

DIE MORFOLOGIE VAN DIE VROULIKE STROBILUS
EN EMBRIOLOGIE VAN DIE GENUS *PODOCARPUS*
L'HÈRIT. EX PERS. IN SUID-AFRIKA

deur

ELZABÉ SCHOONRAAD

Voorgelê ter vervulling van 'n deel
van die vereistes vir die graad

DOCTOR SCIENTIAE

in die Fakulteit Wis- en Natuurkunde,
(Departement Plantkunde),
UNIVERSITEIT VAN PRETORIA,
PRETORIA.

OKTOBER 1977

Promotor: Prof dr H P van der Schijff
Mede-Promotor: Prof dr N Grobbelaar

Vir MURRAY

INHOUDSOPGAWE

		Bladsy
HOOFSTUK 1.	INLEIDING	1
HOOFSTUK 2.	MATERIAAL EN METODE VAN ONDER- SOEK	6
2.1	Materiaal	6
2.2	Metode	6
2.2.1	Vroulike strobili	7
2.2.2	Embriologie	8
HOOFSTUK 3.	DIE MORFOLOGIE VAN DIE VROULIKE STROBILUS	11
3.1	Terminologie	11
3.1.1	Nuwe Afrikaanse terme	15
3.1.2	Megasporofil	16
3.2	Teorieë in verband met die inter- pretasie van die vroulike stro- bilus van keëldraende plante ..	17
3.2.1	Omgrensing van die probleem ...	17
3.2.2	Navorsing gedurende die vorige eeu	20
3.2.3	Navorsing gedurende die twin- tigste eeu	24
3.2.4	Morfologiese interpretasie van die saadknop	30
3.2.4.1	Nie-filogenetiese teorieë ...	31
3.2.4.2	Filogenetiese teorieë	32
3.3	Morfologie van die generatiewe stingelgroei punt A(n) met katafille	34
3.3.1	Organofrafie	34
3.3.2	Anatomie	39
3.4	Morfologie van die vroulike strobilus	45

3.4.1	Ontstaan van die vroulike strobilus by die <i>Eupodocarpus</i> -spesies	48
3.4.1.1	Ontstaan van die eerste blare ..	54
3.4.1.2	Weefsel-distribusie in die strobilus-groeipunt	59
3.4.1.3	Ontstaan van verdere blare en die fertiele orgaan-primordium..	60
3.4.2	Ontstaan van die vroulike strobilus by die <i>Afrocarpus</i> -spesie .	70
3.4.3	Die ontwikkeling van die fertiele orgaan	76
3.4.3.1	Ontstaan en ontwikkeling van die integument en epimatium (<i>sensu stricto</i>)	78
3.4.3.3	Ontstaan en ontwikkeling van die nusellus	82
3.4.3.3	Ontstaan van die megaspoormoedersel	85
3.4.4	Verdere ontwikkeling van die vroulike strobilus	89
3.4.4.1	Organografie - voor bestuiwing .	89
3.4.4.2	Organografie - tydens bestuiwing	93
3.4.4.3	Anatomie - voor bestuiwing ...	93
3.4.4.4	Anatomie - tydens bestuiwing ...	103
3.4.4.5	Organografie - na besuitwing ...	106
3.4.4.6	Anatomie - na bestuiwing ...	118
3.4.4.6.1	Makroskopiese uitbeelding ...	118
3.4.4.6.2	Mikroskopiese uitbeelding ...	120
3.5	Bespreking	161
3.5.1	Aard van die vroulike strobilus	161
3.5.2	Aard van die epimatium (<i>sensu stricto</i>)	164

3.5.2.1	Interpretasie van die epimatium in die lig van gegewens uit die filogenie	165
3.5.2.2	Interpretasie van die epimatium in die lig van morfologiese gegewens	177
3.5.2.3	Interpretasie van die epimatium in die lig van gegewens uit die ontogenie	184
3.5.2.4	Samevatting	185
3.5.3	Die aantal blaaragtige telome waaruit die epimatium (<i>sensu stricto</i>) opgebou is	186
3.5.4	Filogenetiese posisie van die vier ondersoekte soorte op grond van morfologiese uitbeelding van die vroulike strobilus	189
3.6	Gevolgtrekking	190
HOOFSTUK 4	EMBRIOLOGIE	193
4.1	Megasporogenese en ontwikkeling van die vroulike gametofiet en argegonia	193
4.1.1	Megasporogenese	193
4.1.2	Bestuiwingsdruppel	203
4.1.3	Ontwikkeling van die vroulike gametofiet	206
4.1.4	Argegoniuminisiaalsel	215
4.1.5	Argegoniummantel	220
4.1.6	Vorm, grootte, rangskikking en aantal argegonia	220
4.1.7	Ventraalkanaalkern	221
4.2	Mikrosporogenese en ontwikkeling van die manlike gametofiet	224

4.2.1	Mikrosporogenese	227
4.2.2	Ontwikkeling van die manlike gametofiet	229
4.2.3	Bestuiwing	233
4.3	Bevrugting	241
4.4	Embriogenie	245
4.4.1	Vroeë embriogenie of vorming van die pro-embrio	245
4.4.2	Laat embriogenie of vorming van die embrio	261
4.5	Poli-embrienie	262
4.5.1	Argegoniale of eenvoudige poli- embrienie	262
4.5.2	Kliewingspoli-embrienie	266
4.5.3	Pro-suspensor-poli-embrienie ..	267
4.6	Die volwasse embrio	269
4.7	Bespreking	270
4.8	Gevolgtrekking	274
HOOFSTUK 5	ALGEMENE GEVOLGTREKKING	276
	SAMEVATTING	279
	SUMMARY	282
	DANKBETUIGINGS	285
	CURRICULUM VITAE	287
	NOMMERS VAN MIKROPREPARATE WAT VIR ILLUSTRASIES GEBRUIK IS ...	288
	LITERATUURLYS	291

HOOFSTUK 1

INLEIDING

Hierdie navorsing is 'n voortsetting van 'n morfologiese studie van die genus *Podocarpus* L'Hérit. ex Pers. in Suid-Afrika wat in 1971 onderneem is (Schoonraad, 1971) en waarvan dele reeds gepubliseer is (Schoonraad, 1973 a en b; Schoonraad & Van der Schijff, 1974 en 1975).

Die doel van die huidige ondersoek is om die leemte in die kennis van die morfologie en die interpretasie van die vroulike strobilus, asook die embriologie, van *Podocarpus* aan te vul.

Die struktuur van die manlike strobilus stem by die verskillende taksa van die Coniferales tot 'n groot mate ooreen en die interpretasie daarvan lewer min probleme op. Die vroulike strobilus daarenteen is 'n komplekse struktuur waarvan die interpretasie deur die jare die belangstelling van plantkundiges gaande gemaak het.

Hierdie projek is aangepak teen 'n agtergrond van 'n groot hoeveelheid navorsing met verskillende benaderings ten opsigte van die interpretasie van die vroulike strobilus van die Coniferales. Verskillende metodes is toegepas, soos die morfologiese ondersoek van volwasse strobili (onder andere Worsdell, 1900; Wilde, 1944), ontogenie (onder andere Morvan, 1971), teratologie (onder andere Guédès, 1966 en Guédès & Dupuy, 1971) en die studie van paleobotaniese gegevens (onder andere Florin, 1951). Aangesien daar, wat *Podocarpus* betref, nie deur middel van hierdie metodes tot 'n besliste slotsom gekom is nie, is besluit om in hierdie ondersoek klem te lê op die weefseluitbeelding van die differensiërende strukture van die vroulike strobilus in 'n poging om langs hierdie weg 'n meer bevredigende resultaat te verkry. So 'n ontogenetiese studie is nog nie tevore uitgevoer

nie. Boyle & Doyle (1953) het wel 'n klein hoeveelheid ontogenetiese werk gedoen, maar hulle sê self "a sequence of histological changes has not yet been described for any podocarp and is, in itself, of great anatomical interest, especially in *Podocarpus*."

Gedurende 1973 is die geleentheid benut om die Laboratoire de Botanique L.-Daniel van die Universiteit van Rennes, Frankryk, te besoek en die werk van Morvan en Lemoine-Sebastian beter te leer ken. Laasgenoemde twee persone doen wyd navorsing oor die morfologie van die vroulike strobilus van die Coniferales met spesiale klem op die verloop van die vaatweefsel. Aangesien daar egter nie met hulle foliolêre benadering saamgestem kon word nie en aangesien dit betwyfel word of standhoudende afleidings gemaak kan word uit die bestudering van slegs een spesie (Morvan, 1971), is hierdie studie onderneem in 'n poging om inligting oor 'n wyer spektrum te versamel.

Die ontwikkeling van die strobilus is nagegaan vanaf inisiëring van die strobilus-primordium tot en met die volwasse fertiele orgaan. Bouman (1974) sê: "There are hardly any publications in which the whole process of seed development from the first initiation of the ovule primordium up to and including the maturation of the seed coat, is adequately described." Hamman het, volgens Bouman (1974), in 1966 een van die min artikels gepubliseer waarin saadknop-ontwikkeling gekombineer is met 'n embriologiese studie en wel vir die Phylodraceae. Die oorgrote meerderheid resente studies met betrekking tot saadknop-inisiëring en -ontwikkeling het in elk geval betrekking op Angiospermae. So ver bekend is daar min studies van hierdie aard op Coniferales gedoen en in elk geval nie op 'n *Podocarpus*-soort nie. Oorsigstudies sluit onder andere dié van Maheshwari & Sanwal (1963), Maheshwari & Singh (1967), Konar & Oberoi (1969b) en Singh & Johri (1972) in. Diepgaande studies is wel gedoen met betrekking tot die Gnetales (onder andere Martens, 1959; Maheshwari & Vasil, 1961; Singh & Maheshwari, 1962; Lehmann-Baerts, 1967 a & b; Martens & Waterkeyn 1969). Wat die Coniferales betref, is die studie van Kemp

(1959) oor *Torreya californica* en dié van Singh (1961 b) oor *Cephalotaxus drupacea* waarskynlik die volledigste. Boyle & Doyle (1953 en 1954) in hul werk oor *Podocarpus nivalis* Hook. en Konar & Oberoi (1969 a en c) in hul werk oor *P. gracilior* skenk feitlik geen aandag aan die ontstaan van die strobilus, saadknop-primordium, integument, epimatium of struktuur van die volwasse strobilus of saad nie. Die klem van hul navorsing val hoofsaaklik op die embriologie.

Wat die embriologie betref is die eerste verslag oor 'n *Podocarpus*-soort dié van Coker (1902) terwyl Buchholz later baanbrekerswerk ten opsigte van tegnieke (Buchholz, 1938 en 1941) en die embriologie doen (Buchholz, 1918, 1925, 1926, 1929, 1931, 1933 en 1939). Doyle, Looby en Boyle gaan die embriologie van *P. andinus* Poepp. ex Endl. en *P. nivalis* na (Looby & Doyle, 1944 a en b; Boyle & Doyle, 1953 en 1954; Doyle, 1954), terwyl Konar & Oberoi (1969 a en c) dié van *P. gracilior* en Coertze, Schweickerdt & Van der Schijff (1971) en Coertze, Van der Schijff & Schweickerdt (1971) dié van *P. henkelii* Stapf ex Dallim. & Jacks. beskryf.

Elektronmikroskopiese studies van die sentrale sel, eiersel en embryo van onder andere *Biota*, *Chamaecyparis*, *Cryptomeria*, *Ginkgo*, *Juniperus* en *Pinus* is gedoen (Camefort, 1965, 1966, 1967 a en b, 1968, 1970, 1971; Chesnoy, 1967, 1969, 1971 en 1972) maar dergelike studies is nog nie ten opsigte van *Podocarpus* aangepak nie.

Ten spyte van die hoeveelheid embriologiese studies wat reeds van *Podocarpus* gedoen is, is daar steeds onopgeloste probleme. Die genus bestaan uit meer as 'n honderd spesies wat 'n groot variasie in die mate van gevorderdheid toon. Dit is dus sinvol om die embriologie van soveel moontlik soorte na te gaan om veral taksonomiese probleme te help oplos. Boyle & Doyle (1953) sê dat "a fuller knowledge of gametophytes and early embryogeny over a wider range might well help in the many vexed problems in taxonomy which the genus presents".

Ook Maheshwari (1963) onderskryf hierdie doel wat 'n studie van die embriologie en veral die ontstaan van die gametofiete en vroeë embriogenie dien: "While embryogeny has proved to be of only limited value in systematic considerations, embryology in the broader sense proved to be very useful specially when making a choice between two or more conflicting theories. It is also of great service in verifying the naturalness of taxonomic groups and in making internal rearrangements".

Die genus *Podocarpus* L'Hérit. ex Pers. wat hoofsaaklik tot die suidelike halfmond beperk is, word saam met onder andere *Cephalotaxus* Sieb. & Zucc., *Taxus* L. en *Torreya* Am. onder die familie Taxaceae geplaas deur outeurs soos Pilger (1903), Engler (1908), Wettstein (1935), Phillips (1951) Chamberlain (1966) en Dallimore & Jackson (1967). In 1926 het Pilger die Taxaceae (*sensu lato*) in drie families verdeel naamlik die Taxaceae (*sensu stricto*) (Pilger, 1926a), Cephalotaxaceae en Podocarpaceae (Pilger, 1926b). Teenswoordig word die genus *Podocarpus* dus onder die Podocarpaceae geplaas onder andere deur outeurs soos Pilger & Melchior (1954), Melville (1954 en 1958), Leistner (1966) en Dyer (1976).

Die familie sluit sewe genera in, naamlik die monotipiese genera *Microcachrys* Hook. f. en *Saxegothaea* Lindl., *Microstrobos* Garden & Johnson met twee spesies, *Acropyle* Pilg. met drie spesies, *Phyllocladus* L.C. Rich. met vyf spesies, *Dacrydium* Soland. met twee-en-twintig en *Podocarpus* L'Hérit. ex Pers. met ongeveer 105 spesies.

Pilger (1926b) verdeel die genus *Podocarpus* in twee subgenera naamlik *Stachycarpus* en *Protopodocarpus* en laasgenoemde word in vier seksies onderverdeel. Buchholz & Gray (1948 a, b en c), Gray (1953 tot 1962, soos in die literatuurlys aangedui) en Gray & Buchholz (1948, 1951 a en b) hersien die genus en erken agt seksies naamlik *Stachycarpus* Endl., *Afrocarpus* Buchholz & Gray, *Sundacarpus* Buchholz & Gray,

Dacrycarpus Endl., *Microcarpus* Pilg. *Nageia* Endl., *Polypodiopsis* Bertrand, en *Eupodocarpus* Endl. met subseksie A (Spesies van Afrika), Subseksie B (spesies van Asië, Suidelike Stille Oseaan-eilande en Australië), Subseksie C (Spesies van Sentraal en Suid-Amerika), Subseksie D (Spesies van Chili en Suid-westelike Stille Oseaan-eilande) en Subseksie E (*P. rostratus* van Madagaskar).

Vir hul hersiening het Buchholz en Gray veral aandag geskenk aan geografiese verspreiding, morfologiese en anatomiese blaarkenmerke en tot 'n mindere mate die uitbeelding van die vroulike strobilus.

Hierdie indeling word deur meeste outeurs aanvaar, onder andere deur Melville (1954), Pilger & Melchior (1954), Konar & Oberoi (1969 c) en Schoonraad & Van der Schijff (1974). Die skepping van 'n nuwe genus *Decussocarpus* deur De Laubenfels (1969) om die drie seksies *Polypodiopsis*, *Afrocarpus* en *Nageia* saam te vat is deur Schoonraad (1971) en Schoonraad & Van der Schijff (1974) verwerp.

Vier *Podocarpus*-spesies is inheems in Suid-Afrika, naamlik *P. elongatus* (Ait.) L'Hérit. ex Pers., *P. henkelii* Stapf ex Dallim. & Jacks. en *P. latifolius* (Thunb.) R. Br. ex Mirb., al drie van die seksie *Eupodocarpus* en *P. falcatus* (Thunb.) R.Br. ex Mirb. van die seksie *Afrocarpus*. Vir die doel van hierdie ondersoek is bogenoemde vier soorte intensief bestudeer.

HOOFSTUK 2

MATERIAAL EN METODE VAN ONDERSOEK

2.1 MATERIAAL

Vroulike strobili in verskillende stadia van ontwikkeling vanaf die inisiëringstadia tot die volwasse 'saad' is jaarliks oor 'n tydperk van vyf jaar versamel. Gedurende die lente is bome daaglik dopgehou om vas te stel wanneer groei pas 'n aanvang neem. Tydens die kritieke stadia soos by die ontstaan van die strobilus-primordia en die ontwikkeling van die gametofiete en vroeë embriogenie is materiaal elke tweede dag versamel en andersins na gelang van omstandighede met langer tussenposes van drie dae, 'n week of meer.

Materiaal van *P. henkelli* en *P. latifolius* is van bome versamel wat in Pretoria aangeplant is, dié van *P. falcatus* van bome wat in Saasveld, George, groei, sowel as van wat in Pretoria aangeplant is en dié van *P. elongatus* van bome wat in Stellenbosch groei. Materiaal afkomstig van bome wat in hul natuurlike habitat groei is deurgaans vir vergelykende doeleindes ondersoek.

2.2 METODE

Verskeie oorseese instansies is besoek vir die bestudering van tegnieke, ondersoek van materiaal, verkryging van literatuur en wisseling van idees, onder andere Laboratoire de Botanique L.-Daniel, Universiteit van Rennes, Frankryk; Botany Department, Universiteitskollege Dublin, Ierland; Hugo de Vries Laboratorium, Universiteit van Amsterdam, Nederland; Jodrell Laboratories, en Kew Herbarium, Engeland.

Alle aspekte wat betrekking het op hierdie studie is by al vier bogenoemde spesies ondersoek. Aangesien daar egter in

baie gevalle groot ooreenkomste tussen die soorte bestaan, is slegs verteenwoordigende stadia geïllustreer.

2.2.1 VROULIKE STROBILI

Vroulike strobili in verskillende stadia van ontwikkeling vanaf die primordia tot en met die vorming van die integument en megasporogenese is geëvakueer en gefikseer in 6% glutaaraldehyd in 'n 0,025 M fosfaatbuffer-oplossing (Feder & O'Brien, 1968), by 0°C gedehidreer volgens die metode van Feder & O'Brien (1968) en by kamertemperatuur geïmpregneer met en ingebed in 'n glikolmetakrilaatmengsel (Ashley & Feder, 1966). Serie-sneë van 2 tot 3 µm is met 'n Sorval MT-1 Porter Blum Ultramikrotoom gemaak en met Periodic Acid-Schiff se reagens en toluïdienblou (Feder en O'Brien, 1968) gekleur.

Ouer strobili en fertiele organe is na verwonding geëvakueer, in Form-Aseetalkohol (FAA) (Johansen, 1940) gefikseer, volgens die tersiêre-butiëlalkohol (TBA)-metode van Sass (1964) gedehidreer en met Tissuemat-was met 'n smeltpunt van 58°C geïmpregneer.

Series dwarsdeursneë sowel as dorsiventrale en tangensiale lengtesneë van 6 tot 10 µm, na gelang van ouderdom, is met 'n rotasiemikrotoom gemaak. Vir verklaring van die vlakke waardeur sneë gemaak is, kyk fig. 3.2.3.

Preparate is met Ehrlich se hematoksilien en safranien of met safranien en *Fast Green* FCF (Johansen, 1940; Gurr, 1965) gekleur.

Ophelderings is volgens 'n gewysigde metode van Morvan (1971) gedoen.

2.2.2 EMBRIOLOGIE

Van elke versameling is minstens 10 strobili of gametofiete ondersoek. Daardeur is verseker dat alle stadia en variasies van stadia in die embriologie bestudeer is.

Die vroulike gametofiete is uitgedissekteer, die chalasale deel verwyder, verwond, geëvakueer en óf in 6% glutaaraldehyd soos hierbo beskryf, óf in 10% akroleïen (Feder, 1960) óf in FAA gefikseer. Aanvanklik is al drie fikseermiddels vir vergelykende doeleindes gebruik. Die akroleïenfiksering het nie bevredigende resultate gelewer nie en gevolglik is glutaaraldehyd of FAA meesal gebruik. Die materiaal is volgens die TBA-metode van Sass (1964) gedehidreer en met Tissuemat-was met 'n smeltpunt van 58°C geïmpregneer. Tydens die dehidrasieproses is die gametofiete met safranien wat in 100% TBA opgelos is, gekleur om oriëntering in was te vergemaklik. Series radiale lengtesneë en dwarsdeursneë van 5 tot 8 μm is met 'n rotasiemikrotoom gemaak.

Preparate is met safranien en *Fast Green* FCF (Gurr, 1965), toluïdienblou (O'Brien, Feder & McCully, 1964) of Heidenhain se hematoksilien en Oranje G (Sass, 1964) gekleur.

Pro-embrio's en embrio's is volgens die metode van Buchholz (1918, 1938) uitgedissekteer en gemonteer.

Mikrosporogenese is bestudeer in lengtesneë van manlike keëls wat in Carnoy se fikseermiddel gefikseer is (Sass, 1964) en met Ehrlich se hematoksilien en safranien gekleur is (Johansen, 1940). Vir die studie van die ontwikkeling van die manlike gametofiet is vrye stuifmeelkorrels uit mikrosporofille in verskillende stadia van ontwikkeling in Navashin se fikseermiddel (Sass, 1964) gefikseer en met Ehrlich se hematoksilien en safranien gekleur (Johansen, 1940). Lewende stuifmeel is by 25°C in 'n oplossing van 10% sukrose, 0,01% boorsuur en 0,03% kaliumnitraat volgens 'n gewysigde metode van Vasil (1964) ontkiem.

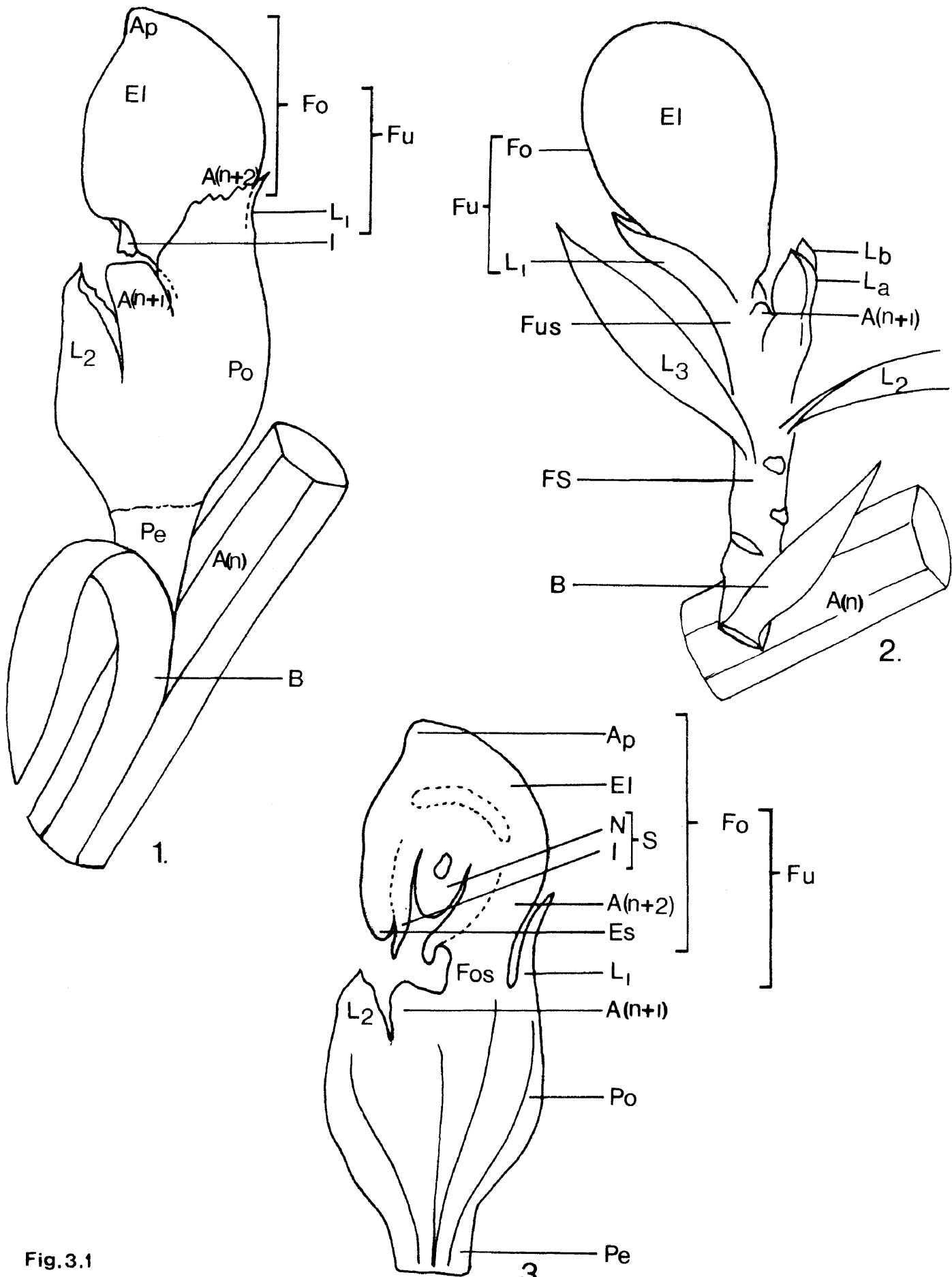


Fig. 3.1

FIGUUR 3.1 Lyntekeninge om die terminologie wat in verband met die vroulike strobilus gebruik word, aan te dui.

1. *Eupodocarpus*-spesies, uitwendige aansig;
2. *Afrocarpus*-spesie, uitwendige aansig;
3. *Eupodocarpus*-spesies, dorsiventrale mediane lengtesnee.

A(n), generatiewe sytak; A(n+1), hoofas van strobilus; A(n+2), fertiele orgaan of sytak in oksel van A(n+1); Ap, apikulus; B, basale skutblaar; E1, epimatium (*sensu lato*); Es, epimatium (*sensu stricto*); Fu, fertiele eenheid; Fus, fertiele eenheid-steel; Fo, fertiele orgaan; Fos, fertiele orgaan-steel; FS, fertiele sytak; I, ingegument; L₁, fertiele skutblaar; La, L_b, strobilus-blare jonger as L₁; L₂, L₃, strobilus-blare ouer as L₁; N, nusellus; Pe, pedunkel; Po, podokarpium; S, saadknop

HOOFSTUK 3

DIE MORFOLOGIE VAN DIE VROULIKE STROBILUS

3.1 TERMINOLOGIE

Die bou van strukture en verloop van prosesse by *P. elongatus*, *P. henkelii* en *P. latifolius* stem in baie gevalle met mekaar ooreen, maar verskil van dié van *P. falcatus*. Daar word in hierdie studie gevolglik onderskei tussen die *Eupodocarpus*-spesies aan die een kant (eersgenoemde drie soorte) en aan die ander kant *P. falcatus* die enigste bestudeerde soort van die seksie *Afrocarpus*.

Die terminologie met betrekking tot die vroulike keël van die Coniferales is in baie opsigte verwarrend as gevolg van uiteenlopende interpretasies wat in die literatuur aan verskillende strukture gegee word. Gevolglik is dit noodsaaklik om 'n kort uiteensetting te gee van die terminologie soos dit in hierdie studie toegepas word.

'n Strobilus (fig. 3.1) is 'n versameling van sytakke met blare en een of meer fertiele organe wat 'n saamgestelde struktuur of "bloeiwyse" vorm. Die woorde 'strobilus' en 'keël' word dikwels in die literatuur as sinonieme gebruik. Die vroulike strobilus van *Pinus* word byvoorbeeld meer algemeen as 'n keël beskryf, terwyl die term "keël" nie so maklik toepasbaar op die vroulike strobilus van die meeste *Podocarpus*-soorte is nie. Gewoonlik word die term "keël" gebruik waar meer as een fertiele orgaan op 'n as gedra word, terwyl 'strobilus' gewoonlik op 'n as met blare en 'n enkele fertiele orgaan dui. Alle keëls is dus strobili, maar nie alle strobili is keëls nie. Daar word egter nie streng by hierdie reël gehou nie en die twee terme kan ook as wissel-terme gebruik word, soos Chamberlain (1966) ook doen.

In 'n poging om by die jongste literatuur aan te sluit, is besluit om sekere benamings, nie terme nie, te aanvaar soos

deur Morvan (1971) en Lemoine-Sebastian en Morvan (1971) gebruik word.

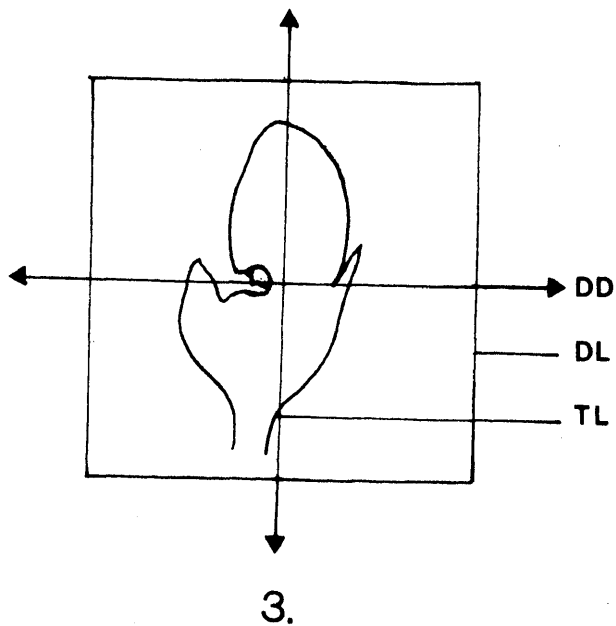
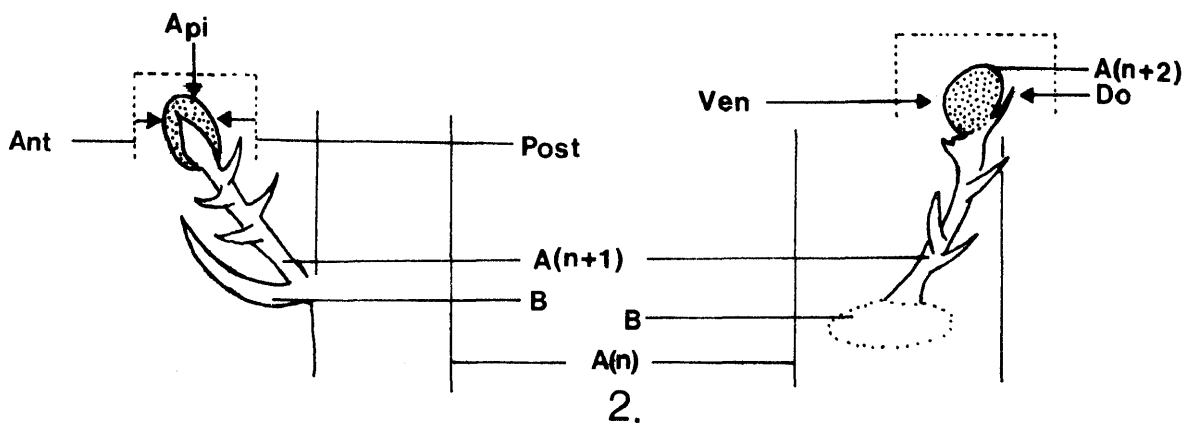
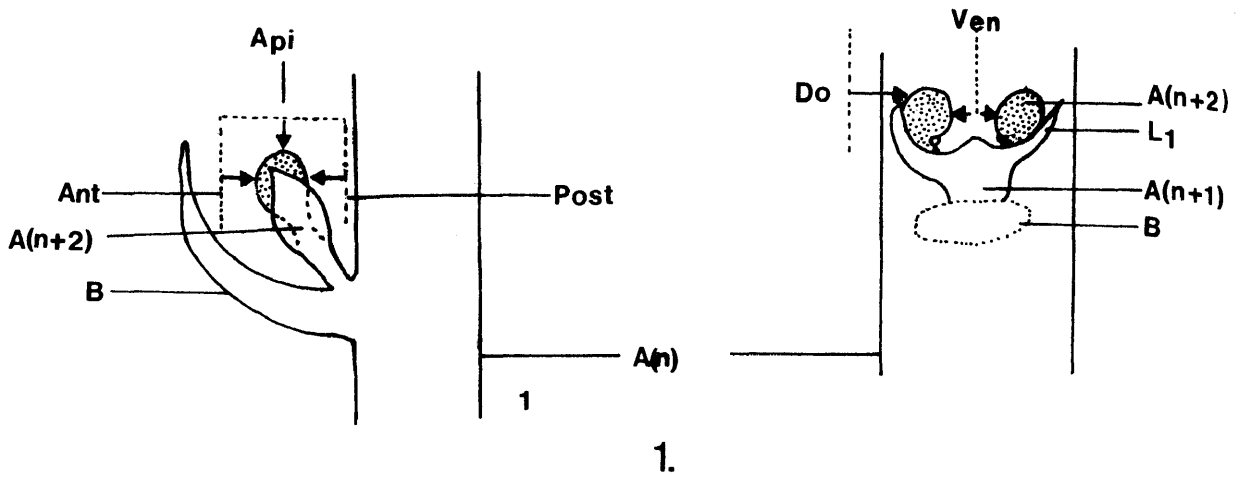
Die sytak wat die strobilus dra, of generatiewe sytak, word met A(n) aangedui. Sytakke waarop geen strobili gedra word nie, word as vegetatief beskryf.

Ten aanvang word aanvaar dat die hoofas van die vroulike strobilus 'n laterale, oksellêre orgaan op A(n) is, en word met A(n+1) aangedui. By die *Eupodocarpus*-soorte word die verlengde basiese deel van hierdie strobilus-hoofas verteenwoordig deur 'n naakte steel of "bloeias", die pedunkel, wat strek vanaf die basale skutblaar op A(n) tot by die begin van die podokarpium (fig. 3.1.1 & 3). By *P. falcatus* word A(n+1) verteenwoordig deur 'n beblaarde sytakkie, die fertiele sytak (fig. 3.1.2), waarvan die distale deel die fertiele orgaan dra en as dit volwasse is effens verdik is, om 'n struktuur homolog met die podokarpium van die *Eupodocarpus*-spesies te vorm.

Die podokarpium, in die geval van die *Eupodocarpus*-soorte, verteenwoordig die geswolle, of as dit volwasse is, soms vlesige, onbeblaarde gedeelte tussen die distale punt van die naakte pedunkel en die fertiele orgaan.

Blare wat op sytak A(n+1) gedra word, word aangedui met L_1 , L_2 , ensovoorts of L_a , L_b , ensovoorts. L_1 verteenwoordig deurgaans die fertiele skutblaar in welke oksel die epimatium met saadknop gedra word. Die blare wat sover vasgestel kan word, ouer is as L_1 , word met L_2 , L_3 ensovoorts aangedui, en blare jonger as L_1 met L_a , L_b ensovoorts. Waar twee fertiele organe per keël gedra word, word die een fertiele skutblaar met L_1 en die ander met L_2 aangedui.

Die epimatium of epimatium (sensu lato) is die bedekking wat die saadknop dorsaal, ventraal en lateraal omhul en feitlik



FIGUUR 3.2 Verskillende aansigte op die vroulike strobili van
1. *Eupodocarpus*-spesies, en 2. *Afrocarpus*-spesie.
3. Verskillende vlakke van sneë deur vroulike strobili.

Api, apikaal; Ant, anterior; B, basale skutblaar; Do, dorsaal;
DD, dwarsdeurnsee; DL, radiale lengtesnee; Post, posterior;
TL, tangensiale lengtesnee; Ven, ventraal

geheel en al daarmee vergroei is, behalwe by die mikropilum (fig. 3.1.3 E1). Met epimatium (*sensu stricto*) (fig. 3.1.3 Es) word bedoel die ventro-laterale gedeelte van die epimatium wat uit die ventro-apikale deel van die fertiele orgaan-primordium ontstaan.

Aangesien die homologie van die epimatium met die saadskub (*ovuliferous scale*) van die ander Coniferales aanvaar word en die hipotese dat dit 'n gemodifiseerde en gereduseerde syntak in die oksel van L_1 is, aanvaar word, word die omhulsel wat die saadknop omsluit, of epimatium (*sensu lato*) met A(n+2) aangedui.

Die saadknop bestaan uit die nusellus en integument terwyl die saadknop met epimatium die fertiele orgaan (*seed scale complex*) genoem word. Die saadknop met epimatium en die fertiele skutblaar, is die fertiele eenheid. Die apikulus is 'n puntjie in die apikale deel van die epimatium (kyk Noel & Van Staden, 1976).

Met die volwasse fertiele eenheid/orgaan word bedoel een waarin die embryo minstens tot 'n meersellige stadium ontwikkel het. Met 'n ryp fertiele eenheid/orgaan of ryp strobilus word bedoel een waarin die embryo ontwikkel het tot 'n stadium waar dit potensieël kiemkragtig is en waarin die verskillende strukture wat die orgaan/strobilus uitmaak hul volle ontwikkeling bereik het. Laasgenoemde word gerieflikheidshalwe soms as 'saad' beskryf.

Skematiese voorstellings van die strobili en die toepaslike terme ten opsigte van verskillende strobilusaansigte en snyvlakke deur die strobili, word in fig. 3.2 aangedui. Dié radiale lengtesneë wat deur die dorsale en ventro-laterale dele van die epimatium asook deur die mikropilum gaan, word dorsiventrale mediane lengtesneë genoem.

3.1.1 NUWE AFRIKAANSE TERME

Twee terme wat in Afrikaans met betrekking tot die vroulike keël van onder andere *Pinus* (Goossens & Botha, 1961; Van der Schijff, 1970) en *Podocarpus* (Coertze, 1966) gebruik word, naamlik 'dekskub' en 'vrugskub' (kyk ook Goossens, 1957 en 1972) is verwarrend en word in hierdie studie verwerp. Die terme impliseer dat albei strukture skubbe is en derhalwe minstens homoloog met mekaar moet wees, wat nie die geval is nie. Die 'dekskub' is 'n blaar en die 'vrugskub' 'n gereduseerde sytak, hetsy beblaard of nie. 'Dekskub' word in Engels vertaal as *fertile bract* of *bract scale*, in Frans as *bractée fertile* en in Duits as *Deckschuppe*. Dié Afrikaanse woord is dus waarskynlik uit Duits afkomstig. Met 'dekskub' word dié skutblaar bedoel in welke oksel die fertiele orgaan sy oorsprong neem. Dit is dus 'n blaaragtige orgaan, naamlik 'n skutblaar, wat 'n fertiele deel dra. Die term 'dekskub' word gevolglik met fertiele skutblaar vervang. Dit pas aan by die Engelse en Franse terme en sodoende verval die term 'skub' wat niksbeduidend is nie, behalwe dat dit daarop dui dat die orgaan 'n blaar is. Die voorvoegsel 'dek-' is ook niksseggend nie, aangesien die 'dekskub' veral by *Podocarpus*, niks 'dek' of 'bedek' nie.

Die Engelse ekwivalent van 'vrugskub' is *ovuliferous scale*; in Frans is dit *écaille ovulifère* en in Duits *Fruchtschuppe*. Die term 'vrugskub' impliseer óf dat die 'skub' 'n vrug dra of vorm, óf dat die struktuur homoloog met 'n vrugblaar is, wat beide foutief is. Die 'vrugskub' is homoloog met 'n gemodifiseerde en gereduseerde sytak en nie met 'n blaar nie, en beslis nie met 'n vrugblaar nie en dit dra ook saadknoppe en later sade en nie vrugte nie. Strasburger het reeds in 1879 die term *Samenschuppe* in plaas van *Fruchtschuppe* in Duits voorgestel en dit word ook so deur Brunkerer (1973) gebruik. Dit is 'n aanduiding dat daar behoefte bestaan vir die verandering van terme wat verwarrend is. As die interpretasie van die struktuur wat beskryf word verander,

behoort die terme ook verander te word. Die Afrikaanse ekwivalent saadskub word vir '*Samenschuppe*' gebruik. Dit is 'n beter term as 'vrugskub', alhoewel dit nie heeltemal tevrede stel nie. 'Saadskub' beklemtoon nog die foliolêre affiniteit van die struktuur. Soos uit hierdie studie blyk is daar oor die stingelagtige deel van die struktuur geen twyfel nie, maar oor die blaaragtigheid wel. Die term ginoklad (kyk ook Meeuse, 1966) vir 'vrugskub' is oorweeg. 'Gino' dui op die saad en 'klad' op die stingel - affiniteit. Alhoewel die term 'saadskub' gebruik word, behoort die moontlike behoefte vir die term ginoklad ondersoek te word. So 'n term sou egter alleen nut hê as dit internasionaal aanvaarbaar is.

3.1.2 MEGASPOROFIL

'n Ander term wat by die beskrywing van vroulike keëls van Gymnospermae verwarring skep, is mega- of makrosporofil. Aase (1915) en Lawson (1923) gebruik dit as sinoniem vir die *ovuliferous scale*. Van der Schijff (1970) gebruik dit as sinoniem vir 'dek- en vrugskub' asook vir 'vrugblaar'. Dit skep verdere verwarring aangesien dit impliseer dat die 'dek- en vrugskub', of dan die fertiele skutblaar en die saadskub, gesamentlik homolog is aan 'n vrugblaar. Morvan (1971) beweer dat die integument 'n megasporofil is.

As die megasporofil as 'n blaaragtige, sporangiumdraende orgaan beskou word soos wel die geval is in die klassieke morfologie, (Foster & Gifford, 1974, beskou 'n sporofil as "a foliar structure which subtends or bears one or more sporangia"), kan voorafgenoemde outeurs gekritiseer word. Die *ovuliferous scale* van Aase (1915) en Lawson (1923), of die saadskub, is wel sporofilagtig daarin dat dit saadknoppe dra, maar dit is 'n tak of beblaaarde tak, en nie 'n blaar nie. Dieselfde argument geld ook vir Van der Schijff (1970) se terme. Morvan (1971) se gebruik van die term as sinoniem met die integument sluit aan by die foliolêre teorie ten

opsigte van die integument, wat nie aanvaar word nie. Hagerup (1933) het ook die integument as megasporofil beskou en versterk die vermoede dat Morvan sekere van sy werk op Hagerup se idees gegrond het.

Die teloom-teorie ten opsigte van die ontstaan van blare, stingels en sporangiumdraende strukture word in hierdie studie aanvaar. Hiervolgens is dit nie aksiomaties dat 'n sporangium op 'n blaar gedra word nie. Aangesien nóg blaar nóg stingel noodwendig meer primitief as die ander is kan 'n sporangium op enige een van die twee strukture gedra word. Uit die oerteloom van Zimmerman (1952, 1959) en Wilson (1942) het deur middel van die "Elementärprozesse" (kyk Florin 1951, 1954; Zimmerman, 1959) sekere sporangiumdraende telome tot blare en ander tot stingels omvorm. Die sporangium kan egter in elk geval nie op die integument gedra word nie, omdat die sporangium 'n ouer struktuur as die integument is, met die voorbehoud dat die integument nie as 'n blaar beskou word nie. Uit hierdie studie blyk dit dat die saadknop by *Podocarpus* waarskynlik op 'n stingelagtige orgaan gedra word, en gevolglik word die term megasporofil nie gebruik nie. Aangesien die manlike keël 'n enkelvoudige struktuur is waar mikrosporangia direk op asstandige, spiraalgewys gerangskikte, blaaragtige sporofille gedra word, is die term mikrosporofil wel van toepassing.

3.2 TEORIEË IN VERBAND MET DIE INTERPRETASIE VAN DIE VROULIKE STROBILUS VAN KEELDRAENDE PLANTE

3.2.1 OMGRENSING VAN DIE PROBLEEM

Die morfologie van die vroulike keël van die Coniferae in die algemeen en dié van die Podocarpaceae in die besonder, het gedurende die afgelope eeu en langer konstant kommentaar van plantkundige navorsers uitgelok. Worsdell het reeds in 1900 gesê: "There are few structures in plants which to the ordinary observer appear at first sight more simple or

more easily understood than the female reproductive parts of the great order Coniferae. Yet the problem of the true morphology and structure of these organs has taxed the mental and observational resources of expert investigators for a longer period of time than and to as great a degree as any other botanical question of a similar nature. And still at the present time the nature of these organs ... remains the unsolved problem that it was at the very beginning of the century." Young (1910) sê: "It is the attempt to homologize the ovulate structures of conifers that has given rise to the greatest amount of discussion", en Wilde (1944): "The interpretation of coniferous cones is one of the oldest unsolved problems of comparative morphology." Florin (1954) lei sy artikel as volg in: "The problem of the morphology of female conifer cones has caused one of the most sensational controversies known in the history of comparative botanical morphology."

Talle publikasies het oor hierdie onderwerp in die vergelykende morfologie verskyn, maar steeds het die meningsverskil voortgeduur. As in aanmerking geneem word dat die meeste van die navorsingswerk gedurende die vorige eeu en die eerste helfte van hierdie eeu op herbarium-materiaal alleen, of op vars, maar sporadies versamelde materiaal gedoen is, is dit nie verbasend nie. Intensiewe studies is gewoonlik beperk tot embriologiese werk en dit is slegs gedurende die afgelope twee dekades dat enige noemenswaardige ontogenetiese navorsing op vroulike Coniferaleskeëls uitgevoer is.

Die kern van die probleem is of die vroulike Coniferaleskeël as 'n 'blom' (strobilus) of 'bloeiwyse' (saamgestelde strobilus) beskou moet word. Dit sou 'n 'blom' wees indien dit bestaan uit een of meer sporofille, waarvan een of meer elk een of meer saadknoppe dra, wat op 'n onvertakte as met beperkte lengtegroei gedra word wat uit die oksel van 'n basale skutblaar groei. Die saadknop(pe) sou dan terminaal wees.

Die vroulike keël sou 'n 'bloeiwyse' wees indien dit bestaan uit 'n hoofas met een of meer sekondêre takke of fertiele organe wat in die oksels van steriele skutblare ontstaan. Die kernvraag is dus of die basale skutblaar 'n 'vrugblaar' of megasporofil verteenwoordig en of die saadskub met saadknop 'n 'blom' in die oksel van 'n steriele skutblaar verteenwoordig. Alhoewel die saadskub sporofilagtig is in dié opsig dat dit een of meer saadknoppe dra, kom dit in die oksel van 'n skutblaar voor en dit is hierdie oksellêre posisie daarvan wat die probleem veroorsaak.

Sover dit *Podocarpus* betref sentreer die meningsverskil veral om die interpretasie van die epimatium. As die geaardheid van die epimatium sonder twyfel vasgestel kan word, sou dit die probleem vanself oplos. Word die epimatium as 'n vrugblaar of deel daarvan beskou, is die keël 'n blom; word dit egter as saadskub beskou in die sin van 'n gereduseerde sytak, bestaande uit 'n as met of sonder blare, dan is die keël 'n bloeiwyse. Dit is sonder meer duidelik dat die interpretasie van die saadskub van keëldraende plante ook van navorser tot navorser verskil. Teenswoordig word algemeen aanvaar dat die epimatium van *Podocarpus* homolog is met die saadskub van byvoorbeeld *Pinus*, maar die interpretasie van laasgenoemde struktuur is tot vandag toe nog die onderwerp van bespreking en ondersoek. Uit die aard van die saak sou dit baie eenvoudiger wees om die geaardheid van die epimatium te verstaan as die geaardheid van die saadskub begryp word. "If we could interpret the ovulate cone of *Pinus*, the rest of the order would not make much trouble" (Chamberlain, 1966). Daar is besluit om in hierdie bespreking kortliks 'n opsomming te gee van die groot hoeveelheid literatuur wat oor laasgenoemde onderwerp handel. Dit sou 'n onbegonne taak wees om alle werk wat oor die morfologie van die Coniferales-keël geskryf is, te bespreek net soos dit onmoontlik sou wees om alle literatuur oor die Angiospermae-blom te bespreek. Daar sal tog gepoog word om 'n algemene oorsig te gee van die werk wat direk of indirek op *Podocarpus* betrekking kan hê.

3.2.2 NAVORSING GEDURENDE DIE VORIGE EEU

Navorsing oor die Coniferales-keël wat gedurende die vorige eeu gedoen is, is nou meestal slegs van historiese belang en word saamgevat deur Worsdell (1900) in sy oorsig "The structure of the Female Flower in Coniferae". Meeste navorsers gedurende hierdie periode het die blom-teorie aangehang. Solander het in 1788 die eerste *Podocarpus*-spesie beskryf naamlik *P. falcatus* onder die naam *Taxus elongata*.

L'Héritiér het die geldige naam, naamlik *Podocarpus* aan die genus gegee en die vroulike keël gedefinieer as "Nux ovata : 1-locularis recept. firmo semi-immersa" (Persoon, 1807).

Mirbel het volgens Worsdell (1900) in 1810, 1812 en 1815 die keël van die Gymnospermae as 'n blom beskryf en so ook L.C. Richard wat in 1826 gesê het: "In all conifers the female flowers consist essentially of a pistil and a simple perianth or calyx." Van die 'saad' sê hy: "The fruit of Coniferae is a true caryopsis or a sort of nut, i.e. a unilocular one-seeded, indehiscent fruit, whose pericarp is intimately fused with the integument of the seed." Blume gee in 1827 in sy diagnose van *Podocarpus bracteata* Bl. die beskrywing van die saadknop as "Ovarium basi squamula semicinctum. Stigma laterale, sessile." Ook Payer (1860) beskryf die 'blom' as bestaande uit 'n bostandige, eenhokkige vrugbeginsel met een saadknop en met een styl (kyk ook Morvan, 1968).

