangrikste plantspesies vir kameelperde in die studiegebied, volgens belangrikheidsvolgorde:

- I *Acacia nigrescens*,
- II *Acacia tortilis*,
- III *Combretum imberbe*,
- IV *Acacia welwitschii* en
- V *Dichrostachys cinerea*.

Dié vyf spesies het gesamentlik 82,9 % van die totale 2 730 kameelperdbenuttings uitgemaak. Die orige 17,1 % het uit 27 verskillende plantspesies bestaan. Hall-Martin (1975b) het in Timbavati-wildreservaat gevind dat, regdeur die jaar, meer as 75 % van die rumeninhoud van kameelperde uit hoogstens vyf plantspesies bestaan het. Die orige 25 % was onbelangrike eenmalige benuttings. Eie resultate (Tabel 13 en 14) toon dat voorkeurrangorde en belangrikheidswaarde weinig verband met mekaar toon ten opsigte van kameelperde se voedingsekologie ($r = 0,422$; $p <$

0,001), en dat belangrikheidswaarde eerder as verwysing gebruik moet word vir kameelperdvoeding in die algemeen.

Die verskeidenheid boom- en struikspesies wat maandeliks deur kameelperde benut is, word in Tabel 15 getoon. In die droë seisoen is enkele immergroen spesies benut, terwyl die res van die jaar slegs nie-immergroen spesies benut is. Spesiediversiteit in die kameelperddieet het nietemin konstant gebly.

Struktuurgrootte van *Acacia nigrescens* speel 'n belangrike rol ten opsigte van kameelperd-voedselseleksie. Die bome en struik is verdeel in vyf grootteklasse volgens planthoogte en plantkroondeursnit. Dié klasse is as volg:

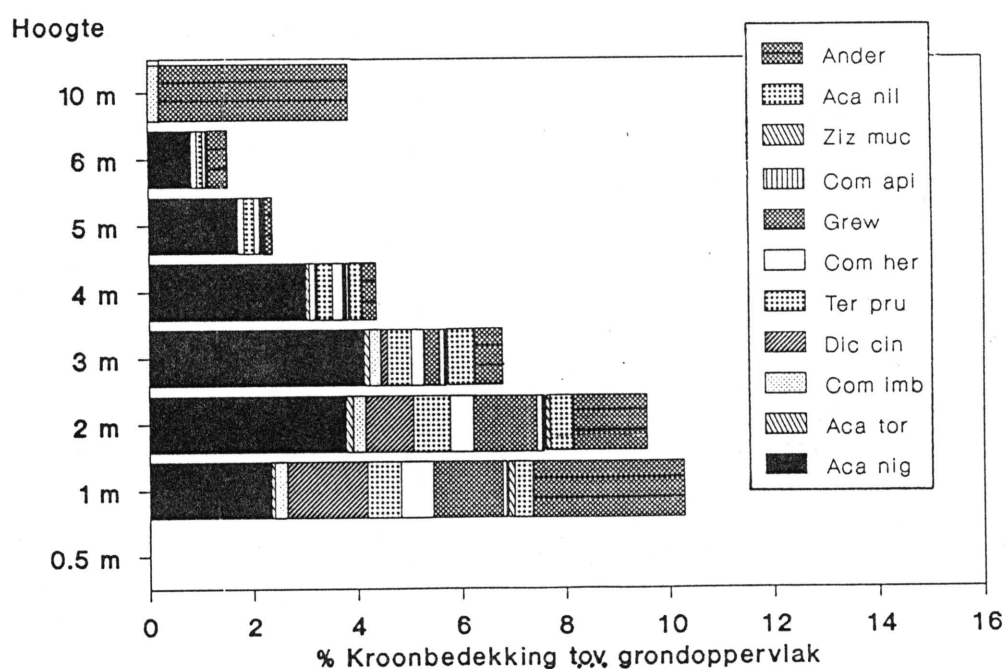
Klas	Planthoogte (m)	Kroondeursnit (m)
1	0,0 - 3,0	0,0 - 2,0
2	0,0 - 3,0	>2,0 - 3,0
3	>3,0 - 5,0	>2,0 - 3,0
4	>3,0 - 5,0	>3,0
5	>5,0	>3,0

Acacia nigrescens-bome en -struik in die studiegebied het deurgaans kroonbedekkings gehad wat vanaf < 1,5 m (meestal 0,5 m) bo grondvlak, tot en met maksimum planthoogte gestrek het. Klas 3 grootte is die meeste benut (Tabel 16); van die 513 kameelperde wat tydens die studie dopgehou is het 80,3 % (almal diere kleiner as 5,0 m-hoogte) 'n benuttingsvoorkeur getoon vir bome hoër as 3,0 tot 5,0 m. Kameelperde groter of gelyk aan 5,0 m-hoogte het 'n benuttingsvoorkeur gehad vir die Klas 5 bome (hoër as 5,0 m).

Figuur 45 toon die gemiddelde strukturele kroonbedekking van die

TABEL 15: Verspreiding van maandelikse kameelperdbenuttings waargeneem in die suid-sentrale distrik van die Krugerwildtuin, volgens plantspesiediversiteit (1985/1986).

Maand	Totale aantal benuttings	Aantal spesies benut
Mrt	190	9
Apr	236	17
Mei	301	18
Jun	394	17
Jul	261	9
Aug	365	12
Sep	212	18
Okt	212	11
Nov	165	14
Des	7	3
Jan	299	17
Feb	88	8
TOTAAL:	2 730	32



FIGUUR 45: Voorstelling van strukturele kroonbedekking van houtagtige plantegroei ten opsigte van grondoppervlak binne verskillende hoogteklasse. Elke spesie se kroonbedekking word onderskeidelik binne elke hoogteklas as 'n persentasie van die grondoppervlak aangegee. Digtheid, aantal individue.ha⁻¹ word ook aangedui. Dit is die gemiddelde vir 23 varieerbare-kwadrantpersele.

houtagtige plantegroei vir die *Acacia nigrescens* - *Sclerocarya birrea* - savanne, soos bepaal deur 23 varieerbare-kwadrantpersele.

TABEL 16: Voorkeurrangorde van verskillende grootteklasse *Acacia nigrescens*-bome deur kameelperde in die suid-sentrale distrik van die Krugerwildtuin; bepaal volgens die frekwensie benut deur verskillende groottes kameelperde. Bepalings volgens 894 benuttings waargeneem gedurende 1985 en 1986.

		Klas					
		1	2	3	4	5	
Boomgroottes:	Hoogte (m):	0-3,0	0-3,0	>3,0-5,0	>3,0-5,0	>5,0	
	Deursnit (m):	0-2,0	>2,0	0-3,0	>3,0	>3,0	
Kameelperdhoogte (m)	Kategorie						Fvkms kampd grt (%)
0,0-3,5	Fbenut	33,33	0,00	66,66	0,00	0,00	3,52
	Vorde	0,75	0,00	2,43	0,00	0,00	
3,6-4,5	Fbenut	14,88	4,19	48,37	11,16	21,40	32,81
	Vorde	0,34	0,80	1,76	1,26	1,50	
4,6-4,9	Fbenut	11,30	1,74	44,57	18,70	23,70	43,95
	Vorde	0,26	0,33	1,63	2,11	1,66	
5,0->5	Fbenut	9,26	0,93	33,33	15,74	40,74	19,73
	Vorde	0,21	0,18	1,22	1,77	2,86	

Fvkms kampd grt - Frekwensievoorkoms van verskillende kameelperdgroottes in die studiegebied, bepaal vanaf 513 diere.

Fbenut - Frekwensiebenutting van 'n spesifieke boomgrootte deur 'n spesifieke grootte kameelperd.

Vorde - Benuttingsvoorkeurorde van die spesifieke kameelperdgrootteklas vir die spesifieke boomgrootte. [F.benut ÷ Fvkms kampd grt]

ALGEMENE VISUELE WAARNEMINGS AANGAANDE SEISOENALE GEDRAG VAN DIE

KAMEELPERDE:

A Januarie en Februarie 1985: Kameelperdteeltroppe het gehou op die waterskeidings van die *Acacia nigrescens* - *Sclerocarya birrea*-oop savanne habitat. Alleenloperbulle het voorkeur

verleen aan die *Acacia welwitschii*-ruigtes. Dié bome was vol in blom en dit is juis die blomme wat benut is. Waar *A. welwitschii*-bome enkeld langs watergate in die oop savanne voorgekom het, is hul blomme ook sterk deur kameelperdteeltroppe benut. Benutting van die blomme het vir die res van die jaar 'n duidelike benuttingslyn op die bome agtergelaat deurdat peule slegs hoër as 5,0 m aan die bome ontwikkel het. Peule wat binne bereik van kameelperde ontwikkel het, is gedurende Apr. tot Jun. benut.

- B April: Afgesien van die afwesigheid van jong blare en takkies het die kameelperde, soos ook gedurende die somer, 'n voorkeur vir *Acacia nigrescens*.
- C Middel Mei: Die kameelperde het wegbeweeg van die waterskeidings na die laerliggende areas en na die ekotone.
- D Junie tot middel Julie: Persentasie blaarbedekking van *Acacia nigrescens* het vinnig afgeneem. Kameelperde vreet nou minder selektief as gedurende die somer.
- E Einde Junie: Eerste veldbrand het voorgekom in die *Acacia nigrescens* - *Sclerocarya birrea*-savanne. Goeie reënneerslag het gedurende die eerste week in Jul. gevolg en *A. nigrescens*-bome het begin bot.
- F Julie en Augustus 1985: Bedags loop die kameelperde in die gebrande veld, maar beweeg snags na aangrensende ongebrande veld op die waterskeidings. Snags word laagliggende areas vermy. Dié gedrag kom waarskynlik voor as gevolg daarvan dat die ontblote swartgebrande veld en die laagtes in die winter 4 tot 6 °C kouer word in die nag as op die waterskeidings in ongebrande veld. Kwaggas wat ook deur die gebrande veld angelok is, het in die laatmiddag met die kameelperdtroppe verenig, heelnag by die kameelperde gebly en vroegoggend weer hul eie koers ingeslaan.
- G Einde Augustus: Die ongebrande veld begin bot. *Acacia exuvialis* wat bot en vol blomme is, is vir die eerste keer sedert die aanvang van die studie benut. Dié spesie is vir slegs drie weke, solank dit in bot was, benut. Met verou-

dering van dié struik se blare het die kameelperde dit weer vermy.

- H September: Kameelperdkonsentrasie in die gebrande veld het afgeneem. Soos die vorige somer, het die kameelperde uitgesprei (gedivergeer) oor die ongebrande veld op die waterskeidings.
- I Oktober: *Acacia nigrescens* het begin blom. Waar die blomme bereikbaar was, is dit met voorkeur deur die kameelperde benut. In die noord-oostelike hoek van die studiegebied waar kameelperdbelading laag was, het die bome goed geblom, maar in die sentrale en oostelike dele van die studiegebied met 'n hoë kameelperddruk, het die bome swak geblom. Die meeste groeipunte en jong lote was reeds benut voordat die bome blomme begin produseer het. By bome hoër as 5,0 m, waar kameelperdbenutting nie kon plaasvind nie, het baie blomme op 'n hoogte bo 5,0 m ontwikkel.
- J 1986 was 'n baie droër jaar as 1985: *Acacia welwitschii* het glad nie geblom nie en die alleenloperkameelperdbulle moes alternatiewe voeding soek. Des. 1985 tot Apr. 1986 het 'n ernstige droogte geheers. Die meeste kameelperde het langs die Nwanedzi-, Gudzane- en Nwaswitsontsori-riviere gekonsentreer. Slegs enkele het langs die Sweni- en Mavumberiviere gehou. Hoofsaaklik immergroen bome en struik is langs die riviere benut.
- K Mei 1986: Aan die einde van Apr. het enkele reënneerslae voorgekom. Bome het tydelik begin bot. *Terminalia prunioides* het geblom en die blomme is met groot voorkeur deur kameelperde benut. Kameelperde het tydelik terugbeweeg na die waterskeidings. Teen einde Jun. was die veld uitgedor en die kameelperde het, tot die einde van Nov., weer langs die dreineringslyne gekonsentreer. *Acacia xanthophloea*, *A. robusta*, *Maytenus heterophylla* en *Euclea divinorum* (almal immergroen spesies) was die vernaamste voedselplante gedurende dié tydperk.

❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ---ooOoo--- ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖

**4 . 2 . 2 T Y D S D U U R E N F R E K W E N S I E
V A N B E N U T T I N G**

ENKELVOUDIGE (eenmalige) BENUTTINGS WINDOP - 1 GG:

Hierdie afdeling handel oor alle kameelperdbenuttings waar een kameelperd (eenkeer) aan een boom gevreet het, en die boom windop, of dwars met die wind, geleë was ten opsigte van vorige kameelperdbenutte bome binne dieselfde waarnemingsreeks. Volgens die metodiek (p. 120, Hoofstuk 4.1) is die kode 1 GG aan dié tipe benuttings toegeken. Soos aangeneem in die metodiek dat etileen reglynig windaf versprei word (p. 113), was dié bome nie vooraf deur etileenverspreiding vanaf vorige benutte bome tot verhoogde tannienbiosintese-aktiwiteit gestimuleer nie. Dit is aanvaar dat dié bome normale tanniendrupelwaardes gehad het by aanvang van benutting.

Dit is gevind dat kameelperde verskillende tye aan benutting spandeer het by verskillende boom-/struikspesies. Gemiddelde tydsduur van benutting is bepaal vir elke plantspesie wat deel van die dieet uitgemaak het en meer as vyf keer deur kameelperde benut is (Tabel 17). As gevolg van die groot variasie in standaardafwykings van die benuttingstydsdure ten opsigte van die verskillende spesies, was verdere statistiese ontledings noodsaaklik om vas te stel of die spesies wel van mekaar verskil. Verder val die skeefheid van verdelings van die benuttingstye duidelik op. Volgens die ruimtelike verspreiding van die onderskeie benuttingstye, uitgedruk as frekwensievoorkoms (Figuur 47 tot 50, p. 145 tot 146; en BYLAAG 5) vir elke plantspesie, is dit duidelik dat die hoë frekwensiewaardes almal aan die eenkant van die verspreidingskurwe gekonsentreer is. Dié ongebalanseerde

VERSKILLENDE FENOFASES VAN *Acacia nigrescens*-BOME



Bloeiwyses (blomme).



Rooibot - die eerste blare wat in die lente-seisoen ontwikkel.



Bot - die jong aktiefgroeiende blaarfase wat die rooibotfase opvolg.



Volwasse ou-blare - dit is die volwasse blaarstadium waarin die blare reeds veroudering ondergaan.

TABEL 17: Gemiddelde tydsduur van kameelperdbenutting op verskeie boom- en struikspesies in die suid-sentrale distrik van die Nasionale Krugerwildtuin. Slegs eenmalige windopbenuttings (kode 1 GG) het betrekking.

Spesie	Aantal benuttings (n)	Gemiddelde benuttingstyd- duur (s)	Totale benuttings- tydsduur (s)	Maksimum benut- tings- tydsduur (s)	Minimum benut- tings- tydsduur (s)	Stan- daard- afwy- king (s)
<i>Aca tor</i>	76	285	21 696	3 115	9	445
<i>Aca wel</i>	61	278	17 009	1 810	5	329
<i>Ziz muc</i>	11	272	2 997	1 670	10	478
<i>May het</i>	6	249	1 495	1 146	3	445
<i>Com imb</i>	61	241	14 688	1 156	5	265
<i>Aca nil</i>	29	240	6 972	806	19	212
<i>Ter pru</i>	51	232	1 848	1 191	10	283
<i>Com her</i>	49	189	9 242	1 243	10	246
<i>Euc div</i>	20	185	3 694	550	18	166
<i>Aca nig</i>	894	171	152 450	1 334	1	185
<i>Lan stu</i>	9	140	1 261	238	18	82
<i>Com api</i>	28	136	3 802	490	3	126
<i>Dic cin</i>	104	121	12 578	986	6	152
<i>Grew spp.</i>	28	112	3 123	473	3	113
<i>Pel afr</i>	6	111	665	258	28	105
<i>Aca exu</i>	20	104	2 076	335	12	76
<i>Scl bir</i>	8	87	698	227	10	74
<i>Lon cap</i>	9	81	727	198	22	65

effek van die kurwes sowel as die ongelyke standaardafwykings noodsaak spesiale aandag by statistiese ontleding.

Vervolgens 'n statistiese ontleding ten einde vas te stel hoedanig die tydsduur van kameelperdbenutting verskil ten opsigte van die verskillende boom- en struikspesies soos gesien in Tabel 17:

A - METODIEK:

- i) Slegs die spesies wat 'n betreklik groter benuttingsfrekwensie ($n > 20$) het, is ingesluit in die analise.
- ii) 'n Analise van variansie (ANOVA) en 'n paarsgewyse vergelyking (Duncan-groepering) ten opsigte van tydsduur van benutting is uitgevoer op die werklike benuttingstye sowel as op getransformeerde benuttingstye (volgens rangnomers van benuttingstye) van die onderskeie spesies.
- iii) 'n Toets vir homogeniteit van spreiding van benuttingstye van verskillende spesies (Residu-stip) is op die oorspronklike sowel as die getransformeerde waardes uitgevoer. Dit het bevestig dat die rangtransformasie inderdaad nodig was om die probleem van verskille in standaardafwyking en skeefheid te bowe te kom.
- iv) Alle berekenings is met behulp van die SAS - rekenaarprogrampakket gedoen (SAS Proc GLM).
- v) Slegs die uitslag van die analise op die ranggetransformeerde data word gerapporteer.

B - RESULTATE VAN STATISTIESE ANALISES:

i) Bepaaldheidskoeffisiënt $R^2 = 0,029423$
 Oorskrydingswaarskynlikheid $p = 0,0001$

ii)

Duncan Groepering	Gemiddeld	n	Spesie
A	894,36	29	<i>Aca nil</i>
A			
B A	853,16	76	<i>Aca tor</i>
B A			
B A	823,60	67	<i>Aca wel</i>
B A			
B A C	792,48	61	<i>Com imb</i>
B A C			
B D A C	760,29	51	<i>Ter pru</i>
B D A C			
B D A C	754,31	21	<i>Euc div</i>
B D A C			
B D A C	707,44	894	<i>Aca nig</i>
B D A C			
B D A C	699,07	49	<i>Com her</i>
B D C			
B D C	655,29	28	<i>Com api</i>
D C			
D C	593,22	20	<i>Aca exu</i>
D			
D	566,11	104	<i>Dic cin</i>
D			
D	557,20	28	<i>Gre cff</i>

(Gemiddeldes met dieselfde simbool verskil nie betekenisvol van mekaar nie.)

Volgens die Duncan-groepering verskil die volgende spesies van mekaar ten opsigte van kameelperd-benuttings-tydsduur:

Aca nil : *Com api*, *Aca exu*, *Dic cin* & *Gre cff*.
Aca tor : *Aca exu*, *Dic cin* & *Gre cff*.
Aca wel : *Aca exu*, *Dic cin* & *Gre cff*.
Com imb : *Dic cin* & *Gre cff*.

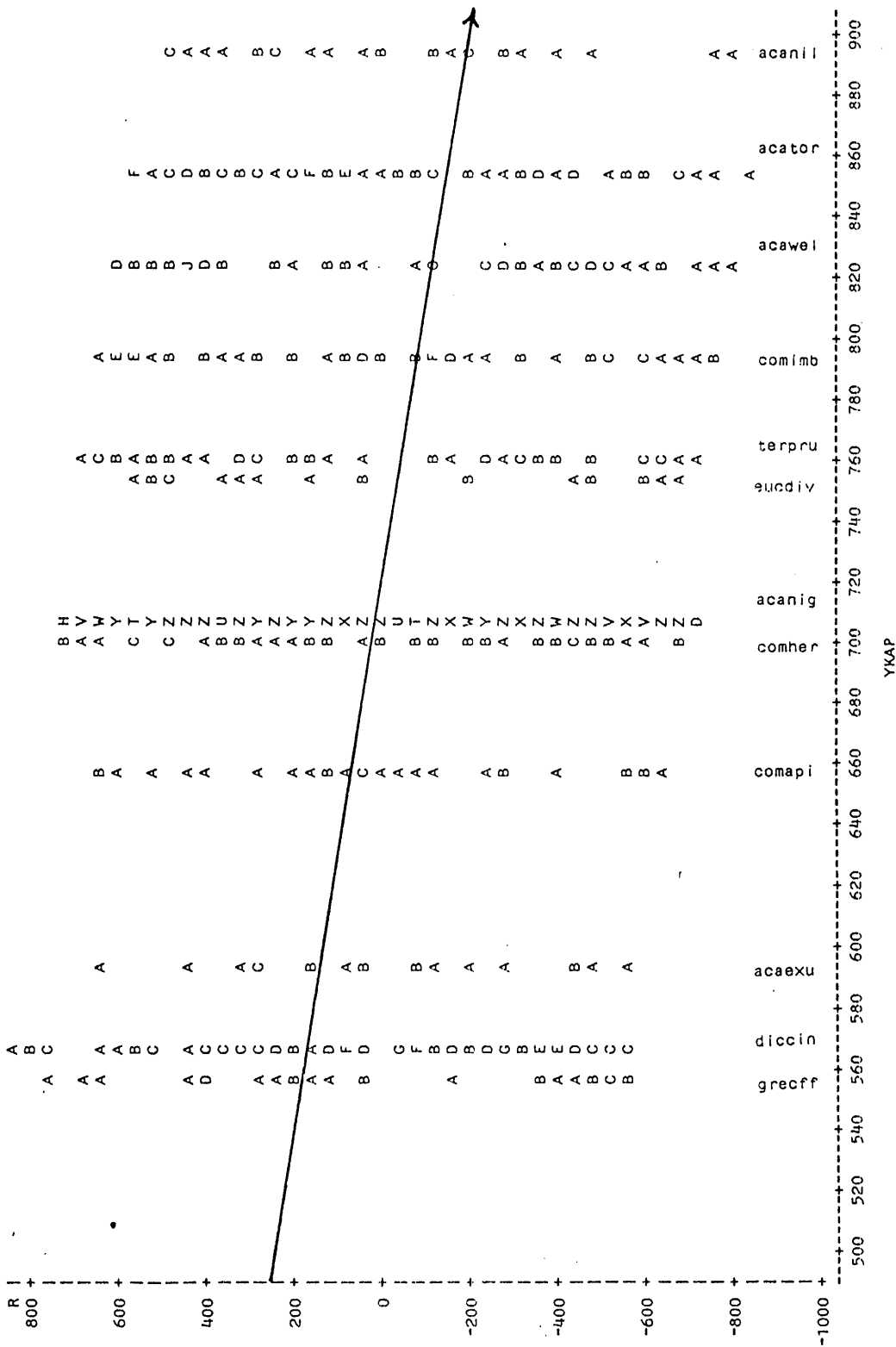
Ter pru, *Euc div*, *Aca nig* & *Com her* (in een groep, verskil nie betekenisvol van mekaar nie).

- iii) Homogeniteit van verspreiding: Residu-gestip teenoor die gemiddeldes van die getransformeerde benuttingstye per spesie word aangegee in Figuur 46.

C - INTERPRETASIE VAN RESULTATE:

- i) Die klein R^2 - waarde toon dat daar meer faktore betrokke moet wees as net verskillende plantspesies, wat kameelperd-benuttingstyd beïnvloed.
- ii) Die dalende tendens van die reguitlyn in die residu-grafiek (Figuur 46) ondersteun die stelling in (i).
- iii) Die p-waarde van die ANOVA-uitslag toon dat die verskille tussen die plantspesies ten opsigte van kameelperd-benuttingstyd betekenisvol is.
- iv) Duncan se meervoudige vergelykings toon die detail aangaande die verskille in kameelperd-benuttingstyd tussen die verskillende plantspesies. Hierdie vergelykings kontroleer die tipe een-foutwaarskynlikheid paarsgewys, maar nie vir die totale eksperiment nie. Daar moet dus gewaak word teen 'n oorbeklemtone van individuele spesieverskille.

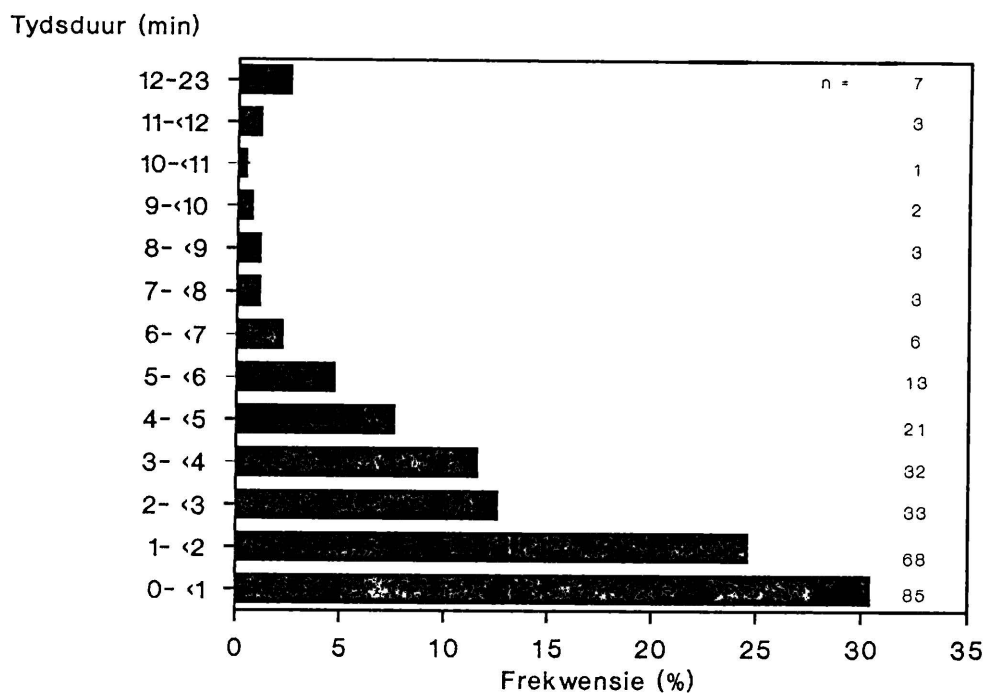
Geen verskil in tydsduur van kameelperdbenutting ($n = 894$ benuttings) op *Acacia nigrescens*-bome kon gevind word ten opsigte van verskillende klimaatseisoene nie. Kameelperdbenuttings in die **warm-natseisoen**, **koue-droëseisoen** en **warm-droëseisoen** het dieselfde ruimtelike verspreiding van frekwensievoorkoms ten opsigte van benuttingstyd getoon (Figuur 47 tot 49). Figuur 50 toon die frekwensievoorkoms van al die benuttings ($n = 894$) oor die hele jaarperiode (ongeveer seisoen).



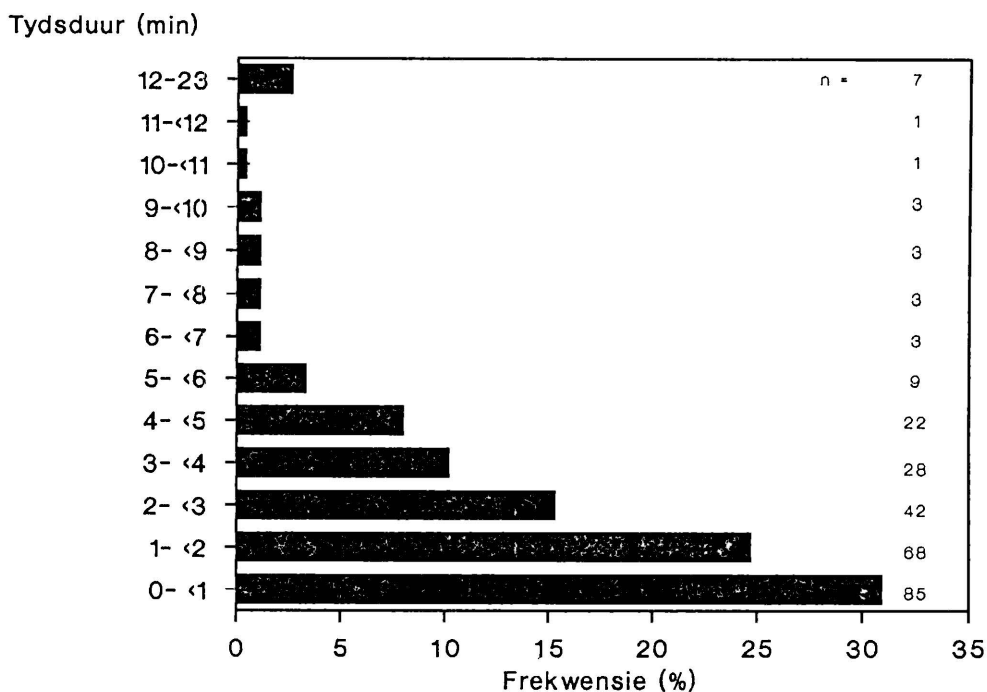
YKAP = Gemiddelde beraamde rangnommers vir die spesies.
 R = Verskil (residu) tussen individuele gerangde benuttings-
 tyd en die wiskundig beraamde waarde daarvan.

A = 1 observasie, B = 2, ens.

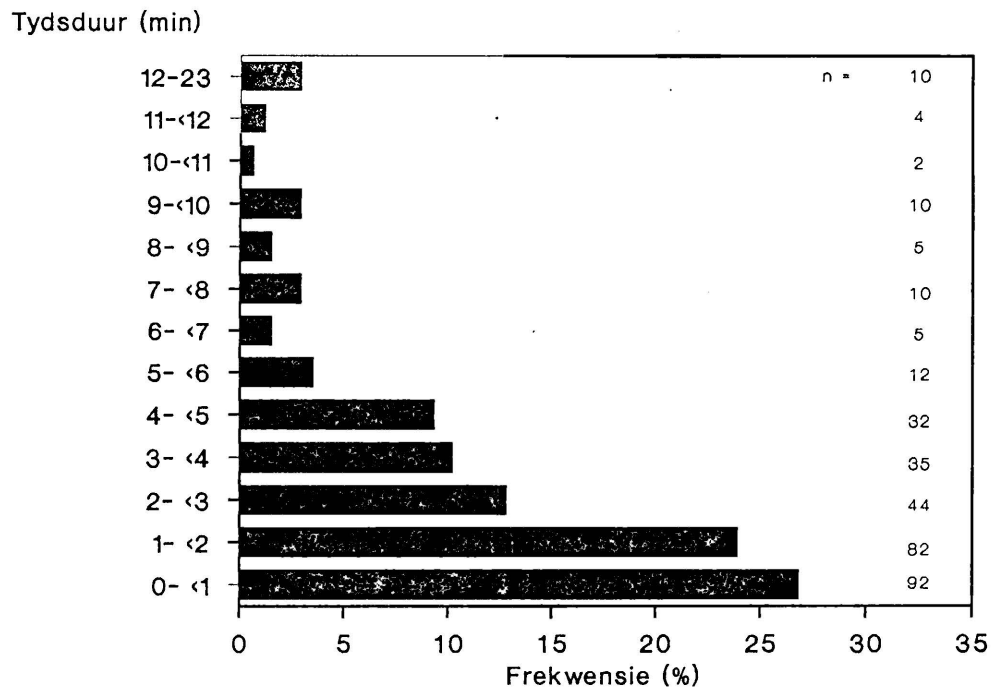
FIGUUR 46: Grafiese voorstelling van die residu-stip spreiding van kameelperdbenuttingstye op verskillende boomspe-
 sies.



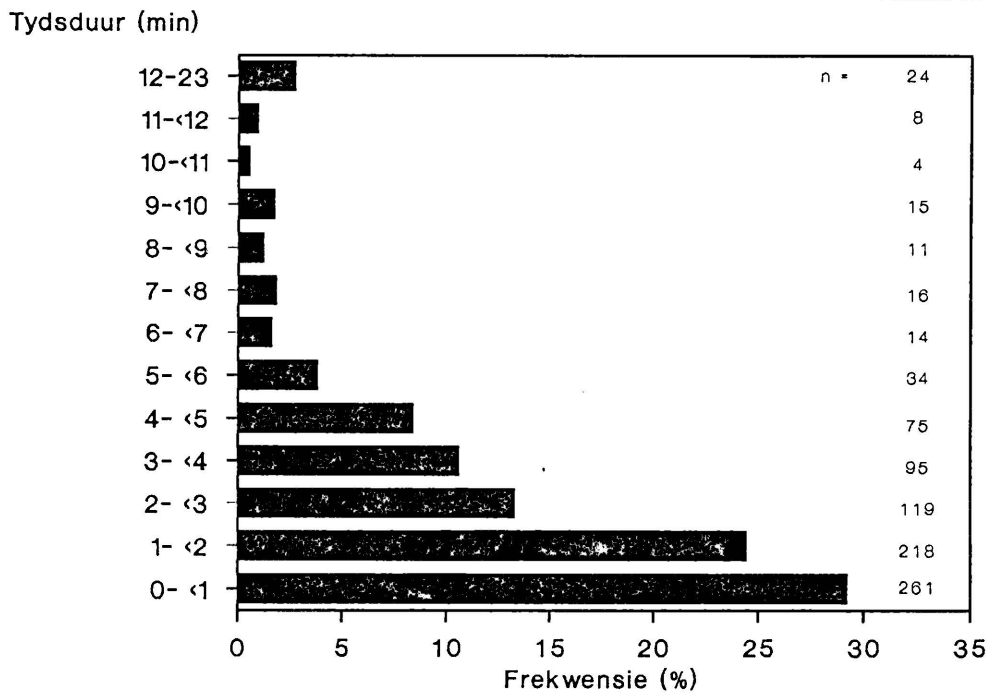
FIGUUR 47: Frekwensievoorkoms (%) van verskillende kameelperdbenuttingstye (min) vir *Acacia nigrescens*-bome gedurende die **warm-natseisoen** (Nov. tot Mrt.). Waardes van 276 eenmalige windop benuttings is ingesluit.



FIGUUR 48: Frekwensievoorkoms (%) van verskillende kameelperdbenuttingstye (min) vir *Acacia nigrescens*-bome gedurende die **koue-droëseisoen** (Apr. tot Jul.). Waardes van 275 eenmalige windopbenuttings is ingesluit.



FIGUUR 49: Frekwensievoorkoms (%) van verskillende kameelperdbenuttingstye (min) vir *Acacia nigrescens*-bome gedurende die warm-droëseisoen (Aug. tot Okt.). Waardes van 343 eenmalige windopbenuttings is ingesluit.



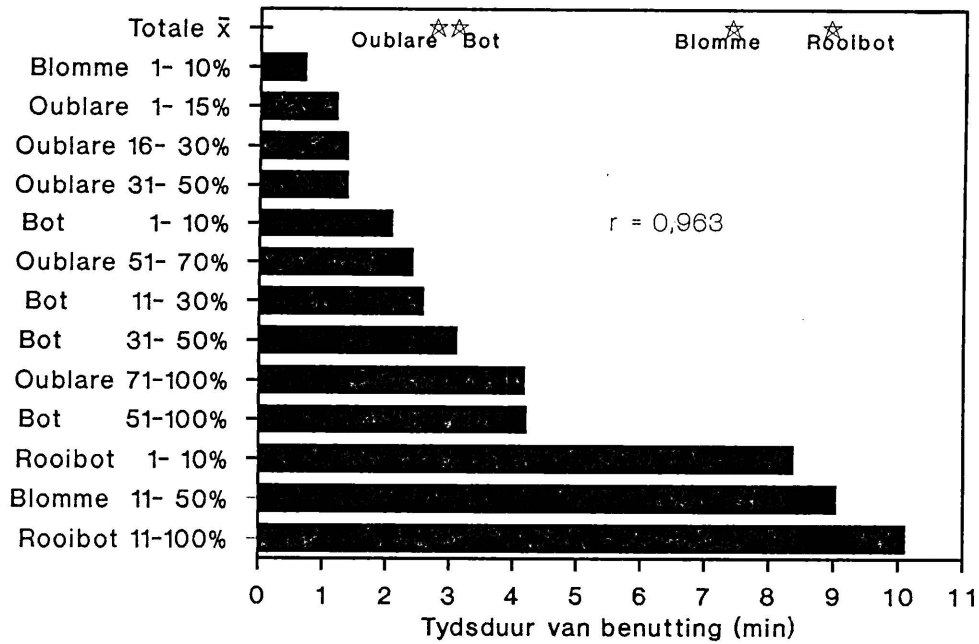
FIGUUR 50: Frekwensievoorkoms (%) van verskillende kameelperdbenuttingstye (min) vir *Acacia nigrescens*-bome oor 'n volle jaarperiode (Mrt. 1985 tot Feb. 1986), ongeag seisoen. Waardes van 894 eenmalige windopbenuttings is hierby ingesluit.

Kameelperdbenutting van *Acacia nigrescens*-bome het wel verskillende benuttingstye ten opsigte van verskillende fenofases getoon (Figuur 51). Tydsduur van benutting het afgeneem in die volgorde: **rooibot** (\bar{x} 8,9 min) na **blomme** (\bar{x} 7,3 min) na **bot** (\bar{x} 3,1 min) na **volwasse ou-blare** (\bar{x} 2,8 min).

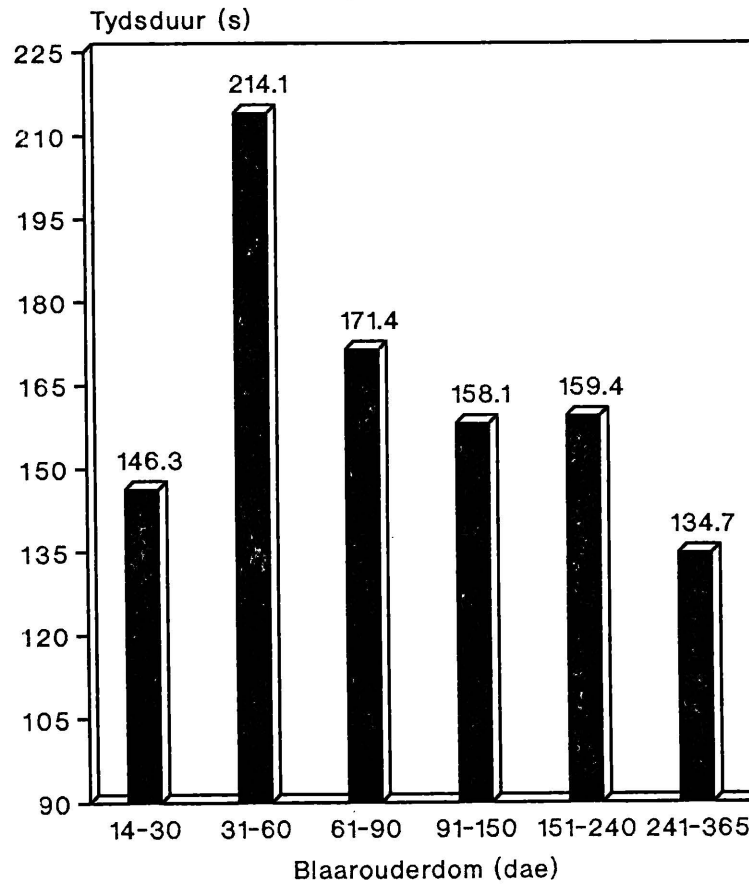
Beskikbaarheid van 'n betrokke fenofase volgens persentasie kroonbedekking op *Acacia nigrescens*-bome het ook 'n invloed gehad op kameelperdbenuttingstye (Figuur 51). Waar die kroonbedekking van die fenofase so laag was dat dit 'n beperkende faktor van benutting was, is kort benuttingstye gevind, en omgekeerd. 'n Boom met 11 tot 50 % blomme is langer (\bar{x} 9,0 min) benut as 'n boom met 1 tot 10 % blomme (\bar{x} 0,7 min). Verder is 'n boom met 71 tot 100 % bedekking van volwasse ou-blare, langer benut (\bar{x} 4,2 min) as 'n boom met 1 tot 10 % bot (\bar{x} 2,1 min), ongeag die bevinding dat bot langer benut word as volwasse ou-blare. In die geval van 'n boom met 1 tot 10 % bot, was die hoeveelheid voedsel te min om in die voedingsbehoefte van die kameelperde te voorsien en was voedselkwantiteit 'n beperkende faktor.

Tydsduur van kameelperdbenutting op *Acacia nigrescens*-bome het afgeneem namate boomblare verouder het (Figuur 52). Met blare van tussen 14 en 30 dae oud was die benuttingstye betreklik kort (\bar{x} 146 s). Dit is omdat 'n volle blarekled nog nie ontwikkel het nie en dus was die hoeveelheid beskikbare blare 'n beperkende faktor. *Acacia nigrescens*-bome verloor jaarliks al hul blare en ontwikkel 'n nuwe blarekled met die aanvang van elke groei-seisoen. Na ongeveer 30 dae beskik die boom nog oor oorwegend bot-blare, maar die kwantiteit van die bot het sodanig vermeerder dat dit nie meer 'n beperkende faktor is nie. Kameelperdbenuttingstyd is die langste (\bar{x} 214 s), ongeveer 30 dae nadat die boom

Boomfenologie



FIGUUR 51: Gemiddelde tydsduur van benutting van *Acacia nigrescens*-bome deur kameelperde ten opsigte van boomfenologie en die hoeveelheid kroonbedekking van die betrokke fenofase. Waardes van 894 eenmalige windopkameelperdbenuttings is ingesluit.



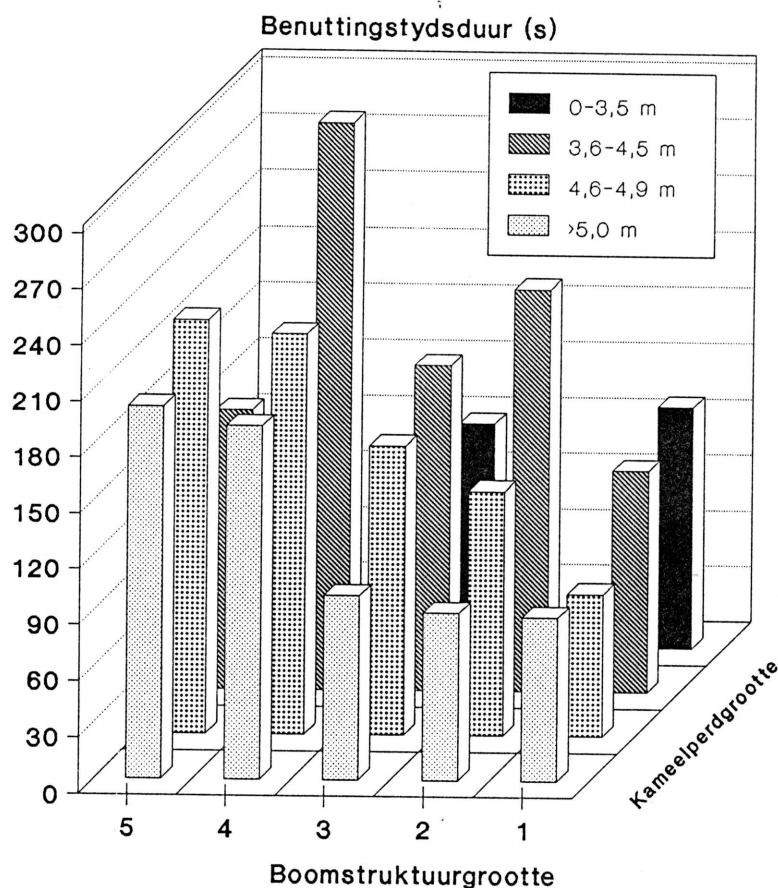
FIGUUR 52: Gemiddelde tydsduur van kameelperdbenutting op *Acacia nigrescens*-bome ten opsigte van blaarouderdom van die voedsel. Waardes van 894 eenmalige windopbenuttings is ingesluit.

boom begin bot het, en neem stelselmatig af tot \bar{x} 135 s namate die blare verouder tot ouer as 241 dae.

Tydsduur van kameelperdbenutting op *Acacia nigrescens*-bome het gekorreleer met beide boomstruktuurgrootte ($r = 0,960$; $p < 0,001$) en dierhoogte ($r = 0,849$; $p < 0,001$, Figuur 53). Met toename in boomstruktuurgrootte (hoër as 5,0 m) het die benuttingstyd van kameelperde toegeneem. Vir diere laer as 3,6 m is voedingshoogte 'n beperkende faktor. Tydsduur van benutting deur laasgenoemde kameelperde het afgeneem namate die bome groter geword het. Korrelasies verkry tussen *Acacia nigrescens*-blaarouderdom, -boomstruktuurgrootte en kameelperdbenuttingstyd word duidelik gesien in 'n driedimensionele voorstelling (Figuur 54). Met veroudering van blare het benuttingstyd afgeneem ($r = 0,676$; $p < 0,001$). Met toename in kroonoppervlak namate boomstruktuur vergroot, het tydsduur van benutting ook toegeneem ($r = 0,960$; $p < 0,001$).

Tydsduur van kameelperdbenutting op *Acacia nigrescens*-bome het nie 'n duidelike verskil getoon by verskillende relatiewe lughumiditeite ten tyde van benutting nie (Figuur 55). Net so het windsterkte ten tyde van benutting ook min invloed gehad op kameelperdbenuttingstyd van *Acacia nigrescens*-bome (Figuur 56).

Lugtemperatuur ten tyde van benutting het wel 'n invloed gehad op tydsduur van kameelperdbenutting op *Acacia nigrescens*-bome. Temperature hoër as 20 °C het min invloed getoon, maar met lae temperatuur (11 tot 19 °C) was die gemiddelde benuttingstyd baie korter (130 s) as by hoër temperature (> 20 °C, 160 tot 177 s), (Figuur 57). Hierdie verskynsel van korter benuttingstyd by laer temperature, ondersteun die bevinding in Hoofstuk 5.2.2 dat

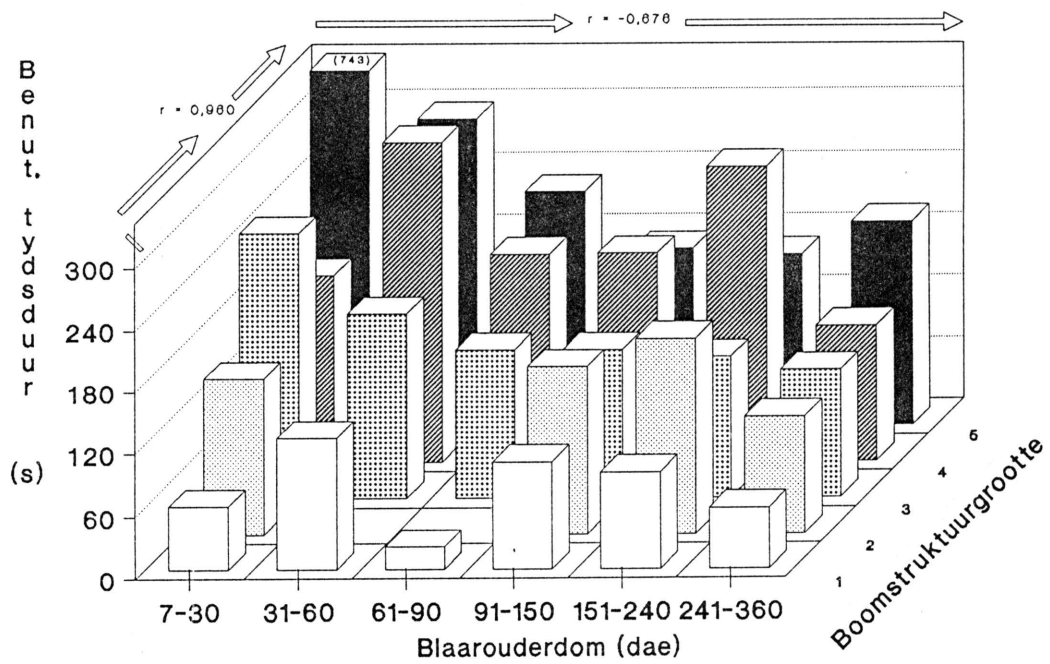


Boomstruktuurgrootte

Legende:

	1	2	3	4	5
Hoogte:	0-3 m	0-3 m	>3-5 m	>3-5 m	>5 m
Deursnit:	0-2 m	>2 m	0-3 m	>3 m	>3 m

FIGUUR 53: Driedimensionele voorstelling om die korrelasie tussen tydskuur van kameelperdbenutting op *Acacia nigrescens*-bome, boomstruktuurgrootte en kameelperdhoogte te toon. Waardes van 894 eenmalige windopbenuttings is ingereken.

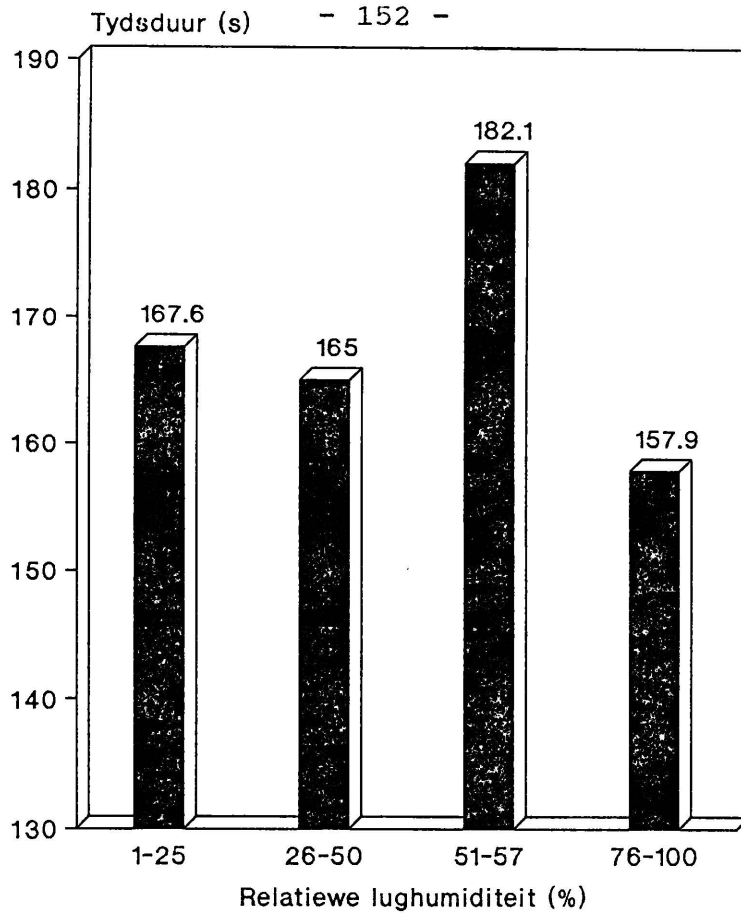


Boomstruktuurgrootte

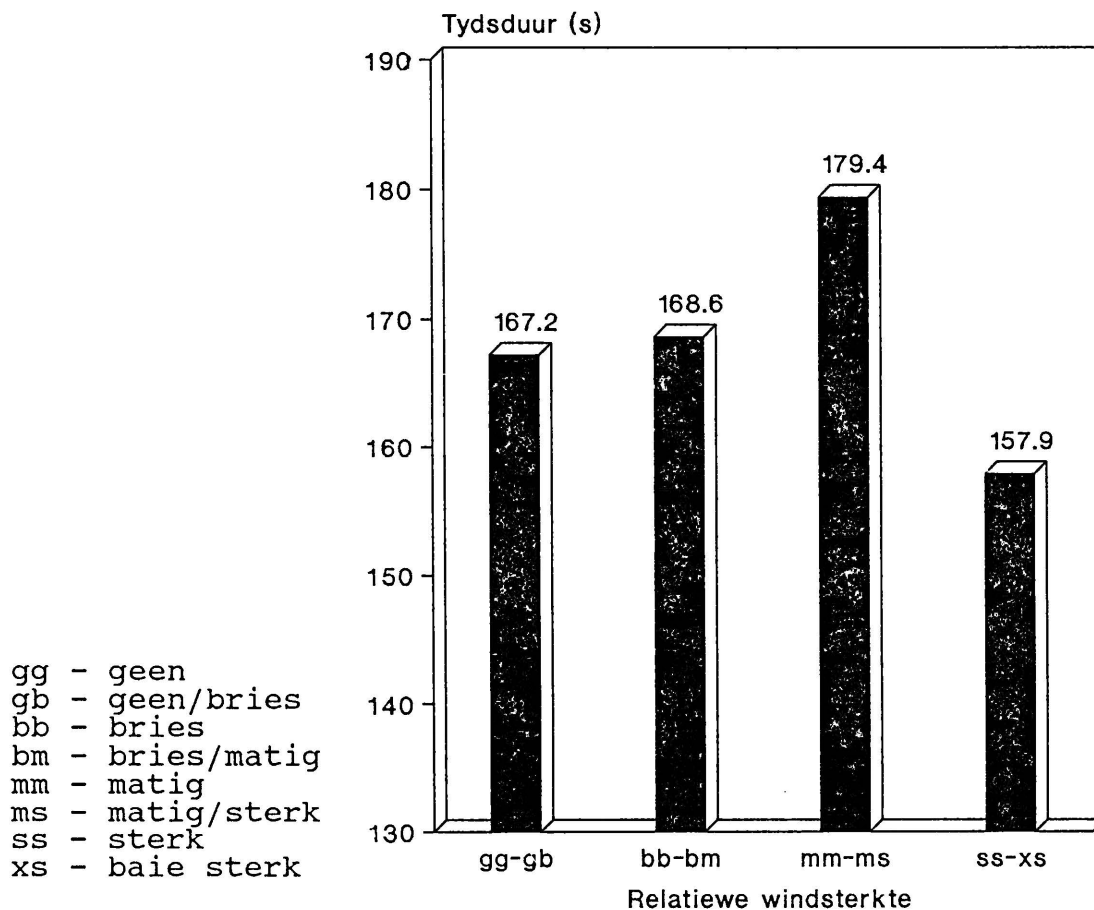
Legende:

	1	2	3	4	5
Hoogte:	0-3 m	0-3 m	>3-5 m	>3-5 m	>5 m
Deursnit:	0-2 m	>2 m	0-3 m	>3 m	>3 m

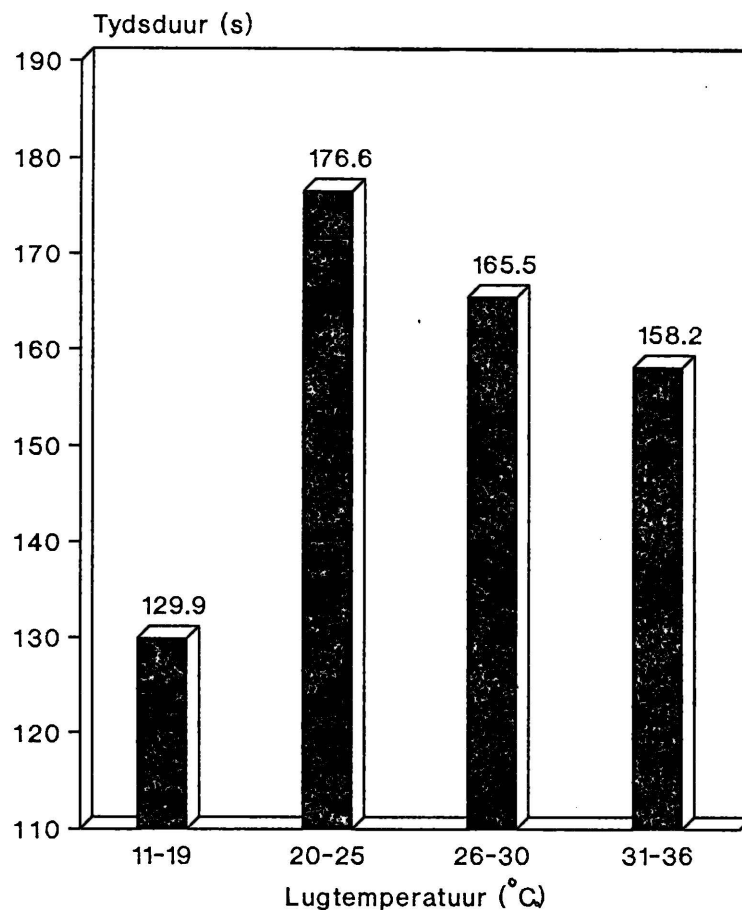
FIGUUR 54: Driedimensionele voorstelling van die korrelasie tussen kameelperdbenuttingstyd van *Acacia nigrescens*-bome, blaarouderdom en boomstruktuurgrootte. Waardes sluit 894 eenmalige windopbenuttings in.



FIGUUR 55: Gemiddelde tydsduur van 894 eenmalige, windop-kameel-perdbenuttings op *Acacia nigrescens*-bome ten opsigte van relatiewe lughumiditeit ten tyde van benutting.



FIGUUR 56: Gemiddelde tydsduur van 894 eenmalige, windop-kameel-perdbenuttings op *Acacia nigrescens*-bome ten opsigte van relatiewe windsterkte ten tyde van benutting.



FIGUUR 57: Gemiddelde tydsduur van 894 eenmalige, windop-kameel-perdbenuttings op *Acacia nigrescens*-bome ten opsigte van lugtemperatuur ten tyde van benutting.

tanniendrumpelwaarde-vlakke hoër is by laer temperature as by hoë lugtemperature. Die afleiding is dat tydsduur van kameelperdbenutting korter is by bome met hoë tanniendrumpelwaardes en langer by bome met lae tanniendrumpelwaardes.

MEERVOUDIGE BENUTTINGS - 2 GG & 2 XX:

Dit sluit alle benuttings deur kameelperde in waar meer as een dier aan dieselfde boom gevreet het en/of waar dieselfde kameelperd dieselfde boom herhaaldelik (meermalig) benut het. Beide

kameelperdbenuttings van bome wat windop en/of dwars met die wind, sowel as windaf geleë was ten opsigte van vorige kameelperdbenutte bome binne dieselfe benuttingswaarnemingsreeks, is in aanmerking geneem. Soos beskryf in die metodiek (p. 120, Hoofstuk 4.1) sluit dit alle 2 GG en 2 XX benuttings in.

Tabel 18 gee 'n uiteensetting van gemiddelde kameelperdbenuttingstye vir 'n paar boomspesies ten opsigte van verskillende plasings waaronder 1 GG, 2 GG, 1 XX en 2 XX. Die verwagting was dat 2 GG en 2 XX (meervoudige windop en windaf)-benuttings korter kameelperdbenuttingstye behoort te hê as 1 GG en 1 XX (eenmalige windop en windaf)-benuttings. Die rede is dat die mate van blaarversteuring met meervoudige benuttings groter is as met eenmalige benuttings, en dus behoort meervoudig benutte bome meer gestimuleerde tannienbiosintese-aktiwiteit te ondergaan wat die boom minder smaaklik maak.

Tweedens is verwag dat 1 XX en 2 XX (eenmalige en meermalige windaf)-benuttings, korter kameelperdbenuttingstye behoort te lewer as 1 GG en 2 GG (eenmalige en meervoudige windop)-benuttings. Die rede hiervoor is dat windaf benutte bome moontlik reeds voor aanvang van benutting tot verhoogde tannienbiosintese-aktiwiteit gestimuleer was deur etileen-windoordraging vanaf vorige benutte bome binne dieselfde benuttingswaarnemingsreeks.

Vervolgens 'n statistiese analise om die betekenisvolheid van die verskille in kameelperd-benuttingstydskuur tussen eenmalige en meervoudige benuttings en tussen windop- en windafbenuttings

TABEL 18: Gemiddelde tydsduur van eenmalige (1) en meervoudige (2) kameelperdbenuttings van *Acacia nigrescens*-bome wat windop (GG) en windaf (XX) van vorige benutte bome geleë was.

Spesie	Gemiddelde tydsduur van benutting (sekondes)				
	Eenmalige benutting		Meervoudige benutting		
<i>Aca nig</i>	1 GG n=894	171	----->>>-----	234	2 GG n=372
	1 XX n=230	166	----->>>-----	184	2 XX n=146
<i>Aca tor</i>	1 GG n=76	285	----->>>-----	467	2 GG n=75
	1 XX n=15	247	----->>>-----	434	2 XX n=16
<i>Aca wel</i>	1 GG n=61	279	----->>>-----	343	2 GG n=67
	1 XX n=12	180	----->>>-----	189	2 XX n=4
<i>Com imb</i>	1 GG n=61	241	----->>>-----	524	2 GG n=63
	1 XX n=11	167	----->>>-----	265	2 XX n=13
<i>Dic cin</i>	1 GG n=104	121	----->>>-----	187	2 GG n=16
<i>Ter pru</i>	1 GG n=51	232	-----<<<-----	186	2 GG n=14
	1 XX n=15	124	----->>>-----	159	2 XX n=15
<i>Aca nil</i>	1 GG n=29	240	----->>>-----	272	2 GG n=0123

(Tabel 18) te bepaal.

A - METODIEK:

- i) 'n Onderzoek na homogeniteit van spreiding van benuttingstye van a) eenmalige, b) meervoudige, c) windop- en d) windafbenuttings (residu-stip) is op die getransformeerde waardes (volgens rangnommers van benuttingstye) uitgevoer vir die onderskeie plantspesies in Tabel 18.
- ii) 'n Tweefaktor-analise van variansie (ANOVA) ten opsigte van tydsduur van benutting is uitgevoer op die getransformeerde benuttingstye.
- iii) 'n Kleinstekwadraat-gemiddeldes-vergelyking ("Least Square Means") is gedoen ten opsigte van die getransformeerde benuttingstye van eenmalige teenoor meervoudige benuttings en van windop- teenoor windafbenuttings, vir die onderskeie plantspesies.
- iv) Die berekenings is met behulp van die SAS - rekenaar-pakket gedoen (SAS Proc GLM).

B - RESULTATE VAN STATISTIESE ANALISES:

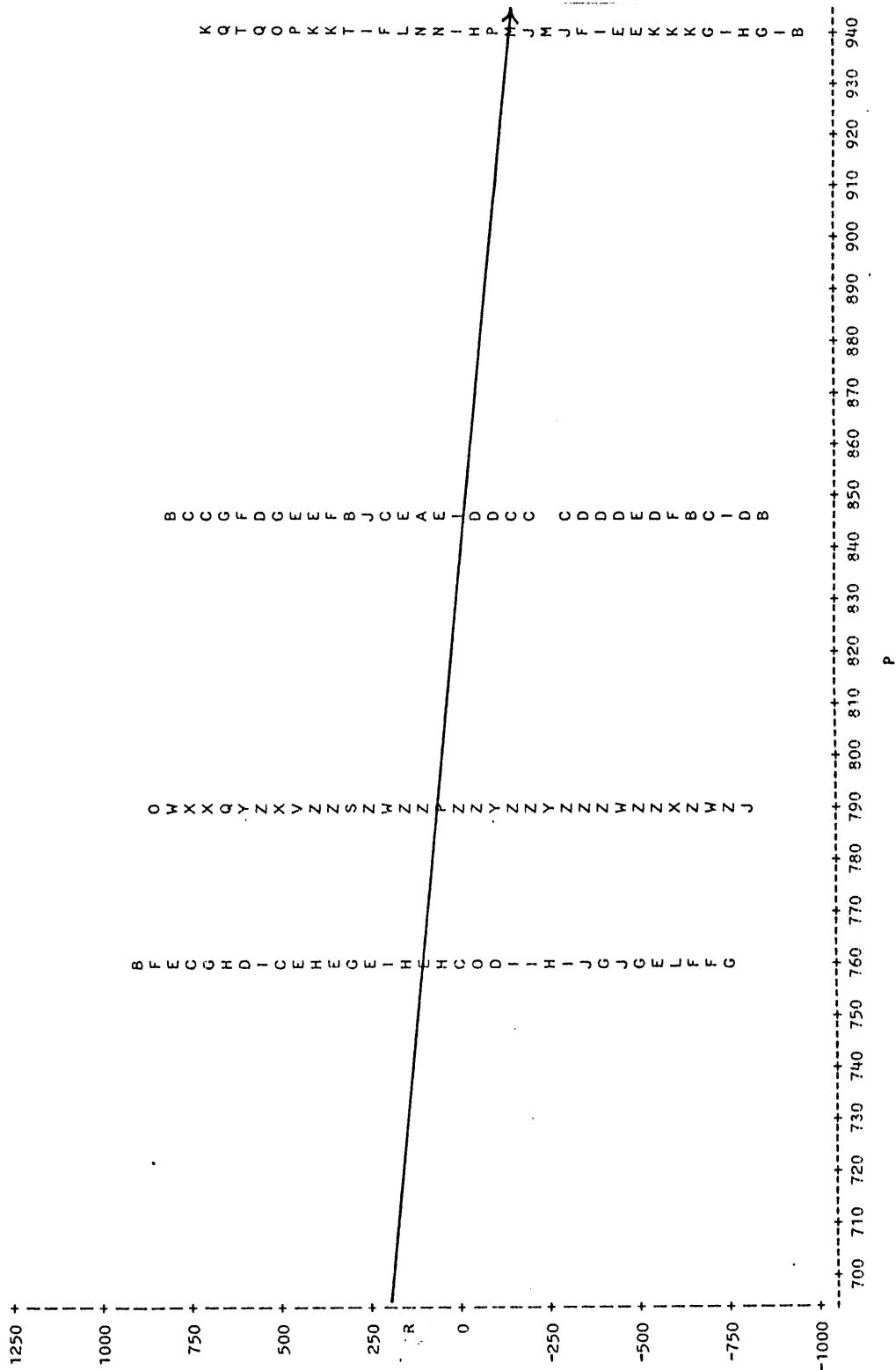
- i) Die residu-stip van die verskillende tipes benuttingstye vir *Acacia nigrescens* ('n voorbeeld) word weergegee in Figuur 58.
- ii) Die bepaaldheidskoeffisiënt (R^2) en die oorskrydingswaarskynlikheid (p) van die verskille tussen die tipes benuttingstye soos vir die onderskeie plantspesies:

Spesie	Oorskrydingswaarskynlikheid (p)			R^2
	Eenmalig/ meervoudig	Windop/ windaf	a/b	
<i>Aca nig</i>	0,0001**	0,0335*	0,2539	0,018957
<i>Aca tor</i>	0,2132	0,7840	0,5529	0,028328
<i>Aca wel</i>	0,2830	0,2007	0,6493	0,063801
<i>Com imb</i>	0,0234*	0,2214	0,4148	0,105910
<i>Ter pru</i>	0,2469	0,0121*	0,8902	0,071590
<i>Aca nil</i>	0,1372	0,8598	0,2176	0,045392

* $p < 0,05$ = statisties betekenisvol

** $p < 0,01$ = statisties hoogs betekenisvol

(Omdat daar geen meervoudige, windafbenuttings vir *Dic cin* was nie, is dié spesie nie by die analyses ingesluit nie.



P = Gemiddelde beraamde rangnommers.
 R = Verskil (residu) tussen individuele gerangde benuttings-
 tyd en die wiskundig beraamde waarde daarvan.
 A = 1 observasie, B = 2, ens.

FIGUUR 58: Grafiese voorstelling van die verskillende tipes ka-
 meelperdbenuttingstye (1 GG, 2 GG, 1 XX & 2 XX) vir
Acacia nigrescens-bome.

iii) Kleinstekwadraat-gemiddeldes (LSM) van die getransformeerde benuttingstye:

Spesie	Kleinstekwadraat-gemiddeldes			
	Enmalig	Meervoudig	Windop	Windaf
<i>Aca nig</i>	774,839	892,439	864,229	803,050
<i>Aca tor</i>	84,147	97,051	92,017	89,181
<i>Aca wel</i>	62,349	76,138	77,466	61,021
<i>Com imb</i>	59,924	80,908	76,041	64,792
<i>Dic cin</i>	70,347	-----	72,731	-----
<i>Ter pru</i>	42,880	50,332	54,796	38,417
<i>Aca nil</i>	29,605	38,639	33,590	34,655

C - INTERPRETASIE VAN RESULTATE:

- i) Die residu-stip toon meestal 'n nagenoeg homogene spreiding van die tipes benuttingstye en gevolglik is die analise op die ranggetransformeerde data wel geldig.
- ii)
 - a) By geen plantspesie was daar betekenisvolle interaksie tussen plasing van die boom ten opsigte van windrigting en frekwensie van kameelperdbenutting nie. Dit impliseer dat elke faktor (benuttingstipe) onafhanklik van die ander geïnterpreteer kan word.
 - b) Benuttingsfrekwensie: Die enigste betekenisvolle verskille in benuttingstye (tussen eenmalige en meervoudige benuttings) is gevind by *Aca nig* (hoogs betekenisvol) en by *Com imb*.
 - c) Plasing van die bome ten opsigte van windrigting: Die enigste betekenisvolle verskille in benuttingsstye (tussen windop- en windafbenuttings) is gevind by *Aca nig* en *Ter pru*.
- iii) Uit die kleinstekwadraat-gemiddeldes blyk dat:
 - a) die gemiddeld van die meervoudige benuttingstydure deurgaans (vir al die plantspesies) groter is as die gemiddeld van die eenmalige benuttingstydure (hoewel die verskille slegs by *Aca nig* en *Com imb* betekenisvol is).

- b) die gemiddeld van die windopbenuttingstydure deurgaans (vir al die plantspesies) groter as die gemiddeld van die windafbenuttingstydure is (hoewel die verskille slegs by *Aca nig* en *Ter pru* betekenisvol is).

Volgens Tabel 18 en bogenoemde analise, was die gemiddelde kameelperdbenuttingstye wel korter vir windaf (1 XX en 2 XX)-benuttings as vir windop (1 GG en 2 GG)-benuttings. Dit ondersteun die hipotese dat bome wat windaf benut word hoër tannieninhoud kan hê, wat moontlik veroorsaak is deur stimulering van tannienbiosintese-aktiwiteit deur etileen wat deur wind vanaf die vorige benutte bome oorgedra is. Die windaf bome kon dus by aanvang van benutting reeds minder smaaklik gewees het. Genoemde resultate (Tabel 18) is 'n moontlike bewys van stimulasie van tannienbiosintese-aktiwiteit deur wind-oorgedraagde etileen wat waarskynlik afkomstig is van die vorige benutte bome in die benuttingswaarnemingsreeks (Figuur 13, p. 44).

Meervoudige (2 GG en 2 XX) benuttings het, in teenstelling met dit wat verwag is, langer kameelperdbenuttingstye gehad as eenmalige (1 GG en 1 XX) benuttings. Dit is onwaarskynlik dat hierdie bevinding die gevolg kon wees van tannienbiosintese-aktiwiteit. Die verklaring hiervoor is waarskynlik geleë in die sosiale gedrag van kameelperde eerder as by die voedsel. Dit lyk of daar sosiale gedragsinteraksies tussen verskillende kameelperdindividue bestaan wat in nabye kontak met mekaar verkeer. Indien dit wel die geval is, kan dit moontlik veroorsaak dat die onderskeie individue meer tyd op 'n gegewe plek of punt van gesamentlike teenwoordigheid sal bestee en moontlik vandaar die langer benuttingstye op dieselfde boom. Die teenwoordigheid van kameelperde van verskillende geslag by 'n gegewe boom kan ook 'n oorsaak wees dat die diere vir 'n langer tydperk by die betrokke boom sal

vertoef. As hierdie spekulاسie waar is, sal dit beteken dat die sosiale gedrag van kameelperde 'n groter rol speel as hul afkeer van 'n onsmaklike dieet. Hierdie studie het egter nie voorsiening gemaak vir sosiale gedragsaktiwiteite nie. Grafiese voorstellings van meervoudige (2 GG en 2 XX) kameelperdbenuttings (Figuur 59 tot 64) ondersteun bogenoemde spekulاسie. Een verklaring wat wel gevind is vir die hoër verdraagsaamheid teenoor onsmaklikheid tydens gesamentlike of direk opeenvolgende benutting van dieselfde boom deur kameelperde, is dat die betrokke kameelperde dieselfde boom op verskillende hoogtevlakke en verskillende posisies benut. Etileenverspreiding deur die boom blyk nie 'n vinnige proses te wees nie. Waar twee diere gelyktydig, maar op verskillende vlakke, binne dieselfde boom sou vreet, sal hulle gevolglik nie mekaar se versteuringsinvloede op die boom ervaar nie. Die twee versteuringsinvloede sal parallel aan mekaar plaasvind en nie mekaar se responsreaksies ten opsigte van tannienbiosintese-aktiwiteit verhoog nie.

Meervoudige kameelperdbenuttings op dieselfde boom is in 5 kategorieë verdeel: *(Let wel, in geeneen van die onderstaande gevalle is 'n benutting beëindig deurdat die mees voedsame materiaal van die plant, binne bereik van die kameelperd, alles opgevreet is nie.)*

A - Dieselfde tydsinterval, gelyktydig of kort na mekaar begin vreet; nie korter benuttingstydskuur nie: Van die totale aantal individuele, meervoudige kameelperdbenuttings (op 92 bome van verskillende spesies) het 227 (25 %) van die benuttings in dié kategorie geval (Figuur 66). Die onderskeie kameelperdbenuttings *op dieselfde individuele boom* het meestal *gelyktydig of min of*

LEGENDE TOT:

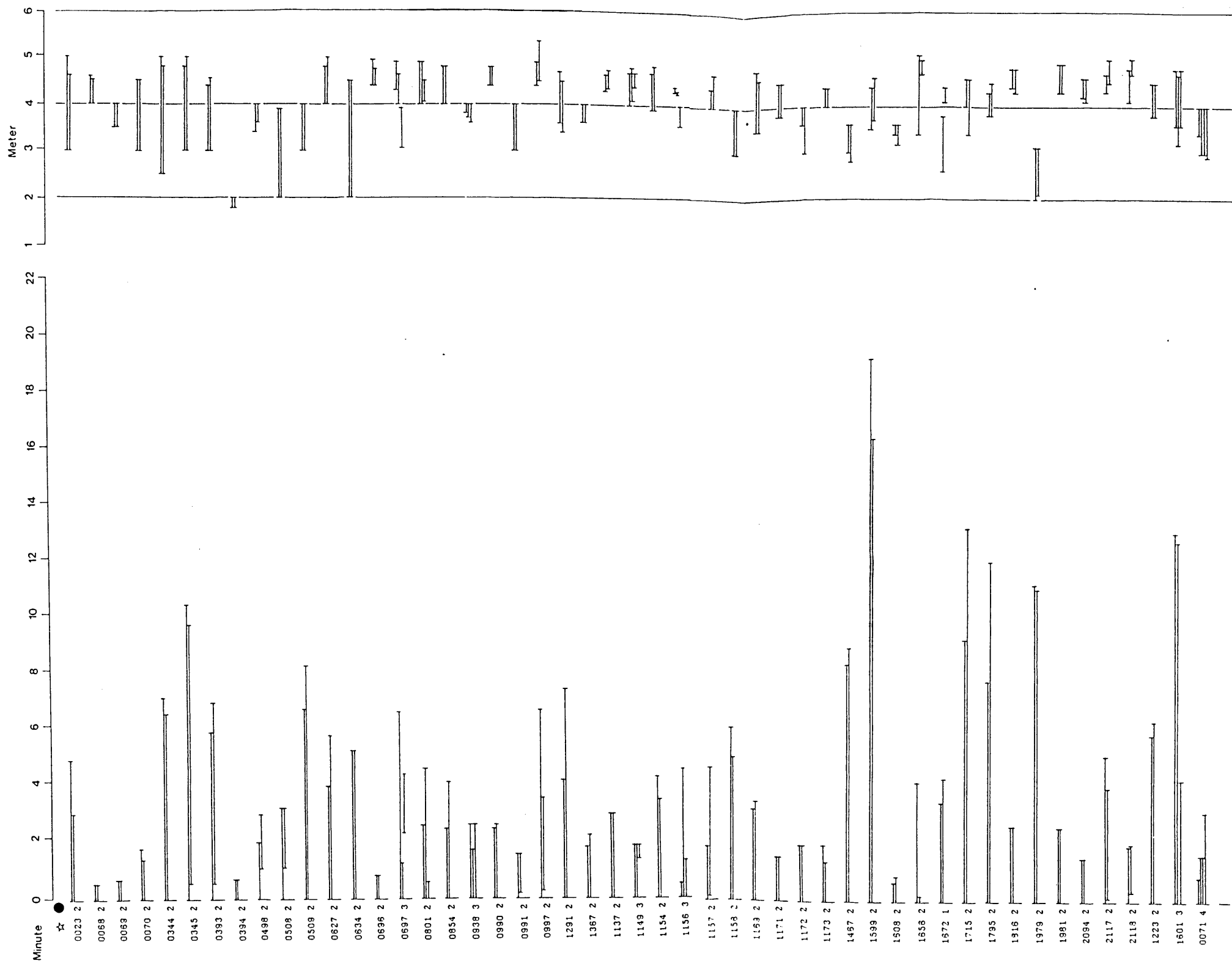
FIGUUR 59 tot 64: Benuttingstydure van meervoudige kameelperd-
benuttings.

LEGENDE

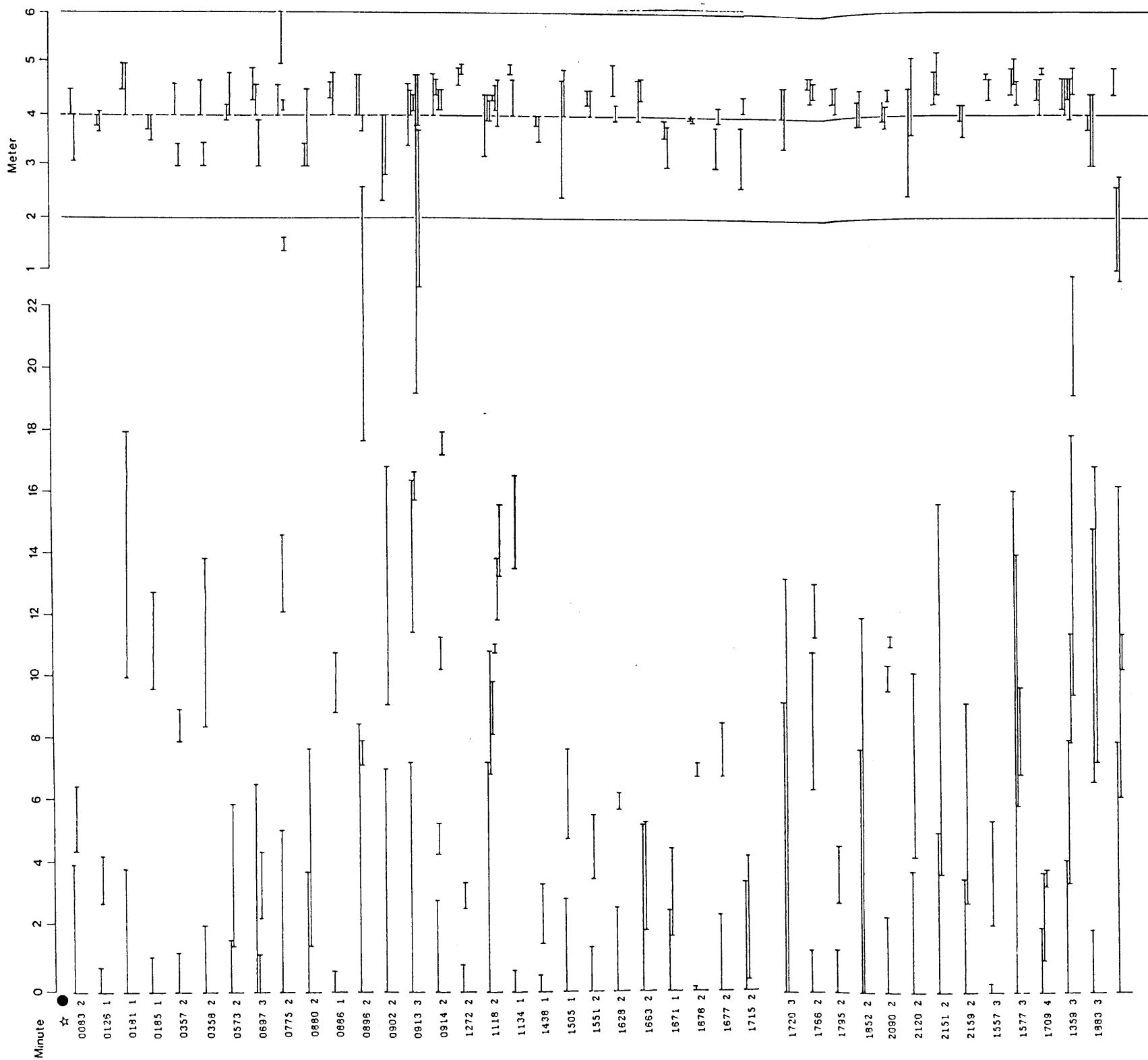
- ▲ Spesie
- ☆ Boomnommer
- Aantal kameelperde wat betrokke boom benut het
- ⊛ Verklaringskategorie

Benuttingstydure - Tydsduur van elke individuele benutting in volgorde vanaf aanvang van die eerste benutting aan die betrokke boom.

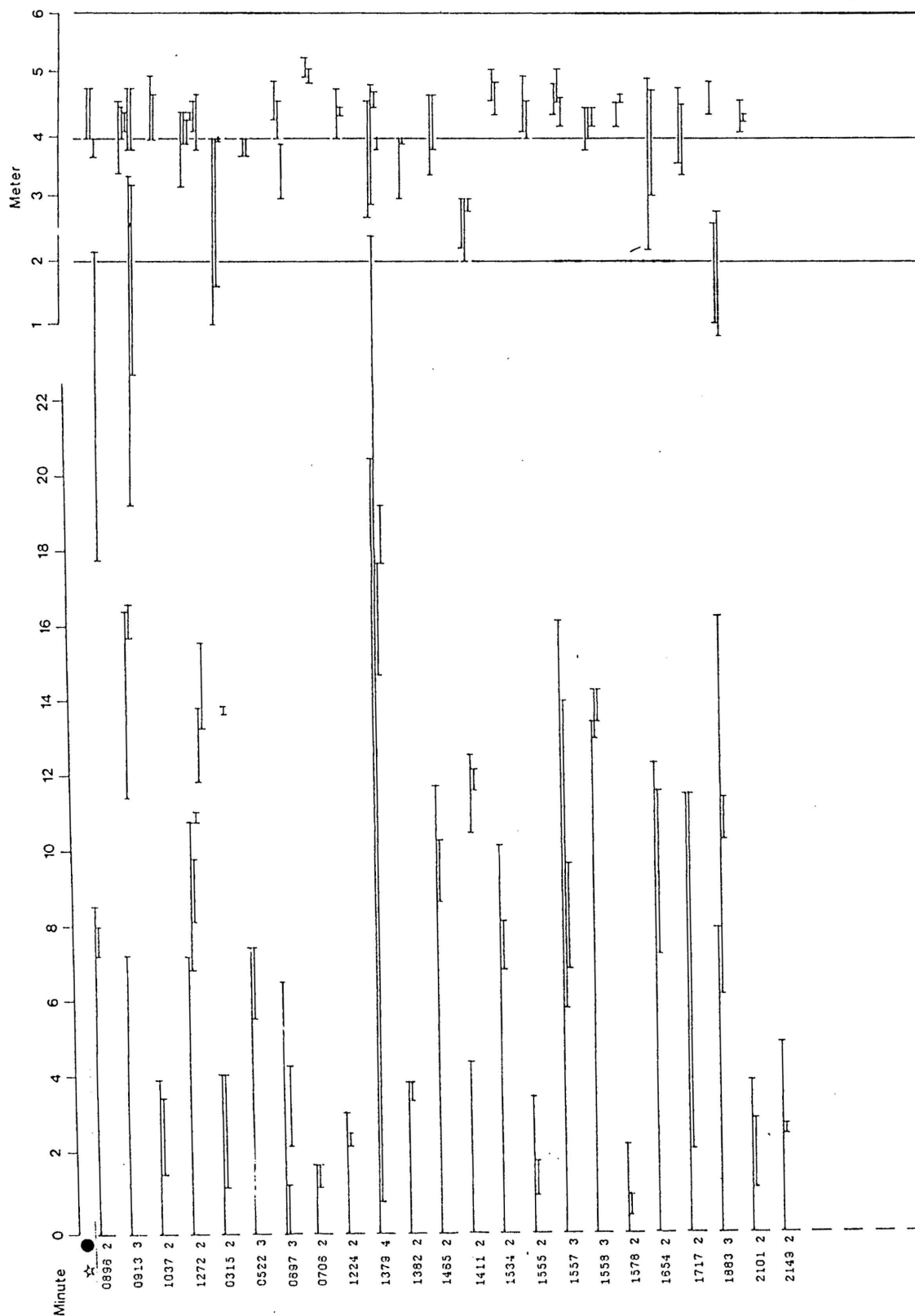
Benuttingshoogte - Hoogte waarop die betrokke benutting plaasgevind het.



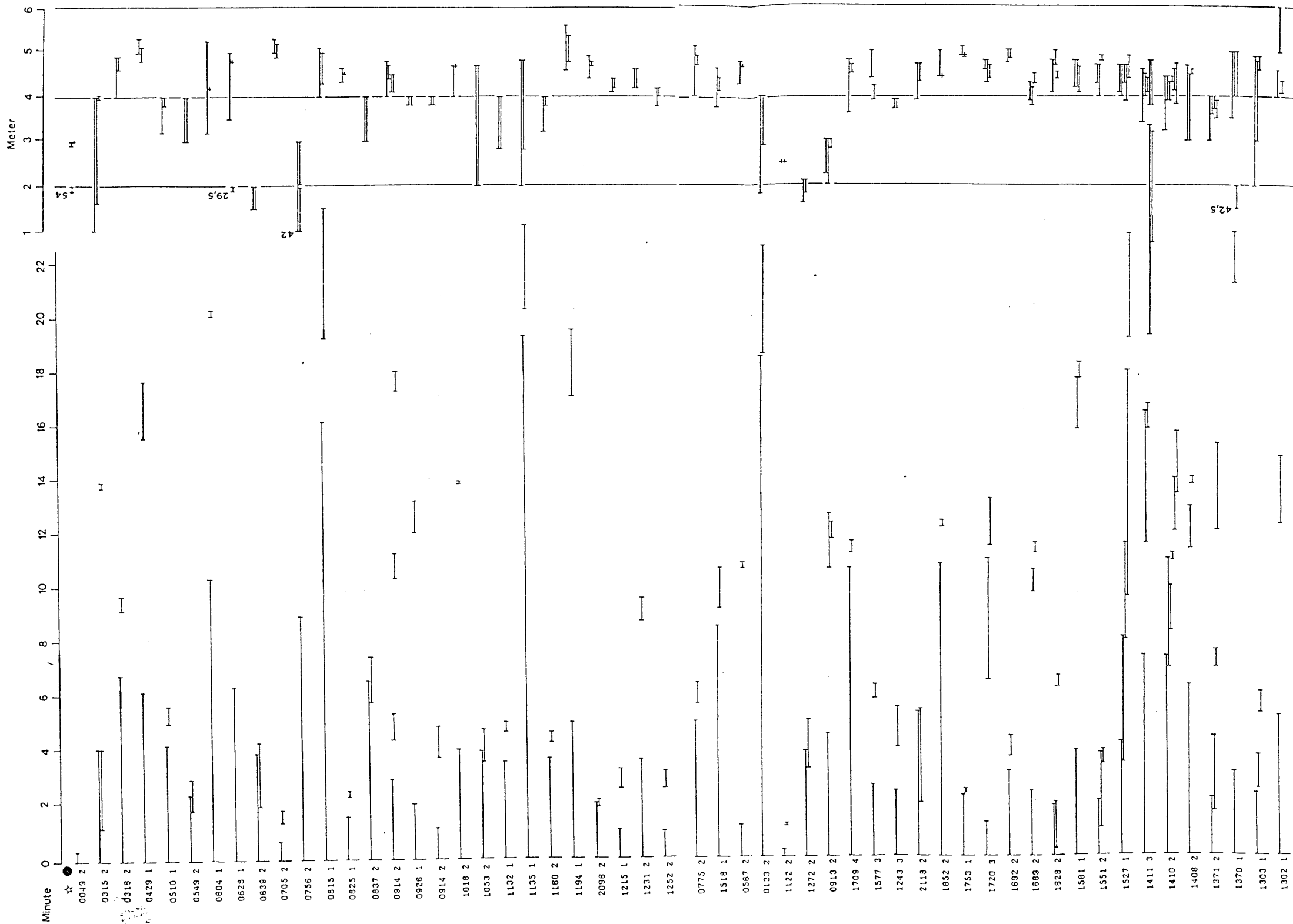
FIGUUR 59: Benuttingstydure van meervoudige kameelperdbenuttings op *Acacia nigrescens*-bome, asook die betrokke hoogtevlakke waarop elke boom benut is. **Kategorie A** - Dieselfde tydsinterval, gelyktydig of kort na mekaar begin vreet; nie 'n verkorting van opeenvolgende benuttingstydure nie.



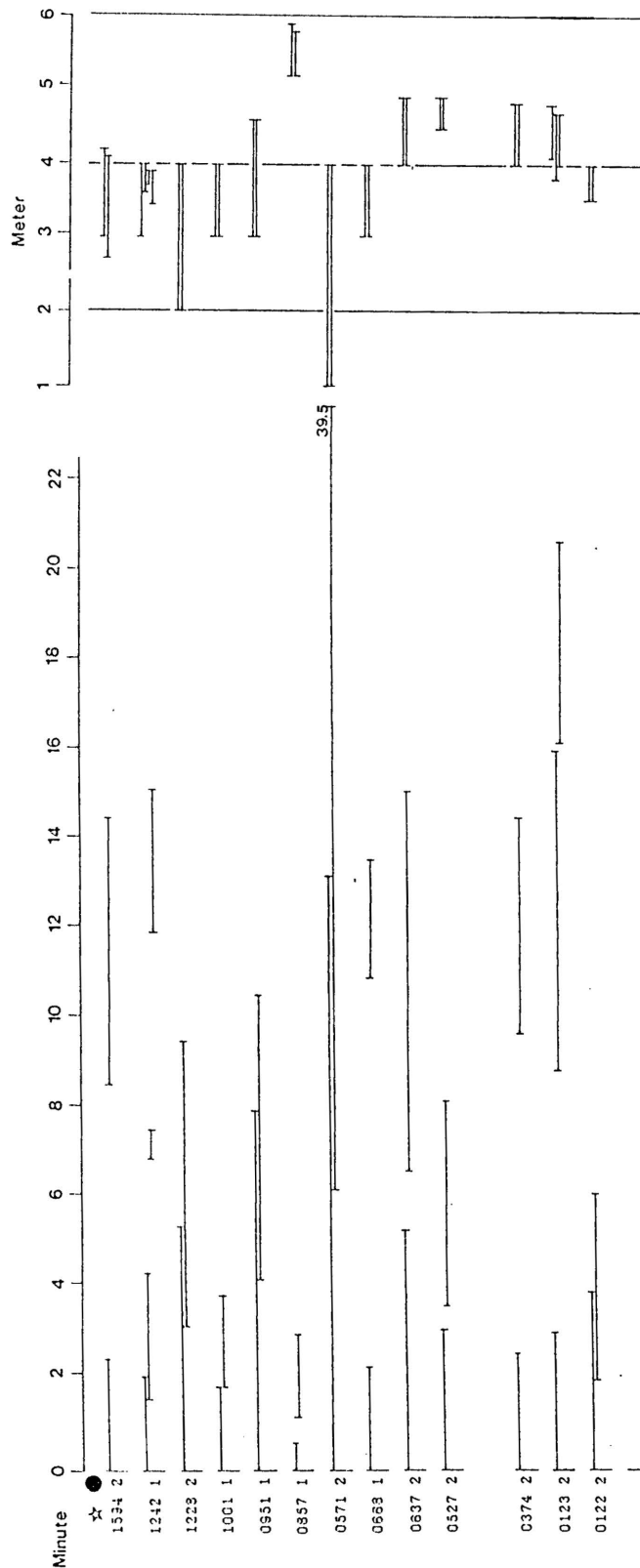
FIGUUR 60: Benuttingstydure van meervoudige kameelperdbenuttings op *Acacia nigrescens*-bome, asook die betrokke hoogtevlakke waarop elke boom benut is. **Kategorie B** - Verskillende tydsintervalle, op verskillende hoogtevlakke gevreet; nie 'n verkorting van opeenvolgende benuttingstydure nie.



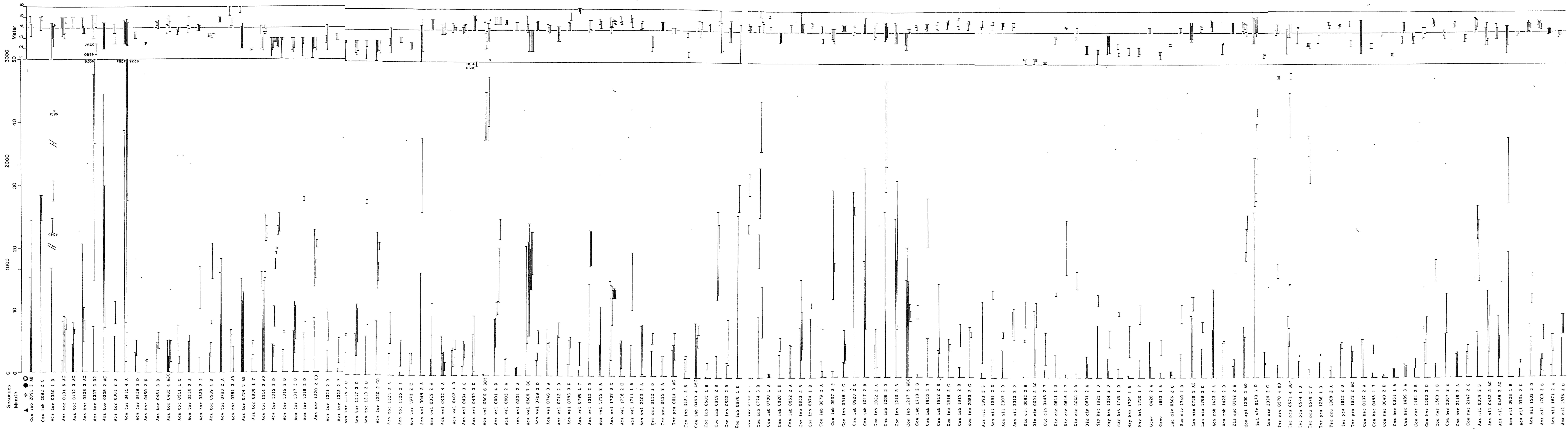
FIGUUR 61: Benuttingstydure van meervoudige kameelperdbenuttings op *Acacia nigrescens*-bome, asook die betrokke hoogtevlakke waarop elke boom benut is. **Kategorie C** - Dieselfde tydsinterval, nie gelyktydig begin vreet nie; verkorting van opeenvolgende benuttingstydure.



FIGUUR 62: Benuttingstydure van meervoudige kameelperdbenuttings op *Acacia nigrescens*-bome, asook die betrokke hoogtevlakke waarop elke boom benut is. **Kategorie D** - Verskillende tydsintervalle gevreet; periodieke verkorting van opeenvolgende benuttingstydure.



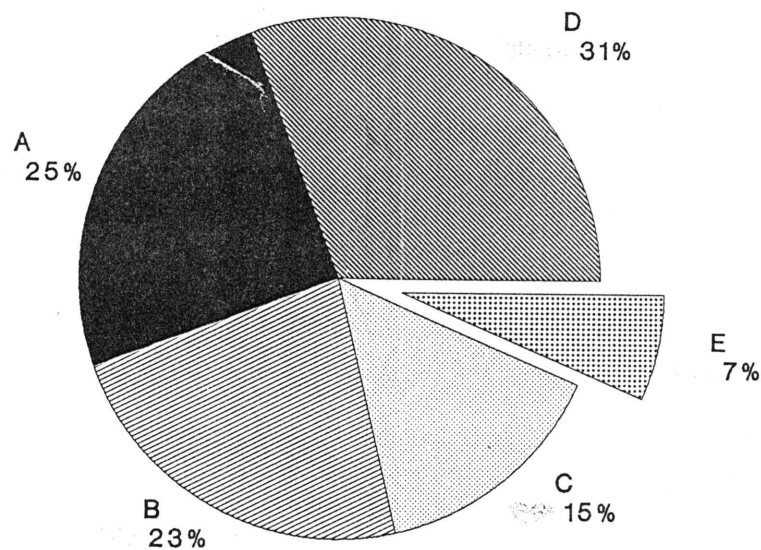
FIGUUR 63: Benuttingstydure van meervoudige kameelperdbenuttings op *Acacia nigrescens*-bome, asook die betrokke hoogtevlakke waarop elke boom benut is. **Kategorie E** - Onverklaarde uitsonderings; nie 'n verkorting van opeenvolgende benuttingstydure nie.



FIGUUR 64: Benuttingstydskure van meervoudige kameelperdbenuttings- tings op verskeie boomspesies (uitgesonder *Acacia nigrescens*), asook die betrokke hoogtevlakke waarop elke boom benut is. Kategorie A, B, C, D, en E soos in Figure 59 tot 63 aangedui.

erdbenutt-
er *Acacia*
ke waarop
in E soos

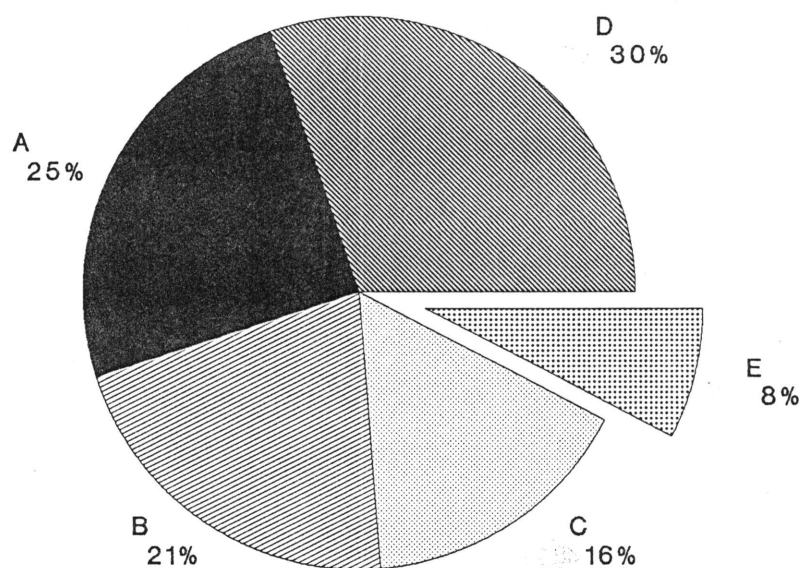
n = 426



Benuttings

FIGUUR 65: Frekwensieverspreiding vir die meervoudige kameelperd-benuttingstydure op *Acacia nigrescens*-bome in Figuur 59 tot 63 ter sprake, ten opsigte van die onderskeie kategorieë: A - Dieselfde tydsinterval, gelyktydig begin vreet; nie verkorting van opeenvolgende benuttingstydure nie, B - Verskillende tydsintervalle, vreet op verskillende hoogtevlakke; nie verkorting van opeenvolgende benuttingstydure nie, C - Dieselfde tydsinterval, nie gelyktydig begin vreet nie; verkorting van opeenvolgende benuttingstydure, D - Verskillende tydsintervalle gevreet; periodieke verkorting van opeenvolgende benuttingstydure, E - Onverklaarde uitsonderings; langer opeenvolgende benuttingstydure.

n = 919



Benuttings

FIGUUR 66: Frekwensieverspreiding vir die meervoudige kameelperdbenuttings op alle boomspesies deur kameelperde benut, uitgesonder *Acacia nigrescens* in Figuur 64 ter sprake, ten opsigte van die onderskeie kategorieë (A,B,C,D & E) in Figuur 59 tot 63 uiteengesit.

meer op dieselfde tydstip begin. Die onderskeie kameelperde het dus *binne dieselfde tydsinterval aan dieselfde boom gevreet* (Figuur 59). Aangesien die benuttings gelyktydig geskied en nie lank na mekaar nie, het 'n stimulasie tot tannienbiosintese-aktiwiteit van die boomblare deur 'n eerste benuttingsverstoring nie 'n invloed op die benuttingstydspan van 'n tweede (opeenvolgende) benutting nie. Die verskille in tydspan van benutting tussen sommige van die gelyktydige benuttings (Figuur 59) kan daaraan toegeskryf word dat die benuttings op verskillende hoogtevlakke binne dieselfde boom geskied het. 'n Tweede moontlikheid is dat verskillende kameelperde verskillende grade van

verdraagsaamheid openbaar ten opsigte van verskillende tannien-konsentrasies. Verwys na bespreking aangaande speekselproduksie Hoofstuk 1.7, par. 11.

B - Verskillende tydsintervalle, op verskillende hoogtevlakke gevreet; nie korter benuttingstydsduur nie: Volgens Figuur 66 het 196 (21 %) van die meervoudige kameelperdbenuttings op 74 bome hieronder geressorteer. ***Onderskeie benuttings*** deur dieselfde of verskillende kameelperde op ***dieselfde boom*** het mekaar meestal ***agtereenvolgens met verskillende tydsintervalle opgevolg***. Omdat die benuttings die een na die ander in verskillende tydsintervalle plaasgevind het (Figuur 60), **is verwag dat** die eerste benuttings aan die boom tannienbiosintese-aktiwiteit sodanig stimuleer dat die gevolglike verhoging van tannienkonsentrasies die tydsduur van benutting van die volgende benuttings moet verminder. Sodanige tendens van vermindering of verkorting van kameelperdbenuttingstyd is nie vir kategorie B-benuttings gevind nie. Die rede hiervoor is waarskynlik dat die meeste benuttings op verskillende hoogtevlakke binne dieselfde boom plaasgevind het. Ruimtelike voortsetting van die **responsreaksie** (Hoofstuk 5.2.4) van geaktiveerde tannienbiosintese-aktiwiteit deur die volume van 'n boom, as gevolg van versteuring van die benutte blare, is afhanklik van diffusie van etileen (Hoofstuk 1.7, par. 9) vanaf die versteuringspunt deur die boom. Diffusie vind plaas met verloop van tyd, en daarom beïnvloed die onderskeie benuttings op verskillende hoogtevlakke in die boom mekaar nie dadelik, of binne die betrokke tydsverlope in Figuur 60, volgens die verwagte tendens nie. Met 'n langer tydsverloop behoort die verwagte invloede wel plaas te vind.

C - Dieselfde tydsinterval, nie gelyktydig begin vreet nie; korter benuttingstydsdure: Hieronder word 148 (16 %) van die meervoudige kameelperdbenuttings op 51 bome ingesluit (Figuur 66). Die meeste van die *opeenvolgende benuttings het korter tydsdure gehad* as die eerste benutting en/of voorafgaande benuttings op dieselfde boom (Figuur 61). Aangesien die meeste van die *benuttings op dieselfde hoogtevlakke* binne die boom was, het die benuttings dus wel die verwagte tendens van opeenvolgende verkorting in benuttingstydsduur weens geaktiveerde verhoogde tannienkonsentrasie weerspieël. Dit kom voor dat, hoe langer die tydsverloop sedert die eerste benuttingsversteuring aan die boom, hoe minder verdraagsaam die kameelperd ten opsigte van die verhoogde tannieninhoud met 'n opeenvolgende benutting. Baie van die opeenvolgende benuttings is op dieselfde tydstip beëindig. 'n Moontlike verklaring hiervoor is die moontlikheid van sosiale gedragsaangetrokkenheid tussen individuele kameelperde. Dit kan meebring dat wanneer een dier ophou vreet en die boom verlaat, die tweede dier die eerste sal volg.

D - Verskillende tydsintervalle gevreet; periodieke verkorting van benuttingstydsdure: Dertig persent (278) van die meervoudige kameelperdbenuttings op 102 bome het *kortere kameelperdbenuttings-tye getoon met 'n toename in tydsverloop sedert die eerste benuttingsversteuring* op dieselfde boom (Figuur 62 en 66). Verkorting van benuttingstyd moes dus die gevolg wees van verhoogde tannienkonsentrasie oor tyd (die verwagte tendens). Tannienbiosintese-aktiwiteit word gestimuleer deur die opeenvolgende benuttingsversteurings beginnende by die eerste benutting. Tannieninhoud van die boomblare verhoog gevolglik met verloop van tyd. Die boomblare word met verloop van tyd minder aanvaarbaar vir kameel-

perde weens verhoogde onsmaklikheid (moontlik veroorsaak deur tannien) en daarom die verkorting in tydsduur van opeenvolgende benuttings. Meeste van die meervoudige kameelperdbenuttings het onder hierdie kategorie geressorteer (Figuur 65 en 66).

E - Onverklaarde uitsonderings; nie korter benuttingstydure

nie: Slegs 70 (8 %) van die meervoudige kameelperdbenuttings op 28 bome was uitsonderings waarvoor geen moontlike verklaring vir die opeenvolgende, langer benuttingstye gevind is nie (Figuur 65 en 66). Hierdie benuttings het glad nie aan die verwagte tendens voldoen nie.

ENKELVOUDIGE (eenmalige) EN MEERMALIGE BENUTTINGS WINDAF - 1 XX

& 2 XX:

Kameelperdbenuttingstye van bome (boom B) wat windaf ten opsigte van 'n vorige kameelperd-benutte boom (boom A), binne dieselfde waarnemingsreeks geleë was, is vergelyk met die benuttingstye op die vorige windop benutte boom (boom A). Die vergelykings is onderskeidelik gedoen vir benuttings waar:

- 1) boom A en B albei *Acacia nigrescens*-bome was (Figuur 67),
- 2) boom A en B albei dieselfde boomspesie was, uitgesonder *Acacia nigrescens*-bome (Figuur 68) en
- 3) boom A en B verskillende boomspesies was (Figuur 69).

Verdere onderskeid is gemaak volgens die afstand wat boom B vanaf boom A geleë was. Hiervolgens is die benuttings in vyf kategorieë verdeel, waar:

- a) boom B 0 tot 5 m vanaf boom A geleë was,
- b) boom B 6 tot 10 m vanaf boom A geleë was,
- c) boom B 11 tot 20 m vanaf boom A geleë was,
- d) boom B 21 tot 50 m vanaf boom A geleë was en
- e) boom B > 50 m vanaf boom A geleë was.

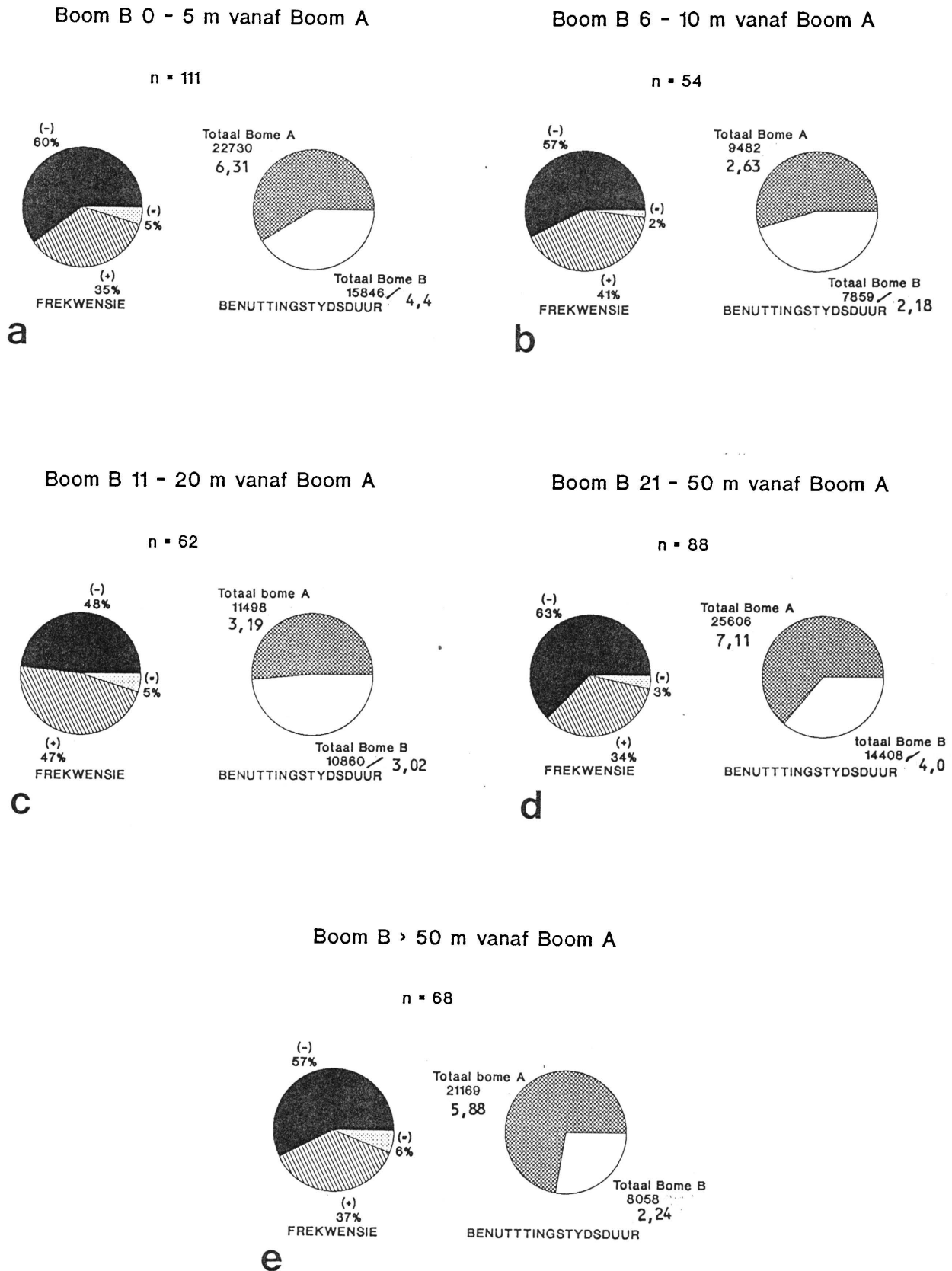
LEGENDE TOT:

FIGUUR 67 tot 72: Benuttingstydure van windaf (1 XX en 2 XX)-kameelperdbenuttings.

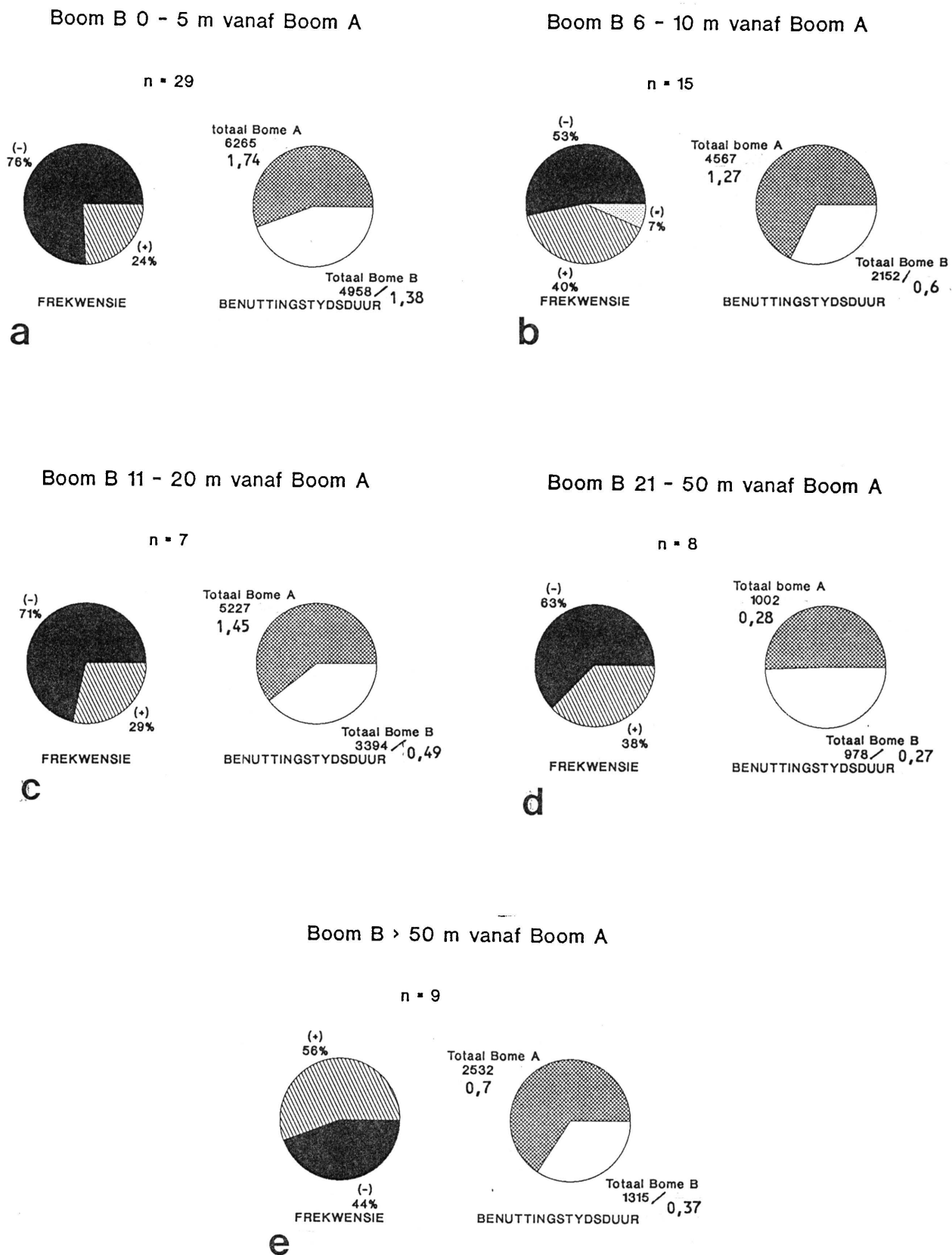
LEGENDE

- (+) - Boom B langer benut as boom A
- (-) - Boom B korter benut as boom A
- (=) - Boom B net so lank benut as boom A

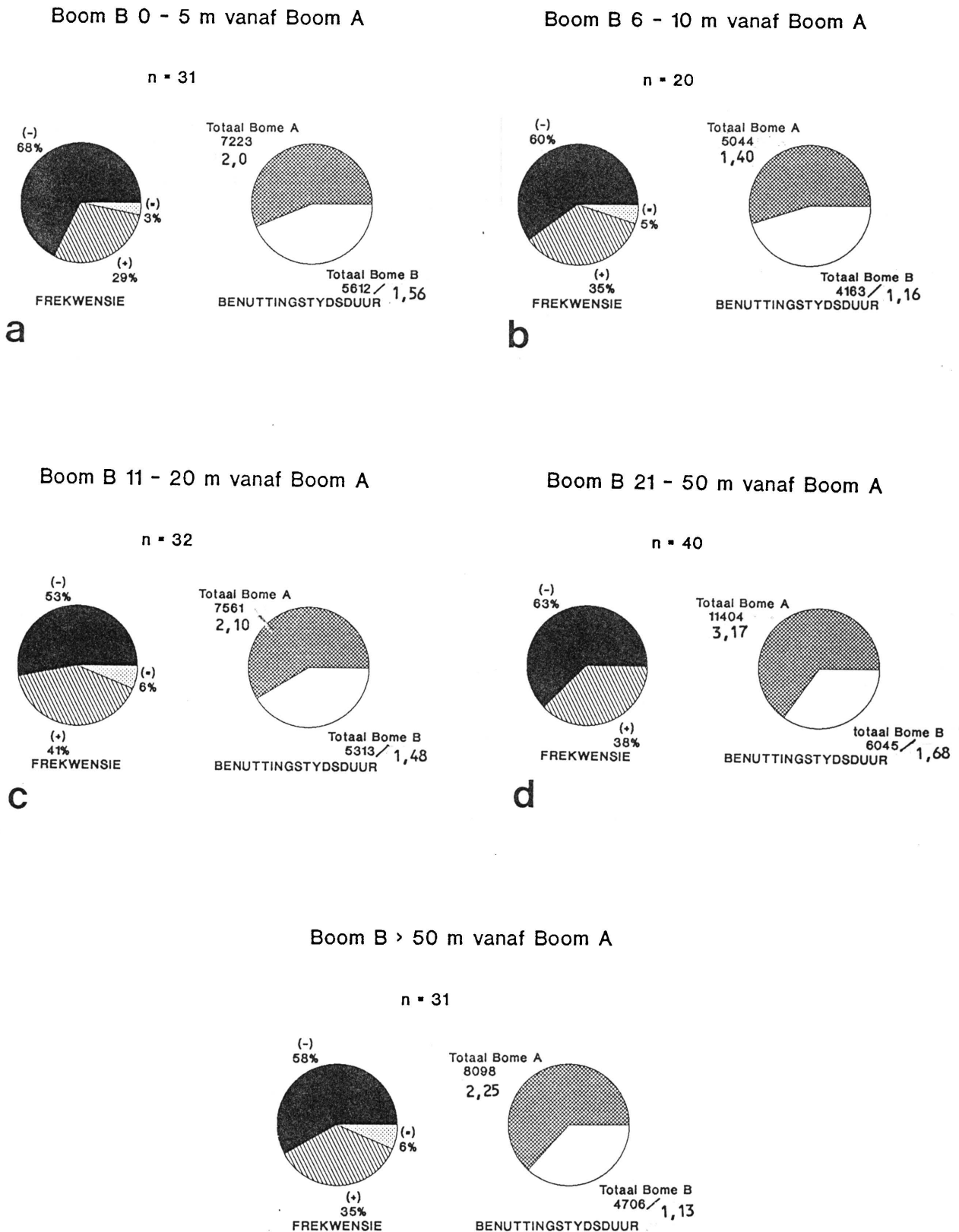
Totaal boom A en B - Die totale benuttingstyd van alle benuttings gesamentlik vir boome A en boome B, onderskeidelik in aantal sekondes (bv. 22730 & 15846; *Figuur 67a*) sowel as aantal uur (bv. 6,31 & 4,4; *Figuur 67b*).



FIGUUR 67: Vergelyking van kameelperdbenuttingstyd op *Acacia nigrescens*-bome waar boom B onderkant die wind ten opsigte van boom A geleë was, en die frekwensie van aantal benuttings met 'n langer, korter of gelyke benuttingstyd vir boom B as vir boom A.



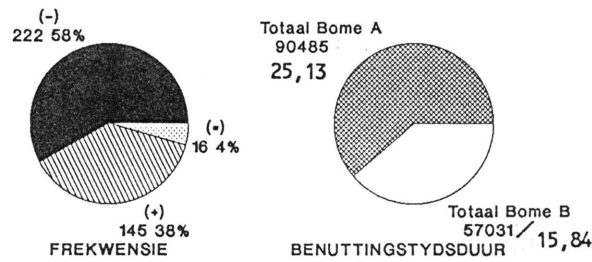
FIGUUR 68: Vergelyking van kameelperdbenuttingstyd waar boom A en B dieselfde spesie was, uitgesonder *Acacia nigrescens*, en waar boom B onderkant die wind ten opsigte van boom A geleë was, en die frekwensie van aantal benuttings met 'n langer, korter of gelyke benuttingstyd vir boom B as vir boom A.



FIGUUR 69: Vergelyking van kameelperdbenuttingstyd waar boom A en B verskillende spesies was, waar boom B onderkant die wind ten opsigte van boom A geleë was, en die frekwensie van aantal benuttings met 'n langer, korter of gelyke benuttingstyd vir boom B as vir boom A.