Die eerste eksponent van die Gymnosperm-teorie van naaksadigheid was waarskynlik Robert Brown wat in 1827 die vroulike organe van die Coniferae met dié van die Cycadales vergelyk het (kyk Worsdell, 1900). Hierop bou Bennett & Brown (1838) voort en hulle was waarskynlik die eerste outeurs wat die moontlike homologie van die epimatium met die vrugskub van *Pinus* erken het en beweer het dat die genus *Podocarpus* onder die Abietineae geplaas behoort te word (Gibbs, 1912). Baillon verwerp in twee verskillende publikasies (1860-61 en 1864-65) die naaksadigheidsteorie en grond sy gevolgtrekking

op ontwikkelingstudies. Hy beweer dat "The flower is not gymnospermous, but possesses an ovary of two carpels, without floral envelopes, containing an orthotropous and erect ovule on a basilar placenta." Brongniart & Gris (1866) beskou die vroulike fertiele orgaan as bestaande uit drie skubblare wat feitlik oor hul hele lengte met mekaar vergroei is, maar waarvan een 'n anatropie saadknop dra.

Sperk (1869) beskou die steel van die fertiele orgaan van *Podocarpus* as homolog met die saadskub van die Abietinae, waar die saadknop soos in *Podocarpus*, ook met die saadskub vergroei is. Hy beskou die saadknop as sittend en omgewe deur 'n 'vrugblaar' (*Früchthülle*). Hy meen dat die saadknop van die Gymnospermae homolog is met die vrugbeginsel - en nie met die saadknop nie - van die Angiospermae en dat die saadskub van blaaragtige oorsprong is (Worsdell, 1900).

Die Italiaanse plantkundige Parlatore het in 1864 (kyk Gibbs, 1912) die 'blom' van die Podocarpaceae beskryf as ooreenstemmend met dié van die ander Coniferales en wel as 'reversed and enclosed in two involucre.'

Ander plantkundiges uit die vorige eeu wat ook die Coniferales keël as 'n blom beskou het was onder andere Favre (1865) wat die saadknop van *Podocarpus sinensis* as anatroop, omgewe deur twee integumente beskryf, en Carriere (1867) wat die 'vrug' van *Podocarpus* beskryf as "le fruit solitaire inséré au milieu de l'e'caille on un peu endessous de l'apex est libre ovadné, plus large à la base, avec un double tégument, l'externe par fois totalement adhérent a l'interne. Ce dernier est prolongé en un tube faisant saillie en dehors."

Sachs (1874) was een van die belangriker navorsers van daardie periode en het die keël beskryf as bestaande uit 'n anatropie saadknop met twee integumente wat ontstaan in die oksel van blare wat hy as oop vrugblare beskou het. (Kyk Florin, 1954 en Morvan, 1968). Volgens hom is daar geen

tweeledige skub by die Coniferales nie en selfs by die Pinaceae is die saadskub volgens hom 'n enkele uitgroeisel of ligula van die fertiele skutblaar wat hy as 'n vrugblaar interpreteer.

Eichler (1881, 1882 en in 1889 in Engler en Prantl) het Sachs ondersteun. Vir hom was alle keëls eenvoudige blomme en alle skubbe van Coniferales-keëls eenvoudige blare, dus oop vrugblare. Die saadknop was nie 'n knop of blaardeel nie, maar 'n struktuur *sui generis* (Florin, 1954 en Bouman, 1974). Eichler en Sachs was die belangrikste ondersteuners van die Excrescence-teorie, waarvolgens die saadskub slegs 'n uitgroeisel van die fertiele skutblaar sou wees.

Delpino en Penzig was, volgens Florin (1954) aanhangers van die teorie dat die saadskub nie 'n uitgroeisel nie, maar twee lobbe van die fertiele skutblaar is. Die skutblaar is hiervolgens 'n drieledige vrugblaar met 'n steriele mediane lob en twee fertiele laterale lobbe wat na binne buig en met mekaar vergroei. Hul teorie is die 'Foliolar' of Blaar-teorie genoem.

Van Tieghem (1869) het gevind dat in die saadskub van die Pinaceae, die vaatbondels omgekeer is ten opsigte van dié van die skut- of vegetatiewe blare. Hy sien die saadskub met saadknop as 'n struktuur apart van die fertiele skutblaar en wel as die eerste en enigste blaar op die as van 'n baie gereduseerde tak. Die blaar is met sy ventrale kant na die skutblaar gekeer en die saadknop(pe) verteenwoordig die dorsale kant van die blaar wat gevou is. Die saadskub met saadknop(pe) verteenwoordig 'n volledige vroulike blom en hy beskou die Coniferales-keël derhalwe as 'n bloeiwyse (kyk ook Chamberlain, 1966 en Guédès & Dupuy, 1971).

Strasburger (1872) praat ook van 'n sekondêre tak wat ontstaan uit die oksel van die skutblaar. Hy aanvaar nie die epimatium as 'n integument of as blaaragtige orgaan nie,

maar beskou dit as 'n kupula of 'n tipe proliferasie van die as van die blom. In 1879 beskryf hy die buitenste bedekking van die saadknop van *Podocarpus* as 'n arillus. Die steel wat die fertiele eenheid dra is volgens hom die as van 'n sekondêre tak wat terminaal 'n sittende saadknop dra. Die saaddraende struktuur is derhalwe volgens hom in elk geval oksellêr. Na aanleiding van 'n anatomiese ondersoek van *Microcachrys tetragona* Hook. kom Worsdell (1899) tot die gevolgtrekking dat die fertiele orgaan uit 'n sporangium bestaan, omring deur twee blaaragtige organe. In 1900 sê hy (Worsdell, 1900): "In *Podocarpus* the anatropous ovule is fused with the bract and extends far beyond the latter, owing to its being carried up on a long stalk. It has two integuments, of which the outer is fleshy and coloured. In some species the bracts and axis are fused into a coloured succulent whole." Volgens hom is daar geen tweeledige skub in die Coniferales nie en selfs in die Pinaceae is die saadskub vir hom 'n enkele uitgroeisel of ligula van die fertiele skutblaar wat hy as vrugblaar interpreteer.

Celakovsky, volgens Florin (1954) en Morvan (1968), beskou die epimatium van die Podocarpaceae as homolog met die saadskub van die Pinaceae asook met die arillus van die Taxaceae en wel as 'n oksellêre sytak met beperkte lengtegroei. Hy grond sy gevolgtrekking op ontogenetiese en teratologiese studies wat volgens hom deur anatomiese studies ondersteun word. Hy beskou dus ook die keël as 'n bloeiwyse, maar verskil van Van Tieghem in sy interpretasie van die saadskub. Hy meen dat die saadskub tot twee rudimentêre, fertiele, vergroeide blare of vrugblare gereduseer is, wat met hul ventrale kant na die fertiele skutblaar gekeer is en elkeen 'n anatropse saadknop aan die basis dra. Tussen hierdie vrugblare is daar soms 'n steriele derde blaar deur 180° op sy as gedraai en vergroei met die ander twee blare om deel van die saadskub te vorm. Die teorie van Celakovsky ten opsigte van die saadskub, word algemeen die Brachyblast-teorie genoem (kyk ook Florin, 1954;

Lemoine-Sebastian & Morvan 1971 en Lemoine-Sebastian, 1975). Met sekere wysigings blyk hierdie teorie vandag nog een van die mees aanvaarbare te wees.

Aan die einde van die vorige eeu was daar derhalwe drie belangrike teorieë ten opsigte van die interpretasie van die vroulike Coniferales-keël wat veral gegrond is op werk gedoen met betrekking tot die Pinaceae, naamlik

1. die Excrescence-teorie (ook soms die 'Ligular'-teorie genoem) van Sachs-Eichler;
2. die Brachyblast-teorie van Celakovsky en op gewysigde wyse ook van Van Tieghem; en
3. die Blaar-teorie (Foliolar-teorie) van Delpino en Penzig.

Van hierdie drie het die eerste twee verreweg die meeste aanhang gehad.

3.2.3 NAVORSING GEDURENDE DIE TWINTIGSTE EEU

Gedurende die eerste helfte van die twintigste eeu het daar talle publikasies verskyn wat meestal die bloeiwyse-teorie ten opsigte van die keël aanvaar het, maar wat verskil het wat hul interpretasie van die struktuur en funksie van die saadskub van die Coniferales in die algemeen en dié van die epimatium van die Podocarpaceae in die besonder betref.

Van dié outeurs wat die Excrescence-teorie aangehang het, is onder andere Bessey (1902) wat die saadskub as 'n uitgroeiisel van die chalasale weefsel beskou en Pilger (1903) wat die fertiele skutblaar as 'n vrugblaar en die epimatium as 'n uitgroeiisel daarvan beskou. Laasgenoemde word sterk deur L.S. Gibbs (Gibbs, 1912) gesteun en Pilger se werk vorm die uitgangspunt van al Gibbs se navorsing. 'n Verdere ondersteuner van die Excrescence-teorie is Walter Stiles wat waardevolle werk oor die Podocarpaceae in die algemeen en

P. spinulosus en *Saxegothaea* in die besonder gedoen het. (Brookes & Stiles, 1910; Stiles, 1908 en 1912).

'n Verdere aanhanger is Tison (1909) met sy werk oor *Saxegothaea conspicua* waarin hy die epimatium as 'n uitgroei- sel van die fertiele skutblaar beskou. Hy stem saam met Thomson (1909) dat die keëls van die 'Podocarpaceae' en 'Araucarineae' enkelvoudig is. Thomson skryf nog in 1940 dat die fertiele skutblaar en saadskub dele is van 'n megasporo- fil (Thomson, 1940; kyk ook Florin, 1954). Hy erken egter die Brachyblast-teorie ten opsigte van die strobili van die 'Abietineae', 'Taxodineae' en 'Cuppressineae' en aanvaar Braun se idee dat die saadskub van die Abietineae die enigste twee blare van 'n abortiewe sytak, wat by hul adaksiale rante vergroei is, verteenwoordig (kyk ook Aase, 1915). Gibbs sê in 1912: "The epimatium or ovuliferous scale is considered to be a ligula-like excrescence of the carpel."

So sterk was die aanhang van hierdie teorie dat selfs die tweede uitgawe van Engler se "Natürlichen Pflanzenfamilien (Pilger, 1926 a & b) dit nog voorstaan. De Haan (1920) be- skou die fertiele skutblaar as 'n vrugblaar en die epimatium as 'n uitgroei- sel daarvan. Hirmer (1936) aanvaar dat die fertiele skutblaar en saadskub gevorm is as gevolg van verde- ling van 'n enkele oorspronklike orgaan en dat die keël der- halwe 'n blom is: "Epimatium nach unserer Auffassen (ist) einem Auswuchs über dem Schildrand; die Samenanlage selbst die primär der eigentlichen Randpartie der Fruchtschuppen Schildplatte entstammt." As gevolg van paleobotaniese gegewens het hy egter later sy vroeëre teorie verwerp (Hirmer, 1941).

Die Brachyblast-teorie waarvolgens die saadskub 'n omvormde en gereduseerde sytak is, òf vry òf ongeveer vergroei met die fertiele skutblaar en met of sonder blare, kry egter die meeste ondersteuning en word vandag in een of ander vorm deur

die meeste werkers aanvaar. Outeurs wat aan hierdie teorie hul ondersteuning gee is onder andere Robertson (1907), Coulter & Chamberlain (1910), Saxton (1910), Young (1910) Eames (1913) en Sinnott (1913). "Outside the ovule in addition to the usual single integument, there is an 'outer integument', 'arillus' or 'epimatium' which may entirely envelop the seed or be reduced to a small basal sheath. The origin and significance of this epimatium and the morphological nature of the strobilar appendage on which it is borne, are disputed questions and have an important bearing on our theories as to the relationship of the family." Hy noem die epimatium "an axillary structure exactly homologous with the ovuliferous scale". (Sinnott, 1913).

Reg hierteenoor staan die opinie van Gibbs wat aangaande *Podocarpus elata* sê: "... and shows well the foliar structure of the scale" en "The ovuliferous scale shows the complete organization of a foliage leaf with epidermal stomata and mesophyll tissue." (Gibbs, 1912).

Aase (1915) hang ook die Brachyblast-teorie aan, asook Sorger (1925) en Sahni & Mitra (1927). Herzfeld (1909, 1910, 1914) en Wettstein in 1911 volgens Florin (1954) het wel die vroulike Coniferales-keël as 'n bloeiwyse beskou, maar sien die saadskub as saamgestel uit sekondêre uitgroeisels van die as van die strobilus. De Ferre sluit in 1958 by Sahni en Mitra aan deur te beweer dat die epimatium gedurende die ontogenie van die 'saad' ontstaan terselfdertyd as wanneer die podokarpium vergroot en vlesig word en kan derhalwe as 'n verdikking van die integument beskou word: "a maturité un épaississement du tégument de l'ovule constitue l'épimatium en même temps que le réceptacle se renfle et devient charnu" (kyk ook Morvan, 1971). Enkele ander ondersteuners van die Brachyblast-teorie is Doyle & O'Leary (1934), Doak (1935), Wettstein (1935) en Wilde (1944). Hagerup (1933 en 1934) hou 'n baie interessante teorie in hierdie verband na (kyk

Florin, 1954) waarvolgens hy die epimatium as die vergroeiing van 'n as met drie blaaragtige organe beskou. Die groot kritiek op sy werk is egter dat hy die integument as homolog met die megasporofil, wat aan sy bokant 'n saadknop dra, beskou.

Wilde kom tot die gevolgtrekking dat "this axillary structure (die epimatium) represents a much reduced shoot, the fertile and sterile members of which have become greatly modified and fused" (Wilde, 1944). Boyle & Doyle (1953) sê "... (this) supports the obvious interpretation of the morphological nature of the strobilus unit viz the origin in the axil of a bract of a reduced fertile axis or telome system now bearing but one ovule." Laasgenoemde twee outeurs, maar veral Wilde aanvaar as uitgangspunt die werk van Florin (1938-1945 en 1939).

Dit is duidelik dat alhoewel die meeste outeurs teen die einde van die dertigerjare van die twintigste eeu die Brachyblast-teorie in een of ander vorm aanvaar, daar nog onsekerheid oor die geaardheid van die verskillende strukture in die vroulike strobilus van die Coniferales was.

Rudolf Florin wend hom tot die studie van fossiele om 'n meer bevredigende oplossing te probeer vind. Hy onderneem 'n breë vergelykende morfologiese studie van die vroulike voortplantingsorgane van die Coniferales en Taxales asook van Paleozoïese Cordaitales, waardeur hy die vroulike strobilus van huidige Coniferales uit Paleozoïese Cordaitales en Coniferales aflei (Florin, 1938-1945, 1948, 1950, 1951, 1953, 1963; Stebbins, 1950; Wilson, 1953).

Veral danksy paleobotaniese gegewens, tesame met anatomiese en ontogenetiese kennis van huidige plante kan afgelei word dat die saadskub van die Coniferales 'n gemodifiseerde fertiele sytak is met of sonder blare, wat filogeneties ontwikkel het uit 'n blaardraende, saadknopdraende korttak.

Die vergroeiing, spesialisasie asook reduksie in grootte en aantal van die steriele en fertiele dele van hierdie voorouerlike strukture het oorsprong gegee aan die relatief eenvoudige Coniferales-strobilus van vandag (kyk ook Foster & Gifford, 1974).

Na die ondersoek van veral Florin wou dit voorkom asof die meeste probleme aangaande die aard van die vroulike keëls van die Coniferales tot 'n redelike mate opgelos is. Nogtans sê hy: "... continued research is much to be desired in order further to elucidate this structure and its evolution in the individual genera and families (Florin, 1954). Werk soos dié van Wilde & Eames (1948 en 1952) op *Araucaria bidwillii* word sterk deur hom aanbeveel.

Dit is dan ook opvallend dat die meer kontemporêre navorsingswerk oor hierdie probleem meer gespesialiseerd is en toegespits is op enkele aspekte liever as groot omvattende studies om alle aspekte te dek. Die studies van Dupuy en Guédès oor die interpretasie van die fertiele orgaan van *Pinus pinaster* en *Picea abies* (Guédès & Dupuy, 1971; Dupuy & Guédès, 1969) is voorbeelde hiervan. Dit is interessant dat, alhoewel hierdie twee outeurs die bloeiwyse-konsep in verband met die strobilus aanvaar, hulle die saadskub van *Pinus* as 'n blaaragtige orgaan sien: "... the scale in *Pinus pinaster* appears to be made up of two abaxial halves of the two prophylls of the axillary shoot of the bract." (Guédès & Dupuy, 1971). Hulle aanvaar ook die foliolêre teorie ten opsigte van die saadknop (Guédès & Dupuy, 1970; kyk ook Bouman, 1974). Hulle grond hul gevolgtrekkings hoofsaaklik op teratologiese abnormaliteite en soos ook deur Bouman en Strasburger genoem is "abnormalities can be made to prove anything." Takhtajan (1954) is egter 'n sterk ondersteuner van die teratologiese metode.

Lemoine-Sebastian konsentreer haar navorsing op die verloop van vaatweefseltoevoer van die saadskub in verskillende

Coniferales-families (Lemoine-Sebastian 1968, 1969, 1971 a en b, 1972, 1974; Lemoine-Sebastian & Morvan, 1971). Die werk van vroeëre navorsers soos Sinnott, Aase, Wilde en Florin is meer algemeen omvattend alhoewel laasgenoemde die paleobotaniese benadering ten opsigte van die probleem ingevoer het. Foster & Gifford (1974) grond byvoorbeeld hul afdeling oor die morfologie van die vroulike strobilus van die Coniferales hoofsaaklik op die werk van Florin.

Huidige navorsing word meer en meer beperk tot die bestudering van enkele soorte in plaas van pogings om die groot groep Coniferales te dek, byvoorbeeld Wilde en Eames (1948 en 1952) oor *Araucaria bidwillii*, Kemp (1959) oor *Torreya*, Singh (1961 b) oor *Cephalotaxus drupacea* en Morvan (1971) oor *Podocarpus macrophyllus* var. *angustifolius*.

Laasgenoemde werk is die enigste diepgaande studie oor die struktuur van die vroulike keël van 'n *Podocarpus*-soort wat tot dusver gedoen is. Morvan gaan die ontwikkeling van die vroulike strobilus van *P. macrophyllus* var. *angustifolius* na tot net voor bestuiwing. Die navorsing is egter hoofsaaklik toegespits op die bestudering van die verloop van die vaatweefsel in navolging van die skool van Lemoine-Sebastian met die uitsluitlike doel om die aard van die epimatium by dié soort te bepaal. Hy kom tot die gevolgtrekking dat die epimatium uit 'n as met drie vergroeide blare bestaan wat sterk aan die werk van Hagerup (1933 en 1934) herinner.

'n Uiteraars interessante en aanvaarbare teorie met betrekking tot die ontstaan en ontwikkeling van die Coniferales-strobilus is deur Zimmerman (1952 en 1959) en Wilson (1942) ontwikkel en uitgebou, naamlik die Teloom-teorie. Hierdie teorie is hoofsaaklik op die filogenie aangewese en probeer fossiele en lewende plante deur filogenetiese verwantskappe verbind (kyk ook Florin, 1951). Alhoewel die teorie ten opsigte van laer plante tot en met die varings relatief maklik toepasbaar is, word dit moeiliker om die differensiëring van

hoër plante en veral die ontstaan van hul voortplantingsorgane daardeur te verklaar, soos ook deur Ihlenfeld (1971) beweer word: "Schwierigkeiten erwachsen dem Telom konzept bei der Behandlung hochorganisierter Kormophyten". Die probleem met die toepassing van die Teloom-teorie kom dikwels daarby dat persone die huidige saadplante direk uit die primitiewe "teloom-plante" wil verklaar. Myns insiens kan die teloom-teorie toegepas word om die ontstaan van die primitiewe Mesozoïese en Palaeozoïese soorte te probeer verklaar en daaruit dan volgens die klassieke morfologie die ontwikkeling van byvoorbeeld die huidige Coniferales te sien. 'n Kombinasie van Teloom-teorie met die klassieke vergelykende morfologie word dus bepleit.

3.2.4 MORFOLOGIESE INTERPRETASIE VAN DIE SAADKNOP

Om die ontstaan en ontwikkeling van die saadknop van *Podocarpus* sinvol na te gaan, is dit nodig om 'n aantal teorieë aangaande die homologie van die saadknop in die algemeen te bespreek.

Die saadknop van alle Gymnospermae en meeste Angiospermae bestaan uit 'n sentrale deel, die nusellus wat deur een integument of soms twee (by die Angiospermae) omring word (Smith, 1964). Sporne (1969) sê die saadknop is "an integumented indehiscent megasporangium containing a single functional megaspore". Die stelling "'n enkele funksionele megasporangium" is aanvegbaar en volgens Meeuse (1974) ook die aanvaarding dat die nusellus homolog is met 'n hele, nie-oopspringende sporangium. Meeuse (1974) sê: "the ovule is to be defined as a (whole or partial) megasporangium homologue, surrounded by at least one integument" en "the nucellus as found in the higher Cycadophytina ... is ... undoubtedly the (partial) homologue of the contents of the MS (megasporangium) that became an ovule in Late Devonian and Early Carboniferous periods."

Laasgenoemde definisie is meer bevredigend as dié van Sporne aangesien Meeuse hierdeur impliseer dat met die saadknop, nusellus plus integument bedoel word en dat die nusellus alleen homoloog is met 'n megasporangium sonder die wand.

3.2.4.1 NIE-FILOGENETIESE TEORIEË

Die morfologiese interpretasie van die saadknop was vir jare die onderwerp van bespreking.

Die verskillende vroeëre teorieë is deur Worsdell (1904) opgesom en word deur Bouman (1974) as "non-phylogenetic" beskryf.

Volgens die *Aksiale teorie* is die saadknop morfologies gelyk aan 'n sytak. Die nusellus is homoloog aan die stingelgroei-punt en die integumente is lateraal geleë, steriele blaaragtige organe. Ondersteuning vir hierdie teorie is gegrond op die morfologie van die saadknop. Die nusellus is terminaal geleë ten opsigte van die funikulus in die Angiospermae en die integument(e) ontwikkel daaromheen soos blare. Kritiek hierop is die basipetale inisiasie van die integumente in teenstelling met die akropetale ontwikkeling van blare op 'n vegetatiewe sytak. Een van die groot redes vir hierdie interpretasie is waarskynlik die konsep van vroeëre en ook huidige plantkundiges dat alle organe en strukture in die plant tot die basiese organe wortel, stingel en blaar terugherleibaar is. Aangesien die mees primitiewe plante soos die Algae en die Fungi asook die primitiewe landplante soos die Psilophytales reeds sporangia had, is dit nie noodsaaklik om die sporangia van die hoër plante filogeneties uit 'n stingel te probeer aflei nie. By die Angiospermae is die nusellus wel meestal terminaal, maar terminaal gedraagde sporangia kom by die mees primitiewe landplante ook voor.

Volgens die *Foliolêre-teorie* is die saadknop homoloog aan 'n blaar. Die saadknop is gevorm uit 'n drie-lobbige blaartjie van die megasporofil waarvan die twee laterale lobbe vergroei

is om die buitenste integument te vorm en die nusellus 'n uitgroeisel is van die koppievormige terminale lob. Ondersteuners hiervan grond hul argumente veral op teratologiese gegewens en is onder andere Guédès en Dupuy (Guédès, 1966; Dupuy & Guédès, 1971; Guédès & Dupuy, 1970 en 1971); Morvan (1971), wat die hele saadknop as 'n blaar beskou; en Eames (1961) ten opsigte van die Angiospermae-saadknop (kyk ook p.28).

Volgens die *Sui generis*-teorie verteenwoordig die saadknop 'n kategorie van sy eie en hoort nie tot een van die basiese erkende morfologiese kategorieë nie. Vroeë ondersteuners van hierdie teorie is onder andere Eichler, Goebel, Strasburger en Sachs. Volgens Bouman (1974) beskou Warming in 1872 en meeste van die latere outeurs die nusellus as homoloog met minstens 'n deel van 'n megasporangium afgesien van die interpretasie van die hele saadknop. Eames (1961) en Puri (1970) verwerp die terme 'megasporangium' en 'mikrosporangium' en verkies saadknop (*ovule*) en helmknop (*anther sac*). Hulle interpreteer die saadknop van die Angiospermae as 'n kategorie van sy eie en beskou die ooreenkomste tussen laasgenoemde en die Gymnospermae-saadknop as konvergensie.

3.2.4.2 FILOGENETIESE TEORIEË

Na die ontdekking van onder andere die 'presemina' (kyk Meeuse, 1974) van die Pteridospermae en ander sade en saadknoppe van voorouerlike plante en die versameling van meer paleobotaniese gegewens, is die studie en interpretasie van die saadknop op 'n meer filogenetiese grondslag gedoen. Die filogenetiese teorieë wat veral betrekking het op die homologie van die integumente van die presemina van die Pteridospermae (Florin, 1951; Bouman, 1974) is deur Smith (1964), Long (1966) en Bouman (1974) opgesom en kan kortliks onder drie hoofde geplaas word.

1. DIE NUSELLÈRE MODIFIKASIE-TEORIE

Hiervolgens word die saadknop as 'n derivaat van 'n enkele megasporangium beskou waar die buitenste wand verander is na 'n enkele apikaalgelobde integument. Ondersteuners is Andrews (1961 en 1963) en Walton (1928 en 1953).

2. DIE SINANGIAAL-TEORIE

Hiervolgens sou die buitenste integument van die Angiospermae en die enigste integument van die Gymnospermae oorspronklik afkomstig wees van 'n groep megasporangia wat steriel geword het en met mekaar vergroei het om 'n enkele megasporangium te omvat. Die teorie is die eerste keer deur Benson (1904) voorgestel en is weer deur Meeuse (1963) na vore gebring. Huidige ondersteuners hiervan is Meeuse en Bouman (onder andere Bouman, 1974; Meeuse & Bouman, 1974; Meeuse, 1966 & 1974). Die teorie word in twyfel getrek deur Smith (1964), alhoewel dit moontlik is dat hy toe onbewus was van Meeuse se artikel van 1963. Hy grond sy kritiek veral op die werk van Benson (1904). Die sinangiaal-teorie word ook nie deur Long (1966) aanvaar nie.

3. DIE TELOOM-TEORIE

Hiervolgens is die integument van 'n sinteloom afkomstig waarin steriele telome vergroei is tot 'n koppie-vorm wat die sporangiumdraende telomas omring (Zimmerman, 1959). Ondersteuners van hierdie teorie is onder andere Florin (1951), Smith (1964) en Long (1966). Volgens Bouman (1974) is daar groot ooreenkoms tussen hierdie en die voorgenoemde teorie indien die individuele sporangia van Benson se sinangia as fertiele telome beskou word. Volgens albei teorieë is die integument van die Pteridospermae die versmeltingsprodukt van 'n aantal eenhede of telome wat 'n megasporangium omring. Die verskil lê egter daarin dat Zimmerman (1959), Camp en Hubbard (1963) en andere aanvaar dat die twee integumente van

die Angiospermae dieselfde oorsprong het, naamlik die sinteloom. Hierteenoor beweer Meeuse en Bouman (1974) dat die twee integumente in hul filogenetiese geskiedenis verskil en daarom nie homolog is nie. Florin (1951) glo ook dat die integument van die Cordaitales en Coniferales in oorsprong verskil van dié van die Taxales. Die algemene aanname van onder andere Smith (1964) en Long (1966), is dat die binneste integument van die Angiospermae homolog is met die enkele integument van die Gymnospermae, terwyl Meeuse & Bouman (1974) beweer dat die buitenste integument van die Angiospermae "represents the full homologue of the single integument of the unitegmic gymnospermous ovules". Die verskil in interpretasie is die gevolg van Meeuse en Bouman se aanname dat die Pteridospermae-saadknop twee integumente had en nie 'n enkele integument met kupula nie.

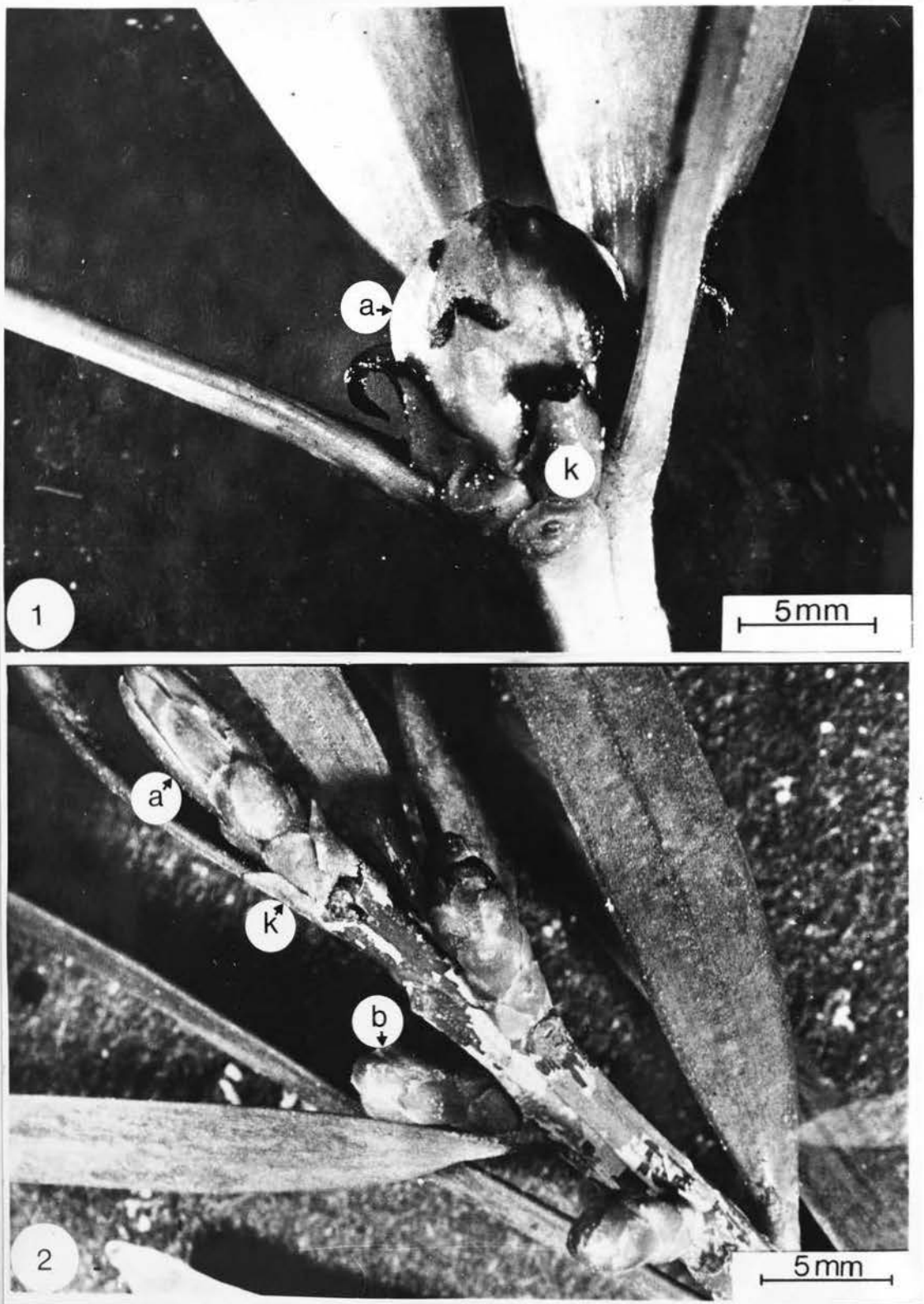
So 'n probleem kan alleen naby 'n oplossing kom deur die studie van fossiele materiaal in vergelyking met lewende plante. Alhoewel die homologie van die twee integumente van die Angiospermae buite die bestek van hierdie studie lê, is die ontstaan van die integument van *Podocarpus* nagegaan in 'n poging om vas te stel of daar enige ooreenkoms is tussen die ontstaan daarvan en dié van òf die binneste òf die buitenste integument van die Angiospermae.

3.3 MORFOLOGIE VAN DIE GENERATIEWE STINGELGROEIPUNT A(n) MET KATAFILLE

3.3.1 ORGANOGRAFIE

Aangesien vroulike strobili by die drie *Eupodocarpus*-spesies en soms ook by *P. falcatus* gevorm en gedra word op sytakke wat gedurende een betrokke seisoen of groeiperiode ontstaan, is dit wenslik om die morfologie van die generatiewe stingelgroei punt kortliks te bespreek.

Groei vind by al vier spesies wat ondersoek is periodiek plaas, sodat die groeipunte van die sytakke aan die begin



FIGUUR 3.3 Die generatiewe stingelgroei­punt A(n) van
 1. *P. henkelii* en 2. *P. falcatus*, wat tydens
 'n rusperiode deur katafile beskerm word.
 Figuur 3.3.2 toon ook drie sytakke A(n+1).
 a, A(n); b, A(n+1); k, katafil

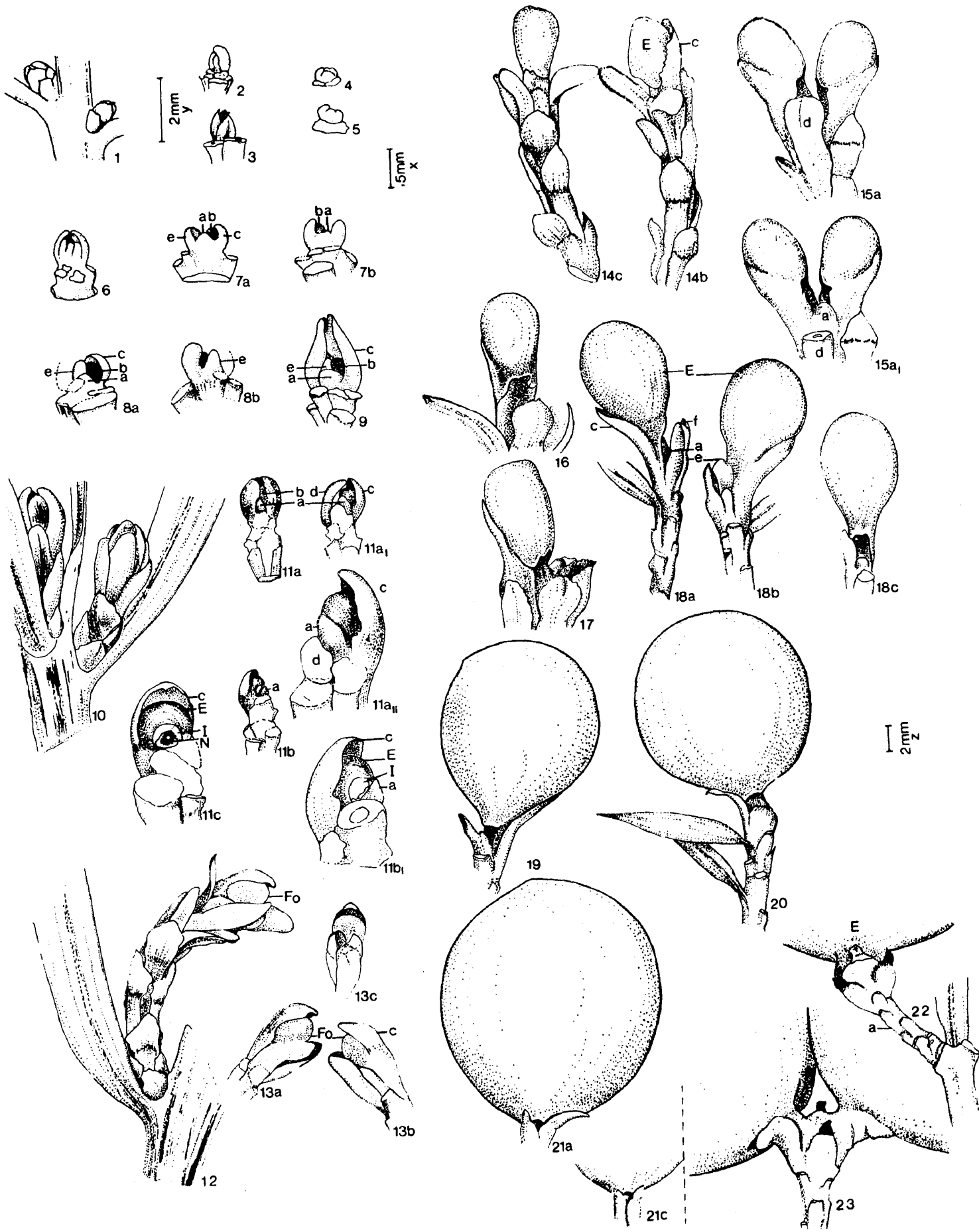
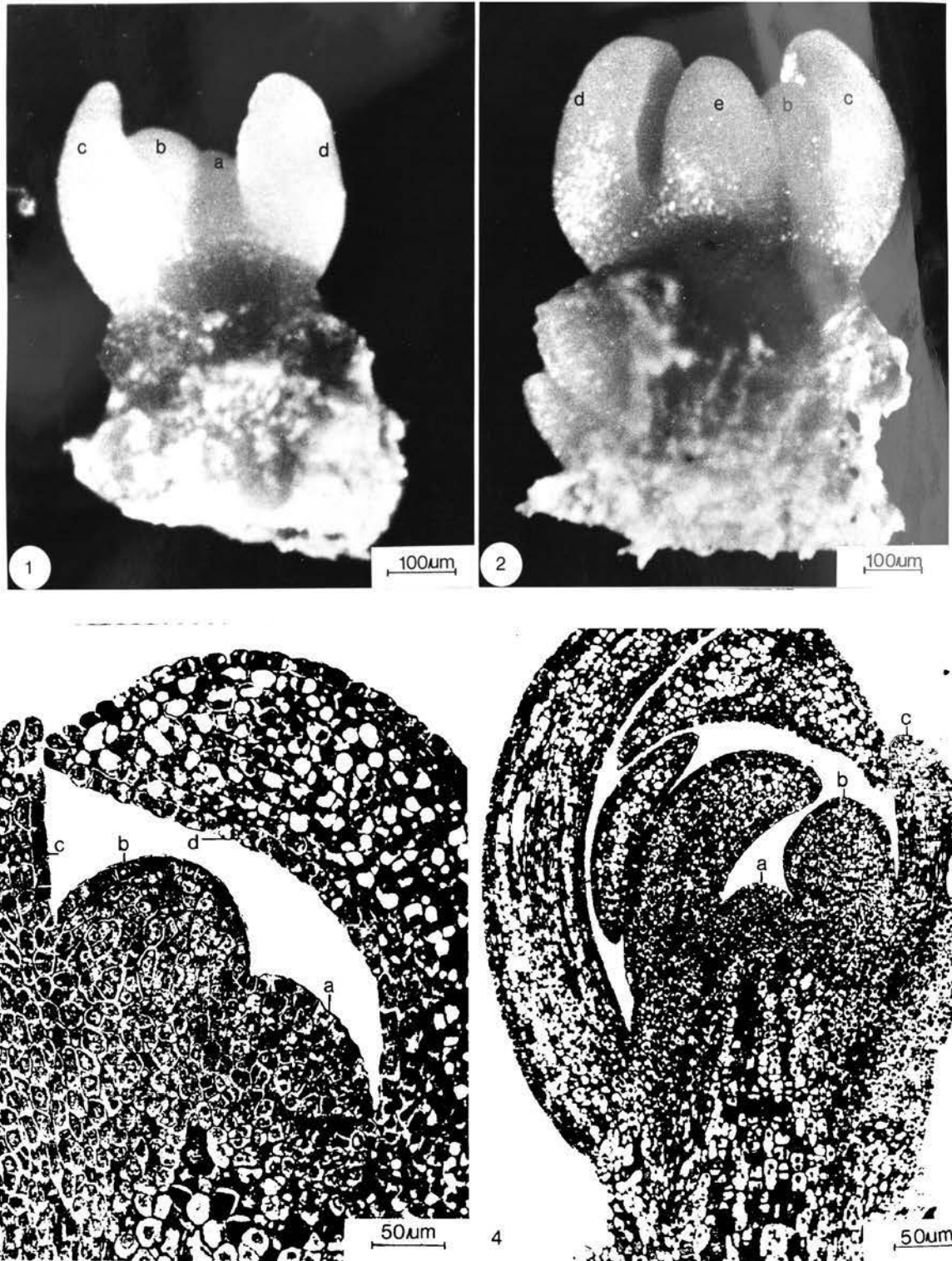


Fig. 3.20

FIGUUR 3.20 Fertiele sytakke, vegetatiewe sytak en vroulike strobili van *P. falcatus*

1. Fertiele sytak voor verlenging plaasvind.
2. Soos 1 met katafille verwyder.
3. Vegetatiewe sytak voor verlenging plaasvind, met katafille verwyder.
- 4-9, 11, 13, 14-23. Opeenvolgende ontwikkelingsstadia van die vroulike strobilus. By elke tekeningnommer is
 - a anterior; b posterior en c ventrale aansig, 11a₁ & 11a₁₁ anterior aansig, met meer blare verwyder as in 11a; 11b₁ vergroting van 11b.
10. Fertiele sytak na verlenging 'n aanvang geneem het. Fertiele organe soos in 11 uitgebeeld, is van so 'n sytak versamel.
12. Fertiele sytak met fertiele orgaan wat in 13 uitgebeeld is.

a, A(n+1); b, A(n+2); c, L₁; d, L₂; e, L_a;
f, L_b; E, epimatium; Fo, fertiele orgaan;
I, integument; N, nusellus
4-9, 11a₁₁, 11b, 11c: skaal x; 1-3, 10-11a,
11a₁, 11b, 12-17: skaal y;
18-23: skaal z



FIGUUR 3.21 Die distale punt van fertiele sytakkies van *P. falcatus*
1-2. Uitwendige aansig.
3-4. Dorsiventrale lengtesneë.

a, A(n+1); b, fertiele orgaan-primordium; c, L₁;
d, L₂; e, L_a

gemiddeld 0,25 mm breed en 0,2 mm hoog. Aanvanklik is die koepel van $A(n+1)$ ongeveer so hoog as die primordia van L_1 , L_2 en/of L_a (fig. 3.20.4-5). Die blare groei egter uit en buig oor die apikale meristeem (fig. 3.20.6).

Die verskillende meristematieese sones in die reprodktiewe en vegetatiewe of generatiewe groeipunte stem basies met mekaar ooreen, behalwe dat die sentrale moederselzone van die reprodktiewe groeipunt groter is as dié by die vegetatiewe groeipunt en dat apikale inisiaalselle nie by eersgenoemde onderskei kan word nie, soos ook die geval is by die *Eupodocarpus*-spesies (vergelyk fige 3.18.4 en 3.6.2, p.42).

Die fertiele orgaan-primordium ontstaan in die oksel van L_1 (fige 3.20.7; en 3.21) effens hoër op en is dus tot 'n groter mate met die fertiele skutblaar vergroei (fig. 3.21.3) as by die *Eupodocarpus*-spesies. Daar ontstaan gewoonlik minstens een blaar wat jonger is as L_1 , naamlik L_a (fige 3.20.8-13; 3.21.2). Die ontwikkelende fertiele orgaan-primordium druk in sommige gevalle die groeipunt van $A(n+1)$ na die kant (fig. 3.21.3). Meesal bly dit egter baie langer aktief as dié van die *Eupodocarpus*-spesies en is deurgaans koepelvormig (fig. 3.21.4). Dit is logies as in aanmerking geneem word dat die fertiele takkie 20 mm of selfs langer kan wees en dat groei in die reprodktiewe groeipunt $A(n+1)$ geleidelik oor 'n relatief lang periode plaasvind.

Die volgende is verskille tussen die strobili van die *Eupodocarpus*-soorte en die *Afrocarpus*-soort op hierdie stadium van ontwikkeling.



FIGUUR 3.22 Dorsiventrale lengtesneë van gedeeltes van vroulike strobili van *P. latifolius* met

1. een fertiele orgaan en
2. twee fertiele organe.

b, fertiele orgaan; c, L_1 ; f, dorsale area met gevakuoleerde selle; p, uniseriale protodermis; v, differensiërende vaatweefsel

EUPODOCARPUS

1. Generatiewe sytakke is gedurende die betrokke groei-periode gevorm waartydens die vroulike strobili ontstaan.
2. A(n+1) 0,3-0,5 mm lank voordat fertiele orgaan-primordium gevorm word.
3. 2 tot 3(4) blare per A(n+1).
4. Apikale meristeeem van A(n+1) verloor kort na die vorming van die fertiele eenheid sy identiteit.

AFROCARPUS

1. Generatiewe sytakke is gedurende 'n vorige groeiseisoen gevorm.
2. A(n+1) 1-1,5 mm lank voordat fertiele orgaan-primordium gevorm word.
3. 8 tot 25 blare per A(n+1).
4. Apikale meristeeem van A(n+1) behou aktiwiteit oor relatief lang periode.

3.4.3 DIE ONTWIKKELING VAN DIE FERTIELE ORGAAN

Die verloop van die ontwikkeling van die fertiele orgaan stem aanvanklik by al vier die ondersoekte soorte tot so 'n mate ooreen dat dit vir die vier soorte saam bespreek word.

Die fertiele orgaan-primordium bestaan aanvanklik uit 'n groep ongeveer eenvormige meristematische selle (fige 3.16.1 & 3, p.65; 3.21.3, p.73) met digte sitoplasma en groot kerne. 'n Uniseriale protodermis (fig. 3.22) is deurgaans onderskeibaar. Aan die dorsale kant (kyk fig. 3.2, p.13) van die primordium word die buitenste 8 tot 10 lae selle meer gevakuoleerd as dié aan die ventrale kant (fig. 3.22). Die sentrale deel van die primordium groei effens vinniger in die lengte as in die breedte. Vaatweefsel is reeds in die basis aan die dorsale kant gedifferensieer en loop op tot ongeveer helfte van die hoogte van die primordium. Selle aan die ventrale kant het digter sitoplasma en groter kerne



FIGUUR 3.23 Dorsiventrale mediane lengtesnee van 'n gedeelte van die fertiele orgaan van *P. henkelii* om die ontstaan van die epimatium (*sensu stricto*) (Es), integument en nusellus (N) aan te toon. Periklinale delings (Pd) word in die subdermale laag gevorm voor antiklinale delings (Ad) in die protodermis.

Ib, integument-deel bokant nusellus;
Io, integument-deel onderkant nusellus;
Mm, megaspoormoedersel

as dié aan die dorsale kant en meristematiese aktiwiteit neem dus minstens tydelik aan die dorsale kant af. Diferensiasie van vaatweefsel in die pedunkel en strobilusblare (fig. 3.14.4, p.61) en fertiele sytakkie (fig. 3.21.4) neem reeds 'n aanvang.

3.4.3.1 ONTSTAAN EN ONTWIKKELING VAN DIE INTEGUMENT EN EPIMATIUM (*SENSU STRICTO*)

Die eerste aanduiding van ontwikkeling is 'n uitstulping wat aan die bo-ventrale kant van die primordium ontstaan. Dit verteenwoordig die aanvang van groei van die epimatium (*sensu stricto*). Groei begin deur periklinale delings in die subdermale laag en antiklinale delings in die protodermis volg (fige 3.23; 3.24) om tred te hou met die ontwikkelende struktuur. Die epimatium (*sensu stricto*) is dus van subdermale oorsprong.

Die nusellus is herkenbaar as 'n koepelvormige struktuur aan die ventrale kant van die fertiele orgaan-primordium (fig. 3.23). Onmiddellik na die inisiasie van die epimatium (*sensu stricto*) begin groei in die integument. Die enkele integument verskyn by die *Eupodocarpus*-spesies in baie gevalle effens vroeër aan die bokant van die nusellus as aan die onderkant (fig. 3.23) òf dit kan aan beide kante gelyktydig ontstaan soos meesal by *P. falcatus* plaasvind (fig. 3.27.2, p.86). Die deel van die integument wat by inisiasie naaste aan die epimatium (*sensu stricto*) lê, of die deel aan die bokant van die nusellus, word die 'boonste' deel van die integument genoem en die deel naaste aan die fertiele orgaansteel of wat by inisiasie aan die onderkant van die nusellus lê word die 'onderste' deel van die integument genoem. Die tydverloop tussen inisiasie van die twee dele is baie kort en die integument vorm feitlik gelyktydig 'n sirkelvormige rif rondom die nusellus. Dit is in teenstelling met die integument van *Torreya* wat in volwassenheid 'agter' die nusellus hoog uitgegroeï is en 'voor' nie hoër as die

nusellus-kap strek nie (Kemp, 1959).

Die eerste aanduiding van die ontstaan van die integument is periklinale delings in die subdermale laag (fig. 3.23). Die integument is dus van subdermale oorsprong. Soms is diagonale seldelings of vergroting en effense uitstulping van een of twee protodermiselle waargeneem. Dit kon daartoe aanleiding gee dat gemeen word dat die integument van dermale oorsprong is. (Vergelyk byvoorbeeld die ontstaan van die binneste integument van *Lilium* en *Lactoris*, Bouman, 1974, fige 22 en 28,2). Antiklinale delings in die subdermale lae gaan egter altyd vergroting van protodermiselle vooraf en die tipiese tweelagige 'sig-sag' seldelingspatroon wat by 'n integument van dermale oorsprong vorm, is nie waargeneem nie.

Uit die wyse waarop dit gevorm word kan afgelei word dat die integument van die Gymnospermae (of in elk geval dié van *Podocarpus*) moontlik homolog is aan die buitenste integument van die Angiospermae. Dit stryk met die gevolgtrekking waartoe Meeuse & Bouman (1974) gekom het.