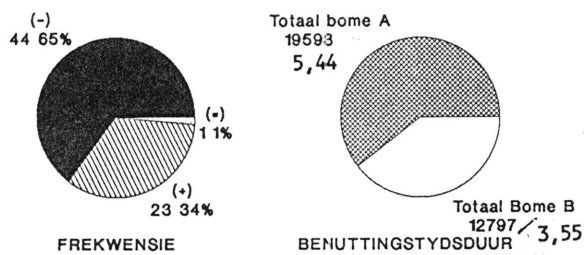
Acacia nigrescens-bome

n = 383



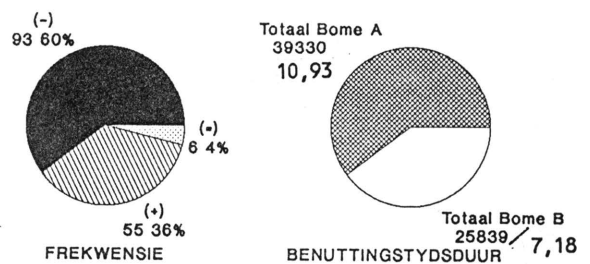
Bome van dieselfde spesie

n = 68

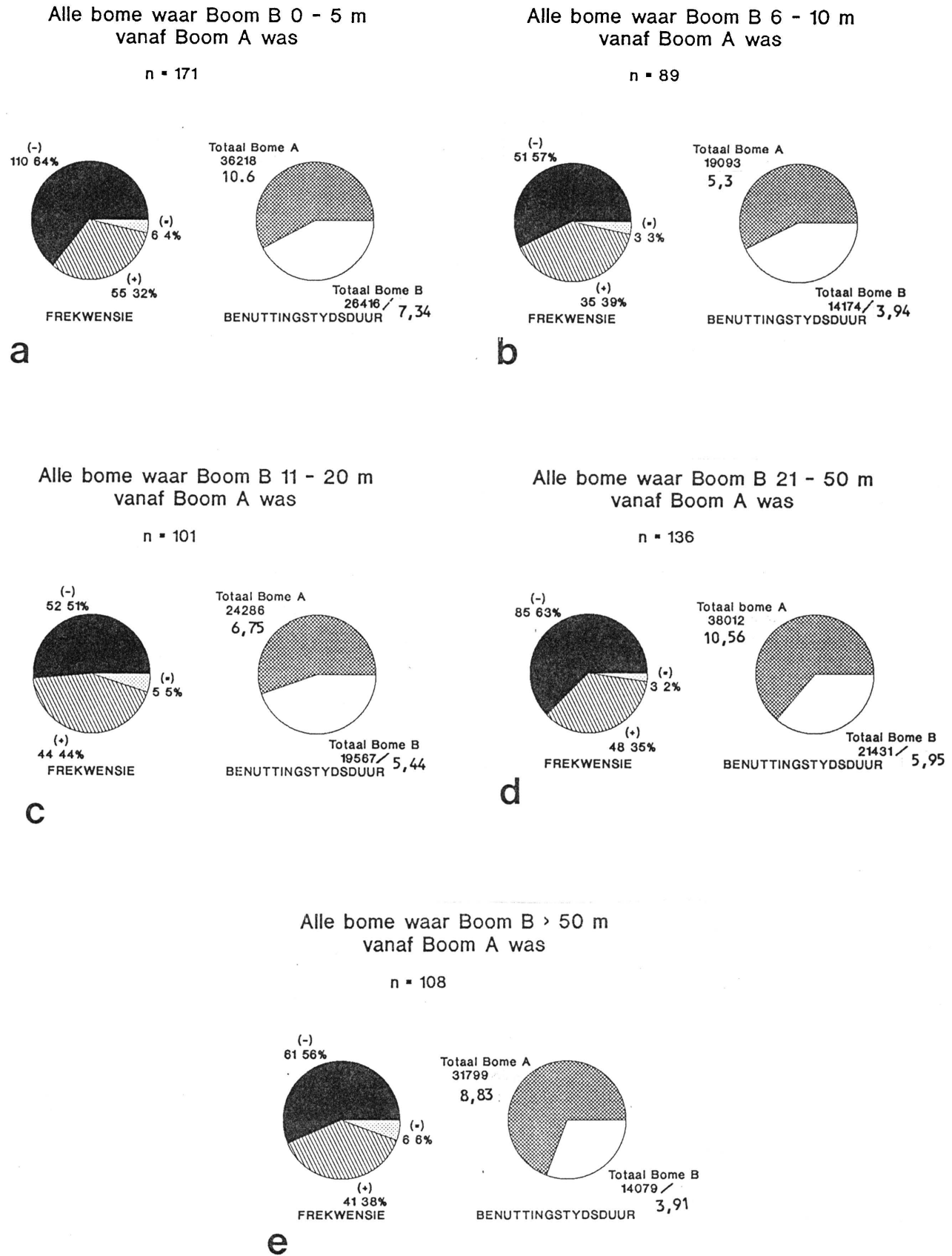


Boom A & B is verskillende spesies

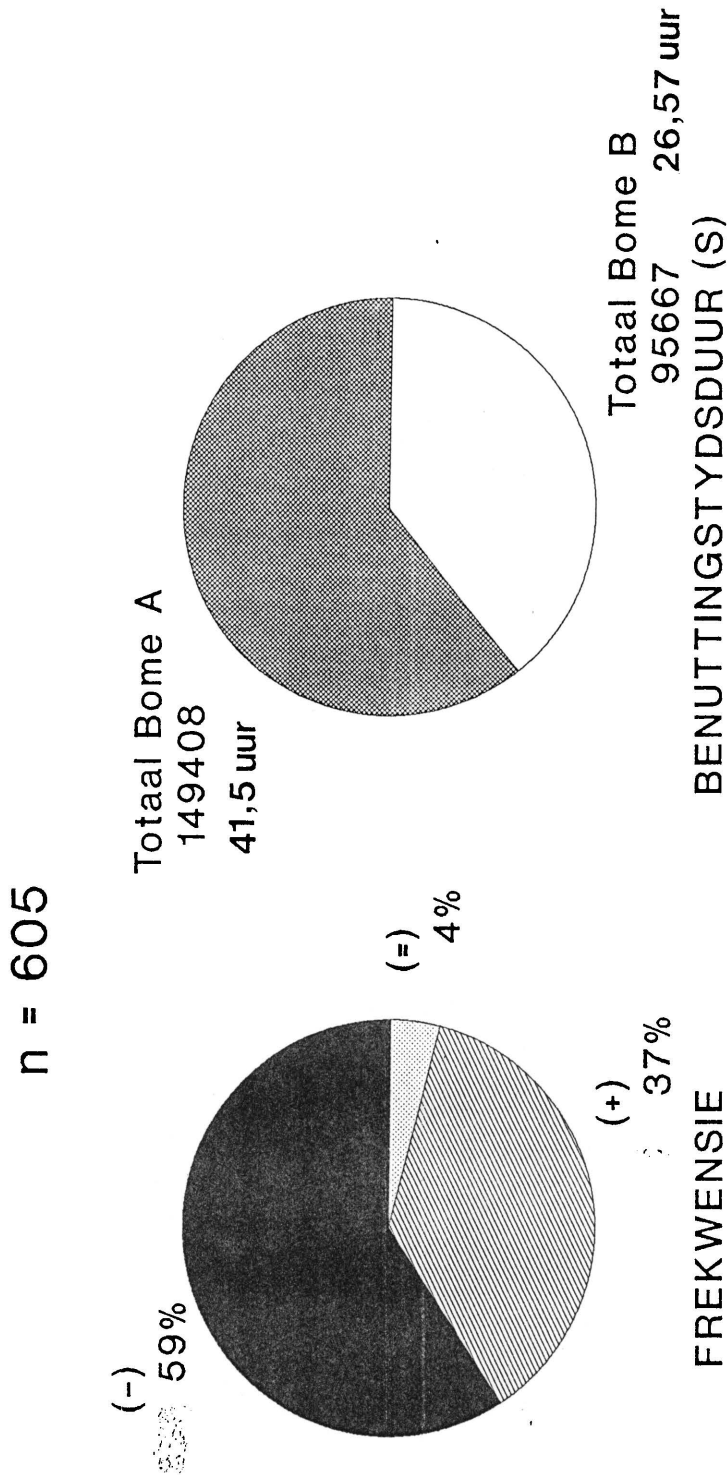
n = 154



FIGUUR 70: Vergelyking van die somtotaal van die kameelperdbe-nuttingstye vir *Acacia nigrescens*-bome (Figuur 67a-e), vir dieselfde boomspecies uitgesonder *Acacia nigrescens* (Figuur 68a-e), en vir verskillende boom-species (Figuur 69a-e).



FIGUUR 71: Vergelyking van die somtotaal van die kameelperdbenuttingstye vir die onderskeie afstandskategorieë a tot e verkry vanuit Figuur 67 tot 69, ongeag boomspesie.



FIGUUR 72: Vergelyking van die som van die 605 windaf-kameel-perdbenuttings in Figuur 67 tot 69, ongeag boomspeisie of afstand wat die bome van mekaar was.

'n Totaal van 605 sodanige windafbenuttings is tydens die studie waargeneem. Die totale tydsduur (aantal sekondes) van al die benuttings binne die betrokke kategorie (onderskeidelik vir boom A en boom B) is met mekaar vergelyk. So ook die frekwensie van die aantal benuttings binne elke kategorie wat:

- i) 'n langer (+),
- ii) 'n korter (-) of
- iii) 'n gelyke (=)

kameelperdbenuttingstyd vir boom B as boom A gehad het.

Vervolgens 'n statistiese ontleding om die betekenisvolheid van die verskil in tydsduur van benutting van boom (A) en boom (B) deur 'n kameelperd te toon:

A - STATISTIESE ANALISE:

i) Hipotese: Die hipotese stel dat kameelperde bome wat windaf van vorige benute bome (binne dieselfde benuttings-waarnemingsreeks) geleë is, vir 'n korter tydsduur benut as die vorige benutte boom wat nie onderkant die wind ten opsigte van enige ander benute boom was nie. Met ander woorde boom (B) word vir 'n korter tydperk benut as boom (A).

ii) Toetse:

Tekentoets - vir betekenisvolheid van die positiewe verskil in tydsduur van benutting tussen boom (A) en boom (B).

Lopietoets - vir ewekansigheid van die voorkoms van die verskille in tydsduur van benutting binne die benuttingspare (boom A en boom B)

iii) Betekenispeil: Deurgaans as 5 % geneem.

B - RESULTATE VAN STATISTIESE TOETSE:

Resultate word weergegee in Tabel 19.

TABEL 19: Statistiese analise om die betekenisvolheid aangaande die verskil in tydsduur van benutting deur 'n kameelperd te toon, tussen 'n boom wat opeenvolgend (tweede) in 'n spesifieke benuttingsreeks benut is, en die boom wat voorafgaande (eerste) benut is: waar die tweede boom windaf ten opsigte van die eerste boom geleë was.

Reglynige afstand tussen boom A & B (m)	i		ii		Gesamentlike waarde vir groep (i) en (ii)		Benuttings waar boom A & B van verskillende spesies was	
	Tekentoets	Lopietoets	Tekentoets	Lopietoets	Tekentoets	Lopietoets	Tekentoets	Lopietoets
0 tot 5	n = 93 t = 57 p = 0,0003*	n1 = 57 n2 = 26 r = 47 Ewekansig	n = 24 t = 17 Tabel ** p=0,0207	n1 = 17 n2 = 7 r = 11 Ewekansig	n = 135 t = 92 p < 0,0001*	n1 = 92 n2 = 43 r = 72 Ewekansig	n = 28 t = 18 Tabel ° p=0,0618	n1 = 18 n2 = 10 r = 14 Ewekansig
6 tot 10	n = 47 t = 30 p = 0,0287* Np = 0,0059	n1 = 30 n2 = 17 r = 27 Ewekansig	n = 12 t = 7 Tabel ° Np=0,0206	n1 = 7 n2 = 5 r = 7 Ewekansig	n = 78 t = 47 p = 0,0351* Np = 0,0087	n1 = 47 n2 = 31 r = 46 Ewekansig	n = 19 t = 10 Tabel ° Np=0,3897	n1 = 10 n2 = 9 r = 12 Ewekansig
11 tot 20	n = 54 t = 30 p = 0,2061° Np = 0,1562	n1 = 30 n2 = 24 r = 26 Ewekansig	n = 7 t = 5 Tabel ° Np=0,0179	n1 = 5 n2 = 2 r = 5 Nie-ewekansig	n = 87 t = 51 p = 0,1251° Np = 0,0228	n1 = 51 n2 = 36 r = 47 Ewekansig	n = 26 t = 16 Tabel ° Np=0,1075	n1 = 16 n2 = 10 r = 16 Ewekansig
21 tot 50	n = 65 t = 41 p = 0,0174* Np = 0,0087	n1 = 41 n2 = 24 r = 30 Ewekansig	n = 7 t = 4 Tabel ° Np=0,2420	n1 = 4 n2 = 3 r = 5 Ewekansig	n = 101 t = 66 p = 0,0170* Np = 0,0002	n1 = 66 n2 = 35 r = 50 Ewekansig	n = 29 t = 21 Tabel ** Np=0,0079	n1 = 21 n2 = 8 r = 13 Ewekansig
> as 50	n = 35 t = 24 p = 0,0139* Np = 0,0004	n1 = 24 n2 = 11 r = 20 Ewekansig	n = 7 t = 4 Tabel ° Np=0,2420	n1 = 4 n2 = 3 r = 5 Ewekansig	n = 62 t = 43 p = 0,0154* Np < 0,0001	n1 = 43 n2 = 19 r = 32 Ewekansig	n = 20 t = 15 Tabel ** Np=0,0036	n1 = 15 n2 = 5 r = 7 Ewekansig
Groep as geheel ongeag afstand tussen boom A & boom B	n = 284 t = 182 p < 0,0001*	n1 = 182 n2 = 102 r = 150 Ewekansig	n = 57 t = 37 p=0,0122*	n1 = 37 n2 = 20 r = 33 Ewekansig	n = 341 t = 219 p < 0,0001*	n1 = 219 n2 = 122 r = 183 Ewekansig	n = 122 t = 80 p=0,0003*	n1 = 80 n2 = 42 r = 62 Ewekansig

* : Betekenisvol (p-waarde < betekenispeil).
 ** : Betekenisvol
 ° : Nie-betekenisvol.
 n1 : Aantal benuttingspare waar Boom B korter benut is as Boom A.
 n2 : Aantal benuttingspare waar Boom B langer benut is as Boom A.
 n : Totale aantal benuttingspare (n1 + n2).
 t : Dies. as (n1).
 r : Aantal lopies.
 Np : Die normaalbenaderde p-waarde as (n) gelykgestel word aan die grootste n-waarde in die vertikale kolom (i, ii & iii).
 Tabel : Betekenisvolheid bepaal met behulp van eksakte Tekentoetstabel.

C - AFLEIDINGS UIT TABEL 19:

- i) Lopietoetsuitslae dui op ewekansigheid van positiewe en negatiewe verskille in waardes van benuttingspare (boom A en boom B). Dus mag die tekentoets met reg gebruik word en dié se uitslae sonder twyfel as korrek aanvaar word. 'n Belangrike tekortkoming van dié tekentoets is die variasie in (n)-waardes. Die verskille in (p)-waarde gevind met die onderskeie toetsgevalle kan dus toegeskryf word aan die variasie in (n)-waarde. Om te kompenseer hiervoor is 'n normaalbenadering gevolg waarvolgens alle (n)-waardes van toetsgevalle i, ii en iii (Tabel 19) gelykgestel is aan die grootste (n)-waarde vir elke geval onderskeidelik.
- ii) Tekentoetsuitslae (sonder die normaalbenadering) toon dat, vir geval i en ii (Tabel 19), waar boom A en B (0 tot 5 m) van mekaar geleë was, kameelperde boom B (wat windaf van boom A was) betekenisvol korter benut het as boom A. Die normaalbenadering toon bogenoemde afleiding betekenisvol vir geval i, ii en iii.

Met toenemende afstand tussen boom B en boom A het die kameelperde die windaf-boom (B) al minder betekenisvol, korter benut as die windop-boom (A); vir geval i tot en met 20 m; vir geval ii tot > 50 m (uitgesonder 11 - 20 m); en vir geval iii tot en met 10 m.

NB. *Bostaande afleidings van verkorte benuttingstydskuur kan nie as 'n bevestigde feit aanvaar word alvorens verdere studie met groter (n)-waardes vir alle afstande betrokke vir elke toetsgeval (i, ii & iii) gedoen is nie. Hierdie studie toon slegs 'n neiging tot verkorte benuttings-*

tydsduur deur kameelperde, maar bevestig dit dus nog nie.

Etileensintese tydens versteuring en/of beskadiging van blaarweefsel (Hoofstuk 1.5 en 1.7) kan die moontlike verskynsel van verkorte benuttingstydsduur van opeenvolgende windaf-kameelperdbenuttings verklaar.

⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ---ooOoo--- ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠

**4 . 2 . 3 K A M E E L P E R D B E W E G I N G T U S S E N
B E N U T T I N G S**

Elke keer wat 'n kameelperd van een benutte boom na 'n volgende benutte boom geloop het, is die betrokke rigting waarin die dier geloop het (dit wil sê reglynig vanaf boom A na boom B) aange-teken. Die rigting is herlei ten opsigte van die heersende windrigting (metodiek, Hoofstuk 4.1, par. 38).

Aantal keer wat kameelperde in die onderskeie looprigtings (**TT** windop, **FF** windaf, **DD** dwars met die wind, **TS** skuins windop, **FS** skuins windaf en **DS** skuin dwars met die wind) geloop het, is volgens maandelikse voorkoms in Tabel 20 weergegee. Die aantal bewegings in elke looprigting kan nie direk gebruik word om die mate van die tendens te bepaal nie aangesien die **graadwydte** van die verskillende looprigtings verskil. Die verhouding **aantal bewegings : graadwydte** is gebruik om die mate van die tendens te bepaal:

GRAADWYDTE		AANTAL BEWEGINGS	
(Beweging in 'n rigting waar etileenoordrag vanaf boom A nie boom B kon beïnvloed nie; alle GG (windop)-benuttings)			
TS	60°	358	} 1 726
DD	60°	326	
DS	120°	592	
FS	60°	254	
TT	30°	196	
} 330°			
(Beweging in 'n rigting waar etileenoordrag vanaf boom A 'n invloed op boom B kon gehad het; alle XX (windaf)-benuttings)			
FF	30°	246	

TABEL 20: Frekwensie van beweging van kameelperde in verskeie rigtings vanaf een benutte boom na 'n volgende benutte boom ten opsigte van die heersende windrigting, soos waargeneem oor 'n tydperk van een jaar. Bereken as die aantal keer wat kameelperde in die betrokke rigting geloop het.

Maand	Rigting geloop ten opsigte van windrigting								Totaal
	TT	TS	FF	FS	DD	DS	gg	oo	
Mrt	7	25	15	19	26	50	2	46	190
Apr	20	47	16	21	22	45	29	36	236
Mei	19	30	15	30	42	68	23	74	301
Jun	30	41	36	28	38	83	76	62	394
Jul	17	30	47	42	23	61	--	41	261
Aug	16	41	23	29	52	87	10	107	365
Sep	24	38	17	14	21	54	--	44	212
Okt	11	27	17	18	40	46	--	53	212
Nov	20	22	14	19	23	29	--	38	165
Des	--	--	--	11	--	3	--	3	7
Jan	19	44	35	30	38	56	4	73	299
Feb	13	13	11	3	1	10	17	20	88
Totaal	196	358	246	254	326	592	161	597	2 730
%	7,2	13,1	9,0	9,3	11,9	21,7	5,9	21,9	100

Legende:

	Spesifiseerde rigting as windrigting 180° is:
TT	Windop 165 - 195
TS	Skuins windop 135 - 165; 195 - 225
FF	Windaf 345 - 15
FS	Skuins windaf 315 - 345; 15 - 45
DD	Dwars met wind 75 - 105; 255 - 285
DS	Skuins dwars met wind 45 - 75; 105 - 135; 225 - 255; 285 - 315;
gg	Geen wind nie
oo	Kameelperd nie na 'n tweede boom geloop nie - einde van waarnemingsreeks

As die verhouding van graadwydte tussen windop of dwars met die wind (GG)-bewegings en windaf (XX)-bewegings:

$$330 (GG) : 30 (XX)$$

gelykgestel word aan

$$1 : 1$$

dan is die verhouding tussen aantal bewegings windop (GG) en windaf (XX),

$$1\ 726 (GG) : 246 (XX)$$

gelyk aan

$$1 : 1,58.$$

Dit wil sê kameelperde het nie geselekteer vir windop (GG)-beweging/benutting nie.

Die **verwagting** was dat die kameelperde voorkeur sou verleen aan windopbenutting omdat etileen-windoordraging bome wat windaf geleë is stimuleer tot groter tannienbiosintese-aktiwiteit en groter onsmaaklikheid. Kameelperde behoort daartoe geneig te wees om toenemende onsmaaklikheid te vermy. Bogenoemde bevinding het hierdie verwagting weerspreek.

⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ---ooOoo--- ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠

4 . 3 O P S O M M I N G

Voedselvoorkeur en benuttingskapasiteit:

Die belangrikste plantspesies ten opsigte van kameelperde se dieet in die suid-sentrale distrik van die Nasionale Krugerwildtuin tydens die studie was (volgens voorkeur van belangrikheid): *Acacia nigrescens* (60,4 % van die dieet), *A. tortilis*, *A. welwitschii*, *Combretum imberbe* en *Dichrostachys cinerea*. Hierdie spesies het gesamentlik 83 % van die dieet uitgemaak. Ander belangrike spesies was *Acacia nilotica*, *Terminalia prunioides* en *Combretum hereroense*. Gedurende uiters droë wintermaande is veral immergroen bome langs die dreineringslyne benut. Belangrike spesies was *Acacia robusta*, *A. xanthophloea*, *Lonchocarpus capassa* en *Euclea divinorum*.

Voorkeur is verleen aan maksimum kroonhoogte van bome. Kameelperde het verkies om bome kleiner as hulself van bo-af te benut eerder as om bome groter as hulself van die kant of van onder af te benut.

Plante met haakdorings se blare is oorwegend deur eenmalige aksies van die takkies afgestroop (gemiddeld 2 s.mondvol⁻¹), terwyl by plante met pendorings die blare individueel met die lippe uitgepluk is (\bar{x} 6 s.mondvol⁻¹).

'n Swak korrelasie is gevind tussen frekwensievoorkoms van die voedselplante in die habitat en voedselvoorkeur van kameelperde ($r = 0,332$). 'n Goeie korrelasie is gevind tussen voedselvoorkeur en tannieninhoud van die voedselplante ($r = 0,730$). Hoe laer die tannienkonsentrasie, hoe groter was die kameelperdbenut-

tingsvoorkeur.

Tydsduur en frekwensie van benutting:

Tydsduur van kameelperdbenutting was direk eweredig aan die hoeveelheid voedsel beskikbaar (gekoppel aan boomstruktuur-grootte) binne bereik van die dier; en omgekeerd eweredig aan blaarouderdom, volgens fenofase, van die plant. Hoe minder blare beskikbaar en hoe ouer die blare, hoe korter was die benuttingstyd. 'n Positiewe verband is ook gevind tussen benuttingstyd, boomstruktuur-grootte en kameelperdgrootte. Hoe groter die boom, hoe langer die benutting (vir diere hoër as 5,0 m). Boomhoogte was 'n beperkende faktor vir diere van 3,6 m of laer waar die boom hoër was as die dier.

Relatiewe lughumiditeit het weinig invloed gehad op benuttingstyd van kameelperde, maar heersende lugtemperatuur het wel 'n belangrike invloed gehad. Benuttingstyd was omgekeerd eweredig aan temperature hoër as 20 °C en direk eweredig aan temperature laer as 20 °C. Maksimale benuttingstyd is gevind by 20 °C.

Vir eenmalige windafbenuttings waar boom B onderkant die wind ten opsigte van boom A geleë was blyk dit of boom B betekenisvol korter benut is as boom A, en dat die afstand wat boom B vanaf boom A verwyder is dié verskynsel beïnvloed, maar weens heterogeniteit van die waargenome datastelle kan dit nog nie met sekerheid bevestig word nie.

Met meervoudige kameelperdbenuttings (n = 530) het 92 % van die benuttings verklaarbare korter benuttings by periodieke opeen-

volgende benutting van dieselfde boom gehad, in teenstelling met die eerste of voorafgaande benutting/s. Dit dui daarop dat elke benutting die benuttings na hom kon beïnvloed het deur 'n verhoging in tanniensintese-aktiwiteit wat die voedsel onmaakliker sou maak. Slegs by 8,0 % van die benuttings was die benuttings-tyd van die opeenvolgende benutting langer as die voorafgaande benutting/s op dieselfde boom.

Kameelperdbeweging tussen benuttings:

Vanuit 1 972 kameelperdbewegings vanaf benutte boom A na benutte boom B, was 1 726 in 'n rigting (GG) waar etileenoordraging nie boom B kon beïnvloed nie (rigtingwydte 330 °), en 246 in 'n rigting (XX) waar dit wel boom B kon beïnvloed het (rigtingwydte 30 °). Volgens gelykstellende verhouding gee dit 1 : 1,58 vir GG teenoor XX bewegings.

Hoewel kameelperde in 89,4 % van die gevalle in 'n GG-rigting beweeg het toon die gelykstellende verhouding dat die diere nie daarvoor geselekteer het nie.

⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ---ooOoo--- ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠

5

TANNIENANALISE
VAN
KAMEELPERDDIEET

5 TANNIENANALISE VAN KAMEELPERD- DIEET

5.1 METODIEK

VERSAMELING VAN MONSTERS:

Vyfhonderd-en-negentien blaarmonsters is onder natuurlike toestande in die veld versamel. Heersende temperatuur, relatiewe humiditeit en struktuurgrootte en fenologie van die betrokke boom/struik is tydens monsterneming aangeteken. Waar kameelperd-benutting plaasgevind het, is die mate en aard van die benutting ook aangeteken. 'n Takkie met blare (ongeveer 30 tot 40 cm in lengte en 10 mm stamdeursnit) is met 'n snoeiskêr (wat op 'n 3 m-paal gemonteer is) op 'n verlangde posisie in die boom/struik afgesny. Sô is die minimum versteuring aan die res van die plant veroorsaak. Omdat in sommige gevalle meer as een monster van dieselfde plant versamel moes word, was dit essensieël om versteuring van die res van die plant sover moontlik te vermy. Soos gevind in Hoofstuk 5.2.4, veroorsaak versteuring van die plant se blare vinnige toename in tannien binne die blare (reaksietyd tot so kort as 2 min). Die blare is dadelik ('n ent weg van die boom af) van die takkie afgestroop, **1,000 g blaarweefsel** met 'n Metler-massabalans afgeweeg en in **100,0 ml metanol (99 %)** gevoeg. Die metanol is vooraf in geskikte glasbottels afgemeet; die ekstraksie is dan ook in dieselfde bottels uitgevoer. Gekonsentreerde metanol fikseer die blaarweefsel sodat biologiese aktiwiteit, insluitend flovanoïedbiosintese, gestaak word. Die doel is om die gekondenseerde tannieninhoud van die plantweefsel te bepaal soos wat dit was tydens monsterneming. Alkohol is 'n anaerobiese medium wat verhoed dat reeds gesintetiseerde flavo-

noïede tydens ekstrahering geoksideer word. Oksidase van flavo-
noïede veroorsaak stadige afbraak van tannienmolekule (McLeod,
1974 en Price *et al.*, 1978). Later in die projek is van vloeibare N₂ gebruik gemaak. Vars blaarmonsters (\approx 5 g) is ten tyde van versameling in vloeibare N₂ gevries vir 2 tot 3 min en dan in 'n voertuiggemonteerde vrieskas bewaar totdat die monster later (nie later as 3 dae) in 'n laboratorium afgeweg en met metanol geëkstraheer is. Price *et al.* (1978) het die volgende afnames in gekondenseerde tannienkonsentrasie (absorbansie ΔA_{500}) gekry as gevolg van oksidasie in gebergde plantweefsel (plantweefsel was in papiersakkies geberg):

Aantal dae van berging	Absorbansie ΔA_{500}	
	1	2
1	0,7200	0,6760
4	0,6940	0,6463
8	0,6830	0,6390
18	0,6210	0,5720
27	0,5900	-----

(std \pm 0,007)

Monsters van dieselfde plantweefsel wat in plastiek geberg was se ΔA_{500} na 27 dae was 0,5470 \pm 0,006.

Metanol dien as ekstraksiemiddel om gekondenseerde tannien uit die blaarweefsel te ekstraheer; volgens Hagerman en Butler (1989) kan asetoon ook as ekstraksiemiddel gebruik word. Metanol word as oplosmiddel gebruik omdat dit minder sensitief is vir monomeer-eenhede soos catechin en meer sensitief vir polimeriese tanniene (gekondenseerde tannien), (Burns, 1971 en Butler *et al.*, 1982).

Die monsters is na 'n mobiele laboratorium geneem vir verdere

verwerking. Tydsverloop vandat die takkie afgesny is tot en met die blaarweefsel in die metanol geplaas is, óf met vloeibare N_2 bevries is, is deurgaans beperk tot 2 min. Ongeveer 5 g van die ooreenstemmende blaarweefsel van elke montser is afgepluk, geweeg en in 'n papiersak geplaas om later in 'n droogoond vir **48 uur by 60 °C gedroog** te word. Na droging is die weefsel weer geweeg en die persentasie voginhoud van die monster bepaal. Die volume (cm^3) van die gedroogde weefsel is bepaal deur middel van die volumeverplasing van H_2O in 'n gekallibreerde maatsilinder. Hiervolgens kon die droëmassa en volume van die ekstraksieweefsel bereken word en die gemete geëkstraheerde tannien uitgedruk word as % tannieninhoud. g^{-1} droëmassa. cm^{-3} van die droë blaar.

Die ekstraksiemonsters (in metanol) is met 'n huishoudelike versappingsmenger vir **3 min opgeklits**, en vir **5 dae by kamertemperatuur (in die donker) laat ekstraheer**. Dit is twee keer per dag opgeskud. Na 5 dae is **5,0 ml van die helder supernatant** wat die geëkstraheerde tanniene bevat in 'n 10,0 ml proefbuis gepipeteer. Die proefbuis is verseël met 'n rubberprop en by **-4 °C geberg** (in die donker) totdat genoeg monsters vir analisering versamel is.

CATECHIN-STANDAARDKURWE EN VANILLIN-HCl-REAGENSTOETS:

Catechin is deur verskeie biochemici in die verlede gebruik as standaard vir die bepaling van gekondenseerde tannienkonsentrasie in plantweefsel. Burns (1971) het 100,0 mg catechin, opgelos in 50,0 ml metanol (99 %), gebruik om 'n standaardkurwe op te stel. Vir die uitvoering van ons analyses is 750,0 mg catechin opgelos

in 100,0 ml metanol (99 %), **Oplossing A**. Vanaf Oplossing A is 'n gradiëntreeks (Tabel 21) berei om die punte van die standaardkurwe mee te bepaal.

Milligram catechin.ml⁻¹ Oplossing C, is teenoor die absorpsiewaardes (ΔA_{490}) geplot om die standaardkurwe (Figuur 83a-d, p. 215 tot 216) te verskaf. Volgens Price et al. (1978) word die

TABEL 21: Die gradiëntreeks oplossings wat berei is vir die opstel van 'n catechin-standaardkurwe vir tannieninhoudbepaling met die Vanillin-HCl-reagenstoets.

Oplossing B		Oplossing C
Oplossing A (ml)	+ ml metanol (99 %)	1,0 ml Oplossing B + 5,0 ml Vanillin-HCl-reagens bevat (?) mg catechin.ml ⁻¹ Oplossing C
9,0 ml	1,0 ml	1,1250 mg.ml ⁻¹
8,0	2,0	1,0000
7,0	3,0	0,8750
6,0	4,0	0,7500
5,0	5,0	0,6250
4,0	6,0	0,5000
3,0	7,0	0,3750
2,0	8,0	0,2500
1,0	9,0	0,1250
0,9	9,1	0,1125
0,8	9,2	0,1000
0,7	9,3	0,0875
0,6	9,4	0,0750
0,5	9,5	0,0625
0,4	9,6	0,0500
0,3	9,7	0,0375
0,2	9,8	0,0250
0,1	9,9	0,0125
0,0	10,0	0,0000 (100 % oordraging gebruik as blanko)

Oplossing A - 750,0 mg catechin in 100,0 ml metanol.

beste absorpsie van gekondenseerde tannien verkry in die spektrum ΔA_{470} tot 540. Harborne (1963) gee die spektra van maksimum absorpsie vir verskeie flavonoïede in Tabel 22.

Die Vanillin-HCl-reagenstoets is gebaseer op die oorspronklike metode van Burns (1971), Broadhurst & Jones (1978) en Price et al. (1978). Bereiding van die reagens was as volg: 2,500 g vanillin ($C_8H_8O_3$) is opgelos in 250,0 ml metanol (99 %), **Oplossing D**. **Oplossing E** (60,0 ml HCl [32 %]) is verdun met 190,0 ml metanol (99 %). Oplossings D en E is in **verhouding 1 : 1** gemeng om die **Vanillin-HCl-reagens** te verkry. Die reagens kan onder geen omstandighede geberg word nie want die HCl begin na 60 min gelei-

TABEL 22: Die spektrum van golflengtes waarby maksimale absorpsiewaardes vir verskeie flavonoïede verkry word (Harborne, 1963).

Flavonoïed	Golflengtes waarby maksimum absorpsie verkry word ΔA
Fenol	265 - 275
Hidroksialdehyd, ketone en aromatiëse sure	255 - 290
Isoflavone	255 - 265
Xantone	230 - 245; 250 - 265
Flavanone	275 - 330
Kinamiensuur	230 - 240; 290 - 330
Koumariene	220 - 330; 310 - 350
Flavone	250 - 270; 330 - 350
Flavonole	250 - 270; 350 - 390
Chalkone	365 - 390
Aurone	390 - 430
Anthocyanidiene	475 - 560
Betacyaniene	535 - 545

delik met die vanillin reageer. Dit is dus noodsaaklik om die reagens kort voor aanvang van die analise te berei. Oplossings D en E kan wel tydelik vir 'n paar dae by $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ geberg word.

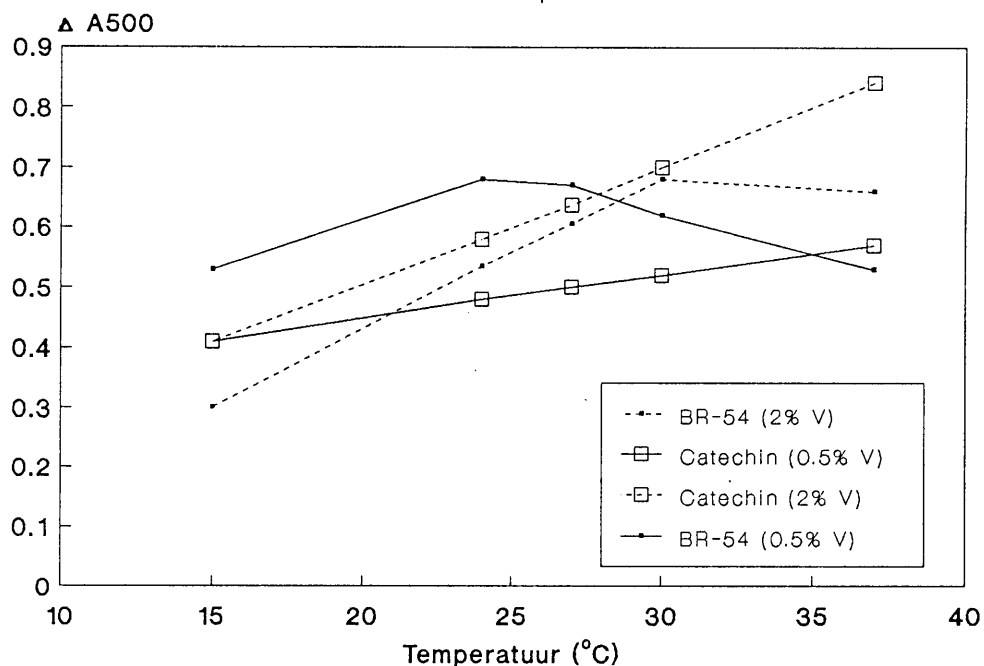
Vanaf elke gebergde proefbuis met **ekstraksiesupernatant** (maksimum 40 per analise), word **1,0 ml supernatant** oorgepipeteer na twee skoon proefbuise elk. By die een proefbuis word 5,0 ml blanko (sien p. 201) gevoeg. Die proefbuise word dan met 'n rubberprop verseël en vir **5 min** in 'n waterbad by **30 °C** geïnkubeer. Vanillin-HCl-reagens word vars berei en vir 5 min in die waterbad geïnkubeer. Na 5 min word **5,0 ml reagens** al om die beurt (elke 30 s) oorgepipeteer na 20 van die 1,0 ml ekstraksiesupernatante (nie die blanko's nie). Elke proefbuis word na reagensbyvoeging weer verseël met 'n rubberprop en verder in die waterbad geïnkubeer vir 20 min. Na **20 min inkubasie** word elke monster se absorbansiewaarde (30 s uitmekaar) by ΔA_{490} met 'n DU-Spektrofotometer bepaal, gevolg deur die blanko's. Dit neem dus 60 min vir 'n enkelpersoon om 20 monsters se absorbansiewaardes te meet.

Die Vanillin-HCl-reagenstoets word deur die meeste biochemici verkies vir kwantitatiewe bepaling van gekondenseerde tannienkonsentrasie in geëkstraheerde plantweefsel (Butler *et al.*, 1982; Mole & Waterman, 1987a/b; Hagerman & Butler, 1989 en Mole *et al.*, 1989). Sien ook literatuurstatistiek in BYLAAG 7. Dié metode is sensitief en spesifiek vir proanthocyanidien, dihidrochalkone en monomeriese flavaan-3-ole waaronder catechin. Verder is die metode maklik uitvoerbaar met betroubare herhaalbaarheid (McLeod, 1974; Sarkar & Haworth, 1976 en Gupta & Haslam, 1980). Vanillin-HCl-reagens reageer met tannien om onstabiele karboniumione te vorm wat 'n kenmerkende roosrooi-kleur aan die oplossing gee (chromografiese vanillin-flavanol effek). Dit is dié chromo-

grafiese effek wat deur die spektrofotometer gemeet word en 'n absorpsiewaarde weergee. Die onstabiliteit van die karboniumione word tot 'n geringe mate beïnvloed deur die volgende faktore:

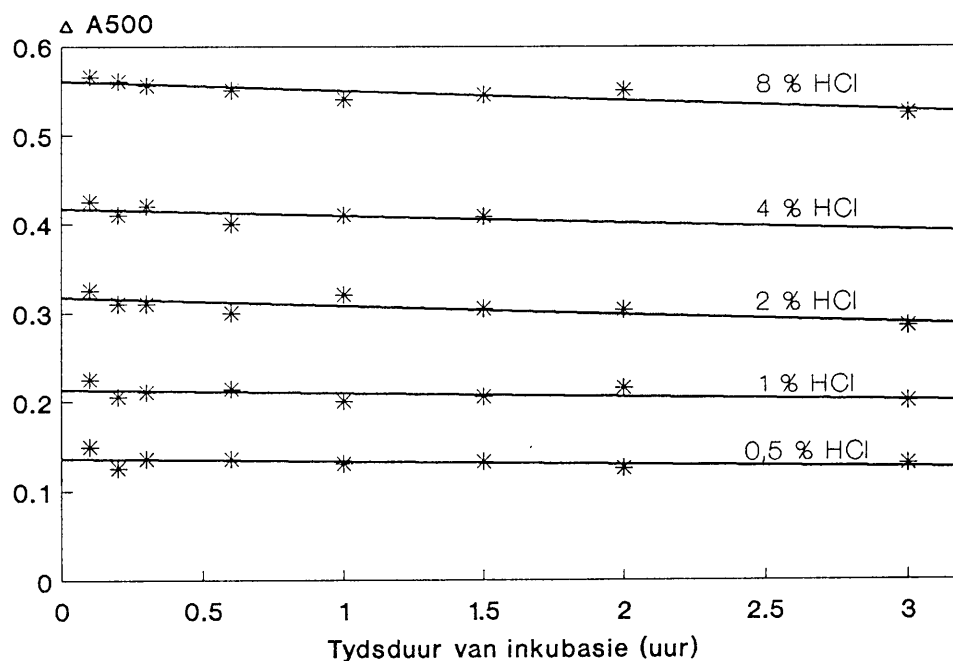
- 1) tydsduur van inkubasie,
- 2) temperatuur waarby geïnkubeer,
- 3) ligintensiteit,
- 4) HCl-konsentrasie en
- 5) vanillinkonsentrasie.

Vervolgens 'n aantal illustrasies van eksperimentele data wat deur verskeie outeurs verkry is aangaande die invloed van bo genoemde faktore op die onstabiliteit van die karboniumione (Figuur 73 tot 79 en Tabel 23 & 24):

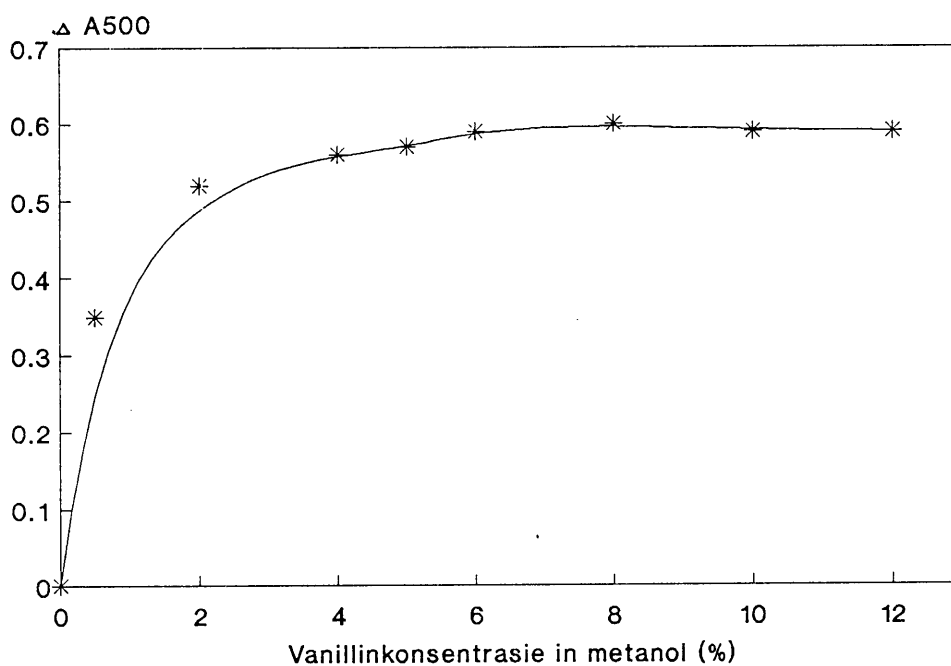


V - Vanillin BR-54 - Sorgumtannien

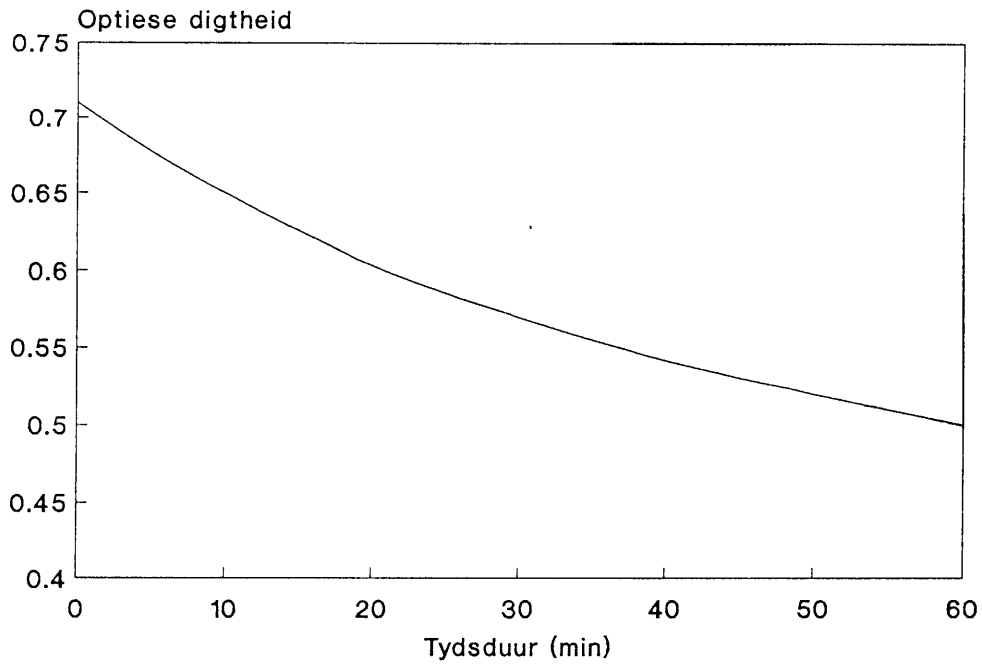
FIGUUR 73: ΔA_{500} vir vanillin-flavanolprodukte ten opsigte van temperatuur en vanillinkonsentrasie. Price et al. (1978).



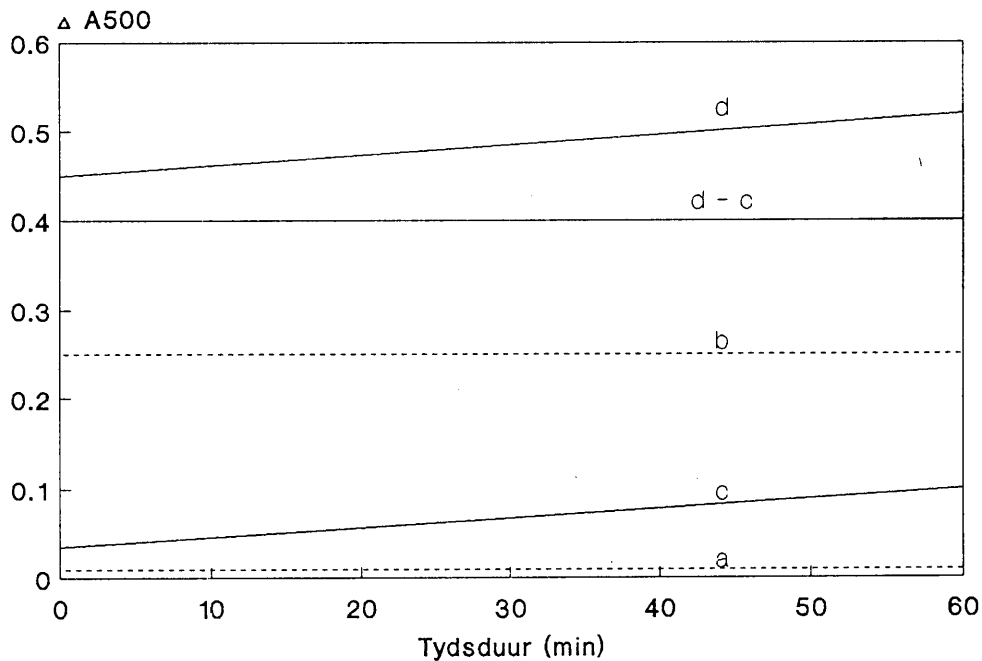
FIGUUR 74: ΔA_{500} met (2 %) vanillinkonsentrasie van catechinkompleks en verskillende HCl-konsentrasies, oor tyd, tydens die Vanillin-HCl-reagenstoets. Price et al. (1978).



FIGUUR 75: Effek van vanillinkonsentrasie op vanillin-flavanolkomplekse tydens die Vanillin-HCl-reagenstoets. Broadhurst & Jones (1978).



FIGUUR 76: Afname in die optiese digtheid van die vanillin-flavanolproduk met Vanillin-HCl-reagenstoets, oor tyd. Swain & Hillis (1959).



- a - 30 % HCl (blanko, geen tannien)
- b - 30 % HCl (met gekondenseerde tannienmonster)
- c - 60 % HCl (blanko, geen tannien)
- d - 60 % HCl (met gekondenseerde tannienmonster)

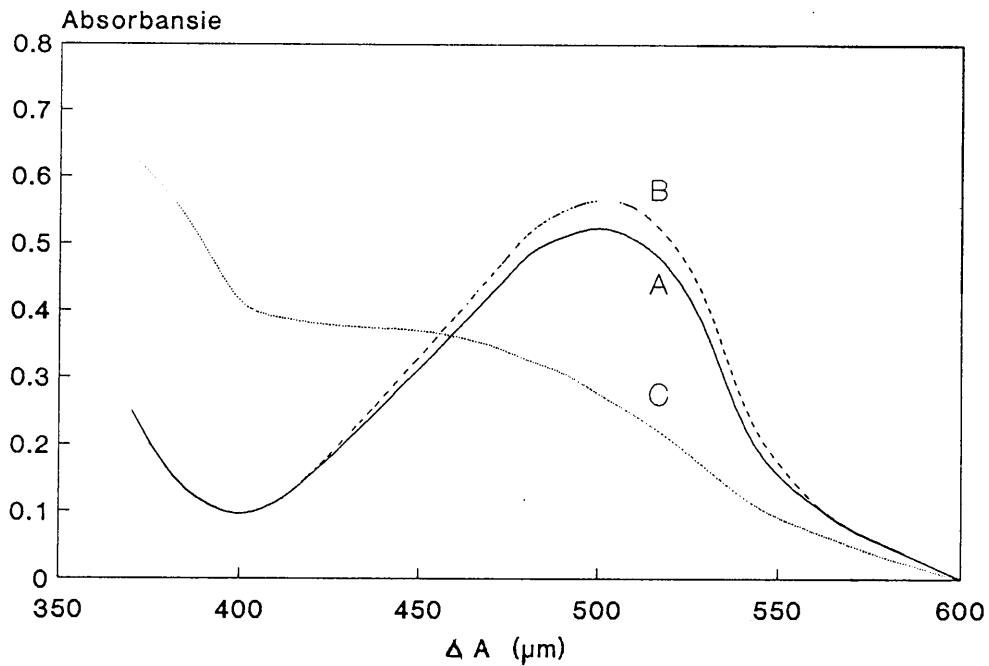
FIGUUR 77: Verandering van ΔA_{500} oor tyd vir vanillin-flavanolprodukte tydens Vanillin-HCl-reagenstoets, by verskillende HCl-konsentrasies. Broadhurst & Jones (1978).

TABEL 23: Effek van temperatuur op vanillin-flavanolkomplekse-
ring tydens die Vanillin-HCl-reagenstoets; tydsver-
loop totdat maksimum absorbansie verkry is. Broad-
hurst & Jones (1978).

Temperatuur (°C)	Tydsduur om maksimum absorbansie te verkry ΔA_{500} (min)
15	35,0
20	15,0
25	12,5

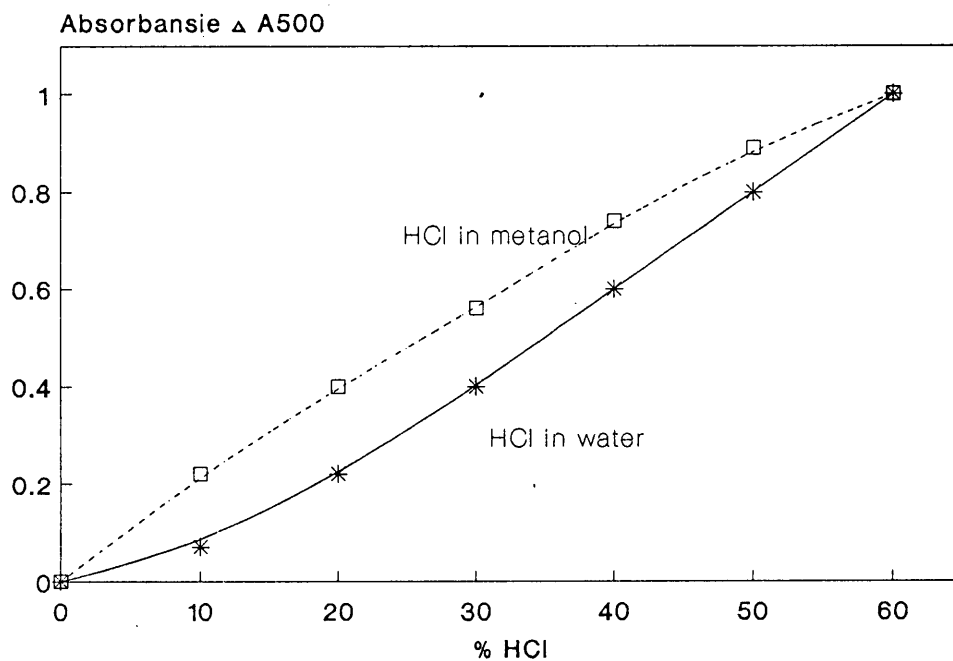
TABEL 24: Effek van lig op die stabiliteit van vanillin-flava-
nolprodukte tydens die Vanillin-HCl-reagenstoets
(Broadhurst & Jones, 1978).

Tipe beligting	Maksimum absorbansie ΔA_{500} na 15 min	Afname in absorbansie- maksimum (%) na:		
		25 min	40 min	60 min
Algehele donkerte	1,285	0,4	0,8	1,2
Dowwe lig	1,265	2,5	5,0	11,0
Helder sonlig	1,260	4,5	13,0	23,6



A - Spektrum na 5 min vir B en C,
B - na 60 min in donker,
C - reaksie in lig uitgevoer (na 60 min).

FIGUUR 78: Sigbare spektrum van vanillin-flavanolprodukte met die Vanillin-HCl-reagenstoets. Broadhurst & Jones (1978).



FIGUUR 79: Effek van HCl-konsentrasie op absorbansie ΔA_{500} , van die vanillin-flavanolproduk verkry met die Vanillin-HCl-reagenstoets. Broadhurst & Jones (1978).

Formule vir die berekening van die droëmassa gekondenseerde tannienkonsentrasie (DGTK) van die plantweefselmonsters, soos ten tyde van versameling:

$$\% \text{ DGTK} = \frac{A \times B \times C}{D \times E} \times \frac{100}{1}$$

A = 6 ml; 1 ml plantweefsel-tannienekstrak + 5 ml Vanillin-HCl-reagens.

B = mg.ml⁻¹ (catechin*-ekwivalent); mg catechin.ml⁻¹ Oplossing C; afgelees op catechin-standaardkurwe vir die Δ A₄₉₀ absorbansiewaarde van die betrokke geëkstraheerde plantweefselmonster.

C = 100 ml; 1 000 mg nat plantweefsel is in 100 ml metanol geëkstraheer.

D = cm³; volume van die droë plantweefselmonster (E).

E = mg droë plantweefsel; Massa van die aanvanklik afgeveegde 1 000 mg nat plantweefselmonster nadat dit gedroog is.

* Vervang catechin met die tannien van die betrokke plantspesie ter sprake.

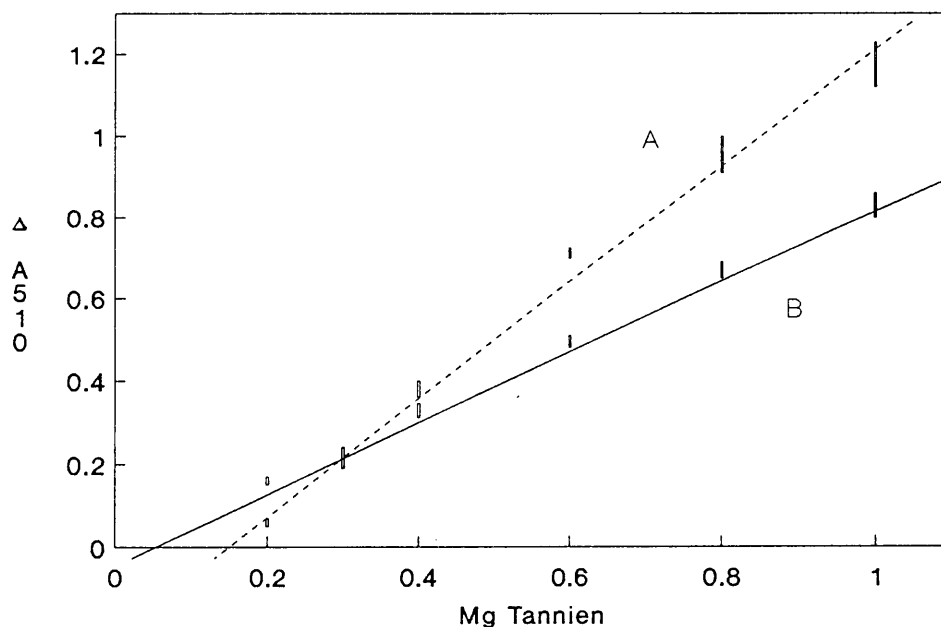
Op aanbeveling van Price en Butler (1977), is die **absorbansie van 'n blanko-ekstraksiesupernatantmonster** (1,0 ml ekstraksiesupernatant + 5,0 ml Vanillin-HCl-reagens [**die vanillin komponent van die reagens word weggelaat**]) vir elke plantweefselmonster ook bepaal. Die blanko-absorbansiewaarde word afgetrek van die absorbansiewaarde verkry met die vanillinbevattende reagenstoets. Die nodigheid hiervan is dat sommige van die nie-tannienfenole (veral hidrokinoone en chalkone), wat nie met die reagens reageer nie, ook 'n absorbansiewaarde lewer by dieselfde golflengtes as vir gekondenseerde tannien. Deur die ignorering van hierdie blankowaarde word die werklike % DGTK aansienlik oorskat.

SUIWER GEËKSTRAHEERDE PLANTTANNIEN-STANDAARDKURWE:

Catechin-standaardkurwe, alhoewel algemeen in die verlede gebruik, gee 'n wanindruk van die werklike gekondenseerde tannienkonsentrasie. Hagerman & Butler (1978) en Price *et al.* (1978) het bevind dat met gekondenseerde tannien van graansorgum, die werklike tannienkonsentrasie by ΔA_{500} laer as 0,2, tweevoudig oorskat word, en by ΔA_{500} hoër as 1,4, drievoudig oorskat word met die catechin-standaardkurwe (Figuur 80 en 81).

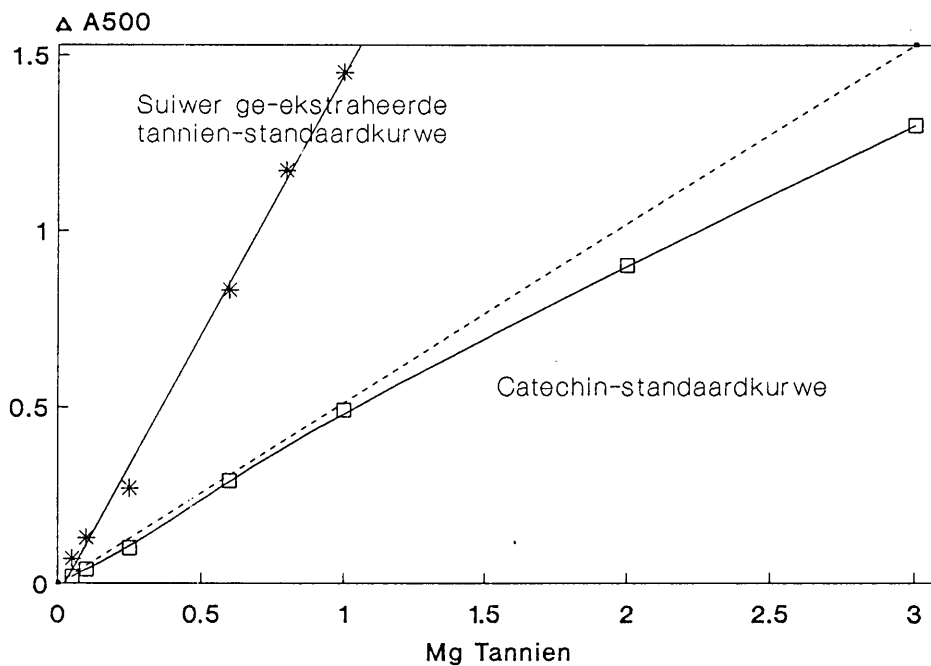
Soos gesien in Hoofstuk 1.4 (Figuur 7) word gekondenseerde tannien (proanthocyanidiene en leucoanthocyanidiene) deur suurhidrolise opgebreek in verskeie monomeer-eenhede. Die monomere sluit 115 reeds bekende anthocyanidien en agt catechin stereo-isomere in (Hoofstuk 1.2). Die tipe gekondenseerde tannien teenwoordig in die plant bepaal watter monomere tydens HCl-suurhidrolise van die Vanillin-HCl-reagenstoets ontbloom sal word. Kommersiëlevervaardigde catechin (gebruik vir catechin-standaardkurwe) bestaan slegs uit enkele van die catechin-stereo-isomere. 'n Wanindruk word dus verkry van alle tannientipes wat nie uit catechin-monomere bestaan nie, as catechin as 'n metingsekwivalent gebruik word (Figuur 80, 81 en 83a-d, p. 215 tot 216). Die verskillende monomeertipes reageer ook nie almal dieselfde met vanillin nie. Die mate van chromatografiese vanillin-flavanol effek verskil dus ten opsigte van verskillende monomere (Butler *et al.*, 1982), en gevolglik sal die absorbansiewaardes ook verskil. Alle gekondenseerde tannienwaardes wat deur middel van die catechin-standaardkurwe verkry is, word dus bevraagteken. Sien ook BYLAAG 7.

'n Tegniek is ontwikkel om suiwer planttannien te ekstraheer en dit as standaardkurwe te gebruik. Die monsters van elke plant-



A - Tanniensuur-standaardkurwe,
 B - Suiwer-geëkstraheerde hidroliseerbare tannien-standaardkurwe.

FIGUUR 80: Onderskatting van ΔA_{510} vir hidroliseerbare tannien bepaal deur middel van 'n tanniensuur-standaardkurwe tydens die proteïenpresipitasie-metode van Hagerman & Butler (1978).



Twee % vanillin is gebruik.

FIGUUR 81: Oorskatting van mg tannien vir vanillin-tannienkompleks met 'n catechin-standaardkurwe tydens die Vanillin-HCl-reagenstoets. Price et al. (1978).

spesie se tannienkonsentrasie word teen 'n ekwivalent (standaardkurwe) van die betrokke spesie se eie tanniene gemeet. Dié tegniek is gebaseer op die oorspronklike werk van Strumeyer & Malin (1969). Soortgelyke tegnieke deur Strumeyer en Malin (1975); Grant (1976); Price et al. (1978) en Hagerman & Butler (1980b) is ook geraadpleeg.

Tegniek is as volg:

Tien gram fyngemaalde, droë plantweefsel is gebruik. Die weefsel word 4 keer met 60 ml di-etieleter (99 %) vir 2 tot 4 uur elk gewas om alle vette, vetolies en die meeste chlorofil uit die monster te verwyder. Die gewaste monster word vir 48 uur by kamertemperatuur, in die donker, in 200 ml metanol (99 %) geëkstraheer.

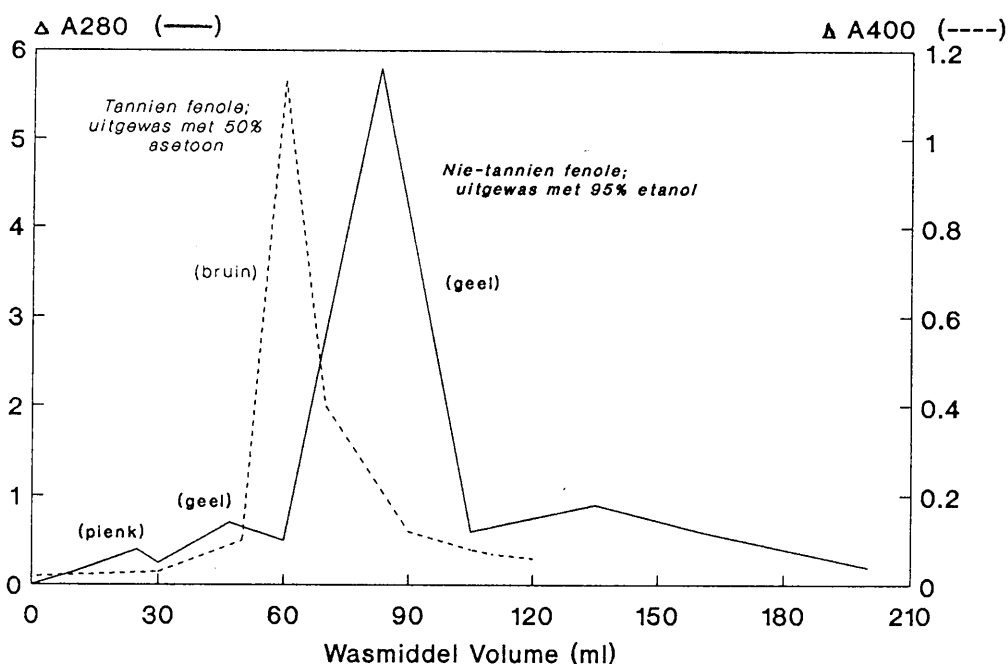
Sephadex LH-20-gel word in 'n kolom gepak. Weeg 10 tot 12 g Sephadex LH-20 af en voeg by 'n oormaat (\approx 100 ml) metanol, en laat staan vir 1 uur. Dit gee die gel kans om te swel. Na versadiging word die gel in 'n deursigtige skeidingsburet gegiet om 'n gelkolom van \approx 1,8 x 25,0 cm te vorm. Dit is belangrik dat die kolom nooit droog word nie, aangesien onegalige filtrasie dan verkry word en die gel deur bakterieë (vanuit atmosfeer) geïnfekteer kan word. Bakteriologiese infeksie verkort die lewensduur van die gel.

Die 200 ml metanol-flavanol-plantekstrak word deur die gelkolom gefiltreer (filtrasietyd \approx 4 uur). Groot molekulêre, aromatiesse verbindings soos proanthocyanidene word deur die boonste derde van die kolom geadsorbeer. Hoe groter die flavanolmolekuul hoe

hoër op in die kolom sal dit adsorbeer. Kleiner molekulêre, aromatiëse verbindings soos monomeerflavanole en nie-tannien fenole adsorbeer in die onderste twee derdes van die kolom (Strumeyer & Malin, 1975). Om die tanniene van nie-tannien fenole te skei, word die gel met 'n **addisionele 80 ml metanol** (99 %) filtreer. Sô word die nie-tannien fenole uit die gel gewas (Figuur 82). Volgens Strumeyer & Malin (1975) word tot 58 % van die droëmassa van die 200 ml ekstrak as nie-tannien fenole uitgewas. Hoofsaaklik gesuiwerde tannien flavanole bly oor in die gel. Hidroliseerbare tannienanalises is uitgevoer op sommige van die gelgesuiwerde tannienkristalle om die suiwerheid daarvan te toets (BYLAAG 6).

Die gekondenseerde tannienkompleks word uit die kolom onttrek deur die gel met **70 ml asetoon (50 %)** te was (Figuur 82). Volgens McManus *et al.* (1985) ontbind asetoon die tannien sonder denaturering van enige van die proteïen van die gelkolom. Die asetoonfiltraat word in donker afgedamp. **Donker-rooibruin tannien word gekristalliseer** (Tabel 25). Die suiwer geëkstraheerde planttanniene word dan in 99 % metanol opgelos in verhouding **7,5 mg tannien : 1,0 ml metanol** (dit is dieselfde as vir die catechin-standaardkurwe (p. 192). Dieselfde gradiëntreeks-oplossings (C) as vir die catechin-standaardkurwe word berei. Hiermee word 'n suiwer geëkstraheerde **planttannien-standaardkurwe** vir elke plantspesie se eie geëkstraheerde tanniene opgestel.

Alle gekondenseerde tannienkonsentrasie-absorbansiewaardes is gevolglik aan die hand van laasgenoemde standaardkurwes onderskeidelik vir elke betrokke plantspesie bereken. Dit was duidelik dat die aanvanklike waardes soos wat eers met die catechin-standaardkurwe verkry is, grootliks oorskot sowel as onderskat



FIGUUR 82: Skeiding van ware tanniene en nie-tanniene van mekaar deur adsorbering op Sephadex LH-20-gel. Die geskeide produkte word om die beurt herwin deur uitwassing met etanol/metanol (99 %) en aseton (50 %). Strumeyer & Malin (1975).

is. Die nuwe gekorrigeerde waardes is met groter betroubaarheid aanvaar. Sien resultate in Hoofstuk 5.2.1 vir 'n vergelyking van die effek met die onderskeie standaardkurwes.

'n Nadeel van die **Sephadex LH-20**-gelfiltrasie is dat dit finansieel 'n duur tegniek is en dat die gel 'n kort lewensduur het. Die opgestelde kolom kan nie meer as vier keer effektief gebruik word nie. Na vier filtrasies het die kolom se effektiwiteit 'n versadigingspunt bereik en moes 'n nuwe kolom gepak word. 'n Geringe hoeveelheid tannien wat permanent in die gel adsorbeer dra by tot die versadiging van die kolom. Ander onsuiverhede en atmosferiese bakterieë wat in die kolom beland versnel die

TABEL 25: Die hoeveelheid tannienkristalle (mg) wat deur middel van 'n Sephadex LH-20-gelkolom (1,8 x 25,0 cm) in metanol vanuit 10 g droë plantweefsel geëkstraheer is.

Plantspesie (10 g droë monster)	Tannienkristalle geëkstraheer (mg)	
<i>Acaia nilotica</i>	545	[rooibruin]
<i>Peltophorum africanum</i>	452	[rooibruin]
<i>Combretum zeyheri</i>	362	[rooibruin]
<i>Combretum apiculatum</i>	317	[rooibruin]
<i>Euclea divinorum</i>	312	[rooibruin]
<i>Terminalia prunioides</i>	280	[rooibruin]
<i>Combretum hereroense</i>	272	[rooibruin]
<i>Maytenus heterophylla</i>	247	[rooibruin]
<i>Acacia nigrescens</i>	200	[rooibruin]
<i>Acacia robusta</i>	198	[pers]
<i>Acacia tortilis</i>	157	[rooibruin]
<i>Acacia welwitshii</i>	154	[rooibruin]
<i>Dichrostachys cinerea</i>	136	[rooibruin]
<i>Lannea stuhlmannii</i>	126	[rooibruin]
<i>Schotia brachypetala</i>	124	[pers]
<i>Acacia exuvialis</i>	120	[rooibruin]
<i>Ziziphus mucronata</i>	99	[rooibruin]
<i>Combretum imberbe</i>	81	[rooibruin]
<i>Sclerocarya birrea</i>	62	[rooibruin]
<i>Acacia xanthophloea</i>	40	[rooibruin]
<i>Grewia</i> spp.	34	[rooibruin]
<i>Croton megalobotrys</i>	19	[liggeel]
<i>Lonchocarpus capassa</i>	16	[liggeel]
<i>Trichelia emetica</i>	13	[liggeel]
<i>Cassia abbreviata</i>	8	[liggeel]

versadigingsproses. Dit is raadsaam om so skoon en steriel moontlik te werk.

Sephadex LH-20 is in 1966 deur "*Pharmacia Fine Chemicals*" bekendgestel vir gelfiltrasie van biologies-aktiewe substansie in organiese polêre oplossings. Skeiding geskied op grond van molekulêre-struktuurgroottes. Sephadex LH-20 is 'n dekstraangel wat 'n driedimensionele polisakkaried-netwerk in polêre oplosmiddels gee. Dit word berei deur hidroksipropilase van **Sephadex G-25**. Sephadex het 'n baie hoë affiniteit vir aromatiese verbindings en kan molekulêremassas tot so groot as 5 000 effektief adsorbeer (Pharmacia Fine Chemicals, Swede).

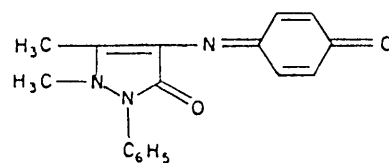
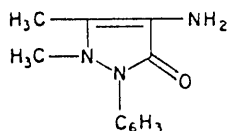
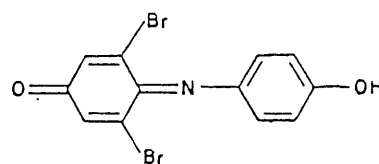
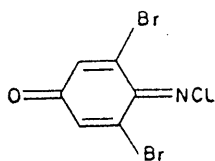
Ander toetse wat gebruik kan word vir gekondenseerde tannien-analise is:

- 1) Die Folin-Denis-metode vir bepaling van totale fenole, sommige aminosure en proteïene (Swain & Hillis, 1959; Khanna *et al.*, 1968; McLeod, 1974 en Hagerman & Butler, 1978).
- 2) Gekonsentreerde HCl verdun in n-butanol vir die bepaling van leucoanthocyanidien (Swain & Hillis, 1959).
- 3) Waterstofperoksied in metaboliese HCl vir bepaling van anthocyanidien (Swain & Hillis, 1959).
- 4) "Prussian blue"-toets vir totale fenole (Price & Butler, 1977).
- 5) Haemanalise; relatiewe presipitasie van tannien met skaapserum-albumien (Bate-Smith, 1973a/b). Effektief vir beide gekondenseerde en hidroliseerbare tannien.

Tannienkonsentrasie laer as 1 % (van droëmassa blaarweefsel) kan met geen reeds bestaande metode akkuraat bepaal word nie (McLeod, 1974). Swain & Goldstein (1963) gee die voorkoms en die vormingsreaksies van die onderskeie reagense wat vir kwantitatiewe analise van fenole gebruik kan word (Tabel 26). In Tabel 27 word die vergelykende absorpsiewaardes vir 'n aantal fenole onder-

TABEL 26: Lys van fenoliese analise-reagense en hul reaksiekomponente (Swain & Goldstein, 1963).

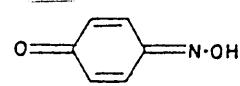
Reagens	Formule	Komponent gevorm
Follin-Denis-reagens	Mengsel van P-wolfram- en P-molibdeensuur, $H_3PW_{12}O_{40}$ en $H_3PMo_{12}O_{40}$	Oksideer fenole en word gereduseer tot 'n mengsel van wolfram (W_8O_{23}) en molibdeen (Mo_8O_{23}) Δ A725 - 750
Gibbs-reagens	2,6-dibromokinoonchlorimid	Gee indofenol in teenwoordigheid van alkaliese buffer Δ A620
4-Aminofenazoon (4-amino-antipirien)		In teenwoordigheid van oksideringsagent $[K_3Fe(CN)_6]$ en alkaliese buffer word antipirien verkry Δ A500-520



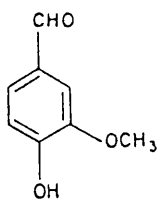
vervolg/....

..../vervolg

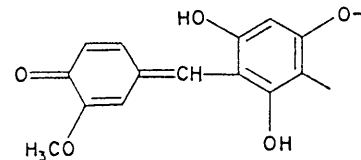
Reagens	Formule	Komponent gevorm
Nitroseringsreagens	NO^+	In teenwoordigheid van suur word nitrosofenol verkry wat kinonoïed-sout lewer Δ A420



Vanillinreagens



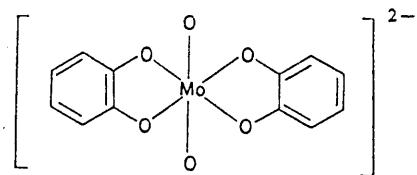
In teenwoordigheid van suur (70 % H_2SO_4) word 1,3- en 1,3,5-hidrok-siel gekoppelde ring-strukture gevorm
 Δ A500-520



Natrium-molibdeenreagens

Na_2MoO_4

Chelate met di- en tri-hidroksi fenole gee geel komplekse
 Δ A300-320



skeidelik gegee, soos verkry met die verskillende reagense (Swain & Goldstein, 1963).

TABEL 27: Vergelykende absorbansiewaardes verkry vir 'n aantal fenole met die onderskeie reagenstoetse (Swain & Goldstein, 1963).

Fenol	E x 10 ⁻³			
	Folin-dennis Δ A725	Vanillin Δ A500	4-Aminofena- zoon Δ A510	Molibdeen Δ A350
Catechol	20,2	0,04	6,1	1,8
Homocatechol	17,6	3,6	4,0	1,7
Resorsinol	15,8	45,7	6,8	0,0
Galliensuur	18,5	0,0	---	---
Floroglukinol	7,7	35,0	2,6	0,0
7-Hidroksi- flavaan	8,7	42,1	---	0,0
5,7-Dihidroksi- flavaan	13,3	30,5	---	0,0
(+) Catechin	30,7	32,9	3,3	1,8
(+) Epicatechin	26,7	24,7	3,2	1,8
(+) Gallocatechin	30,1	28,0	---	---
(-) Epigallo- catechin	16,7	24,0	2,5	2,4
(-) Epigallo- catechingalaat	43,5	32,1	4,0	10,7

E - Alle waardes is vermenigvuldig met 10⁻³

⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ---ooOoo--- ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠

5 . 2 R E S U L T A T E

Plant spesies en hul erkende afkortings wat deurgaans in die resultate ter sprake is:

Familie	Spesie	Afkorting
POACEAE	<i>Panicum coloratum</i>	[Pan col]
ULMACEAE	<i>Ficus sycomorus</i>	[Fic syc]
OLACACEAE	<i>Ximenia caffra</i>	[Xim caf]
CAPPARACEAE	<i>Capparis sepiaria</i>	[Cap sep]
MIMOSACEAE	<i>Acacia erubescens</i>	[Aca eru]
	<i>Acacia exuvialis</i>	[Aca exu]
	<i>Acacia nigrescens</i>	[Aca nig]
	<i>Acacia nilotica</i>	[Aca nil]
	<i>Acacia robusta</i>	[Aca rob]
	<i>Acacia tortilis</i>	[Aca tor]
	<i>Acacia welwitschii</i>	[Aca wel]
	<i>Acacia xanthophloea</i>	[Aca xan]
	<i>Dichrostachys cinerea</i>	[Dic cin]
CAESALPINIACEAE	<i>Peltophorum africanum</i>	[Pel afr]
	<i>Schotia brachypetala</i>	[Sch bra]
	<i>Cassia abbreviata</i>	[Cas abb]
FABACEAE	<i>Dalbergia melanoxylon</i>	[Dal mel]
	<i>Lonchocarpus capassa</i>	[Lon cap]
BURSERACEAE	<i>Commiphora glandulosa</i>	[Com gla]
MELIACEAE	<i>Trichelia emetica</i>	[Tri eme]
EUPHORBIACEAE	<i>Croton megalobotrys</i>	[Cro meg]
	<i>Spirostachys africana</i>	[Spi afr]
ANACARDIACEAE	<i>Lanea stuhlmannii</i>	[Lan stu]
	<i>Sclerocarya birrea</i>	[Scl bir]
CELASTRACEAE	<i>Cassine eucleiformis</i>	[Cas euc]
	<i>Maytenus heterophylla</i>	[May het]
RHAMNACEAE	<i>Ziziphus mucronata</i>	[Ziz muc]
TILIACEAE	<i>Grewia</i> spp.	[Grew]

vervolg/....

.... /vervolg

Familie	Spesie	Afkorting
COMBRETACEAE	<i>Combretum apiculatum</i>	[Com api]
	<i>Combretum hereroense</i>	[Com her]
	<i>Combretum imberbe</i>	[com imb]
	<i>Combretum zeyheri</i>	[Com zey]
	<i>Terminalia prunioides</i>	[Ter pru]
EBENACEAE	<i>Euclea divinorum</i>	[Euc div]

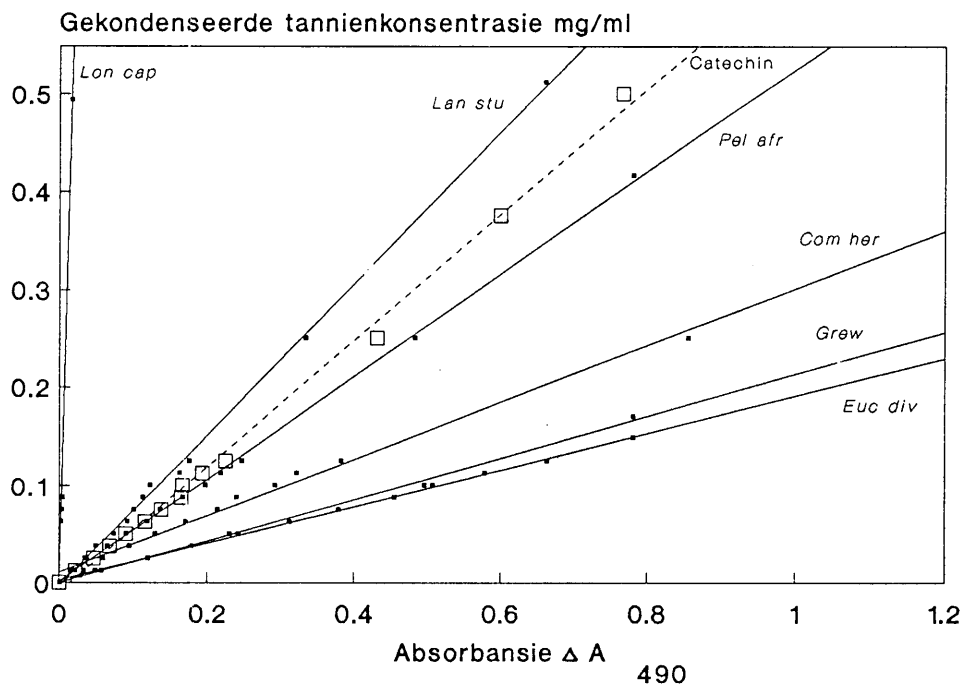
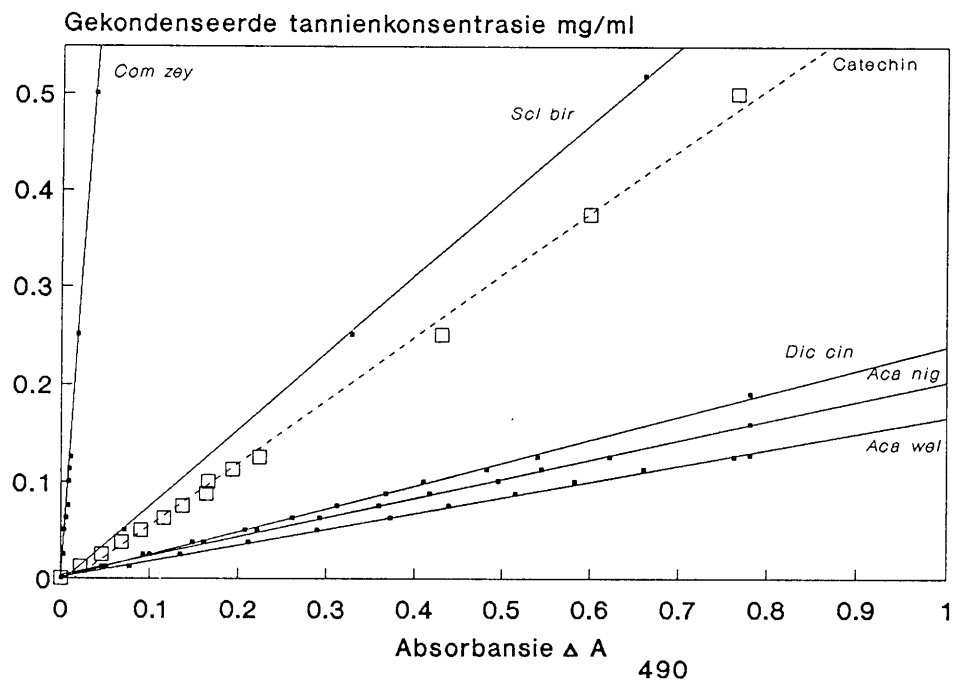
5 . 2 . 1 T A N N I E N W A A R D E S V A N K A M E E L - P E R D V O E D S E L P L A N T E

Verskillende tannientipe-samestellings in plante is spesiespesifiek. Dit is bewys deur die **Sephadex LH-20**-gelfiltrasies wat gebruik is om die gekondenseerde tannien-absorbansiespektra (by Δ A₄₉₀) van verskeie houtagtige plantspesies te bepaal.

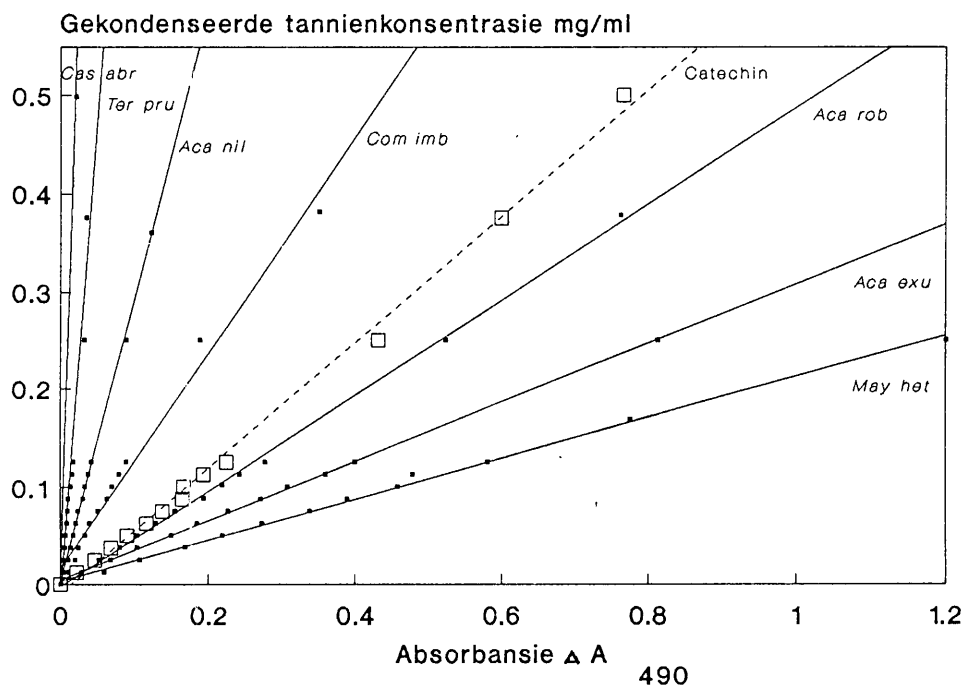
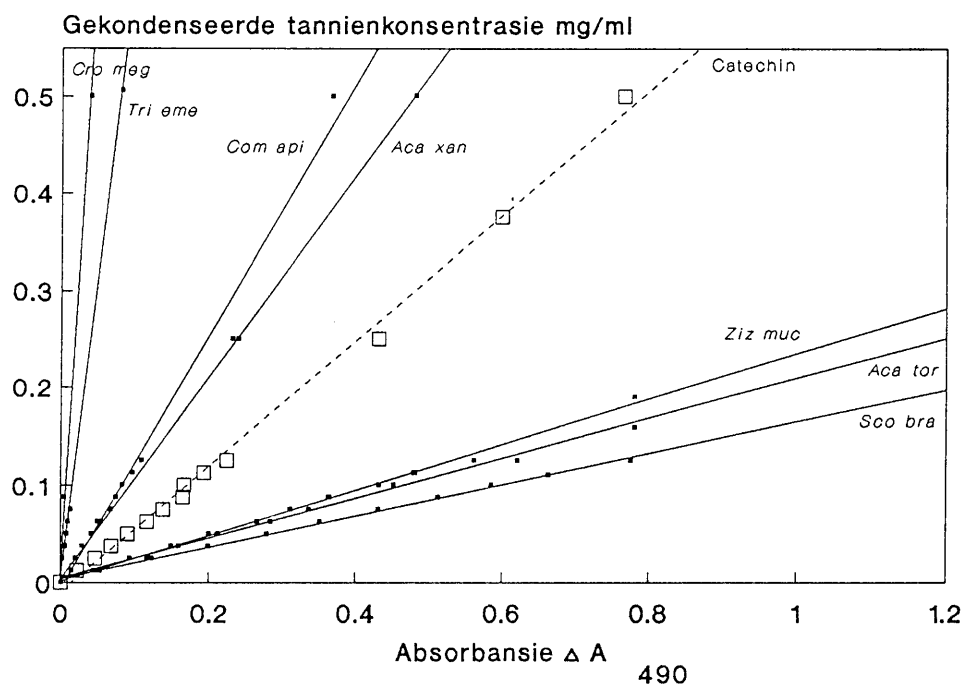
Elke plantspesie se Sephadex LH-20-gelgefiltreerde tannien het 'n verskillende absorbansiewaarde spektrum gelewer by Δ A₄₉₀. Gevolglik is 'n eie absorbansie-eikkurwe vir elke spesie saamgestel (Figuur 83a-d). Die Sephadex LH-20-gelfiltrasie is drievoudig herhaal vir *Aca nig* en tweevoudig vir *Aca rob*, *Aca wel*, *Com api* en *Ter pru*. Met elke herhaling is 'n identiese eikkurwe/standaardkurwe verkry as met die eerste gelfiltrasie. Weens die diversiteit van die eikkurwes en die herhaalbaarheid daarvan, kan aanvaar word dat elke plantspesie 'n eie tannientipe-samestelling het.

Verskille in kleur is verkry by die geëkstraheerde tannienkristalle (Tabel 25, p. 207). *Cas abb*, *Cro meg*, *Lon cap* en *Tri eme* het liggeel kristalle gelewer, terwyl *Aca rob* en *Sch bra* helderpers kristalle gelewer het. Al die ander spesies het donker rooibruin kristalle gegee. Die pers kleur kon moontlik veroorsaak word deur hoë konsentrasies **delphinidien** (Hoofstuk 1.3). Volgens Strumeyer & Malin (1975) kan 'n liggeel kleur 'n aanduiding wees van 'n oormaat nie-tannien fenole met dieselfde molekulêremassa as tanniene.

Eikkurwes wat lae absorbansiewaardes verteenwoordig (links op die grafiek; figuur 83a-d) dui moontlik op tannientipes met groter



FIGUUR 83a/b: Suiwer geëkstraheerde tannien-standaardeikkurwes wat bepaal is vir die onderskeie plantspesies wat deel uitmaak het van die kameelperddieet.



FIGUUR 83c/d: Suiwer geëkstraheerde tannien-standaardeikkurwes wat bepaal is vir die onderskeie plantspesies wat deel uitmaak het van die kameelperddieet.

molekulêremassas (\approx 700). Dit geld nie vir plantspesies wat liggeel (nie-tannien)-kristalle (Tabel 25, p. 207) gelewer het nie. Eikkurwes wat hoë absorbansiewaardes verteenwoordig (regs op die grafiek; figuur 83a-d) dui moontlik op tannientipes met kleiner molekulêremassas (\approx 300). Molekulêremassas van tannien is reeds in Hoofstuk 1.6 bespreek. Tanniene met molekulêremassas van 300 tot 700 kan effektief met proteïen presipiteer (adstringeer). Volgens die proteïenpresipitasievermoë van tannien (Hoofstuk 1.6), moet plante met tannientipes wat lae absorbansiekurwes het byvoorbeeld *Com zey*, *Ter pru*, *Aca nil*, *Com api*, *Com imb*, *Aca xan*, *Scl bir*, *Lan stu*, *Pel afr* en *Aca rob*, meer nadelig wees vir ruminante as tannientipes van plante met hoë absorbansiekurwes byvoorbeeld *Aca exu*, *Com her*, *Dic cin*, *Ziz muc*, *May het*, *Grew*, *Aca nig*, *Sch bra*, *Euc div*, *Aca wel* en *Aca tor*. Verhoogde tannieninhoud as gevolg van fisiese plantbeskadiging tydens blaarvreterbenutting van eersgenoemde plantspesies sal nadeliger gevolge vir benutters inhou as verhoging in tannieninhoud by laasgenoemde plantspesies. Eersgenoemde spesies het 'n hoër adstringeringskoëffisiënt as laasgenoemdes en sal dus gouer onsmaklik word vir die dier (Hoofstuk 1.6).

Die diversiteit van die absorbansiekurwes in Figuur 83a-d teenoor die absorbansiekurve van kommersiële catechin, illustreer die ongeldigheid van die ou tegnieke om catechin as standaard te gebruik vir tannienanalises. Hierdie lank reeds gebruikte tegniek kan dus nie meer aanvaar word nie. Tannienkonsentrasies van plantspesies waarvan die absorbansie-eikkurwes links van die catechinkurve lê (Figuur 83a-d), is foutiewelik onderskat, terwyl dié waardes van plantspesies wat se kurwes regs van die catechinkurve lê, oorskat is met die catechin-standaardkurwe. Byvoorbeeld: die **persentasie droëmassa gekondenseerde tannien-**

konsentrasie (DGTK) van *Acacia nigrescens*-blare;

Monster	<i>Aca nig</i> -standaardkurwe	Catechin-standaardkurwe
1	5,2	13,6
2	10,1	28,2
3	15,0	44,9

Plante wat in natuurlike veldtoestande voorkom het elk 'n **drumpelwaarde tannienkonsentrasie**; dit is die natuurlike vlak tot waar die blare herstel na afloop van 'n versteuringsrespons, en waarby die blare verkeer indien dit nie versteur word nie. Drumpelwaardes is nie staties nie, maar verander gedurig namate omgewingstoestande verander (Hoofstuk 5.2.2 en 5.2.3). Variasie van tannienkonsentrasie geskied binne sikliese ossillasies oor 'n 24 uur dag/nag-periode (Figuur 91, p. 237). Die ossillasie is buigbaar en ondergaan voortdurende vervorming namate klimaat en die stand van die son verander (Figuur 90, p. 234). Met inagneming hiervan kon 'n breë spektrum van tannienwaardes vir elke plantspesie bepaal word (Tabel 28). Die spektra vir die verskillende plantspesies is duidelik onderskeibaar, vermoedelik as gevolg van die verskillende tannientipe-samestellings van die spesies. Volgens die gemiddelde van elke spektrum tanniendrupelwaardes, kan die kameelperddieet in drie kategorieë verdeel word (Tabel 28):

- A - **lae** tannienkonsentrasie
> 0 tot 4 % tannien
- B - **hoë** tannienkonsentrasie
> 4 tot 15 % tannien
- C - **uitermate hoë** tannienkonsentrasie
> 15 % tannien

TABEL 28: Spektrum en gemiddelde tannienkonsentrasie-drumpelwaardes vir volwasse ou-blare van verskillende houtagtige plantspesies. Monsters versamel 2,0 m bo grondvlak tydens dieselfde klimaattoestande.

Spesie	Spektrum tannienkonsentrasie-drumpelwaardes (% DGTK)		Aantal monsters (n)	Gemiddeld (x)	Kategorie
	min	maks			
<i>Cro meg</i> *			6	0,00	A
<i>Tri eme</i> *			7	0,00	A
<i>Cas abb</i> *			4	0,00	A
<i>Lon cap</i>			8	0,00	A
<i>Ziz muc</i>	0,01	1,82	14	0,18	A
<i>Com imb</i>	0,03	1,50	10	0,22	A
<i>Aca rob</i>	0,22	2,72	7	1,30	A
<i>Aca tor</i>	0,01	5,94	16	1,32	A
<i>Aca wel</i>	0,18	4,97	13	2,36	A
<i>Grew</i>	0,02	10,43	15	2,59	A
<i>Com zey</i>	0,81	6,07	5	2,71	A
<i>Dic cin</i>	0,16	10,64	12	3,21	A
<i>Aca nig</i>	0,01	10,23	185	3,33	A
<i>Aca exu</i>	0,35	10,76	5	6,64	B
<i>Aca xan</i>	0,56	18,58	5	6,85	B
<i>Ter pru</i>	0,02	12,92	11	7,91	B
<i>May het</i>	1,65	28,17	6	9,22	B
<i>Sch bra</i>	0,43	20,43	9	10,33	B
<i>Pel afr</i>	1,70	18,08	7	10,61	B
<i>Euc div</i>	4,01	26,62	10	12,71	B
<i>Com her</i>	1,99	34,19	12	15,17	C
<i>Aca nil</i>	6,67	27,67	10	16,19	C
<i>Com api</i>	3,67	38,20	9	18,15	C
<i>Lan stu</i>	1,64	49,35	7	33,21	C
<i>Scl bir</i>	16,29	46,76	5	36,33	C

* Plantspesies wat nie tydens waarneming deur kameelperde benut is nie.

Kategorie - A: Lae tannienkonsentrasie, > 0 tot 4 %
 - B: Hoë tannienkonsentrasie, > 4 tot 15 %
 - C: Uitermate hoë tannienkonsentrasie, > 15 %

DGTK - Droëmassa gekondenseerde tannienkonsentrasie

Figuur 84 toon dat kameelperde voorkeur verleen het aan plantspesies met oorwegend lae tannienkonsentrasies (Kategorie A). Die belangrikste voorkeurspesies is *Aca nig*, *Aca tor*, *Aca wel*, *Com imb* en *Dic cin* wat gesamentlik 83 % van die kameelperde se dieet uitgemaak het (Hoofstuk 4.2.1., Tabel 14, p. 133). Die gemiddelde tannienkonsentrasies vir dié plante was onderskeidelik 3,3; 3,1; 2,4; 0,2 en 3,2 %. Die hoogste waarde geanaliseer vir dié spesies was 10,6 %. Vier van bogenoemde plantspesies behoort tot die orde **MIMOSACEAE** en het terselfdertyd ook hoë absorbansie-eikkurwes (Figuur 83a-d). Die ander spesie, *Com imb*, wat tot die orde **COMBRETACEAE** behoort, is die enigste spesie met 'n lae absorbansie-eikkurwe. Van die ander 27 plantspesies wat deel uitgemaak het van die kameelperddieet (17 % van die totale dieet), het net vier spesies naamlik *Grew*, *Com zey*, *Ziz muc* en *Aca rob* in Kategorie A geval. Die res van die spesies val almal in Kategorie B en C. *Aca rob* was laag op die voorkeurrangorde aangesien dié bome hoofsaaklik langs die dreineringslyne voorkom ('n habitat wat normaalweg net in uiters droë seisoene deur kameelperde benut word), en moontlik omdat dié spesie 'n lae absorbansie-eikkurwe met 'n hoë adstringeringskoëffisiënt het. Dit is nog nie duidelik hoekom *Grew*, *Com zey* en *Ziz muc* so laag in die voorkeurorde verskyn nie. Dit is moontlik dat genoemde vier spesies nie-tannien fenoliesetoksiene (soos glikosiede e.a.) mag bevat. So ook die ander plantspesies wat laag, of glad nie in die dieetvoorkeurorde verskyn en min of geen gekondenseerde tannien bevat. Figuur 84 toon dat kameelperde voorkeur verleen aan plantspesies met lae tanniendrupelwaardes, wat meestal spesies met hoë absorbansie-eikkurwes is (dit wil sê tannientipes met kleiner molekulêremassas en gevolglik laer adstringeringskoëffisiënte).

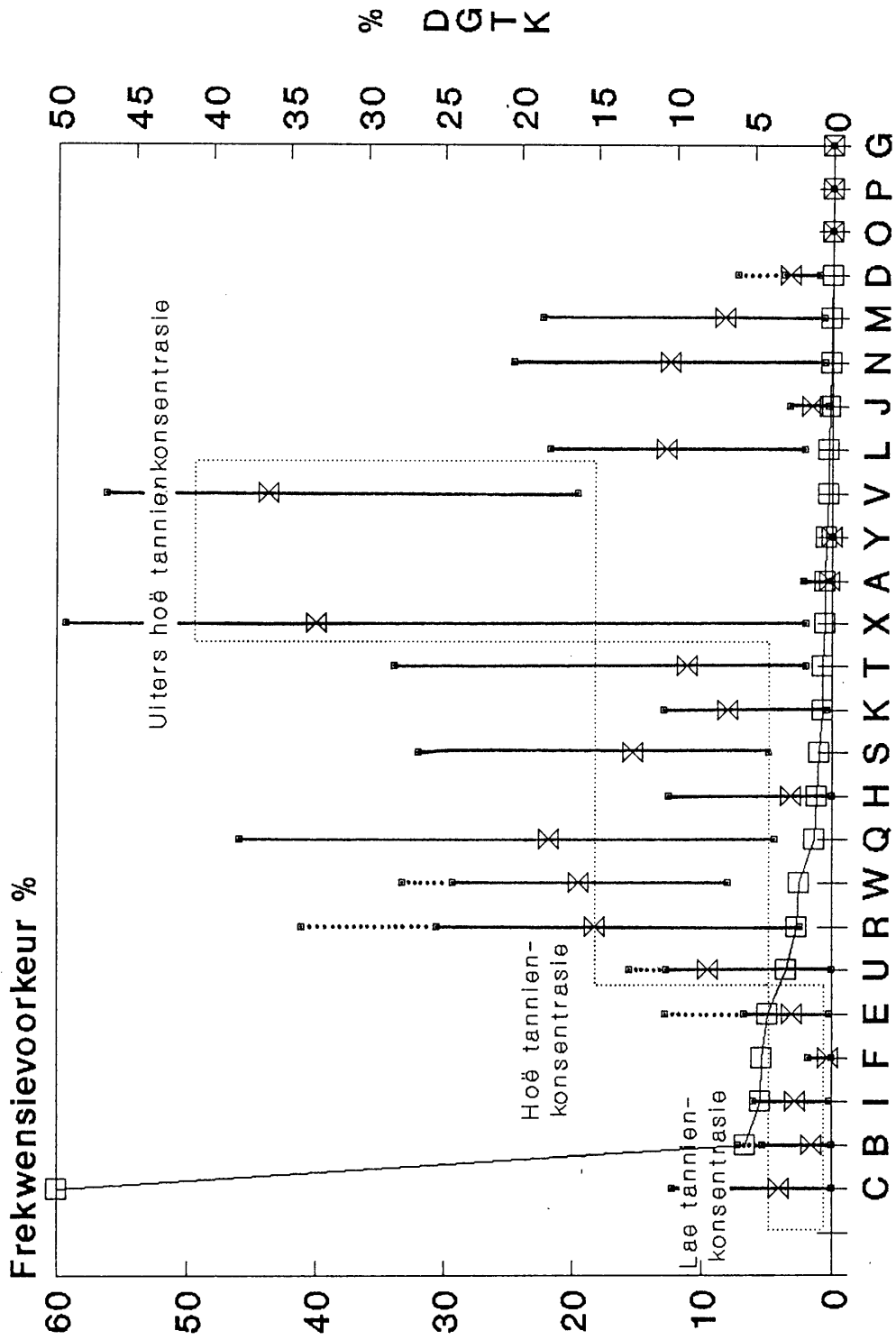
LEGENDE TOT:

FIGUUR 84 en 85:

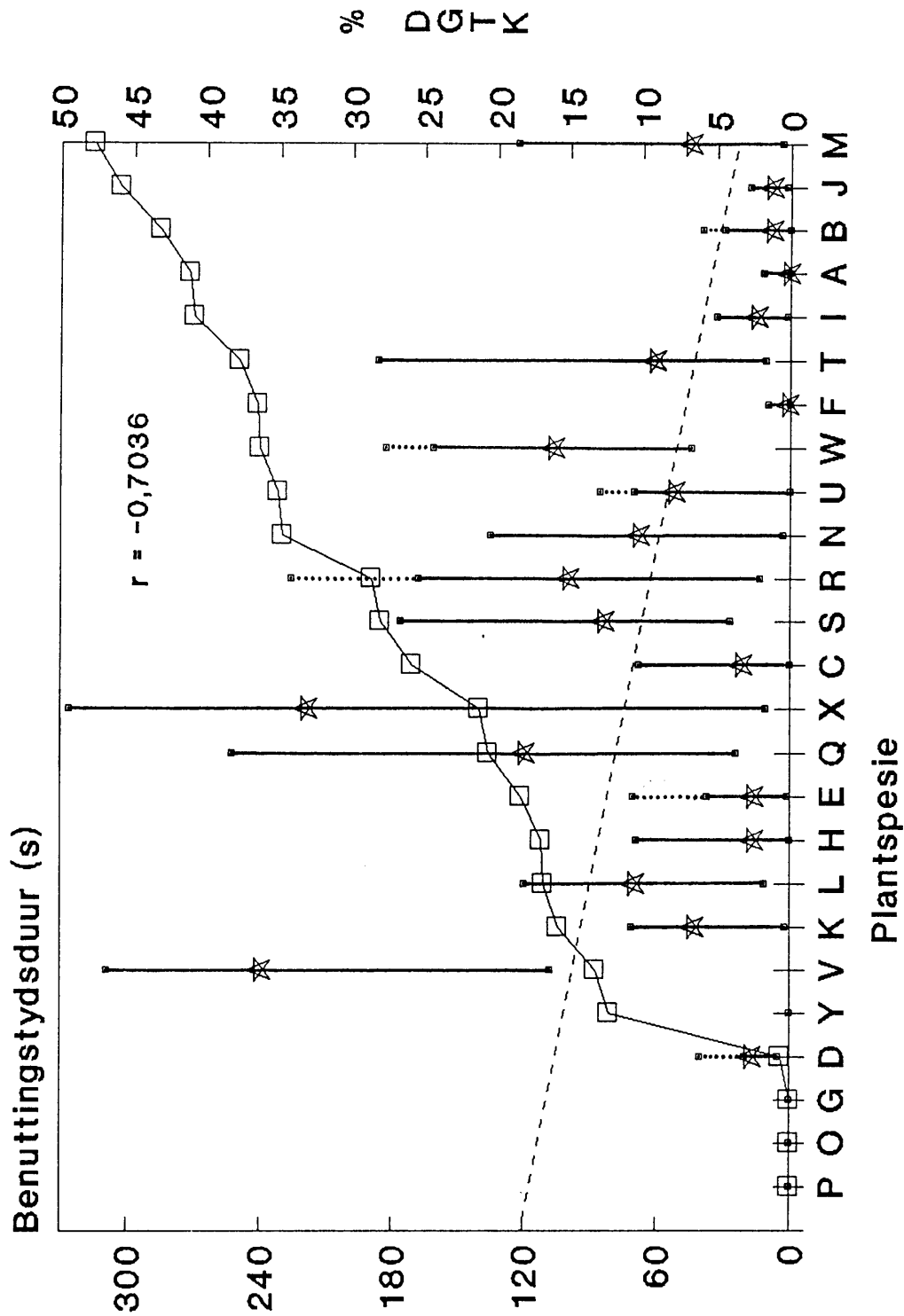
Simbool	Spesie
A	<i>Ziziphus mucronata</i>
B	<i>Acacia tortilis</i>
C	<i>Acacia nigrescens</i>
D	<i>Combretum zeyheri</i>
E	<i>Dichrostachys cinerea</i>
F	<i>Combretum imberbe</i>
** G	<i>Croton megalobotris</i>
H	<i>Grewia spp</i>
I	<i>Acacia welwitschii</i>
* J	<i>Acacia robusta</i>
K	<i>Acacia exuvialis</i>
L	<i>Peltophorum africanum</i>
* M	<i>Acacia xanthophloea</i>
N	<i>Schotia brachypetala</i>
** O	<i>Trichelia emetica</i>
** P	<i>Cassia abbreviata</i>
Q	<i>Combretum apiculatum</i>
R	<i>Combretum hereroense</i>
* S	<i>Euclea divinorum</i>
* T	<i>Maytenus heterophylla</i>
U	<i>Terminalia prunioides</i>
V	<i>Sclerocarya birrea</i>
W	<i>Acacia nilotica</i>
X	<i>Lanea stuhlmannia</i>
Y	<i>Lonchocarpus capassa</i>

* Immergroen spesies wat slegs gedurende droë seisoene benut is.

** Spesies wat glad nie deur kameelperde benut is nie. Hierdie spesies het almal liggeel kristalle gelewer tydens tannien-ekstrahering, wat 'n aanduiding is van moontlike nie-tannien fenole wat direk fisiologies toksies vir die dier is.



FIGUUR 84: Persentasie voorkeur (—□—) van onderskeie plantspesies volgens frekwensie, deur kameelperde benut; teenoor gemiddelde (X) en eksakte [(—) volwasse blare; (---) bot] tannienkonsentrasie-drumpelwaardes (% DGTK) van die onderskeie spesies se blare.



FIGUUR 85: Gemiddelde tydskuur van kameelperdbenutting vir elke onderskeie plantspesie (--□--); teenoor gemiddelde (★) en eksakte [(—) volwasse blare; (---) bot] tannienkonsentrasie-drumpelwaardes (% DGTK) van elke plantspesie.

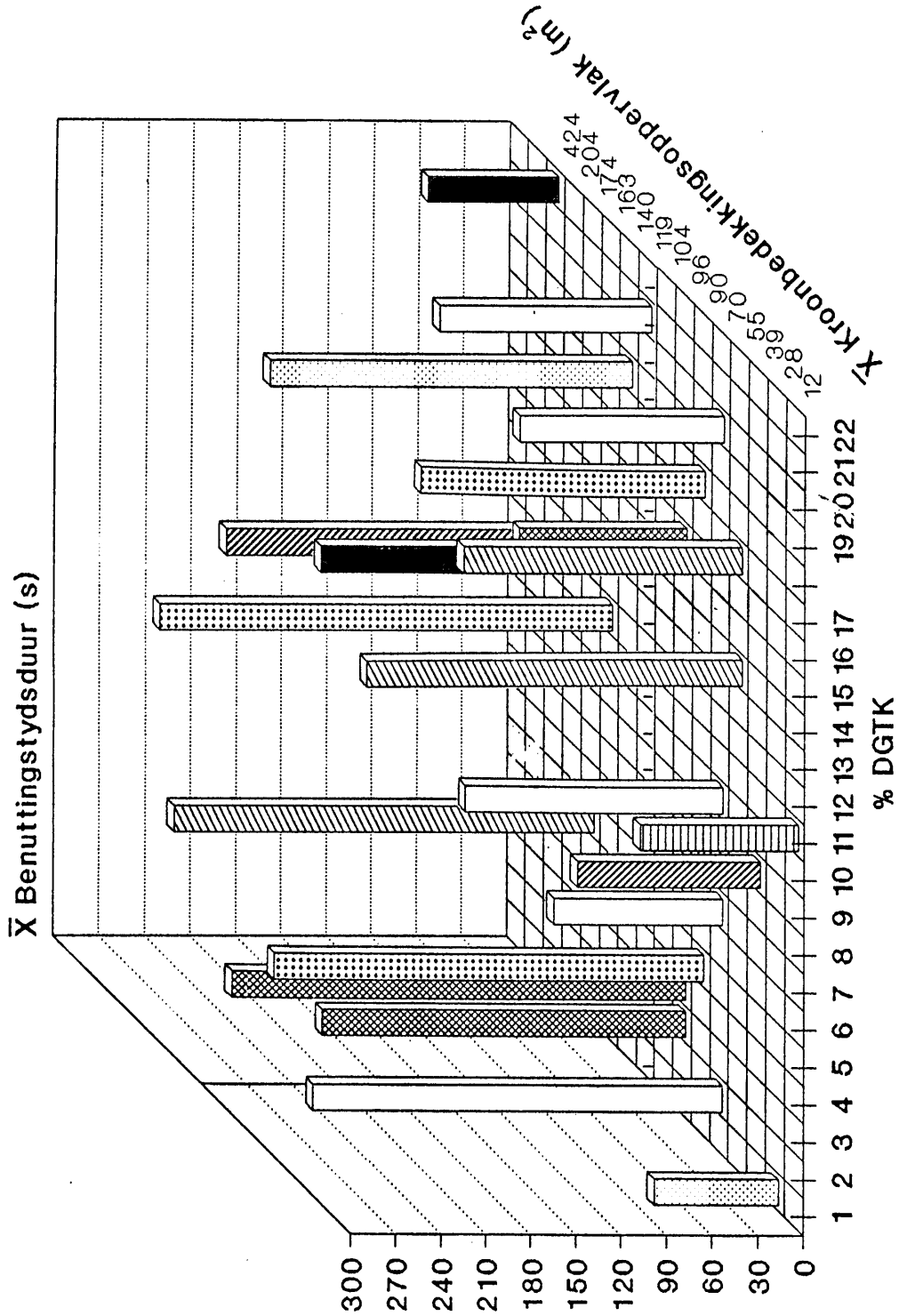
Volgens voorkeurorde het die eerste nege dieet-plantspesies (maak 93 % van die totale dieet uit) 'n verwantskap van $r = -0,730$ ($p < 0,001$; Figuur 84) met tannieninhoud van die dieet getoon. Die laaste 13 spesies (maak 7 % van dieet uit) het 'n geringe verwantskap van $r = -0,521$) getoon. Al 22 dieet-spesies gesamentlik het nie 'n verwantskap getoon nie ($r = -0,166$). 'n Redelike verwantskap is gevind tussen tydsduur van kameelperdbenutting en die tannieninhoud van die dieet ($r = -0,7036$; $p < 0,001$; Figuur 85). Volgens die statistiese analise (p. 142 tot 144) is daar 'n geleidelike toename van verskil in kameelperd-benuttingstydsduur tussen verskillende boom- en struikspesies soos in volgorde van links na regs op die grafiek in Figuur 85, met statisties betekenisvolle verskil tussen die linkerkantse (relatief korter benuttingstye) en regterkantse (relatief langer benuttingstye) eindes van die kurwe.

Plantspesies met lae tannienkonsentrasie-drumpelwaardes (Kategorie A) word gemiddeld 1,1 min langer benut as spesies met hoë waardes (Kategorie B), en 1,3 min langer as spesies met baie hoë waardes (Kategorie C). Die verwantskap is nie sterk nie aangesien elke plantspesie verskillende tannientipes bevat (30 tot 40 tipes per plant), waarvan elke tannientipe 'n ander adstringeringskoëffisiënt het (Hoofstuk 1.6) en dus verskillende mates van onsmaklikheid in die herkouer se mond veroorsaak. Die voorkoms van ander aromatiese verbindings soos nie-tannien fenole (byvoorbeeld glikosiede), hidroliseerbare tannien, alkaloiëde, terpenoïëde en toksiese aminosure asook die struktuurvoorkoms, lignieninhoud, ru-veselinhoud en die voedingswaarde van die betrokke plantspesies, dra ook daartoe by dat 'n eksakte grafiese kurwe nie verkry kan word nie. Daar is te veel bykomende faktore wat die tydsduur van benutting op verskillende plantspesies beïnvloed

(Pellew, 1984; Tuomi et al., 1984; McKey et al., 1978 en Cooper et al., 1988). *Dit is waarom twee plantspesies met dieselfde boom-kroonoppervlak en dieselfde tannienkonsentrasie-drumpelwaarde nie vir dieselfde tydsduur deur dieselfde kameelperd benut word nie.*

In 'n driedimensionele voorstelling van die verhouding tussen benuttingstydsduur van kameelperde, tannienkonsentrasie en boomkroonoppervlak (Figuur 86), kan gesien word dat kameelperdbenuttingstyd wel verkort namate tannienkonsentrasie toeneem en die kroonoppervlak van die boom kleiner word.

Die plantspesies *Croton megalobotrys*, *Trichelia emetica* en *Cassia abbreviata* is nie tydens die studie deur kameelperde benut nie. Dié spesies, waarvan twee immergroen bome was, is nie eens in die uitermate droë seisoen van 1986 benut nie. *Croton megalobotrys* behoort tot die plantorde **EUPHORBIACEAE**, 'n orde wat bekend is vir planttoksiene. Dit kan 'n rede wees waarom dié plante nie benut word nie. Al drie genoemde spesies het tydens tannienekstrahering liggeel kristalle gelewer teenoor die rooibruin kristalle van die ander spesies. Dit is dus moontlik dat dié spesies nie-tannien fenole (ander toksiese sekondêre flavonoïede met betreklik groot molekulêre-struktuurkonfigurasies, byvoorbeeld glikosiede) kon bevat, wat fisiologies toksies vir die dier is.



FIGUUR 86: Driedimensionele uitbeelding van gemiddelde boomkroonoppervlak binne bereik van kameelperde en gemiddelde tannienkonsentrasie-drumpelwaarde (% DGTK); teenoor die gemiddelde kameelperd-benuttingstyd vir elke onderskeie boomspesie.

-----ooOoo-----

5 . 2 . 2 *A c a c i a n i g r e s c e n s* - T A N N I E N -
W A A R D E S R E L A T I E F T O T B O O M -
V O L U M E E N K L I M A A T F A K T O R E

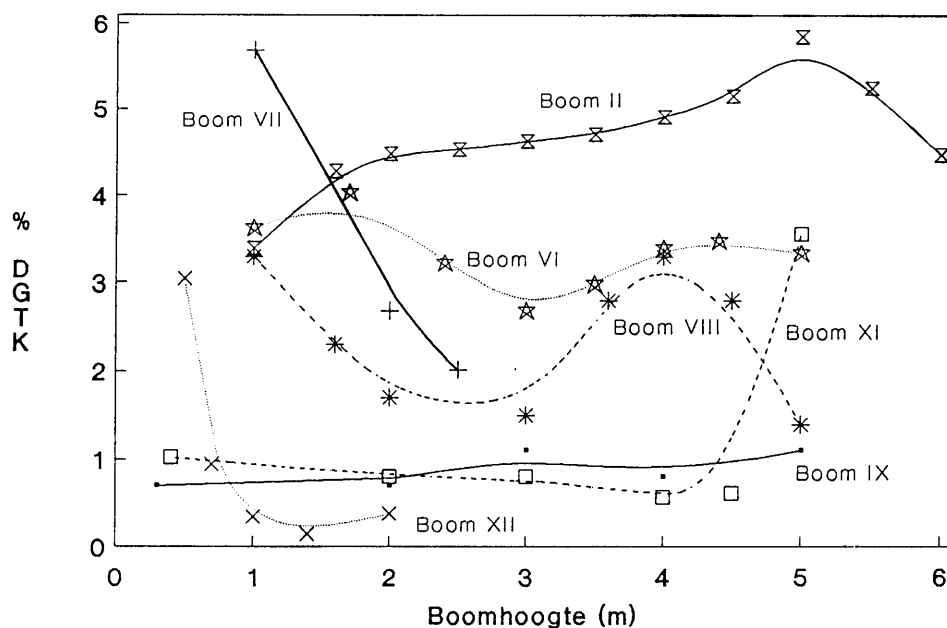
Tannienkonsentrasie (% DGTK) kom nie eenvormig binne die volume van 'n boom of plant voor nie. Die waardes varieer volgens **vlakke** binne die boom. Deur 110 tannienanalises op verskillende posisies binne 12 *Acacia nigrescens*-bome, kon die **tannienkonsentrasievlakke** vir dié boomspesie bepaal word. Ter wille van eenvormigheid is alle monsters tussen 10:00 en 12:00 by ongeveer identiese klimaattoestande versamel. Die gemonsterde bome is vooraf vir 48 uur bewaak teen enige vorm van ruminantbenutting.

Vertikaal, met toenemende boomhoogte, langs die **binnekroonoppervlak** (die blare naaste aan die hoofstam) kon geen duidelike variasie in tannienkonsentrasie gevind word nie (Figuur 87a).

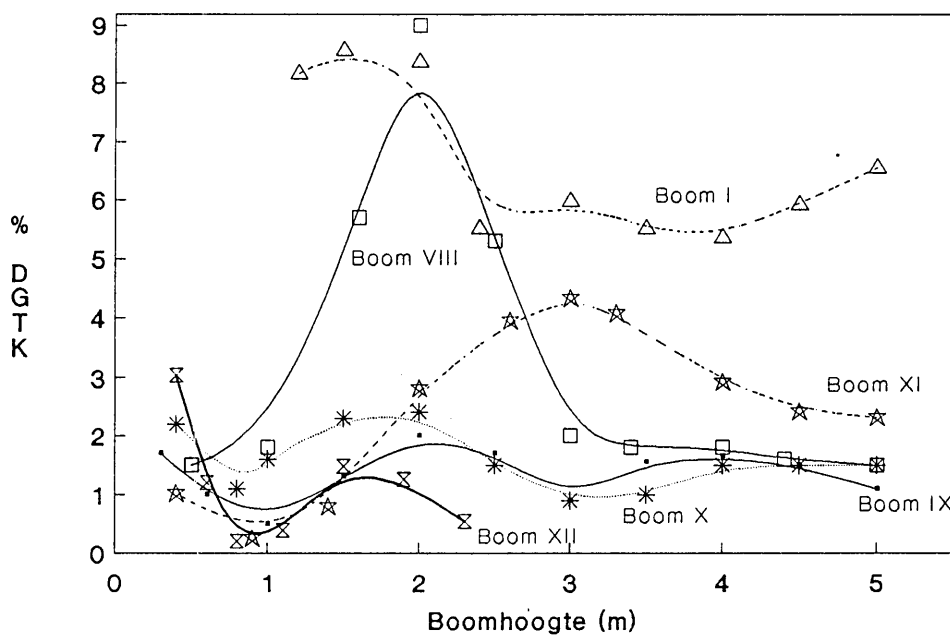
Langs die kurwe van die **buitekroonoppervlak** (die buite-omtrek van die kroon) van die boom is vier sones van verskillende tannienkonsentrasies onderskei (Figuur 87b). 'n Afname van 27,4 % van die gemiddelde konsentrasie is verkry vanaf die laagste blaarbedekking (\bar{x} 2,99 % DGTK)* naaste aan grondvlak, tot en met die kroonbedekking 1,0 m bo grondvlak (\bar{x} 2,17 % DGTK).

Vanaf 1,0 m tot en met 2,0 m bo grondvlak (\bar{x} 4,53 % DGTK) is 'n toename van 108,8 % van die gemiddelde konsentrasie van die buitekroonoppervlak gevind. Dit gee 'n 51,5 % toename vanaf die laagste kroonbedekking naaste aan grondvlak tot en met 2,0 m-

* (\bar{x} % DGTK) - Die gemiddelde tannienkonsentrasiewaarde soos bepaal deur middel van verskeie blaarweefsel-tannienanalises vanaf 12 verskillende *Acacia nigrescens*-bome.