Die binneste integument (II) van die Angiospermae is deurgaans van dermale oorsprong terwyl die buitenste integument (OI) dikwels subdermaal ontstaan soos byvoorbeeld by die Polycarpicae (*Magnolia*, de Boer & Bouman, 1972; Bouman, 1974). Die OI kan egter ook van dermale oorsprong wees, soos byvoorbeeld by *Lactoris* (Bouman, 1971a) en *Beta* (Esau, 1977).

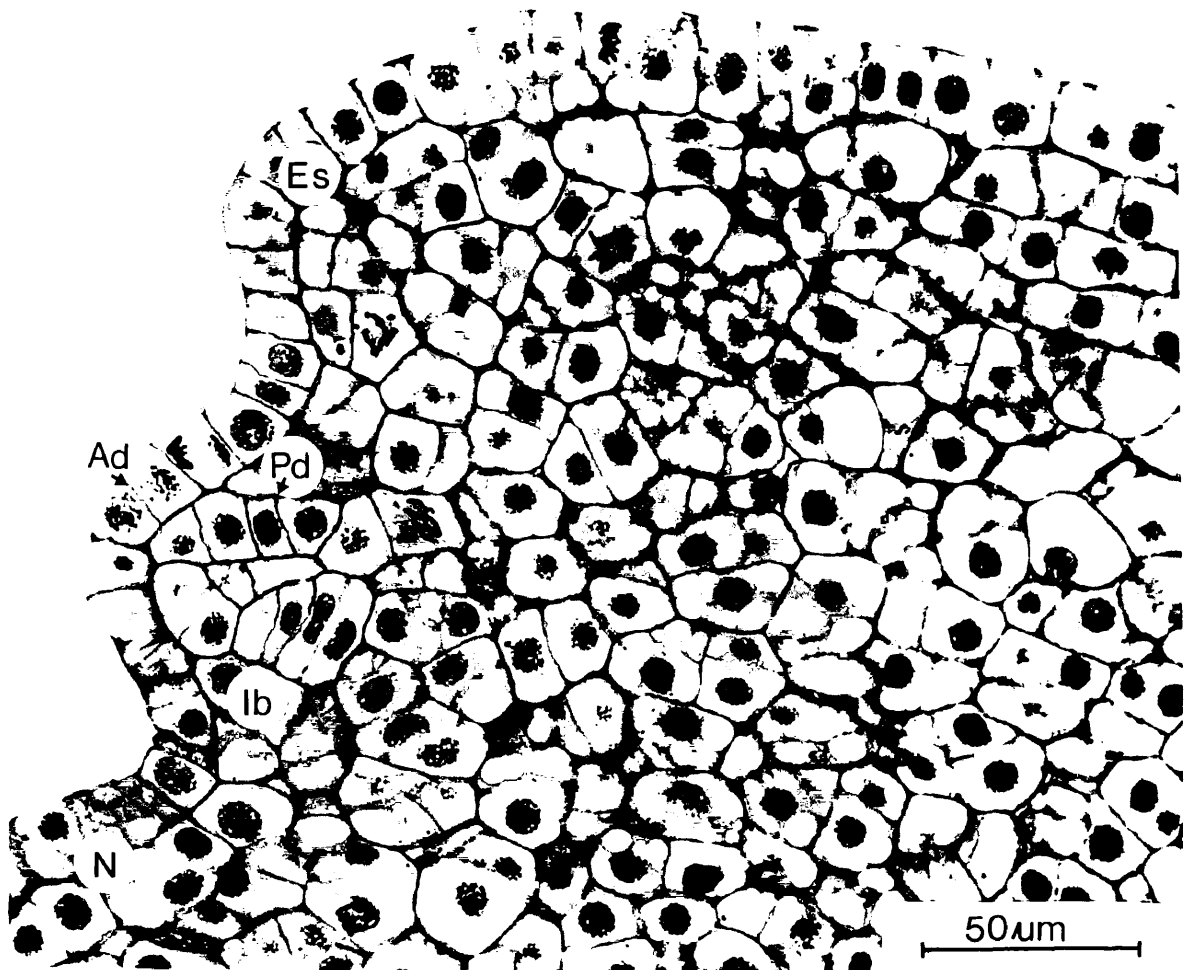
Meeuse en Bouman het belangrike navorsing in verband met die Angiospermae-blom gedoen, veral met betrekking tot die saadknop en integumente (Bor & Bouman, 1974; Bouman, 1971a en b; Bouman, 1975; de Boer & Bouman, 1972 en 1974; Meeuse & Bouman, 1974 en Meeuse, 1963, 1966 en 1974). Hulle kom tot die gevolgtrekking dat van die twee integumente die OI die oorspronklike een is en homolog is aan die enigste

integument van die Gymnospermae (Meeuse & Bouman, 1974). Hulle grond hul gevolgtrekking hoofsaaklik op paleobotaniese gegewens. Hulle argumenteer ook dat die OI gewoonlik beter ontwikkel is as die II by die Angiospermae, aangesien laasgenoemde gewoonlik platgedruk en papieragtig dun is, terwyl eersgenoemde dikwels in 'n sarko- en sklerotesta onderskei word wat 'n ontwikkeling en aanpassing van die funksie van die testa by 'n zoöchore sisteem van saadverspreiding verteenwoordig.

By *Podocarpus* sou hierdie argument ook minstens vir *P. falcatus* standhou. Die vlesige, sappige gedeelte van die volwasse "saad" word gevorm deur die epimatium (*sensu lato*) en die sarkotesta. Die harde, steenagtige deel van die saad is die sklerotesta (kyk p.119).

Verdere argumente ten gunste van die homologie van die OI met die enigste integument van die Gymnospermae is die volgende:-

1. Die OI van die Angiospermae is dikwels gelob soos by die saadknop van die Pteridospermae. Die integument van *Podocarpus* is ook apikaal gelob (fig. 3.8.17, p.49).
2. Die OI van die Angiospermae is gewoonlik van vaatweefsel voorsien, terwyl die II in 'n bi-tegmiese saadknop byna nooit so voorsien is nie. Die enkele integument van die meer primitiewe Coniferales is ook van vaatweefsel voorsien. By die Suid-Afrikaanse *Podocarpus*-soorte is die integument van saadknoppe van *P. falcatus*, wat ook die primitiefste van die vier soorte blyk te wees, sterk gevaskulariseerd. Pro-kambiumagtige parenchiemweefsel wat moontlik transfusieweefsel verteenwoordig dring die integument van die *Eupodocarpus*-soorte binne (kyk ook bladsy 159), asook gedifferensieerde vaatweefsel, alhoewel slegs in die chalasale area.



FIGUUR 3.24 Dorsiventrale, mediane lengtesnee van 'n gedeelte van die fertiele orgaan van *P. henkelii* om die groei van die integument aan die bokant (Ib) van die nusellus (N) aan te toon.

Ad, antiklinale deeling; Es, epimatium (*sensu stricto*); Pd, periklinale deling

Sover vasgestel kon word, word in die literatuur geen definitiewe inligting verskaf oor die ontstaan van integumente by ander Coniferales nie. Uit tekeninge van ontwikkelende saadknoppe van *Torreya* (Kemp, 1959) lyk dit asof die integument op 'n soortgelyke wyse as dié van *Podocarpus* ontstaan. Uit tekeninge van Singh (1961b) word afgelei dat die integument van *Cephalotaxus* ook multiseriaal is soos dié van *Podocarpus*, maar die mikropilêre punt van die integument in een van sy tekeninge lyk asof dit biseriaal is en moontlik van dermale oorsprong kan wees, maar dit is onseker. Die punt van die integument van ouer saadknoppe van *Podocarpus* is ook epidermaal van oorsprong.

Aanvanklik neem gewoonlik drie selle aan die vorming van die integument deel, maar as gevolg van interkalêre groei neem meer selle gaandeweg daaraan deel (fige 3.24; 3.25.1; 3.26) totdat die integument van 'n saadknop soos dié uitgebeeld in fig. 3.25.2 van 5 tot 10 sellae breed is. Die mikropilum is dan nog wyd oop.

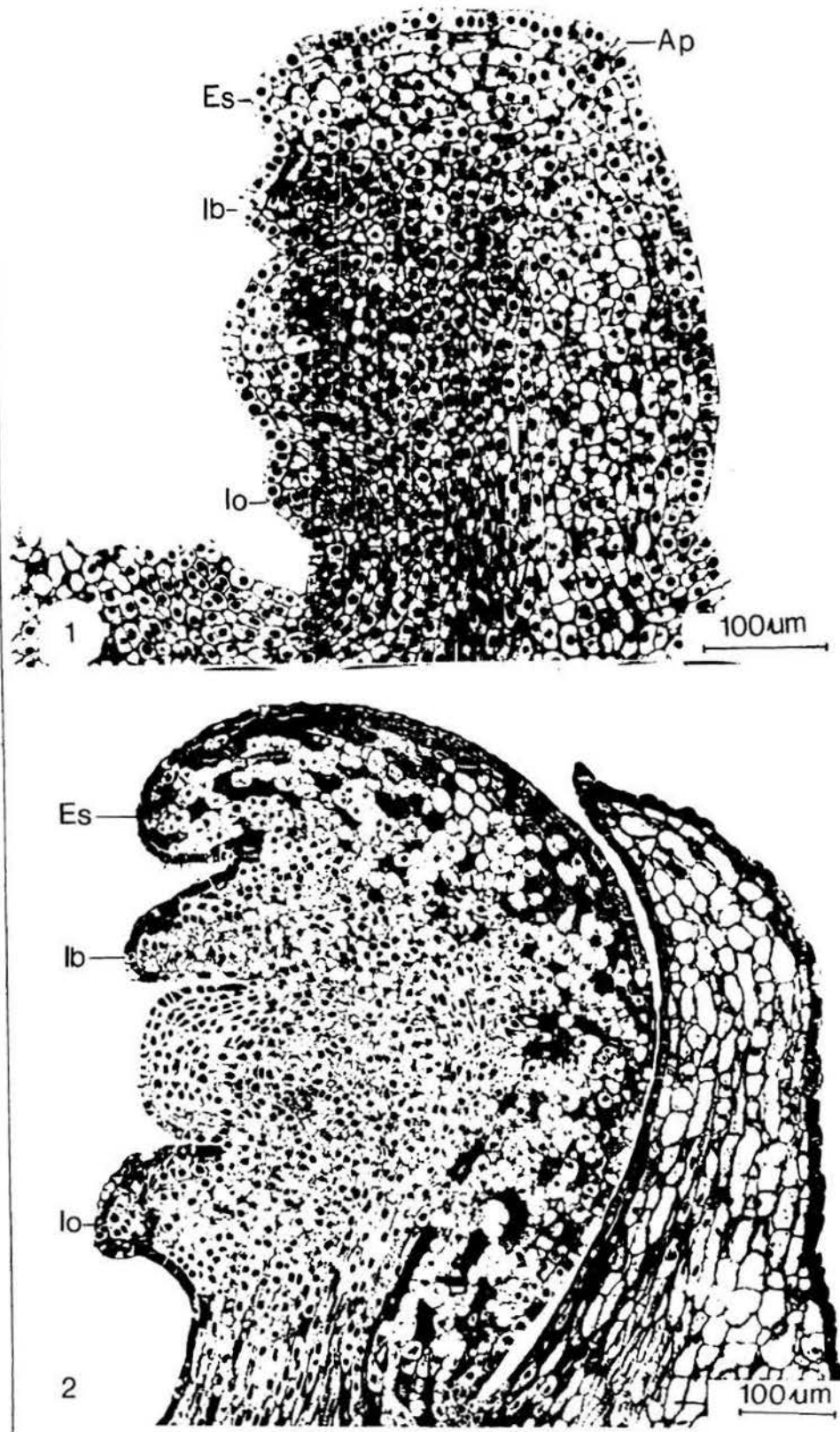
Op hierdie stadium groei die epimatium (*sensu stricto*) van die *Eupodocarpus*-spesies (fig. 3.25) effens stadiger, en dié van *P. falcatus* (fig. 3.27.2) effens vinniger as die boonste deel van die integument.

Die epimatium (*sensu stricto*) groei, soos die integument, hoofsaaklik deur middel van 'n basiese interkalêre meristeem sodat rye parallelverlopende selle gevorm word (fig. 3.25.2).

3.4.3.2 ONTSTAAN EN ONTWIKKELING VAN DIE NUSELLUS

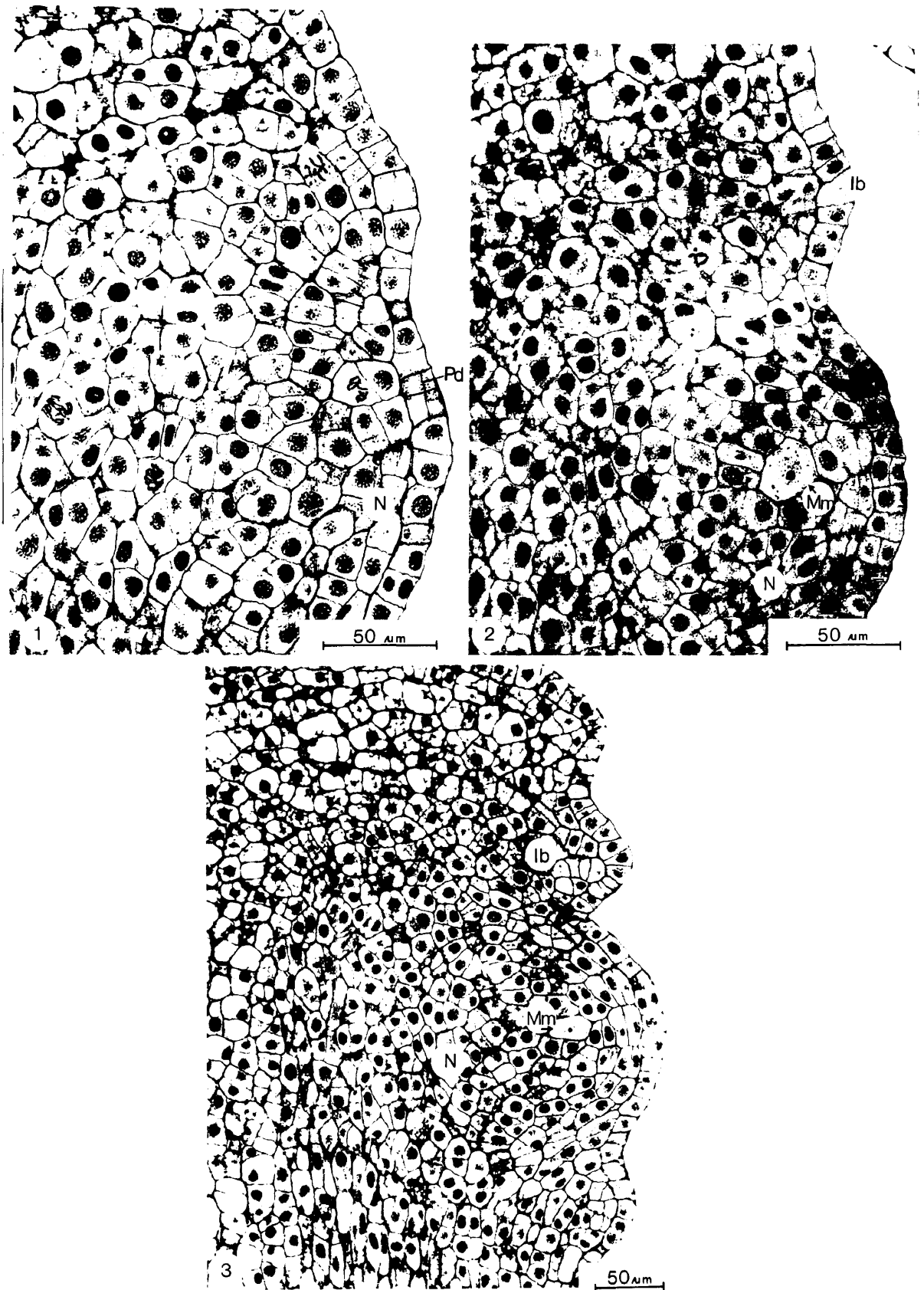
Die nusellus is die eerste keer herkenbaar as 'n koepelvormige struktuur aan die ventrale kant van die fertiele orgaan-primordium (fig. 3.23, p.77) na inisiasie van die epimatium (*sensu stricto*) en integument.

Groei vind uit die staanspoor as gevolg van periklinale delings in die protodermis en die subdermale lae plaas



FIGUUR 3.25 Dorsiventrale mediane lengtesnee van fertiele organe van *P. henkelii* om groei van die integument aan te toon.

Ap, apikulus; Es, epimatium (*sensu stricto*);
Ib, integument-deel bokant nusellus; Io, integument-deel
onderkant nusellus



FIGUUR 3.26 Dorsiventrale mediane lengtesneë van gedeeltes van saadknoppe van *P. henkelii* om die groei van die nusellus (N) aan te toon.

Ib, boonste integument-deel; Mm, megaspoormoedersel;
 Pd, periklinale deling

(fig. 3.26.1-3). Die distale punt van die nuselluskap ontwikkel op hierdie wyse uit die protodermis.

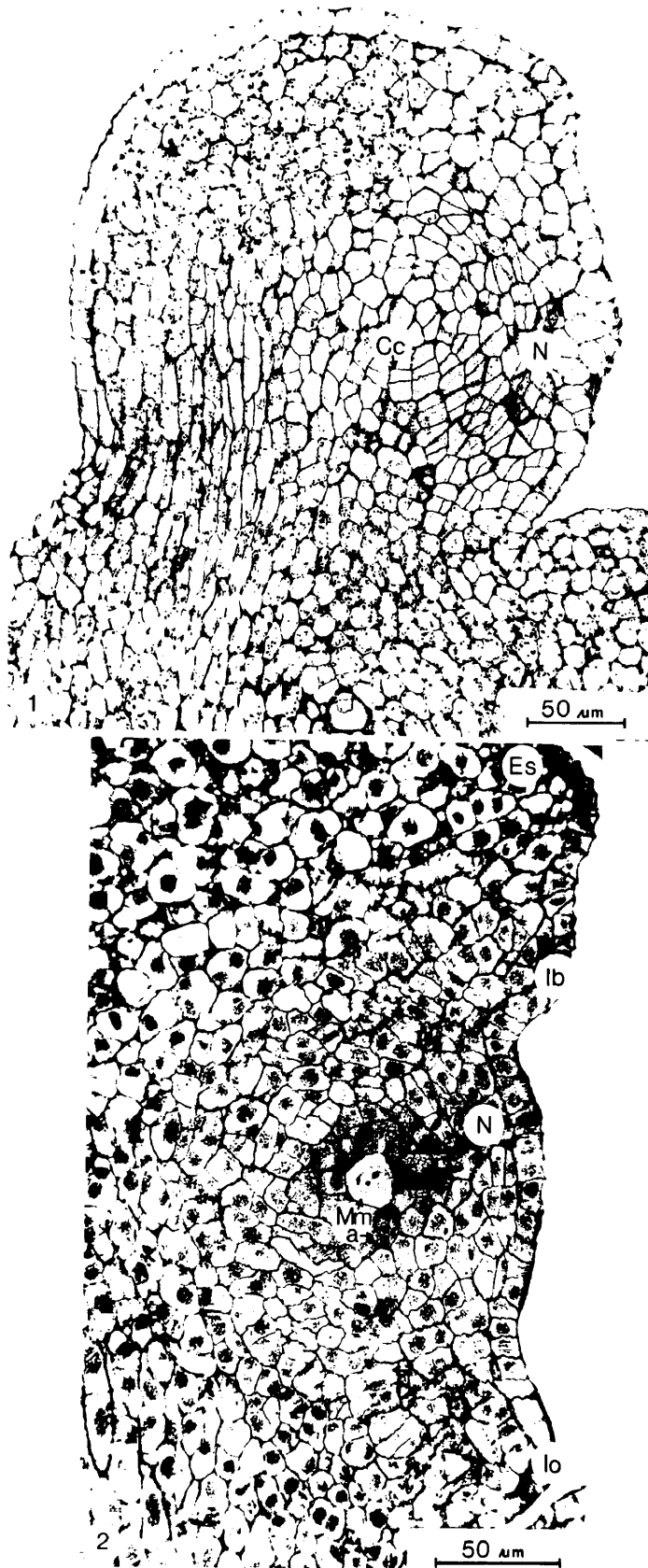
Seldelings vorm in 'n ring soos om die omtrek van 'n bal (fig. 3.27.1, p.86). Die rye kambiumagtige selle aan die basis (fig. 3.26.2-3) en kante (fig. 3.27.1) van die nusellus herinner aan die kambiumagtige oorgangsones wat aangetref word in die vegetatiewe stingelgroeiopunt van *Pinus strobus* (Esau, 1977) en *Ephedra altissima* (Foster & Gifford, 1974).

By die nusellus van *Podocarpus* loop die rye kambiumagtige selle feitlik in 'n kring aanmekaar (fig. 3.26.2) en dit is klaarblyklik dat hier 'n struktuur, naamlik 'n megasporangium (kyk ook Meeuse, 1974), besig is om te ontwikkel, wat tesame met die integument op die dorsale deel van A(n+2) gedra word.

3.4.3.3 ONTSTAAN VAN DIE MEGASPOORMOEDERSEL

By die *Eupodocarpus*-spesies is die megaspoormoedersel (Mm) (of ginospoormoedersel van Doyle, 1953) op die vroegste herkenbaar as 'n derivaat van die sub-hipodermale laag van die nusellus (fige 3.26.2; 3.28). Die selle direk rondom die Mm verskil nie opmerklik van die ander nusellusselle nie. 'n Enkele nusellussel tree dus as argesporiumsel op.

Periklinale delings vind in die nusellus-protodermis asook in die subdermale lae plaas voordat die Mm differensieer (fig. 3.26.1) sodat wanneer dit onderskeibaar word, dit reeds vyf sellae diep in die nusellus lê (fige 3.26.2; 3.28, p.87).



FIGUUR 3.27 Gedeeltes van fertiele organe van *P. falcatus*.

1. Dorsiventrals, tangensiale lengtesnee

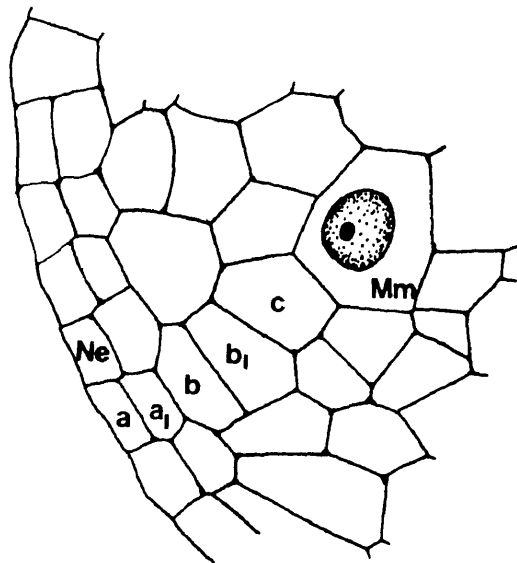
2. Dorsiventrals, mediane lengtesnee

a, argesporiumweefsel; Cc, kambiumagtige weefsel;

Es, epimatium (*sensu stricto*); Ib, boonste integument-

deel; Io, onderste integument-deel; Mm, megaspor-

moedersel; © University of Pretoria



FIGUUR 3.28 'n Mediane lengtesnee van 'n nusellussegment van *P. henkei* om die ontstaan van die megasporemoedersel (Mm) aan te toon.
a & a₁, nusellus-protodermis en derivaat;
b & b₁, hipodermis en derivaat;
c & Mm, sub-hipodermis en derivaat;
Ne, nusellus-protodermis

Die Mm differensieer sonder dat 'n pariëtale sel, wat ooreenstem met dié wat soms by die Angiospermae ontstaan (Davis, 1966; Steyn, 1973) gevorm word.

By *P. falcatus* vergroot 'n groep van 10 tot 12 selle, wat ongeveer vyf sellae diep in die nusellus lê, effens. Dit is die argesporiumweefsel waarvan die selle van die ander nusellusselle onderskei word aan hulle digter sitoplasma (fig. 3.27.2). Die voorkoms van die argesporiumweefsel stem ooreen met dié van *Podocarpus andinus* (Looby & Doyle, 1944a), *P. gracilior* (Konar & Oberoi, 1969a), *Dacrydium bidwillii* (Quinn, 1966) en *Juniperus* (Brunkerer, 1973), alhoewel dit by al die laasgenoemde soorte in 'n veel later stadium van ontwikkeling beskryf is as dié wat gedurende hierdie studie gevind is.

Een van die selle ongeveer in die middel van die groep vergroot sonder seldeling, ontwikkel 'n groot kern met twee duidelike nukleoli (fig. 3.27.2) en is die Mm. Die ander selle van die argesporium ondergaan seldelings wat waarskynlik mitoties is, sodat rye van 2 tot 4 selle rondom die Mm gevorm word.

Omdat daar nóg by die *Eupodocarpus*-soorte nóg by *P. falcatus* 'n ware pariëtale sel gevorm word sou die nusellus volgens die definisie van Davis (1966), as tenuinusellaat beskryf kon word, maar aangesien 'n relatief breë nuselluskap ontwikkel, kan dit volgens die definisie van Esau (1977), as krassinusellaat beskryf word. By *Podocarpus* is die breë nusellus egter nie van 'n pariëtale sel afkomstig nie, maar van periklinale delings van die nusellus-protodermis en subdermale lae. Boyle & Doyle (1953) sê: "One cell differentiates from its fellows as the single gynospore mother cell which becomes more deeply buried by the continued periclinal divisions of the outer layer and probably also of cells cut off from it." Sou dit so wees kon die nusellus krassinusellaat wees, maar daar is geen werklike

bewyse daarvoor nie. Die nusellus van *Podocarpus* is dus pseudokrassinusellaat, 'n term wat deur Schnarf (1929) en weer deur Davis (1966) gebruik word. Daar moet egter in gedagte gehou word dat by die Angiospermae die afwesigheid van 'n pariëtale sel vir die klassifikasie van die nusellus belangriker is as die aanwesigheid van 'n meerlagige nuselluskap. Of so 'n klassifikasie vir die Gymnospermae, of in elk geval vir die Coniferales, van belang is, is 'n ope vraag.

So ver vasgestel kon word, differensieer die Mm by feitlik alle Coniferales direk uit 'n nusellus. By *Cephalotaxus drupacea* (Singh, 1961b) word blykbaar een ry hipodermale argesporiumselle gevorm wat elk oorsprong gee aan 'n Mm en pariëtale sel, maar die foto's wat gepubliseer is oortuig 'n mens nie. Favre-Duchartre (1957) meen ook dat die Mm by hierdie soort direk uit die nusellus differensieer.

Wat die posisie betref waar die Mm differensieer, is daar in die literatuur vir Coniferales min spesifieke inligting. Dit word gewoonlik slegs as "deepseated" beskryf, byvoorbeeld deur Maheshwari en Singh (1967) vir die Pinaceae, Cupressaceae en Podocarpaceae, en ook deur Boyle & Doyle (1953), Lawson (1923), Looby & Doyle (1942) en Quinn (1964 en 1965), terwyl byvoorbeeld Elliott (1950 en 1951) en Coertze, Schweickerdt & Van der Schijff (1971) nie die posisie meld nie. By sommige plante differensieer meer as een Mm soos by *Juniperus* (Brunkener, 1973), *Sequoia* (Looby & Doyle, 1942) en *Callitris* (Baird, 1953). Ook by *P. henkelii* is twee megaspoormoederselle gevind wat direk langsmekaar differensieer, maar dit is 'n uitsondering.

3.4.4 VERDERE ONTWIKKELING VAN DIE VROULIKE STROBILUS

3.4.4.1 ORGANOGRAFIE - VOOR BESTUIWING

Ongeveer drie weke na die strobilus-primordia van die

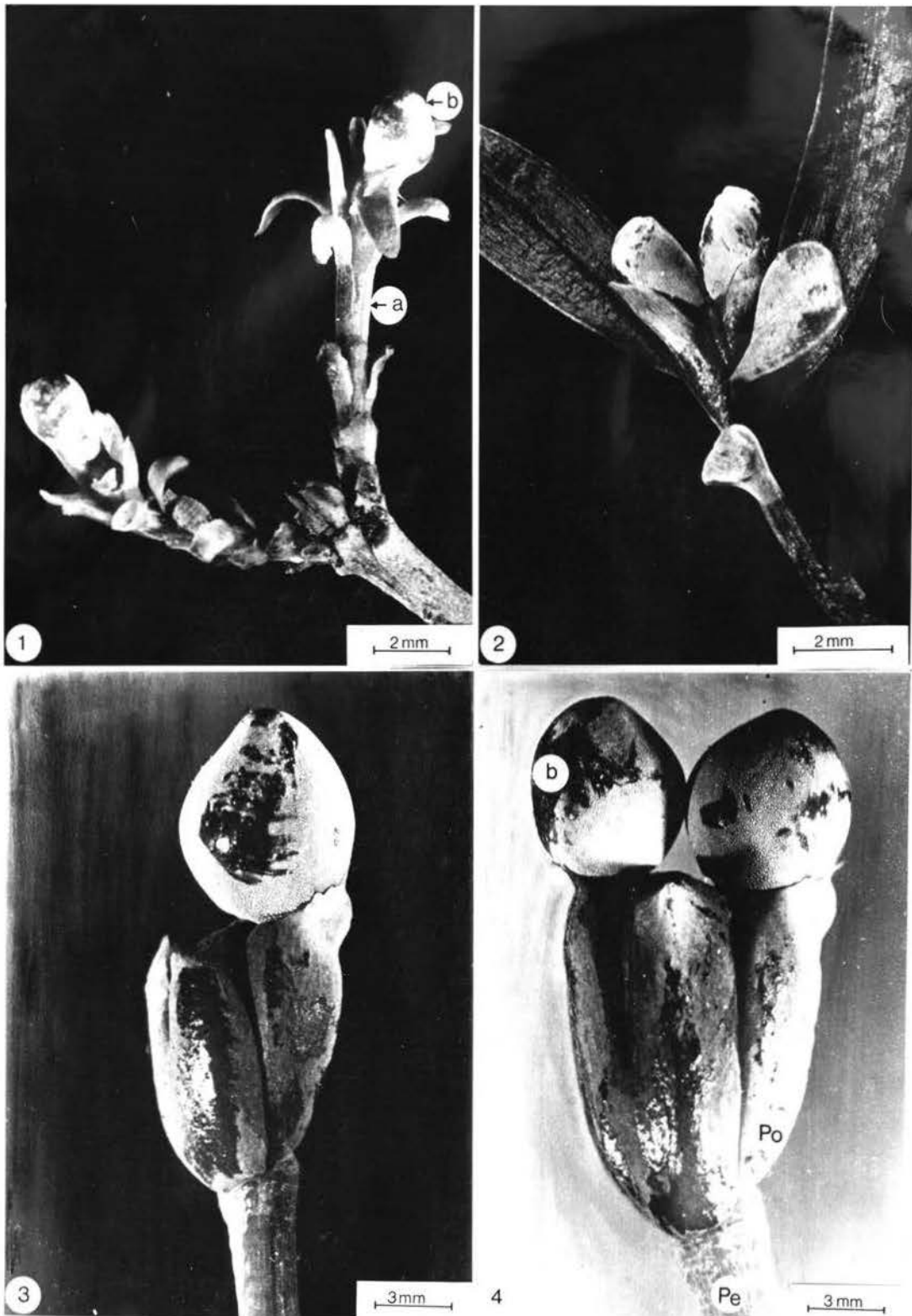


FIGUUR 3.29 Uitwendige aansig van vroulike strobili van
1-2. *P. henkelii*, en
3. *P. falcatus*.

Eupodocarpus-spesies die eerste keer waargeneem is, begin die buitenste katafille en oudste vegetatiewe blare van die generatiewe stingelgroeiopvou (fig. 3.4.2, p.37) sodat die ontwikkelende strobili van buite sigbaar word.

Ten tye van die aanvang van ontwikkeling in die fertiele orgaan by *P. henkelii* en *P. latifolius* is L_1 en L_2 dig teenmekaar toegevou (fige 3.8.13-14 & 16, p.50; 3.9.12; 3.14; 3.29.1). L_a is deurgaans aan die posterior kant van die strobilus geleë en is binne die eerste twee blare toegevou. Dit neem selde 'n tipiese blaarvorm aan en mag, soos ook in sommige gevalle L_3 , soos 'n regop kegel daar uitsien sonder 'n tipiese lamina (fig. 3.9.13a₁ & 13d, p.51). Dit is dan ook in sommige gevalle moeilik om uitwendig tussen L_a of L_3 en die groeipunt van die strobilus te onderskei. Die lamina van L_1 en L_2 wat relatief korter en breër is as dié van die vegetatiewe blare en meer soos katafille daar uitsien, vou geleidelik oop sodat die ontwikkelende fertiele eenheid van buite sigbaar word (fige 3.8.18-19; 3.29.1-2). By *P. elongatus* (fig. 3.7.12-14) vou L_1 en L_2 nie so dig oormekaar nie sodat die ontwikkelende fertiele orgaan vroeër in die strobilus-ontwikkeling van buite sigbaar is. Die fertiele takkie van *P. falcatus* groei geleidelik uit (fig. 3.20.10, p.71), sodat dit ongeveer 3 mm lank is net voor bestuiwing plaasvind. Die groeipunt van $A(n+1)$ het gewoonlik 'n hoë koepel sodat dit soms byna so hoog is as die fertiele orgaan (fig. 3.20.11a₁₁).

Die integument het verskyn as 'n vliesagtige, silindervormige, gelobde struktuur rondom die nusellus. Die epimatium (*sensu lato*) bedek die saadknop aan die dorsale kant en groei steeds aan die vertrale kant as 'n kappie wat onder oop is en oop bly. Die fertiele orgaan groei geleidelik om, om 'n posisie in te neem waar die mikropilum na onder wys (fige 3.7.16 & 19; 3.8.20; 3.9.14; 3.20.13).



FIGUUR 3.30 Uitwendige aansig van die vroulike strobili van
1-2. *P. falcatus*, en 3-4. *P. latifolius* tydens bestuiwing.
1 & 3. een fertiele orgaan; 2 & 4. twee fertiele organe.

a, $A(n+1)$; b, fertiele orgaan; Pe, pedunkel;
Po, podokarpium

Voor bestuiwing plaasvind is die saadknop dus feitlik ana-troop alhoewel die draaiing nie voltooi is nie. Die mikro-pilum is wyd oop, verlenging het in die fertiele takkie (fige 3.20.12; 3.30.1), en in die pedunkel plaasgevind en verbreding van die blaarbasisse dui die begin van die podokarpium aan (fige 3.7.15; 3.8.19; 3.9.13).

3.4.4.2 ORGANOGRAFIE - TYDENS BESTUIWING

Tydens bestuiwing (fige 3.7.19-21; 3.8.19-20; 3.9.14-17; 3.20.14-17; 3.30), het die fertiele orgaan tot so 'n mate in grootte toegeneem dat dit nie meer deur omringende skutblare bedek is nie. Die fertiele orgaan van *P. elongatus* en *P. latifolius* is ongeveer 4 mm hoog, dié van *P. henkelii* ongeveer 5 mm en dié van *P. falcatus* ongeveer 3 mm. Die podokarpium is duidelik van die pedunkel te onderskei. By *P. falcatus* is vergroeiing van die fertiele orgaan met L_1 groter as by die *Eupodocarpus*-spesies en verbreding het in hierdie deel sowel as in die apikale deel van $A(n+1)$ ingetree. Die blare op die fertiele takkie vou oop (fig. 3.30.1-2).

By die meeste strobili wys die abaksiale kante van die distale twee of drie blare (L_a en L_b) na die ventrale kant van die fertiele orgaan (fige 3.20.13 & 18; 3.29.3). Die blare van ongeveer die middel tot die distale punt van sekere van die fertiele takkies stem uitwendig en inwendig morfologies met vegetatiewe blare ooreen (fig. 3.30.2) of al die blare mag kort lamina's hê en soos skutblare daar uit-sien.

3.4.4.3 ANATOMIE - VOOR BESTUIWING

Na inisiasie van die verskillende strukture van die fertiele orgaan, neem die hele stobilus toe in grootte, meesal as gevolg van laterale meristeme wat op verskillende posisies gelokaliseer is. In fige 3.31.2, 9 & 12, word mediane

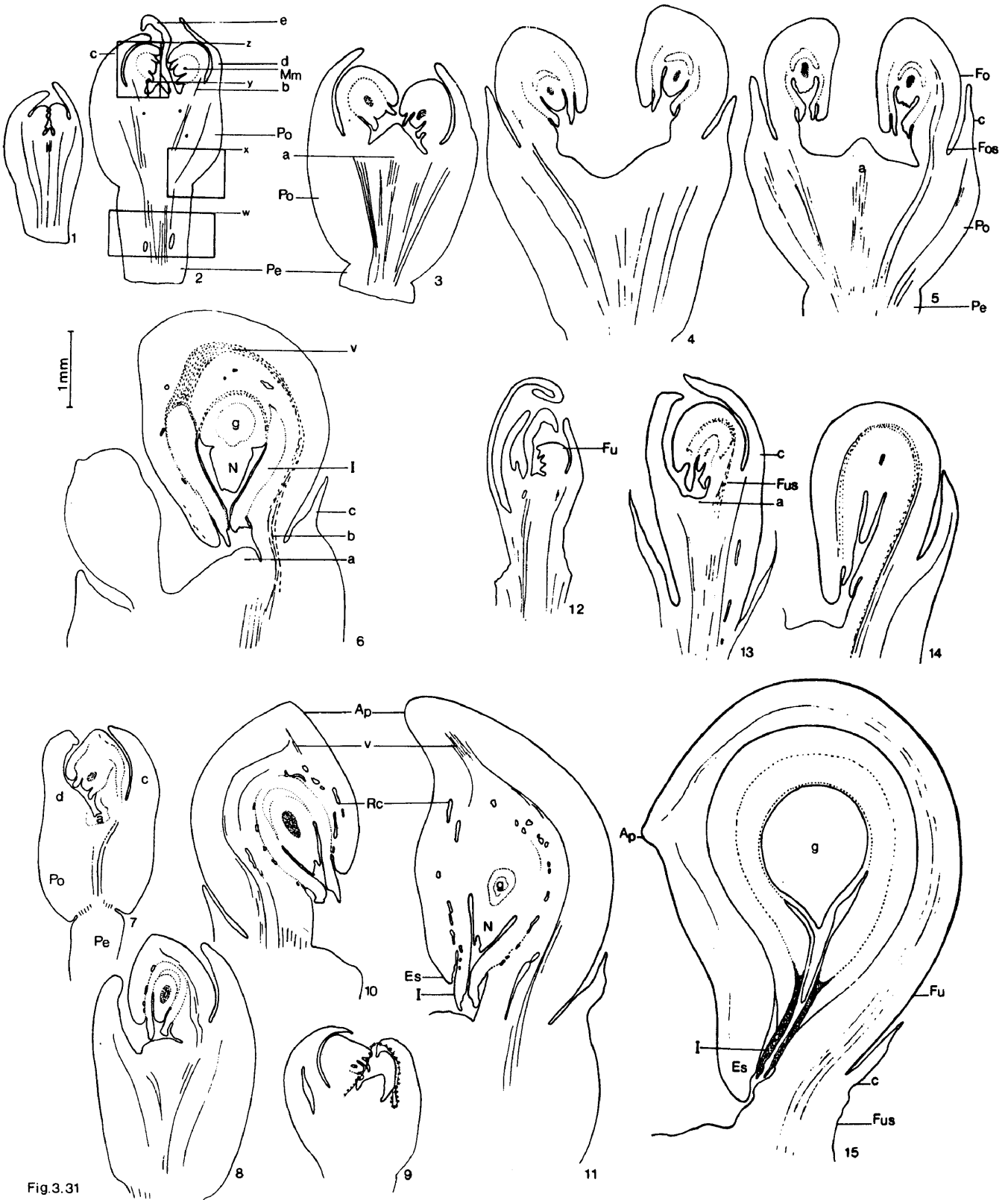
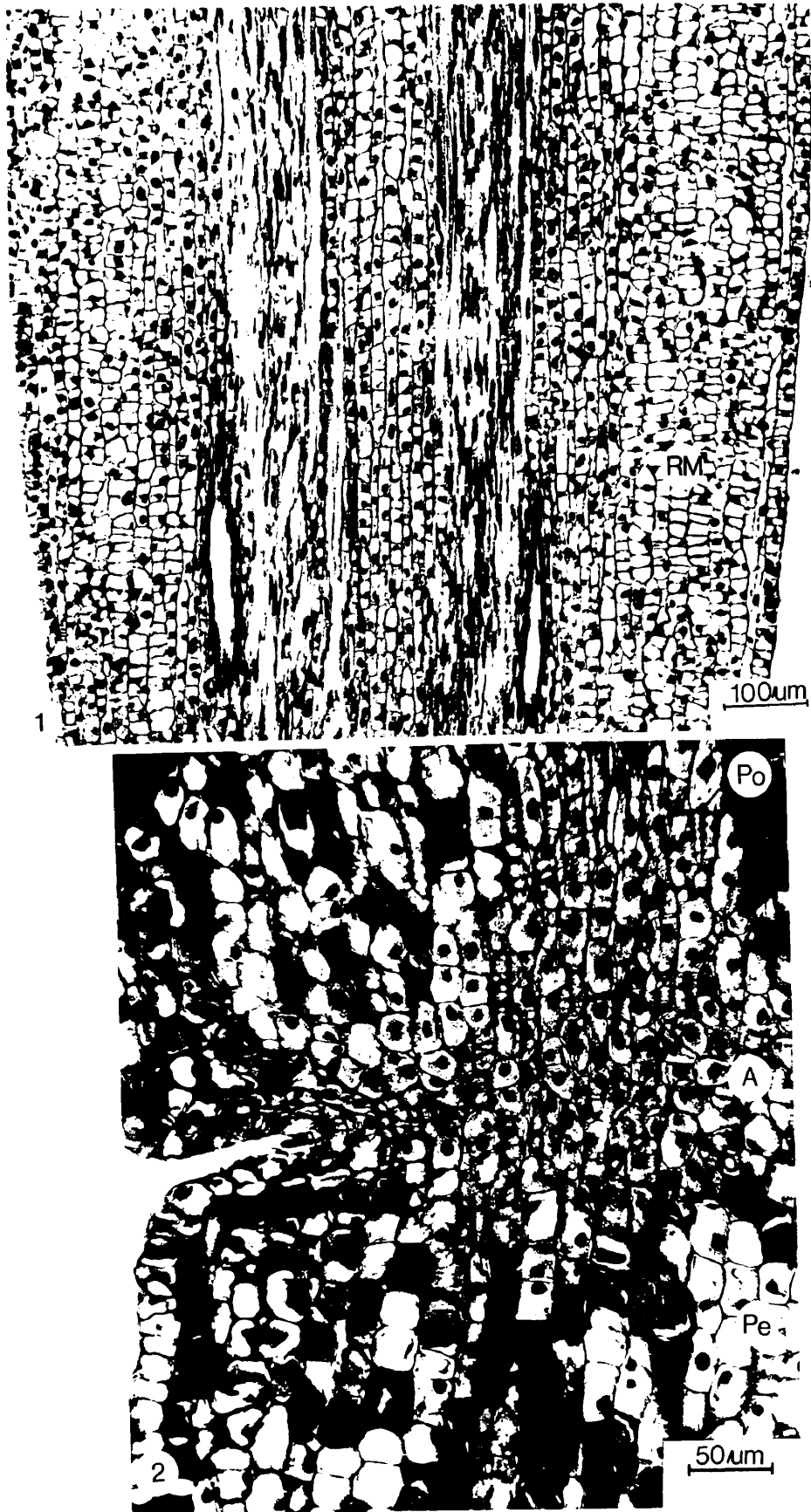
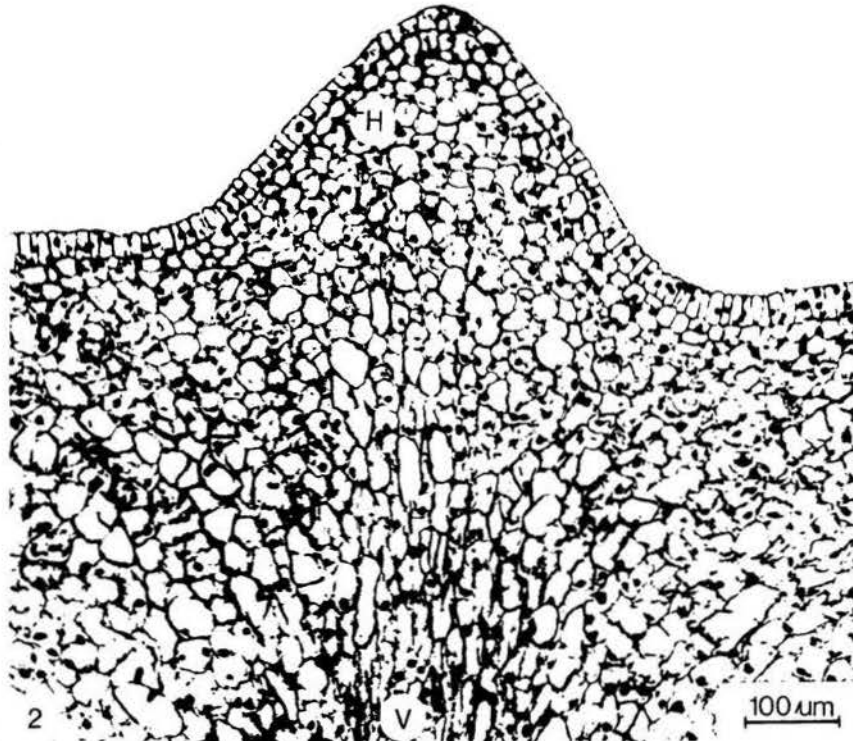
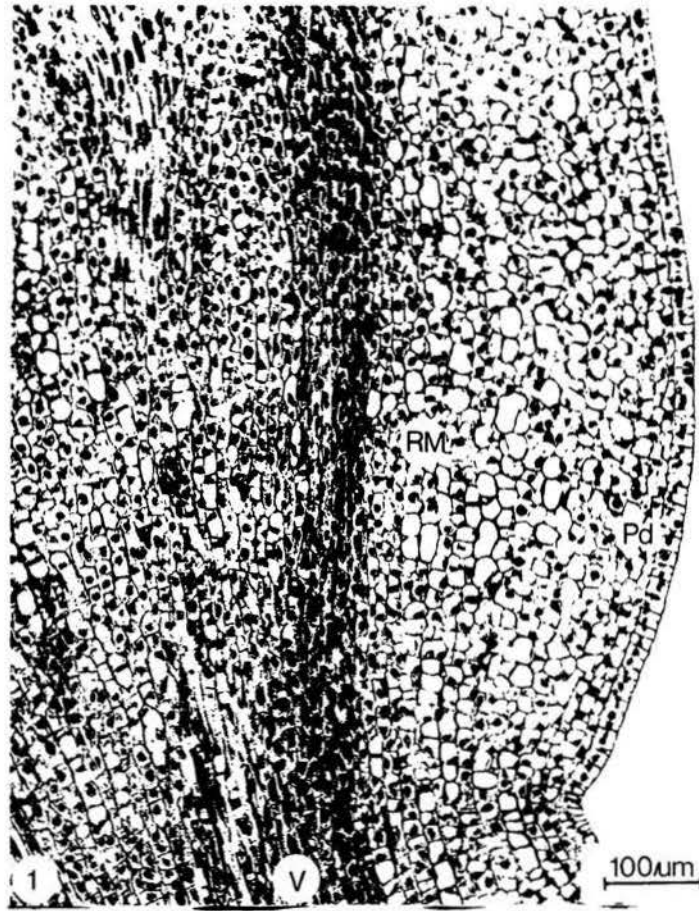


Fig.3.31

FIGUUR 3.31 Lyndiagramme van dorsiventrale mediane lengtesneë van vroulike strobili en fertiele organe van 1.-6. *P. latifolius*, 7.-9. *P. elongatus*, 10.-11. *P. henkelii*, 12.-15. *P. falcatus*. Stippellyn in 9 dui omvang van strobilus-groei-punt aan. In 2. verwys w,x,y,z onderskeidelik na fige 3.32.1, 3.33.1&2 en 3.34.3. Ap, apikulus; a, A(n+1); b, A(n+2); c, L₁; d, L₂; e, La; Es, epimatium (*sensu stricto*); Fo, fertiele orgaan; Fos, fertiele orgaan-steel; Fu, fertiele eenheid; Fus, fertiele eenheid-steel; g, vroulike gametofiet; I, integument; Mm, megaspoormoedersel; Pe, pedunkel; Po, podokarpium; Rc, harpuiskanaal; v, vaatweefsel



FIGUUR 3.32 Dorsiventrale, mediane lengtesnee van segmente van vroulike strobili van *P. latifolius* om
1. ribmeristeem (RM) in die pedunkel (w in fig. 3.31.2) en
2. afsnydingsweefsel (A) by die oorgang tussen pedunkel (Pe) en podokarpium (Po) aan te toon.



FIGUUR 3.33 Dorsiventrale, mediane lengtesneë van segmente van 'n vroulike strobilus van *P. latifolius*.
1. Gedeelte van die podokarpium (x in fig. 3.31.2) om ribmeristeem (RM) en periklinale seldings (Pd) in die sub-epidermale lae aan te toon.
2. Strobilus-groeipunt (y van fig. 3.31.2).

H, hipodermis; Pd, periklinale deling;
RM, ribmeristeem; V, vaatweefsel

lengtesneë van vroulike strobili in 'n stadium kort voor bestuiving plaasvind, geïllustreer.