A



B

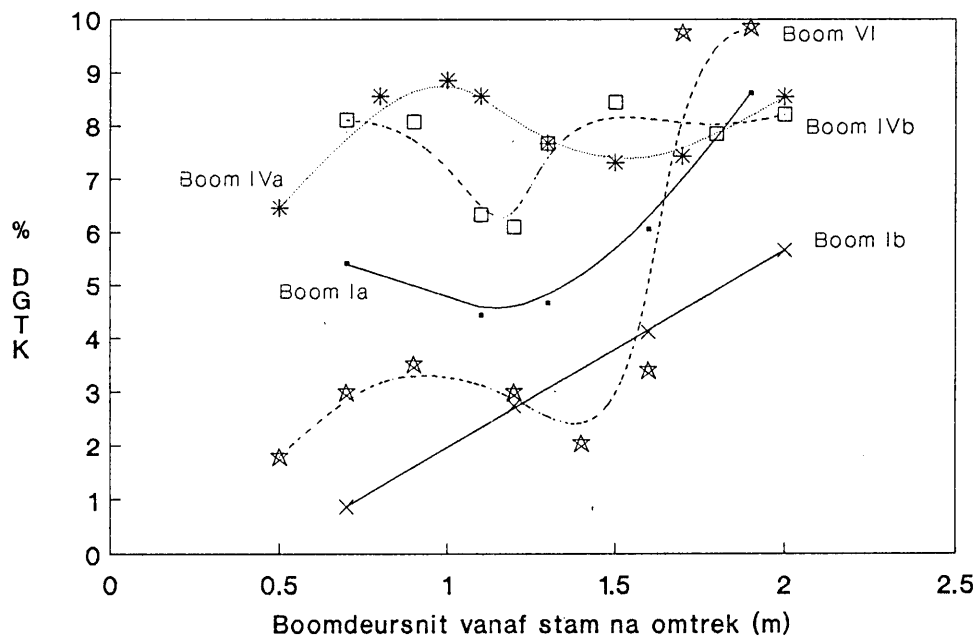
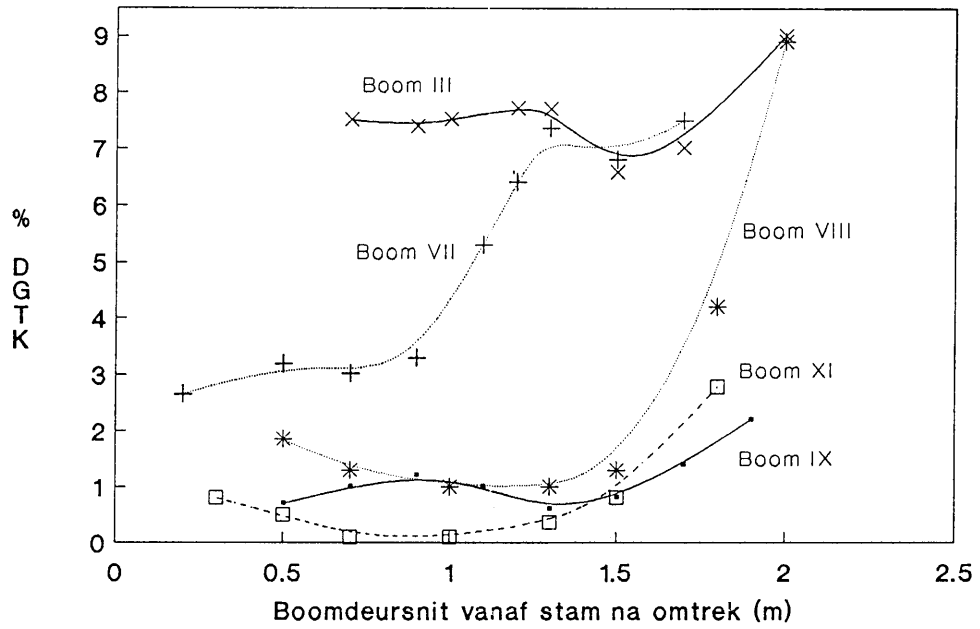
FIGUUR 87a/b: Variasie van tannienkonsentrasie (% DGTK) binne die volume van 'n *Acacia nigrescens*-boom soos bepaal vir 12 verskillende bome. **A** - bepaal langs die binnekroonoppervlak naaste aan hoofstam, met toenemende boomhoogte; **B** - bepaal langs die buite (omtrek)-kroonoppervlak met toenemende boomhoogte.

hoogte. Vanaf die 2,0 m-hoogte na die hoogste punt van die kroon van die boom (\bar{x} 2,26 % DGTK) het die gemiddelde tannienkonsentrasie van die buitekroonoppervlak met 50,1 % afgeneem. Dit gee 'n 24,4 % afname vanaf die laagste kroonbedekking se gemiddelde tannienkonsentrasie tot en met dié van die hoogste kroonbedekking. Die tannienkonsentrasie van die blare op die buite-omtrek van *Acacia nigrescens* kan dus in die volgende vier sones verdeel word:

- Sone 1** - laagste kroonbedekking aan grondvlak met betreklik hoë tannienkonsentrasie wat afneem na;
- Sone 2** - kroonbedekking op ongeveer 1,0 m bo grondvlak met minimum konsentrasie, wat weer toeneem na;
- Sone 3** - kroonbedekking op ongeveer 1,5 tot 2,0 m bo grondvlak met maksimum konsentrasie, wat afneem na;
- Sone 4** - kroonbedekking op die hoogste punt van die kroon van die boom met relatief lae konsentrasie.

In 'n horisontale vlak, vanaf die hoofstam (binnekroonoppervlak) na die buitekroonoppervlak, op 2,0 m-hoogte binne dieselfde boom, is ook vier tannienkonsentrasiesones onderskei (Figuur 88). Die konsentrasie is die laagste by die binnekroonoppervlak (\approx 0,25 m vanaf die hoofstam): gemiddeld 3,46 % DGTK, **Sone A**. Vanaf Sone A na **Sone B** (\bar{x} 4,54 % DGTK; \approx 0,8 m vanaf die hoofstam), het dit met 31,2 % DGTK toegeneem. Vanaf Sone B na **Sone C** (\bar{x} 3,58 % DGTK; \approx 1,3 m vanaf die hoofstam), het dit met 21,1 % afgeneem. Dit is 'n 3,5 %-toename vanaf Sone A na Sone C. Vanaf Sone C na **Sone D** (\bar{x} 7,12 % DGTK; op die buitekroonoppervlak), het die konsentrasie met 98,9 % toegeneem. Die totale toename vanaf die binnekroonoppervlak (Sone A) tot en met die buitekroonoppervlak (Sone D) was 105,8 % van die gemiddeld.

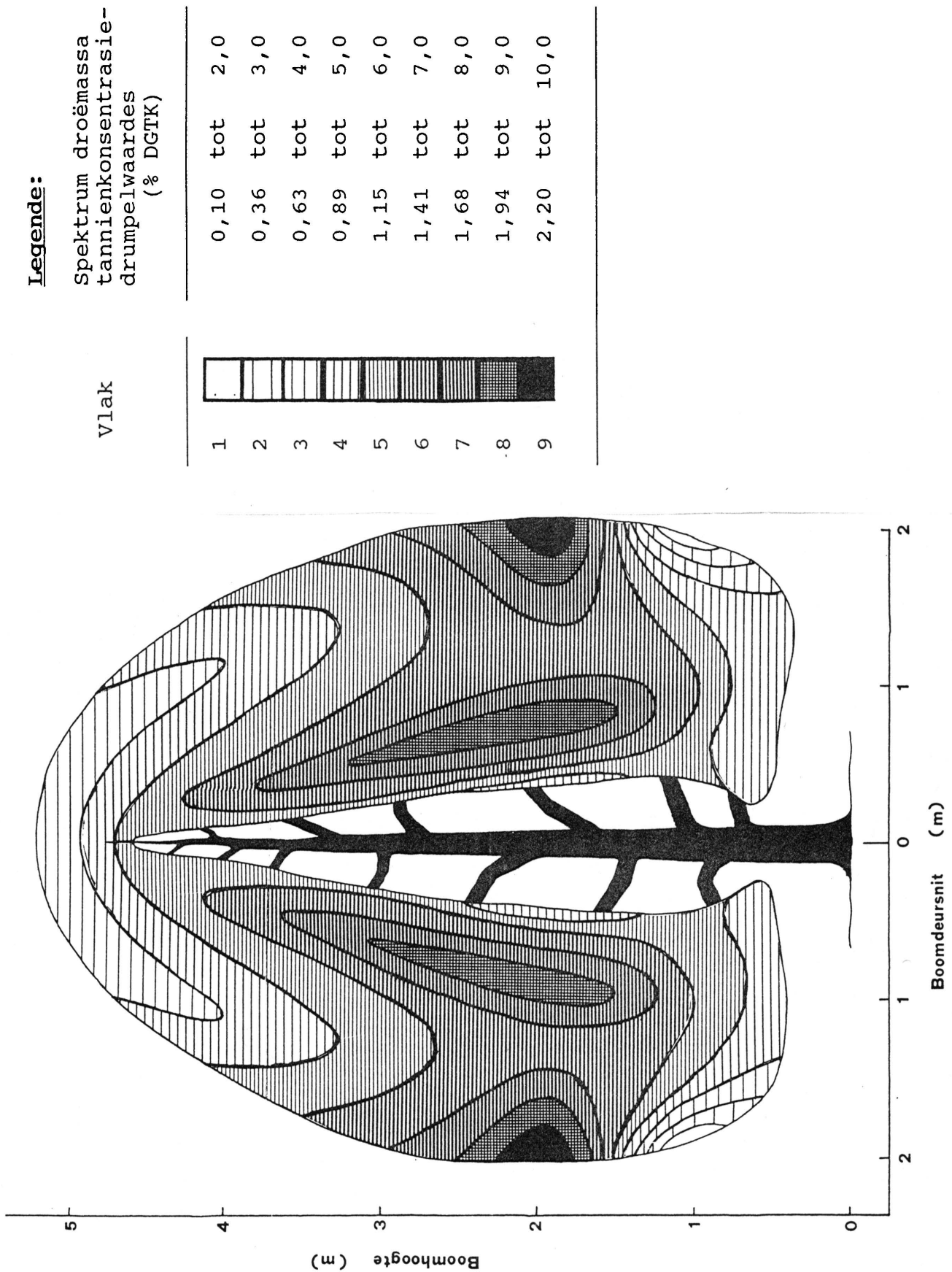
By kombinerings van bogenoemde waardes (Figuur 87 tot 88) kan die



FIGUUR 88: Variasie van tannienkonsentrasie (% DGTK) binne die volume van 'n *Acacia nigrescens*-boom soos bepaal in 'n horisontale vlak (2,0 m-hoogte) van binne na buite van die kroon vir 10 individuele bome.

normale verspreiding van tannienkonsentrasie volgens **nege** verskillende **vlakke** binne die volume van 'n *Acacia nigrescens*-boom voorgestel word. Figuur 90 gee 'n voorstelling van die verspreidingsvoorkoms van die nege bepaalde **tannienkonsentrasievlakke** binne die gemiddelde grootte *Acacia nigrescens*-boom. Die voorgestelde boom moes vir ten minste 48 uur geen fisiese versteuring ondergaan het nie. Die aanname is gemaak dat lugtemperatuur, relatiewe lughumiditeit en die mate van sonligbestraling, onveranderlikes was wat eweredig rondom en deur die volume van die boom voorgekom het. Aangesien so 'n statiese voorkoms van gemelde veranderlikes nie in die natuur verkry kan word nie, sal die **voorkomslyne** van die **nege tannienkonsentrasievlakke** nie so simmetries soos voorgestel in Figuur 89, in die natuur voorkom nie. Die voorgestelde tannienkonsentrasie-voorkomslyne van die nege verskillende vlakke word voortdurend binne die boom vervorm en verbuig. Dit kan die **vervloeiing** van die voorkomslyne genoem word. Die nege vlakke vloei rond binne die volume van die boom. Vanuit die tannienanalise-data blyk dit dat, hoewel vervloeiing plaasvind, die tannienkonsentrasievlakke deurentyd die opeenvolgende volgorde, soos voorgestel in Figuur 89, sal handhaaf. Die vlakke kan nie oor mekaar spring nie, maar slegs binne mekaar rondvloei.

Tannienkonsentrasies word vir elk van die genoemde nege vlakke as 'n **spektrum** van waardes aangegee en nie as enkele eksakte waardes nie (Figuur 89). Geen twee bome besit identiese tannienkonsentrasies of -drumpelwaardes nie aangesien elke boom 'n eie mate van fisiese en/of chemiese versteuring ondergaan. Dit kan (1) mikrobiële patogene versteuring, (2) herbivore insekversteuring, (3) blaarvretersoogdier-versteuring of (4) mikro sowel as makro omgewings- en klimatologiese versteuring wees. Elke boom het ook



FIGUUR 89: Lengtedeurnitprofiel van 'n *Acacia nigrescens*-boom om die variasie in tannienkonsentrasievlakke van die blare binne die volume van die kroon van die boom te toon. Waardes is afkomstig van 110 analyse-monsters versamel binne 12 verskillende *Acacia nigrescens*-bome.

het ook sy eie struktuur. Elke individuele boom het dus sy eie tannienkonsentrasie vir elk van die nege **waardevlakke**, maar die waardes handhaaf steeds die toenemende volgorde; Vlak 1 tot en met 9 (Figuur 89).

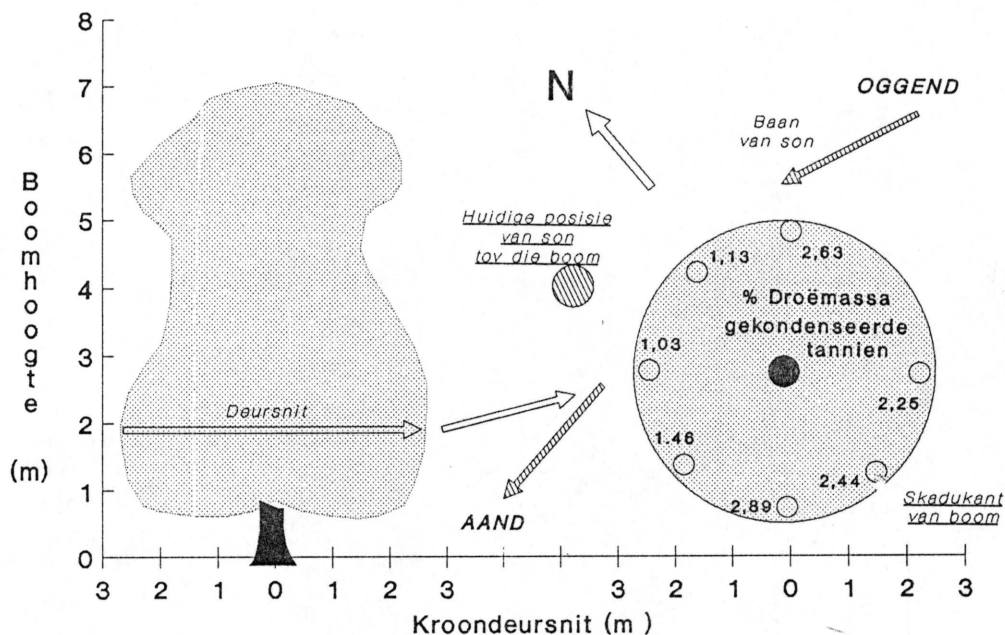
Die moontlikheid word aanvaar dat kleiner boompies en/of struike minder as nege waardevlakke mag hê en groter bome meer as nege vlakke. Dit is moontlik dat die voorgestelde vlakke van een plantspesie kan verskil van dié van 'n ander spesie namate die tipe en mate van versteuring en morfologiese en strukturele voorkoms van verskillende plante verskil. Dit behoort ook te verskil vir bome van dieselfde spesie wat in verskillende landstreke voorkom en wat onder verskillende beweidingsdruk verkeer. Tannienkonsentrasies van die **vlakke** verander ook met fenologiese verandering binne 'n individuele boom of struik (Hoofstuk 5.2.3).

Sonligbestraling en hitte-inkrement oefen 'n groot invloed uit op die **vervloeiing** van die tannienkonsentrasievlakke asook op die verandering van tannienkonsentrasie binne die vlakke. Direkte sonligbestraling en gevolglike verhoging van lugtemperatuur veroorsaak 'n afname in tannienbiosintese en 'n verlaging in tannienkonsentrasie. Die effek van blaaroppervlaktemperatuur of interne blaartemperatuur op tannienbiosintese is nie getoets nie. Tannien behoort beter korrelasies met biosintese-aktiwiteit te lewer as met lugtemperatuur. Monsterneming van twee natuurlike *Acacia nigrescens*-bome en 'n *Ziziphus mucronata*-boom toon laer tannienkonsentrasie binne dieselfde boom (op die buitekroonoppervlak; 2,0 tot 2,5 m bo grondvlak) by direkte sonlig (noordwestelike front van boom; lugtemperatuur 32 tot 41 °C) as by die skadukant van die boom (suidoostelike front; lugtemperatuur 23 tot 28 °C; Figuur 90:

(sonstrale val in vanuit 'n noordwestelike rigting)

Boomfront	Tannienkonsentrasie (% DGTK)		
	<i>Acacia nigrescens</i>		<i>Ziziphus mucronata</i>
	1	2	
Noord	1,55	2,63	0,06
Noord-Wes		1,13	0,04
Wes	2,86	1,03	0,06
Suid-Wes		1,46	0,10
Suid	4,01	2,89	0,09
Suid-Oos		2,44	0,07
Oos	6,03	2,25	
Noord-Oos			0,06

Illustrasie van *Acacia nigrescens* (boom 2):



Alle monsters is eenvormig op dieselfde tydstop van die dag versamel; *Aca nig* 1 - 14:30, *Aca nig* 2 - 16:10 en *Ziz muc* - 14:30.

FIGUUR 90: Droëmassa gekondenseerde tannienkonsentrasie in horisontale vlak, 2,0 tot 2,5 m bo grondoppervlak, op die buitekroonotrek van twee *Acacia nigrescens*-bome en 'n *Ziziphus mucronata*-boom om tannienverskille ten opsigte van die skadu- en sonkant van die boom, op dieselfde tydstop, te illustreer.

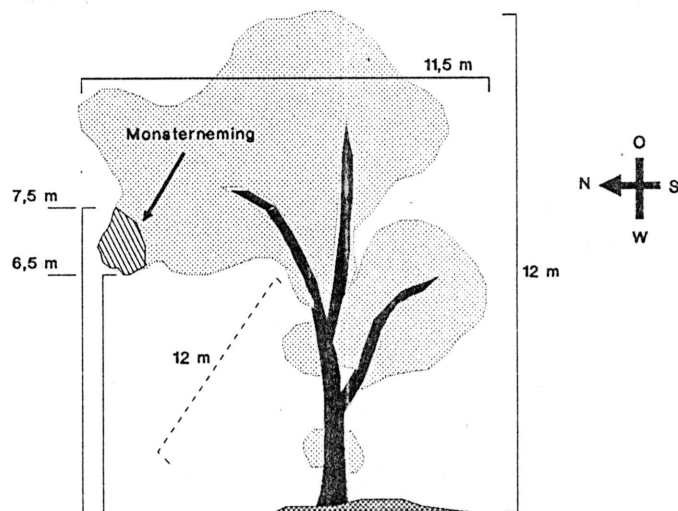
'n Tendens van tannienkonsentrasie-afname met lugtemperatuurtoename is gevind met 'n *Acacia nigrescens*-boom wat periodiek oor 6 dae aaneenlopend gemonster is (Tabel 29). Soos beskryf in Hoofstuk 1.5 en 1.7 speel etileensintese, wat self deur talle omgewingsfaktore beïnvloed word, 'n rol in tannienbiosintese. Etileensintese-aktiwiteit is direk eweredig aan temperatuur (Hoofstuk 1.5). Met toename in temperatuur neem etileensintese-aktiwiteit af en gevolglik ook die stimulering van tannienproduksie tydens tannienbiosintese. Etileensintese staak by temperature hoër as 35 °C en dus word minimum tannienkonsentrasies by dié temperature verwag. Dit is nog nie bekend tot watter kwantitatiewe mate etileen tannienbiosintese kan bevorder nie. Volgens Cresswell et al. (1982) neem fotosintese-aktiwiteit ook af met toenemende temperatuur bo 20 °C (Figuur 92). Daar kan baie gespekuleer word aangaande watter faktor (etileensintese-aktiwiteit of fotosintese-aktiwiteit) die mees bepalende is ten opsigte van tannienbiosintese-aktiwiteit met temperatuurverhoging.

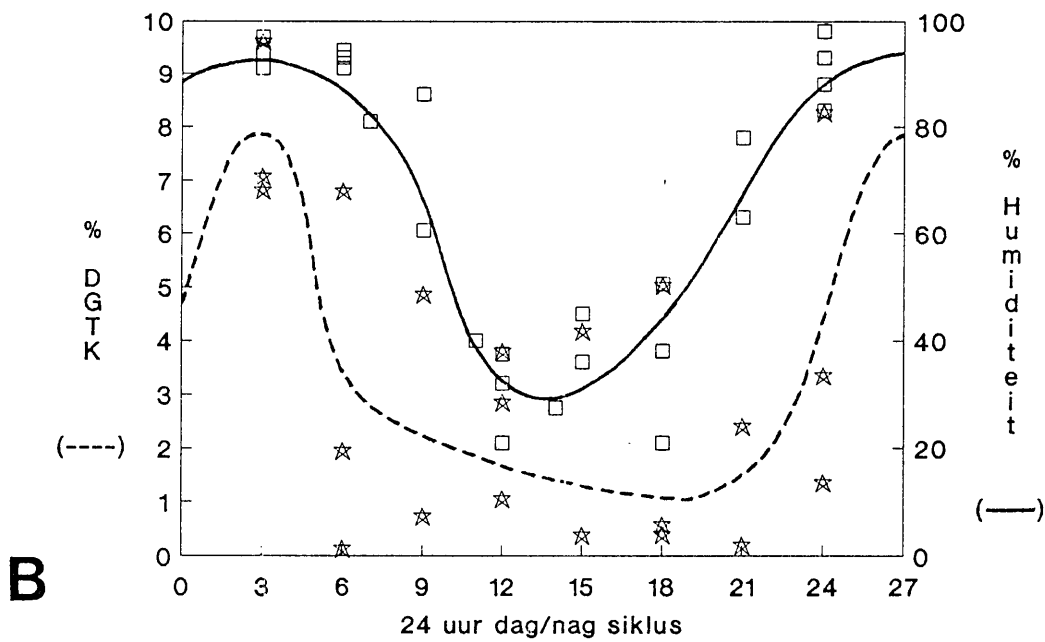
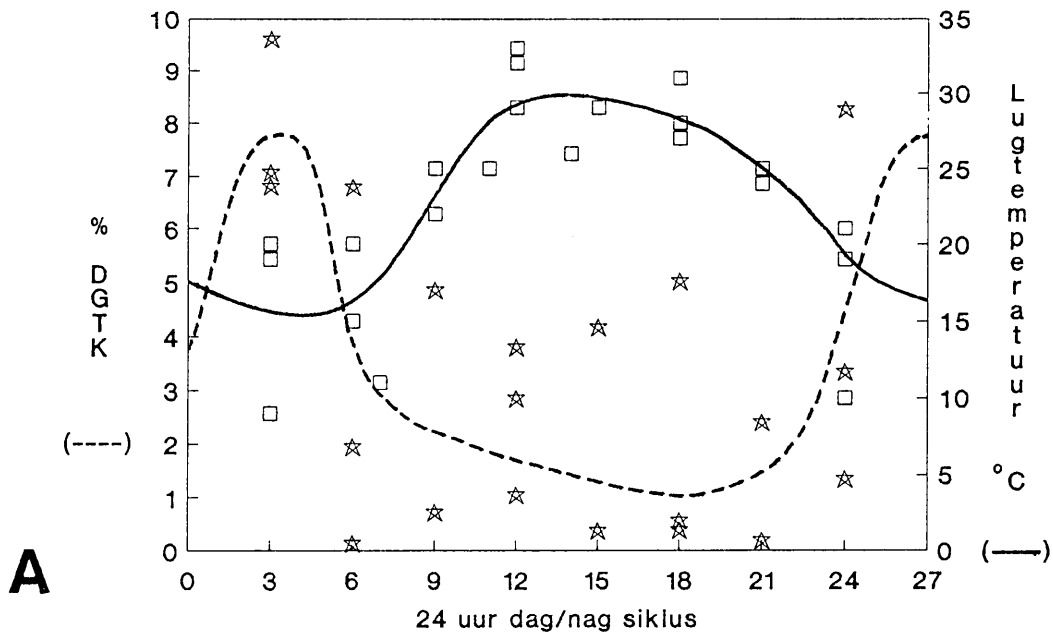
Beide lugtemperatuur en relatiewe lughumiditeit volg 'n ooreenstemmende (maar omgekeerde) **sikliese ossillasie** oor 'n 24 uur-dag/nag siklus (Figuur 91). Tannienkonsentrasie volg dieselfde ossillasiekurwe binne boomblare. Buiten die invloede reeds bespreek, fluktueer die waardes van tannienkonsentrasievlakke dus ook met dag/nag-verandering, ongeag fisiese versteuring van die boom. Tannienkonsentrasievlakke soos voorgestel in Figuur 89 volg dus dieselfde sikliese ossillasie soos bepaal in Figuur 91. Die hoogste tannienkonsentrasies word verkry tussen 01:00 en 06:00 en daal dan tot 'n minimum tussen 15:00 en 21:00 om weer te styg na die volgende maksimum. Die stygende fase van die ossillasie is langer (17 uur) as die dalende fase (7 uur). Namate

TABEL 29: Verandering in droëmassa gekondenseerde tannienkonsentrasiewaardes (% DGT) van homogene blaarmonsters van 'n *Acacia nigrescens*-boom oor 'n periode van 6 dae; met inagneming van heersende lugtemperatuur (T °C) en relatiewe lughumiditeit (H %).

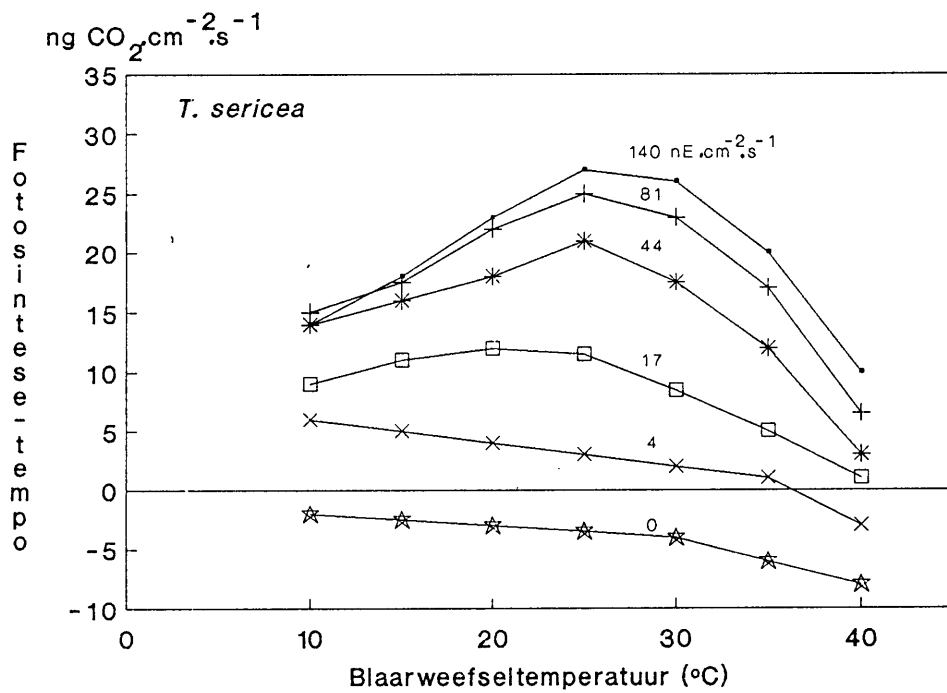
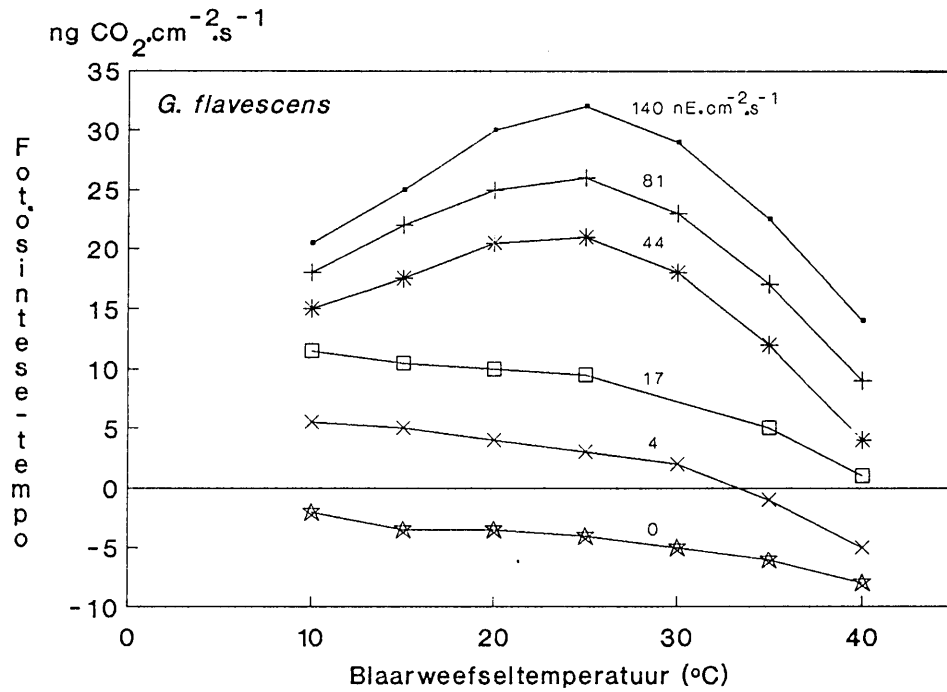
Tyd	Dag 1			Dag 2			Dag 3			Dag 4			Dag 5			Dag 6		
	% DGT	T	H	% DGT	T	H	% DGT	T	H	% DGT	T	H	% DGT	T	H	% DGT	T	H
03:00			9,6	20	94			7,1	19	92
06:00			1,9	15	91	0,1	20	93			6,8	20	94		
09:00			0,7	22	86			4,9	25	61		
12:00			2,8	32	21			3,8	29	38			1,0	33	35
15:00			0,4	29	45			4,2	29	36		
18:00	0,6	28	38	0,4	31	21			5,0	27	50		
21:00			0,2	25	63			2,4	24	78		
24:00	3,3	19	87			1,3	19	98	8,3	21	93		

Struktuurgrootte van die gemonsterde boom was as volg:





FIGUUR 91: Grafiese voorstelling van die 24 uur dag/nag-**ossilla-**
siekurve van tannienwaardes binne 'n *Acacia nigres-*
cens-boom (---★---). Verwantskap tussen tannienkonsen-
trasie (% DGTK) met lugtemperatuur (**A**), en relatiewe
humiditeit (**B**), binne die ossillasiekurve. Waarde-
uiteensetting in Tabel 29.



FIGUUR 92: Die verhouding tussen inwendige blaartemperatuur en netto fotosintese-tempo van jong *Grewia flavescens* en *Terminalia sericea*-bome onder gekontroleerde laboratoriumtoestande. Cresswell et al. (1982).

dag/nag-lengte deur die jaar verander, behoort hierdie ossillasies dieselfde verandering te toon.

Volgens die resultate in hierdie hoofstuk is dit moontlik om deur middel van 'n aantal monsters vanaf 'n boom of struik, 'n **verwagte tannienkonsentrasie-drumpelwaarde-kurwe** vir die betrokke plant op te stel. Figuur 89 en 91 moet as handleiding gebruik word vir die opstel van sodanige kurwes. Eers nadat so 'n verwagte normale kurwe verkry is, kan die invloed van fisiese versteuring soos blaarvreterbenutting op die boom tot 'n mate bepaal word. Sien Figuur 93 tot 98 (p. 247 tot 250) vir toepaslike voorbeelde. Slegs **tendense** van invloede kan bepaal of voorgestel word aangesien 'n volledige reeks monsters nie van een boom versamel kan word nie. Monsterneming op sigself is fisiese versteuring van die boom wat verhoogde tanniensintese-aktiwiteit veroorsaak. Eksakte tannienkonsentrasiewaardes kan geensins, met die huidige beskikbare kennis vir monsterneming in natuurlike toestande, as absoluut korrek aanvaar word nie.

⊗ ⊗ ⊗ ⊗ ⊗ ⊗ ⊗ ⊗ ⊗ ---ooOoo--- ⊗ ⊗ ⊗ ⊗ ⊗ ⊗ ⊗ ⊗

5 . 2 . 3 D I E I N V L O E D V A N F E N O L O G I E
 E N M O N S T E R B E R G I N G O P T A N -
 N I E N W A A R D E S

Gekondenseerde tannienkonsentrasie verander met fenologiese verandering van houtagtige plantspesies. **Nuwe groei en bot** van *Acacia nigrescens*-bome het hoër tannienkonsentrasies gehad as **volwasse ou-blare** (Tabel 30). Die tannienkonsentrasies van *Acacia nigrescens*-bot was ongeveer dubbeld dié van volwasse ou-blare (Tabel 30).

By *Acacia nigrescens*-bome word bot voorafgegaan deur die fenofase rooibot. Die eerste 7 dae nadat die eerste vegetatiewe weefsel vanuit die blaarokselknoppe te voorskyn gekom het, word die weefsel as **rooibot** geklassifiseer. Die weefsel het 'n helder wynrooi kleur, vandaar die benaming rooibot. Vanaf 8 tot 30 dae-ouderdom is die blaarweefsel as **bot** geklassifiseer en ouer as 30 dae as **volwasse ou-blare**. Rooibot en bot het hoër tannienkonsentrasie-drumpelwaardes (\bar{x} 3,20 % DGTK; $n = 47$) as volwasse ou-blare (\bar{x} 1,39 % DGTK; $n = 54$, Tabel 30). Die bot van 'n aantal ander plantspesies het ook hoër tannienkonsentrasies gehad as volwasse blare.

Verandering van tannienkonsentrasie ten opsigte van fenologiese verandering hou waarskynlik verband met fotosintese-aktiwiteit (Bunce, 1989). In **bot** kom hoë kwalitatiewe fotosintese-aktiwiteit voor weens die hoë meristematische selaktiwiteit van die groeipunte. Terselfdertyd kom 'n laer kwantiteit van fotosintese voor as gevolg van die kleiner oppervlak en volume van die nuwe blaarweefsel. **Volwasse ou-blare** beskik oor 'n groot kwantiteit van fotosintese maar die kwaliteit van fotosintese-aktiwiteit het

TABEL 30: Vergelyking van gemiddelde drumpelwaardes van gekondenseerde tannienkonsentrasie op 'n droëmassa basis (% DGTK), van verskillende fenotipes van 'n aantal houtagtige plantspesies; soos bepaal op 2,0 m-hoogte aan die buitekroonoppervlakte van die plante.

Spesie	Volwasse ou-blare		Bot		Peule				Blomme	
	% DGTK	n	% DGTK	n	(groen)		(droog)		% DGTK	n
					% DGTK	n	% DGTK	n		
<i>Aca nig</i>	1,39	54	3,20	47			0,70	2	1,35	6
<i>Aca tor</i>	1,01	7	1,89	7	0,03	1	0,78	1		
<i>Dic cin</i>	1,64	3	3,63	8			4,44	1		
<i>Ter pru</i>	4,87	7	14,16	4			10,32	1		
<i>Com her</i>	9,73	7	16,34	4			5,44	1		
<i>Aca nil</i>	12,94	6	21,01	4						
<i>Com zey</i>	0,81	1	4,80	5						
<i>Aca wel</i>	2,32	11							2,59	2

afgeneem omdat feitlik geen meristematische aktiwiteit meer plaasvind nie. Die blaarweefsel selle het verouder en baie van hul aktiwiteit verloor. Volgens die prosesse van fotosintese (Hoofstuk 1.4 en BYLAAG 2), is tannienbiosintese direk afhanklik van fotosintese. Dus, hoe hoër die kwaliteit van fotosintese-aktiwiteit en hoe groter die kwantiteit, hoe meer tannien behoort gesintetiseer te word.

Geen beduidende tendens van verskil is gevind tussen tannienanalises gedoen op volwasse ou-blare, droë peule, groen peule en blomme nie (Tabel 30).

Droë, ryp peule (met saad) wat vir twee maande in papiersakke geberg is (nadat dit van die boom afgesnoer/afgewerp is), het 'n toename in tannienkonsentrasie getoon (Tabel 31). Monsters van *Acacia tortilis*, *Dichrostachys cinerea* en *Terminalia prunioides*

peule is onderskeidelik geanaliseer. Peule is vanaf verskeie bome van die betrokke spesies versamel en gesamentlik (volgens spesie) fyngemaal. Twee gram van die poeier is onderskeidelik vir analisering gebruik. 'n Gemiddelde toename van 144 % van die tannienkonsentrasiewaarde ten tyde van afsnoering van die peule is gevind na twee maande van berging van die monsters (Tabel 31). Tannien kon nie tydens berging gesintetiseer word nie aangesien biologiese-aktiwiteit gestaak word as die plantselle doodgaan. By afsnoering was die peule reeds droog en dood. Hagerman (1988) het dieselfde gevind met boomblare van *Quercus macrocarpa* ("burr oak"), *Acer sacharum* ("sugar maple") en *Carya ovata* ("shagbark hickory"). Sy beweer dat die veranderde tannienwaardes die gevolg is van 'n verandering van ekstraheerbaarheid van tannien vanuit die plantweefsel.

Nege uit sestien blaarmonsters wat in lugdigte plastieksakkies by minimum beligting en koel kamertemperatuur geberg is, het 'n afname in tannienkonsentrasie getoon (Tabel 32). Die vars blaarmonsters is na 1 week van berging vir 48 uur by 60 °C ge-oond-droog, fyngemaal en weer verder geberg. 'n Afname van 12,3 tot

TABEL 31: Gekondenseerde tannienkonsentrasies (% DGTK) van droë peule ten tyde van afsnoering deur die boom, en na twee maande van berging in geperforeerde papier-sakkies.

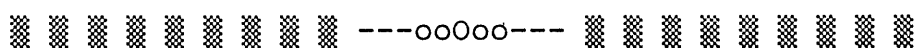
Spesie	% DGTK direk na afsnoering	% DGTK na 2 maande van berging	% Toename
<i>Aca tor</i>	0,78	2,52	223
<i>Dic cin</i>	4,44	9,36	111
<i>Ter pru</i>	10,32	20,40	98
		Gemiddelde % toename	= 144

TABEL 32: Droëmassa gekondenseerde tannienkonsentrasies (% DGTK) van vars versamelde en in-plastieksak-gebergde blaarmonsters.

Spesie	% DGTK Vars- monster	% DGTK Gebergde monster	% Afname/ toename (-) (+)	Bergings- tyd	Fenotipe
<i>Aca nig</i>	9,53	6,16	35,4	5 mnde	bot
	7,50	1,63	78,3	5 mnde	bot
	2,22	0,04	98,2	5 mnde	rooibot
<i>Aca tor</i>	5,94	3,98	33,0	5 mnde	bot
	4,40	1,80	59,1	5 mnde	ou-blare
	0,82	4,82	487,8	2 mnde	ou-blare
<i>Aca wel</i>	2,82	3,12	9,6	2 mnde	ou-blare
<i>Com imb</i>	0,10	1,56	1460,0	5 mnde	ou-blare
	0,08	0,24	200,0	2 mnde	ou-blare
	0,10	2,76	2660,0	1 mnd	ou-blare
<i>Ter pru</i>	3,04	7,44	144,7	5 mnde	ou-blare
<i>Com her</i>	34,19	30,00	12,3	5 mnde	bot
	25,44	21,96	13,7	5 mnde	groen- peule
<i>Aca rob</i>	0,28	2,72	871,4	5 mnde	ou-blare
<i>Aca exu</i>	10,16	5,62	44,7	5 mnde	ou-blare
<i>Pel afr</i>	15,08	10,02	33,6	5 mnde	ou-blare

98,2 % van die aanvanklike tannienkonsentrasies is oor 1 tot 5 maande van berging gevind. Agt monsters het 'n toename van 9,6 tot 2660,0 % getoon.

Hieruit volg dat **tannienmolekule** en die **ekstraheerbaarheid** van plantweefsel **hoogs onstabiel is tydens berging**. Dit word aanbeveel dat tannienanalises verkieslik op vars versamelde monsters uitgevoer word (direk na monsterneming). Vir wildvoedingstudies is dit essensiëel om 'n weergawe te verkry van die chemiese samestelling van die dieet **soos wat ervaar word deur die dier**, en dus kan slegs die tannienwaardes wat verkry word vanaf analisering van **vars** blaarmonsters aanvaar word.



5 . 2 . 4 E F F E K V A N K A M E E L P E R D B E N U T -
 T I N G O P T A N N I E N W A A R D E S V A N
 A c a c i a n i g r e s c e n s - B L A R E

Boomblare reageer op enige vorm van fisiese versteuring, waaronder blaar- en stingelbeskadiging tydens benutting deur blaarvreters. Hoewel daar nog onsekerheid bestaan oor die meganisme van **responsreaksie**, blyk dit of etileengas (C_2H_4) die kernkomponent van die respons uitmaak. Sien voorstelling van moontlike meganisme in Hoofstuk 1.7. Duidelike bewys van die betrokkenheid van etileengas by die responsreaksie, is onlangs deur Hay (1991)* gevind. Etileen speel 'n groot rol in die tannienbiosintese-proses in lewende vegetatiewe plantweefsel (Hoofstuk 1.4, 1.5 en 1.7). Weens die kompleksiteit van die tannienbiosintese-proses (Hoofstuk 1.4) word verwag dat enige responsreaksie van tannienproduksie, as gevolg van fisiese weefselversteuring, 'n stadige reaksie sou wees. Toetsing van kameelperdbenutting op *Acacia nigrescens*-bome het getoon dat sodanige reaksie binne enkele minute (tot so gou as 2,0 min) kan intree. Dit is waarom blaarmonsters vir tannienanalises met groot versigtigheid versamel moet word en binne 2,0 min na versameling gefikseer moet word.

'n Studie van die tannienvoorkoms in *Acacia nigrescens*-bome (word periodiek deur kameelperde, koedoes en rooibokke benut) het drie opeenvolgende responsreaksies getoon op fisiese versteuring/benutting van die boomblare en stingeleindpunte Figuur 93 tot 98, p. 247 tot 250.

* Mnr L. Hay, Phd. Proefskrif, Dept. Biologiesewetenskap aan die Mediese Universiteit van Suid-Afrika (MEDUNSA), Suid-Afrika.

Ses individuele *Acacia nigrescens*-bome wat elk vir 'n aantal minute deur 'n kameelperd benut is, is onmiddellik na benutting en tot en met ongeveer 100 uur na afloop van die benutting, periodiek gemonster. Die bome is deurentyd beskerm teen verdere blaarvreterbenutting. Die monsters is so spoedig moontlik ná versameling vir tannien geanaliseer. Die eerste twee monsters na benutting, is versamel vanaf die beskadigde blare. Verdere opvolgmonsters is almal versamel van die onbeskadigde blare direk aangrensend aan die benutte/beskadigde blare. Vir bepaling van die aanvangstannienkonsentrasie-drumpelwaarde van elke boom, is 'n reeks ewekansige monsters van direk aangrensende bome (soortgelyk as die benutte boom), op dieselfde posisie in die boom as wat die benutting plaasgevind het, versamel en geanaliseer. Lugtemperatuur en relatiewe lughumiditeit is ten tyde van elke monsterneming gemeet. 'n **Verwagte normale tannienkonsentrasie-ossillasiekurve** is vir die betrokke boom saamgestel. Dit is gedoen deur die aanvangstannienkonsentrasie (vir die spesifieke tydstep van die dag) te inkorporeer by die ossillasiekurve van Figuur 91 (p. 237). Ten opsigte hiervan kon die res van die **verwagte** ossillasiekurve realisties bepaal word. Ses sulke eksperimentele reekse is uitgevoer (Figuur 93 tot 98) en die tendens van reaksie van die bome was as volg:

EERSTE RESPONSREAKSIE: ONMIDDELLIKE RESPONS;

Binne 2 tot 10 min nadat die kameelperdbenutting begin het, het die tannienkonsentrasie van die direk naasliggende onbeskadigde blare verhoog. Volgens die tendense in Figuur 93 tot 98 het die tannienkonsentrasie met tussen 0,8 en 2,0 % van die droë-massa.cm⁻³ van die blaar verhoog. Dit is 'n toename van 20 tot

70 % van die tannienkonsentrasie-drumpelwaarde voor versteuring. Maksimum tannienkonsentrasie is bereik 6 tot 25 min na aanvang van versteuring. Die **onmiddellike responsreaksie** het vir 3 tot 12 min (**responsietyd**) geduur. Tydsduur van kameelperdbenutting (fisiese versteuring) het gewissel van 2 tot 7 min vir die ses eksperimente. Sien ook bespreking, Hoofstuk 6.

TWEEDE RESPONSREAKSIE: VERTRAAGDE RESPONS;

Dit tree in in respons op **fisiese** blaarweefselbeskadiging. Die mate van aktiwiteit van reaksie en die opvolgende vermoë van herstel van die plant na afloop van die reaksie, bepaal hoe intensief 'n spesifieke veldtipe benut kan word sonder verlies van dierkondisie. Dit oefen 'n invloed uit op drakragbepaling van spesifieke veldtipes onder spesifieke omgewingsomstandighede.

Tydens kameelperdbenutting van *Acacia nigrescens*-bome (Figuur 93 tot 98) het die **vertraagde respons** 30 tot 100 min na aanvang van versteuring ingetree. Tannienkonsentrasie van die onbeskadigde blare in die onmiddellike omgewing van benutting het volgens die tendens in Figuur 93 tot 98 met tussen 1,0 en 3,0 % tannien verhoog. Dit verteenwoordig 'n toename van 22 tot 120 % van die normale **verwagte tannienkonsentrasie-drumpelwaarde** soos vir die spesifieke tydstip van die **natuurlike ossillasiekurwe**. Maksimum tannienkonsentrasie is bereik tussen 45 min en 5 uur nadat versteuring begin het. **Responsietyd** het gewissel van 15 min tot 3 uur en 30 min, afhangend van die mate van versteuring (Tabel 33).

Tydsverloop vanaf begin van versteuring tot en met aanvang van vertraagde respons, heftigheid van die responsaktiwiteit en die

LEGENDE TOT:

FIGUUR 93 tot 98: Voorstelling van tannienbiosintese-responsaktiwiteit in *Acacia nigrescens*-boomblare in reaksie op fisiese beskadiging (kameelperdbenutting); gemeet in % droëmassa gekondenseerde tannien (% DGTK) teenwoordig binne die direk naasliggende onbeskadigde blare, met verloop van tyd na aanvang van versteuring.

LEGENDE

32,6 Heersende lugtemperatuur.

16H00 Werklike tyd binne die 24 uur dag/nag-siklus.

————— **Werklike** tannienkonsentrasiekurwe bepaal deur analise.

-·-·-·- **Verwagte werklike** tannienkonsentrasiekurwe waar waardes ontbreek.

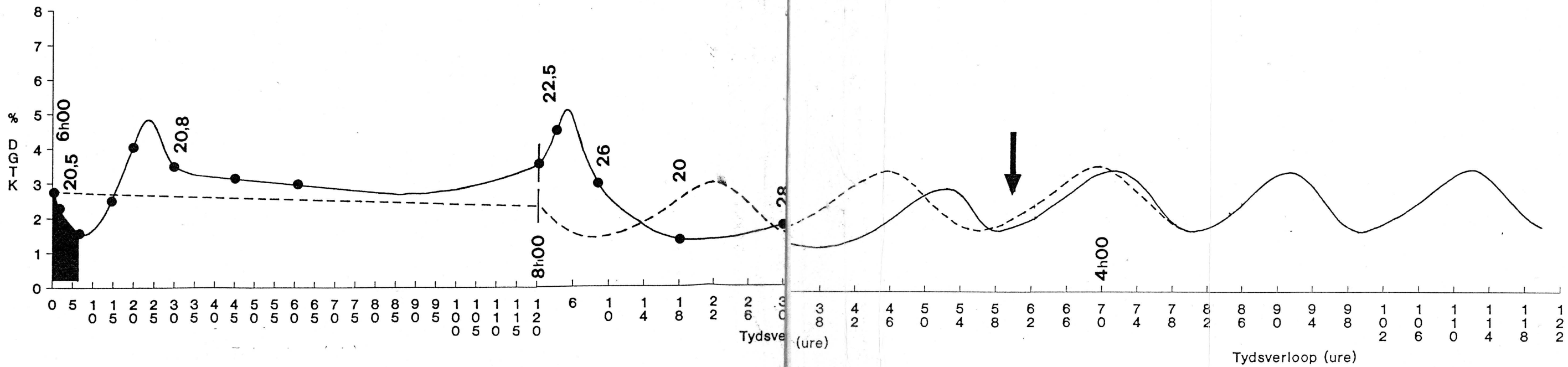
----- **Verwagte normale** tannienkonsentrasie-drumpelwaardes-ossillasiekurwe van die boom as geen fisiese versteuring sou plaasgevind het nie.



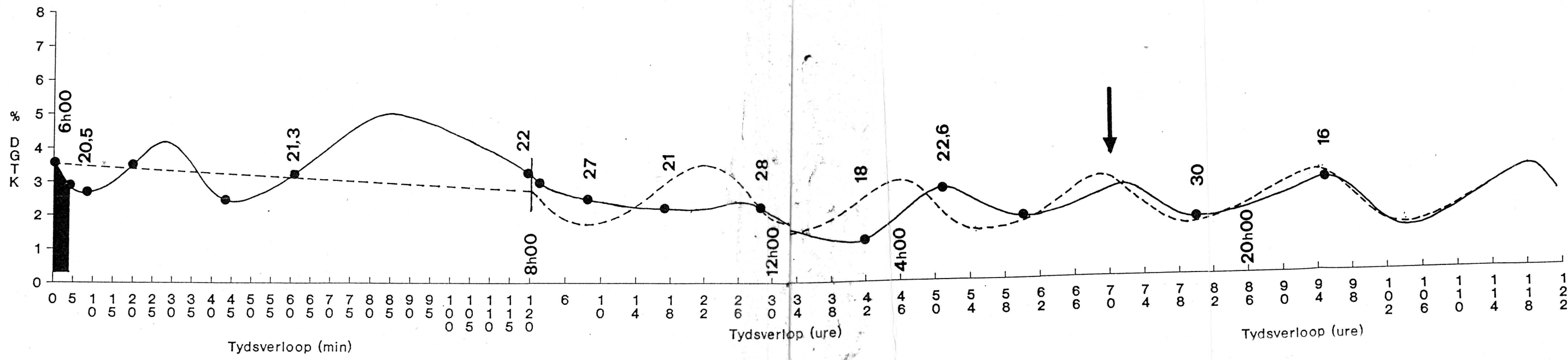
Verwagte punt van herstelling tot normaal van die werklike tannienkonsentrasiekurwe; bepaal volgens die tendens van beide die werklike en die verwagte kurwes.



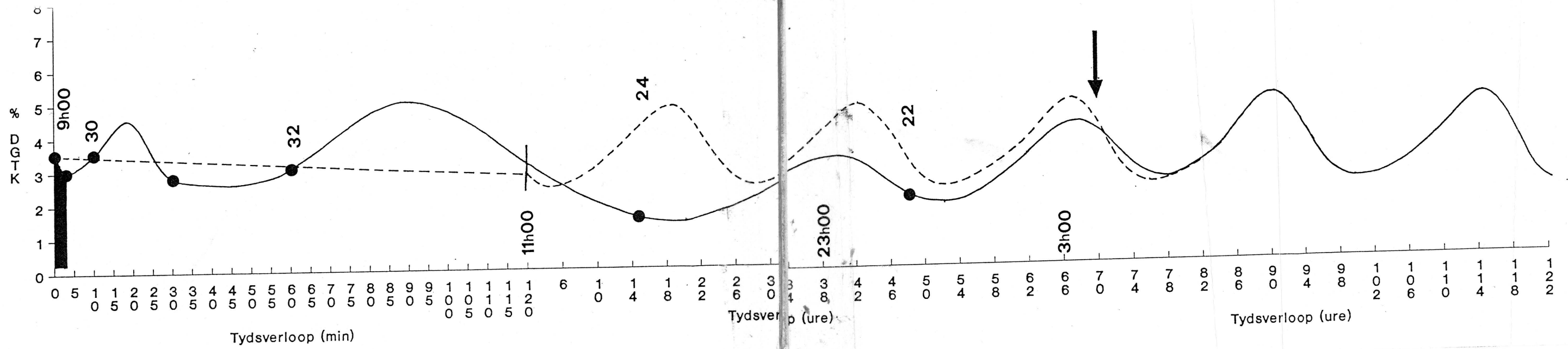
Tydsduur van fisiese versteuring; hoe lank die boom deur die betrokke kameelperd benut is.



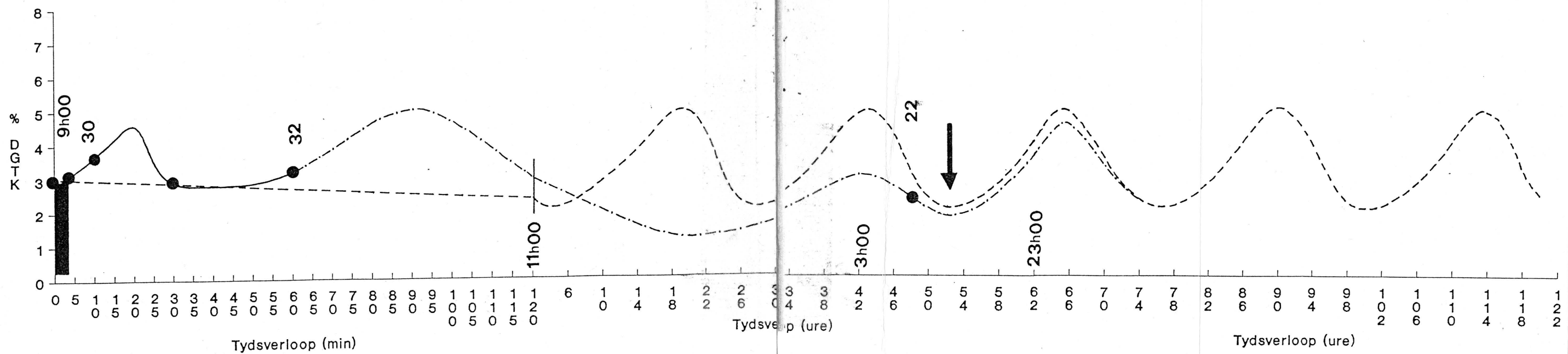
FIGUUR 93:



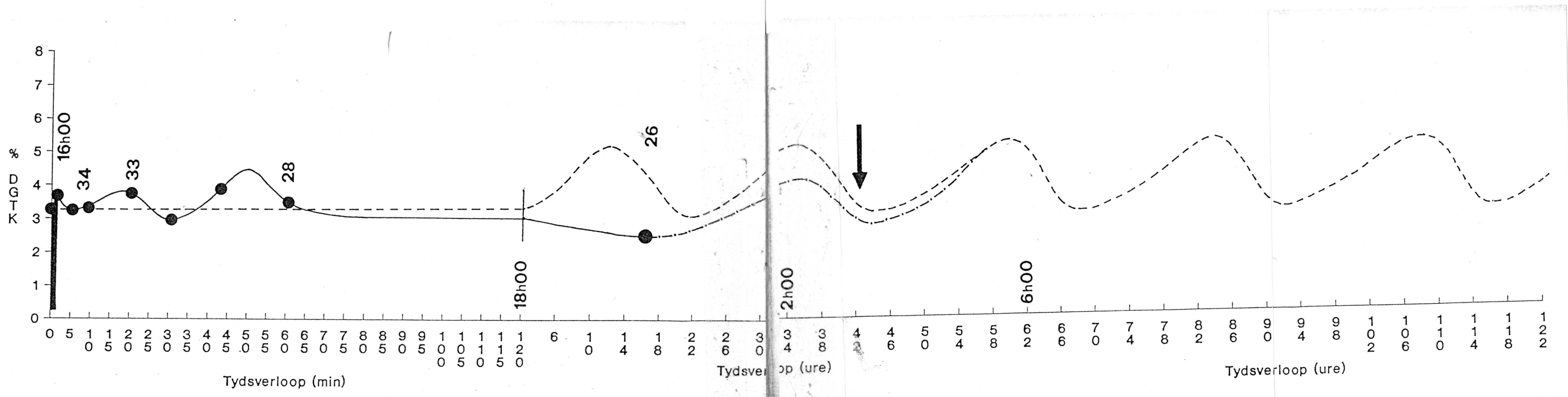
FIGUUR 94:



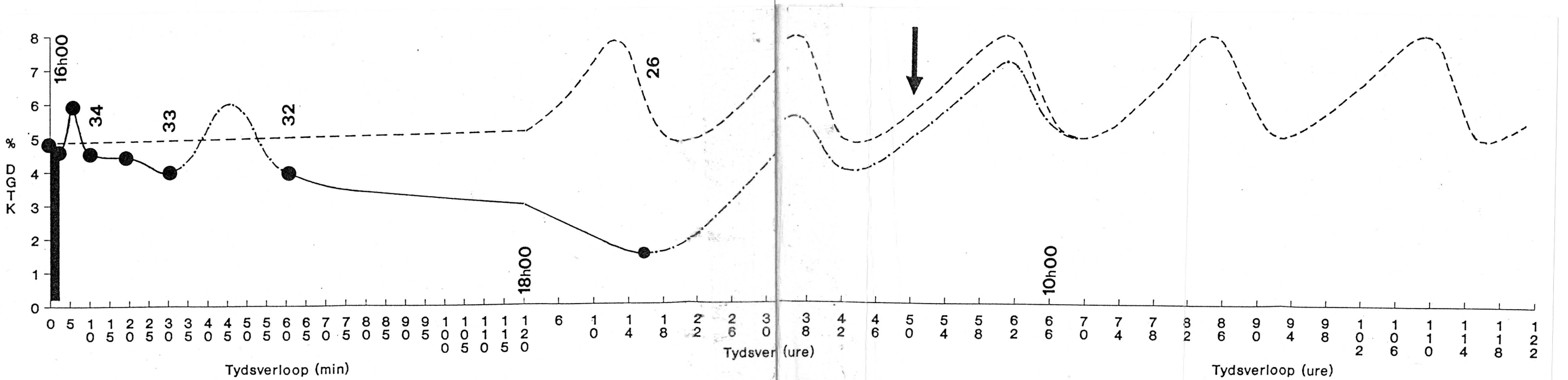
FIGUUR 95:



FIGUUR 96:



FIGUUR 97:



FIGUUR 98:

TABEL 33: Vergelyking van **vertraagde responsaktiwiteit** in *Acacia nigrescens*-boomblare ten opsigte van tannienkonsentrasie met toenemende tydsduur van kameelperdbenutting op die boom; soos verkry van die tendense in Figuur 93 tot 98.

Tydsduur van benutting (min)	Tydsduur tot respons intree (min)	Responsietyd (min)	Heftigheid van responsaktiwiteit. % toename in tannienkonsentrasie	Verwagte tydsduur tot herstel (uur)
2	30	15	22	50 ± 4
2	35	15	37	40 ± 4
3	53	35	70	52 ± 4
3	50	35	100	52 ± 4
4	55	38	66	55 ± 4
7	100	220	120	66 ± 4

herstelvermoë van die subdrumpelwaardes na afloop van die aktiwiteit hang af van die mate van die aanvanklike versteuring (Tabel 33). Sien ook bespreking, Hoofstuk 6.

DERDE RESPONSREAKSIE: NEGATIEWE HERSTELRESPONS;

Vanaf die maksimum van die **vertraagde respons** daal die tannienkonsentrasie van die blare tot 'n uiterste minimum wat, volgens Figuur 93 tot 98, tussen 20 en 77 % laer is as die **verwagte normale** tannienkonsentrasie-drumpelwaarde op die spesifieke tydstop. Hierdie afname strek oor ongeveer 12 uur. Sien bespreking, Hoofstuk 6.

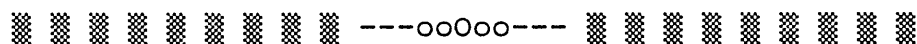
Geen duidelike verskil in responsaktiwiteit kon gevind word tussen die gevalle waar versteuring tydens die **dalende** of tydens die **stygende** fase van die normale ossillasiekurve van Figuur 91

TABEL 34: Tannienkonsentrasies (% DGTK) oor tyd, van enkele ander kameelperdbenuttings van *Acacia nigrescens*-bome. Die ooreenkoms met die responsreaksiekurwes (Figuur 93 tot 98) word aangedui.

Boom	Normale tannien- konsentrasie voor benutting (% DGTK)	Tydsduur van benut- ting (min)	Tannienkonsen- trasie na 'n se- kere tydsverloop (min)	%DGTK	Ooreenkoms met responsreaksie- kurwe
1	3,98	10	30	4,33	Direk na die onmiddellike respons
2	3,98	3	30	3,74	Minimumvlak tussen onmid- dellike en ver- traagde respons
3	1,20	8	15	0,35	Minimumvlak tussen onmid- dellike en ver- traagde respons
			60	2,73	Maksimale ver- traagde respons
4	2,78	3	9	3,44	Direk na die onmiddellike respons

(p. 237) plaasgevind het nie. Geen verskil kon gevind word ten opsigte van verskillende fenotipes wat versteur is nie.