Die pedunkel van die *Eupodocarpus*-spesies, asook die fertiele takkie van *P. falcatus* bestaan, afgesien van die vaatbondels wat dit deurkruis, feitlik deurgaans uit dunwandige byna reghoekige parenchiemselle met klein intersellulêre ruimtes en duidelike kerne (fig. 3.32.1, wat gedeelte w van fig. 3.31.2 verteenwoordig). Antiklinale seldelings vind plaas om aan rye parallel verlopende selle oorsprong te gee. Deur hierdie ribmeristeeem neem die pedunkel tot 'n groter mate in lengte as in breedte toe. Die pedunkel van *P. elongatus* en *P. latifolius* groei in die meeste strobili langer uit as dié van *P. henkelii*. Aan die distale punt van die pedunkel van *P. elongatus* en *P. latifolius* op die grens met die podokarpium kom dunwandige parenchimatiese afsnydingsweefsel voor (fig. 3.32.2). In die ryp 'sade' breek die pedunkel ook hier maklik van die podokarpium af, alhoewel die sade gewoonlik van die bome afval steeds met die pedunkel vasgeheg. By *P. henkelii* is die weefsel nie waargeneem nie en in die ryp 'saad' breek die kort pedunkel ook nie van die relatief klein podokarpium af nie.

Die podokarpium (fig. 3.33.1, gedeelte x van fig. 3.31.2) bestaan afgesien van die vaatweefsel uit dunwandige parenchiemselle wat effens groter is as dié van die pedunkel. Deur middel van antiklinale seldelings neem die podokarpium in lengte toe, en deur middel van periklinale delings in breedte, maar die selle lê nie deurgaans in parallele rye soos in die pedunkel nie.

Die groeipunt van die stobilus verloor reeds op hierdie vroeë stadium by die *Eupodocarpus*-spesies sy meristematische aktiwiteit. 'n Hipodermis differensieer waarin gaandeweg looistowwe neergelê word en alle tekens van meristematische sonasie verdwyn (fig. 3.33.2, gedeelte y van fig. 3.31.2).



FIGUUR 3.34 Dorsiventrale, mediane lengtesnee van die fertiele organe van 1. *P. elongatus*, 2. *P. henkeli*, 3. *P. latifolius* (z van fig. 3.31.2) en 4. *P. falcatus*.

Ap, apikulus; a, A(n+1); b, A(n+2); c, L₁; Es, epimatium (*sensu stricto*); lb, boonste integument-deel; lo, onderste integument-deel; N, nusellus; T, tapetumweefsel

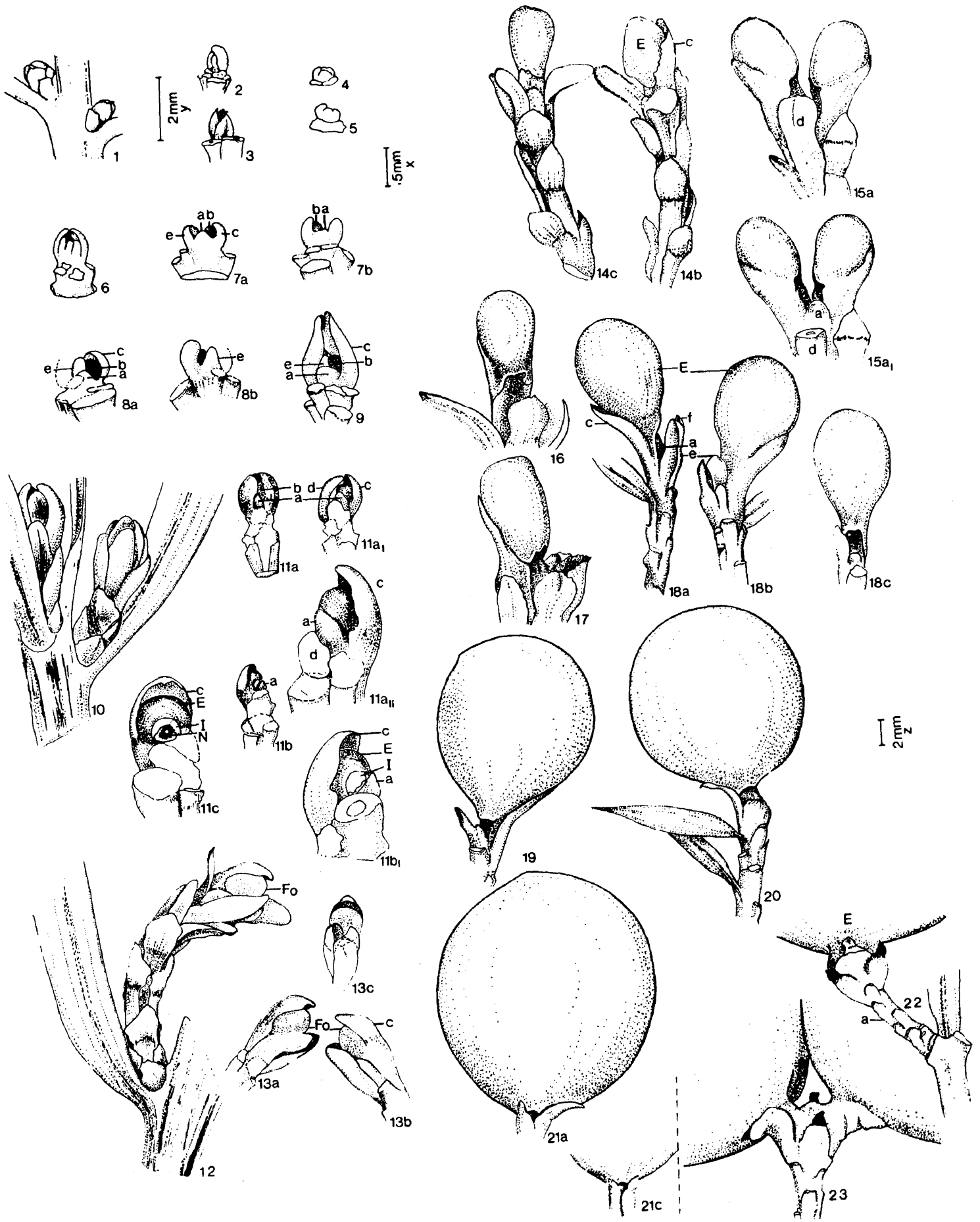
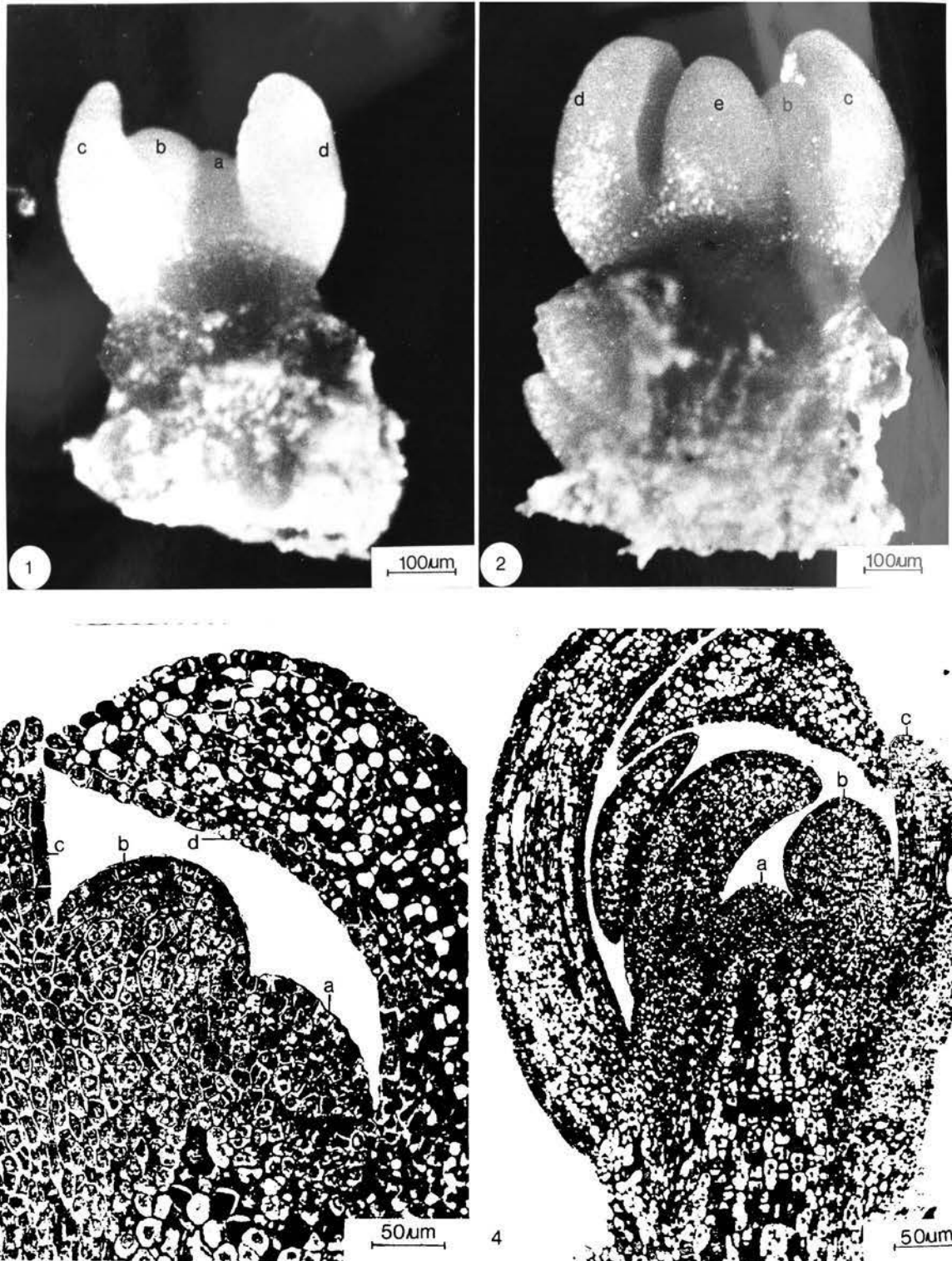


Fig. 3.20

FIGUUR 3.20 Fertiele sytakke, vegetatiewe sytak en vroulike strobili van *P. falcatus*

1. Fertiele sytak voor verlenging plaasvind.
 2. Soos 1 met katafille verwyder.
 3. Vegetatiewe sytak voor verlenging plaasvind, met katafille verwyder.
 - 4-9, 11, 13, 14-23. Opeenvolgende ontwikkelingsstadia van die vroulike strobilus. By elke tekeningnommer is
 - a anterior; b posterior en c ventrale aansig, 11a₁ & 11a₁₁ anterior aansig, met meer blare verwyder as in 11a; 11b₁ vergroting van 11b.
 10. Fertiele sytak na verlenging 'n aanvang geneem het. Fertiele organe soos in 11 uitgebeeld, is van so 'n sytak versamel.
 12. Fertiele sytak met fertiele orgaan wat in 13 uitgebeeld is.
 - a, A(n+1); b, A(n+2); c, L₁; d, L₂; e, L_a; f, L_b; E, epimatium; Fo, fertiele orgaan; I, integument; N, nusellus
- 4-9, 11a₁₁, 11b, 11c: skaal x; 1-3, 10-11a, 11a₁, 11b, 12-17: skaal y;
18-23: skaal z



FIGUUR 3.21 Die distale punt van fertiele sytakkies van *P. falcatus*
1-2. Uitwendige aansig.
3-4. Dorsiventrale lengtesneë.

a, A(n+1); b, fertiele orgaan-primordium; c, L₁;
d, L₂; e, L_a

gemiddeld 0,25 mm breed en 0,2 mm hoog. Aanvanklik is die koepel van $A(n+1)$ ongeveer so hoog as die primordia van L_1 , L_2 en/of L_a (fig. 3.20.4-5). Die blare groei egter uit en buig oor die apikale meristeem (fig. 3.20.6).

Die verskillende meristematie se sones in die reprodktiewe en vegetatiewe of generatiewe groeipunte stem basies met mekaar ooreen, behalwe dat die sentrale moedersel sone van die reprodktiewe groeipunt groter is as dié by die vegetatiewe groeipunt en dat apikale inisiaalselle nie by eersgenoemde onderskei kan word nie, soos ook die geval is by die *Eupodocarpus*-spesies (vergelyk fige 3.18.4 en 3.6.2, p.42).

Die fertiele orgaan-primordium ontstaan in die oksel van L_1 (fige 3.20.7; en 3.21) effens hoër op en is dus tot 'n groter mate met die fertiele skutblaar vergroei (fig. 3.21.3) as by die *Eupodocarpus*-spesies. Daar ontstaan gewoonlik minstens een blaar wat jonger is as L_1 , naamlik L_a (fige 3.20.8-13; 3.21.2). Die ontwikkelende fertiele orgaan-primordium druk in sommige gevalle die groeipunt van $A(n+1)$ na die kant (fig. 3.21.3). Meesal bly dit egter baie langer aktief as dié van die *Eupodocarpus*-spesies en is deurgaans koepelvormig (fig. 3.21.4). Dit is logies as in aanmerking geneem word dat die fertiele takkie 20 mm of selfs langer kan wees en dat groei in die reprodktiewe groeipunt $A(n+1)$ geleidelik oor 'n relatief lang periode plaasvind.

Die volgende is verskille tussen die strobili van die *Eupodocarpus*-soorte en die *Afrocarpus*-soort op hierdie stadium van ontwikkeling.



FIGUUR 3.22 Dorsiventralse langesnee van gedeeltes van vroulike strobili van *P. latifolius* met

1. een fertiele orgaan en
2. twee fertiele organe.

b, fertiele orgaan; c, L_1 ; f, dorsale area met gevakuoleerde selle; p, uniseriale protodermis; v, differensiërende vaatweefsel

EUPODOCARPUS

1. Generatiewe sytakke is gedurende die betrokke groei-periode gevorm waartydens die vroulike strobili ontstaan.
2. A(n+1) 0,3-0,5 mm lank voordat fertiele orgaan-primordium gevorm word.
3. 2 tot 3(4) blare per A(n+1).
4. Apikale meristeeem van A(n+1) verloor kort na die vorming van die fertiele eenheid sy identiteit.

AFROCARPUS

1. Generatiewe sytakke is gedurende 'n vorige groeiseisoen gevorm.
2. A(n+1) 1-1,5 mm lank voordat fertiele orgaan-primordium gevorm word.
3. 8 tot 25 blare per A(n+1).
4. Apikale meristeeem van A(n+1) behou aktiwiteit oor relatief lang periode.

3.4.3 DIE ONTWIKKELING VAN DIE FERTIELE ORGAAN

Die verloop van die ontwikkeling van die fertiele orgaan stem aanvanklik by al vier die ondersoekte soorte tot so 'n mate ooreen dat dit vir die vier soorte saam bespreek word.

Die fertiele orgaan-primordium bestaan aanvanklik uit 'n groep ongeveer eenvormige meristematische selle (fige 3.16.1 & 3, p.65; 3.21.3, p.73) met digte sitoplasma en groot kerne. 'n Uniseriale protodermis (fig. 3.22) is deurgaans onderskeibaar. Aan die dorsale kant (kyk fig. 3.2, p.13) van die primordium word die buitenste 8 tot 10 lae selle meer gevakuoleerd as dié aan die ventrale kant (fig. 3.22). Die sentrale deel van die primordium groei effens vinniger in die lengte as in die breedte. Vaatweefsel is reeds in die basis aan die dorsale kant gedifferensieer en loop op tot ongeveer helfte van die hoogte van die primordium. Selle aan die ventrale kant het digter sitoplasma en groter kerne



FIGUUR 3.23 Dorsiventrale mediane lengtesnee van 'n gedeelte van die fertiele orgaan van *P. henkelii* om die ontstaan van die epimatium (*sensu stricto*) (Es), integument en nusellus (N) aan te toon. Periklinale delings (Pd) word in die subdermale laag gevorm voor antiklinale delings (Ad) in die protodermis.

Ib, integument-deel bokant nusellus;
Io, integument-deel onderkant nusellus;
Mm, megaspoormoedersel

as dié aan die dorsale kant en meristematiese aktiwiteit neem dus minstens tydelik aan die dorsale kant af. Diferensiasie van vaatweefsel in die pedunkel en strobilusblare (fig. 3.14.4, p.61) en fertiele sytakkie (fig. 3.21.4) neem reeds 'n aanvang.

3.4.3.1 ONTSTAAN EN ONTWIKKELING VAN DIE INTEGUMENT EN EPIMATIUM (*SENSU STRICTO*)

Die eerste aanduiding van ontwikkeling is 'n uitstulping wat aan die bo-ventrale kant van die primordium ontstaan. Dit verteenwoordig die aanvang van groei van die epimatium (*sensu stricto*). Groei begin deur periklinale delings in die subdermale laag en antiklinale delings in die protodermis volg (fige 3.23; 3.24) om tred te hou met die ontwikkelende struktuur. Die epimatium (*sensu stricto*) is dus van subdermale oorsprong.

Die nusellus is herkenbaar as 'n koepelvormige struktuur aan die ventrale kant van die fertiele orgaan-primordium (fig. 3.23). Onmiddellik na die inisiasie van die epimatium (*sensu stricto*) begin groei in die integument. Die enkele integument verskyn by die *Eupodocarpus*-spesies in baie gevalle effens vroeër aan die bokant van die nusellus as aan die onderkant (fig. 3.23) òf dit kan aan beide kante gelyktydig ontstaan soos meesal by *P. falcatus* plaasvind (fig. 3.27.2, p.86). Die deel van die integument wat by inisiasie naaste aan die epimatium (*sensu stricto*) lê, of die deel aan die bokant van die nusellus, word die 'boonste' deel van die integument genoem en die deel naaste aan die fertiele orgaansteel of wat by inisiasie aan die onderkant van die nusellus lê word die 'onderste' deel van die integument genoem. Die tydverloop tussen inisiasie van die twee dele is baie kort en die integument vorm feitlik gelyktydig 'n sirkelvormige rif rondom die nusellus. Dit is in teenstelling met die integument van *Torreya* wat in volwassenheid 'agter' die nusellus hoog uitgegroeï is en 'voor' nie hoër as die

nusellus-kap strek nie (Kemp, 1959).

Die eerste aanduiding van die ontstaan van die integument is periklinale delings in die subdermale laag (fig. 3.23). Die integument is dus van subdermale oorsprong. Soms is diagonale seldelings of vergroting en effense uitstulping van een of twee protodermiselle waargeneem. Dit kon daartoe aanleiding gee dat gemeen word dat die integument van dermale oorsprong is. (Vergelyk byvoorbeeld die ontstaan van die binneste integument van *Lilium* en *Lactoris*, Bouman, 1974, fige 22 en 28,2). Antiklinale delings in die subdermale lae gaan egter altyd vergroting van protodermiselle vooraf en die tipiese tweelagige 'sig-sag' seldelingspatroon wat by 'n integument van dermale oorsprong vorm, is nie waargeneem nie.

Uit die wyse waarop dit gevorm word kan afgelei word dat die integument van die Gymnospermae (of in elk geval dié van *Podocarpus*) moontlik homolog is aan die buitenste integument van die Angiospermae. Dit stryk met die gevolgtrekking waartoe Meeuse & Bouman (1974) gekom het.

Die binneste integument (II) van die Angiospermae is deurgaans van dermale oorsprong terwyl die buitenste integument (OI) dikwels subdermaal ontstaan soos byvoorbeeld by die Polycarpicae (*Magnolia*, de Boer & Bouman, 1972; Bouman, 1974). Die OI kan egter ook van dermale oorsprong wees, soos byvoorbeeld by *Lactoris* (Bouman, 1971a) en *Beta* (Esau, 1977).

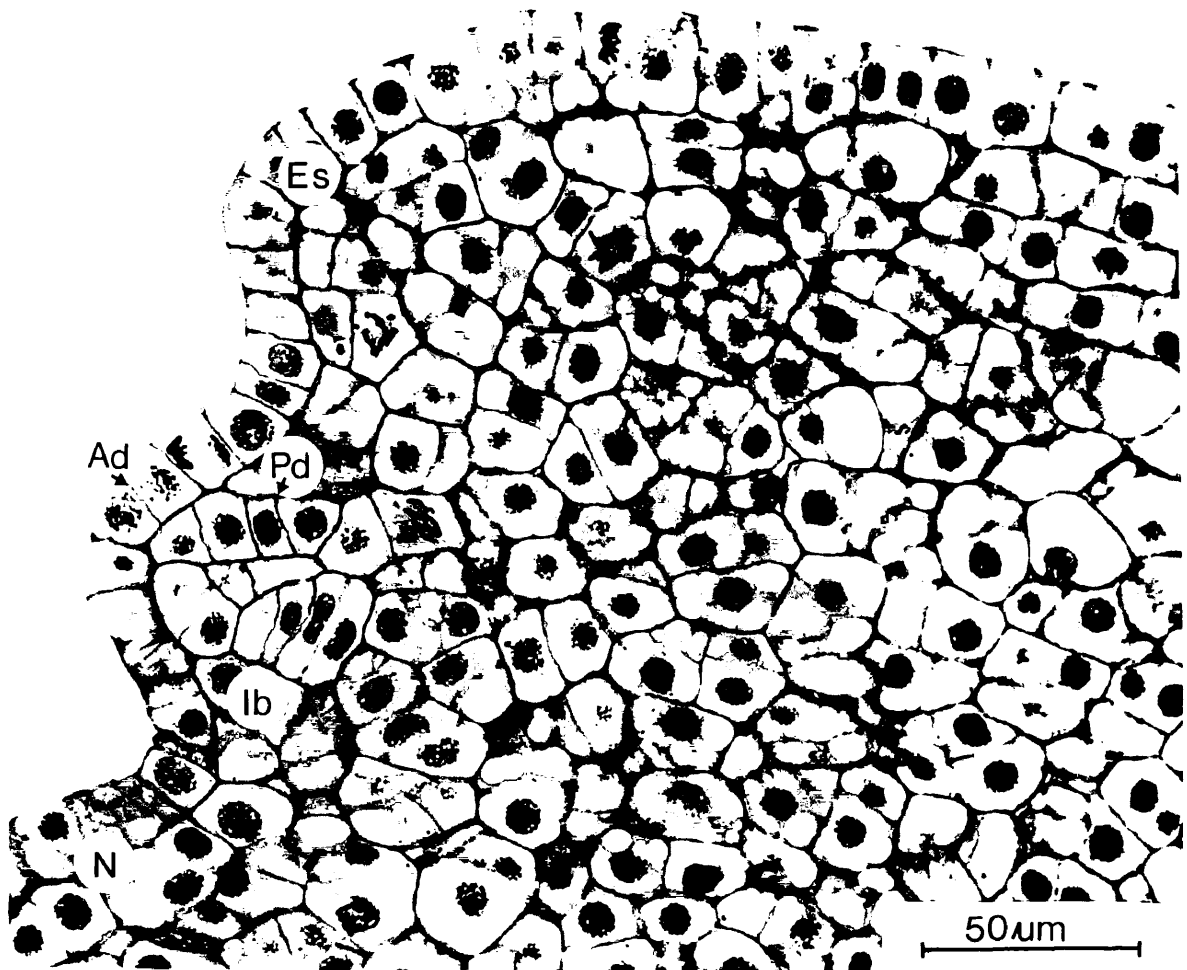
Meeuse en Bouman het belangrike navorsing in verband met die Angiospermae-blom gedoen, veral met betrekking tot die saadknop en integumente (Bor & Bouman, 1974; Bouman, 1971a en b; Bouman, 1975; de Boer & Bouman, 1972 en 1974; Meeuse & Bouman, 1974 en Meeuse, 1963, 1966 en 1974). Hulle kom tot die gevolgtrekking dat van die twee integumente die OI die oorspronklike een is en homolog is aan die enigste

integument van die Gymnospermae (Meeuse & Bouman, 1974). Hulle grond hul gevolgtrekking hoofsaaklik op paleobotaniese gegewens. Hulle argumenteer ook dat die OI gewoonlik beter ontwikkel is as die II by die Angiospermae, aangesien laasgenoemde gewoonlik platgedruk en papieragtig dun is, terwyl eersgenoemde dikwels in 'n sarko- en sklerotesta onderskei word wat 'n ontwikkeling en aanpassing van die funksie van die testa by 'n zoöchore sisteem van saadverspreiding verteenwoordig.

By *Podocarpus* sou hierdie argument ook minstens vir *P. falcatus* standhou. Die vlesige, sappige gedeelte van die volwasse "saad" word gevorm deur die epimatium (*sensu lato*) en die sarkotesta. Die harde, steenagtige deel van die saad is die sklerotesta (kyk p.119).

Verdere argumente ten gunste van die homologie van die OI met die enigste integument van die Gymnospermae is die volgende:-

1. Die OI van die Angiospermae is dikwels gelob soos by die saadknop van die Pteridospermae. Die integument van *Podocarpus* is ook apikaal gelob (fig. 3.8.17, p.49).
2. Die OI van die Angiospermae is gewoonlik van vaatweefsel voorsien, terwyl die II in 'n bi-tegmiese saadknop byna nooit so voorsien is nie. Die enkele integument van die meer primitiewe Coniferales is ook van vaatweefsel voorsien. By die Suid-Afrikaanse *Podocarpus*-soorte is die integument van saadknoppe van *P. falcatus*, wat ook die primitiefste van die vier soorte blyk te wees, sterk gevaskulariseerd. Pro-kambiumagtige parenchiemweefsel wat moontlik transfusieweefsel verteenwoordig dring die integument van die *Eupodocarpus*-soorte binne (kyk ook bladsy 159), asook gedifferensieerde vaatweefsel, alhoewel slegs in die chalasale area.



FIGUUR 3.24 Dorsiventrale, mediane lengtesnee van 'n gedeelte van die fertiele orgaan van *P. henkei* om die groei van die integument aan die bokant (Ib) van die nusellus (N) aan te toon.

Ad, antiklinale deeling; Es, epimatium (*sensu stricto*); Pd, periklinale deling

Sover vasgestel kon word, word in die literatuur geen definitiewe inligting verskaf oor die ontstaan van integumente by ander Coniferales nie. Uit tekeninge van ontwikkelende saadknoppe van *Torreya* (Kemp, 1959) lyk dit asof die integument op 'n soortgelyke wyse as dié van *Podocarpus* ontstaan. Uit tekeninge van Singh (1961b) word afgelei dat die integument van *Cephalotaxus* ook multiseriaal is soos dié van *Podocarpus*, maar die mikropilêre punt van die integument in een van sy tekeninge lyk asof dit biseriaal is en moontlik van dermale oorsprong kan wees, maar dit is onseker. Die punt van die integument van ouer saadknoppe van *Podocarpus* is ook epidermaal van oorsprong.

Aanvanklik neem gewoonlik drie selle aan die vorming van die integument deel, maar as gevolg van interkalêre groei neem meer selle gaandeweg daaraan deel (fige 3.24; 3.25.1; 3.26) totdat die integument van 'n saadknop soos dié uitgebeeld in fig. 3.25.2 van 5 tot 10 sellae breed is. Die mikropilum is dan nog wyd oop.

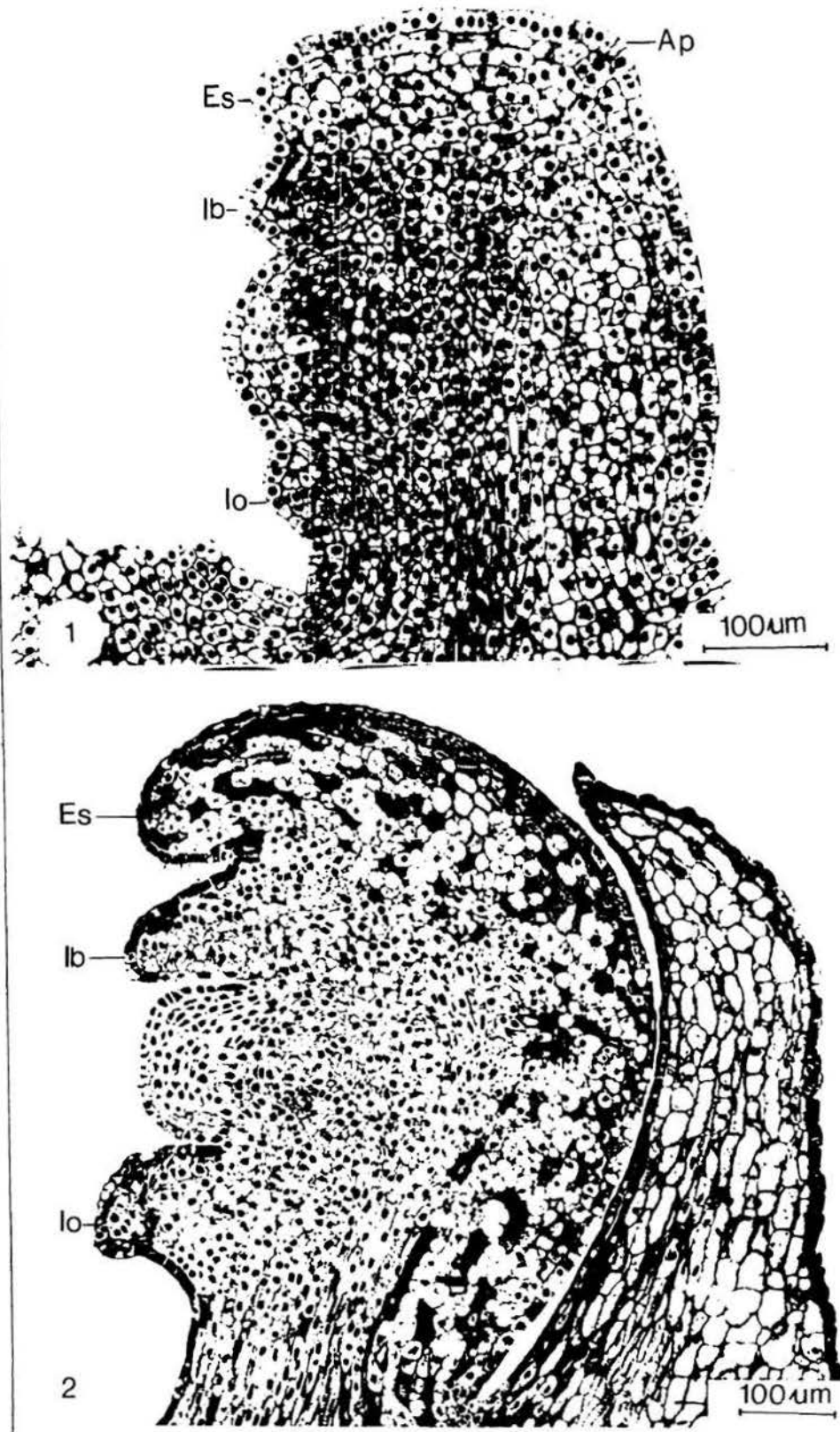
Op hierdie stadium groei die epimatium (*sensu stricto*) van die *Eupodocarpus*-spesies (fig. 3.25) effens stadiger, en dié van *P. falcatus* (fig. 3.27.2) effens vinniger as die boonste deel van die integument.

Die epimatium (*sensu stricto*) groei, soos die integument, hoofsaaklik deur middel van 'n basiese interkalêre meristeem sodat rye parallelverlopende selle gevorm word (fig. 3.25.2).

3.4.3.2 ONTSTAAN EN ONTWIKKELING VAN DIE NUSELLUS

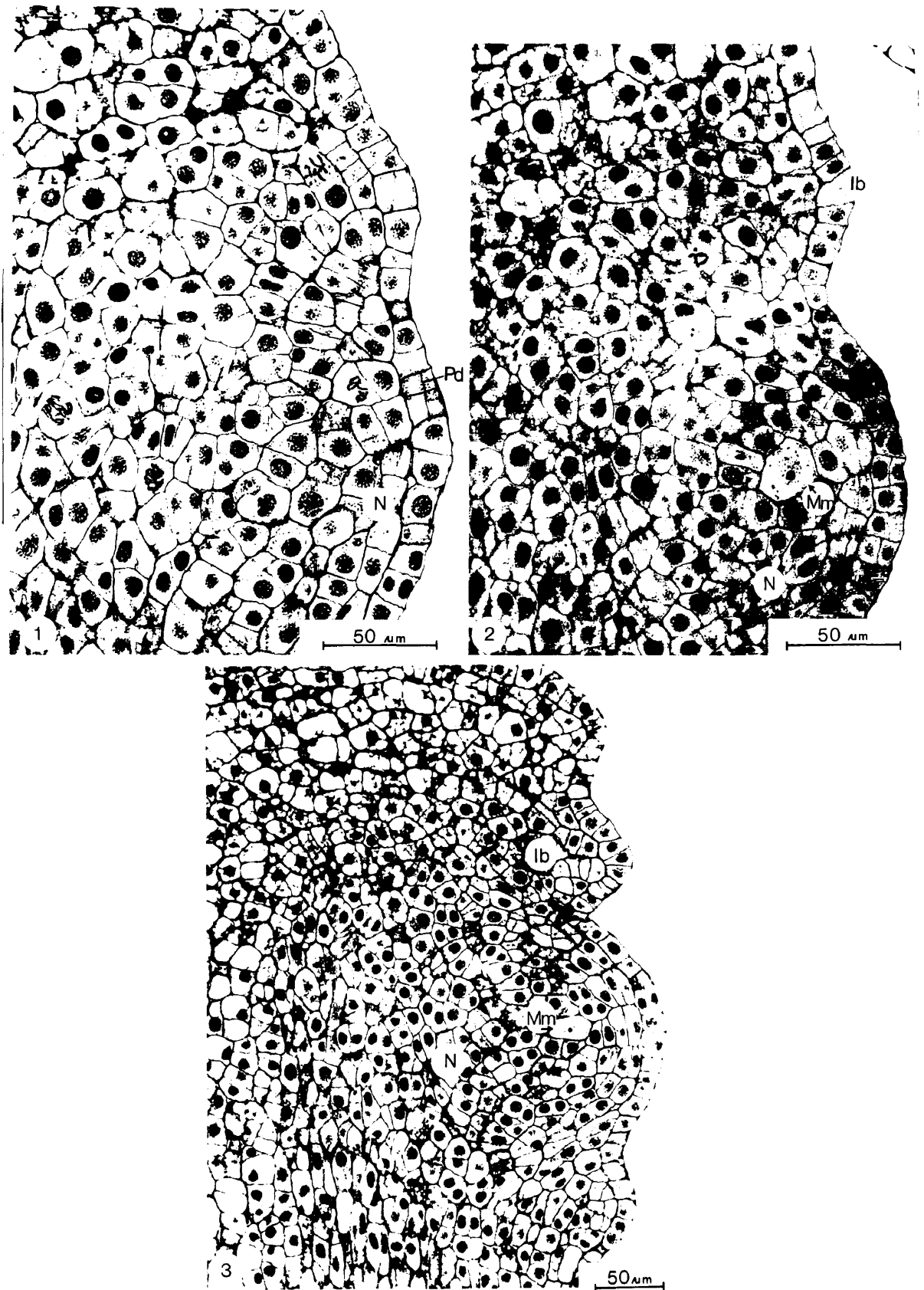
Die nusellus is die eerste keer herkenbaar as 'n koepelvormige struktuur aan die ventrale kant van die fertiele orgaan-primordium (fig. 3.23, p.77) na inisiasie van die epimatium (*sensu stricto*) en integument.

Groei vind uit die staanspoor as gevolg van periklinale delings in die protodermis en die subdermale lae plaas



FIGUUR 3.25 Dorsiventrale mediane lengtesnee van fertiele organe van *P. henkelii* om groei van die integument aan te toon.

Ap, apikulus; Es, epimatium (*sensu stricto*);
Ib, integument-deel bokant nusellus; Io, integument-deel
onderkant nusellus



FIGUUR 3.26 Dorsiventrale mediane lengtesneë van gedeeltes van saadknoppe van *P. henkelii* om die groei van die nusellus (N) aan te toon.

Ib, boonste integument-deel; Mm, megaspoormoedersel;
Pd, periklinale deling

(fig. 3.26.1-3). Die distale punt van die nuselluskap ontwikkel op hierdie wyse uit die protodermis.

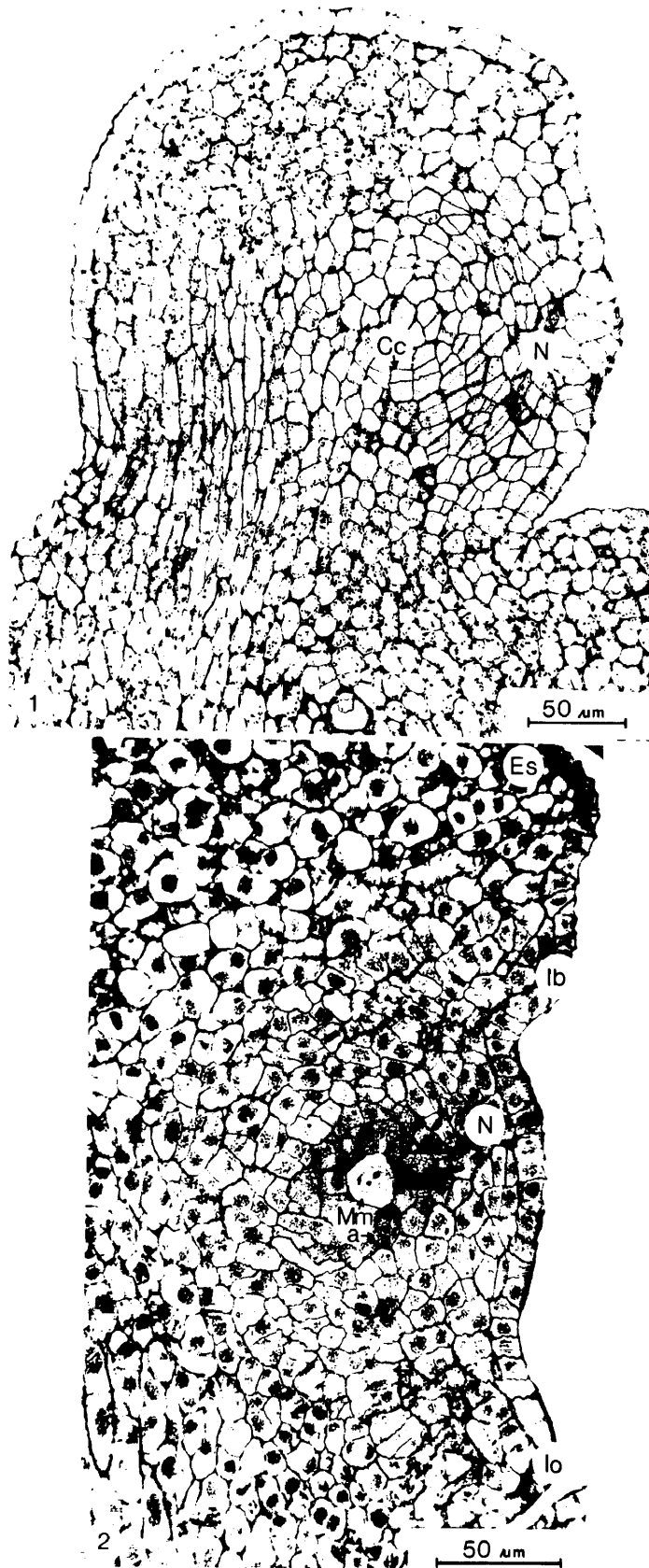
Seldelings vorm in 'n ring soos om die omtrek van 'n bal (fig. 3.27.1, p.86). Die rye kambiumagtige selle aan die basis (fig. 3.26.2-3) en kante (fig. 3.27.1) van die nusellus herinner aan die kambiumagtige oorgangsones wat aangetref word in die vegetatiewe stingelgroei-punt van *Pinus strobus* (Esau, 1977) en *Ephedra altissima* (Foster & Gifford, 1974).

By die nusellus van *Podocarpus* loop die rye kambiumagtige selle feitlik in 'n kring aanmekaar (fig. 3.26.2) en dit is klaarblyklik dat hier 'n struktuur, naamlik 'n megasporangium (kyk ook Meeuse, 1974), besig is om te ontwikkel, wat tesame met die integument op die dorsale deel van A(n+2) gedra word.

3.4.3.3 ONTSTAAN VAN DIE MEGASPOORMOEDERSEL

By die *Eupodocarpus*-spesies is die megaspoormoedersel (Mm) (of ginospoormoedersel van Doyle, 1953) op die vroegste herkenbaar as 'n derivaat van die sub-hipodermale laag van die nusellus (fige 3.26.2; 3.28). Die selle direk rondom die Mm verskil nie opmerklik van die ander nusellusselle nie. 'n Enkele nusellussel tree dus as argesporiumsel op.

Periklinale delings vind in die nusellus-protodermis asook in die subdermale lae plaas voordat die Mm differensieer (fig. 3.26.1) sodat wanneer dit onderskeibaar word, dit reeds vyf sellae diep in die nusellus lê (fige 3.26.2; 3.28, p.87).



FIGUUR 3.27 Gedeeltes van fertiele organe van *P. falcatus*.

1. Dorsiventrale, tangensiale lengtesnee

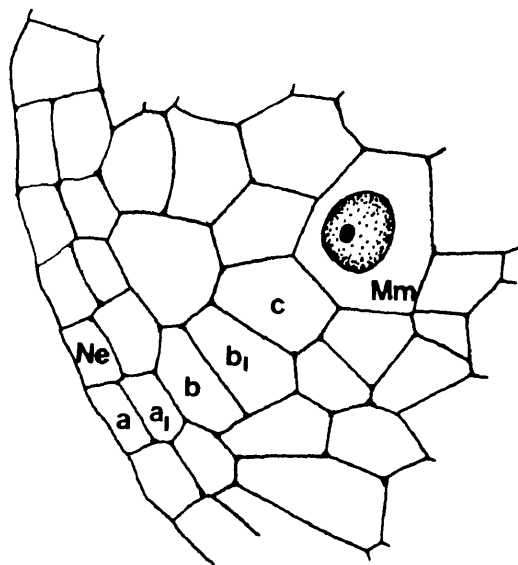
2. Dorsiventrale, mediane lengtesnee

a, argesporiumweefsel; Cc, kambiumagtige weefsel;

Es, epimatium (*sensu stricto*); Ib, boonste integument-

deel; Io, onderste integument-deel; Mm, megaspor-

moedersel; © University of Pretoria



FIGUUR 3.28 'n Mediane lengtesnee van 'n nusellussegment van *P. henkei* om die ontstaan van die megasporemoedersel (Mm) aan te toon.
a & a₁, nusellus-protodermis en derivaat;
b & b₁, hipodermis en derivaat;
c & Mm, sub-hipodermis en derivaat;
Ne, nusellus-protodermis

Die Mm differensieer sonder dat 'n pariëtale sel, wat ooreenstem met dié wat soms by die Angiospermae ontstaan (Davis, 1966; Steyn, 1973) gevorm word.

By *P. falcatus* vergroot 'n groep van 10 tot 12 selle, wat ongeveer vyf sellae diep in die nusellus lê, effens. Dit is die argesporiumweefsel waarvan die selle van die ander nusellusselle onderskei word aan hulle digter sitoplasma (fig. 3.27.2). Die voorkoms van die argesporiumweefsel stem ooreen met dié van *Podocarpus andinus* (Looby & Doyle, 1944a), *P. gracilior* (Konar & Oberoi, 1969a), *Dacrydium bidwillii* (Quinn, 1966) en *Juniperus* (Brunkerer, 1973), alhoewel dit by al die laasgenoemde soorte in 'n veel later stadium van ontwikkeling beskryf is as dié wat gedurende hierdie studie gevind is.

Een van die selle ongeveer in die middel van die groep vergroot sonder seldeling, ontwikkel 'n groot kern met twee duidelike nukleoli (fig. 3.27.2) en is die Mm. Die ander selle van die argesporium ondergaan seldelings wat waarskynlik mitoties is, sodat rye van 2 tot 4 selle rondom die Mm gevorm word.

Omdat daar nóg by die *Eupodocarpus*-soorte nóg by *P. falcatus* 'n ware pariëtale sel gevorm word sou die nusellus volgens die definisie van Davis (1966), as tenuinusellaat beskryf kon word, maar aangesien 'n relatief breë nuselluskap ontwikkel, kan dit volgens die definisie van Esau (1977), as krassinusellaat beskryf word. By *Podocarpus* is die breë nusellus egter nie van 'n pariëtale sel afkomstig nie, maar van periklinale delings van die nusellus-protodermis en subdermale lae. Boyle & Doyle (1953) sê: "One cell differentiates from its fellows as the single gynospore mother cell which becomes more deeply buried by the continued periclinal divisions of the outer layer and *probably also of cells cut off from it.*" Sou dit so wees kon die nusellus krassinusellaat wees, maar daar is geen werklike

bewyse daarvoor nie. Die nusellus van *Podocarpus* is dus pseudokrassinusellaat, 'n term wat deur Schnarf (1929) en weer deur Davis (1966) gebruik word. Daar moet egter in gedagte gehou word dat by die Angiospermae die afwesigheid van 'n pariëtale sel vir die klassifikasie van die nusellus belangriker is as die aanwesigheid van 'n meerlagige nuselluskap. Of so 'n klassifikasie vir die Gymnospermae, of in elk geval vir die Coniferales, van belang is, is 'n ope vraag.

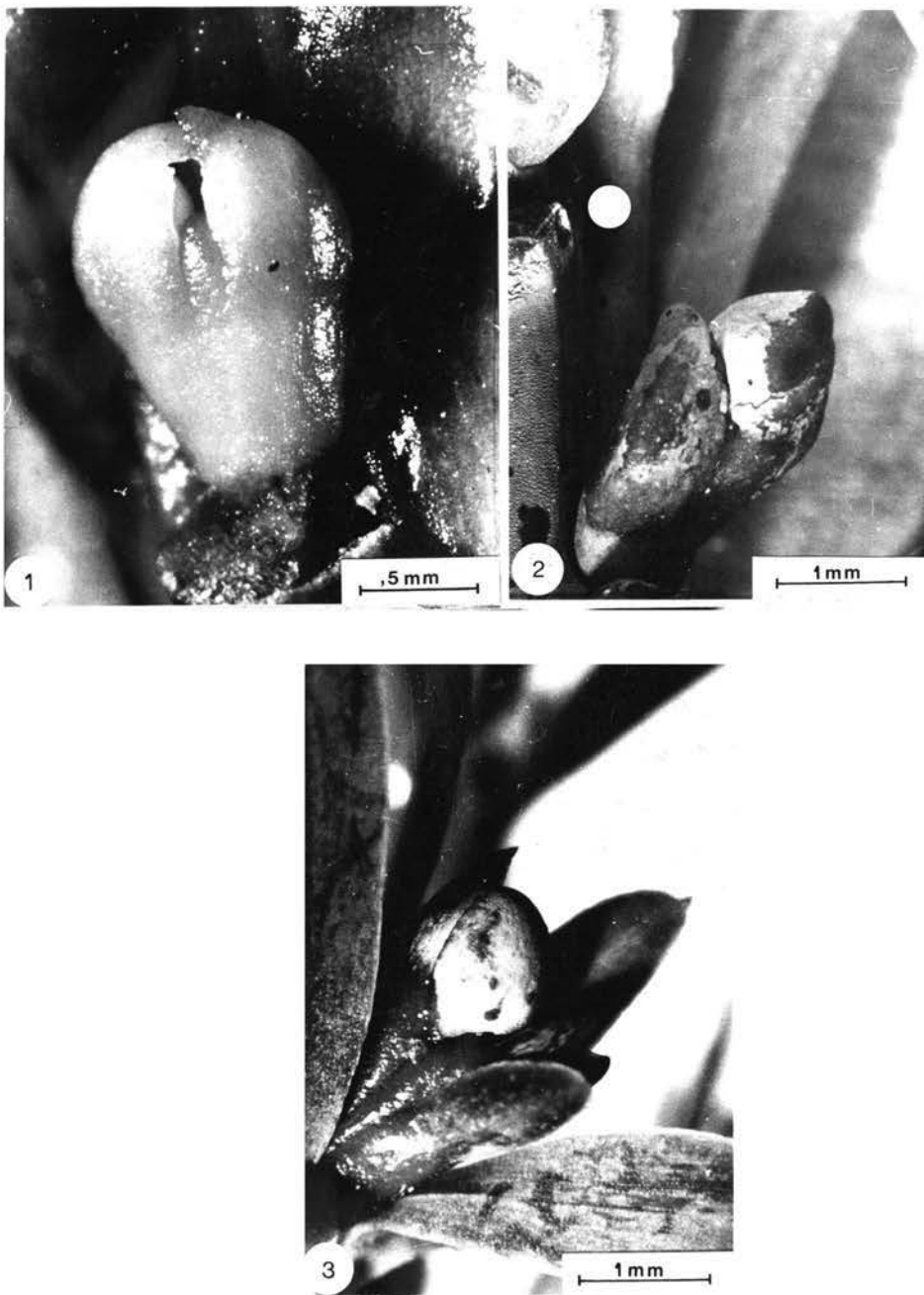
So ver vasgestel kon word, differensieer die Mm by feitlik alle Coniferales direk uit 'n nusellus. By *Cephalotaxus drupacea* (Singh, 1961b) word blykbaar een ry hipodermale argesporiumselle gevorm wat elk oorsprong gee aan 'n Mm en pariëtale sel, maar die foto's wat gepubliseer is oortuig 'n mens nie. Favre-Duchartre (1957) meen ook dat die Mm by hierdie soort direk uit die nusellus differensieer.

Wat die posisie betref waar die Mm differensieer, is daar in die literatuur vir Coniferales min spesifieke inligting. Dit word gewoonlik slegs as "deepseated" beskryf, byvoorbeeld deur Maheshwari en Singh (1967) vir die Pinaceae, Cupressaceae en Podocarpaceae, en ook deur Boyle & Doyle (1953), Lawson (1923), Looby & Doyle (1942) en Quinn (1964 en 1965), terwyl byvoorbeeld Elliott (1950 en 1951) en Coertze, Schweickerdt & Van der Schijff (1971) nie die posisie meld nie. By sommige plante differensieer meer as een Mm soos by *Juniperus* (Brunkener, 1973), *Sequoia* (Looby & Doyle, 1942) en *Callitris* (Baird, 1953). Ook by *P. henkelii* is twee megaspoormoederselle gevind wat direk langsmekaar differensieer, maar dit is 'n uitsondering.

3.4.4 VERDERE ONTWIKKELING VAN DIE VROULIKE STROBILUS

3.4.4.1 ORGANOGRAFIE - VOOR BESTUIWING

Ongeveer drie weke na die strobilus-primordia van die

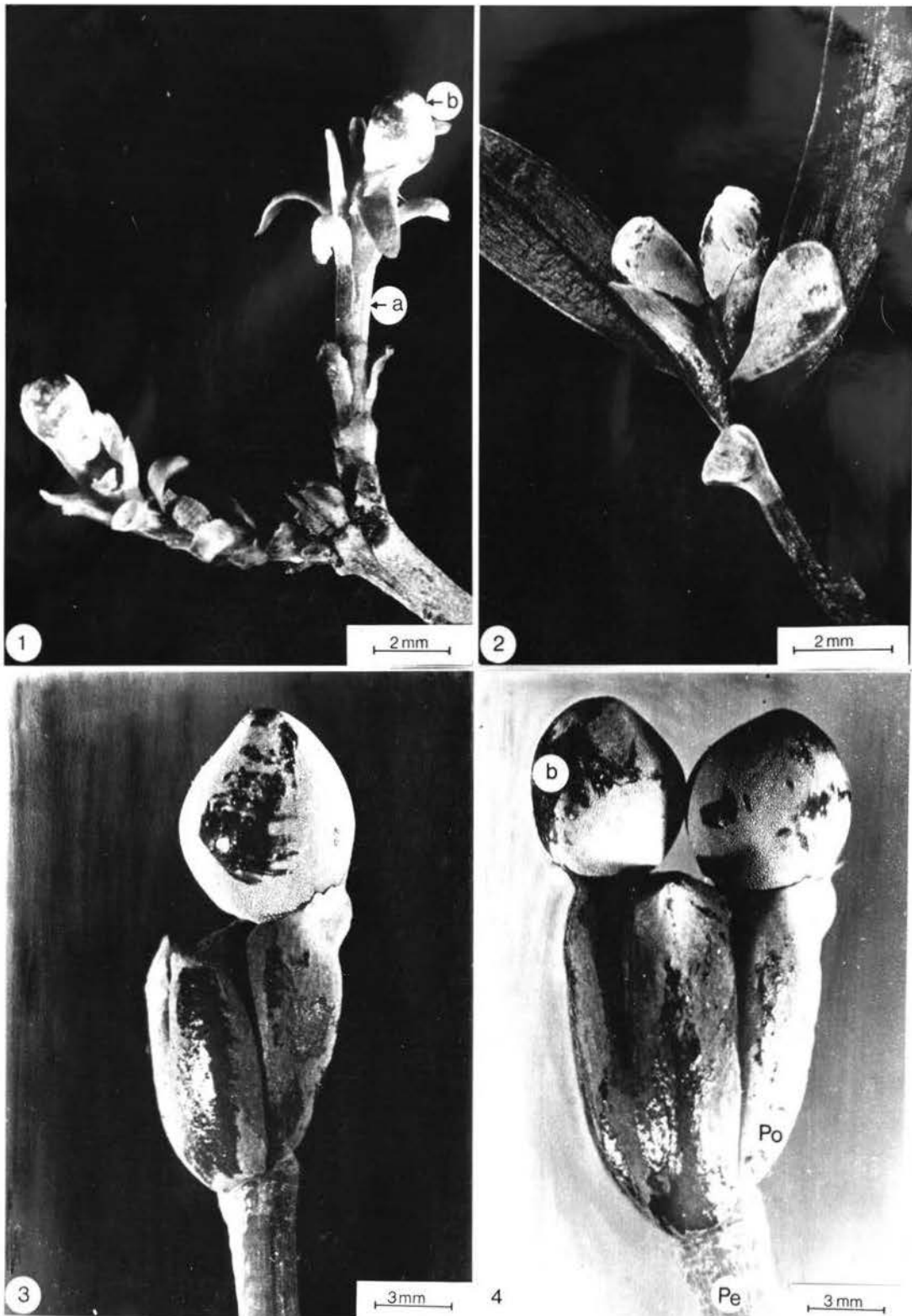


FIGUUR 3.29 Uitwendige aansig van vroulike strobili van
1-2. *P. henkelii*, en
3. *P. falcatus*.

Eupodocarpus-spesies die eerste keer waargeneem is, begin die buitenste katafille en oudste vegetatiewe blare van die generatiewe stingelgroeiopvou (fig. 3.4.2, p.37) sodat die ontwikkelende strobili van buite sigbaar word.

Ten tye van die aanvang van ontwikkeling in die fertiele orgaan by *P. henkelii* en *P. latifolius* is L_1 en L_2 dig teenmekaar toegevou (fige 3.8.13-14 & 16, p.50; 3.9.12; 3.14; 3.29.1). L_a is deurgaans aan die posterior kant van die strobilus geleë en is binne die eerste twee blare toegevou. Dit neem selde 'n tipiese blaarvorm aan en mag, soos ook in sommige gevalle L_3 , soos 'n regop kegel daar uitsien sonder 'n tipiese lamina (fig. 3.9.13a₁ & 13d, p.51). Dit is dan ook in sommige gevalle moeilik om uitwendig tussen L_a of L_3 en die groeipunt van die strobilus te onderskei. Die lamina van L_1 en L_2 wat relatief korter en breër is as dié van die vegetatiewe blare en meer soos katafille daar uitsien, vou geleidelik oop sodat die ontwikkelende fertiele eenheid van buite sigbaar word (fige 3.8.18-19; 3.29.1-2). By *P. elongatus* (fig. 3.7.12-14) vou L_1 en L_2 nie so dig oormekaar nie sodat die ontwikkelende fertiele orgaan vroeër in die strobilus-ontwikkeling van buite sigbaar is. Die fertiele takkie van *P. falcatus* groei geleidelik uit (fig. 3.20.10, p.71), sodat dit ongeveer 3 mm lank is net voor bestuiwing plaasvind. Die groeipunt van $A(n+1)$ het gewoonlik 'n hoë koepel sodat dit soms byna so hoog is as die fertiele orgaan (fig. 3.20.11a₁₁).

Die integument het verskyn as 'n vliesagtige, silindervormige, gelobde struktuur rondom die nusellus. Die epimatium (*sensu lato*) bedek die saadknop aan die dorsale kant en groei steeds aan die vertrale kant as 'n kappie wat onder oop is en oop bly. Die fertiele orgaan groei geleidelik om, om 'n posisie in te neem waar die mikropilum na onder wys (fige 3.7.16 & 19; 3.8.20; 3.9.14; 3.20.13).



FIGUUR 3.30 Uitwendige aansig van die vroulike strobili van
1-2. *P. falcatus*, en 3-4. *P. latifolius* tydens bestuiwing.
1 & 3. een fertiele orgaan; 2 & 4. twee fertiele organe.

a, $A(n+1)$; b, fertiele orgaan; Pe, pedunkel;
Po, podokarpium

Voor bestuiwing plaasvind is die saadknop dus feitlik ana-troop alhoewel die draaiing nie voltooi is nie. Die mikro-pilum is wyd oop, verlenging het in die fertiele takkie (fige 3.20.12; 3.30.1), en in die pedunkel plaasgevind en verbreding van die blaarbasisse dui die begin van die podokarpium aan (fige 3.7.15; 3.8.19; 3.9.13).

3.4.4.2 ORGANOGRAFIE - TYDENS BESTUIWING

Tydens bestuiwing (fige 3.7.19-21; 3.8.19-20; 3.9.14-17; 3.20.14-17; 3.30), het die fertiele orgaan tot so 'n mate in grootte toegeneem dat dit nie meer deur omringende skutblare bedek is nie. Die fertiele orgaan van *P. elongatus* en *P. latifolius* is ongeveer 4 mm hoog, dié van *P. henkelii* ongeveer 5 mm en dié van *P. falcatus* ongeveer 3 mm. Die podokarpium is duidelik van die pedunkel te onderskei. By *P. falcatus* is vergroeiing van die fertiele orgaan met L_1 groter as by die *Eupodocarpus*-spesies en verbreding het in hierdie deel sowel as in die apikale deel van $A(n+1)$ ingetree. Die blare op die fertiele takkie vou oop (fig. 3.30.1-2).

By die meeste strobili wys die abaksiale kante van die distale twee of drie blare (L_a en L_b) na die ventrale kant van die fertiele orgaan (fige 3.20.13 & 18; 3.29.3). Die blare van ongeveer die middel tot die distale punt van sekere van die fertiele takkies stem uitwendig en inwendig morfologies met vegetatiewe blare ooreen (fig. 3.30.2) of al die blare mag kort lamina's hê en soos skutblare daar uit-sien.

3.4.4.3 ANATOMIE - VOOR BESTUIWING

Na inisiasie van die verskillende strukture van die fertiele orgaan, neem die hele stobilus toe in grootte, meesal as gevolg van laterale meristeme wat op verskillende posisies gelokaliseer is. In fige 3.31.2, 9 & 12, word mediane

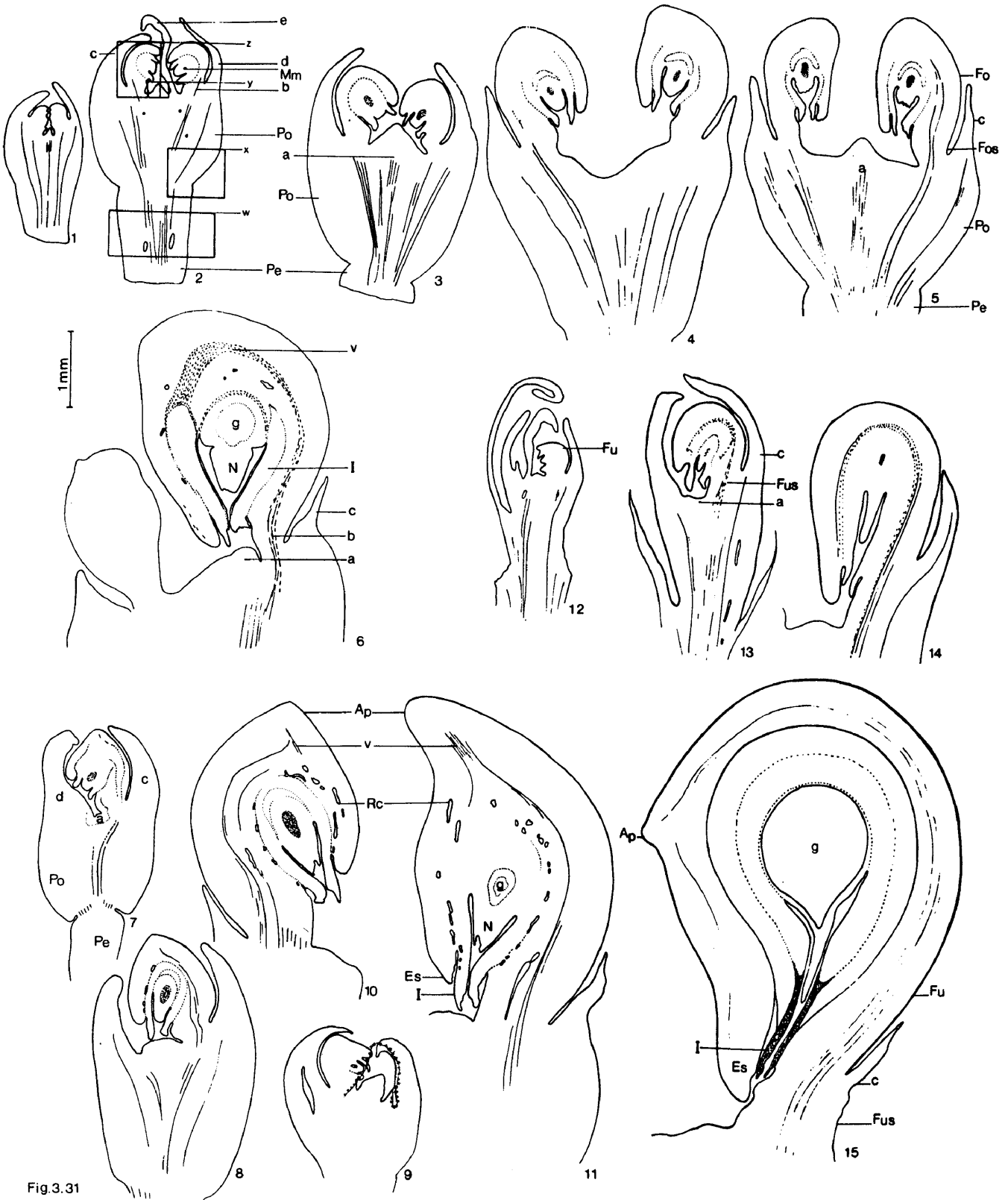
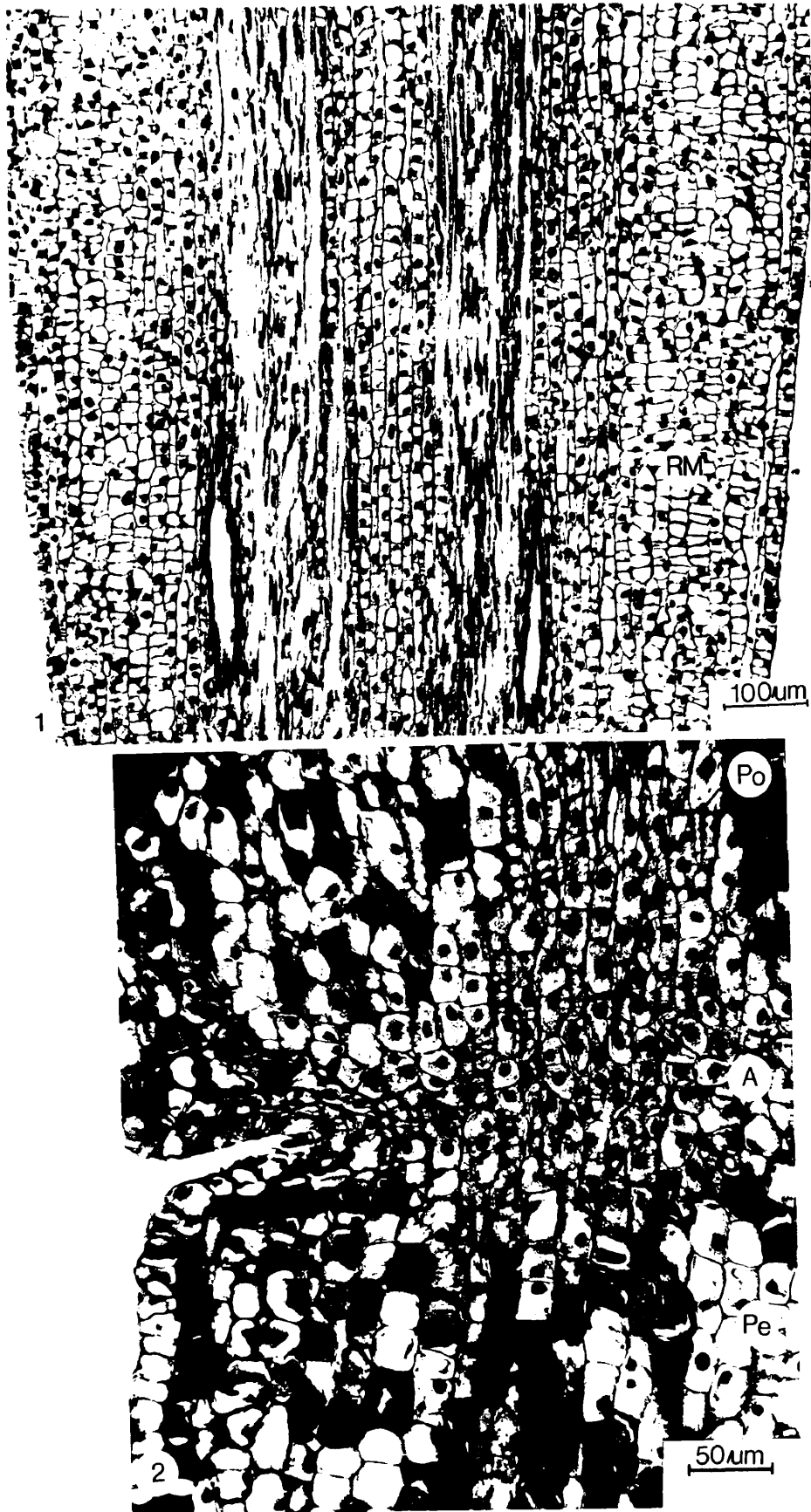
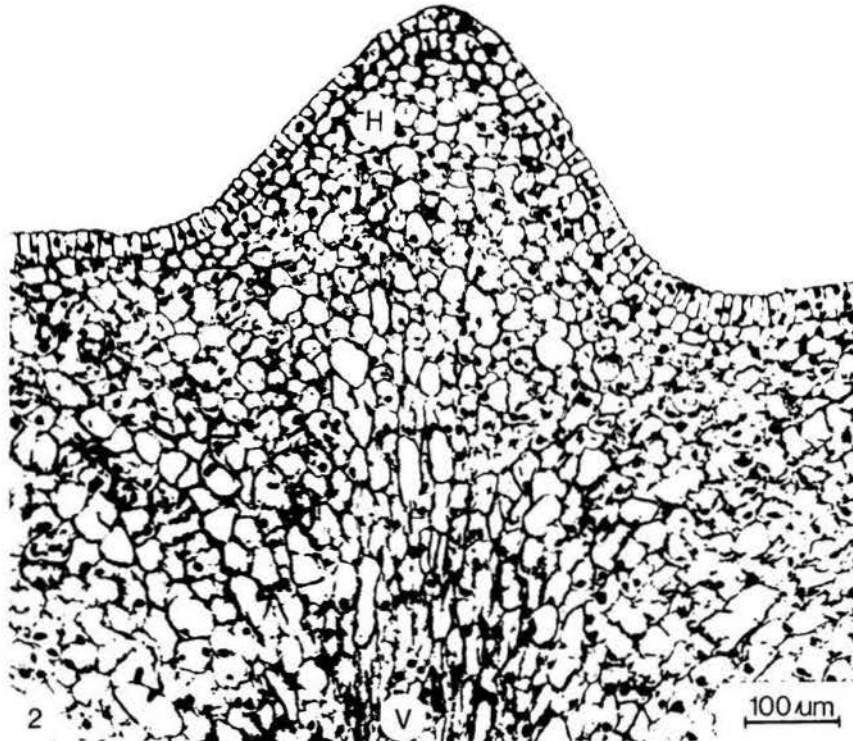
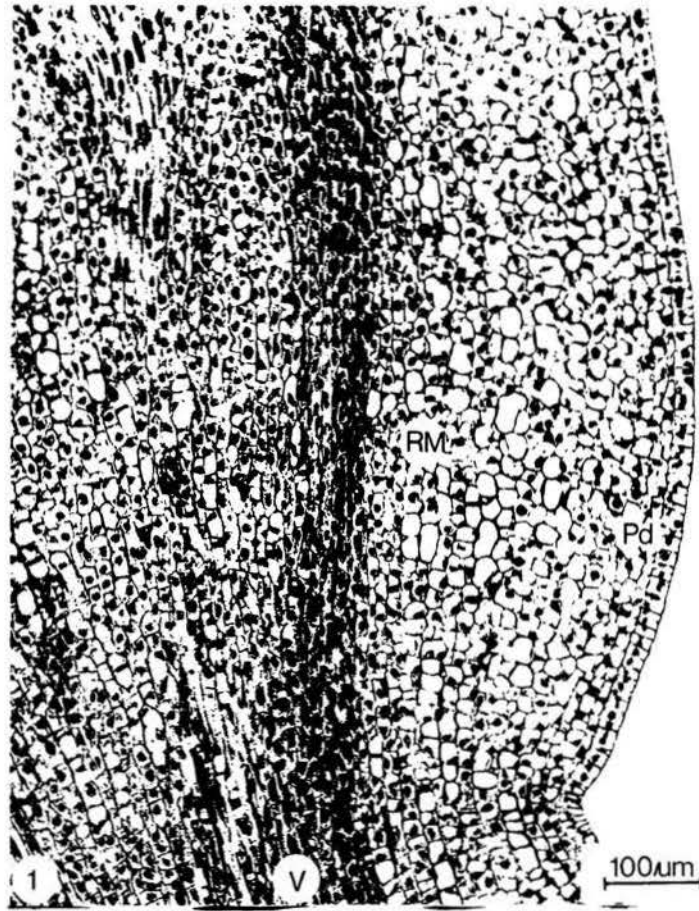


Fig.3.31

FIGUUR 3.31 Lyndiagramme van dorsiventrale mediane lengtesneë van vroulike strobili en fertiele organe van 1.-6. *P. latifolius*, 7.-9. *P. elongatus*, 10.-11. *P. henkelii*, 12.-15. *P. falcatus*. Stippellyn in 9 dui omvang van strobilus-groei-punt aan. In 2. verwys w,x,y,z onderskeidelik na fige 3.32.1, 3.33.1&2 en 3.34.3. Ap, apikulus; a, A(n+1); b, A(n+2); c, L₁; d, L₂; e, La; Es, epimatium (*sensu stricto*); Fo, fertiele orgaan; Fos, fertiele orgaan-steel; Fu, fertiele eenheid; Fus, fertiele eenheid-steel; g, vroulike gametofiet; I, integument; Mm, megaspoormoedersel; Pe, pedunkel; Po, podokarpium; Rc, harpuiskanaal; v, vaatweefsel



FIGUUR 3.32 Dorsiventrale, mediane lengtesnee van segmente van vroulike strobili van *P. latifolius* om
1. ribmeristeem (RM) in die pedunkel (w in fig. 3.31.2) en
2. afsnydingsweefsel (A) by die oorgang tussen pedunkel (Pe) en podokarpium (Po) aan te toon.



FIGUUR 3.33 Dorsiventrale, mediane lengtesneë van segmente van 'n vroulike strobilus van *P. latifolius*.
1. Gedeelte van die podokarpium (x in fig. 3.31.2) om ribmeristeem (RM) en periklinale seldings (Pd) in die sub-epidermale lae aan te toon.
2. Strobilus-groeipunt (y van fig. 3.31.2).

H, hipodermis; Pd, periklinale deling;
RM, ribmeristeem; V, vaatweefsel

lengtesneë van vroulike strobili in 'n stadium kort voor bestuiving plaasvind, geïllustreer.

Die pedunkel van die *Eupodocarpus*-spesies, asook die fertiele takkie van *P. falcatus* bestaan, afgesien van die vaatbondels wat dit deurkruis, feitlik deurgaans uit dunwandige byna reghoekige parenchiemselle met klein intersellulêre ruimtes en duidelike kerne (fig. 3.32.1, wat gedeelte w van fig. 3.31.2 verteenwoordig). Antiklinale seldelings vind plaas om aan rye parallel verlopende selle oorsprong te gee. Deur hierdie ribmeristeeem neem die pedunkel tot 'n groter mate in lengte as in breedte toe. Die pedunkel van *P. elongatus* en *P. latifolius* groei in die meeste strobili langer uit as dié van *P. henkelii*. Aan die distale punt van die pedunkel van *P. elongatus* en *P. latifolius* op die grens met die podokarpium kom dunwandige parenchimatiese afsnydingsweefsel voor (fig. 3.32.2). In die ryp 'sade' breek die pedunkel ook hier maklik van die podokarpium af, alhoewel die sade gewoonlik van die bome afval steeds met die pedunkel vasgeheg. By *P. henkelii* is die weefsel nie waargeneem nie en in die ryp 'saad' breek die kort pedunkel ook nie van die relatief klein podokarpium af nie.

Die podokarpium (fig. 3.33.1, gedeelte x van fig. 3.31.2) bestaan afgesien van die vaatweefsel uit dunwandige parenchiemselle wat effens groter is as dié van die pedunkel. Deur middel van antiklinale seldelings neem die podokarpium in lengte toe, en deur middel van periklinale delings in breedte, maar die selle lê nie deurgaans in parallele rye soos in die pedunkel nie.

Die groeipunt van die stobilus verloor reeds op hierdie vroeë stadium by die *Eupodocarpus*-spesies sy meristematische aktiwiteit. 'n Hipodermis differensieer waarin gaandeweg looistowwe neergelê word en alle tekens van meristematische sonasie verdwyn (fig. 3.33.2, gedeelte y van fig. 3.31.2).



FIGUUR 3.34 Dorsiventrale, mediane lengtesnee van die fertiele organe van 1. *P. elongatus*, 2. *P. henkei*, 3. *P. latifolius* (z van fig. 3.31.2) en 4. *P. falcatus*.

Ap, apikulus; a, A(n+1); b, A(n+2); c, L₁; Es, epimatium (*sensu stricto*); Ib, boonste integument-deel; Io, onderste integument-deel; N, nusellus; T, tapetumweefsel

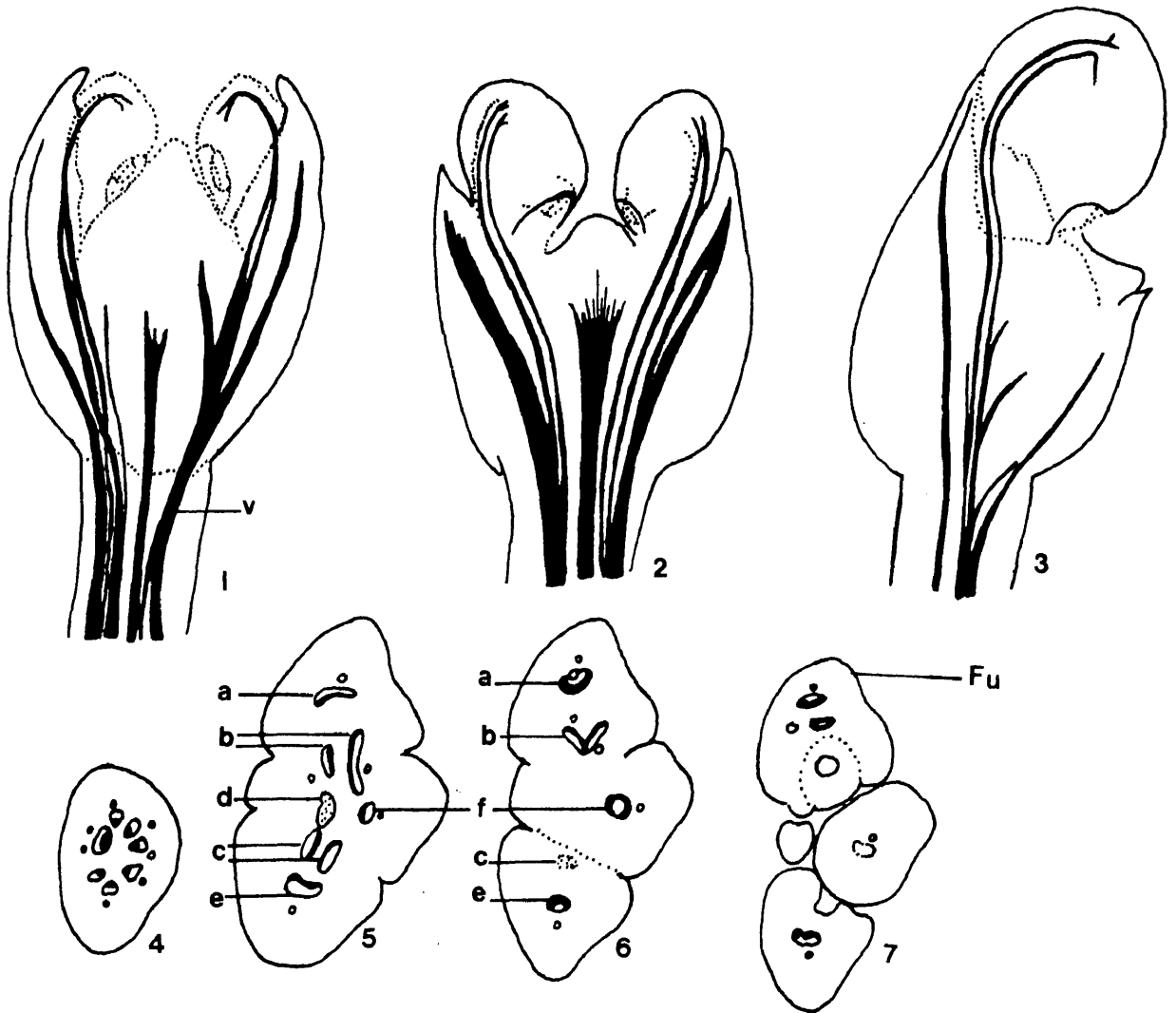
Die vorm van die groeipunt van sekere strobili is verwronge (fig. 3.31.9) of afgeplat (fig. 3.31.8) of het 'n baie hoë koepel (fig. 3.31.3).

By *P. falcatus* groei die fertiele tak in die lengte op 'n soortgelyke wyse as die pedunkel van die *Eupodocarpus*-soorte, sodat daarin ook 'n sogenaamde ribmeristeeem onderskeibaar is. Die distale punt van die strobilus-as neem saam met die basisse van L_1 , L_2 en/of L_a en L_b in breedte toe as gevolg van periklinale delings. Die apikale deel van die fertiele tak, wat die distale drie of vier blaarbasisse insluit, verbreed. Dit is hierdie deel wat in die ryp strobilus vlesig word en dus 'n struktuur vorm wat aan 'n podokarpium homolog is. Afsnydingsweefsel word aan die basis van die fertiele tak gevorm waar dit $A(n)$ verlaat, en nie tussen die fertiele tak en die 'podokarpium' nie. Die ryp 'saad' van *P. falcatus* word afgewerp tesame met die fertiele tak of dit kan by die fertiele eenheid-steel afbreek.

Die fertiele orgaan-as $A(n+2)$ van die strobili van al vier die ondersoekte soorte het verleng en vaatweefsel is daarin gedifferensieer. Die fertiele orgaan het gaandeweg omgebuig, hoofsaaklik as gevolg van sub-apikale en interkalêre meristemiese aktiwiteit in die epimatium (*sensu stricto*). Die saadknop neem 'n hemi-anatrope posisie in (fig. 3.34).

Die epimatium van die *Eupodocarpus*-spesies (fig. 3.34.1-3) is aan die ventrale kant van die saadknop ongeveer agt tot 10 sellae breed en dié van *P. falcatus* (fig. 3.34.4) aansienlik breër, naamlik van 15 tot 20 sellae, en aan die dorsale kant is dit 20 tot 24 sellae breed by al vier spesies. Die boonste deel van die integument is vier tot vyf sellae breed en die onderste deel ses tot 10 sellae.

Die nusellus is by al vier spesies vry van die integument vir ongeveer een derde van die lengte van die fertiele orgaan (fig. 3.34). Die nusellus van *P. falcatus* is by die

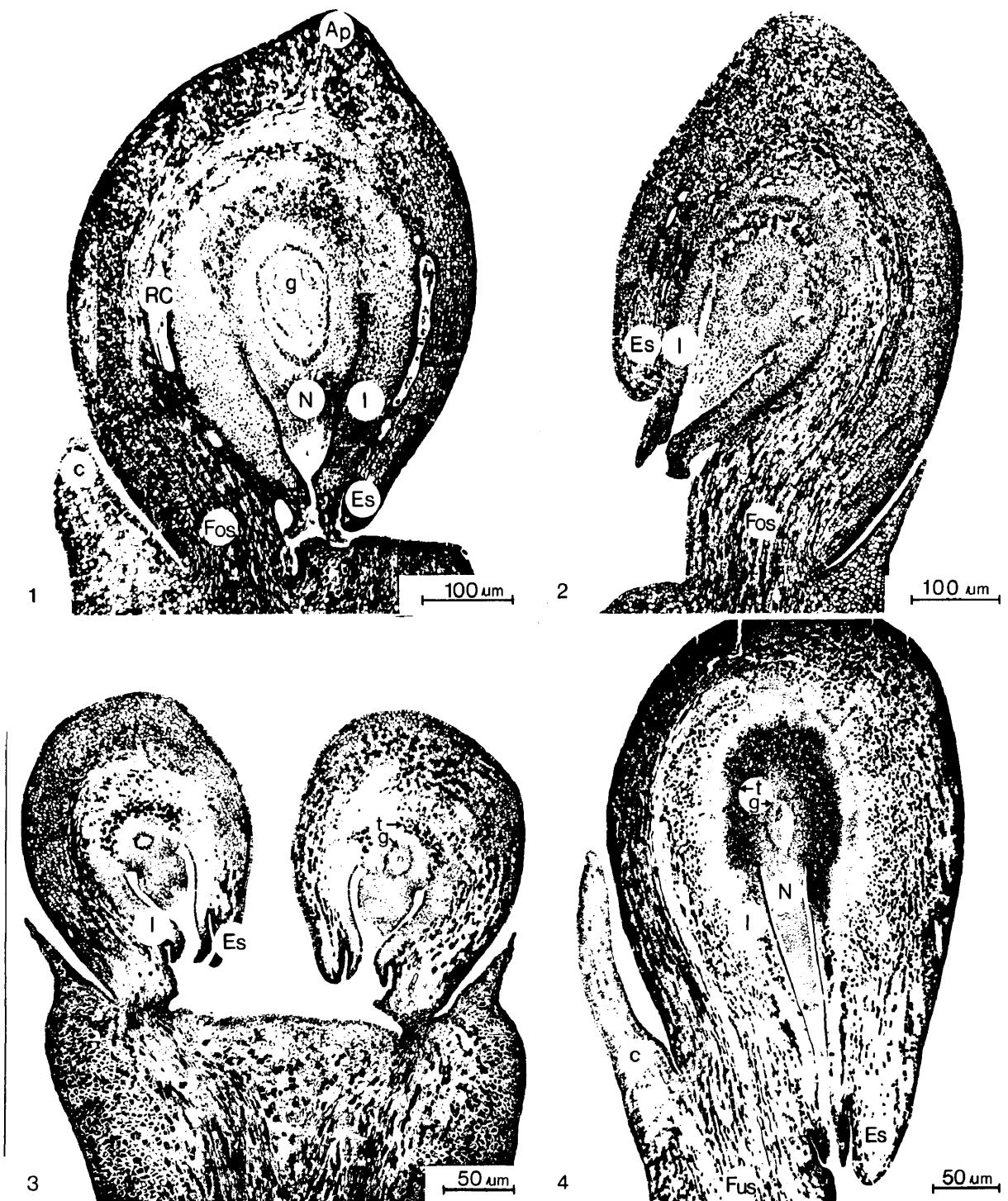


FIGUUR 3.35.1-3. Drie-dimensionele voorstellings van die verloop van onvolledig gedifferensieerde vaatweefsel (v) in die vroulike strobili van 1. *P. latifolia*, 2. *P. henkelii*, 3. *P. elongatus*.

4-7. Lyndiagramme van serie-dwarsdeursnee van 'n jong vroulike strobilus van *P. latifolia* met een fertiele eenheid (Fu) om die verspreiding van vaatbondels in die 4. pedunkel, 5. podokarpium, 6. podokarpium meer distaal as 5., en 7. fertiele eenheid, aan te toon.

a-f, vaatbondels van

- a, L_1 ;
- b, fertiele eenheid $A(n+2)$;
- c, potensieële tweede fertiele eenheid;
- d, $A(n+1)$;
- e, L_2 ;
- f, L_a



FIGUUR 3.36 Dorsiventrale, mediane lengtesnee van die vroulike strobili van 1. *P. elongatus*, 2. *P. henkelii*, 3. *P. latifolius* en 4. *P. falcatus* om die struktuur van die fertiele eenheid tydens bestuiwing aan te toon.

Ap, apikulus; c, fertiele skutblaar; Es, epimatium (*sensu stricto*); Fos, fertiele orgaan-steel; Fus, fertiele eenheid-steel; g, ontwikkelende vroulike gametofiet; I, integument; N, nusellus; RC, harpuijs-kanaal; t, kappie looistofhoudende selle

mikropilêre kant smaller as dié van die *Eupodocarpus*-spesies. Die grens tussen integument en nusellus is in die gedeelte waar hulle met mekaar vergroei is, nie maklik te bepaal nie. Die megaspoormoedersel lê in die sentrum van 'n groep tapetumselle met baie digte sitoplasma vier tot vyf sellae rondom die Mm. As gevolg van die groei van die nusellus is die Mm diep in die nusellus geleë, ongeveer in lyn met die samesmeltingspunt van nusellus en integument. Oor die algemeen is van die vier spesies die Mm van *P. falcatus* die diepste in die nusellusweefsel geleë.

Die integument is van die epimatium (*sensu lato*) te onderskei onder andere deur die relatief kleiner selle met groter kerne en dunner wande van eersgenoemde.

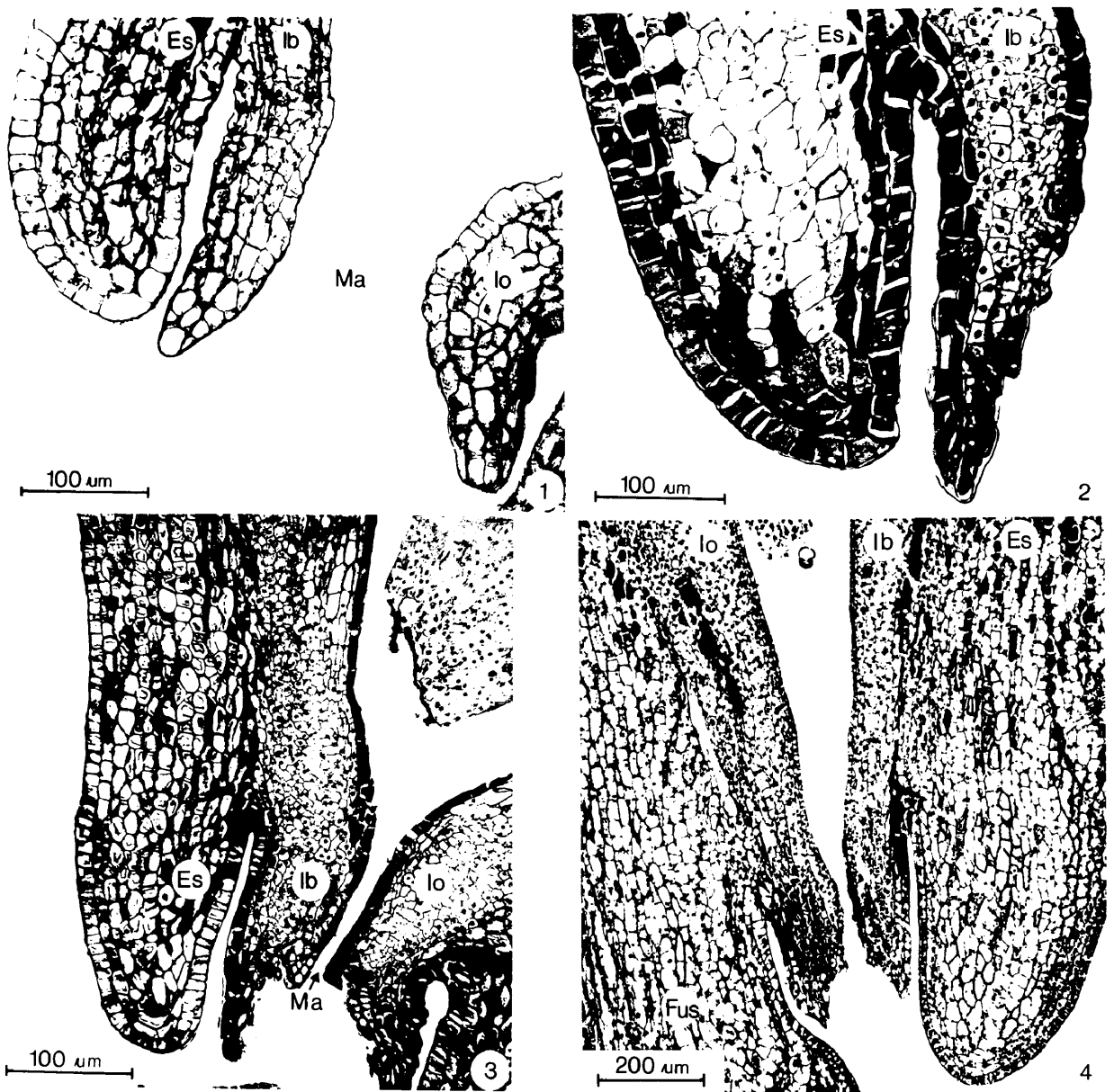
Die apikulus van die fertiele orgaan van *P. elongatus* (fig. 3.34.1) en *P. henkeii* (fig. 3.34.2) is goed ontwikkel, terwyl dié van *P. falcatus* meer aan die ventrale kant geleë is. Selfs op hierdie vroeë stadium van ontwikkeling, is daar aanduidings van pro-kambium in die apikulus, wat Gibbs (1912) "an integral part of the scale itself" noem.

Die strobilus-vaatweefsel is onvolledig gedifferensieer (fig. 3.35.1-3) en loop in die fertiele orgaan meesal in die omgewing van die apikulus of kort daarna dood, maar in die pedunkel en podokarpium (fig. 3.35.4-7) kom dieselfde aantal vaatstringe as in die volwasse strukture voor.

3.4.4.4 ANATOMIE - TYDENS BESTUIWING

Bestuiwing vind in die lente teen die einde van September en begin Oktober plaas wanneer die saadknop 'n duidelike anatrope posisie ingeneem het en die vroulike gametofiet in die vrydelingstadium verkeer (fig. 3.36).

Die boonste en onderste dele van die integument groei gaan-deweg nader aan mekaar en die mikropilumkanaal word nouer



FIGUUR 3.37 Dorsiventrale, mediane lengtesnee van gedeeltes van fertile organe van 1-3. *P. latifolius* en 4. *P. falcatus* om die struktuur van die integument aan te toon. 1. Voor bestuiwing; 2 & 4. Tydens bestuiwing; 3. Na bestuiwing.

Es, epimatium (*sensu stricto*); Fus, fertile eenheid-steel;
Ib, boonste integument-deel; Io, onderste integument-deel;
Ma, mikropilum

(fige 3.25, p.83; 3.34, p.99; 3.37). Die punt van die boonste deel van die integument van die *Eupodocarpus*-spesies soos in lengtesnee gesien is in die meeste gevalle smaller as die onderste deel (fig. 3.37.1). Die punt van die boonste deel krom in die rigting van die epimatium en dié van die onderste deel in die rigting van die fertiele orgaansteel om 'n mikropilêre ontvangskamer vir stuifmeel te vorm (fige 3.31.4,5,8; 3.37.3).

Die boonste deel van die integument van *P. falcatus* ontwikkel uit die staanspoor vinniger as die onderste deel en ook vinniger as die epimatium (*sensu stricto*) en is smaller as die onderste deel (fige 3.31.12-13). Gaandeweg groei die epimatium aan die ventrale en laterale kante egter relatief vinniger en groei by die integument verby sodat, wanneer bestuiwing plaasvind die stuifmeel eers deur 'n kanaal gaan wat deur die fertiele eenheid-as en die ventrale deel van die epimatium gevorm word (fige 3.31.14; 3.37.4). Die mikropilumkanaal is baie langer en nouer as by die drie *Eupodocarpus*-spesies en die nusellus is ook relatief smaller en met 'n meer puntige nuselluskap (vergelyk fig. 3.36.1-3 met 3.36.4). Die nusellus is dus vir 'n groter afstand vry van die integument by *P. falcatus* as by die ander drie spesies. So 'n vry nusellus word ook by *Pherosphaera* (Elliott, 1950), *Dacrydium* en *Phyllocladus* (Young, 1910) aangetref, maar is by dié soorte oor 'n groter afstand vry van die integument as selfs by *P. falcatus*. 'n Vry nusellus word as 'n primitiewe kenmerk beskou (onder andere Young, 1910).

Die epidermisselle van die distale punt van die integument is langgestrek en sekeres deel periklinaal. Die integumentpunt (fig. 3.37.2) is dus van epidermale oorsprong.

Die selle van die integument is merkbaar kleiner as dié van die epimatium (fig. 3.37.3) het dunner wande en is nie in

sulke definitiewe parallele rye as dié van die epimatium gerangskik nie. Alhoewel die epimatium en integument dus nou met mekaar vergroei is, behalwe by die mikropilêre punt, is dit moontlik om die twee strukture deurgaans van mekaar te onderskei.

Op die grens tussen die twee strukture, en dus rondom die integument, differensieer harpuiskanale wat parallel met die langas van die strobilus loop (fig. 3.36.1).

Looistof word in die epidermisselle van die integument en epimatium neergelê. Die grens tussen epimatium en integument word gaandeweg duideliker aangesien looistof, afgesien van in die epidermis, ook in ander selle van die epimatium neergelê word, terwyl min of geen van die tipe selle in die integument voorkom nie. Dit kom egter wel by *P. falcatus* voor (fig. 3.36.1-4).

'n Kappie looistofhoudende selle strek in 'n al breër wordende koepel oor die nusellus aan die chalasale kant (fig. 3.36.1-3). Die koepel is by *P. falcatus* breër en strek tot in die integument (fig. 3.36.4).

Die Mm het reeds meïoties gedeel en die vroulike gametofiet is besig om te ontwikkel in die gedeelte van die nusellus distaal van die aanhegtingspunt van nusellus en integument. Dié van *P. falcatus* vorm dieper in die nusellus as dié van die ander drie spesies.

3.4.4.5 ORGANOGRAFIE - NA BESTUIWING

Die ontwikkeling van die vroulike strobilus na bestuiwing word uitgebeeld in fige 3.7.22-27, p.44; 3.8.21-27, p.46; 3.9.18-21, p.51; en 3.20.18-23, p.71).

Na bestuiwing neem die pedunkel nie veel in lengte toe nie. By die ryp strobilus van *P. elongatus* en *P. latifolius* is



FIGUUR 3.38 Uitwendige aansig van 'n vroulike strobilus van *P. latifolius* met 'n vry skutblaar (br) aan die proksimale kant van die podokarpium.

dit van 2 tot 20 mm lank en ongeveer 1 mm in deursnee en by *P. henkelii* van 2 tot 5 mm lank, en ongeveer 1 mm in deursnee, alhoewel dit ook langer kan wees. By *P. elongatus* en as uitsondering ook by *P. latifolius*, vorm die podokarpium in baie gevalle 'n hoek met die podokarpiumsteel sodat die podokarpium en fertiele orgaan afhangend is (Schoonraad, 1971).

Gewoonlik kom geen vry blare op die podokarpium van die *Eupodocarpus*-spesies voor nie en alle strobilus blaarbasisse is met mekaar vergroei. Blare wat vry is kom wel voor by die proksimale deel van die podokarpium van strobili van sekere uitheemse *Podocarpus*-spesies en wel dié wat behoort aan die sub-seksie B van die seksie *Eupodocarpus* (Buchholz & Gray, 1948 a-c; Pilger, 1926a). Hierdie soorte soos byvoorbeeld *P. macrophyllus*, kom in Asië, die Suidelike Stille Oseaan eilande en Australië voor. By *P. macrophyllus* var. *angustifolius* kom gewoonlik twee sulke vry blare voor wat deur Morvan (1971) *prefeuille* genoem word (kyk ook p.54).

Gedurende die groeiseisoen van 1974 het 25% van die vroulike strobili van twee verskillende *P. latifolius*-bome in Pretoria soortgelyke vrye skutblare onder die podokarpium (fig. 3.38) gevorm (Schoonraad & Van der Schijff, 1975).

In die pedunkel van hierdie buitengewone strobili kom 'n vaatbondel voor wat die vrye skutblaar voorsien, soortgelyk aan dié wat L_1 of L_2 van 'n normale strobilus sou voorsien. Die eerste gevormde blaar van die strobilus-primordium ontwikkel dus in hierdie geval vry van die podokarpium. Teen die tyd dat die strobili volwasse was, was die vry skutblare uitgedroog en is hulle afgewerp. Geen van die vry blare het ooit opgeswel of vlesig geword nie.

Pilger (1926a) het sy verdeling van die seksie *Eupodocarpus* in twee subseksies, op die aan- of afwesigheid van vry proksimale skutblare onder die podokarpium gegrond. Daarenteen



1



2

FIGUUR 3.39 Uitwendige aansig van vroulike strobili van *P. latifolius*.
1. Kleurverandering van die podokarpium tydens rypwording.
2. Ryp strobili met twee (links) en een (regs) fertiele organe op 'n vlesige podokarpium.



1



2

FIGUUR 3.40 Uitwendige aansig van ryp vroulike strobili van
1. *P. henkelii* met een fertiele orgaan en onopvallende
podokarpium, en
2. *P. elongatus* met een fertiele orgaan en vlesige
podokarpium

het Buchholz & Gray (1948 a-c), hul verdeling van hierdie seksie in vyf subseksies hoofsaaklik op geografiese verspreiding gegrond. Alhoewel laasgenoemde gewoonlik 'n onbevredigende kriterium is, dien die aanwesigheid van vry proksimale skutblare by die Afrika-verteenwoordigers van die *Eupodocarpus*-seksie as ondersteuning vir Buchholz & Gray se afbakening.