Enkele tannienmonsters geneem van 'n paar ander *Acacia nigrescens*-bome se blare nadat kameelperdbenutting geskied het (Tabel 34), se tannienwaardes kan ooreenstemmend vergelyk word met die bostaande responstendens.



5 . 3 O P S O M M I N G

Tannienwaardes van kameelperdvoedselplante:

'n Tegniek is ontwikkel waarvolgens geanaliseerde tannienkonsentrasies van plantblare deur middel van 'n standardeikkurwe van elke plantspesie se eie tanniene bepaal kan word. Vanuit die onderskeie standaardkurwes het dit aan die lig gekom dat dit foutief is om kommersiële catechin (lank reeds deur verskeie bioloë gebruik vir tannienanalise-bepaling) as standaard te gebruik by die bepaling van verskeie plantspesies se tannienkonsentrasies. Sommige spesies se tannienwaardes is tot drievoudig oorskot met 'n catechin-standaardkurwe en ander weer tot tweevoudig onderskat. Elke plantspesie het 'n definitiewe eie tannien-eikkurwe. Die spesiespesifiekheid van die onderskeie eikkurwes toon dat tannientipe-samestellings per plantspesie spesiespesifiek is. Tannientipes met groter molekulêre-strukturkonfigurasies gee laer absorpsie-eikkurwes (links op grafiek, Figuur 83), terwyl tannientipes met kleiner molekulêrekonfigurasies hoër absorpsie-eikkurwes lewer (regs op grafiek, Figuur 83).

Vir geen plantspesie kon 'n eksakte natuurlike gemiddelde tannienkonsentrasie bepaal word nie. 'n Spektrum van waardes is per spesie bepaal. Die spektrums was spesiespesifiek. Kameelperdvoedselplante is, volgens spesie, ten opsigte van elk se tannienwaarde-spektrum in drie kategorieë verdeel: **A** - spesies met lae tannienkonsentrasies (> 0 tot 4 % droëmassa gekondenseerde tannienkonsentrasie [DGTK]), **B** - spesies met hoë tannienkonsentrasies (> 4 tot 15 % DGTK) en **C** - spesies met uitermate hoë tannienkonsentrasies (> 15 % DGTK).

Kameelperde het 'n voorkeur getoon vir Kategorie A-spesies. Dit het 85,25 % van hul totale dieet uitgemaak. 'n Negatiewe korrelasie van $r = -0,730$ is verkry tussen kameelperdvoorkeurdieet en tannienkonsentrasie van die dieet. 'n Korrelasie van $r = 0,704$ is verkry tussen tydsduur van kameelperdbenutting en tannienkonsentrasie van die voedsel.

Acacia nigrescens-tannienwaardes relatief tot boomvolume en klimaatfaktore:

Tannienkonsentrasie kom nie volgens 'n konstante waarde deur die hele volume van die boom voor nie. Nege vlakke van verskillende waardes is binne *Acacia nigrescens*-bome onderskei. Langs die buitekroonoppervlak varieer die tannienkonsentrasie van relatief hoë waarde (laagste kroon; 0,6 tot 4,0 % DGTK), na minimale waarde (\approx 1,0 m bo grondvlak; 0,1 tot 2,0 % DGTK), tot maksimale konsentrasie (1,5 tot 2,0 m bo grondvlak; 2,2 tot 10,0 % DGTK), na relatief lae konsentrasie (maksimum kroonhoogte; 0,6 tot 4,0 % DGTK). 'n Spektrum van waardes is vir elke vlak bepaal aangesien geen twee bome onder identiese fisiologiese toestand verkeer nie. Vervloeiing van die vlakke binne die volume van die boom is ook gevind namate die mikroklimaat in en om die boom verander.

Namate temperatuur toeneem, neem tannienkonsentrasie af, en omgekeerd. Dieselfde tannienkonsentrasievlak in die boom het 'n hoër tannienwaarde aan die skadukant van die boom gehad (2,53 % DGTK) as aan die sonkant (1,56 % DGTK). Literatuurstudies het getoon dat etileensintese- en fotosintese-aktiwiteit ook omgekeerd eweredig is aan temperatuur.

Buiten die vervloeiing van tannienvlakke binne die boom, is 'n sikliese 24 uur dag/nag-ossillasiekurve ten opsigte van tannienkonsentrasie binne dieselfde boom gevind. Maksimum tannienkonsentrasie binne elk van die tannienvlakke kom voor tussen 01:00 en 05:00 en minimum tannienkonsentrasie tussen 15:00 en 18:00. Dié kurwe is die omgekeerde van die daaglikse temperatuurkurwe.

Die invloed van fenologie en monsterberging op tannienwaardes:

Nuwe groei en bot van *Acacia nigrescens*-bome het hoër tannienkonsentrasies (\bar{x} 3,20 % DGTK) as volwasse ou-blare (\bar{x} 1,39 % DGTK). Dieselfde verband is ook vir ander boomspesies gevind.

Tannienmolekule en die ekstraheerbaarheid daarvan is hoogs onstabiel tydens berging van monsters vir latere analise of gebruik. Droë peule van *Acacia tortilis*, *Dichrostachys cinerea* en *Terminalia prunioides* het 'n gemiddelde toename van 144 % van hul aanvanklike tannienkonsentrasie getoon nadat dit vir 2 maande in plastieksakkies in die donker by koel kamertemperatuur geberg is. Blare van nege uit 16 plantspesies wat soortgelyk vir 5 maande geberg is, het 'n gemiddelde afname van 45,4 % van hul aanvanklike tannienkonsentrasie getoon, terwyl agt van die spesies 'n toename getoon het.

Effek van kameelperdbenutting op tannienwaardes van *Acacia nigrescens*-blare:

Tot so gou as 2 min nadat benuttingversteuring aan die boom begin het, het die boom se blare reeds gereageer deur verhoging in tannienkonsentrasie. Drie responsreaksies is gevind:

1) Onmiddellike respons;

Tree in binne 2 tot 10 min na aanvang van versteuring. 'n Toename van 20 tot 70 % van die normale tannienkonsentrasie-drumpelwaarde vind plaas. Hierna keer die tannien tydelik terug tot normale drumpelwaarde (indien versteuring eenmalig was).

2) Vertraagde respons;

Tree in na 30 tot 100 min nadat versteuring begin het. 'n Maksimum verhoging van 20 tot 120 % van normale tannienkonsentrasie-drumpelwaarde word, afhangend van die mate van versteuring, na 45 min tot 5 uur na aanvang van versteuring bereik. Tydsverloop vanaf aanvang van versteuring tot aanvang van vertraagde respons, die heftigheid van die responsaktiwiteit en die herstelvermoë van die normale drumpelwaarde na afloop van die respons, hang af van die mate van versteuring, en of herhaaldelike versteuring/benutting voorkom al dan nie.

3) Negatiewe herstelrespons;

Tannienkonsentrasie daal tot 'n uiterste minimum wat 20 tot 77 % laer is as normale tannienkonsentrasie-drumpelwaarde. Dit tree in na afloop van die vertraagde respons en duur vir ongeveer 12 uur.

Die boom keer weer terug na die normale tannienkonsentrasie-drumpelwaarde-ossillasiekurwe ná ongeveer 60 uur na aanvang van die versteuring. Tydstip van die dag (dit wil sê waar op die 24 uur-ossillasiekurwe) wat die versteuring/benutting plaasvind, het geen invloed op die mate en duur van die responsaktiwiteit nie. Slegs die aard en mate van die versteuring het 'n invloed.

⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ---ooOoo--- ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠

6

**BESPREKING
EN
GEVOLGTREKING**

6 B E S P R E K I N G E N G E V O L G T R E K K I N G

6 . 1 B E S P R E K I N G

Soos gesien in Hoofstuk 1.2 bestaan tanniene wat in plante voorkom uit 'n wye variasie steriochemiese struktuurkonfigurasies. Dertig tot 40 tipes tanniene kan in een plant voorkom. Absorbansie-eikkurwes wat vir 32 boom- en struikspesies saamgestel is, toon dat die tanniensamestelling per plantspesie spesiespesifiek is. Dieselfde is bevind deur Price *et al.* (1978), Asquith & Butler (1985), Wisdom *et al.* (1987) en Mole *et al.* (1989). Volgens die literatuurstudie kan fenole molekulêregroottes insluit met molekulêremassa < 200 tot > 50 000. Tanniene met molekulêremassa van 300 tot 700 presipiteer/adstringeer meer geredelik met proteïen. Hidroliseerbare tannien het 'n geringe hoër adstringherigskoeffisiënt as gekondenseerde tannien aangesien eersgenoemde oor vier of meer vrye di-hidroksielkoppelpunte (aanhegtingspunte vir proteïenpresipitasie) beskik, terwyl gekondenseerde tannien slegs twee of drie het. Groter gepolimeriseerde tannien (molekulêremassa > 700) is meestal òf onoplosbaar, òf te groot om tussen die proteïenhelikse in te pas. Fenole met molekulêremassas < 300 asook die monomeriese boustowwe van tannien is meestal te klein om effektiewe H-kruisbindings met proteïen te vorm. 'n Proteïen sal nie presipiteer alvorens genoeg tannien-dihidroksielkoppelpunte teenwoordig is om die hele heliks eenmalig te ontkoppel nie (Bate-smith, 1973a; Haslam, 1974 en Asquith & Butler, 1985) en 'n drumpelwaarde tannienmolekule is dus nodig voordat proteïenpresipitasie sal plaasvind. Hidroliseerbare (maar nie gekondenseerde nie) tannien-proteïenpresipitate kan deur suurhidrolise in die spysverteringskanaal van ruminante weer ontbind word tot monomeereenhede.

Tannien is 'n byproduk van fotosintese wat tydens die shikimien-suursiklus gesintetiseer word. Die belangrikste boustowwe is fosfo-enol-pirodruiwesuur, eritrose-4-fosfaat, asetiel-Co-A, NADH+H⁺ en ATP. Tanniene word gestoor in die sentrale selvakuool en word geïnkorporeer in selwande. Verhoogde etileenkonsentrasie in blaarweefsel aktiveer flavonoïedbiosintese. Beskadigde blaarselle stel chemiese ontlokkers vry wat naburige onbeskadigde selle stimuleer tot hoër etileenproduksie. Verhoogde etileenkonsentrasie veroorsaak verhoogde selmembraandeurlaatbaarheid wat vrystelling van gestoorde tannien vanuit die selvakuool tot gevolg het en verhoogde fotosintesetempo veroorsaak (Pratt & Goeschl, 1969; Barckhausen, 1978; Kahl, 1978 en Salisbury & Ross, 1978). Dit lei tot groter flavonoïedbiosintese-aktiwiteit. Etileen is 'n gas wat tydens verhoogde produksie in die atmosfeer vrygestel word deur diffusie en so oorgedra word na ander blare van dieselfde boom asook naburige bome, wat dan op die stimulus reageer om meer tannien te sintetiseer. Dit is eksperimenteel bevestig deur L. Hay (1991, MEDUNSA, RSA, PhD. Proefskrif, *pers med.*). Hierdie verskynsel verklaar die aanduiding wat gevind is dat kameelperde bome van dieselfde spesie wat windaf van vorige benutte bome binne dieselfde waarnemingsreeks geleë was, korter benut het as bome wat nie onderkant die wind van enige vorige benutte bome geleë was nie.

Die effek van bogenoemde verskynsel was egter nie groot genoeg om as alleenfaktor tot gevolg te hê dat kameelperde hul voedingsgedrag aanpas om oorwegend in 'n rigting windop of dwars met die wind te wei ten einde die effek van windoorgedraagde tanniensintese-aktivering te vermy nie.

Boomblare wat vir 5 maande geberg is, het 'n gemiddelde afname van 48 % van die aanvanklike tannienkonsentrasie getoon. Hagerman (1988) skryf dit toe aan verandering van die ekstraheerbaarheid van planttanniene as gevolg van berging en nie noodwendig 'n verandering van tannieninhoud nie. Vir studies aangaande die invloed van natuurlike dieettannien op die voedingsekologie van wild, is dit dus essensiëel dat blaarmonsters onmiddellik na versameling geanaliseer moet word en nie eers na berging nie.

Elke individuele plant beskik oor 'n eie tannienkonsentrasiedrumpelwaarde. Dit is nie 'n statiese waarde nie, maar een wat gedurig varieer namate klimaat, omgewingtoestand, planttoestand en mate van fisiese versteuring verander. Omdat tannientipesamestelling spesiespesifiek is, en as gevolg van bogenoemde variasie, kon 'n tannieninhoud-waardespektrum vir elke plantspesie saamgestel word. Die spektra verskil van spesie tot spesie.

Dieselfde tannienkonsentrasie kom nie volumetries eenvormig deur die kroon van 'n boom voor nie. Vir *Acacia nigrescens*-bome is nege vlakke van verskillende tannienwaardes binne dieselfde boom gevind. Die hoogste tannienkonsentrasie kom voor tussen 1,5 en 2,0 m bo grondvlak op die buitekroonoppervlak. Dit is die posisie in die boom wat die grootste beweidingsdruk ondergaan, veroorsaak deur rooibok- en koedoebenutting. Die laagste tannienkonsentrasie is gevind aan die onderkant van die boom (\approx 0,5 tot 1,0 m bo grondvlak) en by die boomkruin. Beide hierdie areas ondervind relatief lae beweidingsdruk. Die onderste kroon word min benut deurdat die meeste blaarvreters nie onder die boom kan inkom nie. Die kruin word slegs deur kameelperde benut, indien binne hul bereik, andersins word dit glad nie benut nie. Tan-

nieninhoud is volgens afleiding direk eweredig aan die mate van beweidingsdruk en die gelokaliseerdheid van benutting wat die boom ondervind. Tannieninhoud-waardevlakke van *Acacia nigrescens*-bome het volgens beweidingsdrukvariasie gewissel van 0,1 tot 2,0 % tot 2,2 tot 10,0 % tannien. Kameelperde het geselekteer vir die hoogste moontlik bereikbare voedsel per boom of struik. Kleiner bome is eerder van bo-af benut as om groot bome van die kant of van onderaf te benut. Dit dui op seleksie vir voedsel met oorwegend laer tannieninhoud.

Tannieninhoud word ook beïnvloed deur die fenofase waarin die plant verkeer. Nuwe groei en blaarbot het hoër tannienwaardes as ou volwasse boomblare. Dit kan slegs 'n funksie van hoë fotosintese tempo in die aktiewe meristematische apekselle van nuwe ontwikkelende blare wees. Fotosintese tempo neem toe van jong tot volwasse blare en dit neem af van volwasse blare tot en met blaarafsterwing (Larcher, 1980 en Van Rooyen, 1984).

Tannieninhoud varieer verder met verandering van heersende temperatuur en relatiewe lughumiditeit. Tannienkonsentrasie is omgekeerd eweredig aan heersende lugtemperatuur (ook bevestig deur Salisbury & Ross, 1978) en direk eweredig aan lughumiditeit. Namate temperatuur toeneem verlaag tannienkonsentrasie, en omgekeerd. Dit veroorsaak verskillende tannienkonsentrasies, binne dieselfde boom op dieselfde volumetriese kroonposisie, aan die son- en skadukant van die boom. Twee *Acacia nigrescens*-bome en 'n *Ziziphus mucronata*-boom het op 2,0 m bo grondvlak hoër tannienkonsentrasies aan die skadukant as aan die sonkant gehad. As gevolg van die temperatuurverwantskap varieer die boom se tannienkonsentrasievlakke volgens 'n sikliese 24 uur-ossillasie-

kurwe. Maksimum tannienkonsentrasie vir elk van die 9 tannienvlakke kom voor tussen 01:00 en 05:00 terwyl minimum tannienkonsentrasie tussen 15:00 en 21:00 voorkom. Vir die analise van enige plantmonster ten opsigte van tannienkonsentrasiebepaling, is dit van belang om die tyd van monsterneming te koördineer met die normale tannienkonsentrasie-drumpelwaarde van die betrokke plant vir die spesifieke tydstip op die ossillasiekurve. Alvorens enige tannienanalises gedoen kan word moet die normale ossillasiekurve ten opsigte van die betrokke plant eers bepaal word. Vir tannienanalises kan blaarmonsters dus nie na willekeur versamel en geanaliseer word nie. Die fisiologiese status van die plant moet eers bepaal word.

Volgens Burg (1965) is etileensintese-aktiwiteit ook omgekeerd eweredig aan temperatuur. Etileensintese-aktiwiteit is hoog by temperature laer as 20 °C, maar neem af met temperature hoër as 20 °C. As temperatuur tot 30 °C of hoër styg word etileensintese-aktiwiteit gestaak. Volgens Cresswell et al. (1982) neem fotosintese-aktiwiteit ook af met toenemende temperatuur bo 20 °C. Dit wil sê tannienbiosintese word deur etileensintese- en fotosintese-aktiwiteit beïnvloed wat elk afneem met temperatuurverhoging en só laer tannienkonsentrasies tot gevolg het. Die omgekeerde vind plaas met temperatuurdaling.

✻ * ✻ * ✻ * ✻ * ✻ * ✻ * ✻ * ✻ * ✻ * ✻ * ✻ * ✻ * ✻ * ✻

Aanvanklik is tannieninhoud (scos algemeen in die literatuur gebruik) uitgedruk as % *tannien.mg⁻¹ droëmassa* van die blaarweefsel. Later is die gedagte geopper dat die gemete variasie gevind ten opsigte van tannieninhoud binne individuele plante die gevolg

kon wees van verandering van die droëmassa van die plante as gevolg van verandering in die konsentrasie totale gesintetiseerde koolwaterstofverbindinge (veral koolhidrate) in die plantweefsel.

Tydens respirasie word CO₂ deur die stomas deur middel van gasdiffusie opgeneem en die koolstof tydens die Calvinsiklus en die pentose-fosfaatweg van fotosintese gefikseer in stysel en/of sukrose. Die proses geskied grootliks tydens die lig- en donkerfase van fotosintese in die dag en tot 'n geringe mate tydens die donkerfase gedurende die nag (Salisbury & Ross, 1978 en Larcher, 1980). Netto fotosintese tempo (die tempo van CO₂ fiksering) word bepaal deur:

- 1) ligintensiteit,
- 2) temperatuur,
- 3) relatiewe lughumiditeit en turgorspanning in die plant,
- 4) windsterkte,
- 5) opgeloste grondminerale,
- 6) CO₂-konsentrasie,
- 7) stomagrootte,
- 8) hoeveelheid chlorofil in die blaarweefsel en
- 9) die blaarvoorkoms; -orientasie, -rangskikking, -grootte, -vorm en volumetriese posisie in die plant

(Silvius et al., 1978; Larcher, 1980 en Van Rooyen, 1984).

Van Rooyen (1984) se bevinding is dat fotosintese tempo vroeg in die oggend die laagste vir die ligperiode van die dag is; ligintensiteit is baie laag, temperatuur laag, stomas is nog toe. Met toenemende ligintensiteit en temperatuur deur die oggend neem fotosintese tempo geleidelik toe om 'n maksimum te bereik rondom 11:00. Verder deur die dag neem die tempo geleidelik af namate CO₂-konsentrasie begin afneem (25 % afname vanaf oggend tot middag in afwesigheid van wind). Met toenemende styging in temperatuur bo 25 °C sluit die stomas (Salisbury & Ross, 1978) en neem fotosintese tempo vinnig af. Volgens Larcher (1980) neem stomagrootte geleidelik toe tot en met 20 °C waarna dit vinnig afneem totdat dit by 30 °C sluit. Volgens Salisbury & Ross

(1978) en Larcher (1980) word maksimale fotosintese tempo verkry by temperature tussen 25 en 35 °C. Cresswell et al. (1982) het in die Transvaal te Nylsvley gevind dat maksimale tempo tussen 15 en 25 °C voorkom. Namate temperatuur later in die middag weer daal styg fotosintese tempo weer effens (geringe oopmaak van stomas), maar soos die aand nader kom sluit die stomas as gevolg van 'n afname in ligintensiteit en daal fotosintese tempo tot 'n minimum.

Die tydstop van die dag wat maksimale fotosintese tempo voorkom verander soos volg met seisoenverandering (Van Rooyen, 1984): Sep. (in die lente) is dit rondom 11:00; na die eerste reëns in Nov. verskuif dit na tussen 09:00 en 11:00; in die middel-somer (Des. tot Jan.) is dit rondom 10:00; gedurende Feb. tot Mrt. is dit tussen 08:00 en 10:00; Apr. tot Mei is dit tussen 09:00 en 11:00 en in die middel van die winter (Jun. tot Jul.) kom dit tussen 10:00 en 12:00 voor.

Volgens Salisbury & Ross (1978), Larcher (1980), Sicher & Kremer (1986) en Sicher et al. (1987) word meeste van die respiratoriese koolstof gedurende die dag gefikseer in sukroseproduksie. Die sukrose word omgesit na stysel en ander metaboliete. Omdat fotosintese tempo gedurende die dag vinniger is as phloeemvervoer, akkumuleer die stysel in die parenchiemweefsel van die plantblare (dit dui op droëmassatoename van die blaar). Gedurende die nag is respirasietempo baie laag en gevolglik ook fotosintese tempo; metaboliete word gekataboliseer en deur vinnige phloeemvervoer (30 tot 150 cm.uur⁻¹) deur die res van die plant (hoofsaaklik na die stingels, wortels, blomme en vrugte versprei. Die gevolg is 'n afname in droëmassa van die blaarweefsel. Volgens Salisbury & Ross (1978) en Larcher (1980) kan die droëmassa van plantblare slegs toeneem wanneer fotosintese tempo die ligkompensasiepunt (dit is die ligintensiteit waarby fotosintese tempo [CO₂ fikseering] gelyk is aan respirasietempo [CO₂ diffusie]) van fotosintese oorskry. Die situasie kan normaalweg slegs gedurende die

dag ondervind word. Larcher (1980) meen dat die blare aan die skadukant van 'n plant 'n laer ligkompensasiepunt het en gevolglik meer droëmassa produseer.

Volgens Sicher & Kremer (1986) neem die totale nie-strukturele koolhidraatmassa met 0,3 mg koolstof.m⁻² blaaroppervlak toe van lig na donker en stysel neem af met 0,2 mg C .m⁻². Sicher et al. (1987) het bevind dat fruktose-2,6-bifosfaat in plantblare van 0,1 nmol.mg⁻¹ chlorofil in die dag toegeneem het tot 1,0 tot 2,0 nmol.mg⁻¹ in die nag.

Om hierdie geringe droëmassavariasie uit te skakel is die tannienwaardes helaas her uitgedruk as % tannien.mg⁻¹ droë blaarweefsel.cm⁻³ blaarvolume (geen bewys van sodanige uitdrukking deur vorige outeurs kon in die literatuur opgespoor word nie). Dit het egter geen noemenswaardige verskille ten opsigte van die aanvanklik bepaalde tannienwaardes teweeg gebring nie.

❖ * ❖ * ❖ * ❖ * ❖ * ❖ * ❖ * ❖ * ❖ * ❖ * ❖ * ❖ * ❖

Acacia nigrescens-bome se blare het tot so gou as 2 min nadat benuttingsversteuring aan die boom begin het, 'n responsreaksie getoon deur 'n verhoging in tannienkonsentrasie ten opsigte van die normale tannienkonsentrasie-drumpelwaarde by aanvang van versteuring. Drie opeenvolgende responsreaksies is gevind in reaksie op benuttingsversteuring van boomblare:

1) Onmiddellike respons:

Dit tree in binne 2 tot 10 min na aanvang van versteuring. 'n Toename van 20 tot 70 % van die normale tannienkonsentrasie-drumpelwaarde kom voor, wat kort na die respons weer

terugkeer na normaal. By hiérdie maksimum tannienwaarde het die meeste kameelperde hul benutting gestaak en weggeloop na 'n volgende boom. Gemiddelde kameelperd-benuttingstydspanne op *Acacia nigrescens*-bome was 2,9 min (n = 894); 67 % van hierdie 894 benuttings was korter as 3,0 min, terwyl 90 % korter as 6,0 min was. Die vinnige tannienkonsentrasieverhoging soos gevind tydens die onmiddellike respons het 'n afname in smaaklikheid (adstringering) van die boomblare tot gevolg wat veroorsaak dat die kameelperd of enige ander blaarvreter so 'n boom sal verlaat en ander meer smaakliker voedsel soek, terwyl die boom nog genoeg van die betrokke tipe blaarvoedsel besit. Dit beskerm die boom teen oormatige eksterne benutting en/of algehele ontblaring.

2) Vertraagde respons:

Respons tree in 30 tot 100 min na aanvang van versteuring. 'n Verhoging van 20 tot 120 % van die normale tannienkonsentrasie-drumpelwaarde word bereik. Die respons word toegeskryf aan verhoogde tannienbiosintese-aktiwiteit. Verhoogde selmembraandeurlaatbaarheid wat tydens die onmiddellike respons deur etileen veroorsaak is, het verhoogde fotosintese-aktiwiteit en gevolglik verhoogde flavonoïedbiosintese-aktiwiteit tot gevolg (Barckhausen, 1978) Dit beteken dat meer tanniene gesintetiseer word.

3) Negatiewe herstelrespons:

Vanaf die klimaks of maksimum van die vertraagde respons, daal die tannienkonsentrasie van die blare tot 'n uiterste minimum wat tussen 20 en 77 % laer is as die normale verwagte tannienkonsentrasie-drumpelwaarde op dié spesifieke tydskedule in die 24 uur-ossillasiekurve. Dié reaksie is moeilik verklaarbaar. Burg (1965) het gevind dat, met beskadigde appelweefsel, etileenkonsentrasie soortgelyk gereageer het as die responsreaksies van boomblare ten opsigte van tannien. Oor die eerste 15 min na beskadiging het hy 'n

600 %-toename in etileenkonsentrasie gevind. Na 60 min het dit gedaal tot normaal waarna 'n vertraagde reaksie ingetree het, en dit weer met 400 % gestyg het. Ekwilibrium is na 4 uur bereik. Volgens Preis (1988) is phloemvervoer wel selektief ten opsigte van verskeie onkruid- en insekdoders (wat talle fenolieseverbindinge insluit). Hoewel geen bewys teen òf vir flavanoïedvervoer deur phloem in die literatuur gevind kon word nie bly dit steeds 'n moontlikheid vir bogenoemde respons siende dat plante wel sommige tannienverbindinge self kan hidroliseer tot monomere (Hagerman & Klucher, 1986). Die hele kwessie aangaande dié respons sal nog nagevors moet word.

4) Normale ossillasiekurve is weer na ongeveer 60 ure na aanvang van versteuring bereik.

'n Swak korrelasie is gevind tussen frekwensievoorkoms van die voedselplante in die habitat en voedselvoorkeur deur kameelperde ($r = 0,332$). 'n Goeie korrelasie is wel gevind tussen voedselvoorkeur en tannienkonsentrasie-inhoud van die voedselplante ($r = 0,730$). Vanuit 2 730 kameelperdbenuttings was 83 % op bome met lae normale tannienkonsentrasies (≤ 4 % droëmassa gekondenseerde tannienkonsentrasie [DGTK]). Slegs 14 % van die benuttings was op bome met hoë normale tannienkonsentrasies (> 4 tot 15 % DGTK) terwyl 3 % op bome was met uiters hoë tannienkonsentrasies (> 15 % DGTK). Dit is 'n bewys dat kameelperde selekteer vir lae tannienwaardes in hul dieet.

Die volgende boomspesies was (volgens volgorde van belangrikheid) die belangrikste voedsel vir kameelperde in die suid-sentrale distrik van die Nasionale Krugerwildtuin: *Acacia nigrescens* (60,4 % van dieet), *A. tortilis* (6,66 %), *A. welwitschii* (5,49 %), *Combretum imberbe* (5,38 %) en *Dichrostachys cinerea* (4,94 %).

Die orige 17 % van die benuttings het 27 verskillende boom- en struikspesies ingesluit. Ander belangrike spesies wat onder laasgenoemde resorteer is *Acacia nilotica*, *Terminalia prunioides* en *Combretum hereroense*. Die genoemde spesies is almal nie-immergroen spesies wat jaarliks al hul blare verloor.

Verskeie immergroen (was immergroen gewees vir die totale duur van die studie) bome waaronder *Acacia robusta*, *A xanthophloea*, *Lonchocarpus capassa* en *Euclea divinorum* is tydens uiters droë wintermaande langs riviere en dreineringslyne benut. Tydens dié tyd van die jaar maak hierdie spesies 'n belangrike deel uit van die kameelperde se dieet.

Vir 'n paar boomspesies wat wel lae tannienkonsentrasie-drumpelwaardes het, maar tog min deur kameelperde benut is, kan die volgende moontlike verklarings gegee word waarom dit nie geredelik benut is nie:

1. *Acacia robusta*;
2. *Acacia xanthophloea*;
3. *Trichelia emetica* en
4. *Croton megalobotrys* Hierdie bome kom hoofsaaklik langs die dreineringslyne voor, gewoonlik gepaardgaande met ruie oewergroei. Kameelperde vermy oewergroei weens swak visuele vermoë, want dit stel hul bloot aan predasie deur leeus. Weens die voorkoms van talle immergroen boomspesies, genoemde spesies ingesluit, benut kameelperde wel die areas op 'n tydelike basis gedurende uiters droë seisoene. Die habitat word dus vermy deur kameelperde as gevolg van die strukturele onaanvaarbaarheid van die plantegroei vir die diere.

3. *Trichelia emetica*;
4. *Croton megalobotrys* en
5. *Cassia abbreviata* Dié spesies is deur kameelperde vermy en word deur bykans geen herbivore benut nie. Vermoedelik bevat die plante baie sekondêre toksiene soos alkaloidede, terpenoidede, toksiese aminosure en toksiese nie-tannienfenole soos glikosiede.

6. *Schotia brachypetala*;

7. *Peltophorum africanum* en

8. *Ziziphus mucronata* Dit is spesies wat 'n baie lae frekwensievoorkoms in die veld het en daarom selde deur die kameelperde benut kon word.

8. *Ziziphus mucronata* Uitsonderlike skerp reguit- en haakdorings kom voor wat benutting bemoeilik. Jong, nuwe takgroei lignifiseer en verhard vinnig; so ook die dorings. Gevolglik kan herkouer-blaarvreters nie die takkies volgens die strooptegniek benut nie. Individuele blare moet een vir een met die lippe uitgepluk word (waargeneem vir kameelperde). Dit verg baie tyd met min voedsel wat so verkry word. Foster & Dagg (1972) meen dat die meeste doringplante in Afrika se dorings evolusionêr ontwikkel het as gevolg van swaar benutting deur groot-blaarvreters. Volgens Foster & Dagg (1972) kom daar in Australië meer *Acacia*-spesies voor as in enige ander wêrelddeel, wat almal sonder dorings is, in aggenome dat daar weinig groot-blaarvreters voorkom. Hierteenoor het bykans alle *Acacia*'s in Afrika, met sy groot blaarvreterbevolking, dorings van die een of ander aard. Hulle het gevind dat die getal en grootte van dorings geweldig afneem bokant 'n hoogte van 5,0 m by *Acacia*-bome in Nairobi Nasionale Park. Dit is bokant die vlak waar kameelperdbenutting en/of enige ander benutting plaasvind. Volgens Foster & Dagg (1972) kom daar in die digte beboste gebiede in Nairobi Nasionale Park, waar kameelperde selde voorkom, baie min *Acacia*-spesies met dorings voor.

9. *Grewia* spp. Geen moontlike verklaring kan vir die lae voorkeur van dié spesie deur kameelperde gegee word nie.

Tydsduur van kameelperdbenutting per individuele benutting is omgekeerd eweredig aan blaarouderdom, volgens fenofase, van die plant. Met toenemende blaarouderdom vanaf 30 tot 365 dae neem benuttingstydsduur af. Benuttingstydsduur van blare jonger as 30 dae is net so kort as vir 365 dae-oue blare, omdat aantal blare beskikbaar in die botstadium van die boom 'n beperkende faktor is.

'n Driedimensionele verband is gevind tussen benuttingstydsduur, boomstruktuur-grootte en kameelperdgrootte. Hoe groter die blaarvolume binne bereik van die spesifieke kameelperdgrootte, hoe langer was die tydsduur van benutting.

Met eenmalige windafbenuttings waar die benutte boom onderkant die wind geleë was ten opsigte van enige vorige benutte boom, is 63 % van die benuttings (n = 605) korter benut op die windaf boom as op die vorige windopbenutte bome. Alhoewel Hierdie bevinding toon om statisties betekenisvol te kan wees, is dit egter nog nie oortuigend betekenisvol bewys nie. Die verkorte benuttings wat verkry is dui op die moontlikheid dat die windaf bome minder smaaklik was as die windop bome, wat 'n bewys kan wees van moontlike windoordraging van etileen vanaf die vorige benutte bome na die windaf bome en die stimulering van laasgenoemdes tot hoër tannienbiosintese nog voordat dit benut is.

Met meervoudige opeenvolgende kameelperdbenuttings op dieselfde boom het die tydsduur van benutting verkort. Vanuit 530 meervoudige benuttings het 92 % van die benuttings of die verkorting in benuttingstydsduur getoon, of kan 'n stawende verklaring gegee word waarom verkorte benuttingsduur nie voorgekom het nie. Slegs 8 % van die benuttings wat nie verkorte benuttingsduur getoon het nie, kon nie verklaar word nie. Dit bewys dat die eerste of voorafgaande benutting/s binne dieselfde boom die daaropvolgende benutting/s beïnvloed het deur verhoging in tannienbiosintese-aktiwiteit in die blare van laasgenoemdes te aktiveer. Die boom se blare word dus met verloop van tyd minder smaaklik vir die benutter.

Tannien-proteïenpresipitasie is direk nadelig vir die ruminant en indirek toksies vir die dier. As ruminante voortdurend plantvoedsel sou vreet wat hoë konsentrasies tannien bevat, sou die dier se kondisie afneem weens 'n verlies aan voedingsproteïen. Die verlies kan veroorsaak word deur een van die volgende

faktore:

- 1) Tannien presipiteer met proteïen wat 'n energiebron vir die dier is.
- 2) Proteïen word oneffektief in die spysverteringskanaal verteer weens inaktivering van verteringsensieme deur ongepresipiteerde gekondenseerde tannienmolekule.
- 3) Verlaagde absorpsie oor die spysverteringskanaal-epiteel van verteerde voedselprodukte weens verlaagde epiteeldeurlaatbaarheid, veroorsaak deur gekondenseerde tannien-mukoproteïenpresipitasie op die epiteel.

Verswakte liggaamskondisie lei tot verminderde fisiologiese weerstand. Irritasie van die spysverteringskanaal-epiteel lei tot verbrokkeling van die epiteel en groter deurlaatbaarheid daarvan (McLeod, 1974 en Hoff & Singleton, 1977). Ongepresipiteerde hidroliseerbare tannienmolekule penetreer dan die epiteel en word in die bloedstroom geabsorbeer. Die hidroliseerbare tannien werk in op die detoksifiseringsvermoë van die lewer en niere (inhibeer lewer- en nierensieme), en veroorsaak dat die dier deur onafgebreekte alkaloid, ander sekondêre flavonoïedverbindinge (toksiene) en stikstofafvalprodukte vergiftig word (Clarke & Cotchin, 1956; Singleton & Kratzer, 1969; Mc Leod, 1974; Rhoades & Cates, 1976; Hoff & Singleton, 1977 en Swain, 1977).

Gekondenseerde tannien is maar een van vele faktore wat die smaaklikheid en die voedingspotensiaal van boom- en struikblaarvoedsel ten opsigte van ruminante bepaal. Ander faktore wat almal ook 'n invloed behoort te hê is koolhidraatinhoud, lipiedinhoud, aminosuursamestelling, ru-proteïeninhoud, alkaloidinhoud, hidroliseerbare tannieninhoud, totale fenoolinhoud, adstringeringskoëffisiënte van die tanniene, ruveselinhoud, lignieninhoud, spoorelemente teenwoordig, asfraksie van die weefsel

en voginhoud van die voedsel, die strukturele voorkoms van die plant en die fenofase waarin dit verkeer, asook die dier se speekselsamestelling en -produksie. Ongeag die effek van genoemde faktore, toon Figuur 86 dat gekondenseerde tannien en die hoeveelheid beskikbare voedsel aan die betrokke plant op sigself baie belangrike faktore is, met 'n definitiewe invloed op die tydsduur van benutting deur ruminante.

Veel kritiek ten opsigte van die fenool-analiserings tegnieke is na voltooiing van die projek gepubliseer (Makkar *et al.*, 1987; Mole & Waterman, 1987; Wisdom *et al.*, 1987; Hagerman & Butler, 1989 en Mole *et al.*, 1989). Dié outeurs spreek min of meer dieselfde kritiek uit en beveel dieselfde tegnieke aan. Sien ook BYLAAG 7. Van die kritiek kan as volg saamgevat word:

- 1) Folin-Denis-tegniek,
 - 2) "Prussian Blue"-tegniek en
 - 3) Hagerman & Butler-tegniek vir totale fenoolinhoud.

 - 4) n-Butanol-tegniek en
 - 5) Vanillin-HCl-tegniek vir proanthocyanidiene/gekondenseerde tannien.

 - 6) Rhodanien-hidrolise-tegniek vir hidroliseerbare tannien.

 - 7) Haemanalise,
 - 8) BSA-presipitering,
 - 9) β -Glukosidase-presipitering en
 - 10) Ninhydrin aminosuur-presipitering.
-
- 1) Sensitief vir beide mono- en polifenole. Noukeurige tydsberekening tydens analisering is 'n kritieke faktor.

 - 1,2,3) Daar bestaan geen verband tussen gemete totale fenoolinhoud en gemete gekondenseerde en/of hidroliseerbare tannieninhoud nie.

 - 4) Oorskatting van waardes indien die monster hoë konsentrasies prodelphinidien bevat.

 - 5) Noukeurige tydsberekening en temperatuurkontroliering tydens analisering is krities. Voordeel: vanillin reageer met die flavonoïed-A-ring (op C-6) om chromofore te vorm

wat nie deur hidrolisering van die B-ring beïnvloed kan word nie. Vanillin-reaksie is beperk tot flavonoïede met vrye meta georiënteerde -OH groepe op die A-ring, met 'n C²-C³ enkelbinding en sonder 'n karbonielfunksie op C⁴. Dit maak die reaksie hoogs spesifiek vir gekondenseerde tanniene. Vanillin aanbeveel as meer akkurate tegniek as (4).

- 1-5) Nie sensitief genoeg vir klein molekulêremassa fenole nie. Proteïen-presipitering-tegnieke aanbeveel ter ondersteuning, maar nie vir alleengebruik nie.
- 7) Bloedproteïen is nie altyd 'n werklike weergawe van plantproteïene nie. Bloed is nie altyd geredelik beskikbaar vir analisering nie.
- 8) Die tegniek meet die hoeveelheid tannien gebind en nie die proteïenpresipitaat nie; gevolglik is die tegniek baie beperk.
- 9) Die tegniek neem te veel tyd in beslag om uit te voer en is onprakties wanneer baie analyses uitgevoer moet word.
- 10) 'n Eenvoudige tegniek wat akkuraat en maklik uitvoerbaar is, min tyd in beslag neem en met algemene laboratoriumtoerusting uitgevoer kan word.

Die algemene opvatting is dat 'n kalorimetriese metode (1-6) gesamentlik met 'n proteïen-presipiteringsmetode toegepas moet word ten einde 'n perspektief van 'n plant se tanniene te verkry.

Die rhodanien-H₂SO₄-analise vir hidroliseerbare tannien het getoon dat die hidroliseerbare tannieninhoud van die gekondenseerde tannien-ekstrakte weglaatbaar min was vir plante met lae tannieninhoud en dat dit dus geen invloed gehad het op die interpretering van die tannienwaardes verkry vir sulke plante nie. Dit word tog aanbeveel dat 'n gepaardgaande toets vir hidroliseerbare tannien uitgevoer word om sekerheid te verkry. (sien BYLAAG 5).

❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ---ooOoo--- ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖

6 . 2 G E V O L G T R E K K I N G

- 1) Tannien kan nadelig vir die herkouer-blaarvreter wees, veral in die geval van hoë beweidingsdruk. Dit kan mortaliteite tot gevolg hê.
- 2) Tannienvoorkoms in 'n boom is nie staties nie, dit varieer namate omgewings-, en klimaattoestande, fisiologiese druk op die plant en fotosintese-aktiwiteit verander.
- 3) Alhoewel tannieninhoud van die dieet en die hoeveelheid beskikbare voedsel aan die plant nie die enigste faktore is wat die tydsduur van benutting van kameelperde beïnvloed nie; het dit tog 'n definitiewe rol gespeel en is tannien inderdaad van belang.
- 4) Tannieninhoud is 'n funksie van die mate van benuttingsversteuring en fisiologiese fotosintesetempo van 'n betrokke fenofase van die plant op 'n gegewe tydstip.
- 5) Verskillende plantspesies lewer verskillende tannien-standaardkurwes wat beteken dat plant-tanniensamestelling spesiespesifiek is.
- 6) Elke individuele plant beskik oor 'n eie tannieninhoud-drumpelwaarde.
- 7) Kameelperde verleen voorkeur aan plantspesies met lae tannieninhoud.
- 8) Kameelperde selekteer binne die plant vir die blare met die

laagste tannienkonsentrasie.

- 9) In reaksie op versteuring produseer die plant meer tannien. Verhoogde tannienkonsentrasies word tot so gou as 2 min na aanvang van versteuring verkry.
- 10) Tannienmolekule is onstabiel en die ekstraheerbaarheid van die blaarweefsel veranderlik, en dus moet analises op vars versamelde monsters wat binne 2 min na monsterring anaeroob gefikseer is, uitgevoer word. Monsters kan onder geen omstandighede geberg word vir latere gebruik nie.
- 11) Multifaktorale studies word verlang om 'n bepaling te kan doen ten opsigte van die netto-voedingspotensiaal van plantvoedsel vir ruminante, en laasgenoemde se voorkeurseleksie ten opsigte van hul dieet.
- 12) Tydsduur van benutting het wel 'n indikatie gegee van 'n benuttingsvoorkeur vir lae tannieninhoud ten opsigte van die onderskeie plantspesies betrokke in die dieet. Die verskille tussen die spesies was egter so gering dat slegs die twee eindpunte van die voorkeurorde statisties betekenisvol bewys kon word. 'n Korrelasie van $r = -0,0730$ ($p = 0,001$) is gevind tussen tydsduur van benutting en tannieninhoud. Afgesien van die statistiese waarskuwing van oorbeklemtoning van die geringheid van die individuele spesieverskille, is die tendens verkry wel ondersteunend ten opsigte van die aanvanklike hipotese. Dus; met 'n toename in gekondenseerde tannieninhoud van plantvoedsel, verkort die benuttings-tydsduur van kameelperde ongeag enige ander faktore wat ook 'n invloed op tydsduur van benutting mag hê.

- 13)** Die hoeveelheid beskikbare blaarvoedsel aan die plant binne bereik van 'n kameelperd, is 'n beperkende faktor ten opsigte van tydsduur van benutting deur die dier.
- 14)** Dit is duidelik dat daar baie meer faktore moet wees wat die smaaklikheid en voedingswaarde van plante se blare bepaal en gevolglik kameelperd- en/of ruminante se voedselseleksie beïnvloed.
- 15)** Die volgende korrelasies is gevind:
- A) Kameelperd-voedselvoorkeur versus frekwensievoorkoms van die voedselplant --- swak verwantskap ---
 $r = 0,332; p < 0,001;$
 - B) Kameelperd-voedselvoorkeur versus tannieninhoud van die voedselplante --- goeie verwantskap (eerste nege spesies, 92,93 % van die totale dieet) --- $r = -0,730;$
 $p < 0,001;$
 - C) Belangrikheidswaarde van die voedselplant (frekwensie-kameelperdbenutting teenoor frekwensievoorkoms van plant versus tannieninhoud van die voedselplant --- geen verwantskap --- $r = 0,265; p < 0,001;$
 - D) Belangrikheidswaarde versus kameelperd-voedselvoorkeur --- swak verwantskap --- $r = 0,422; p < 0,001;$
 - E) Kameelperd-benuttingstydsduur versus gemiddelde gekondenseerde tannieninhoud --- redelike verwantskap

(eerste 10 spesies, 93,92 % van die totale dieet) ---
r = -0,695; p < 0,001;

F) Kameelperd-benuttingstydskuur versus boomgrootte ---
goeie verwantskap --- r = 0,960; p < 0,001;

G) Kameelperd-benuttingstydskuur versus kameelperdgrootte
--- goeie verwantskap --- r = 0,849; p < 0,001;

H) Kameelperd-benuttingstydskuur versus blaarouderdom ---
redelik goeie verwantskap --- r = -0,676; p < 0,001.

⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ---ooOoo--- ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠

7

**LITERATUUR
GERAADPLEEG**

7 L I T E R A T U R G E R A A D P L E E G

- Asquith T.N. & L.G. Butler. 1985. Use of dye-labelled protein as spectrophotometric assay for protein precipitants such as tannin. J. Chem. Ecol. 11(11): 1535-1544.
- Asquith T.N. & L.G. Butler. 1986. Interactions of condensed tannins with selected proteins. Phytochemistry 25(7): 1591-1593.
- Asquith T.N., J. Uhlig, H. Mehansho, L. Putman, D.M. Carlson & L.G. Butler. 1987. Binding of condensed tannins to salivary proline-rich glycoproteins: The role of carbohydrate. J. Agric. Fd. Chem. 35: 331-334.
- Austin P.J., L.A. Suchar, C.T. Robbins & A.E. Hagerman. 1989. Tannin-binding proteins in saliva of deer and their absence in saliva of sheep and cattle. J. Chem. Ecol. 15(4): 1335-1347.
- Bailey J.A. 1980. Physiological and biochemical events associated with the expression of resistance to disease. In: R.K.S. Wood. (ed) Active defence mechanisms in plants. New York: Plenum Press, pp. 39-65.
- Baldwin I.T. & J.C. Schultz. 1983. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: Evidence for communication between plants. Science 221: 277-279.
- Barckhausen R. 1978. Ultrastructural changes in wounded plant storage tissue cells. In: E.G. Kahl. (ed) Biochemistry of wounded plant tissues. Berlin: Walter de Gruyter & Co, pp. 1-42.
- Bate-Smith E.C. 1968. The phenolic constituents of plants and their taxonomic significance: II Monocotyledons. J. Linn. Soc. London Botany 60: 325-355.
- Bate-Smith E.C. 1973a. Haemanalysis of tannins: the concept of relative astringency. Phytochemistry 12: 907-912.
- Bate-Smith E.C. 1973b. Tannins of herbaceous leguminosae. Phytochemistry 12: 1809-1812.
- Bate-Smith E.C. 1975. Phytochemistry of proanthocyanidins. Phytochemistry 14: 1107-1113.
- Boller T. & H. Kende. 1980. Regulation of wound ethylene synthesis in plants. Nature 286: 259-260.
- Booth A.N. & T.A. Bell. 1968. Physiological effects of Sericea tannin in rats. Proc. of the Soc. for Experimental Biology and Medicine 128: 800.
- Bouilliant M.L., A. Besset, J. Favre-Bonvin & J. Chopin. 1980. Fragmentation pattern of permethyl-6-C-glycosylflavones in electron impact mass spectrometry. Phytochemistry 19: 1755-1759.

- Bristow J.W. & F.J. Venter. 1986. Notes on the permian to recent geology of the Kruger National Park. Koedoe 29: 85-104.
- Bristow J.W., R. Sweeny & F.J. Venter. 1986. Geological guide to selected areas of the Kruger National Park. Koedoe 29:183-202.
- Broadhurst R.B. & W.T. Jones. 1978. Analysis of condensed tannins using acidified vanillin. J. Sci. Fd. Agric. 29: 788-794.
- Brown B.R. 1963. General introduction. In: J.B. Pridham. (ed) Methods in polyphenol chemistry. London: Pergamon Press, pp. 1-11.
- Bunce J.A. 1989. Growth rate, photosynthesis and respiration in relation to leaf area index. Ann. Bot. 63: 459-463.
- Burg S.P. 1965. The physiology of ethylene formation. Annu. Rev. Plant Physiol. 13: 265-302.
- Burns R.E. 1971. Method for estimation of tannin in grain sorghum. Agronomy J. 63: 511-512.
- Butler L.G., M.L. Price & J.E. Brotherton. 1982. Vanillin assay for proanthocyanidins (condensed tannins): Modification of the solvent for the degree of polymerization. J. Agric. Fd. Chem. 30: 1087-1089.
- Cabrera A. & A. Martin. 1986. Variation in tannin content in *Vicia faba* L. J. Agric. Sci. Camb. 106: 377-382.
- Clarcke E.G.C. & E. Cotchin. 1956. A note on the toxicity of the acorn. Br. Vet. J. 112: 135-139.
- Coetzee B.J. 1983. Phytosociology, vegetation structure and landscapes of the central district, Kruger National Park, South-Africa. Germany: A.R. Gantner Verlag KG.FL9490 Vaduz, pp. 221-313.
- Cooper S.M. & N. Owen-Smith. 1985. Condensed tannins deter feeding by browsing ruminants in a South African savanna. Oecologia 67: 142-155.
- Cooper S.M., N. Owen-Smith & J.P. Bryant. 1988. Foliage acceptability to browsing ruminants in relation to seasonal changes in the leaf chemistry of woody plants in a South African savanna. Oecologia 75: 336-342.
- Cresswell C.F., P. Ferrar, J.V. Grunow, D. Grossman, M.C. Rutherford & J.J.P. van Wyk. 1982. Phytomass, seasonal phenology and photosynthetic studies. Ecology of Tropical Savannas 42: 476-497.
- Dagg A.I. 1959. Food preferences of the giraffe. Proc. Zool. Soc. London 135(4): 640-642.
- Dagg A.I. 1968. External features of giraffe. Mammalia 32(4): 657-669.

- Daiber K.H. 1975. Enzyme inhibition by polyphenols of sorghum grain and malt. J. Sci. Fd. Agric. 26: 1399-1411.
- Davies D.D. 1978. Control of glycolysis in plant storage tissue. In: E.G. Kahl. (ed) Biochemistry of wounded plant tissues. Berlin: Walter de Gruyter & Co, pp. 309-346.
- Feeny P.P. 1969. Inhibitory effect of oak leaf tannins on the hydrolysis of proteins by tripsin. Phytochemistry 8: 2119-2126.
- Fletcher A.C., L.J. Porter, E. Haslam & R.K. Gupta. 1977. Plant proanthocyanidins. Part 3. Conformational and configurational studies of natural procyanidins. J. Chem. Soc. Perkin Trans I pp. 1628-1637.
- Foster J.B. 1968. The giraffe of Nairobi National Park: Home range, sex ratios, the herd and food. E. Afr. Wildl. J. 4: 139-148.
- Foster J.B. & A.I. Dagg. 1972. Notes on the biology of the giraffe. E. Afr. Wildl. J. 10: 1-16.
- Fourie P.F. 1977. Kameelperd in die Krugerwildtuin. MSc. Verhandeling, Universiteit van Potchefstroom.
- Fowden L., D. Lewis & H. Tristram. 1967. Toxic amino acids: Their action as antimetabolites. Adv. Enzymol. 29: 89-163.
- Fox L.R. 1981. Defence and dynamics in plant-herbivore systems. Am. Zool. 21: 853-864.
- Freeland W.J. & D.H. Janzen. 1974. Strategies in herbivory by mammals: The role of plant secondary compounds. Am. Nat. 108: 269-289.
- Galliard T. 1978. Lipolytic and lipoxygenase enzymes in plants and their action in wounded tissues. In: E.G. Kahl. (ed) Biochemistry of wounded plant tissues. Berlin: Walter de Gruyter & Co, pp. 155-201.
- Geissman T.A. & E. Hinreiner. 1952a. Theories of the biogenesis of flavonoid compounds (Part 1). Bot. Rev. 18(2): 77-163.
- Geissman T.A. & E. Hinreiner. 1952b. Theories of the biogenesis of flavonoid compounds (Part 2). Bot. Rev. 18(3): 165-244.
- Gertenbach W.P.D. 1980. Rainfall in the Kruger National Park. Koedoe 23: 35-43.
- Gertenbach W.P.D. 1983. Landscapes of the Kruger National Park. Koedoe 26: 9-121.
- Glick Z. & M.A. Joslyn. 1970. Food intake depression and other metabolic effects of tannic acid in the rat. J. Nutr. 100: 509-515.
- Goldstein J.L. & T. Swain. 1963. Changes in tannins in ripening fruits. Phytochemistry 2: 371-383.

- Goldstein J.L. & T. Swain. 1965. The inhibition of enzymes by tannins. Phytochemistry 4: 185-192.
- Grant W.D. 1976. Microbial degradation of condensed tannins. Science 193: 1173-1139.
- Gupta R.K. & E. Haslam. 1980. Plant proanthocyanidins. Part 5. Sorghum polyphenols. J. Chem. Soc. Perkin 1: 892-896.
- Gustavson K.H. 1949. Some protein-chemical aspects of tanning processes. Adv. Prt. Chem. 5: 353-421.
- Gustavson K.H. 1954. Interaction of vegetable tannins with polyamides as proof of the dominant function of the peptide bond of collagen for its binding of tannins. J. Polymer Sci. 12: 317-324.
- Hackett A.M. 1986. The metabolism of flavonoid compounds in mammals. In: V. Cody, E. Middleton & J.B. Harborne. (ed's) Plant flavonoids in biology and medicine: biochemical, pharmacological and structure-activity relationships. New York: Alan R. Liss, Inc, pp. 177-194.
- Hagerman A. E. 1988. Extraction of tannin from fresh and preserved leaves. J. Chem. Ecol. 14(2): 453-461.
- Hagerman A.E. & L.G. Butler. 1978. Protein precipitation method for the quantitative determination of tannins. J. Agric. Fd. Chem. 26(4): 809-812.
- Hagerman A.E. & L.G. Butler. 1980a. Determination of protein in tannin-protein precipitates. J. Agric. Fd. Chem. 28(5): 944-947.
- Hagerman A.E. & L.G. Butler. 1980b. Condensed tannin purification and characterization of tannin-associated proteins. J. Agric. Fd. Chem. 28(5): 948-952.
- Hagerman A.E. & L.G. Butler. 1981. The specificity of proanthocyanidin-protein interactions. J. Biol. Chem. 256(9): 4494-4497.
- Hagerman A.E. & L.G. Butler. 1989. Choosing appropriate methods and standards for assaying tannin. J. Chem. Ecol. 11: 1535-1544.
- Hagerman A.E. & K.M. Klucher. 1986. Tannin-protein interactions. In: V. Cody, E. Middleton & J.B. Harborne. (ed's) Plant flavonoids in biology and medicine: biochemical, pharmacological and structure-activity relationships. New York: Alan R. Liss, Inc, pp. 67-76.
- Hall-Martin A.J. 1974a. Food selection by Transvaal Lowveld giraffe as determined by analysis of stomach contents. J. S.Afr. Wildl. Mgmt. Ass. 4(3): 141-202.
- Hall-Martin A.J. 1974b. A note on the seasonal utilization of different vegetation types by giraffe. S. Afr. J. Sci. 70: 122-123.

- Hall-Martin A.J. 1975a. Aspects of the ecology and sociality of giraffe, *Giraffa camelopardalis giraffa*. Publications University of Pretoria 97: 48-56.
- Hall-Martin A.J. 1975b. Studies on the biology and reproductivity of the giraffe, *Giraffa camelopardalis*. DSc. Thesis, University of Pretoria.
- Hall-Martin A.J. & W.D. Basson. 1975. Seasonal chemical composition of the diet of Transvaal Lowveld giraffe. J. S.Afr. Wildl. Mgmt. Ass. 5: 19-21.
- Hall-Martin A.J., J.D. Skinner & J.M. van Dyk. 1975. Reproduction in the giraffe in relation to some environmental factors. E. Afr. Wildl. J. 13: 237-248.
- Haltenorth T. & H. Diller. 1980. A field guide to the mammals of Africa including Madagascar. London: Collins.
- Hanchey-Bauer P. 1978. Physiological plant pathology. In: F.B. Salisbury & C.W. Ross. (eds) Plant physiology. California: Wadsworth Publishing Company Inc, pp. 399-402.
- Harborne J.B. 1963. Ultraviolet spectroscopy of polyphenols. In: J.B. Pridham. (ed) Methods in polyphenol chemistry. London: Pergamon Press, pp. 13-35.
- Harborne J.B. 1967. Comparative Biochemistry of flavonoids. London: Academic Press, pp. 383.
- Harborne J.B. 1986. Nature, distribution and function of plant flavonoids. In: V. Cody, E. Middleton & J.B. Harborne. (ed's) Plant flavonoids in biology and medicine: biochemical, pharmacological and structure-activity relationships. New York: Alan R. Liss, Inc, pp. 15-24.
- Harmse H.J. von M., C.N. Macvicar, R.F. Loxton, J.J. Lambrechts, J. le Roux, J.M. de Villiers, E. Verster, F.R. Merryweather & T.H. van Rooyen. 1977. Grondklassifikasie 'n binomiese sisteem vir Suid-Afrika. Dept Landbou-Tegniese Dienste, Pretoria, pp. 152.
- Haslam E. 1974. Polyphenol-protein interactions. Biochem. J. 139: 285-288.
- Haslam E. & T.H. Lilley. 1986. Interactions of natural phenols with macromolecules. In: V. Cody, E. Middleton & J.B. Harborne. (ed's) Plant flavonoids in biology and medicine: biochemical, pharmacological and structure-activity relationships. New York: Alan R. Liss, Inc, pp. 53-65.
- Haukioja E. & P. Niemelä. 1979. Birch leaves as a resource for herbivores: Seasonal occurrence of increased resistance in foliage after mechanical damage of adjacent leaves. Oecologia 39: 151-159.
- Hillis W.E. 1958. Formation of condensed tannins in plants. Nature 182: 1371.

- Hirst S.M. 1969. Populations in a Transvaal Lowveld nature reserve. Zool. Africana 4(2): 216-219.
- Hoff J.E. & K.I. Singleton. 1977. A method for determination of tannins in foods by means of immobilized protein. J. Fd. Sci. 42: 1566-1569.
- Hofmann R.R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: A comparative view of their digestive system. Oecologia 78: 443-457.
- Innes A.C. 1958. The behaviour of the giraffe, *Giraffa camelopardalis* in the eastern Transvaal. Proc. Zool. Soc. London 131(2): 245-278.
- Inoue K.H. & A.E. Hagerman. 1988. Determination of gallotannin with rhodanine. Anal. Biochem. 169: 363-369.
- Jacques D., E. Haslam, G.R. Bedford & D. Greatbanks. 1973. Structure of the dimeric proanthocyanidins A2 and its derivatives. J. Chem. Soc. Chem. Commun. pp. 518-520.
- Jacques D., C.T. Opie, L.T. Porter. & E. Haslam. 1977. Plant proanthocyanidins. Part 4. Biosynthesis of proanthocyanidins and observations on the metabolism of cyanidin in plants. J. Chem. Soc. Perkin Trans I pp. 1637-1643.
- Kahl E.G. 1978. Biochemistry of wounded plant tissues: Induction and degradation of enzymes in aging plant storage tissues. Berlin: Walter de Gruyter & Co, pp. 347-390.
- Khanna S.K., P.N. Viswanathan, P.S. Krishnan & G.G. Sanwal. 1968. Extraction of total phenolics in the presence of reducing agents. Phytochemistry 7: 1513-1517.
- Klocke J.A. & B.G. Chan. 1982. Effects of cotton condensed tannin on feeding and digestion in the cotton pest, *Heliothis zea*. J. Insect Phys. 28(11): 911-915.
- Kok O.B. & D.P.J. Opperman. 1985. Voerbeskikbaarheid en voedingswaarde van die belangrikste voedselplante van die kameelperd, *Giraffa camelopardalis* in die Willem Pretorius-wildtuin, Oranje-Vrystaat. Koedoe 28: 17-34.
- Langman V.A. 1973. Radio-tracking giraffe for ecological studies. J. S.Afr. Wildl. Mgmt. Ass. 3(2): 75-78.
- Langman V.A. 1977. Cow-calf relationships in giraffe *Giraffa camelopardalis*. Z. Tierpsychol. 43: 264-286.
- Langman V.A. 1978. Giraffe pica behaviour and pathology as indicators of nutritional stress. J. Wildl. Mgmt. 42: 141-147.
- Larcher W. 1980. Physiological plant ecology. New York: Springer-Verlag, pp. 303.
- Leffler J.E. 1973. A short course in modern organic chemistry. London: Collier-Macmillan Publishers, pp. 360.