Die volwasse podokarpium van *P. elongatus* en *P. latifolius* is lig tot donkergroen, maar verander van kleur gedurende rypwording na ligpienk, helderrooi en donker persswart (fig. 3.39.1). Dit is vlesig en van 8 tot 15 mm lank en breed. Dié van *P. henkelii* is swak knuppelvormig (fig. 3.40.1) nooit vlesig nie, 4 tot 12 mm lank, donkergroen of bruin van kleur en kan dikwels nie van die pedunkel onderskei word nie.

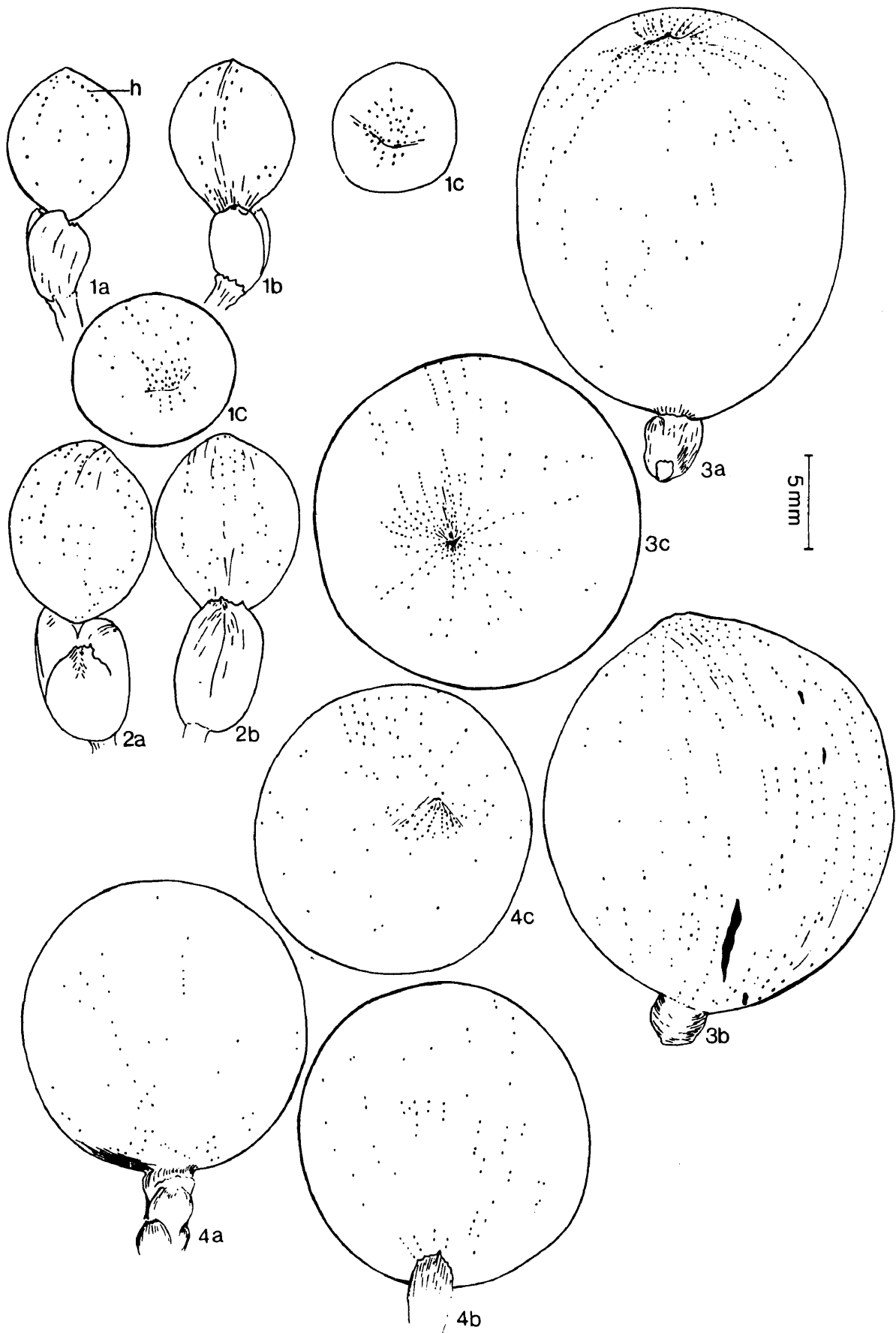
Die volwasse fertiele orgaan van *P. elongatus* (fig. 3.40.2) is ovaalvormig, 12 tot 13 mm lank en 10 mm breed. 'n Rif kom aan die dorsale kant van die epimatium voor wat strek vanaf die fertiele skutblaar tot by die apikulus. Op die rif kom 6 tot 10 vlak groewe met rye huidmondjies voor wat effens waaiervormig oor die dorsale kant van die epimatium loop. Huidmondjies is ook oor die res van die epimatium versprei, maar in geen patroon nie (fig. 3.41). Aan die ventrale kant van die epimatium kom min of geen huidmondjies voor nie. Die epimatium is donkergroen van kleur, maar soms donkergrys of effens pers.

By *P. latifolius* is die volwasse fertiele orgaan ongeveer ovaalvormig en 9 tot 12 mm lank en 8 tot 10 mm breed. Die apikulus is nie so goed uitgebeeld as by *P. elongatus* nie. Die epimatium is lig of donkergroen van kleur en huidmondjies kom in ses tot agt parallelle rye aan die dorsale kant voor en is yl versprei oor die res van die epimatium.

By *P. henkelii* is die volwasse fertiele orgaan byna rond (fig. 3.40.1), 20 tot 25 mm lank en 20 tot 22 mm breed.

'n Duidelike halfronde apikulus kom ongeveer teenoor die mikropilum, maar apikaal voor. Huidmondjies is in agt tot 10 parallele rye aan die dorsale kant gerangskik en oor die res van die epimatium yl versprei. Hulle is dus nie deurgaans "quite sparse and unevenly distributed" soos Noel & Van Staden (1976) sê nie.

By *P. latifolius* en *P. henkelii* word meesal aanvanklik twee fertiele eenhede per strobilus gevorm, terwyl elke strobilus gewoonlik slegs een ryp fertiele eenheid produseer. Een van die twee fertiele organe aborteer op enige moontlike stadium gedurende die ontwikkeling. Dit is interessant dat in 'n jong strobilus van *P. latifolius* waar slegs een fertiele orgaan van die begin af aanwesig was, die vaatweefsel in die podokarpium so verloop dat dit 'n potensiële tweede fertiele orgaan kon voorsien (fig. 3.35.4-7, p.101). Fertiele organe is in baie gevalle aangetref wat aborteer nadat bestuiwing plaasgevind het (fig. 3.8.26) of wat ontwikkel tot op die bestuiwingstadium, maar verdwerg bly (fig. 3.9.17). Die aborsie van een van die twee fertiele organe van 'n strobilus is moeilik te verklaar. Gebrekkige bestuiwing is egter waarskynlik nie die oorsaak hiervan nie. Dit sou eienaardig wees indien daar gereeld een van twee saadknoppe van 'n strobilus nie bestuif word nie as stuifmeel juis volop is. Gedurende Augustus tot Desember 1973 is strobili gereeld van 'n vroulike *P. falcatus*-boom wat in 'n Oostelike voorstad van Pretoria groei, versamel. Die fertiele organe het normaal ontwikkel. Die epimatium het leeragtig geword alhoewel nie vlesig nie, die vroulike gametofiet het in ongeveer 40% van die saadknoppe ontwikkel en argegonia met eierkerne het gevorm. Toe die fertiele organe tussen 7 en 10 mm lank was het hulle aborteer. Alhoewel hulle geleidelik groter geword het, is geen stuifmeel ooit in die mikropilumkanaal waargeneem nie. Geen manlike *P. falcatus*-boom kon in die omgewing opgespoor word nie. Daar is afgelei dat bestuiwing nie plaasgevind het nie.



FIGUUR 3.41 Uitwendige aansig van volwasse vroulike strobili van
 1. *P. elongatus*, 2. *P. latifolius*, 3. *P. henkelii* en
 4. *P. falcatus* om die verspreiding van huidmondjies op die
 epimatium aan te toon.
 a, ventrale aansig; b, dorsale aansig; c, apikale aansig;
 h, huidmondjie © University of Pretoria



1



2

FIGUUR 3.42 Uitwendige aansig van ryp strobili van *P. falcatus*
1. met een fertiele orgaan elk, en
2. met twee fertiele organe

Dit strook nie met die stelling van Coertze (1966) in verband met *P. henkelii* dat onbestuifde saadknoppe nie verder ontwikkel as dié stadium waarop bestuiwing in ander saadknoppe plaasgevind het nie. Die val van onontwikkelde saadknoppe van die bome, wat wel periodiek plaasvind, is waarskynlik aan ander onbepaalde toestande, hetsy in die plant of die omgewing, toe te skryf.

By *P. latifolius* word meer ryp strobili met twee fertiele eenhede (fig. 3.39.2) as by die ander drie soorte aangetref. Sekere bome dra ook konstant meer strobili met twee fertiele eenhede as ander bome. Dit is dus raadsaam om verskillende bome van een spesie te gebruik vir vergelykende ondersoek. By *P. elongatus* is feitlik deurgaans een ryp fertiele eenheid per strobilus aangetref en daar word ook meesal van die staanspoor af slegs een fertiele eenheid per strobilus gevorm. By *P. henkelii* aborteer die tweede fertiele eenheid meesal, soms selfs nadat 'n embrio reeds ontwikkel het.

Die fertiele takkie van die ryp strobilus van *P. falcatus* (fig. 3.42) is ongeveer 10 tot 20 mm (gemiddeld 14 mm) lank en dra 9 tot 24 skubblare en/of vegetatiewe blare en/of die merke van skubblare wat afgeval het. By die ryp strobilus swel die distale deel van die takkie, tesame met die drie of vier mees distale blare op die takkie op en word vlesig en liggeel van kleur (fig. 3.42.1). Die epimatium van die volwasse maar onryp fertiele orgaan is donkergroen. Geen rif kom aan die dorsale kant daarvan voor nie, maar 15 tot 20 waaiervormig gerangskikte groewe wat vlakker is as dié by *P. elongatus* en waarin huidmondjies voorkom, word wel aan die dorsale kant van die epimatium aangetref (fig. 3.41.4). Huidmondjies is aan die ventrale kant van die epimatium yl versprei. Die ryp fertiele orgaan is ongeveer rond en van 15 tot 30 mm in deursnee en gemiddeld 23 mm hoog en 21 mm breed en die epimatium is vlesig en liggeel (fig. 3.42.1) of ligbruin van kleur.

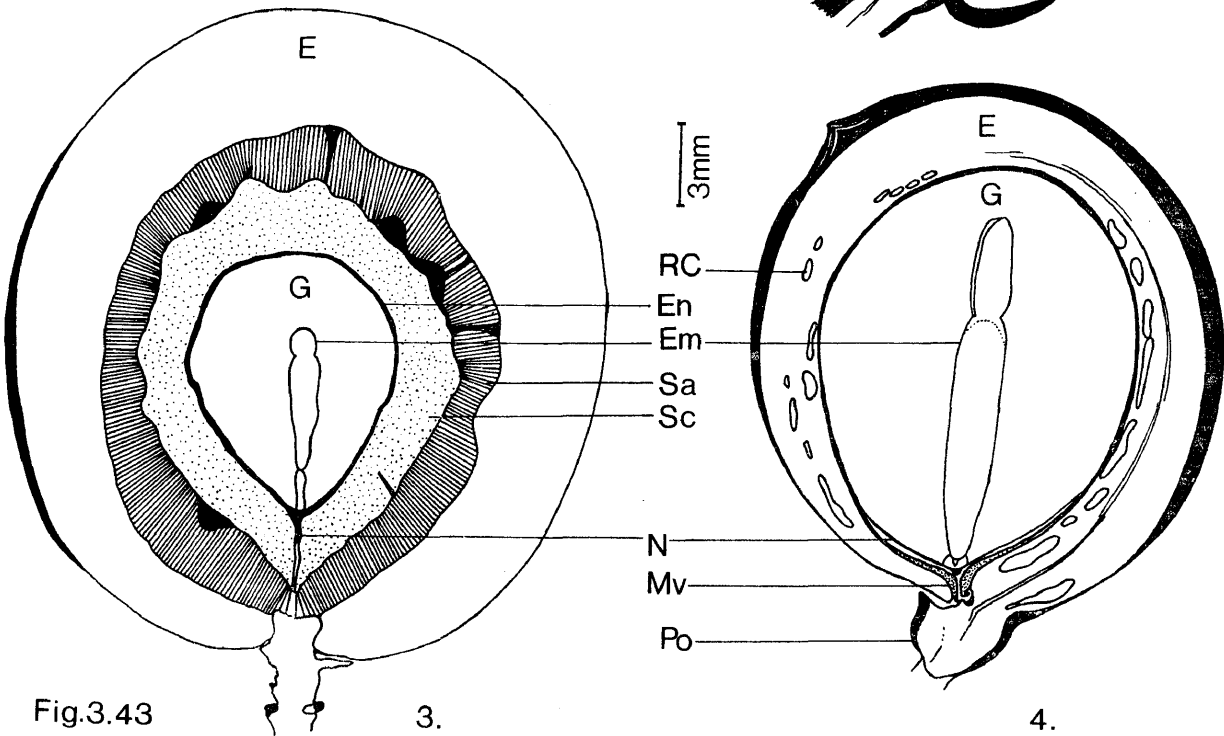
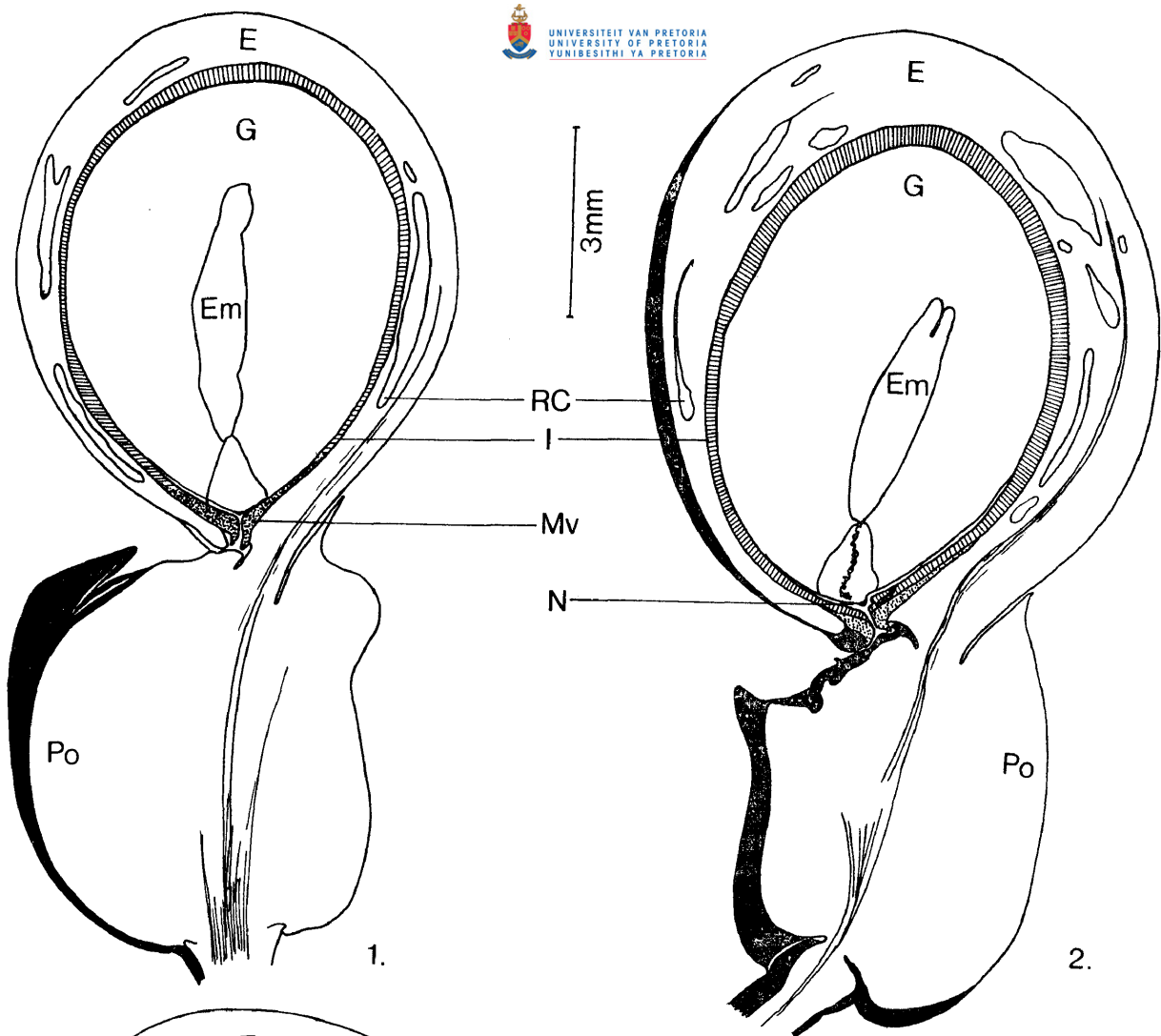


Fig.3.43

3.

4.

FIGUUR 3.43 Lyndiagramme van dorsiventrale, mediane lengtesneë van ryp vroulike strobili van

1. *P. elongatus*,
2. *P. latifolius*,
3. *P. falcatus*, en
4. *P. henkeli*

E, epimatium; Em, embrio; En, endotesta;
G, vroulike gametofiet; I, integument;
Mv, versterkingsweefsel van mikropilumkanaal;
N, nusellus; Po, podokarpium; RC, harpui-
kanaal; Sa, sarkotesta; Sc, sklerotesta

Een ryp fertiele orgaan per strobilus word in die meeste gevalle aangetref, maar twee kom ook soms voor (fig. 3.42.2). Alhoewel die fertiele takkies gewoonlik as sytakke $A(n+1)$ op die hooftakke $A(n)$ gevorm word, gaan die groeipunt van die hooftak in uitsonderlike gevalle direk oor om die fertiele tak te vorm. In hierdie gevalle kan nogtans 'n duidelike skeiding waargeneem word tussen die vegetatiewe en fertiele tak.

3.4.4.6 ANATOMIE - NA BESTUIWING

3.4.4.6.1 MAKROSKOPIESE UITBEELDING (fig. 3.43)

Dorsiventrale, mediane lengtesneë van ryp fertiele organe is ondersoek.

Die epimatium van die drie *Eupodocarpus*-spesies is relatief dun en leeragtig. Dié van *P. elongatus* (fig. 3.43.1) is 0,5 tot 1 mm, dié van *P. latifolius* (fig. 3.43.2) 0,7 tot 1,5 mm en dié van *P. henkelii* (fig. 3.43.4) 1,5 tot 4,5 mm in deursnee. Relatief groot harpuiskanale kom daarin voor wat makroskopies sigbaar is. By *P. henkelii* word 'n ivoorwit tot soms donkergeel sekreet in die kanale afgeskei, wat selfs uit 'n klein, diep wond in groot hoeveelhede vloei. Noel & Van Staden (1976) noem die sekreet 'n 'oleo-resin' en meld dat dit so oorfloedig is dat feitlik die hele saad in vloeistof dryf. By *P. elongatus* en *P. latifolius* word merkbaar minder sekreet afgeskei alhoewel die kanale van ongeveer dieselfde grootte is en selfs in sommige gevalle groter (vergelyk fige 3.43.1 en 3.43.4).

Die epimatium van *P. falcatus* is vlesig, eetbaar, 3 tot 5 mm breed en altyd aan die mikropilêre kant oop. Die integument is in drie lae verdeel, naamlik die sarko-, sklero- en endotesta. Die sarkotesta is ongeveer 3 mm in deursnee naby die mikropilum en 2 tot 2,5 mm aan die chalasale kant en vorm saam met die epimatium die vlesige, eetbare

bedekking van die binneste dele van die saad. Geldenhuys (1975) het eksperimenteel bewys dat die sade beter ontkiem as die vlesige deel verwyder word. Aan die mikropilêre kant van die sarkotesta verval die mikropilumkanaal en die kanaal, wat in die sklerotesta altyd oop bly, word so van die buitewêreld afgesny. Die ryp epimatium met sarkotesta is deur die Nasionale Voedselnavorsingsinstituut van die WNNR (Geldenhuys, 1975) onder andere vir proteïene en koolhidrate en gedurende hierdie studie deur dr. J.H. Visser van die Departement Plantkunde van die Universiteit van Pretoria vir onder andere proteïene en stikstof getoets. Ongeveer 3% proteïene, 0,45% stikstof en 18,3% koolhidrate kom daarin voor.

Die sklerotesta is ongeveer 2 mm in radiale deursnee en vorm 'n harde "pit" wat as geheel ongeveer 15 mm lank en 12 mm breed is en 'n onreëlmatige punterige buite oppervlak het.

Die endotesta is ongeveer 0,2 mm in deursnee en vorm saam met die platgedrukte nusellus 'n krummelrige lagie aan die binnekant van die sklerotesta. Aan die mikropilêre kant strek die nusellus-kap in die baie nou mikropilumkanaal van die sklerotesta in en sluit dit so verder van die buitewêreld af. Die integument van *P. henkelii* is vliesagtig dun en nie meer as 0,2 mm in deursnee nie, dié van *P. elongatus* ongeveer 0,3 mm in deursnee en dié van *P. latifolius* 0,5 tot 0,8 mm in deursnee en van korrelrige tekstuur. By al drie hierdie soorte is die integument nou met die epimatium vergroei, behalwe aan die mikropilêre kant waar dit sklerenchimaties verdik is. Die mikropilumkanaal bly steeds oop, alhoewel die opening na die buitewêreld afgesluit word deurdat die epimatium dig teen die podokarpium te lê kom en die podokarpium selfs in die rigting van die epimatium groei en buig. Soms strek die nuselluskap tot in die mikropilumkanaal om dit verder te sluit. Die chalasale deel van die nusellus is platgedruk deur die ontwikkelende vroulike gametofiet sodat slegs die kap oorbly.

Die vroulike gametofiet is feitlik rond, relatief hard en styselhoudend, liggroen van kleur by *P. henkelii* en liggeel by die ander drie spesies.

Die endoskopies georiënteerde embryo kom ongeveer in die middel van die vroulike gametofiet voor, met die breë kante van die twee saadlobbe gewoonlik radiaal georiënteer, alhoewel by *P. latifolius* die breë kante soms tangensiaal lê (fig. 3.43.2). Voor die fertiele organe van die bome afval, kan die invloed van swaartekrag reeds op die embryo waargeneem word. Na gelang van die posisie van die fertiele orgaan aan die boom, hetsy afhangend of regopstaande, toon die plumula en saadlobbe 'n negatiewe en die radikula 'n positiewe geotrope groeireaksie. Die embryo's van *P. latifolius* is 3 tot 5 mm lank dié van *P. elongatus* 3 tot 8 mm dié van *P. falcatus* 6 tot 12 mm en dié van *P. henkelii* 12 tot 18 mm lank.

3.4.4.6.2 MIKROSKOPIESE UITBEELDING

DIE ANATOMIESE BOU VAN DIE STROBILUS, AFGESIEN VAN DIE VAATWEEFSEL

Die pedunkel en podokarpium van die *Eupodocarpus*-spesies sien in dwarsdeursnee soos 'n vegetatiewe stingel daar uit met ses tot agt vaatbondels by *P. henkelii* en *P. latifolius* (fig. 3.52.1-13, p.138; 3.54.1-2, p.143) en gewoonlik vier by *P. elongatus* (fig. 3.54.7; 3.55.1). Die anatomiese struktuur van die strobilus-blare stem in dwarsdeursnee grootliks met dié van die katafille ooreen. Geen hulptransfusieweefsel kom voor nie en min transfusieweefsel-elemente, wat egter wel in assosiasie met die vaatbondels in die blaarpunt aangetref word.

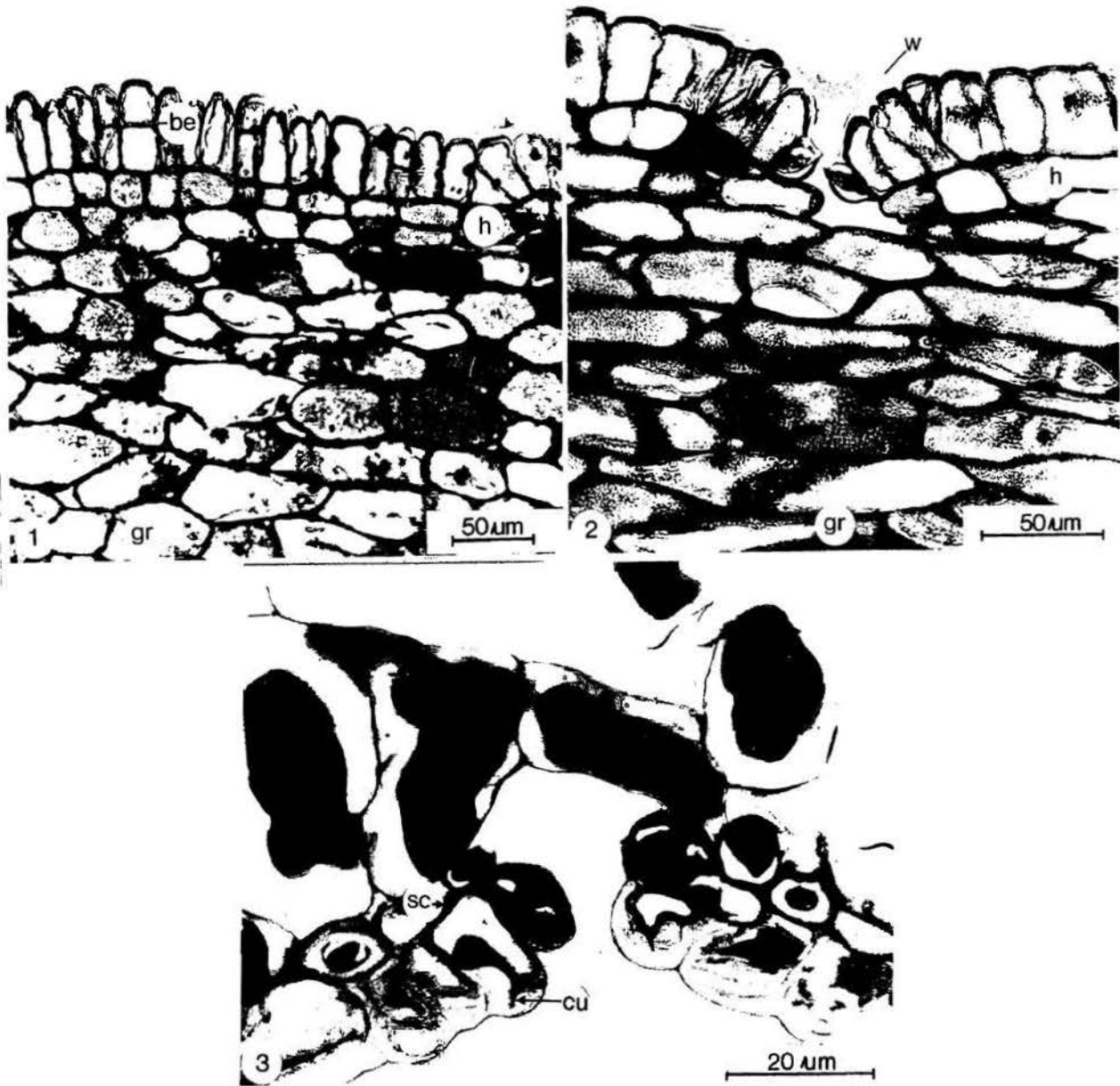
Die epidermis van die pedunkel, podokarpium en strobilus-blaarlamina bestaan uit een ry radiaal gestrekte selle wat hoefystervormig verdik is en deur 'n kutikula bedek word

wat opvallend dunner is as dié van die epimatium. Onder die epidermis kom een tot twee lae relatief klein, kollenchimaties verdikte hipodermiselle voor. Die res van bogenoemde strukture bestaan by *P. elongatus* en *P. latifolius* behalwe vir die vaatweefsel, uit groter reëlmatig of kollenchimaties verdikte parenchiemselle met groot intersellulêre ruimtes. Steenselle en harpuiskanale kom veral in die omgewing van die vaatbondels voor. Die podokarpium neem in grootte toe as gevolg van seldelings asook selvergroting.

Die inhoud van die selle begin verslym en kleur helder rooi of pers met safranien. Die parenchiemselle van die podokarpium van *P. henkelii* is kleiner as dié van die ander twee *Eupodocarpus*-spesies, groter hoeveelhede steenselle kom daarin voor en geen verslyming van selle vind plaas nie.

In die fertiele sytak van *P. falcatus* (fige 3.54.8; 3.56.1-2) kom 'n kring kollaterale vaatbondels voor en die anatomiese struktuur daarvan stem met dié van die vegetatiewe stingel ooreen (kyk Schoonraad, 1971).

In die epimatium van al vier die ondersoekte soorte bestaan die epidermis uit een of soms uit twee lae hoekige selle waarvan die buitenste tangensiale en radiale wande hoofstervormig verdik is. Anti- en periklinale delings is in die epidermisselle in lengte- en dwarsdeursneë waarneembaar, sodat 'n biseriale epidermis op plekke voorkom (fig. 3.44.1). Sekere dwarsdeursneë veral naby die mikropilum, toon tot vyf sellae aan die buitekant, maar dit vertoon slegs soos 'n multiseriale epidermis as gevolg van die skuins hoek van die snee. Die kutikula is 2 tot 3 μm dik by *P. falcatus*, van 5 tot 8 μm by *P. elongatus* en *P. latifolius* en by *P. henkelii* soms tot 10 μm , en is dikker naby die mikropilum as aan die chalasale kant.

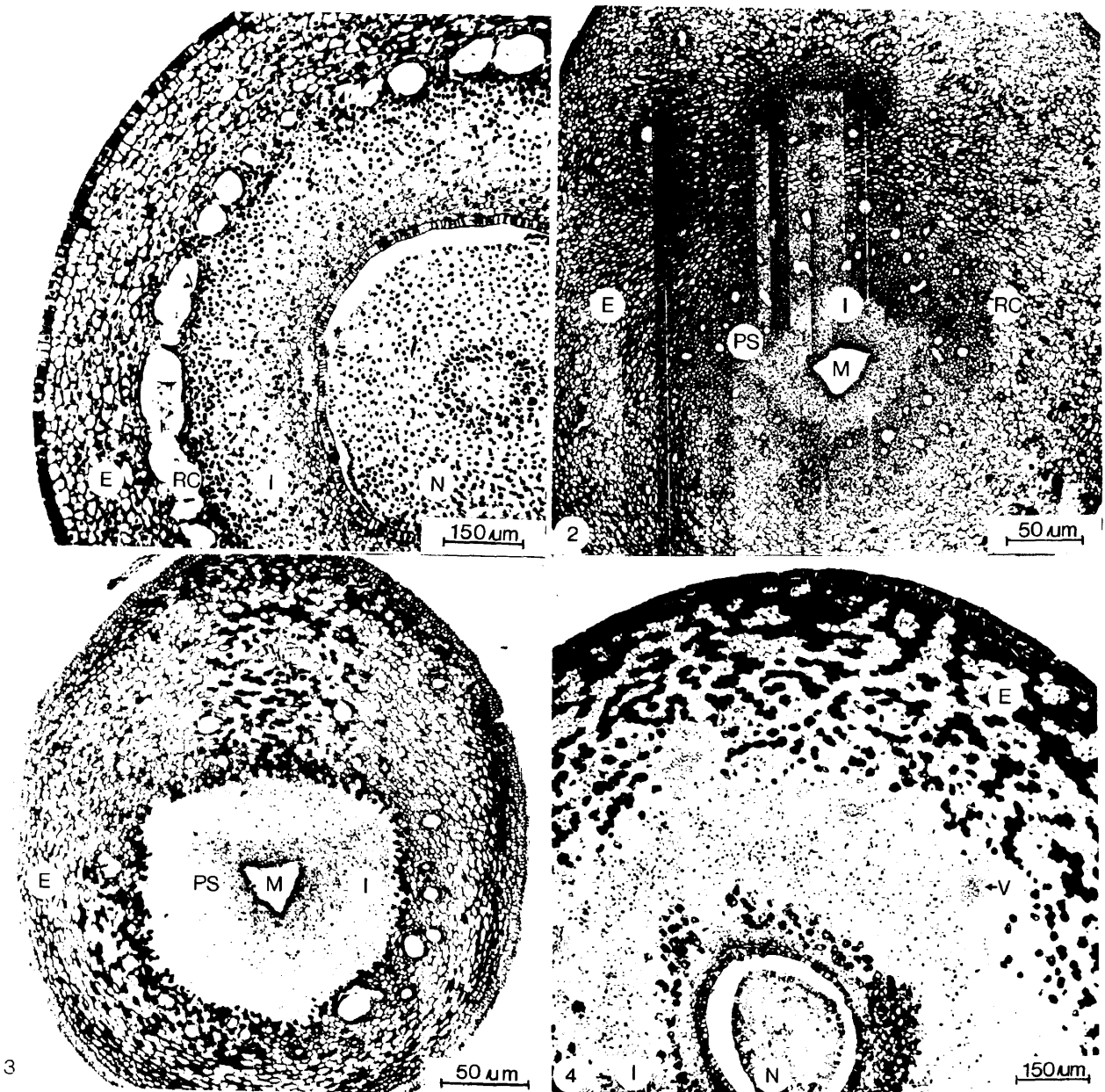


FIGUUR 3.44 1-2 Dwarsdeursnëe van segmente van die epimatium van *P. latifolius* om die struktuur aan te toon van 1. die biseriale epidermis (be), en 2. huidmondjie in tregetervormige holte. 3. Dwarsdeursnee van 'n vegetatiewe blaar van *P. latifolius* om die bou van die huidmondjie aan te toon. cu, kutikulêre groef; gr, grondweefsel; h, hipodermis; sc, hulpsele; w, wasprop

Die huidmondjies in die epimatium-epidermis van die *Eupodocarpus*-spesies is in 'n tregtervormige holte geleë maar dié van *P. falcatus* nie. Die radiale wande van die een of twee epidermisselle direk langs die hulselle is by laasgenoemde soort korter as dié van die res van die epidermisselle en die derde en vierde ry epidermisselle weg van die hulselle is groot, radiaalgestrek en buig in die rigting van en soms bo-oor die porie. Die porie is by al vier soorte deur 'n wasprop verstop (fig. 3.44.2). Die bou van die huidmondjies kom basies met dié van die vegetatiewe blaar (fig. 3.44.3) en stingel ooreen (kyk ook Schoonraad, 1971). Geen kutikulêre groef kom egter in die hulselle voor nie (fig. 3.44.2). Die aan- of afwesigheid van 'n kutikulêre groef in die huidmondjies van die vegetatiewe blaar is 'n belangrike diagnostiese kenmerk (Schoonraad & Van der Schijff, 1974) maar dit kan by die vroulike strobilus dus nie gebruik word nie. In die ryp strobili word die huidmondjies òf verdruk òf deur lentiselle vervang òf bly as sulks bestaan, maar word feitlik geheel en al verstop deur die waslaag wat die epidermis bedek.

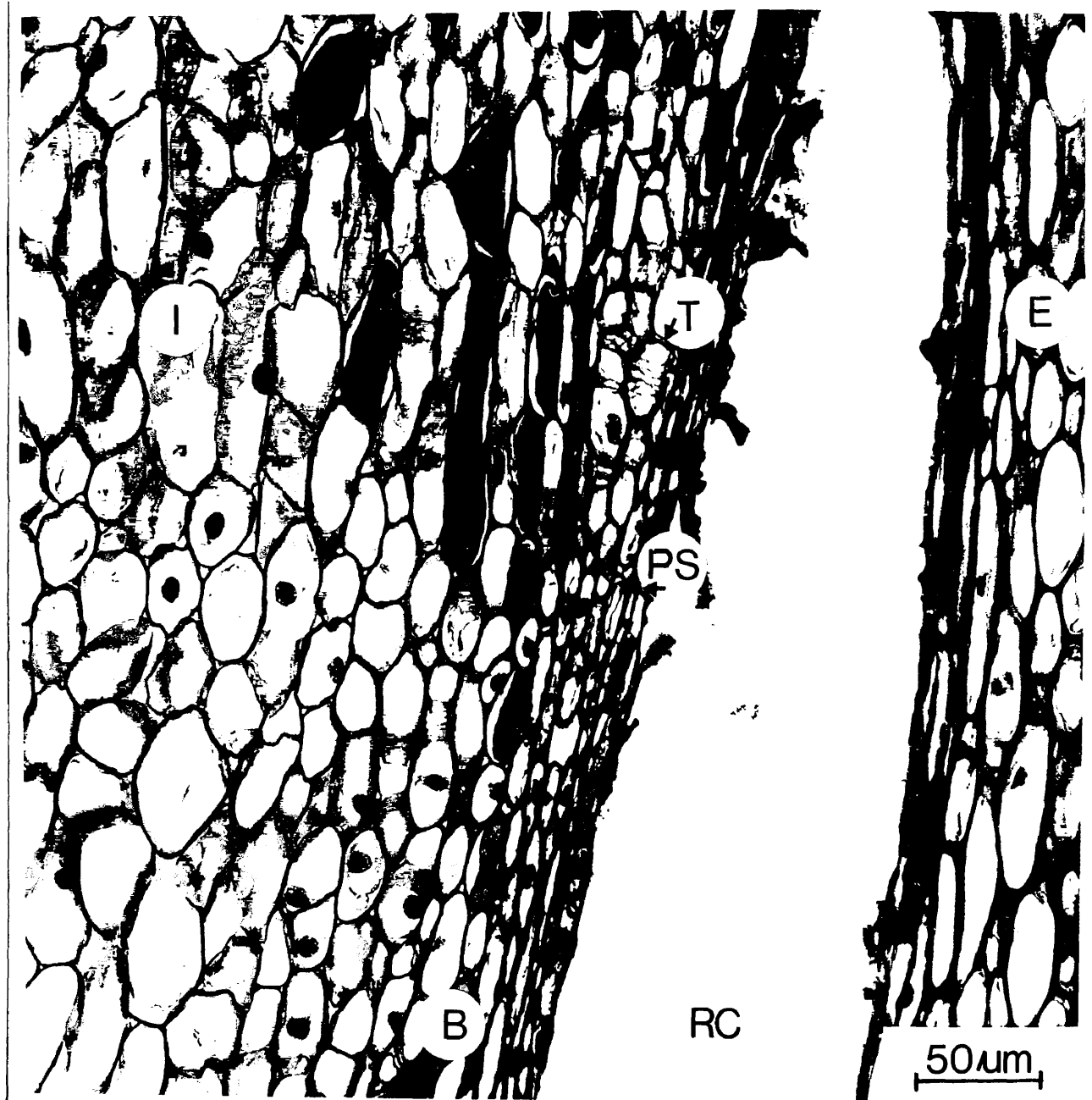
Die hipodermis (fig. 3.44.1) bestaan uit een tot twee lae baksteenvormige of tangensiaal gestrekte, kollenchimaties verdikte selle.

Die grondweefsel van die epimatium (fig. 3.44.1) is opgebou uit 15 tot 25 lae parenchiemselle met swak verdikte wande. Die buitenste sellae is sterk kollenchimaties verdik, is tangensiaal gestrek en het klein intersellulêre ruimtes, terwyl die selle verder na binne groter is, meer tangensiaal gestrek is, die wande dunner en die intersellulêre ruimtes groter is. Die dorsale kant van die epimatium is breër as die ventrale kant en bestaan uit selle wat groter is, meer onreëlmatig gerangskik is en effens dikker wande het as dié aan die ventrale kant.



FIGUUR 3.45 Dwarsdeursnëe van segmente van fertiele organe van
1. *P. elongatus*, 2. *P. henkelii*, 3. *P. latifolius*, en
4. *P. falcatus*.

E, epimatium; I, integument; M, mikropilum; N, nusellus;
PS, parenchimatiese selstriae; RC harpuiskanaal;
V, vaatweefsel



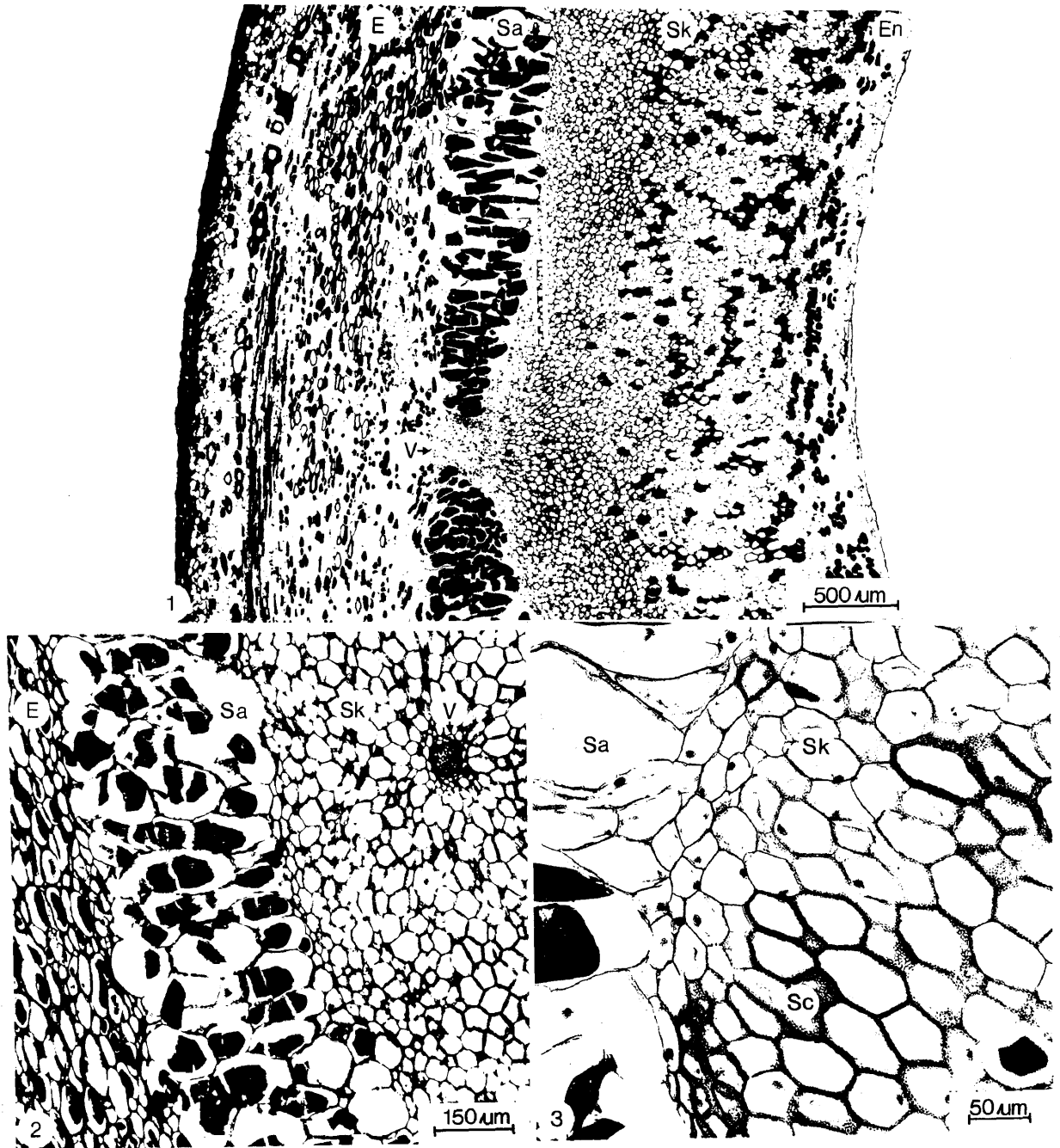
FIGUUR 3.46 Dorsiventrale, mediane lengtesnee van die ventrale chlasale gedeelte van die fertiele orgaan van *P. elongatus*.

B, grens tussen epimatium en integument; E, epimatium;
I, integument; PS, tangensiaal gestrekte parenchiemselle;
RC, harpuiskanaal; T, trageïed

In die epimatium-grondweefsel word steenselle aangetref wat by *P. falcatus* en *P. henkelii* in groter hoeveelhede voorkom as by die ander twee soorte. By *P. elongatus* is hierdie steenselle in die dorsale deel van die epimatium aan die epidermiskant van die vaatbondel gekonsentreer. By *P. falcatus* kom ook kristalhoudende selle verspreid voor, waarvan die inhoud bruin kleur met safranien en *Fast Green* en ooreenstem met dié van die sarkotestaselle (kyk p.128).

Harpuiskanale wat ongeveer parallel met die langas van die nusellus deur die lengte van die fertiele orgaan loop, kom in die epimatium van al vier soorte voor en by *P. falcatus* ook in die integument (fig. 3.45). Die harpuiskanale van *P. falcatus* is kleiner in deursnee as dié van die *Eupodocarpus*-spesies (vergeelyk fig. 3.45.4 met 3.45.1-3). By *P. henkelii* is die harpuiskanale vertak, kan tangensiaal verloop en is in die ryp fertiele orgaan tot 1,5 mm in dwarsdeursnee. By *P. elongatus* kom die harpuiskanale in 'n enkel kring naby die grens met die integument voor (fig. 3.45.1).

Aan die ventrale chalasale kant van die saadknop ongeveer op die vlak waar die integument in die chalasale area doodloop, kom vier tot vyf lae dunwandige, tangensiaal gestrekte selle voor (fig. 3.46). In 'n enkele geval is by *P. elongatus* trageëde, waarvan die sekondêre wande spiraalvormig verdik is, met hofstippels, in assosiasie met laasgenoemde selle waargeneem. Die elemente stem ooreen met die transfusieweefselemente wat in die vegetatiewe blare voorkom (Schoonraad & Van der Schijff, 1974) (kyk ook fig. 3.60.1, p.154). Die grens tussen epimatium en integument word gevorm deur relatief klein selle wat met looistof gevul is en persswart met safranien kleur (fig. 3.46). Dit is waarskynlik die buitenste integument-epidermis. Die epimatium en integument is vir die grootste deel baie nou met mekaar vergroei. Die epimatiumselle is oor die algemeen egter groter en het dikker wande as dié van die



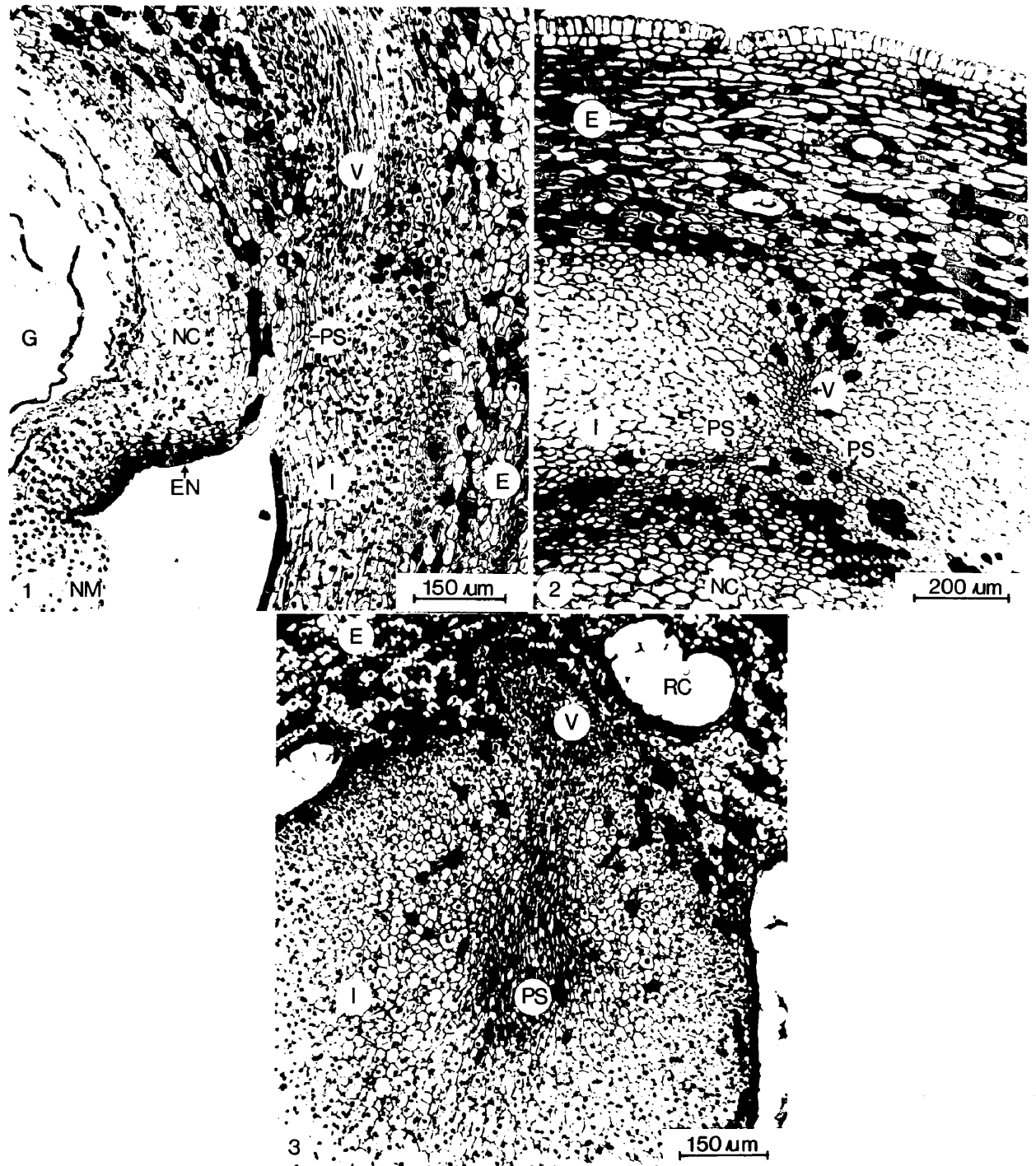
FIGUUR 3.47 1. Dorsiventrale, mediane lengtesnee en 2-3. dwarsdeursnee van segmente van die fertiele orgaan van *P. falcatus*.