- Leuthold B.M. & W. Leuthold. 1972a. Food habits of giraffe in Tsavo National Park, Kenya. E. Afr. Wildl. J. 10: 129-141.
- Leuthold B.M. & W. Leuthold. 1972b. Ecology of the giraffe in Tsavo National Park, Kenya. E. Afr. Wildl. J. 16: 1-20.
- Leuthold W. 1978. Ecological separation among browsing ungulates in Tsavo East National Park, Kenya. Oecologia 35: 241-252.
- Lippincott W.J., B. Garrett & F.H. Verhoek. 1977. Chemistry a study of matter. New York: John Wiley & Sons, pp. 761.
- Makkar H.P.S., R.K. Dawra. & B. Singh. 1987. Protein precipitation assay for quantitation of tannins: Determination of protein in tannin-protein complex. Anal. Biochem. 166: 435-439.
- Martin M.M., D.C. Rockholm & J.S. Martin. 1985. Effects of surfactants, pH and certain cations on precipitation of proteins by tannins. J. Chem. Ecol. 11(4): 485-494.
- Mattocks A.R. 1972. Toxicity and metabolism of Senecio alkaloids. In: J.B. Harborne. (ed) Phytochemical ecology. London: Academic Press, pp. 179-199.
- McKey D. P.G. Waterman, C.N. Mbi, J.S. Gartlan & T.T. Struhsaker. 1978. Phenolic content of vegetation in two African rain forests: ecological implications. Science 202: 61-64.
- McLeod M.N. 1974. Plant tannins their role in forage quality. Commonwealth Bureau of Nutrition - Nutrition Abstracts & Reviews 44(11): 803-815.
- McManus J.P., K.G. Davies, T.H. Lilley & E. Haslam. 1981. The association of proteins with polyphenols. J. Chem. Soc. Chem. Commun. 7: 309-311.
- McManus J.P., K.G. Davies, J.E. Beart, S.H. Gaffney, T.H. Lilley & E. Haslam. 1985. Polyphenol interactions. Part I. Introduction: some observations on the reversible complexation of polyphenols with proteins and polysaccharides. J. Chem. Soc. Perkin Trans II 7: 309-311.
- Michal G. 1982. Biochemical pathways. (Poster: Boehringer Mannheim GmbH-Biochemica) Wurzburg: Universitätsdruckerei, Germany.
- Mole S. & P.G. Waterman. 1987a. A critical analysis of techniques for measuring tannins in ecological studies. I: Techniques for chemically defining tannins. Oecologia 72: 137-147.
- Mole S. & P.G. Waterman. 1987b. A critical analysis of techniques for measuring tannins in ecological studies. II: Techniques for biochemically defining tannins. Oecologia 72: 148-156.

- Mole S., L.G. Butler, A.E. Hagerman. & P.G. Waterman. 1989. Ecological tannin assays: A critique. Oecologia 78: 93-96.
- Oates L.G. 1972. Food preferences for giraffe in Transvaal Lowveld mopane woodland. J. S.Afr. Wildl. Mgmt. Ass. 2(2): 21-23.
- Oh H.K., T. Sakai, M.B Jones. & W.M. Longhurst. 1967. Effect of various essential oils isolated from douglas fir needles upon sheep and deer rumen microbial activity. Appl. Microbiol. 15: 777-784.
- Ozawa T., T.H. Lilley. & E. Haslam. 1987. Polyphenol interactions: Astringency and the loss of astringency in ripening fruit. Phytochemistry 26(11): 29937-2942.
- Paynter D. & W. Nussey. 1986. Die Krugerwildtuin in woord en beeld. Macmillan, Suid-Afrika, pp. 287.
- Pellew R.A.P. 1983. The giraffe and its food resource in the Serengeti. II Response of the giraffe population to changes in the food supply. Afr. J. Ecol. 21: 269-283.
- Pellew R.A.P. 1984. The feeding ecology of a selective browser, the giraffe *Giraffa camelopardalis tippelshircki*. J. Zool. 202: 57-81.
- Pharmacia Fine Chemicals. 1966. Sephadex LH-20, Chromatography in organic solvents partition, gel filtration and adsorption. Pharmacia Fine Chemicals BA. Sweden: Box 175, S-75104, Uppsala 1, pp. 12.
- Porter L.J., L.N. Hrstich & B.G. Chan. 1986. The conversion of procyanidins and prodelfinidins to cyanidin and delphinidin. Phytochemistry 25(1): 223-230.
- Pratt H.K. & J.D. Goeschl. 1969. Physiological roles of ethylene in plants. Annu. Rev. Plant Physiol. 20: 541-584.
- Preis J. 1988. The biochemistry of plants: Volume 14, Carbohydrates. San Diego: Academic Press, Inc., pp. 369.
- Price M.L. & L.G. Butler. 1977. Rapid visual estimation and spectrophotometric determination of tannin content of sorghum grain. J. Agric. Fd. Chem. 25(6): 1268-1273.
- Price M.L., S. van Scoyoc & L.G. Butler. 1978. A critical evaluation of the vanillin reaction as an assay for tannin in sorghum grain. J. Agric. Fd. Chem. 26(5): 1214-1218.
- Pridham J.B. 1963. Paper electrophoresis of phenolic compounds. In: Methods in polyphenol chemistry. London: Pergamon Press, pp. 111-123.
- Rhoades D.F. & R.G. Cates. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. Rec. Adv. Phytochem. 10: 168-213.

- Rhoades J.M. & L.S.C. Woollorton. 1978. The biosynthesis of phenolic compounds in wounded plant storage tissues. In: E.G. Kahl. (ed) Biochemistry of wounded plant tissues. Berlin: Walter de Gruyter & Co, pp. 243-286.
- Rhoades D.F. 1983. Responses of alder and willow to attack by tent caterpillars and webworms: Evidence for pheromonal sensitivity of willows. Plant resistance to insects: A.C.S. Symposium Ser. 208: 55-68.
- Rhoades D.F. 1985a. Offensive-defensive interactions between herbivores and plants: Their relevance in herbivore population dynamics and ecological theory. Am. Nat. 125(2): 205-238.
- Rhoades D.F. 1985b. Pheromonal communication between plants. Rec. Adv. Phytochem. 19: pp. 24.
- Robbins C.T., T.A. Hanley, A.E. Hagerman, O. Hjeljord, D.L. Baker, C.C. Schwartz & W.W. Mautz. 1987a. Role of tannins in defending plants against ruminants: Reduction in protein availability. Ecology 68(1): 98-107.
- Robbins C.T., S. Mole, A.E. Hagerman & T.A. Hanley. 1987b. Role of tannins in defending plants against ruminants: Reduction in dry matter digestion? Ecology 68(6): 1606-1615.
- Ryke P.A.J. 1978. Ekologie, beginsels en toepassings. Durban: Butterworth & Kie, pp 279.
- Salisbury F.B & C.W. Ross. 1978. Plant physiology. California: Wadsworth Publishing Company Inc., pp. 422.
- Sarkar S.K. & S.E. Hawarth. 1976. Specificity of vanillin test for flavonols. J. Agric. Fd. Chem. 24(2): 317-320.
- Sarkar S.K., S.E. Hawarth. & B.P. Goplen. 1976. Condensed tannins in herbaceous legumes. Crop. Sci. 16: 543-546.
- Sauer J.J.C. 1977. Chemiese samestelling van die vernaamste kameelperdvoedselplante in die Transvaal. MSc. Verhandeling, Dept. Dierkunde, Universiteit van Pretoria.
- Sauer J.J.C., G.K. Theron. & J.D. Skinner. 1977. Food preferences of giraffe *Giraffa camelopardalis* in the arid bushveld of the western Transvaal. S.Afr. J. Wildl. Res. 7(2): 53-59.
- Scutte I.C. 1986. The general geology of the Kruger National Park. Koedoe 29: 13-37.
- Shain L. & W.E. Hillis. 1972. Ethylene production in *Pinus radiata* in response to sirenx-amylostereum attack. Phytopathology 62: 1407-1409.
- Sicher C. & D.F. Kremer. 1986. Effects of temperature and irradiance on non-structural carbohydrate accumulation in barley primary leaves. Physiol. Plant. 66: 365-369.

- Sicher C., C. Baysdorfer & D.F. Kremer. 1987. A comparative analysis of fructose 2,6-bisphosphate levels and photosynthate partitioning in the leaves of some agronomically important crop species. Plant Physiol. 83:768-771.
- Silvius J.E., D.F. Kremer. & D.R. Lee. 1978. Carbon assimilation and translocation in soybean leaves at different stages of development. Plant Physiol. 62: 54-58.
- Singleton V.L. & F.H. Kratzer. 1969. Toxicity and related physiological activity of phenolic substances of plant origin. J. Agric. Fd. Chem. 17(3): 497-511.
- Smithers R.H.N. 1983. Die soogdiere van die suider-afrikaanse substreek. Universiteit van Pretoria, pp. 736.
- Strumeyer D.H. & M.J. Malin. 1969. Identification of the amylase inhibitor from seeds of leoti sorghum. Biochim. Biophys. Acta. 184: 643-645.
- Strumeyer D.H. & M.J. Malin. 1975. Condensed tannins in grain sorghum: Isolation, fractionation and characterization. J. Agric. Fd. Chem. 23(5): 909-914.
- Swain T. 1977. Secondary compounds as protective agents. Ann. Rev. Plant Physiol. 28: 479-501.
- Swain T. 1986. The evolution of flavonoids. In: V. Cody, E. Middleton & J.B. Harborne. (ed's) Plant flavonoids in biology and medicine: biochemical, pharmacological and structure-activity relationships. New York: Alan R. Liss, Inc, pp. 1-14.
- Swain T. & W.E. Hillis. 1959. The phenolic constituents of *Prunus domestica*, 1 The quantitative analysis of phenolic constituents. J. Sci. Fd. Agric. 10: 63-68.
- Swain T. & J.L. Goldstein. 1963. The quantitative analysis of phenolic compounds. In: J.B. Harborne. (ed) Methods in polyphenol chemistry. London: Pergamon Press, pp. 131-146.
- Sweeny R.J. 1986. Geology of the Sabie river basalt formation in the southern Kruger National Park. Koedoe 29: 105-116.
- Tempel A.S. 1982. Tannin-measuring techniques: A review. J. Chem. Ecol. 8(10): 1289-1299.
- Thompson R.S., D. Jaques, E. Haslam & R.J.N. Tanner. 1972. Plant proanthocyanidins, Part 1, Introduction; the isolation; structure and distribution in nature of plant proanthocyanidins. J. Chem. Soc. Perkin Trans I 1: 1387-1399.
- Touze A. & M. Esquerré-Tugaye. 1980. Defence mechanisms of plants against variatal non-specific pathogens. In: R.K.S. Wood. (ed) Active defence mechanisms in plants. New York: Plenum Press, pp. 103-117.

- Tuomi J., P. Niemelä, E. Haukioja, S. Sirén. & S. Neuvonen. 1984. Nutrient stress: An explanation for plant anti-herbivore responses to defoliation. Oecologia 61: 208-210.
- Uritani I. & K. Oba. 1978. The tissue slice system as a model for studies of host-parasite relationships. In: E.G. Khal. (ed) Biochemistry of wounded plant tissues. Berlin: Walter de Gruyter & Co, pp. 287-308.
- Van Aarde R.J. & J.D. Skinner. 1975. The food and feeding behaviour of the giraffe *Giraffa camelopardalis* in the Jack Scott Nature reserve. Publications University of Pretoria 97: 59-68.
- Van der Schijff H.P. 1957. 'n Ekologiese studie van die flora van die Nasionale Krugerwildtuin. DSc. Proefskrif Universiteit van Potchefstroom.
- Van Hoven W. 1984a. Bome se geheime wapen teen koedoes. Custos 13(5): 4-9.
- Van Hoven W. 1984b. Tannins and digestibility in greater kudu. Can. J. Anim. Sci. 64(suppl): 177-178.
- Van Loon L.C. 1980. Regulation of changes in proteins and enzymes associated with active defence against virus infection. In: R.K.S. Wood. (ed) Active defence mechanisms in plants. New York: Plenum Press, pp. 247-273.
- Van Rooyen N. 1984 'n Fenologiese studie van die plantegroei van die Roodeplaatdam-natuurreservaat. DSc. Proefskrif, Universiteit van Pretoria.
- Van Wyk P. 1984. Veldgids tot die bome van die Nasionale Krugerwildtuin. Kaapstad: C. Struik Uitgewers, pp. 271.
- Varel V.H. & H.G. Jung. 1986. Influence of forage phenolics on ruminal fibrolytic bacteria and in vitro fiber degradation. Appl. Environ. Microbiol. 52(2): 275-280.
- Venter F.J. 1986. Soil patterns associated with the major geological units of the Kruger National Park. Koedoe 29: 125-138.
- Venter F.J. & J.W. Bristow. 1986. An account of the geomorphology and drainage of the Kruger National Park. Koedoe 29: 117-124.
- Venter F.J. & W.P.D. Gertenbach. 1986. A cursory review of the climate and vegetation of the Kruger National Park. Koedoe 29: 139-148.
- Walraven F. 1986. The Timbavati gabbro of the Kruger National Park. Koedoe 29: 69-84.
- Whyte I.J. 1985. The present ecological status of the blue wildebeest (*Connochaetes taurinus taurinus*, Burchell 1923) in the central district of the Kruger National Park. MSc. Thesis, Institute of Natural Resources, University of Natal.

- Williamson C.E. 1950. Ethylene, a metabolic product of diseased or injured plants. Phytopathology 40: 205-208.
- Wisdom C.S., A. Gonzalez-Coloma & P.W. Rundel. 1987. Ecological tannin assays: Evaluation of proanthocyanidins, protein binding assays and protein precipitating potential. Oecologia 72: 395-401.
- Yang S.F. & H.K. Pratt. 1978. The physiology of ethylene in wounded plant tissues. In: E.G. Kahl. (ed) Biochemistry of wounded plant tissues. Berlin: Walter de Gruyter & Co, pp. 595-622.
- Young E. 1970. Water as faktor in die ekologie van wild in die Nasionale Krugerwildtuin. DSc. Proefskrif, Universiteit van Pretoria.
- Zucker W.V. 1983. Tannins: Does structure determine function? An ecological perspective. Am. Nat. 121(3): 335-365.

⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ---ooOoo--- ⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ⌘ ⌘

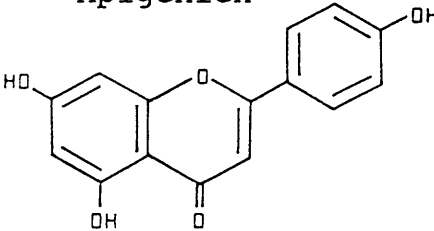
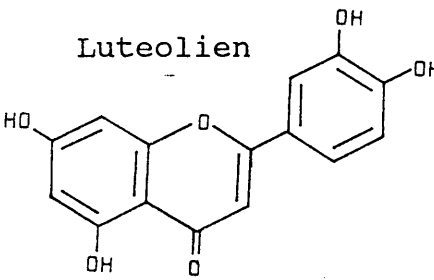
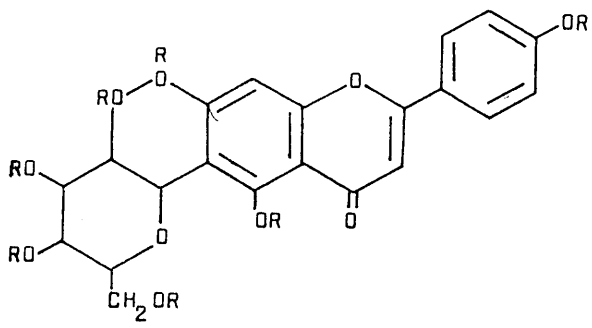
8

BYLAAG

BYLAAG 1 (by hoofstuk 1.2)

VOORBEELDE VAN FLAVONOÏEDE

Samevatting van die omvang van flavonoïedverbindings wat reeds deur enkele outeurs beskryf is, asook voorbeelde van die belangrikste verbindings wat onder elke flavonoïed tipe resorteer.

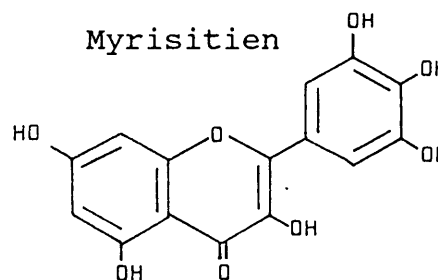
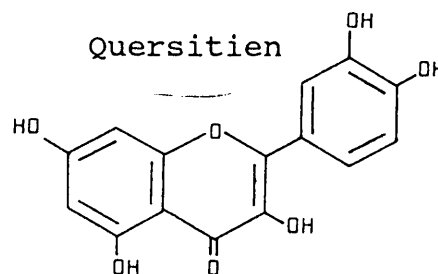
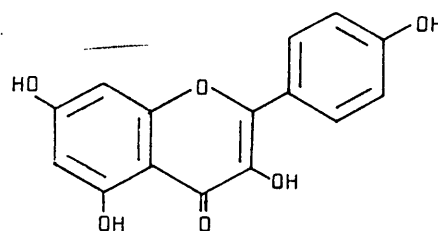
Flavonoïed tipe	Outeur	Aantal verbindings bekend	Belangrikste voorbeelde
FLAVANOON	Geissman & Hinreiner (1952b)	18	Naringien Butien
FLAVOON	Geissman & Hinreiner (1952b); Harborne (1967)	35	Apigenien  Luteolien 
	Bouiliant et al. (1980)	18	Glikosiel-flavone 
			vervolg/....

..../vervolg

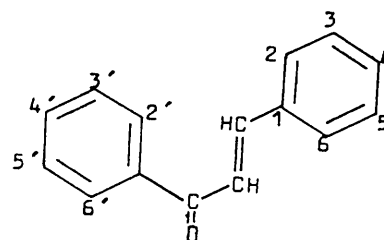
Flavonoïedtype	Outeur	Aantal ver- bindings bekend	Belangrikste voorbeelde
FLAVANONOOL	Geissman & Hinreiner (1952b)	6	Alpinoon

(Die flavone en flavonole sluit gesamentlik tussen 200 en 300 verbindings in as al hul derivate bygetel word (Harborne, 1967)).

FLAVONOOL	Geissman & Hinreiner (1952b); Harborne (1967)	55	Kaempferol
------------------	---	----	------------

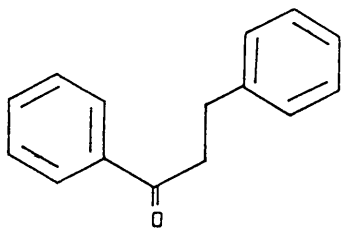
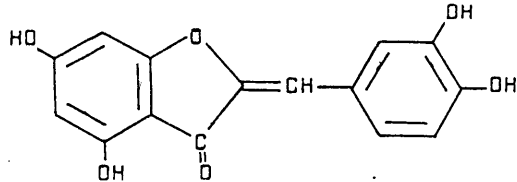
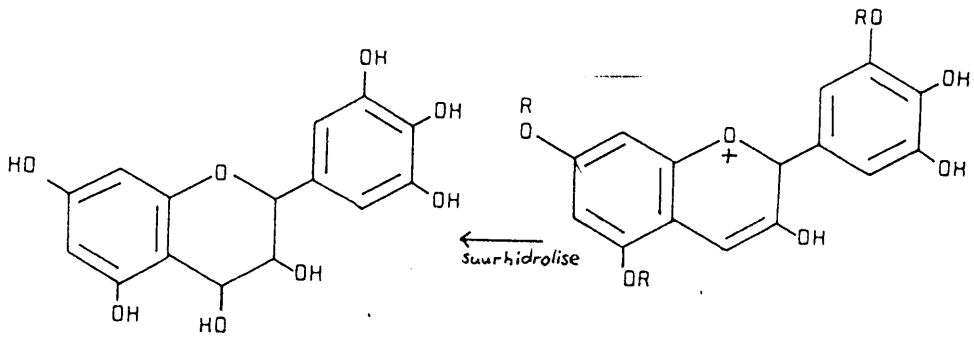


CHALKOON	Geissman & Hinreiner (1952b)	8	
-----------------	------------------------------------	---	--



vervolg/....

.... /vervolg

Flavonoïed tipe	Outeur	Aantal ver- bindings bekend	Belangrikste voorbeelde
DIHIDROKSI- CHALKOON	Geissman & Hinreiner (1952b)	4	Floridzien 
BENZALKOU- MARONOON	Geissman & Hinreiner (1952b)		
ANTHOCYANIDIEN	Geissman & Hinreiner (1952b)	40	
	Harborne (1967)	101	Delphinidien (10 verbindings)
			

(-OR R is verskeie tipe sykettings wat aan die suurstof verbind is)

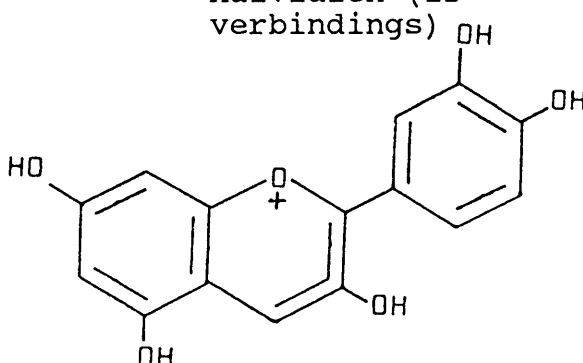
vervolg/....

..../vervolg

Flavonoïedtype	Outeur	Aantal ver- bindings bekend	Belangrikste voorbeelde
ANTHOCYANIDIEN			Petunidien (13 verbindings)
			Pelargonidien (26 verbindings)
			Cyanidien (25 verbindings)
			Peonidien (15 verbindings)

vervolg/....

..../vervolg

Flavonoïedtype	Outeur	Aantal ver- bindings bekend	Belangrikste voorbeelde
ANTHOCYANIDIEN			Malvidien (12 verbindings)
			
	Bailey (1980);		<i>trans</i> (+) Catechin
	Brown (1963);		<i>trans</i> (-) Catechin
	Fletcher <i>et al.</i> (1977);		<i>trans</i> (+) Gallo- catechin
	Geissman & Hinreiner (1952b)		<i>trans</i> (-) Gallo- catechin
			<i>cis</i> (+) Epicatechin
			<i>cis</i> (-) Epicatechin
			<i>cis</i> (+) Epigallo- catechin
			<i>cis</i> (-) Epigallo- catechin
	TOTAAL	----- 554	

XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX ---ooOoo--- XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX

B Y L A A G 2 (b y h o o f s t u k 1 . 4)

FOTOSINTESE-PROSESSE BETROKKE BY FLAVONOÏEDBIOSINTESE

'n Bespreking en voorstelling van die tien fotosintese-prosesse wat deelneem aan flavonoïedbiosintese. Die data is gebaseer op Michal (1982) en Salisbury & Ross (1978).

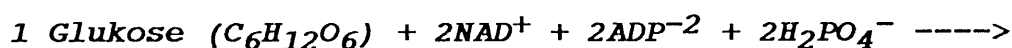
1) Fotofosforilering vind plaas in chlorofilbevattende granums van die chloroplaste van lewende plantselle (figuur 99). Sonlig-energie word deur middel van chlorofil vasgevang en gebruik in die omskakelingsproses van ADP en NADP⁺ na ATP en NADPH + H⁺ onderskeidelik. Omskakeling berus op e⁻-oordrag vanaf H₂O na twee fotosisteme waar die e⁻-energievlak opgegradeer word tot 'n hoër vlak waarby reaksies makliker plaasvind (figuur 99). Fotofosforilering vind plaas tydens die ligfase van fotosintese.

Tydens *fotosisteam II* word 2H₂O (vanuit die tilakoïedkanaal) geoksideer. Vier elektrone word vrygestel aan 'n proteïenfraksie en oorgedra na fotoresensie - P-680. Vier fotone lig word deur chlorofil vasgevang en gereflekteer na P-680 waar elke foton die energievlak van een elektron opgradeer. Elke chlorofilmolekuul kan een foton lig absorbeer. 'n Kinoon aksepteer die 4 e⁻ en dra dit oor na 'n plastokinon waar dit 3H₂O (afkomstig vanaf ATPase-aktiwiteit) en H₃O (afkomstig vanuit die stroma) dehidroliseer. Tydens ATPase-aktiwiteit word 3ATP gevorm. Sonder die hidrolise word ATPase geïnhibeer en ATP kan nie gevorm word nie. Die 4 e⁻ het hulle energievlakke verloor en verkeer in 'n onaktiewe toestand. Tydens *fotosisteam I* word die e⁻ weereens deur 4 ligfotone (in fotoresensie - P-700) opgegradeer en deur ferredoksien geaksepteer. Die elektrone hidroliseer NADP-reduktase wat 2NADP⁺ omskakel in 2NADPH + 2H⁺. Die 3ATP's en 2NADPH + 2H⁺ dien

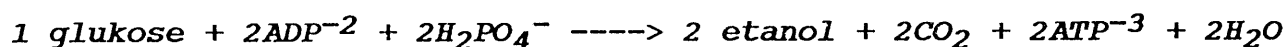
as energiebron vir die Calvinsiklus.

2) Tydens die Calvinsiklus word 3-P-gliserinaldehid geproduseer. Dit is 'n voorganger tot die produksie van heksose-P-suiker (figuur 100). Die Calvinsiklus vind tydens die donkerfase van fotosintese plaas in die stroma van die chloroplast. Styselkorrels word as byproduk geproduseer en akkumuleer in die chloroplast. Die heksose-P-suikers diffundeer oor die chloroplastmembran na die sitoplasma. Van die heksose word as boustowwe in die selwand geïnkorporeer (polisagariede) terwyl die res meestal glikolise ondergaan. Sukrose kan in die sitoplasma omgesit word in stysel en as sodanig gestoor word. Dit kan maklik onttrek word as die plantsel dit weer sou nodig kry.

3) Glikolise (vind plaas in die sitoplasma) is die afbreek van glukose, glukose-1-P, en fruktose tot pirodruiwesuur (pirovaat), (figuur 101). Glikolise is die eerste van drie opeenvolgende hoofases van respirasie. Die ander is die Krebs-siklus en die e⁻-oordragsisteam van die mitochondrion. Alle reaksies van glikolise maak ook deel uit van fermentasie, die omskakeling van suikers na etielalkohol en CO₂ òf na melksuur (laktaat) òf appelsuur (malaat). Twee ATP's en een NADH word as byprodukte geproduseer. Die netto reaksie van glikolise is:



Netto reaksie van fermentasie is:



4) Glukose-6-P kan van glikolise ontsnap en deur die Pentose-fosfaat-respirasiesiklus afgebreek word tot 3-P-gliserinaldehyd en/of eritrose-4-P (figuur 102). Drie-P-gliserinaldehyd beweeg terug na glikolise terwyl eritrose-4-P tydens die shikimiensuur-siklus die tweede belangrikste bousteen van flavonoïede uitmaak. Twee molekule NADP word as byprodukte geproduseer. Die NADP's word ook in die shikimiensuursiklus opgeneem waar dit essensieel is vir flavonoïedbiosintese.

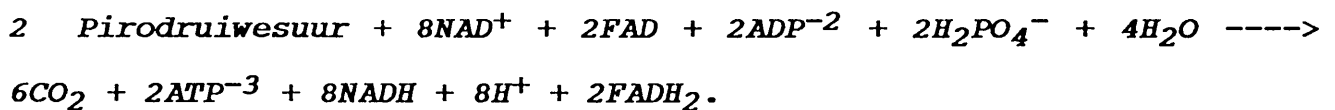
5) Lipiede en vetolies wat in die sitoplasma van die plantsel geproduseer word, akkumuleer in die sferosome waar dit afgebreek word tot vetsure (figuur 103). Nadat die vetsure van die lipied onttrek is, bly 'n gliserolmolekuul oor wat òf in glikolise geïnkorporeer word, òf weer deelneem aan lipiedsintese. Die vetsure word of in die glioksielsuursiklus opgeneem, of dit diffundeer na die mitochondria.

6) Die glioksielsuursiklus vind plaas in die glioksisome van plantselle (figuur 104). Die funksie van die siklus is om saam met die sferosome, die Krebs-siklus en terugwaartse glikolise, vette af te breek en sukrose te sintetiseer. Suksinielsuur, 'n eindproduk van die siklus, verhoog die aktiwiteit van die Krebs-siklus met gevolglike verhoogde ATPase-aktiwiteit. Sodoende word flavonoïedbiosintese bevorder. $\text{NADH} + \text{H}^+$ is 'n eindproduk van die siklus en dit bevorder die e^- -oordragstelsel van die mitochondrionmembraan.

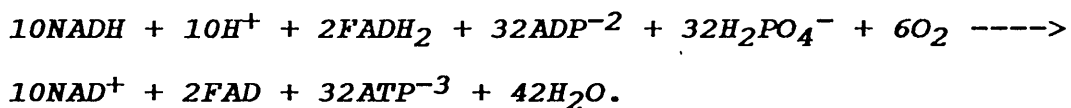
7) Vetsure afkomstig van die sferosoom word in die matriks van die mitochondrion gedegradeer deur oksidase tot asetiel-Co-A (figuur 105). Asetiel-Co-A is die derde belangrikste komponent van flavonoïedsintese deurdat dit die ruggraat van die **A-ring** in

die flavaan-C₁₅-molekule vorm. Asetiel-Co-A bevorder ook die Krebs-siklus en die glioksielsuursiklus. Talle asetiel-Co-A molekule kan vanaf oksidatiewe degradasie van een vetsuur verkry word.

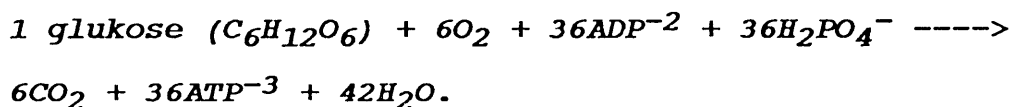
8) Die Krebs-siklus vind plaas in die matriks van die mitochondria (figuur 106). Die siklus is verantwoordelik vir die afbraak van pirodruiwesuur. Tydens die afbraak word NADH + H⁺ en FADH₂ gevorm. Dit is die snellermeganisme van die e⁻-oordragsisteem. Talle byprodukte wat belangrike boustowwe van die plant se fisiologiese samestelling sintetiseer, word geproduseer. Die belangrikheid van die siklus vir flavonoïedbiosintese lê in die aktivering van die e⁻-oordragsisteem waartydens ATP (Adenosien-tri-P) geproduseer word. Netto reaksie van die Krebs-siklus is:



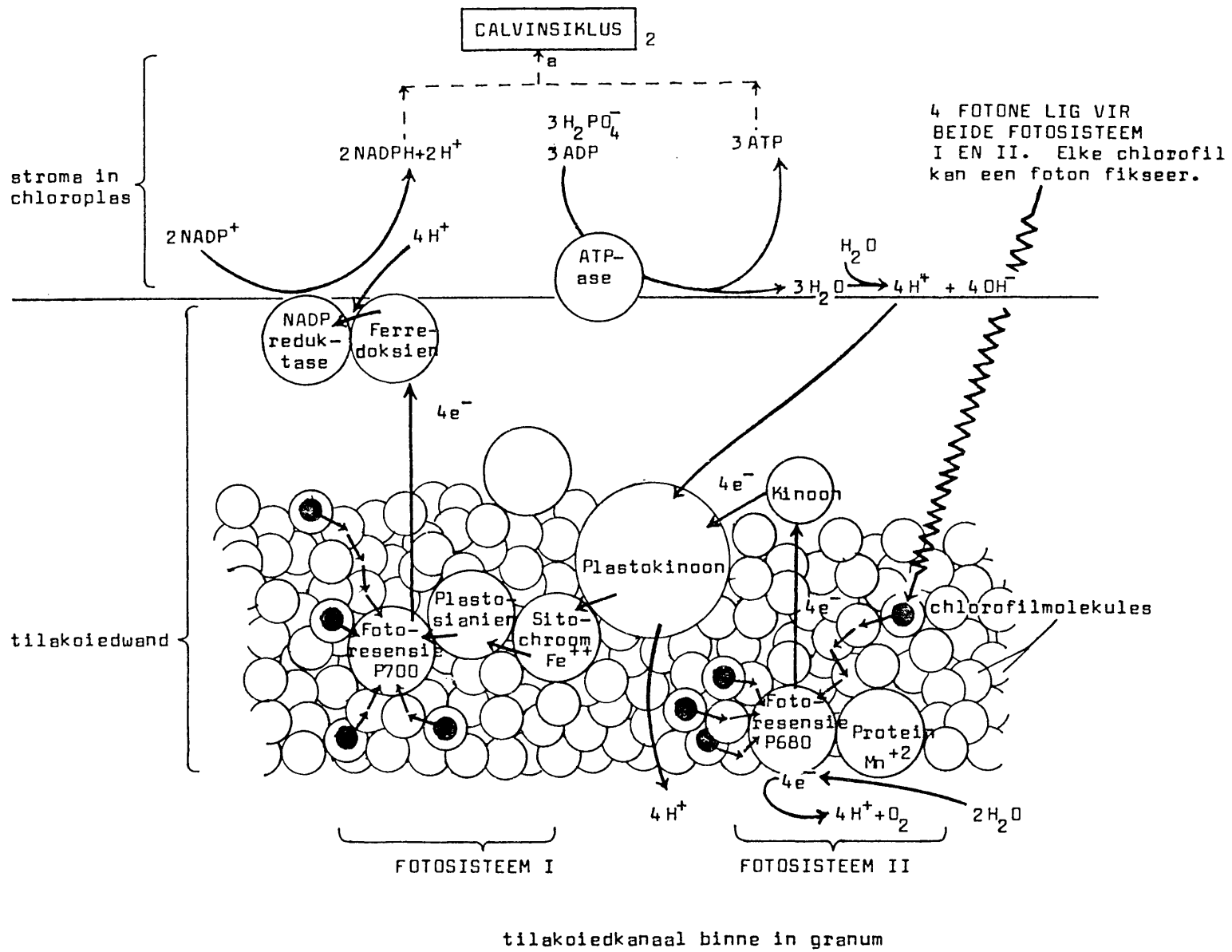
9) Elektronoordrag vind plaas oor die binne-membraan van die mitochondrion (figuur 107). NADH + H⁺ en FADH₂ wat tydens die Krebs-siklus en glikolise geproduseer is, word deur die membraan geoksideer om ATP te vorm. Die proses staan bekend as oksidatiewefosforilasie. Netto reaksie is:



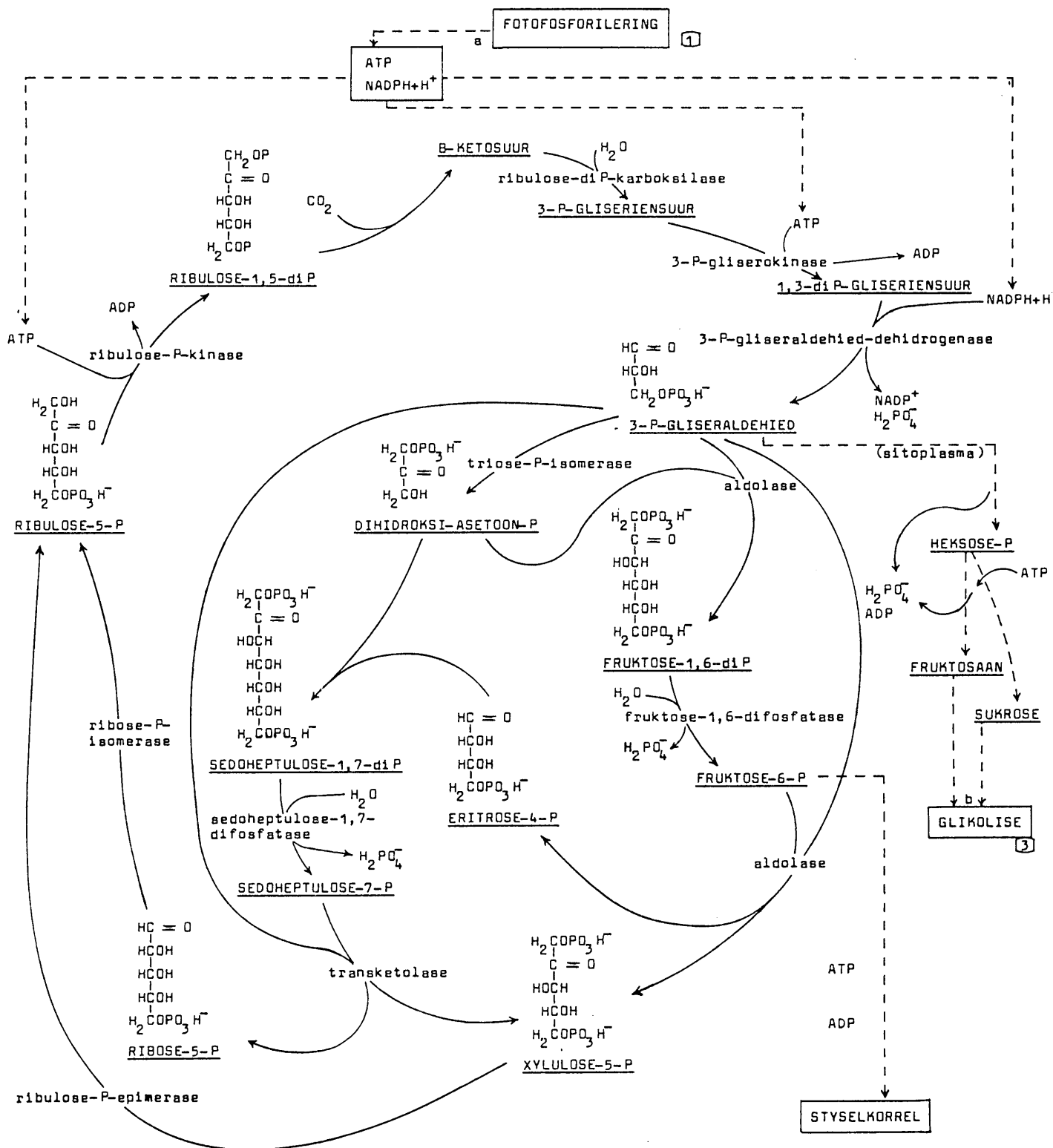
Die netto reaksie van totale respirasie (glikolise, Krebs-siklus en e⁻-oordragsisteem) is:



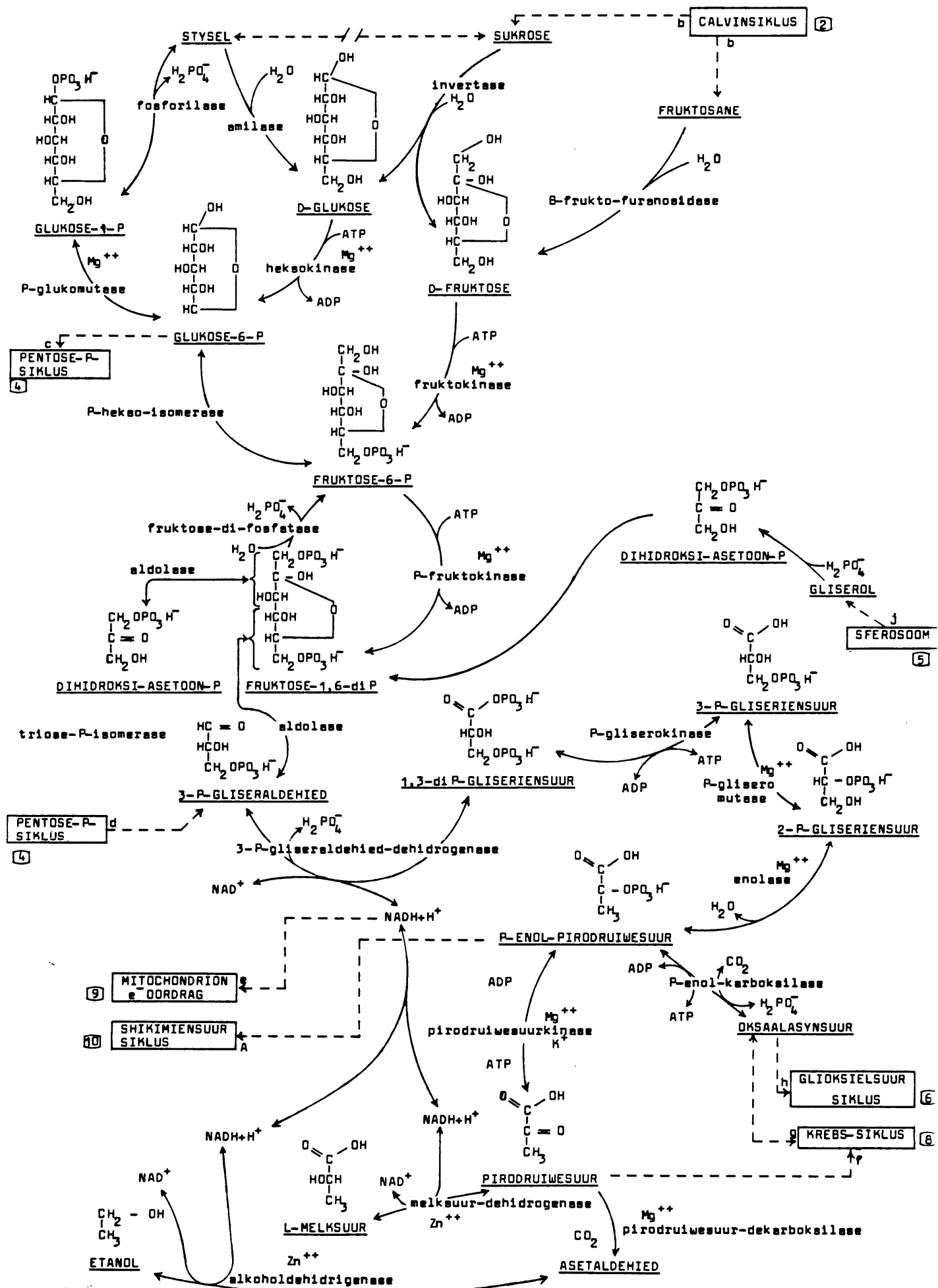
10) Die Shikimiensuursiklus (figuur 108) is die belangrikste proses van flavonoïedbiosintese. Dit is verantwoordelik vir die vorming van die ruggraat van alle flavonoïede. Hierde ruggraat word die Flavaan-C₁₅-molekuul genoem. *Fosfo-enolpirodruiwesuur* (vanaf glikolise), en *D-eritrose-4-P* (vanaf pentose-P-respirasiesiklus) is die belangrikste voorgangers. Eers word dehidroki-noonsuur en later dehidroshikimiensuur geproduseer. Vanaf laasgenoemde verbindings word die basisstruktuur van hidroliseerbare tannien geproduseer (hoofstuk 1.2). Deur middel van ATP (vanaf e⁻-oordragsisteam), NADPH (vanaf pentose-P-respirasiesiklus) en later nog 'n tweede P-enol-pirodruiwesuur (vanaf glikolise) word die aminosuur **feniellalanien** gesintetiseer. Dit word omvorm tot **kinnamiensuur** wat die *B-ring* en die *mediêre C₃-ketting* van die *Flavaan-C₁₅-molekuul* vorm. Die derde belangrike voorganger, **asetiel-Co-A** (vanaf oksidatiewe vetsuurdegradasie) vorm die *A-ring* van die flavaan-C₁₅-molekuul. *Hidrolise en dehidrolise van die ruggraat gee oorsprong aan onderskeie flavonoïedtipies.*



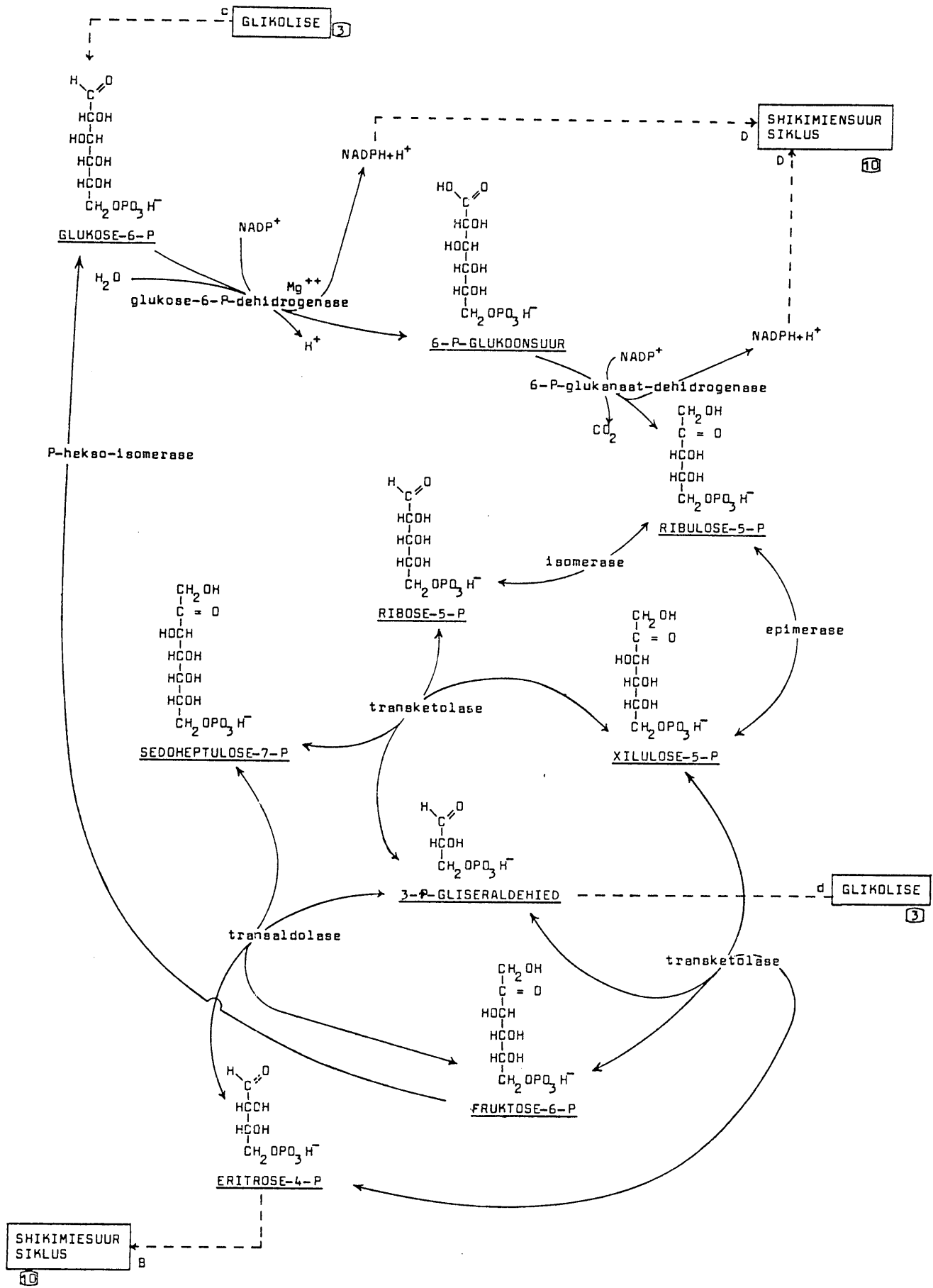
FIGUR 99: Fotofosforilering (1). Proses van lig-gestimuleerde e^- en H^+ -oordrag in die tilakoied van die chloroplas-te. Gebaseer op Michal (1982) en Salisbury & Ross (1978).



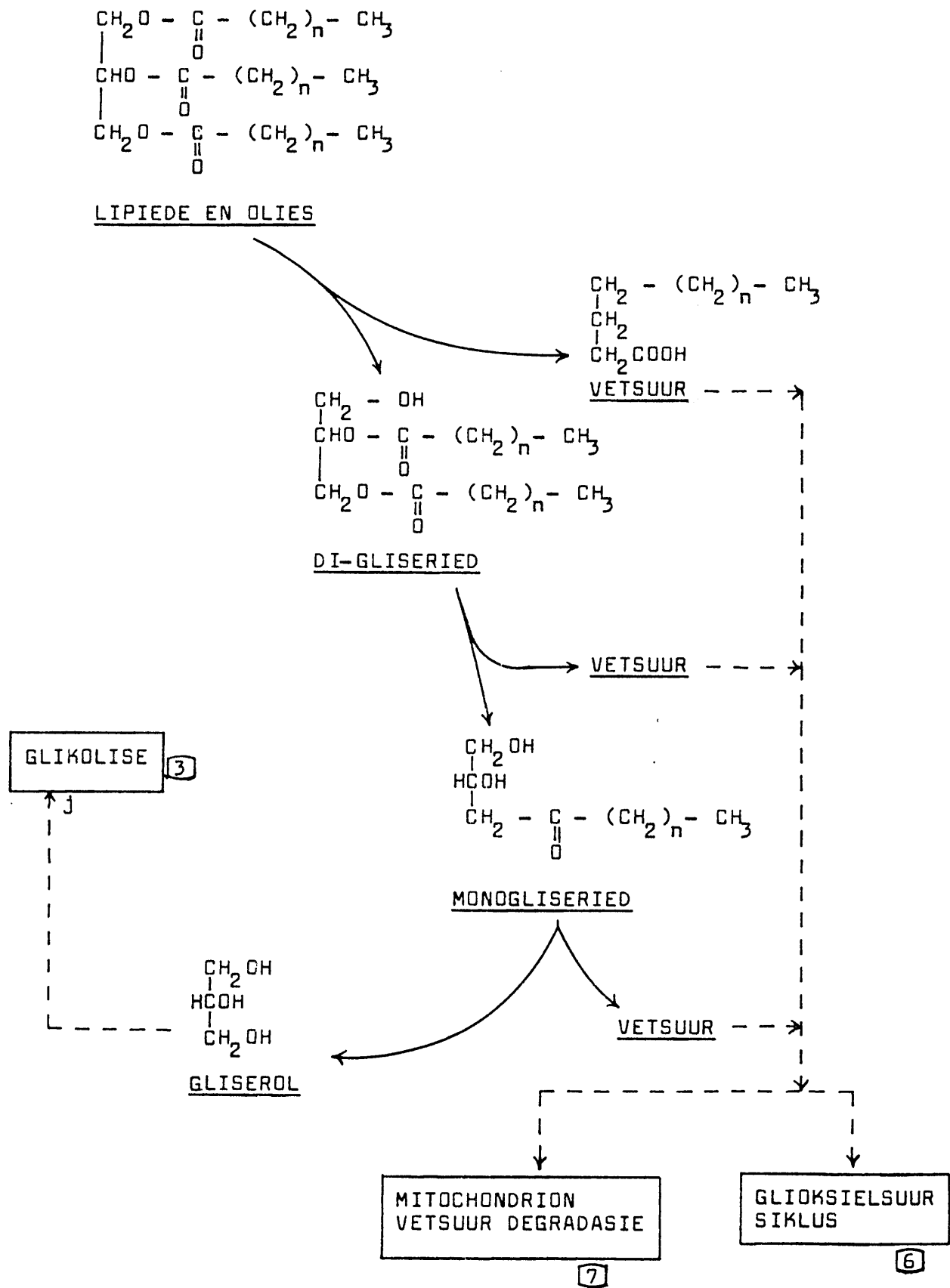
FIGUUR 100: Calvinsiklus (2) Tydens fotosintese in die chloroplaste van plantsele. Deur Salisbury & Ross (1978).



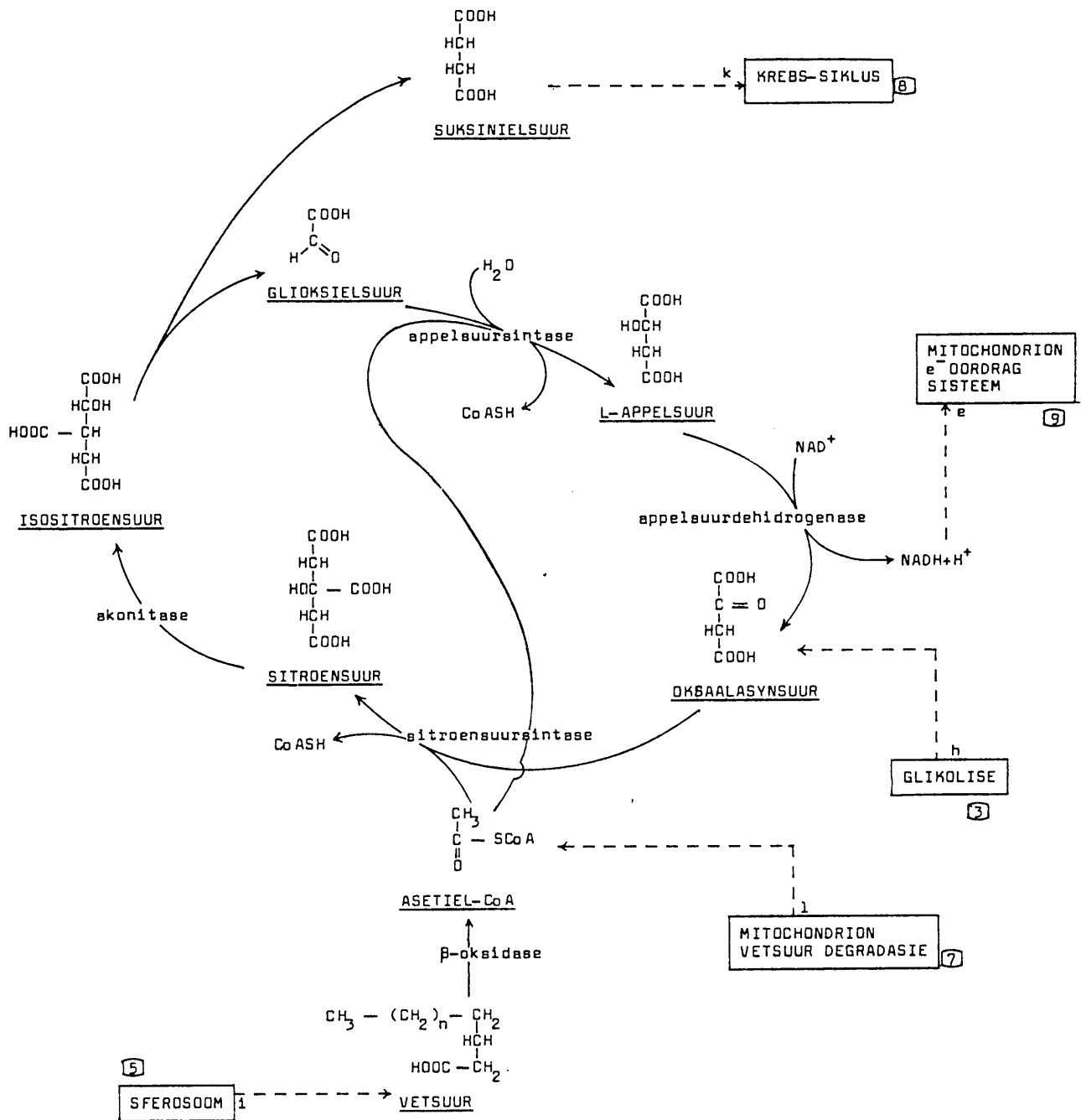
FIGUR 101: *Glikolise en Fermentasie (3)*. Vind plaas in die sitoplasma van plantsele. Gebaseer op Davies (1978); Michal (1982) en Salisbury & Ross (1978).



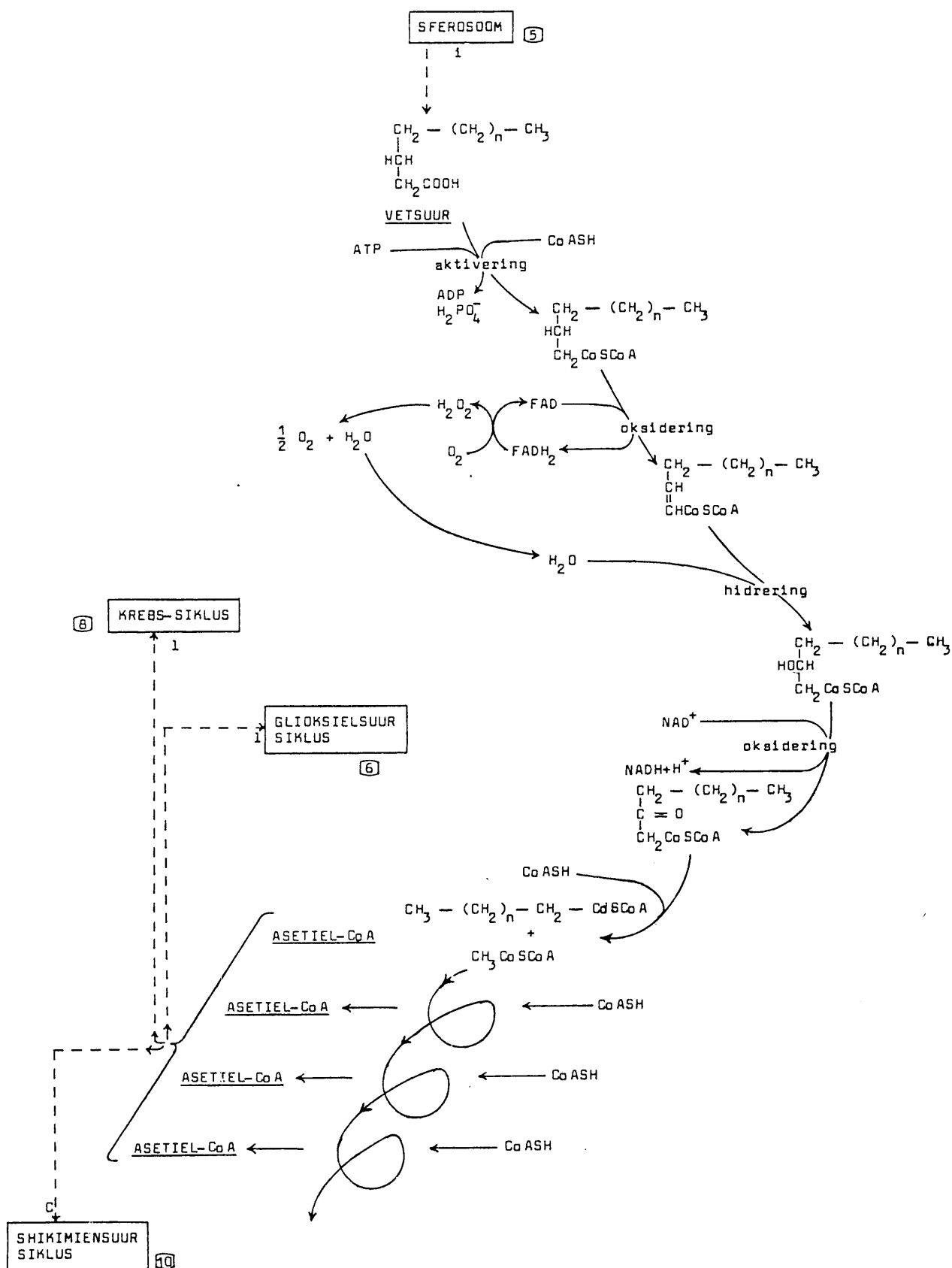
FIGUUR 102: Pentose-P-respiratoriese siklus (4) in die sitoplasma van plantsele. Michal (1982) en Salisbury & Ross (1978).



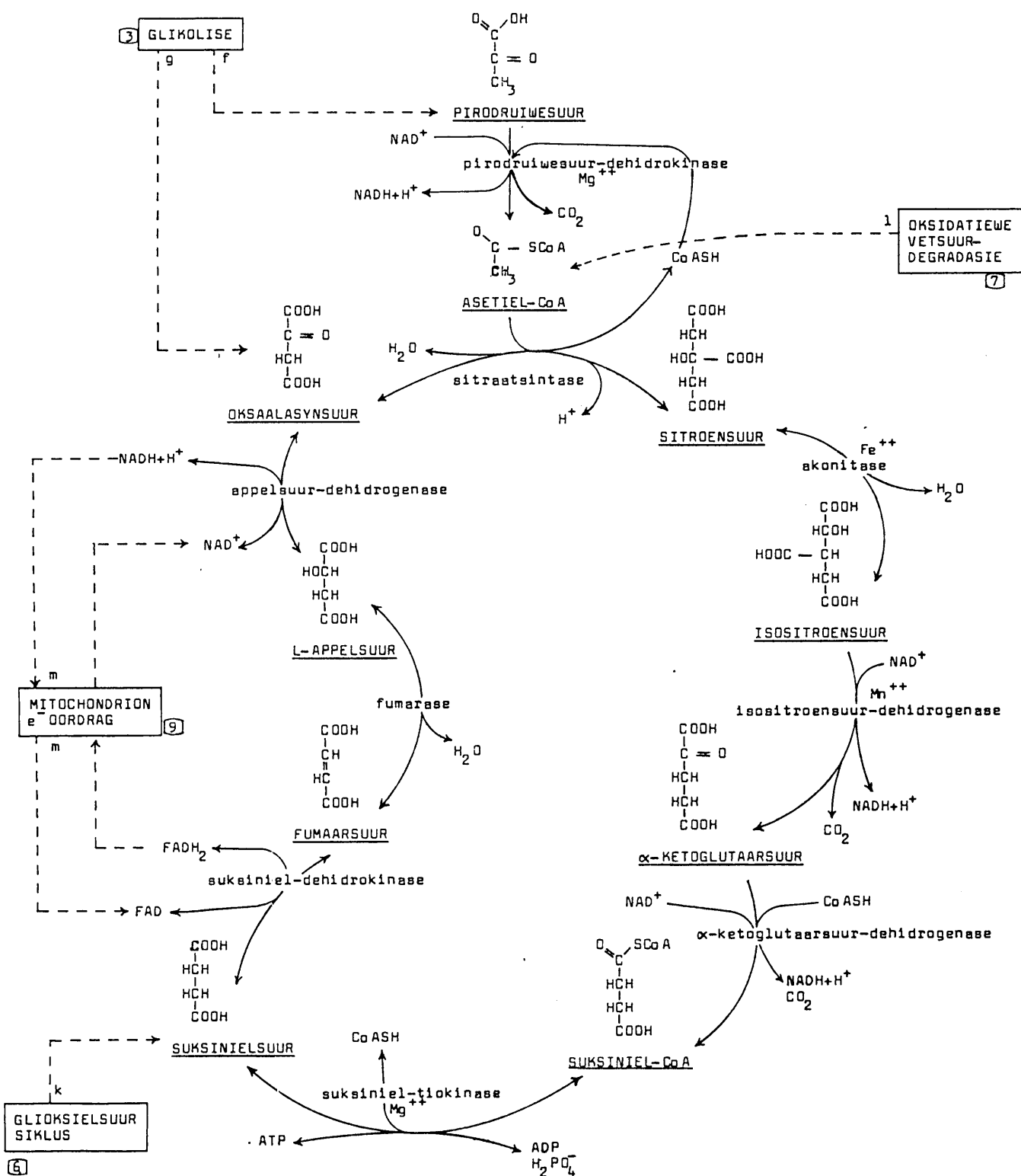
FIGUUR 103: *Vetsuurproduksie (5)* in die sferosoom van plantselle. Weergegee deur Michal (1982).



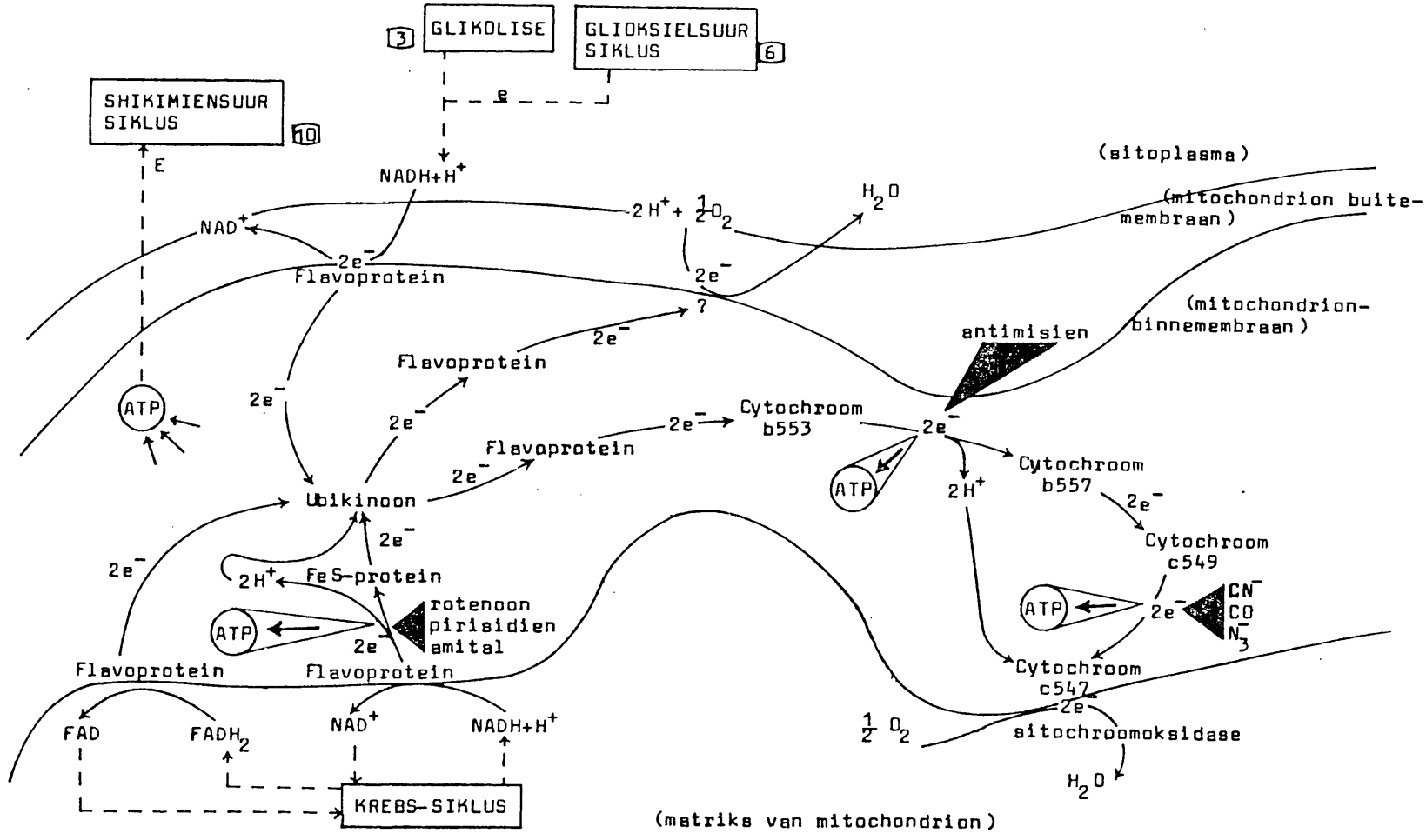
FIGUUR 104: *Glioksielsuursiklus* (6). Omskakeling van oksaal-asynsuur na suksinielsuur deur middel van vetsuur. Vind plaas in die glioksisoom van plantselle. Michal (1982) en Salisbury & Ross (1978).



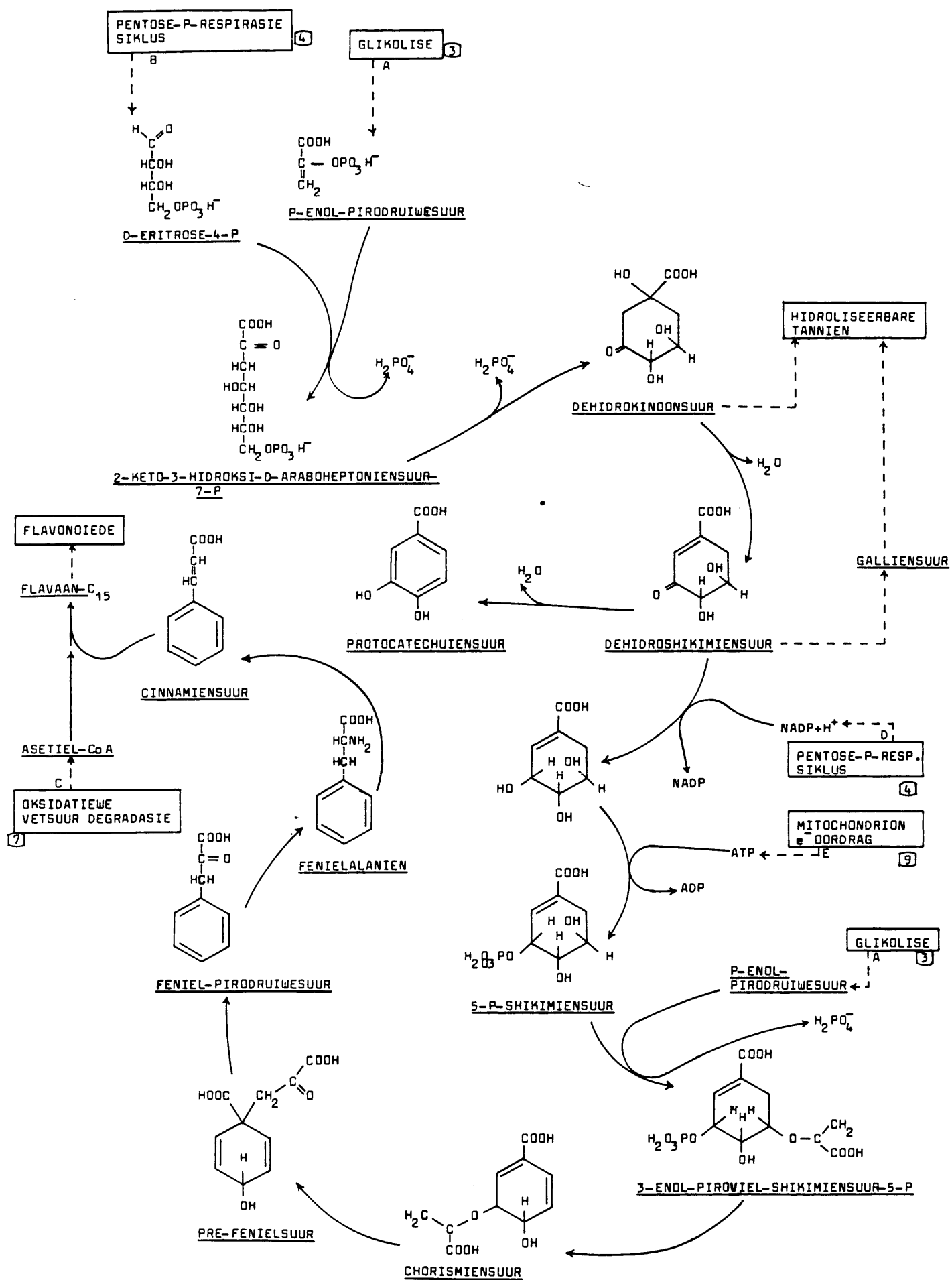
FIGUUR 105: Vetsuurdegradasie (7) in die mitochondrion, soos weergegee deur Michal (1982).



FIGUUR 106: *Krebs-siklus (8)*. Vind plaas in die matriks van die mitochondrion van plantselle. Gebaseer op Michal (1982) en Salisbury & Ross (1978).



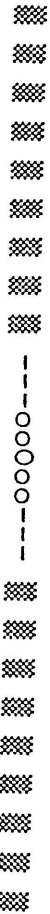
FIGUR 107: Die *Eletrondragsisteam* (9) van die binne-membraan van die mitochondrion; ook bekend as *oksidatiewe fosforilase* (Michal, 1982 en Salisbury & Ross, 1978).



FIGUUR 108: *Shikimiensuursiklus* (10). Die kern van flavonoïed-biosintese in die sitoplasma van lewende plantsele. Saamgestel vanaf Fowden et al. (1967); Harborne (1967); Michal (1982) en Salisbury & Ross (1978).

DATAVEL GEBRUIK VIR KAMERLEPERDVRREFTSTRATEGIEWAAKEMING

Boom no	Kmlpd no	Datum	Ruitv/w	Plot	Telling	Tyd	Temp °c		
5	1	18 19	6	7	1 2 40	h m s 9	10		
Humid	Brandblok	Speste	Geslag	Kmlpd.hoogte	Kmlpd.ouderdom				
11 %	8	19	v m 2	3 m	k vj v vo vbo 4				
Plantegroei	0-1m 1-2 2-4 >4	Topografie	Fenologie						
76-100%		bull	%						
51-75%		laagle	25 24 23 26 27						
31-50%		vlakle	gevreet 33						
11-30%		rivler/o	blaaroud dae 28						
0-10%		spruit/o	bl bb rb bm v/s						
sp's/smsll	14 15 16 17	rant/kopple							
Benutting			Plantstruktuur						
Endtyd		Tydsduur							
29	h m s	m s	30				s		
Hoogte benut		Hoevlhd benut		Weerstasle			Beweging		
mak 31	min 32			Ws Wr mak minvogreen			Tydsduur		
	m	m		8h00 14h00			min s 37		
Windsterkte 13			Wrigt 12		Rigt. tov wind 38			Plasing	
gg gb bb bm mm ms ss xs					ff fs tl ls dd ds gg oo			XX GG	
					39			Boom B no Afstand Rigt	
					34 35			36	



B Y L A A G 4 (b y h o o f s t u k 4 . 2 . 2)

**GEMIDDELDE TYDSDUURWAARDES VAN KAMEELPERDBENUTTINGS SOOS WAARGE-
NEEM OOR 'N JAARPERIODE IN DIE SUID-SENTRALE DISTRIK VAN DIE
NASIONALE KRUGERWILDTUIN**

Statistiese uiteensetting van kameelperdbenuttingstydure verkry vir verskillende boom- en struikspesies, soos waargeneem oor 'n jaarperiode (1985/86); (GG 1 - Enkelvoudige benuttings windop, GG 2 - Meervoudige benuttings windop, XX 1 - Enkelvoudige benuttings windaf, XX 2 - Meervoudige benuttings windaf)

Spesie	Kategorie	Kameelperdbenuttingstydure (s)					
		Totaal van alle benuttings	Individuele benuttings		Gemiddeld	Std	n
			Maksimum	Minimum			
<i>Aca eru</i>	GG 2	774	405	369	387,00	25,46	2
<i>Aca exu</i>	GG 1	2 076	235	12	103,80	76,14	20
<i>Aca nig</i>	GG 1	152 450	1 334	1	170,53	184,68	894
	GG 2	87 387	1 977	2	234,91	245,76	372
	XX 1	38 213	1 204	2	166,14	195,13	230
	XX 2	26 850	1 005	2	183,90	178,49	146
<i>Aca nil</i>	GG 1	6 972	806	19	240,41	212,47	29
	GG 2	6 260	1 204	23	272,17	275,55	23
	XX 1	739	285	37	147,80	89,64	5
	XX 2	4 009	835	27	364,45	258,45	11
<i>Aca rob</i>	GG 1	603	560	43	301,50	365,57	2
	GG 2	1 643	834	10	410,75	340,25	4
<i>Aca tor</i>	GG 1	21 696	3 115	9	285,47	444,91	76
	GG 2	35 048	4 011	3	467,31	695,92	75
	XX 1	3 711	794	36	247,40	237,46	15
	XX 2	6 943	2 665	10	433,94	678,16	16
<i>Aca wel</i>	GG 1	17 009	1 810	5	278,84	329,09	61
	GG 2	22 977	1 245	8	342,94	278,89	67
	XX 1	2 157	487	10	179,75	167,41	12
	XX 2	756	396	56	189,00	155,78	4
<i>Aca xan</i>	GG 1	665	550	115	332,50	307,59	2

vervolg/....

..../vervolg

Spesie	Kategorie	Kameelperdbenuttingstyd (s)					
		Totaal van alle benuttings	Individuele benuttings		Gemiddeld	Std	n
			Maksimum	Minimum			
<i>Com api</i>	GG 1	3 802	490	3	135,79	126,21	28
	GG 2	607	390	80	202,33	165,00	3
	XX 2	1 004	790	79	251,00	179,14	4
<i>Com her</i>	GG 1	9 242	1 243	10	188,61	245,57	49
	GG 2	2 603	421	10	144,61	114,09	18
	XX 1	362	232	3	120,67	114,63	3
	XX 2	1 316	363	178	263,20	82,91	5
<i>Com imb</i>	GG 1	14 688	1 156	5	240,79	265,46	61
	GG 2	33 010	1 780	10	523,97	498,55	63
	XX 1	1 948	560	19	177,09	155,98	11
	XX 2	3 451	670	43	256,46	206,54	13
<i>Dic cin</i>	GG 1	12 578	986	6	120,94	152,48	104
	GG 2	2 995	638	2	187,19	181,65	16
	XX 1	2 024	459	3	134,93	117,64	15
<i>Euc div</i>	GG 1	3 694	550	18	184,70	116,16	20
	GG 2	320	220	37	106,67	100,60	3
	XX 1	645	492	153	322,50	239,71	2
<i>Grew</i>	GG 1	3 123	473	3	111,54	112,56	28
	GG 2	644	346	48	161,00	129,70	4
<i>Lan stu</i>	GG 1	1 261	238	18	140,11	82,44	9
	GG 2	1 862	774	91	372,40	296,19	5
	XX 1	198	88	23	66,00	37,24	3
<i>Lon cap</i>	GG 1	727	198	22	80,78	64,69	9
	GG 2	258	246	12	129,00	165,46	2
	XX 1	144	101	43	72,00	41,01	2
<i>May het</i>	GG 1	1 495	1 146	3	249,17	444,84	6
	GG 2	1 148	300	18	127,56	87,10	9
	XX 1	192	82	34	64,00	26,15	3
	XX 2	608	500	108	304,00	277,19	2
<i>Pel afr</i>	GG 1	665	285	28	110,83	104,85	6
	GG 2	455	395	60	227,50	236,88	2
<i>Sch bra</i>	GG 1	688	512	35	229,33	250,47	3
<i>Scl bir</i>	GG 1	698	227	10	87,25	73,81	8

vervolg/....

..../vervolg

Spesie	Kategorie	Kameelperdbenuttingstydysduur (s)					
		Totaal van alle benuttings	Individuele benuttings		Gemiddeld	Std	n
			Maksimum	Minimum			
Spi afr	GG 1	1 213	756	86	303,25	315,05	4
	GG 2	2 669	1 587	69	533,80	621,68	5
Str cf	GG 1	237	151	86	118,50	45,96	2
Ter pru	GG 1	11 848	1 191	10	232,31	282,89	51
	GG 2	2 607	321	55	186,21	92,65	14
	XX 1	1 859	598	10	123,93	164,05	15
	XX 2	2 386	597	10	159,07	176,70	15
Ziz muc	GG 1	2 997	1 670	10	272,45	478,38	11
	GG 2	288	177	111	144,00	46,67	2
	XX 1	273	258	15	136,50	171,83	2

Std - Standaardafwyking

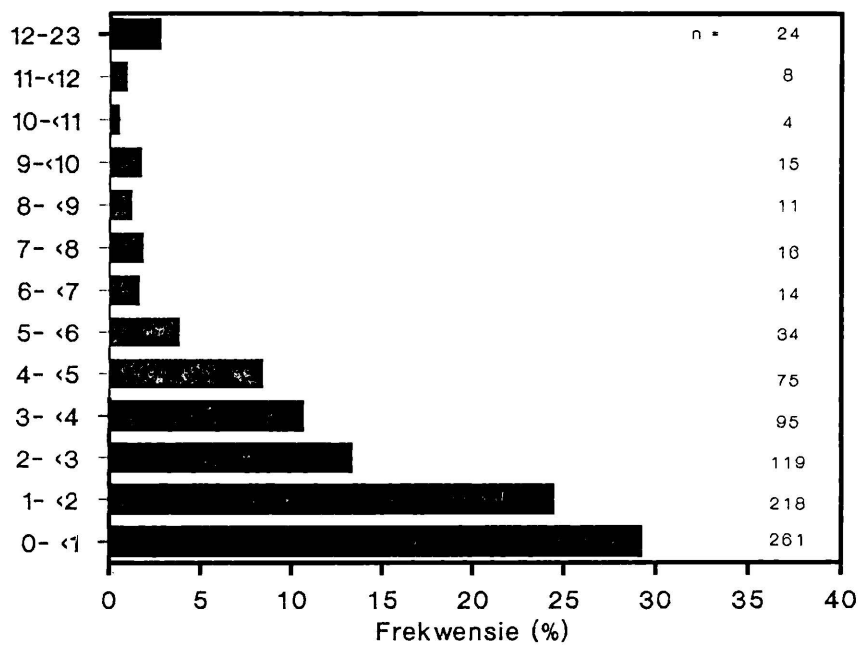
☒ ☒ ☒ ☒ ☒ ☒ ☒ ☒ ☒ ☒ ---ooOoo--- ☒ ☒ ☒ ☒ ☒ ☒ ☒ ☒ ☒

B Y L A A G 5 (b y h o o f s t u k 4 . 2 . 2)

**FREKWENSIEVOORKOMS VAN DIE ONDERSKEIE KAMEELPPERDBENUTTINGSTYE
SOOS GEVIND VIR DIE ONDERSKEIE BOOM/STRIJK-SPESES**

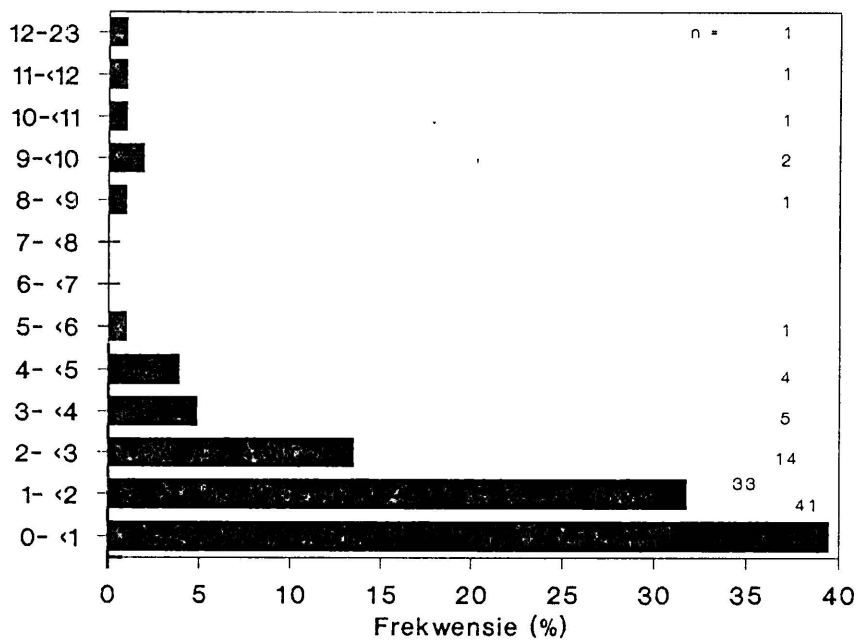
Acacia nigrescens

Tydsduur (min)



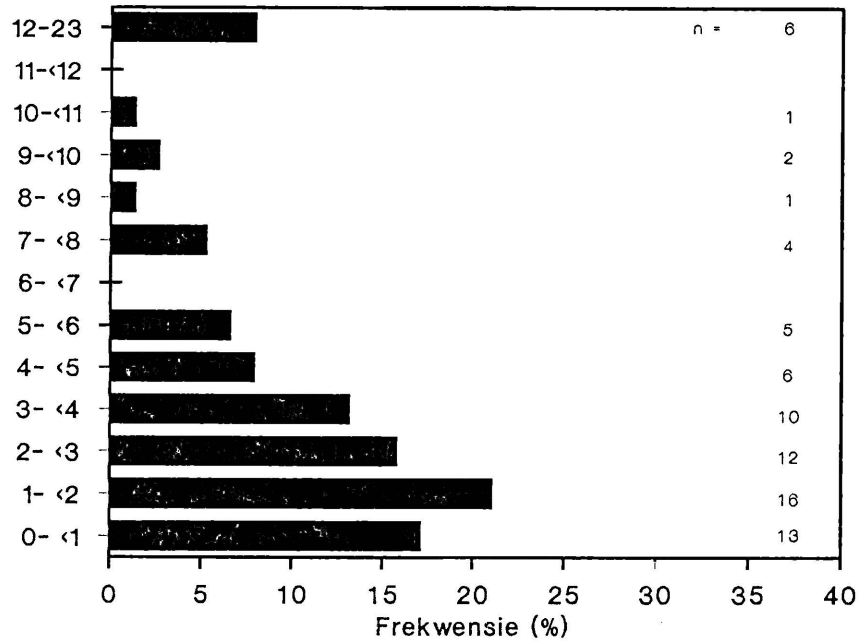
Dichrostachys cinerea

Tydsduur (min)



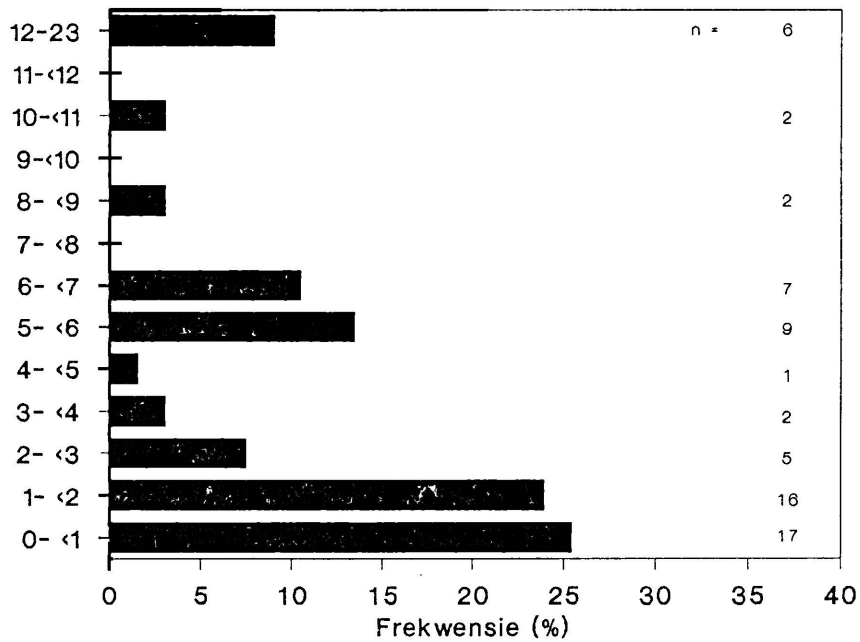
Acacia tortilis

Tydsduur (min)



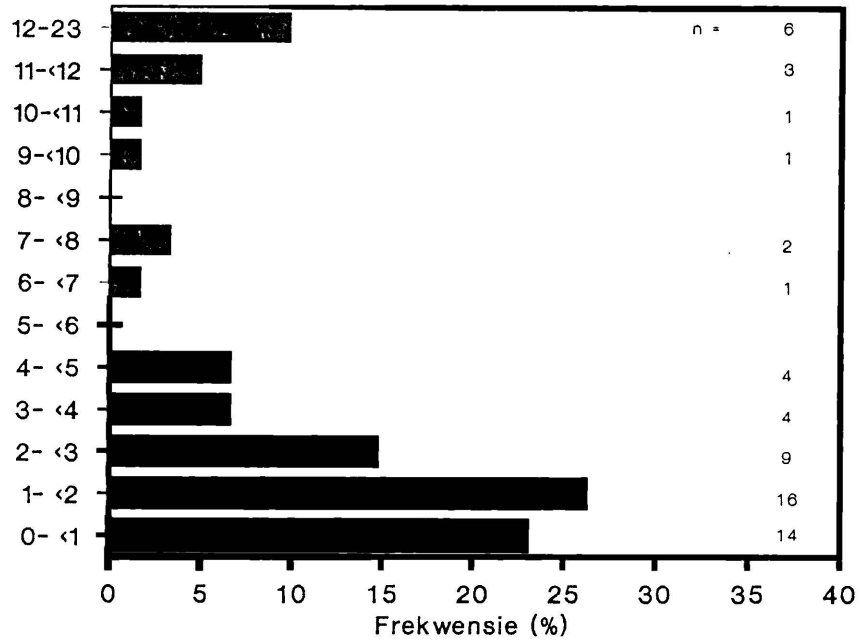
Acacia welwitschii

Tydsduur (min)



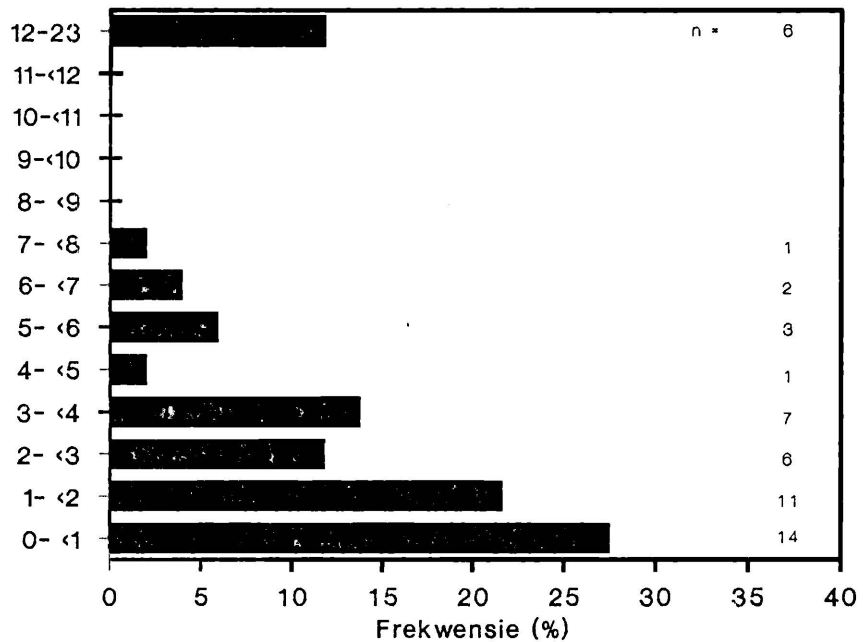
Combretum imberbe

Tydsduur (min)



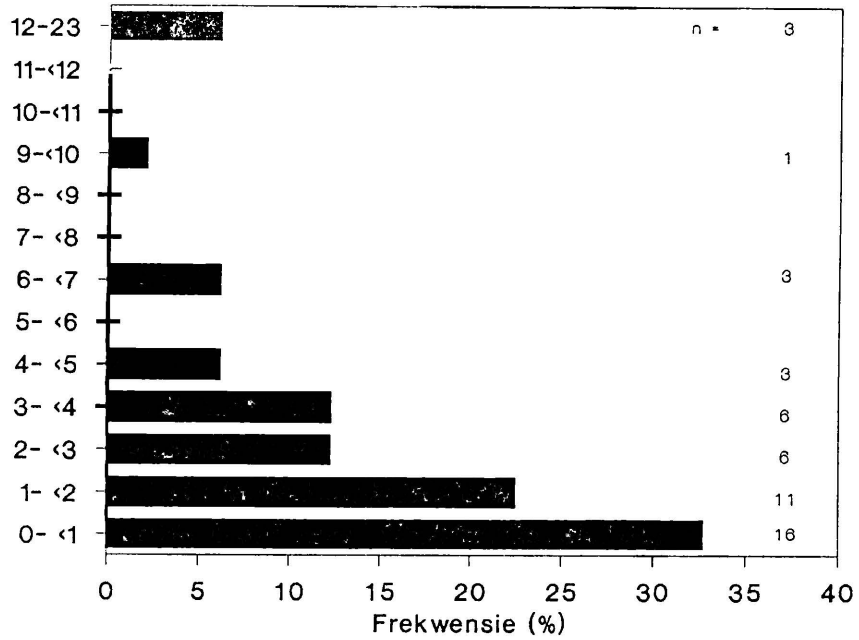
Terminalia prunioides

Tydsduur (min)



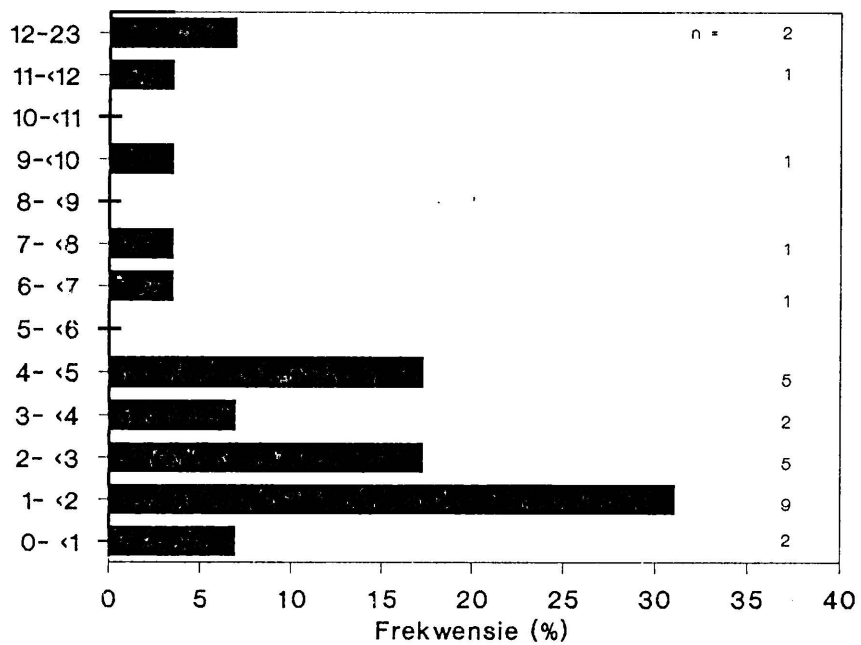
Combretum hereroense

Tydsduur (min)



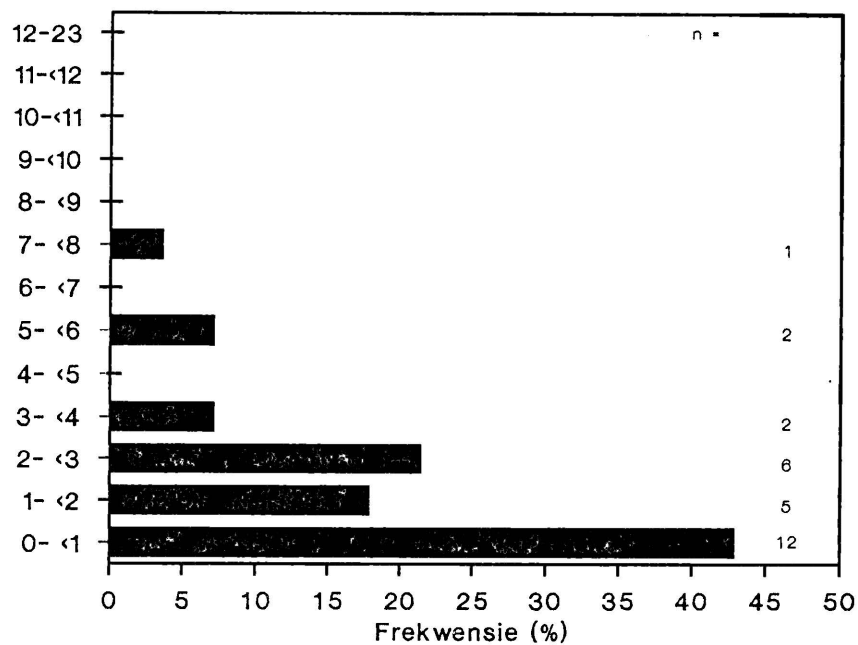
Acacia nilotica

Tydsduur (min)



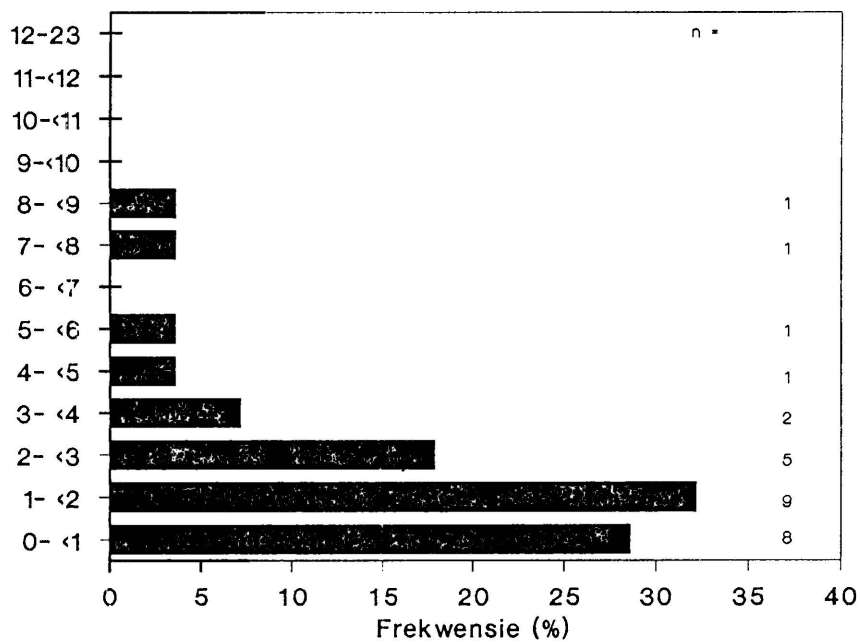
Grewia spp.

Tydsduur (min)



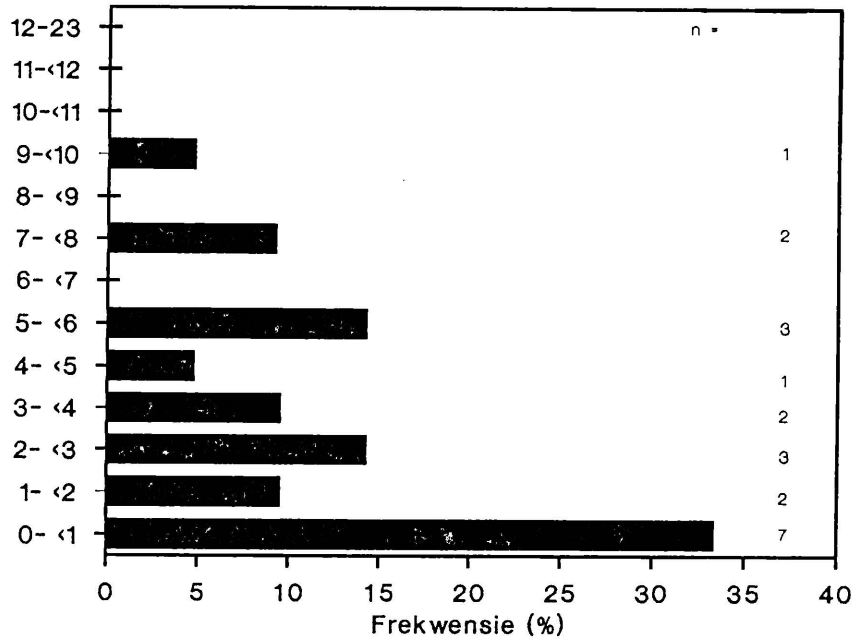
Combretum apiculatum

Tydsduur (min)



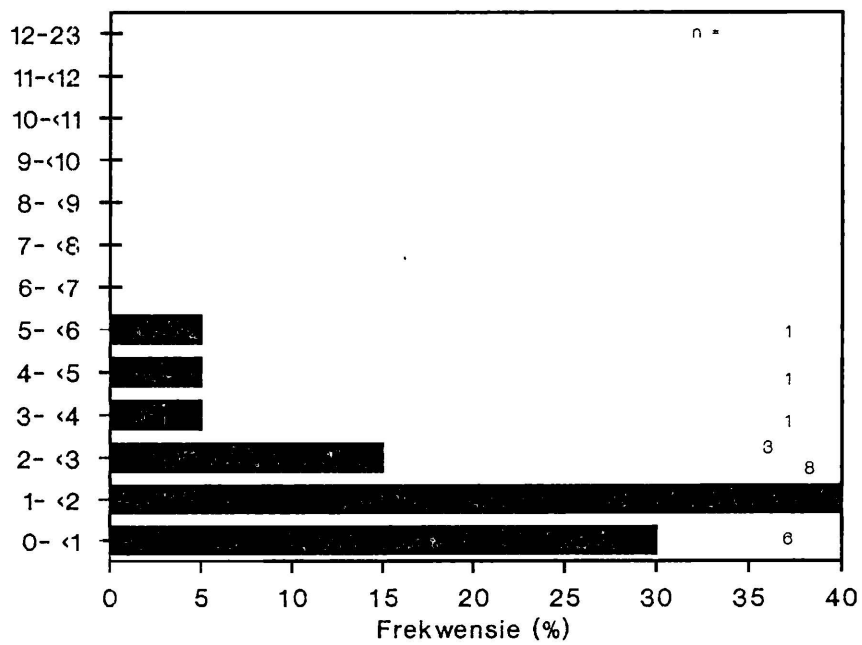
Euclea divinorum

Tydsduur (min)



Acacia exuvialis

Tydsduur (min)

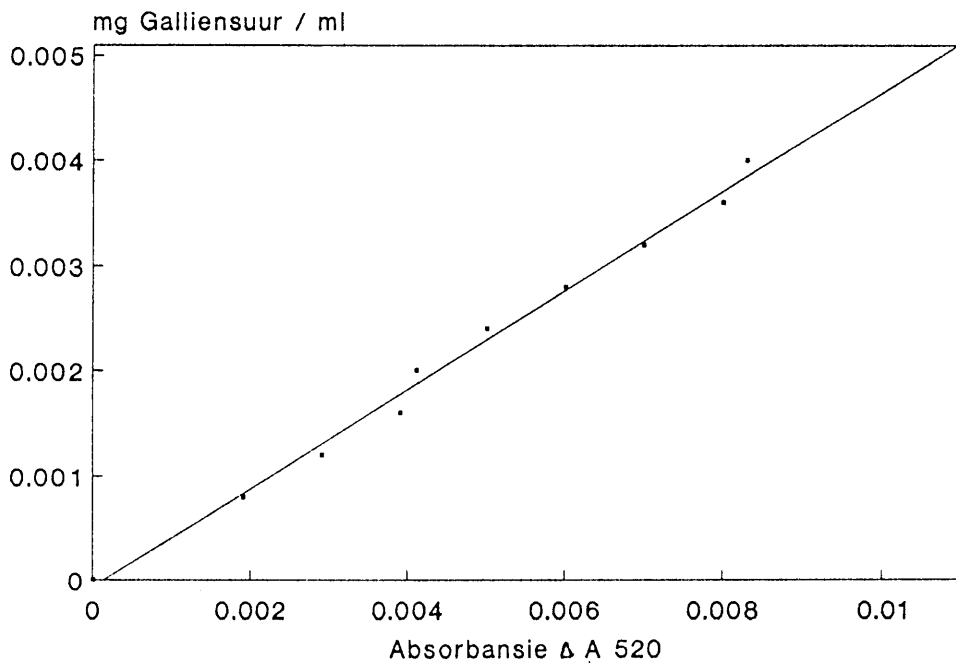


B Y L A A G 6 (b y h o o f s t u k 5 . 1 e n 6)

HIDROLISEERBARE TANNIENANALISE EN QUEBRACHO-STANDAARDKURWE

Prof Ann Hagerman, Miami University, Oxford, Ohio, (*pers med.*) beweer dat die ekstraheringsmetode, soos beskryf in Hoofstuk 5.1, moontlik ook van die hidroliseerbare tannien (ook teenwoordig in lewende blaarweefsel) ekstraheer. Dit wil sê die gekondenseerde tannienkristalle wat vanuit die Sephadex-LH-20-gelkolom gekristalliseer en gebruik is vir die opstel van die standaard-eikkurwes in figure 33a-d het ook hidroliseerbare tannien bevat. 'n Steekproef is uitgevoer om die geldigheid van genoemde bewering te toets. Die gekondenseerde tannienkristalle van twaalf onderskeie plantspesies van die kameelperddieet is deur middel van die **rhodanienhidrolise-tegniek** (Inoue & Hagerman, 1988) getoets vir die teenwoordigheid van hidroliseerbare tannien.

Vyf milligram van die tannienkristalle is by 5,0 ml (2 N) H_2SO_4 gevoeg. Die oplossing is gevries, toe in vakuum geseël en vir 26 uur by 100 °C verhit. Na hidrolise, is die monster is oopgemaak en met gedistilleerde water verdun tot 50,0 ml. Een milliliter van die verdunde oplossing is oorgepipetreer na 'n proefbuis waarby 1,5 ml van 'n metanoliese rhodanienoplossing (0,667 %) gevoeg is. Na 5 minute na byvoeging van die rhodanienoplossing is 1,0 ml (0,5 N) KOH bygevoeg. Na 'n verdere 2,5 min is die oplossing met gedistilleerde water verdun tot 25,0 ml. Tien minute later is die oplossing se absorbansie by ΔA_{520} bepaal. Die hoeveelheid hidroliseerbare tannien teenwoordig, is bereken volgens die absorbansie van die ekwivalent van 'n galliensuurstandaard (berei in 0,2 N H_2SO_4), (Figuur 109).



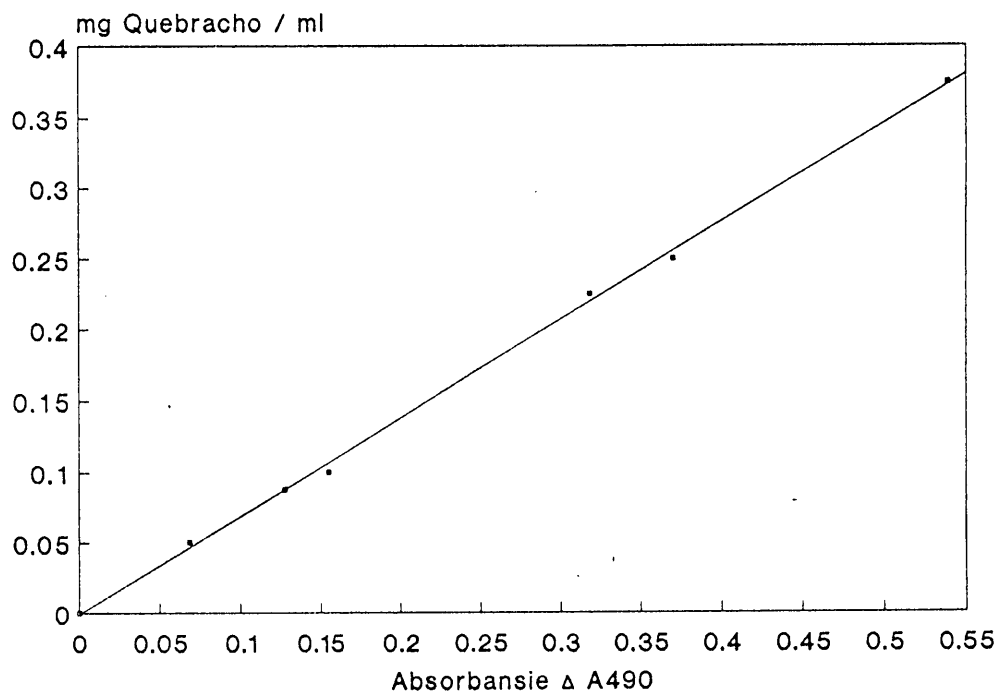
FIGUUR 109: Gallotannien-standaardkurwe vir hidroliseerbare tannien.

Die konsentrasie hidroliseerbare tannien teenwoordig in die gekondenseerde tannienkristalle van die twaalf plantspesies was onderskeidelik 8,0; 10,5; 0,0; 0,0; 0,0; 0,0; 7,0; 4,5; 0,0; 9,3 en 0,0 %.

Hidroliseerbare tannien het dus minder as 10,6 % van die droë-massa van die tannienkristalle uitgemaak. Hiervolgens sal vir 'n plant wat 1 tot 10 % gekondenseerde tannien (DGTK) besit, minder as 0,11 tot 1,06 % hidroliseerbare tannien geëkstraheer word met metanolekstrahering. Dit is hoogs onwaarskynlik dat die teenwoordigheid van hidroliseerbare tannien in die tannienkristalle 'n invloed mag hê, óf die gevolg kan wees dat enkele van die tannienstandaardkurwes so ver na links in figure 83a-d lê, aangesien die vanillin-HCl-reagens nie met hidroliseerbare tannien

reageer nie (Hagerman & Butler, 1989).

Vervolgens die **quebracho** ('n gekondenseerde planttannien)-**standaardkurve** (Figuur 110). Die gebruik van die kurve word deesdae aanbeveel bo die catechin-standaard aangesien quebracho (in teenstelling met catechin) uit meer as een tipe monomeer bestaan en dus meer verteenwoordigend is van planttanniene. Die quebrachokurve verskil ten opsigte van ander plantspesietannientipes se absorpsiekurwes, maar word tog gebruik as 'n basis vir internasionale vegelykbaarheid van tannienwaardes (BYLAAG 7). Dieselfde fout van oor- en onderskatting as vir catechin is ook by quebracho ter sprake.



FIGUUR 110: Quebracho-standaardkurve vir gekondenseerde tannienwaardes.

Hierdie studie beveel aan:

- 1) dat 'n eie tannienstandaardkurwe vir elke betrokke plantspesie opgestel word en
- 2) dat 'n quebracho-standaardkurwe en/of tannienwaarde-quebracho-ekwivalente verskaf moet word vir internasionale vergelykbaarheid.

⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ---ooOoo--- ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠ ⊠

B Y L A A G 7 (b y h o o f s t u k 5 . 1)

LITERATUURSTATISTIEK AANGAANDE TANNIENANALISERINGSTEGNIEKE

Tans heers daar polemiekie aangaande die mees effektiewe en mees betroubare analiseringstegniekie vir fenoliese verbindings. Nie een van die huidige algemeengebruikte tegnieke ontbreek aan tekortkominge nie. Die ekstraheerbaarheid van plantmonsters en die spesifiekheid van die tegniekie ten opsigte van besondere fenoliese verbindings is die belangrikste kwessies van die onderskeie tegnieke.

Die volgende is belangrike faktore wat inaggeneem moet word by die keuse van 'n tegniekie:

- 1) Die doel van die analiese ten opsigte van die projek.
- 2) Die tipe en kwaliteit van data verlang.
- 3) Gaan datavergelykings op inter- of intraspesievlak geskied?
- 4) Hoeveel plantspesies en hoeveel plantmonsters is betrokke?
- 5) Mate van homogeniteit van die fisiese voorkoms van die monsters.
- 6) Hantering van die monsters: versameling/monstering; fiksering; berging en voorbereiding vir analisering.
- 7) Varieerbaarheid van omgewingsfaktore ten tyde van monstering van die plante, hetsy in natuurlike veld of in laboratorium- en/of kweekhuistoestande.
- 8) Tydsverloop tersprake vanaf monstering tot en met fiksering, en tot en met ekstrahering van die monster.
- 9) Die laboratoriumtoestande waarbinne die analiese uitgevoer gaan word.
- 10) Die gesofistikeerdheid van, en toeganklikheid tot die apparaat wat vir die analiese gebruik gaan/kan word.
- 11) Onkoste ten opsigte van die uitvoer van die analiese en die projek, ten einde die doelstelling te bereik.

Statistiese uiteensetting van gebruik van die onderskeie tannien-analiserings-tegnieke volgens 'n literatuurstudie:

Vanuit 290 gepubliseerde artikels aangaande fenoliese bevindings in plante is een of meer van die volgende tannienanaliserings-tegnieke in 80 van die gepubliseerde studies uitgevoer:

Tipe analise	Jaartal	Analiserings-tegniek	Aantal publikasies
Proteïenpresipitering	1960 tot 69	Bovienserum-albumien (BSA)	1
	1970 tot 79		6
	1980 tot 85		11
	1986 tot 90		10
	1980 tot 85	Rubulose-bifosfaat-oksigenase (RuBPC)	3
	1986 tot 90		1
	1986 tot 90	Lowrie-reagenstoets	1
			----- 33 -----
Totale Fenole	1960 tot 69	Folin-Denis-reagenstoets	2
	1970 tot 79		3
	1980 tot 85		4
	1986 tot 90		4
	1970 tot 79	"Prussian Blue"-reagenstoets	2
	1980 tot 85		2
	1986 tot 90		4
	1986 tot 90	Jerumanis-reagens	2
			----- 23 -----
Hidroliseerbare tannien	1960 tot 69	Vier verskillende tegnieke	3
	1970 tot 79		3
	1980 tot 85		2
	1986 tot 90		5
			----- 13 -----
Gekondenseerde tannien	1960 tot 69	n-Butanol/HCl-toets	0
	1970 tot 79		3
	1980 tot 85		3
	1986 tot 90		8
	1960 tot 69	Vanillin/HCl-reagenstoets	3
	1970 tot 79		15
	1980 tot 85		6
	1986 tot 90		6
			----- 30 -----

vervolg/....

.... /vervolg

Tipe analise	Jaartal	Analiserings-tegniek	Aantal publikasies	
Gekondenseerde tannien	1960 tot 69	Sephadex LH-20-gelfiltrering	2	
	1970 tot 79		2	
	1980 tot 85		3	
	1986 tot 90		2	
	1960 tot 69	Sphadex LH-20- & G-25-chromatografie	1	
	1970 tot 79		3	
	1980 tot 85		6	
	1986 tot 90		3	
				----- 23 -----
		1960 tot 90	Dunlaagchromatografie	7 -----

Belangrike kritiek deur verskeie outeurs ten opsigte van boegenoemde tannienanaliserings-tegnieke:

n-Butanol/HCl-reagenstoets vir gekondenseerde tannien:

Dié tegniek is spesifiek vir leucoanthocyanidien tannien. Leucoanthocyanidien word deur HCl gehidroliseer tot cyanidien en delphinidien monomere. n-Butanol reageer met die cyanidien om 'n verkleurde produk te lewer wat spektrofotometries kwantitatief bepaal kan word.

Volgens Swain & Hillis (1959); Bate-Smith (1973a) en Porter et al. (1986) is daar nie 'n reglynige verwantskap (volgens absorbansie) tussen die procyanidienkonsentrasie van 'n plantmonster en die konsentrasie cyanidienproduk nie. By herhaling onder dieselfde toestande gee dieselfde identiese plantmonster verskillende absorbansiewaardes (Porter et al., 1986). Volgens Porter et al. (1986) en Hagerman & Butler (1989) is die tegniek ook uiters sensitief vir die omstandighedsfaktore waarby uitgevoer, en nat plantmonsters (soos ervaar deur die dier) kan nie gebruik word nie aangesien die

n-Butanol-cyanidien/delphinidienreaksie watersensitief is. Hagerman & Butler (1989) meen dat die optimum kondisies tydens die uitvoer van 'n n-Butanol/HCl-analise bepaal watter tipe verbinding getoets word. Die analisewaardes verkry met dié tegniek word dus bevraagteken: Tempel (1982) " *the n-Butanol/HCl method of measuring proanthocyanidins used alone may not yield results that can be related directly to plant palitibility.* ". Hagerman & Butler (1989) beveel wel dié tegniek aan vir analisering van selektiewe flavanole volgens verskillende optimum analiseringstoestande. Volgens Mole & Waterman (1987a) is die grootste nadeel van die tegniek dat cyanidien en delphinidien verskillende absorpsies lewer. Prodelphinidienryke plante se tannienwaardes word dus oorskot en procyanidienryke plante sin onderskat. Bate-Smith (1975) stel dat n-Butanol/HCl oneffektief is vir die groot variasie in stereochemie van proanthocyanidientipes.

Vanillin/HCl-reagenstoets vir gekondenseerde tannien:

Dié tegniek is spesifiek vir alle flavanole in die teenwoordigheid van hidroliseerbare tanniene (Hagerman & Butler, 1989). Gekondenseerde tannien word deur HCl gehidroliseer tot alle onderskeie flavanol monomere teenwoordig. Vanillin verbind met die monomere om verkleurde produkte te lewer wat spektrofotometries kwantitatief bepaal kan word. Broadhurst & Jones (1978) meen dat dit die mees effektiewe tegniek is vir alle flavanole. Mole & Waterman (1987a) stel: die vanillin reaksie " *is advantageous in that vanillin reacts with the flavonoid A ring (at the C-6 position), forming a chromophore that is not influenced by B ring hydroxylation (i.e. procyanidin/prodelphinidin ratio).* ". Price & Butler (1977) stel: " *The method of quantitative analysis for tannins that has become most widely used in the laboratory is the vanillin test.* ".

Die tegniek het twee nadele: A) dit is ook sensitief ten opsigte van optimum toestande waaronder uitgevoer, maar in-teenstelling met die n-Butanol/HCl-toets is dit herhaalbaar betroubaar onder identiese optimum toestande (Price et al., 1978 en Hagerman & Butler, 1989) en B) vanillin reageer ook soorgelyk (as met flavanole) met hidrochalkone (phloretien en phloridsien) (Sarkar & Howarh, 1976; Broadhurst & Jones, 1978 en Mole & Waterman, 1987a). Die hidrochalkone kan wel vooraf uit die monster uitgewas word met eter (Broadhurst & Jones, 1978). Sommige nie-fenoliese plantagense waaronder chlorofil, gee ook absorbasiewaardes by dieselfde golflengtes waarby die vanillinproduk gemeet word. Om vir laasgenoemde te kompenseer kan 'n blanko absorbasiewaarde (sonder vanillin, maar met HCl-hidrolise) vir elke monster gemeet word, en van die vanillin/HCl-absorbansie afgetrek word (Price & Butler, 1977; Price et al., 1978 en Hagerman & Butler, 1989).

Volgens Hagerman & Butler (1989) is die vanillintoets veral geskik vir tannieninhoudvergelings ten opsigte van verskillende fenofase en weefselouderdom, met ander woorde volumetriese verspreiding binne 'n plant.

Totale fenole:

Hagerman & Butler (1989) beveel die "*Prussian Blue*"-reagens-toets aan. Volgens hulle meet die *Folin-Denis*-toets ook ander, maklik oksideerbare metaboliëte soos askorbiensuur en dit word ook beïnvloed deur sommige proteïene. Die "*Lowrie*"-tegniek word ook deur proteïene en verbindings met 'n purien-basis beïnvloed.

Standaard-eikkurwes vir die bepaling van tannieninhoud van plantmonsters:

Die groot vraag is of 'n enkel-standaardkurwe, of eie-plant tannien-standaardkurwes gebruik moet word.

Price & Butler (1977), Price et al. (1978), Asquith & Butler (1985) en Mole et al. (1989) het bevind dat verskillende tipes tannien en verskillende monomeer-flavanole verskillende absorpsies lewer en dus nie teen 'n enkel-standaardkurwe (byvoorbeeld catechin of quebracho) geëik kan word nie. Wisdom et al. (1987) het 10 verskillende standaardkurwes verkry vir 10 verskillende plantspesies met die n-Butanol/HCl-reagenstoets (" *tannin estimates generated from curves from the extracted tannins of different species yield very different numbers.* ") wat 'n 5 X onderskatting tot 'n 21 X oorskotting van tannienwaarde gegee het met 'n quebracho-standaardekwivalent. Die onderskeie eie-planttannienkurwes was herhaalbaar spesiespesifiek. Asquith & Butler (1985) stel: " *relationships between the condensed tannin concentrations of different species can never be correctly estimated by the use of any one standard curve.* ". Laasgenoemde outeurs meen dat enkel-standaardkurwes slegs van waarde kan wees vir binne (inter)-spesievergelykings, maar nie vir tussen (intra)-spesievergelykings nie. Swain & Goldstein (1963) beklemtoon ook die onakkuraatheid van die gebruik van enkel-standaardkurwes: " *Measurement of total phenols vary ten fold depending on the standard chosen.* ". Porter et al. (1986) het bevind dat verskillende tipes cyanidien verskillende standaardkurwes gelewer het met die n-Butanol/HCl-reagenstoets.

Hagerman & Butler (1989) het die volgende stellings gemaak:

- 1) Quebracho is die beste enkel-standaardkurwe vir internasionale vergelykbaarheid van gekondenseerde tannienwaardes van verskillende studies van dieselfde plantspesie.
- 2) Eie (absolute)-planttannien-standaardkurwes word aanbeveel vir tussen (intra)-spesievergelykings.
- 3) Enkel-standaardkurwes vir die n-Butanol/HCl-toets is meestal betroubaar vir procyanidien, maar nie vir prodelphinidien of proanthocyanidien nie.

- 4) Tanniensuur (tanic acid) kan nie as standaard gebruik word vir die n-Butanol/HCl-toets nie.

Ander stellings:

Mole et al. (1989) het bevind dat totale fenoolinhoud van plante nie verwant is aan, en dus nie as indikasie gebruik kan word van gekondenseerde tannieninhoud en/of hidroliseerbare tannieninhoud nie.

Hagerman & Butler (1989) beveel die Sephadex LH-20-gelfiltrasie aan om nie-tannien fenole en tannien van mekaar te skei. Hulle beveel ook aan dat vir die bepaling van die effek van tannien op die voedingsekologie van diere, die totale fenoolinhoud en die proteïenpresipiteerbaarheid van die plant se tannien bepaal moet word. Tannieninvloed op dierevoeding word dan uitgedruk as:
$$\frac{\text{MATE VAN PRESIPITERING}}{\text{TOTALE FENOOLINHOUD}}$$
 . Mole et al.

(1989) ondersteun dié aanbeveling.

Bate-Smith (1975), Hagerman (1988) en eie studie het bevind dat die ekstraheerbaarheid van plantweefsel ten opsigte van tannien sowel as tannienwaardes volgens volumetriese verspreiding in die plant, varieer volgens plantspesie en volgens weefselouderdom binne dieselfde spesie. Tempel (1982) stel: " *I note in passing that within-species variability of tannin concentration seems to have been largely ignored in the ecological literature, one value per species or per sampling date usually being given.* " .

❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ---ooOoo--- ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖ ❖