E, epimatium; En, endotesta; Sa, sarkotesta;
Sc, sklereïede; Sk, sklerotesta; V, vaatweefsel

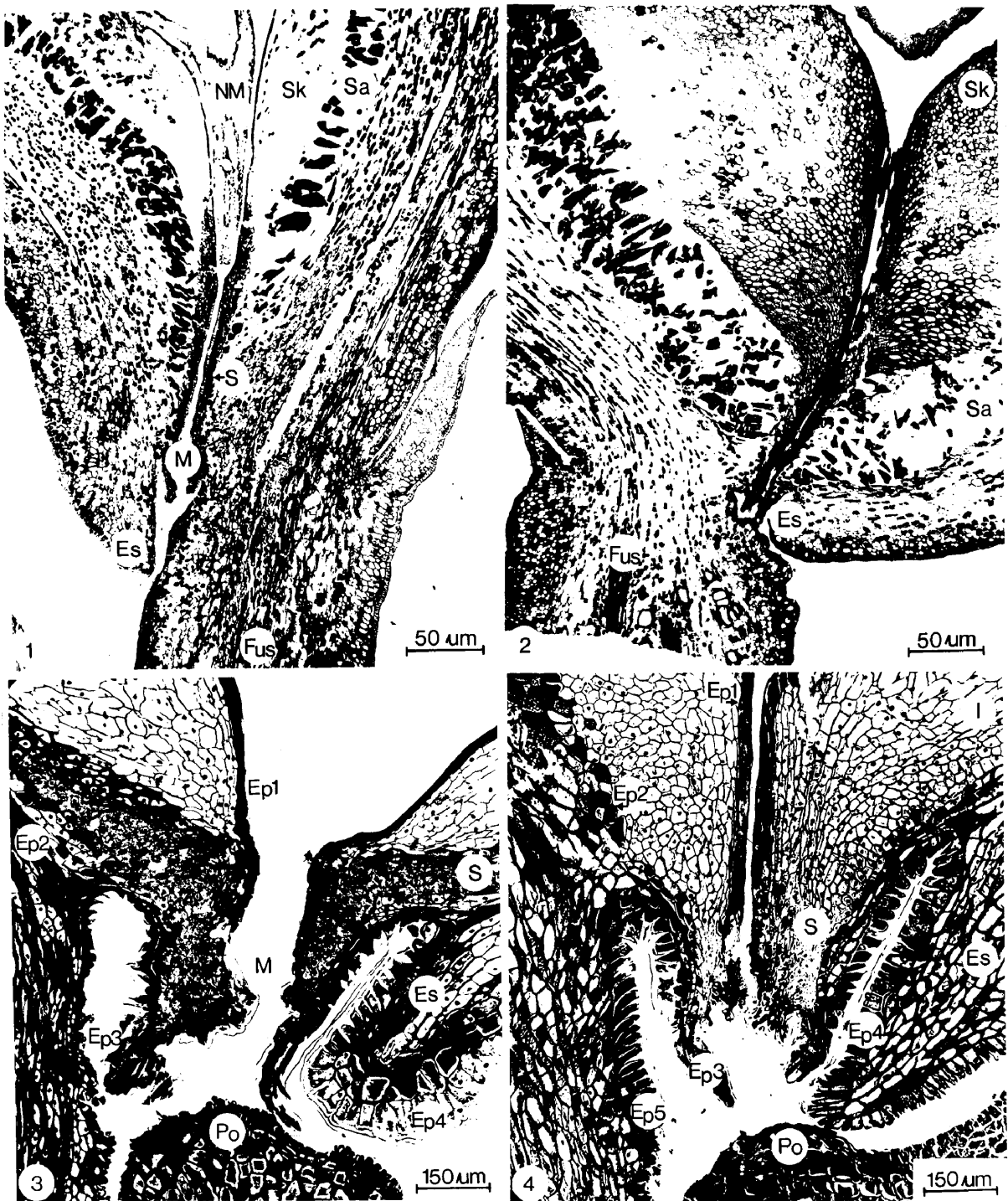
integument. In die ryp toestand bestaan die epimatium van die *Eupodocarpus*-spesies hoofsaaklik uit looistofhoudende selle en steenselle, terwyl dit by *P. falcatus* saam met die sarkotesta die vlesige deel van die ryp fertiele orgaan vorm.

Die integument bestaan, afgesien van die versterkingsweefsel by die mikropilum, by die *Eupodocarpus*-spesies uit dunwandige selle. By *P. latifolius* kom min of geen looisuurhoudende selle daarin voor nie en dit is dus relatief maklik om die integument van die epimatium te onderskei (fig. 3.45.3). By *P. elongatus* (fig. 3.45.1) kom groot hoeveelhede looistofbevattende selle egalig versprei deur die integument voor. By *P. henkelii* kan in die volwasse saad drie lae in die integument onderskei word, naamlik 'n laag klein, lewende selle aan weerskante van 'n laag looistofhoudende selle. By al drie die *Eupodocarpus*-spesies word die integument en die nusellus egter in die ryp saad deur die ontwikkelende vroulike gametofiet verdring.

By *P. falcatus* word in die volwasse saad duidelik drie lae in die integument onderskei (fig. 3.47.1). Die selle van die buitenste twee tot vier lae wat aan die epimatium grens vergroot in 'n radiale rigting en een sel kan tot 0,5 mm in radiale deursnee wees. Die selholtes word ingeneem deur kristalle (fig. 3.47.2) wat bruin met safranien kleur. Die selwande bly onverdik en verdwyn as die saad ryp is. Dié laag vorm die sarkotesta wat saam met die epimatium die vlesige deel van die fertiele orgaan is. Die 30 tot 50 sellae aangrensend aan die sarkotesta vorm die sklerotesta. Die waarneming van Gibbs (1912) dat die steenagtige laag van die ryp fertiele orgaan van sekere *Podocarpus*-soorte "arises in the ovuliferous scale" is dus nie korrek nie, in elk geval nie wat *P. falcatus* betref nie. In die jong saad is die selle van die sklerotesta dunwandig, maar sklereïede word gaandeweg gevorm met enkelvoudige stippels in die tangensiale en horisontale wande (fig. 3.47.3).



FIGUUR 3.48 1. Dorsiventrale, mediane lengtesnee, 2. dwarsdeursnee en 3. dorsiventrale, tangensiale lengtesnee van segmente van fertiele organe van *P. latifolius* om die verloop van parenchimatiese selstringe aan te toon. E, epimatium; EN, epidermis van chalasale deel van nusellus; G, vroulike gametofiet; I, integument; NC, chalasale deel van nusellus; NM, mikropilêre deel van nusellus (nusellus-kap); PS, parenchimatiese selstring; RC, harpuiskanaal; V, verbindingsweefsel



FIGUUR 3.49 Dorsiventrals, mediane lengtesnee van segmente van die vroulike strobilus van 1-2. *P. falcatus* en 3-4. *P. latifolius* om die mikropilum-kanaal (M) aan te toon.

Ep1, binneste integument-epidermis; Ep2, buitenste integument-epidermis wat met epimatium vergroei is; Ep3, buitenste integument-epidermis by lippe; Ep4, epimatium-epidermis; Ep5, fertiele orgaan-steel-epidermis; Es, epimatium (*sensu stricto*); Fus, fertiele eenheidsteel; I, integument; NM, nusellus-kap; Po, podokarpium; S, versterkingsweefsel; Sa, sarkotesta; Sk, sklerotesta © University of Pretoria

In die jong saad loop relatief klein, ronde vaatbondels, wat hoofsaaklik uit dunwandige elemente bestaan, deur die sklerotesta in 'n rigting parallel met die langas van die vroulike gametofiet (fig. 3.47.2). Afgesien van hierdie vaatbondels dring vaatstringe ook die sklerotesta deur die sarkotesta vanaf die epimatium binne (fig. 3.47.1). Dit veroorsaak dat die sklerotesta wat in die ryp saad ongeveer 3 mm in radiale deursnee is, 'n onreëlmatige punterige buitenste oppervlak het. Na afsterwe van die vaatstringe kom gaatjies in die punte voor wat nie in alle gevalle dwarsdeur die sklerotesta loop nie. Hierdie gaatjies of holtes het waarskynlik 'n positiewe invloed op wateropname van die saad. Die derde laag van die integument is die binneste 10 tot 15 sellae wat aan die nusellus grens. Hierdie is dunwandige, looistofhoudende parenchiemselle wat die endotesta vorm en in die ryp saad platgedruk is.

By die *Eupodocarpus*-spesies dring vaatweefseltrageëde nie die integument binne nie. Vanaf die chalasale area ongeveer by die aansluiting van integument en nusellus, loop dunwandige weefsel wel op een tot drie plekke uit die epimatium deur die integument tot by die nusellus (fig. 3.48). Op die grens tussen integument en nusellus strek dunwandige, tangensiaal gestrekte selle vir die lengte van ongeveer vier tot vyf selle na weerskante van die vaatbondel uit. Verdere bespreking van hierdie weefsel word op p.158 gegee.

Die mikropilumkanaal word vanaf die jong tot volwasse saad geleidelik nouer (fig. 3.49). By *P. falcatus* (fig. 3.49.1-2) is dit nouer en langer as by die *Eupodocarpus*-spesies (fig. 3.49.3-4) en kan tot 1,5 mm lank wees. Die lippe van die mikropilum het by die *Eupodocarpus*-spesies in dwarsdeursnee 'n stervorm met drie strale waarvan een altyd ventraal wys (fig. 3.50.1). Die punte van die strale mag gevurk wees. Hoër op in die kanaal nader aan die nusellus word die strale wyer (fig. 3.45.2-3) en nog hoër op in die rigting van die chalasa waar die nusellus deur die integument



FIGUUR 3.50 Dwarsdeursnee van die mikropilêre area van vroulike strobili van 1. *P. latifolius* en 2. *P. falcatus*.
E, epimatium; Ep1, binneste integument-epidermis; Ep2, buitenste integument-epidermis wat met die epimatium vergroei is; Fus, fertiele eenheid-steel; I, integument; M, mikropilum; PS, parenchimatiese selstring; RC, harpuiskanaal; V, vaatweefsel

omsluit word, toon die integument in dwarsdeursnee rond (fig. 3.45.1) soos dit by *P. falcatus* deurgaans is (fig. 3.50.2).

Versterkingsweefsel ontwikkel in die integument (fig. 3.49) wat by die *Eupodocarpus*-spesies hoofsaaklik tot die lippe beperk bly, maar by *P. falcatus* uitbrei om die sklerotesta te vorm. By eersgenoemde groep is dit, afgesien van die epidermis, 8 tot 10 sellae breed soos in lengtesnee gesien. Dit word rondom die mikropilumkanaal smaller in die rigting van die epimatium (fig. 3.49.3). Aan die dorsale kant word die weefsel baie geleidelik smaller en loop hoog op in die saad ongeveer by die chalasale area dood. Die term "afsluitingsweefsel" vir die versterkingsweefsel, soos deur Coertze (1966) gebruik word, is foutief, aangesien die mikropilumkanaal nie deur hierdie weefsel gesluit word nie. Die lippe van die integument kom wel nader aan mekaar as gevolg van epidermiselle wat nã die kanaal buig en radiaal verleng. Dit herinner aan die epidermale papillae wat die sluiting van die mikropilum by *Cephalotaxus drupacea* (Singh, 1961b) en *Ephedra* (Singh & Maheshwari, 1962) veroorsaak. Die mikropilum word feitlik geheel en al van die buitewêreld afgesluit deur die ventrale kant van die epimatium wat baie na aan die podokarpium te lê kom en wat by *P. falcatus* verby die integument strek (kyk ook p.105 en fig. 3.43). Soms groei 'n deel van die podokarpium of fertiele orgaan-steel in die rigting van die epimatium (fige 3.43; 3.49). Die feitlik totale sluiting van die mikropilumkanaal word dus nie deur die versterkingsweefsel veroorsaak nie en die kanaal bly deurgaans oop.

Die binneste en buitenste epidermis van die integument (fige 3.49.3-4; 3.50.1) bestaan uit looistofhoudende, dunwandige selle. Die binneste epidermis is tangensiaal gestrek en, waar dit vry is, met 'n dun kutikula bedek. Waar die integument en epimatium met mekaar vergroei is, is dit uiters moeilik om die buitenste integument-epidermis te onderskei.

Waar dit egter die integument-lippe vorm is dit een tot vier sellae breed, deurtrek met looisuur, radiaalgestrek, hoefystervormig verdik en met 'n dik kutikula bedek. Dit sluit aan by soortgelyke epidermisselle en kutikula van die fertiele orgaan-steel en epimatium (fig. 3.49.3-4).

Die nusellus bestaan hoofsaaklik uit dunwandige selle. Twee dele kan egter ongeveer goed van mekaar onderskei word. Die chalasale deel van die nusellus bestaan uit 'n deel wat met die integument vergroei is, asook 'n deel wat wel vry is van die integument, maar 'n duidelik onderskeibare epidermis het (fig. 3.48.1). Hierdie epidermisselle is tangensiaal gestrek en met looistof en olie-agtige druppels gevul. Die nusellusselle van die chalasale deel is dunwandige, effens tangensiaal gestrekte parenchiemselle wat deur die ontwikkelende vroulike gametofiet platgedruk word.

Aan die mikropilêre kant van die nusellus is 'n piramiedvormige kap wat uit relatief klein, dunwandige parenchiemselle bestaan met klein intersellulêre ruimtes en duidelik waarneembare kerne. Die nuselluskap van *P. falcatus* (fig. 3.49.1) is langer en smaller as dié van die *Eupodocarpus*-spesies en kan tot 1 mm ver in die mikropilumkanaal in strek. Geen epidermis is in die nuselluskap gedifferensieer nie. Dit is hierdie gedeelte wat in die jong saadknop tekens van degenerasie toon, as gevolg van die vorming van die bestuifwingsdruppel en as gevolg van indringing van die stuifmeelbuis. Daar is dus 'n skerp skeidslyn tussen die chalasale en mikropilêre of kappedeelte van die nusellus. Dit wil voorkom asof die nuselluskap uit die nusellus-protodermis, en die res van die nusellus uit die oorspronklike nusellus-massa van die primordium afkomstig is. In die ryp saad is die chalasale deel van die nusellus feitlik geheel en al verdring sodat net 'n korrelrige materiaal oorbly, maar die kap bly bestaan as 'n tregtervormige vliesie naby die mikropilum.

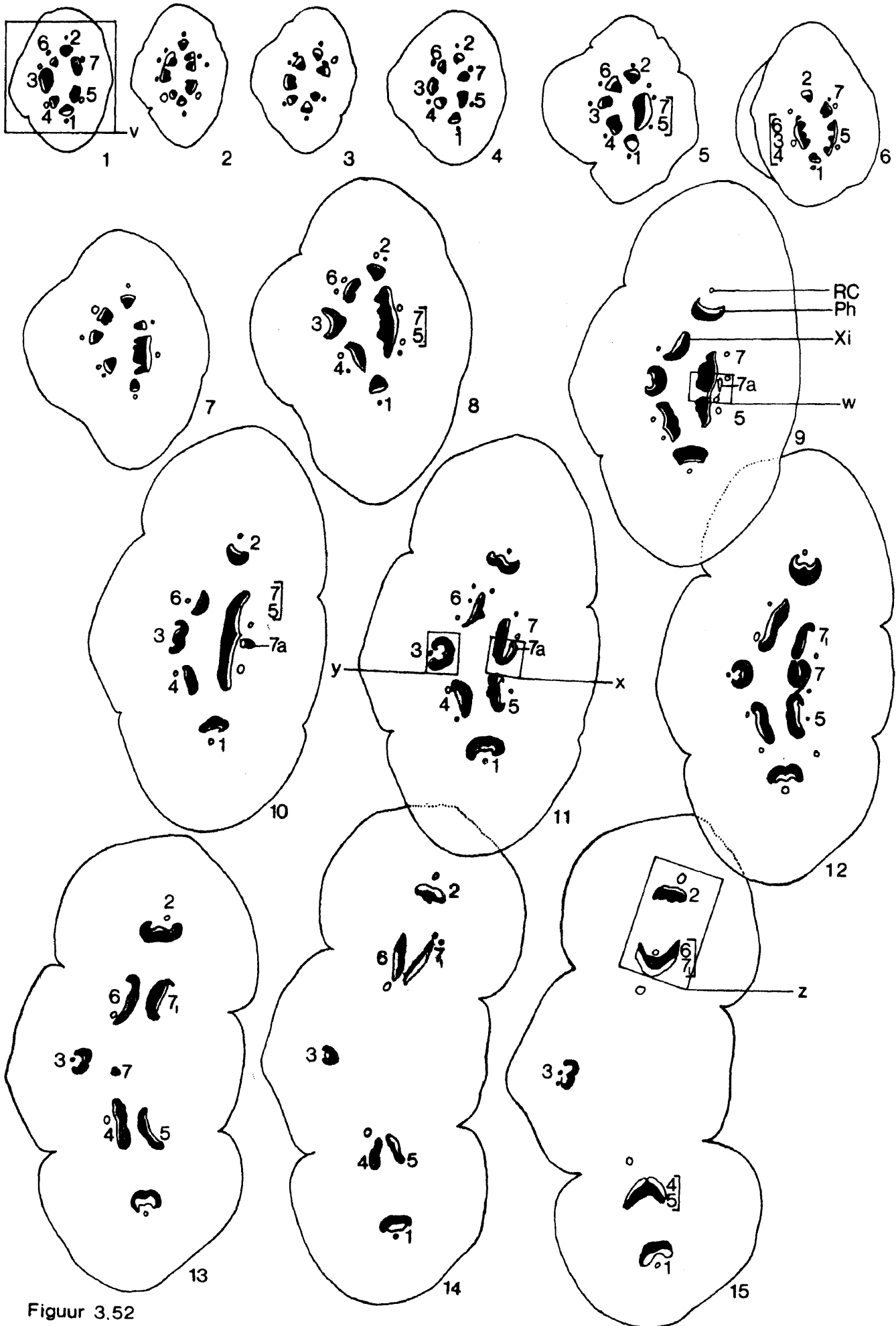


Fig. 3.51

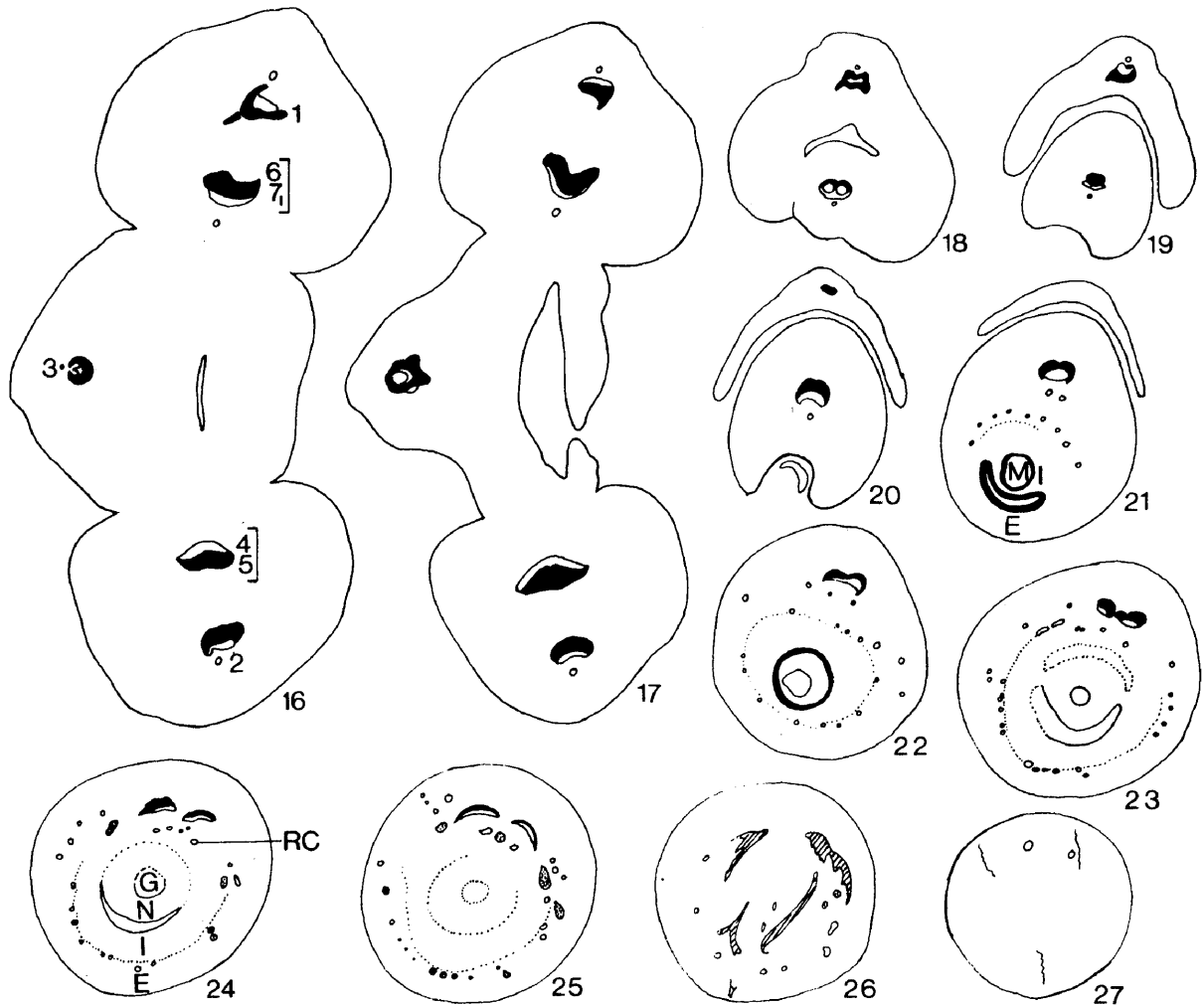
FIGUUR 3.51 Diagrammatiese voorstellings van die verloop van die vaatweefsel in die vroulike strobili van

1. *P. elongatus*,
2. *P. latifolius*,
3. *P. henkelii*, en
4. *P. falcatus*.

Ap, apikulus; A, A(n+1); B, A(n+2); C, L₁;
E, epimatium; Pe, pedunkel; Po, podokarpium;
PS, parenchimatiese selstringe



Figuur 3.52



FIGUUR 3.52 Lyndiagramme van serie-dwarsdeursneë van 'n vroulike strobilus van *P. latifolius*. 1-4. pedunkel, 5-17. podokarpium, 18-27. een van die twee fertiele organe. Vaatbondels nrs. 1, 2 en 3 voorsien L_1 , L_2 en L_a onderskeidelik; 4 & 5 en 6 & 7₁ is die twee pare vaatbondels van die twee fertiele organe $A(n+2)$ en 7a is deel van konsentriese vaatbondel 7 van die strobilusgroeipunt $A(n+1)$.

E, epimatium; G, vroulike gametofiet; I, integument; N, nusellus; Ph, floeëm; RC, harpuiskanaal; Xi, xileem

v,w,x,y & z verwys onderskeidelik na fige 3.54.1, 2, 3, 4 en 5.

DIE VERLOOP VAN DIE VAATWEEFSEL IN DIE VROULIKE STROBILUS

Lyndiagramme van 'n groot aantal mediane, dorsiventrale lengtesneë, tangensiale en mediane antero-posterior lengtesneë, asook dwarsdeursneë van strobili is gemaak. 'n Geselekteerde aantal lyndiagramme en foto's van die dwarsdeursneë word in fige 3.52 tot 3.57 geïllustreer. Om beskrywing te vergemaklik is die vaatbondels in sekere figure genummer, alhoewel arbitrêr en nie in 'n bepaalde volgorde nie. Alhoewel dwarsdeursneë geïllustreer word wat in serie vanaf die pedunkel of fertiele tak in 'n distale rigting gemaak is, moet in gedagte gehou word dat differensiasie van vaatweefsel uit die groeipunt in 'n proksimale rigting plaasvind. Driedimensionele voorstellings van die verloop van die vaatweefsel is saamgestel uit die ondersoek van bogenoemde sneë asook opgehelderde keëls en word in fig. 3.51 geïllustreer. Die verloop van die vaatweefsel in die vroulike strobilus van *P. latifolius* word hoofsaaklik beskryf. Waar dié van die ander drie spesies daarvan verskil word dit vermeld.

In die PEDUNKEL (fige 3.52.1; 3.54.1) kom in die meeste gevalle sewe kollaterale vaatbondels voor, alhoewel ses of agt vaatbondels ook aangetref is. By *P. elongatus* (fige 3.54.7; 3.55.1) kom feitlik deurgaans vier vaatbondels in die pedunkel voor.

In figuur 52 stel vaatbondels nr. 1, 2 en 3 dié voor wat L_1 , L_2 en L_3 onderskeidelik voorsien. Nr. 7 differensieer uit die strobilus-groeipunt $A(n+1)$ en nrs 4 & 5 en 6 & 7₁ ('n tak van nr. 7) is die twee pare vaatbondels wat die twee fertiele organe $A(n+2)$ voorsien.

In die PODOKARPIUM vind verskeie vertakkings en samesmeltings plaas. Vaatbondels nrs 1 en 2 bly egter altyd onafhanklik van die vaatbondels wat die onderskeie fertiele

organe voorsien. Hierdie afsonderlike vaatweefselvoorsiening van die fertiele skutblaar en die saadskub kom ook by die Taxodiaceae en Araucariaceae (Hirmer, 1936), Pinaceae (Aase, 1915) en ander genera van die Podocarpaceae (Hirmer, 1936; Florin 1951) voor.

Vaatbondel nr. 7 is veral onderhewig aan vertakking en vervorming. Dit differensieer as 'n konsentriese vaatbondel (fig. 3.52.12) in die podokarpium op 'n vlak meer distaal in die strobilus as wat die drie blaarlaminae afgegee word. Meer proksimaal, maar nog binne die podokarpium word dit kollateraal en versmelt in sommige gevalle met nr. 5. Aan die floeëmkant van nr. 7 (of nrs. 5 & 7) kom in baie gevalle op hierdie vlak 'n addisionele kollaterale vaatbondel voor (nr 7a) met xileem wat na buite wys (fige. 3.52.9-11; 3.54.2-3). Hierdie vaatbondel nr 7a is afkomstig van die konsentriese vaatbondel nr 7.

Nrs 1, 2 en 3 (fig. 3.54.4) is kollaterale vaatbondels wat in baie gevalle hoefystervormig is of soms ook konsentriese. By *Sciadopitys* (Taxodiaceae) (Worsdell, 1899) en *Pinus banksiana* kom amfikhribale konsentriese vaatbondels voor, terwyl dié by *Podocarpus amphivasal* is.

By *P. falcatus* kom in die fertiele sytak A(n+1) 'n kring kollaterale vaatbondels voor (fige 3.54.8; 3.56.1-2) soortgelyk aan dié in die vegetatiewe stingel (kyk Schoonraad, 1971). Vaatbondels verlaat herhaaldelik die sentrale silinder om die blare, wat spiraalgewys op die fertiele sytakkie gerangskik is, te voorsien (fig. 3.56.1-5). By *P. falcatus* is minstens een van die vaatbondels wat die fertiele orgaan voorsien (fig. 3.56.4-5, vaatbondel nr 1) en dié wat die fertiele skutblaar voorsien (fig. 3.56.5-6, vaatbondel nr 1a) vertakkings van dieselfde vaatbondel (fig. 3.56.3, vaatbondel nr 1). In die basis van die fertiele eenheid kom twee (fig. 3.56.8-9) of drie (fig. 3.57.2) kollaterale vaatbondels voor.

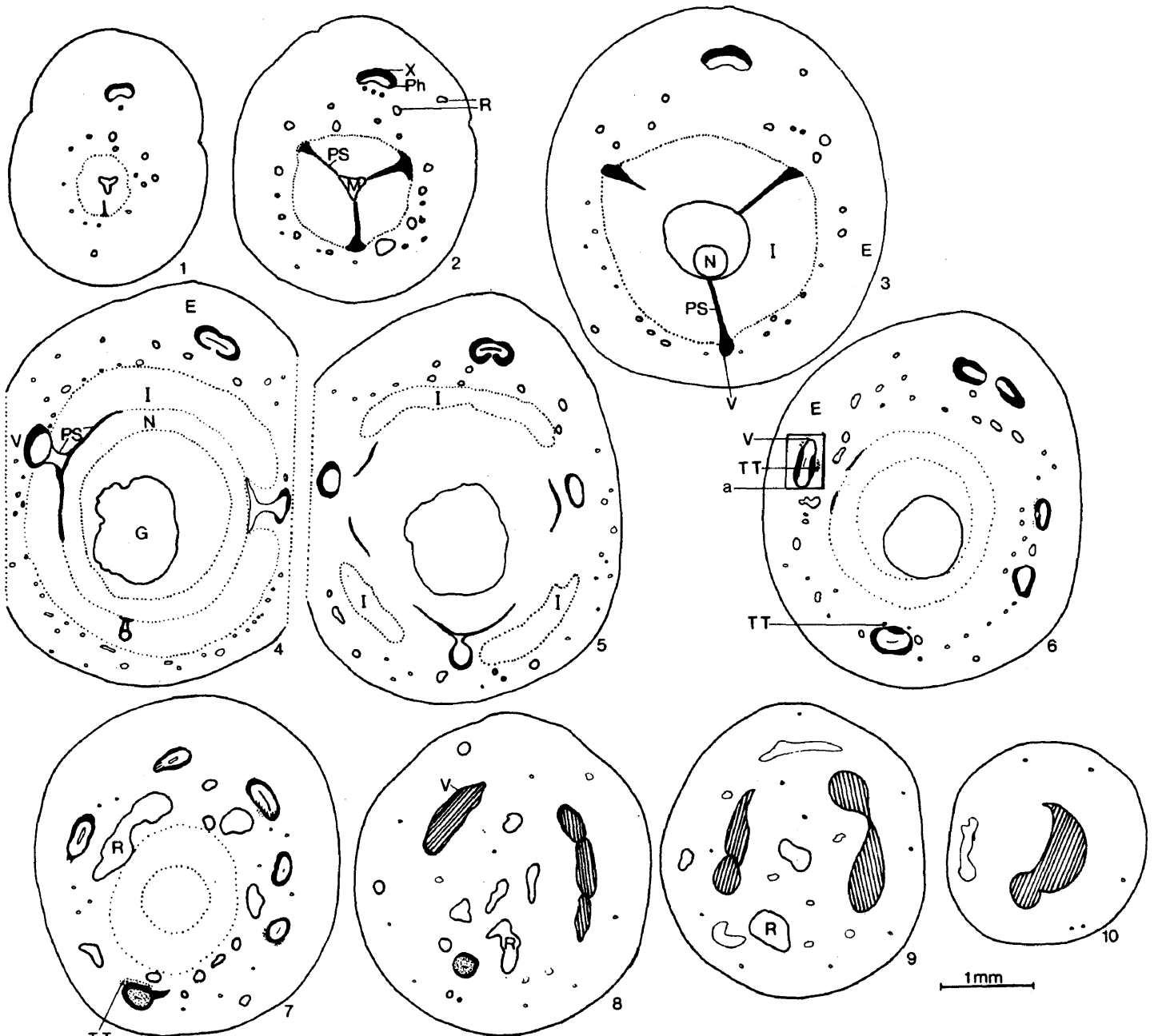
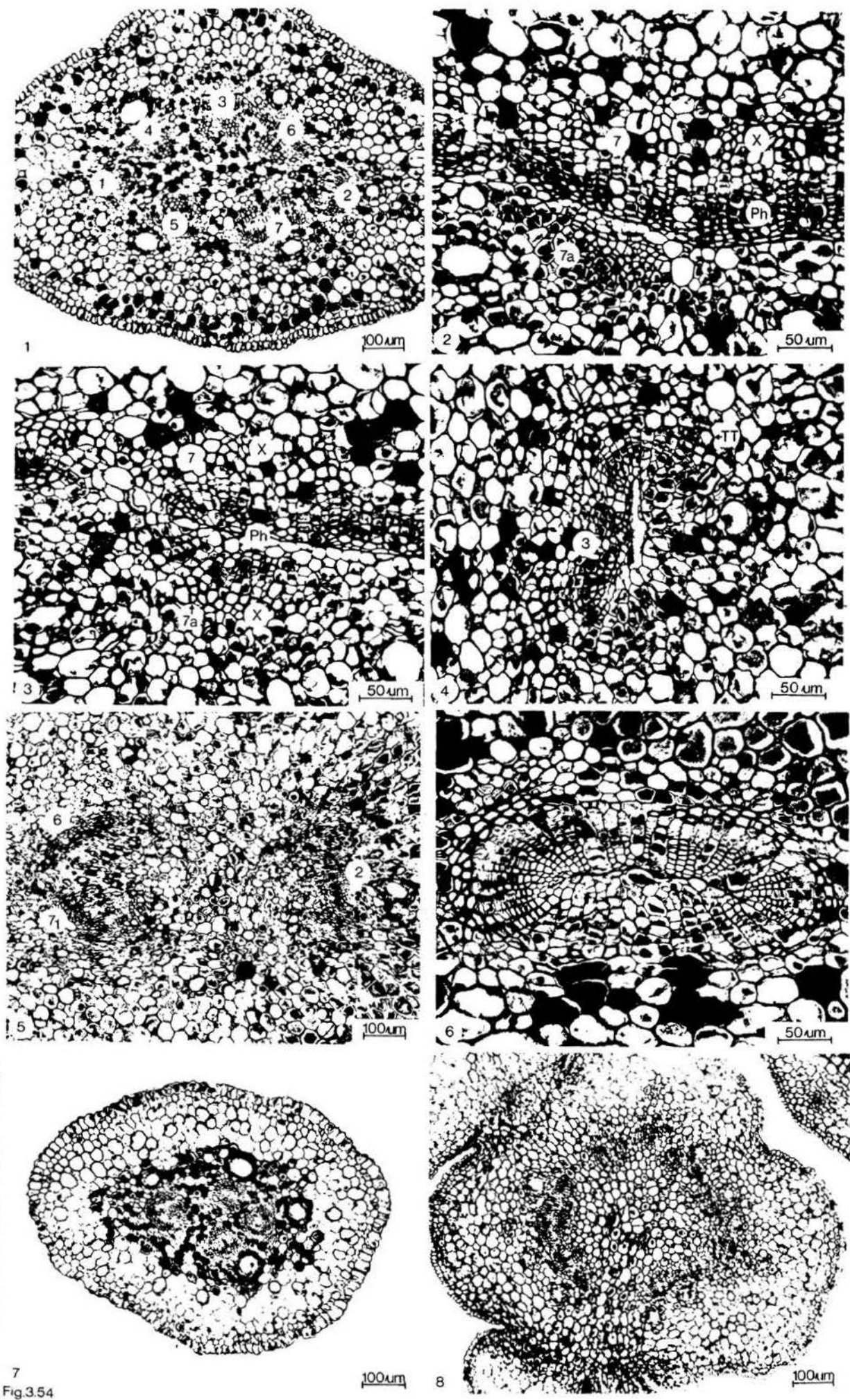


Fig 3.53

FIGUUR 3.53 Lyndiagramme van serie-dwarsdeursneë van 'n fertiele orgaan van *P. latifolius*.
1-2. Mikropilêre area; 6-10. Chalasale area.
In 3. is nusellus en integument vry van mekaar en in 4-5. met mekaar vergroei.
E, epimatium; G, vroulike gametofiet;
I, integument; M, mikropilum; N, nusellus;
Ph, floeëm; PS, parenchimatiese selstringe;
RC, harpuiskanaal; TT, transfusieweefsel-
trageëde; V, vaatweefsel; X, xileem.
In 6. verwys a na fig. 3.60.2.

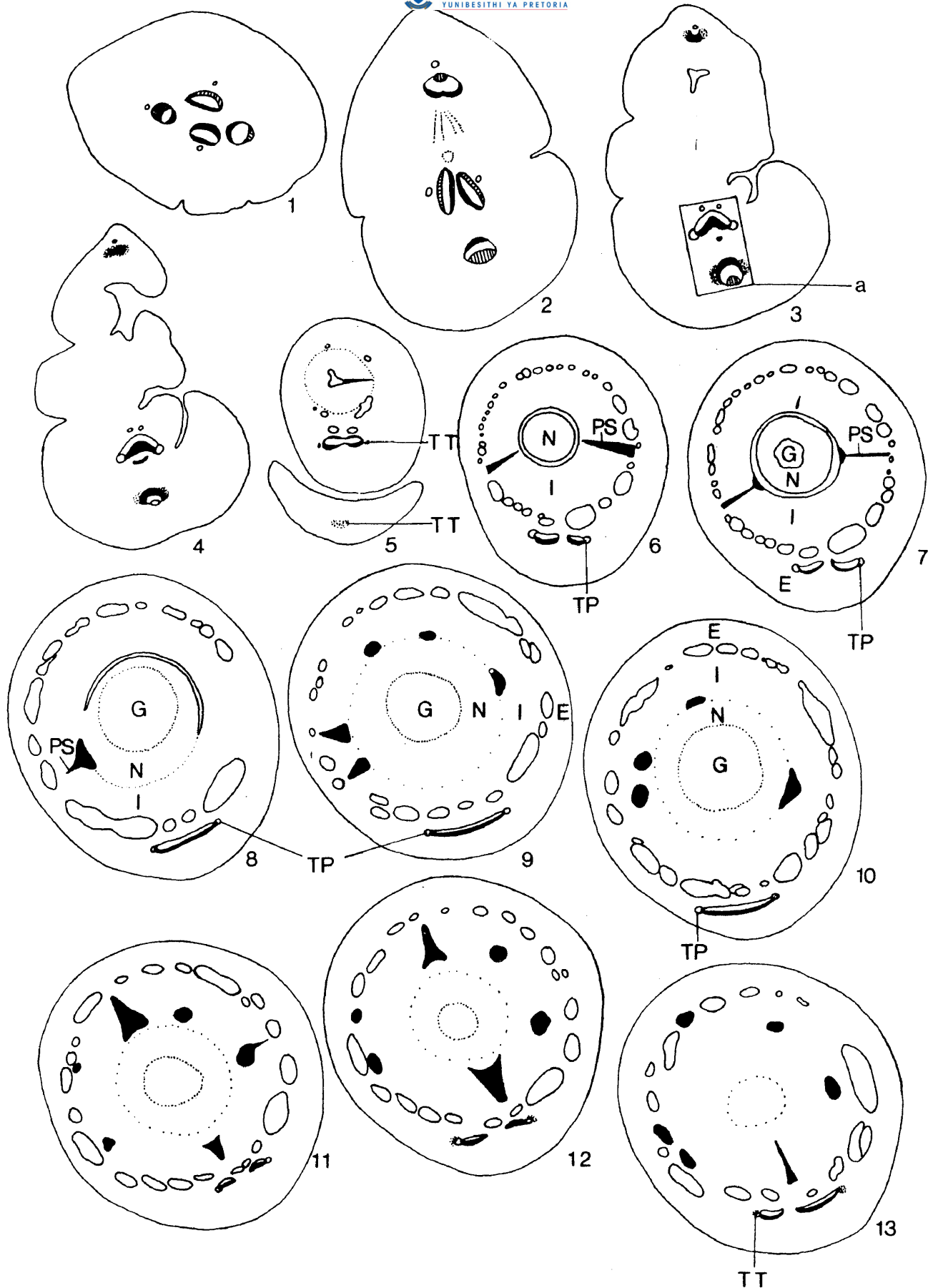


7
Fig.3.54

- FIGUUR 3.54 Dwarsdeursneë van segmente van vroulike strobili.
- 1-6. *P. latifolius*. Vaatbondels is soos in fig. 3.52 genommer.
1. Pedunkel (v van fig. 3.52.1).
 2. Mediane deel van podokarpium (w van fig. 3.52.9).
 3. Mediane deel van podokarpium (x van fig. 3.52.11).
 4. Blaarspoor (y van fig. 3.52.11).
 5. Distale deel van podokarpium (z van fig. 3.52.15).
 6. Konsentriese vaatbondel in dorsale deel van epimatium.
7. Pedunkel van *P. elongatus*.
8. Fertiele sytak van *P. falcatus*.

By *P. latifolius* verloop twee kollaterale vaatbondels (fig. 3.52 nrs 4 & 5 en 6 & 7) in assosiasie met elk van die fertiele skutblaarvaatbondels (nrs. 1 en 2) in elke fertiele eenheid-steel, sodat in die podokarpium op hierdie vlak in dwarsdeursnee gewoonlik ses (of 7 indien die vaatbondel wat L_a voorsien ook aanwesig is) waargeneem kan word (fig. 3.52.4). Die twee vaatbondels (nrs 4 en 5) geassosieer met die blaarspoor (nr 1) toon ooreenkoms met die enkel blaarspoorvaatbondel met twee sytak-(okselknop)-vaatbondels met 'n enkel blaaropening wat in die vegetatiewe stingel aangetref word (fig. 3.58.1).

Vaatbondels nrs. 1 en 2 wyk na die kante uit. Die geassosieerde vaatbondels 4 & 5 en 6 & 7 ondergaan rotasie sodat die xileem wat oorspronklik na die murg van die stelé van die podokarpium gewys het (fig. 3.52.10) geleidelik na buite draai terwyl die pare vaatbondels na mekaar beweeg (fig. 3.52.13-14) om 'n V-vorm aan te neem (fig. 3.52.15; 3.54.5). In die versmelte hoefystervormige vaatbondel wat distaal verloop en die epimatium voorsien, is die xileem dus na buite gerig en wys na die xileem van die vaatbondel van die fertiele skutblaar. Gedurende die verloop van hierdie vaatbondel mag dit ook neig om konsentries te wees (fig. 3.54.6). By *P. falcatus* vind 'n soortgelyke rotasie plaas, maar die twee vaatbondels versmelt òf nie met mekaar nie (fig. 3.56.10) òf hulle versmelt wel, (fig. 3.57.1-3), maar slegs vir 'n kort afstand voordat hulle weer vertak (fig. 3.57.5). Hierdie rotasie van die vaatweefsel by lede van die Podocarpaceae word ook onder andere deur Gibbs (1912), Sinnott (1913), Aase (1915) en Coertze, Schweickerdt & Van der Schijff (1971) beskryf. In die basis van die fertiele eenheid loop die vaatbondel van L_1 en een of twee vaatbondels van $A(n+2)$, waarvan een gewoonlik ongeveer op die vlak van die mikropilum in twee of drie dele vertak (fige 3.51.4; 3.59). By *P. latifolius* loop 'n enkel vaatbondel deur die fertiele orgaan-steel.

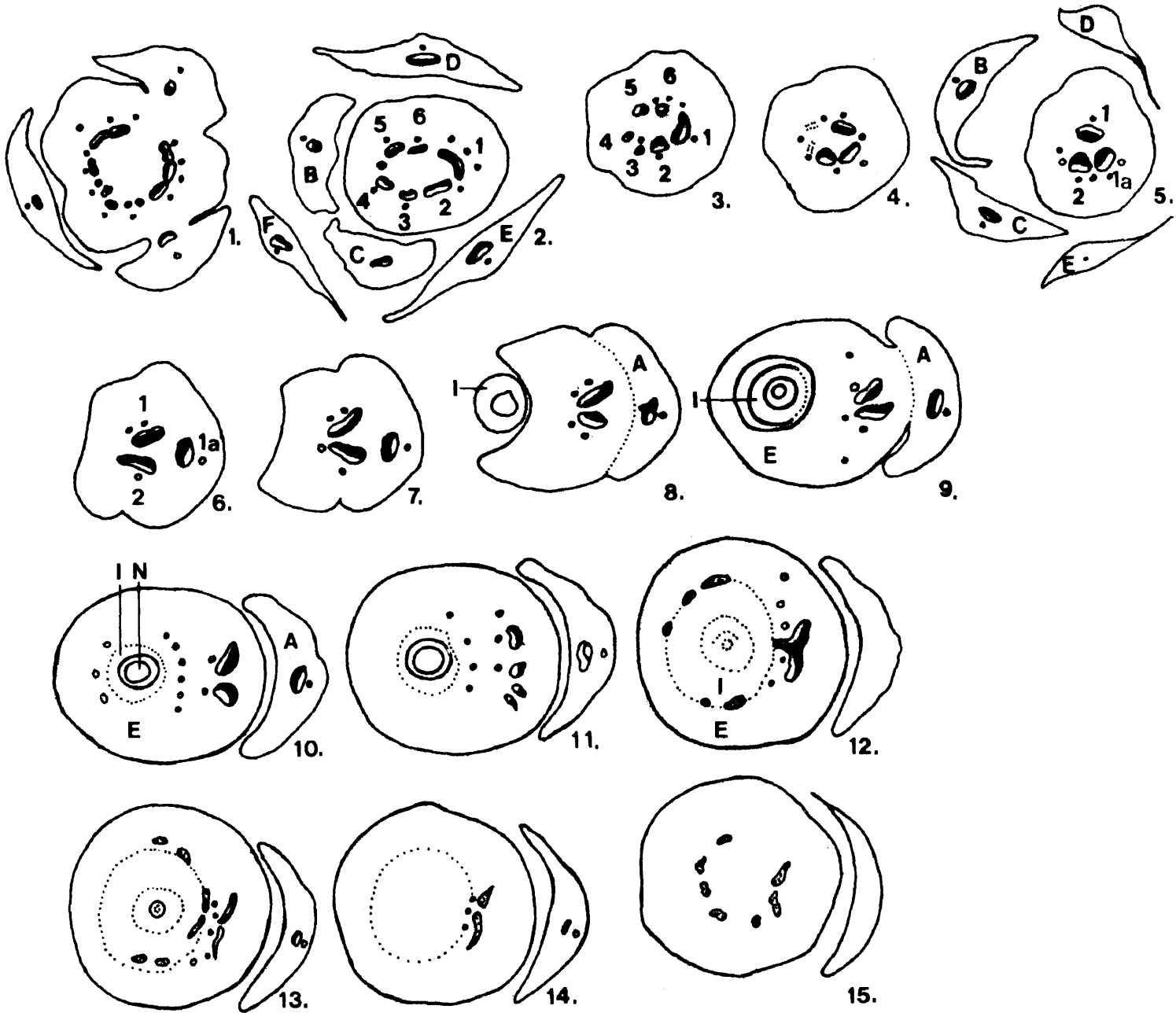


FIGUUR 3.55 Lyndiagramme van serie-dwarsdeursneë van 'n vroulike strobilus van *P. elongatus*. 1. Pedunkel. 2-4. Distale deel van podokarpium. 5-13. Fertiele orgaan.

E, epimatium; G, vroulike gametofiet; I, integument;
N, nusellus; PS, parenchimatiese selstringe;
TT, transfusieweefseltrageïede; TP, parenchimatiese selgroepe.
In 3 verwys a na fig. 3.60.3.

In die FERTIELE ORGAAN is die vaatbondel in die dorsale deel van die epimatium op die vlak van die mikropilum òf enkel (fige 3.52.21 & 3.53.1) òf vertak (fig. 3.51.2). Dit vertak egter deurgaans op 'n vlak wat ooreenstem met die middel van die vroulike gametofiet (fige 3.52.24; 3.53.6). Een van die twee takke gee in sommige gevalle (fig. 3.51.2) 'n endjie nader aan die chalasale area vanaf die dorsale kant 'n tak af wat deur die integument na die nusellus loop en dit op die samesmeltingsarea van integument en nusellus bereik. Hiervandaan loop die vaatbondel 'n endjie deur die integument in die rigting van die mikropilum en loop dan dood.

Die twee hooftakke van die vaatstelsel loop in die dorsale kant van die epimatium in 'n chalasale rigting. In die apikale deel van die epimatium, teenoor die chalasale area, gee elk van die twee vaatbondels 'n tak af wat skerp in 'n mikropilêre rigting loop. Een vaatbondel loop dus aan die anterior en een aan die posterior kant van die fertiele orgaan, verbreed effens en loop ongeveer halfpad tussen die apikale punt van die epimatium en die mikropilum geleidelik dood (fig. 3.51.2). Die twee hoofvaatbondels kan dan ongeveer reg teenoor die chalasale area met mekaar versmelt en die enkel vaatbondel wat so ontstaan buig in die rigting van die versmeltingsarea van nusellus en integument aan die ventrale kant van die fertiele orgaan, waar dit effens verbreed en die gedifferensieerde vaatelemente geleidelik doodloop. In die meerderheid gevalle is egter gevind dat die twee hoofvaatbondels wat in die dorsale kant van die epimatium loop, onafhanklik van mekaar bly (fig. 3.53.6-10). Dan loop een tak vanaf die apikale deel van die anterior kant skerp in 'n mikropilêre rigting, terwyl die ander tak aan die posterior kant 'n sytak afgee wat ongeveer parallel met die ander soortgelyke bondel in die rigting van die mikropilum loop. Die enkele hoofvaatbondel loop verder en buig aan die ventrale kant in 'n mikropilêre rigting, loop 'n kort afstand deur die integument en loop teen die nusellus dood.



FIGUUR 3.56 Lyndiagramme van serie-dwarsdeursneë van 'n vroulike strobilus van *P. falcatus*. 1-3. Fertiele sytak (kyk fig. 3.54.8). 4-15. Fertiele eenheid. Nrs 1 & 2 is die vaatbondels van die fertiele eenheid A(n+2); nrs 1a, 3 en 6 gaan na L₁, L₂ en L₃ onderskeidelik en 4 & 5 is die vaatbondels van die strobilus-groeipunt A(n+1).

A, fertiele skutblaar;
B-F, strobilus-blare;
E, epimatium; © University of Pretoria N, nusellus

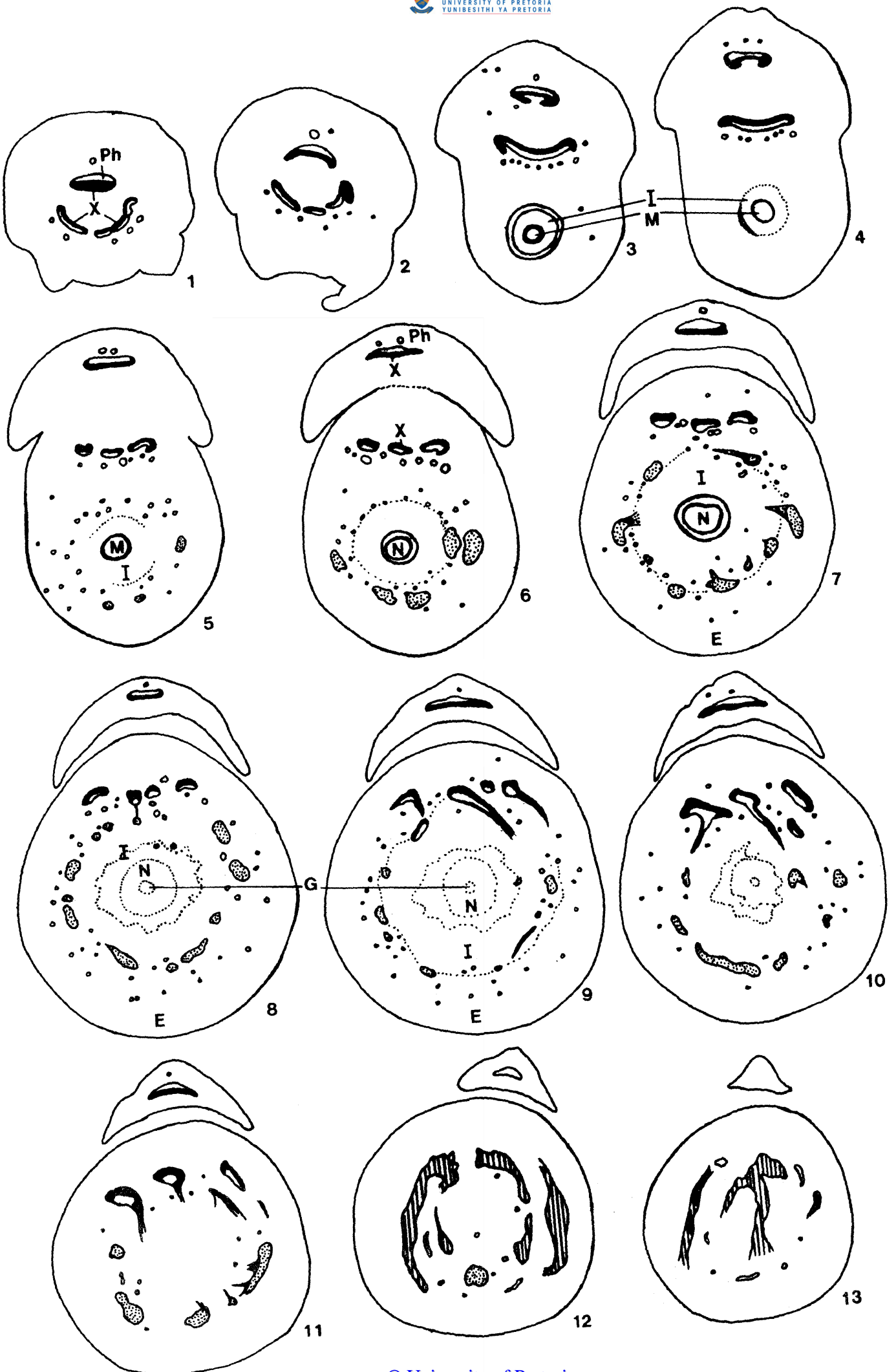


Fig.3.57

FIGUUR 3.57 Lyndiagramme van serie-dwarsdeursneë van die fertiele eenheid van *P. falcatus*.

1-2. Fertiele eenheid-steel.

3-5. Mikropilêre deel.

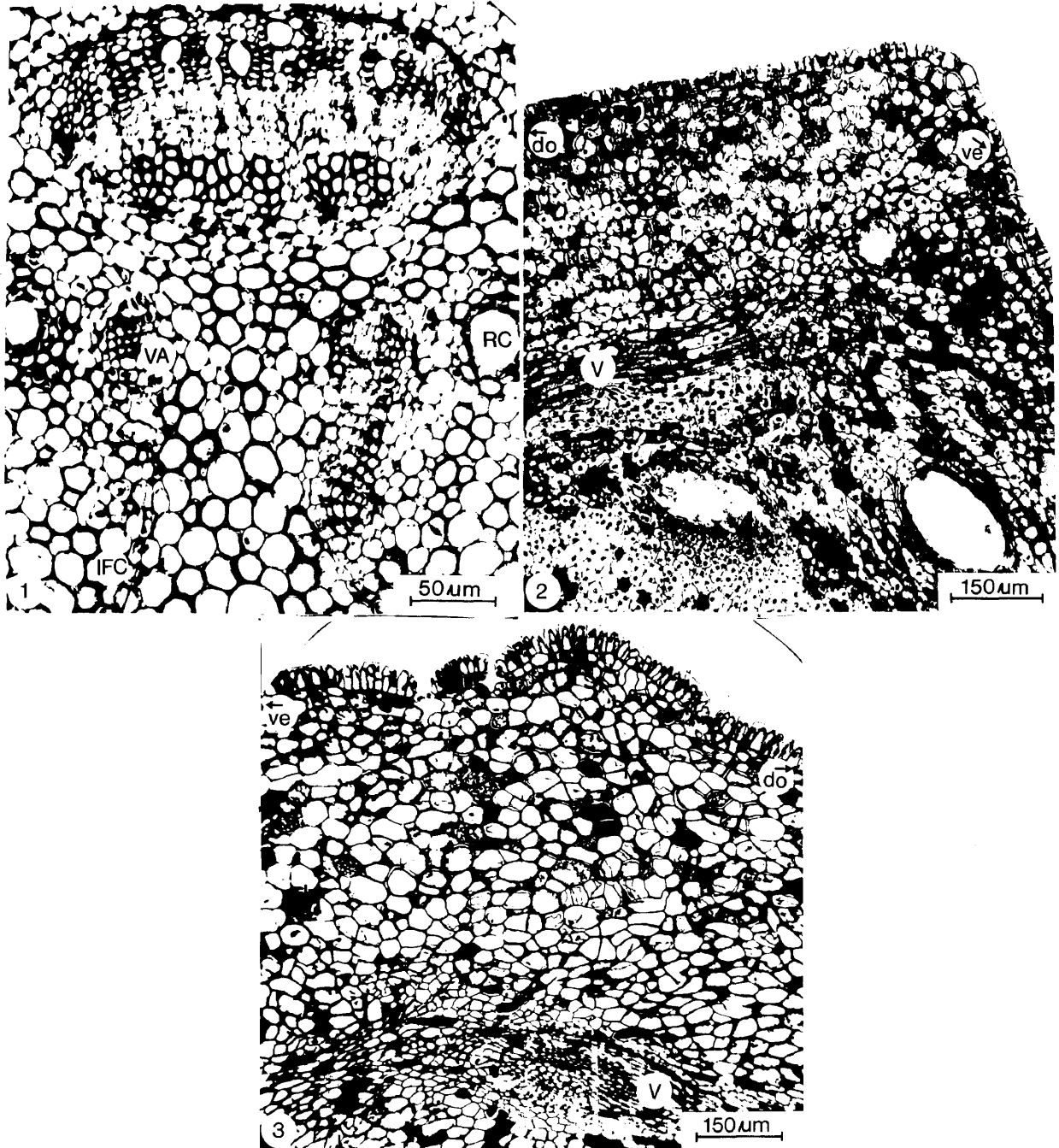
6-8. Mediane deel.

9-13. Chalasale deel.

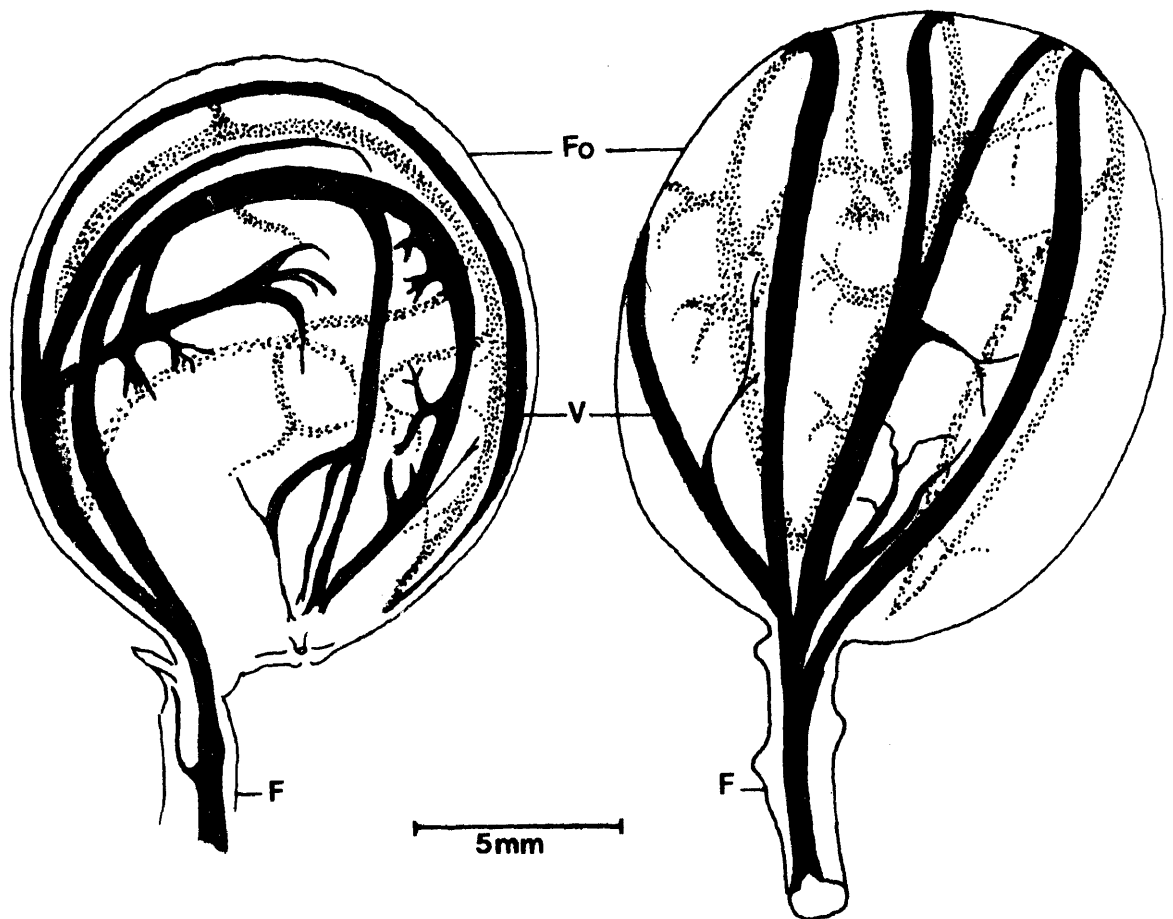
E, epimatium; G, vroulike gametofiet;

I, integument; M, mikropilum; N, nusellus;

Ph, floeëm; X, xileem



FIGUUR 3.58 1. Dwarsdeursnee van 'n vegetatiewe stingelsegment van *P. latifolius* om die vaatbondels van die okselknop (VA) aan te toon.
2 en 3. Dorsiventrale lengtesneë van gedeeltes van die epimatium van *P. elongatus* by die apikulus.
do, dorsaal; IFC, interfassikulêre kambium;
RC, harpuiskanaal; V, vaatweefsel A(n+2); ve, ventraal



FIGUUR 3.59 Driedimensionele voorstelling van die vaatweefsel van die fertiele eenheid van *P. falcatus*.

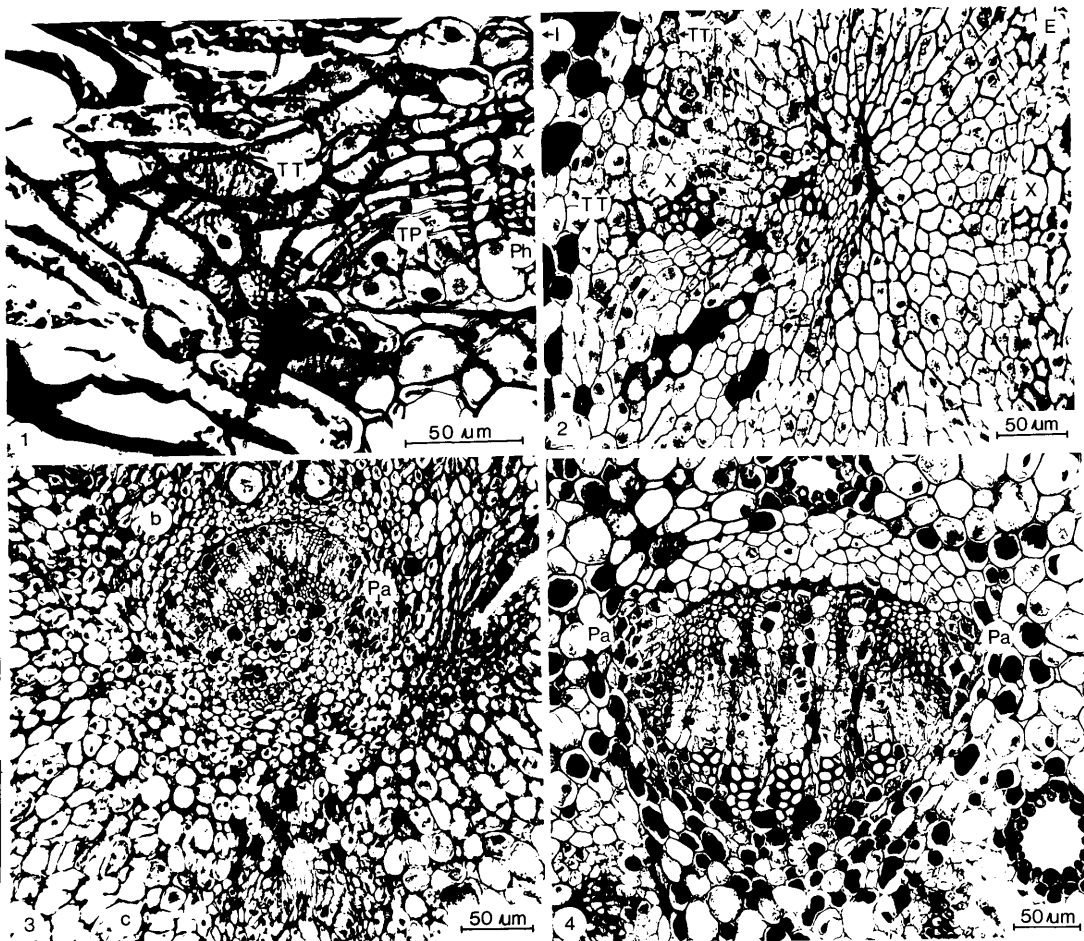
F, fertiele eenheid-steel;

Fo, fertiele orgaan;

V, vaatweefsel

By *P. elongatus* (fige 3.51.1; 3.55) word in die meeste gevalle uit een van die twee hooftakke in die dorsale deel van die epimatium 'n sytak afgegee na die versmeltingsarea tussen integument en nusellus in die dorsale deel van die saadknop. Die twee hoofvaatbondels loop in die chalasale rigting en beide kan vertak. Sekere van hierdie sytakke loop in die epimatium teenoor die chalasale area dood, ander vertak en loop skerp in 'n mikropilêre rigting. Die vaatbondels loop deur die integument (fig. 3.55.10-13), verloop op die grens met die nusellus (fig. 3.55.9) en loop geleidelik teen die nusellus dood (fig. 3.55.8). Ongeveer reg teenoor die apikulus wat by *P. elongatus* en *P. henkelii* veral prominent is, en van vaatweefsel en harpuiskanale voorsien is (fig. 3.58.2), maar by die ander twee spesies ook voorkom, verander die verloop van die vaatweefsel sodat, in 'n mediane lengtesnee, die vaatelemente vertoon asof hulle dwarsgesny is (fig. 3.58.3). Hierdie area lyk dus soos 'n knoop. Die apikulus kan die groeipunt van die dorsale deel van die epimatium wees, alhoewel geen meristematiëse sones daarin onderskei kan word nie (fig. 3.58.2).

In die fertiele orgaan van *P. falcatus* (fige 3.51.4; 3.59) is die vaatweefsel baie meer uitgebreid as dié van die *Eupodocarpus*-spesies. Die twee of drie vaatbondels wat in die basis van die fertiele eenheid (fige 3.56.8-9; 3.57.2) en in die dorsale deel van die epimatium loop, vertak herhaaldelik oor hul hele lengte om die ventro-laterale dele van die fertiele orgaan te voorsien. Sekere van die vaatbondels versmelt oor 'n kort afstand in die apikale deel van die epimatium en vertak weer (fig. 3.56.12-13) òf bly oor hul hele lengte onafhanklik van mekaar (fig. 3.51.4), òf die uiteindes van die twee hoofvaatbondels versmelt met mekaar aan die ventrale kant ongeveer teenoor die mikropilum (fig. 3.59). Die vaatweefsel dring die integument op verskeie plekke binne en loop op verskeie plekke parallel met die lengte-as van die nusellus deur die integument (fig. 3.47.2, p.127). Die integument van *P. falcatus* is dus



FIGUUR 3.60 Dwarsdeursneë van gedeeltes van 1. 'n vegetatiewe blaar van *P. latifolius*; 2. die epimatium van *P. latifolius* met konsentriese vaatbondel in chalasale area van fertiele orgaan; 3. die fertiele orgaan-steel van *P. elongatus*, (kyk a, in fig. 3.55.3); 4. vegetatiewe stingel van *P. elongatus*.

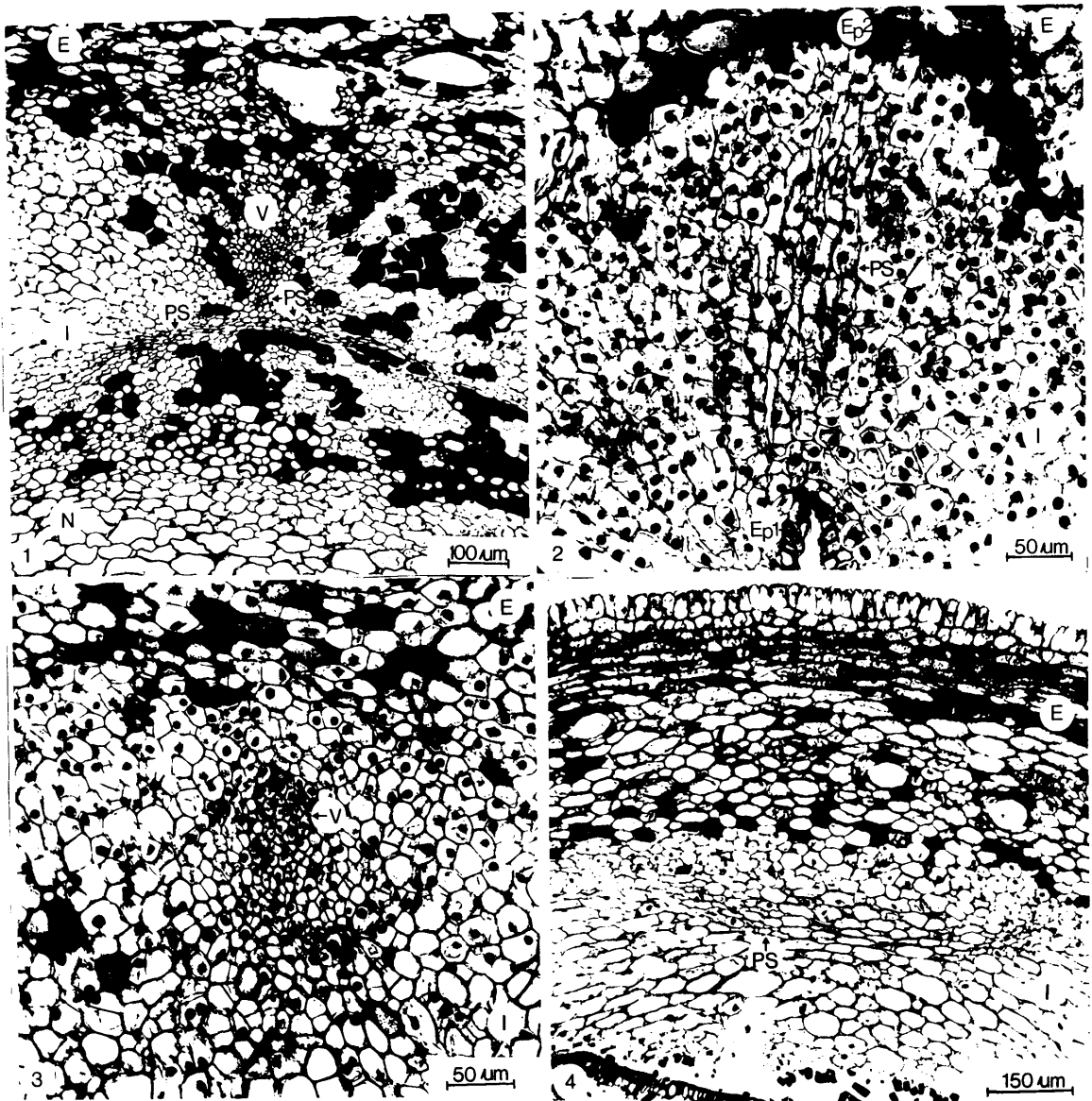
b, A(n+1); c, fertiele skutblaar; E, epimatium;
I, integument; Pa, parenchimatiese selgroep; Ph, floeëem;
TP, transfusieweefsel parenchium; TT, transfusieweefsel
trageïede; X, xileem

aan die mikropilêre kant ook van vaatweefsel voorsien, afgesien van die bondels wat in die chalasale deel voorkom en wat ook by die *Eupodocarpus*-spesies aangetref word (fig. 3.61.3). Morvan (1971) beweer met betrekking tot *P. macrophyllus* var. *angustifolius* dat "Le tégument, unique, est de nature foliaire; il n'est pas vascularisé." Beide laasgenoemde twee bewerings word deur my in twyfel getrek. Die vaatweefsel kom so konstant in die integument van die vier Suid-Afrikaanse *Podocarpus*-soorte voor dat dit 'n uitsondering sou wees as dit by *P. macrophyllus* afwesig is.

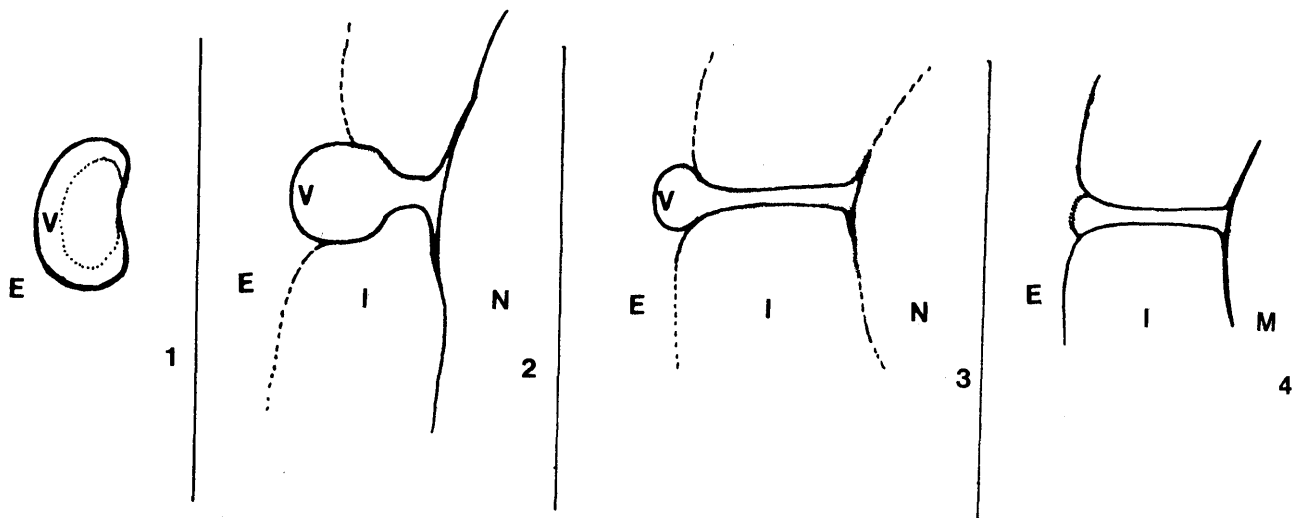
By *P. latifolius* kom trageïede wat soos transfusieweefseltrageïede van die vegetatiewe blaar (fig. 3.60.1) daar uitgesien, in die ventro-laterale dele van die epimatium voor (fig. 3.53.6-7; 3.60.2). By *P. elongatus* is die transfusieweefsel veral sterk uitgebeeld. Parenchimatiese selgroepe met duidelik waarneembare kerne en digte sitoplasma kom aan weerskante van die vaatbondel van die fertiele orgaan-steel (fig. 3.60.3) en van die dorsale epimatium-vaatbondel(s) (fig. 3.55.3-12) voor. In die chalasale area van die fertiele orgaan kom ook transfusieweefseltrageïede voor. Dit lyk hoogs waarskynlik dat dié trageïede uit die parenchimatiese selgroepe kon ontwikkel het. Transfusieweefseltrageïede kom ook in die strobilusblare voor (fige 3.55.3-5; 3.53.5).

In die ventro-laterale dele van die epimatium teenoor die mikropilêre deel van die saadknop kom by die *Eupodocarpus*-spesies geen vaatweefsel voor nie, terwyl hierdie dele by *P. falcatus* ryklik van vaatweefsel voorsien is (vergelyk fig. 3.51.1-3 met 3.51.4 en 3.59).

Vanaf die ventro-laterale epimatium-vaatbondels van *P. latifolius* en *P. henkelii* en in die meeste gevalle by *P. elongatus* slegs vanaf een of twee van die ventrale vaatbondels, loop stringe klein, dunwandige parenchimatiese selle reghoekig op die moedervaatbondel deur die integument in



FIGUUR 3.61 Dwarsdeursneë van gedeeltes van die fertiele organe van 1 & 4 *P. latifolius* en 2 & 3. *P. elongatus*.
E, epimatium; Epl, binneste integument-epidermis;
Ep2, buitenste integument-epidermis; I, integument;
N, nusellus; PS, parenchimatiese selstring; V, vaatweefsel



FIGUUR 3.62 Lyndiagramme van die vaatbondel (V) met geassosieerde parenchimatiese selstringe (PS) in die fertiele orgaan van *P. latifolius*.

1-2. chalasale area;

3. mediane deel van fertiele orgaan;

4. mikropilêre area.

E, epimatium; I, integument;

M, mikropilum; N, nusellus

die rigting van die nusellus (fig. 3.61.1). Op die grens tussen integument en nusellus loop die groepie selle na weerskante in 'n tangensiale rigting vir ongeveer die afstand van drie tot vier selle voordat dit ophou. Die moedervaatbondels loop in die chalasale area deur die integument en die radiaal verlopende stringe is dan baie kort.

In die chalasale area waar integument en nusellus met mekaar vergroei is, neem die vaatbondels in dwarsdeursnee die vorm aan soos in fige 3.53.4(v); 3.62.2, terwyl dit in die apikale deel van die epimatium soos in fige 3.53.6(v) en 3.62.1 daar uitsien. By *P. elongatus* bly die parenchimatiese stringe geassosieer met die moedervaatbondel tot in die chalasale area (fig. 3.55.11-13). Soos die hoofvaatbondels van die epimatium geleidelik doodloop, word die tangensiaal verlopende stringe langer en strek vanaf die epimatium deur die integument na die nusellus. Die stringe word dus langer (fige 3.53.3(v); 3.62.3) en die selle self is effens radiaal gestrek. Nadat die hoofvaatbondels doodgeloop het, bly die stringe dunwandige selle onafhanklik van die vaatbondels bestaan (fige 3.61.2; 3.62.4) en strek radiaal deur die integument tot by die buitenste integument-epidermis wat die mikropilumkanaal uitvoer. In 'n dwarsdeursnee van die fertiele orgaan ongeveer by die mikropilumkanaal of deur 'n deel waar nusellus en integument vry is van mekaar, kan op drie plekke die stringe dunwandige selle waargeneem word. Die stringe is twee tot drie selle breed, en loop vanaf die epimatium radiaal deur die integument, alhoewel die vaatbondels waarmee hulle geassosieer was, reeds doodgeloop het (fige 3.45.2-3, p.124; 3.50, p.132; 3.53.2-3; 3.61.2). In sommige gevalle loop die selstringe met 'n boog deur die integument (fig. 3.61.4). Die stringe loop ongeveer by die lippe van die integument dood (fig. 3.53.1). Die integument is dus, soos in dwarsdeursnee gesien, deur die parenchimatiese selstringe feitlik in drie dele verdeel. Hoe nader aan die chalasale area, hoe breër word die parenchiemstringe. Die integument

word op drie plekke kegelvormig tangensiaal nouer in 'n chalasale rigting. In dwarsdeursnee lyk dit asof die integument in drie verdeel is (fig. 3.53.4-5). Die weefsel wat tussen die integument-"lobbe" voorkom, bestaan, afgesien van die parenchiemstringe, uit looistofhoudende en ander parenchiemselle wat by die chalasale- en epimatiumweefsel aansluit. Dit herinner aan die kappie looistofhoudende selle wat reeds in die jong fertiele orgaan in die chalasale area gedifferensieer het.

Hierdie radiaal verlopende parenchimatiese selstringe wat geassosieer is met die dalende vaatbondels, is moontlik die pro-kambium stringe waaruit die epimatium-vaatweefsel differensieer. Die feit dat die stringe egter ook geassosieer is met reeds gedifferensieerde vaatweefsel, toon dat hulle waarskynlik 'n ander funksie het. Die stringe herinner sterk aan die groepies parenchiemselle wat geassosieer is met die vaatbondels van die blaar en wat as parenchimatiese transfusieweefsel beskou word (fig. 3.60.1, asook Schoonraad & Van der Schijff, 1974). Dit is dus moontlik dat dié stringe transfusieweefselparenchiem is. Die enigste verwysing na hierdie selstringe in die literatuur is dié deur Gibbs (1912) wat noem dat "phloem strands penetrate to the nucellus". Daar is egter geen aanduiding dat hierdie weefsel wel floeëm is nie. Trageëde, wat met transfusieweefseltrageëde ooreenstem is op die grens tussen epimatium en integument waargeneem, waar dit geassosieer is met die tangensiaal verlopende selstringe (fig. 3.46, p.125) asook die epimatiumvaatbondels (fige 3.53; 3.55).

Transfusieweefsel het waarskynlik oorspronklik in plante soos die Cycadales en Coniferales ontwikkel om die funksie van die vaatweefsel aan te vul, byvoorbeeld in die blare wat by die Coniferales deur 'n enkele vaatbondel en by die Cycadales deur 'n aantal parallel verlopende vaatbondels voorsien word. "Its evident function ... is to supplement ... what must be considered a rudimentary conducting system"

sê Worsdell (1897). As in aanmerking geneem word dat relatief min vaatweefsel in die fertiele orgaan van die *Eupodocarpus*-spesies voorkom in vergelyking met die omvang van die orgaan wat dit voorsien, is dit baie moontlik dat addisionele weefselelemente sou ontwikkel wat die vaatweefsel funksioneel kan aanvul.

Van die vier ondersoekte soorte is die vaatweefsel van die fertiele orgaan van *P. elongatus* die minste en dié van *P. falcatus* die meeste uitgebreid. 'Transfusieweefsel' is dan ook die sterkste uitgebeeld in die fertiele orgaan van *P. elongatus*, terwyl dit by dié van *P. falcatus* nie voorkom nie. In die vegetatiewe blare van *P. falcatus* word parenchimatiese transfusieweefsel ook nie aangetref nie, alhoewel transfusieweefseltrageëde uitgebreid voorkom.

Die verloop van die vaatweefsel in die vroulike strobilus van *P. macrophyllus* (Morvan, 1971) wat ook tot die seksie *Eupodocarpus* behoort, stem in hoofsaak met dié van die Suid-Afrikaanse soorte van dieselfde seksie ooreen. Dit is egter jammer dat Morvan, wat hom slegs op die verloop van die vaatweefsel toegespits het, nie ook die anatomiese besonderhede van die strobilus nagegaan het nie. Hy noem byvoorbeeld net dat die integument van *P. macrophyllus* nie van vaatweefsel voorsien is nie. Dit sou egter verbasend wees as die vaatweefsel die integument nie minstens in die chalasale deel van die saadknop, of naby die nusellus binnedring nie. Dit sou ook interessant wees om te weet of die parenchimatiese transfusieweefsel ook by ander *Podocarpus*-soorte voorkom. Sover vasgestel kon word is die huidige studie die eerste gedetailleerde anatomiese studie van die vroulike keël by die Coniferales.

Voor enige gevolgtrekking aangaande die aard van die parenchimatiese selstringe en selfs die aard van die vroulike strobilus, met sekerheid gemaak kan word, sal meer ondersoeke van hierdie aard onderneem moet word.

3.5 BESPREKING

3.5.1 AARD VAN DIE VROULIKE STROBILUS

Om te bepaal of dit korrek is om die vroulike strobilus van *Podocarpus* as 'n gereduseerde sytak te beskou, word gelet op die oorsprong asook die morfologie van die strobilus as geheel.

Die strobilus neem sy oorsprong in die oksel van 'n blaar (kyk p.62) op 'n sytak van die kategorie A(n) en ontstaan dus in 'n soortgelyke posisie as 'n okselknop (kyk fig. 3.7.3a) en verteenwoordig dus 'n struktuur wat homolog is aan 'n sytak en wel 'n sytak van die kategorie A(n+1).

Die apikale groeipunt van die strobilus stem wat weefseldistribusie betref in hoofsaak met dié van 'n vegetatiewe groeipunt ooreen (kyk p.59).

Daar bestaan dus voldoende bewyse om te aanvaar dat die strobilus 'n gewysigde sytak is.

Op die strobilus-as ontstaan strukture wat spiraalgewys geplaas is. Dat hierdie strukture blare is, kan afgelei word uit hul akropetale oorsprong uit 'n apikale groeipunt (p.54) op 'n stingelagtige struktuur deur middel van laterale primordia en 'n sub-terminale meristeem wat soortgelyk is aan dié van vegetatiewe blare. Wat hul uitwendige morfologie betref stem die blare hoofsaaklik met katafille, wat ongeveer halfpad tussen die heel buitenstes en heel binnestes om 'n vegetatiewe groeipunt voorkom, ooreen. Hulle het breë blaarbasisse, 'n rif oor die hoofaar en 'n relatief skerp, droë blaarpunt. Die blaarbasisse van die blare op volwasse strobili by al vier spesies vergroot om die podokarpium te vorm en die blaarpunt val saam met die blaarlamina af. In hul anatomiese struktuur stem die blare van die strobili ook met dié van katafille ooreen.

Daar kom geen hulptransfusieweefsel voor nie. Min of geen tangensiaal gestrekte parenchimatiese mesofil selle kom voor nie, terwyl min transfusieweefsel-elemente voorkom.

Die vroulike strobilus is dus 'n gewysigde beblaarde sytak.

In die oksel van minstens een van die blare van die strobilus ontstaan 'n primordium wat oorsprong gee aan die saadknop met bedekking, die sogenaamde epimatium. Die primordium is okselstandig en vaatweefsel differensieer in die dorsale deel daarvan (fig. 3.22.1, p.75). Dit verteenwoordig dus 'n laterale uitgroei sel of sytak van $A(n+1)$ naamlik 'n sytak van die kategorie $A(n+2)$.

Die verloop van die vaatweefsel in die volwasse strobilus herinner sterk aan dié van 'n vertakkingsstelsel. Die twee vaatbondels van die sytak $A(n+2)$ (fig. 3.51, p.135), verlaat die sentrale silinder van $A(n+1)$ tesame met een blaarspoor. Een blaaropening word gevorm (fige 3.52.12-15; 3.54.7-8; 3.56.6-7). Hierdie rangskikking van vaatbondels by 'n knoop kom algemeen by die Gymnospermae voor (fig. 3.58.1). Die twee sytakvaatbondels van $A(n+2)$ het Worsdell (1899) tot die gevolg trekking laat kom dat die saadskub van die Coniferales nie 'n sytak is nie, maar twee vergroeide blare: "... there are ... two quite distinct systems of bundles in the appendage (saadskub) ... which arise independently from the cylinder of the axis. Here then it appears also highly probable that we have to deal with two foliar organs." Hy neem egter nie in aanmerking nie dat die "appendage" in die oksel van 'n blaar ontstaan en dat sytak-vaatweefselvoorsiening by die Gymnospermae as 'n reël deur twee aparte vaatbondels geskied. Die rotasie van die xileem van die twee vaatbondels van $A(n+2)$ vanaf 'n posisie waar die xileem in die podokarpium na die middel van die struktuur wys, tot 'n posisie waar dit in die fertiele orgaan na buite, of na die fertiele skutblaarvaatbondel wys (p.145), is verdere bewys dat minstens die dorsale deel van die epimatium 'n sytak

verteenwoordig. Die basis van die fertiele eenheid van *P. falcatus* sien ook in dwarsdeursnee soos 'n vegetatiewe stingel met drie vaatbondels daar uit (fig. 3.57.1, p.149).

Daar is dus voldoende bewys om te aanvaar dat die dorsale deel van die epimatium 'n sytak in die oksel van die fertiele skutblaar is. Die tweede aanvaarding ten opsigte van die strobilus (p.14) naamlik dat dit 'n vertakkingsstroom en dus 'n saamgestelde struktuur is en dus homolog aan 'n bloeiwyse en nie 'n blom is nie, is dus korrek.

Dit verwerp die Sachs-Eichler Excrescence-teorie wat onder andere deur Worsdell (1900), Bessey (1902), Tison (1909), Gibbs (1912), Stiles (1912), De Haan (1920) en Pilger (1926a) ondersteun is en waarvolgens onder andere die epimatium as 'n tweede en buitenste integument beskou is.

Uit die ontogenie van die epimatium (*sensu stricto*) het dit geblyk dat hierdie deel voor die integument uit die fertiele orgaan-primordium ontstaan (p.78). By die Angiospermae ontstaan die binneste integument egter voor die buitenste. Bhatnagar & Johri (1972) sê: "In bitegmic ovules the inner integument differentiates earlier than the outer, but the latter overgrows the former." (Kyk ook Bouman, 1971; Bor & Kapil, 1976). Die epimatium kan derhalwe nie as homolog met die buitenste integument van die Angiospermae beskou word nie.

Hierdie basipetale ontstaan van die integumente is 'n verdere rede waarom die nusellus nie as stingelgroeipunt wat deur blare omgewe is beskou kan word nie, aangesien blare akropetaal uit 'n stingelgroeipunt ontstaan. Die argument wat aangevoer word dat die epimatium nie 'n integument is nie, omdat dit aan die dorsale kant van die saadknop naaste aan die fertiele orgaansteel oop is en nie uit die staan-spoor sirkelvormig vertoon soos die integument nie, hou nie stand nie. Die buitenste integument van die

Angiospermae is ook meesal onsimmetries (Bor & Kapil, 1976).

Die stingelagtige geaardheid van die dorsale deel van die epimatium (*sensu lato*) dien as ondersteuning vir die Brachyblast-teorie wat onder andere deur Wilde (1944), Boyle & Doyle (1953) en Florin (1954) voorgestaan word en waarvolgens die strobilus van die Coniferales as 'n bloeiwyse beskou word.

Dat die epimatium (*sensu lato*) of die totale bedekking van die saadknop, 'n gespesialiseerde struktuur in sy eie reg is, is uit die ontogenie duidelik. In die heel jong stadium is die drie tot vier rye selle aan die dorsale kant van die fertiele orgaan-primordium meer gevakuoleerd as die ander selle (fige 3.21.4; 3.22, p.75). Daar kom ook insluitels in eersgenoemde selle voor wat aan reserwe voedingstowwe herinner. Hierdie tipe selle brei gaandeweg in die ouer fertiele organe na die apikale gedeelte van die epimatium (fig. 3.25.1) uit. Vanaf die jongste stadium vind daar dus spesialisasie in die buitenste lae van die fertiele orgaan plaas. Die groot vakuole dien as goeie insolasie en beskerming vir die ontwikkelende saadknop en reserwe voedingstowwe wat in die ryp toestand in die epimatium van byvoorbeeld *P. falcatus* voorkom, word moontlik reeds op 'n vroeë stadium van die ontogenie gevorm.

Wat die aard en oorsprong van hierdie gespesialiseerde struktuur is, is die probleem. As die dorsale deel 'n sytak verteenwoordig, is die homologie van die ventro-laterale dele nog onopgelos.

3.5.2 AARD VAN DIE EPIMATIUM (*SENSU STRICTO*)

Die ventro-laterale dele van die epimatium (*sensu stricto*) kan die volgende verteenwoordig:

- a. Die uitbreiding van een en dieselfde dorsale sytak. Die epimatium (*sensu lato*) is dan 'n stingel wat verbreed en die saadknop omvou en is dus 'n fillokladium.
- b. Die voortsetting en verbreding van die stingel van die dorsale deel. Die deel van die epimatium ongeveer reg teenoor die apikulus verteenwoordig 'n knoop (fig. 3.58.3) sonder blare. Die epimatium (*sensu lato*) is dus 'n fillokladium wat uit twee litte bestaan.
- c. Een of meer blare. Die deel van die epimatium ongeveer reg teenoor die apikulus verteenwoordig 'n knoop en die apikulus is óf die groeipunt van die sytak óf die gereduseerde eerste blaar op die sytak.
- d. Een of meer aanhangsels wat blaaragtige kenmerke toon, of blaaragtige telome (fillome).

Die vaatweefsel van die dorsale stingeldeel loop óf in die apikulus óf kort daarna dood. Die apikulus verteenwoordig dus óf 'n gereduseerde filloom, óf dit is die groeipunt van die dorsale stingeldeel. Uit die ontogenie lyk laasgenoemde onwaarskynlik (kyk byvoorbeeld fig. 3.25.1, p.82), en geen meristematische sones is daarin onderskeibaar nie.

3.5.2.1 INTERPRETASIE VAN DIE EPIMATIUM IN DIE LIG VAN GEGEWENS UIT DIE FILOGENIE

Indien daar met enige mate van sekerheid bepaal kan word of die geaardheid van die epimatium (*sensu lato*) van *Podocarpus* of die saadskub van die Coniferales in die algemeen stingelagtig, blaaragtig of beide is, moet die huidige ondersoek gekorreleer word met 'n studie van die filogenetiese oorsprong van die saadskub en dus van die Coniferales.

Dit is egter nie die doel van hierdie dissertasie om 'n uitgebreide uiteensetting van die verskillende menings oor die ontstaan van die Coniferales te gee nie. Die volgende dien as opsomming:

In die algemeen word aanvaar dat die Coniferales 'n monofili-tiese oorsprong gehad het (Darrah, 1960; Delevoryas, 1963; Dittmer, 1964; Strasburger, 1965) en wel via die Cordaitales uit 'n varingagtige voorouer. Volgens Beck (1976) het die Cordaitales uit die Archaeopteridales, wat hy saam met twee ander saadvaring-orde onder die Progymnospermopsida plaas, ontstaan. Hy grond sy gevolgtrekking veral op die ooreen-koms in die sekondêre hout van *Callyxylon* en *Archaeopteris* met dié van die Coniferales (Beck, 1971) maar hy beskryf nie die fertiele orgaan nie, alhoewel hy noem dat die vroulike keëls van *Archaeopteris* met dié van *Noeggerathia* ooreenstem. Die Cycadofilicales word egter nie algemeen as 'n voorouer-like groep van die Coniferales beskou nie.

Die Cordaitales het waarskynlik nie direk tot die Coniferales ontwikkel nie en lede van die twee taxa het waarskynlik langs mekaar bestaan tydens die Bo-Karboon en Laer Perm (Florin, 1963, Tabel 2) en die Coniferales het dus as 'n sytak uit die Cordaitales ontstaan. Hierdie verband tussen laasge-noemde twee groepe word aanvaar (Florin, 1940 en 1954; Darrah, 1960; Schweitzer, 1963; Dittmer, 1964; Strasburger, 1965; Arnold, 1967) na aanleiding van 'n studie, nie alleen van die vroulike fruktifikasies nie, maar ook die manlike keëls (onder andere Fry, 1956) en die blare (onder andere Good & Taylor, 1970).

Daar bestaan verskil van opinie of die skubbe op die vrou-like fruktifikasies van onder andere *Cordaianthus* stingel-agtig of blaaragtig was. Volgens Sahni (1920 en 1921) was hulle stingelagtig. Hy het die Gymnospermae in twee groepe ver-deel naamlik:

1. die Stachyospermae, 'n groep wat saadknoppe op aksiale organe dra, naamlik die Cordaitales, Ginkgoales, Coniferales en Taxales, en
2. die Phyllospermae, 'n groep wat saadknoppe op blare dra, naamlik die Pteridospermae en Cycadales.

Lam het in 1948 (volgens Smith, 1964) en in 1950 (Lam, 1950) Sahni se konsepte uitgebrei en alle vaatplante asook die Bryophyta ingesluit in die terme *Stachyosporie* (sporangia op sytakke gedra) en *Phyllosporie* (sporangia op blare gedra). Hy aanvaar dat die Cordaitales sowel as die Coniferales stachyospor is. Sahni se konsep is deur Takhtajan (1953) vir sy sisteem gebruik. Ook Zimmerman (1959) sê: "Der Sporangienstand ist einachsrig, d.h. die Megasporangien sitzen der Achse unmittelbar auf, sie werden durch sterile, den Megasporangien gleichgestellte und ihnen offensichtlich homologe Schuppen geborgen."

Maar Schoute (volgens Pant, 1957), Eames (1952) en Smith (1964) beskou, na 'n ondersoek deur Schoute in 1925 van die fillotaksis van *Cordaianthus*, die fertiele en steriele strukture as blaaragtig. Hy beskou dus nie alle Cordaitales as stachyospor nie. Florin (1938-1945 en 1951) sê dat die saadknoppe van die Cordaitales op "laterale aanhangsels" van die as gedra word. Alhoewel hy nie noem tot watter morfologiese kategorie die "laterale aanhangsels" behoort nie, noem hy hulle tog megasporofille, wat 'n mens laat dink dat hy hulle as blaaragtig beskou. Hy sê ook (Florin, 1951): "An examination ... shows that the megasporophylls have the same relative positions on the axis as the sterile scales. They are not placed axillary to bracts, nor do they carry any bracteoles at their bases. ... Schoute has already studied the phyllotaxy of *Cordaianthus zeillleri* and his results are now confirmed by mine." Tog verwerp hy Schoute se interpretasie dat die Cordaitales-strobilus enkelvoudig is (Florin, 1951). Wanneer hy die vroulike fruktifikasie van die vroegste Coniferales bespreek, is hy huiwerig om die megasporofille direk as blaaragtig te bestempel en hy kwalifiseer sy gebruik van die term deur te sê: "Here used as a non-committal term meaning ovule-bearing, peduncle-like or flattened lateral organs borne on an axis" (Florin, 1954). Hy beskou die saadknopdraende strukture egter wel as telome (Florin, 1939).

Dit bring ons terug by die teloom-teorie. Van al die teorieë is dit die mees aanneemlike en die teorie waardeur die ontwikkeling en struktuur van die fertiele organe mees oortuigend verklaar kan word. Volgens hierdie teorie is die plantliggaam 'n vertakte as met verskillende dele wat vir verskillende funksies gespesialiseer is, maar wat almal oorspronklik van dieselfde fundamentele struktuur, naamlik die teloom, afkomstig is.

Dit is moontlik dat daar in die reeks saaddraende plante waartoe die Cordaitales en Coniferales behoort, 'n vroeë differensiasie van die plantliggaam tot vegetatiewe en fertiele dele was. Die spoorproduserende dele het saamgekom om saamgestelde strobili ('bloeiwyses') of enkelvoudige strobili ('blomme') te vorm.

Dit is dan moontlik dat die Cordaitales direk uit 'n primitiewe voorouer kon ontwikkel het, deur middel van die elementêre prosesse wat die teloomteorie voorstel, in plaas van uit 'n hoër ontwikkelde groep soos byvoorbeeld die Pteropsida. Wilson (1953) en Zimmerman (1959) gaan trouens verder deur te beweer dat fertiele telome deur samesmelting en reduksie aan die meeldrade en vrugbeginsels van die Angiospermae oorsprong gegee het.

Volgens die teloomteorie sou die radiale, sterk vertakte, sporangiale trosse met terminale sporangia van die Psilophytales van die Devoon, dan 'n prototipe verteenwoordig waarvan alle sporangiale trosse, manlik en vroulik, van die hoër plante, afgelei kan word. Van hierdie baie primitiewe homosporiese stadium is daar 'n groot gaping tot by die lateraal geplaasde maar nog radiaal gevormde heterosporiese fertiele organe van die Cordaitales, waar komplekse filloïed-trosse, gemeng met sporangiale trosse op 'n sekondêre tak van beperkte lengtegroei, voorkom. Maar hierdie gemengde teloomtrosse het sekere primitiewe kenmerke behou

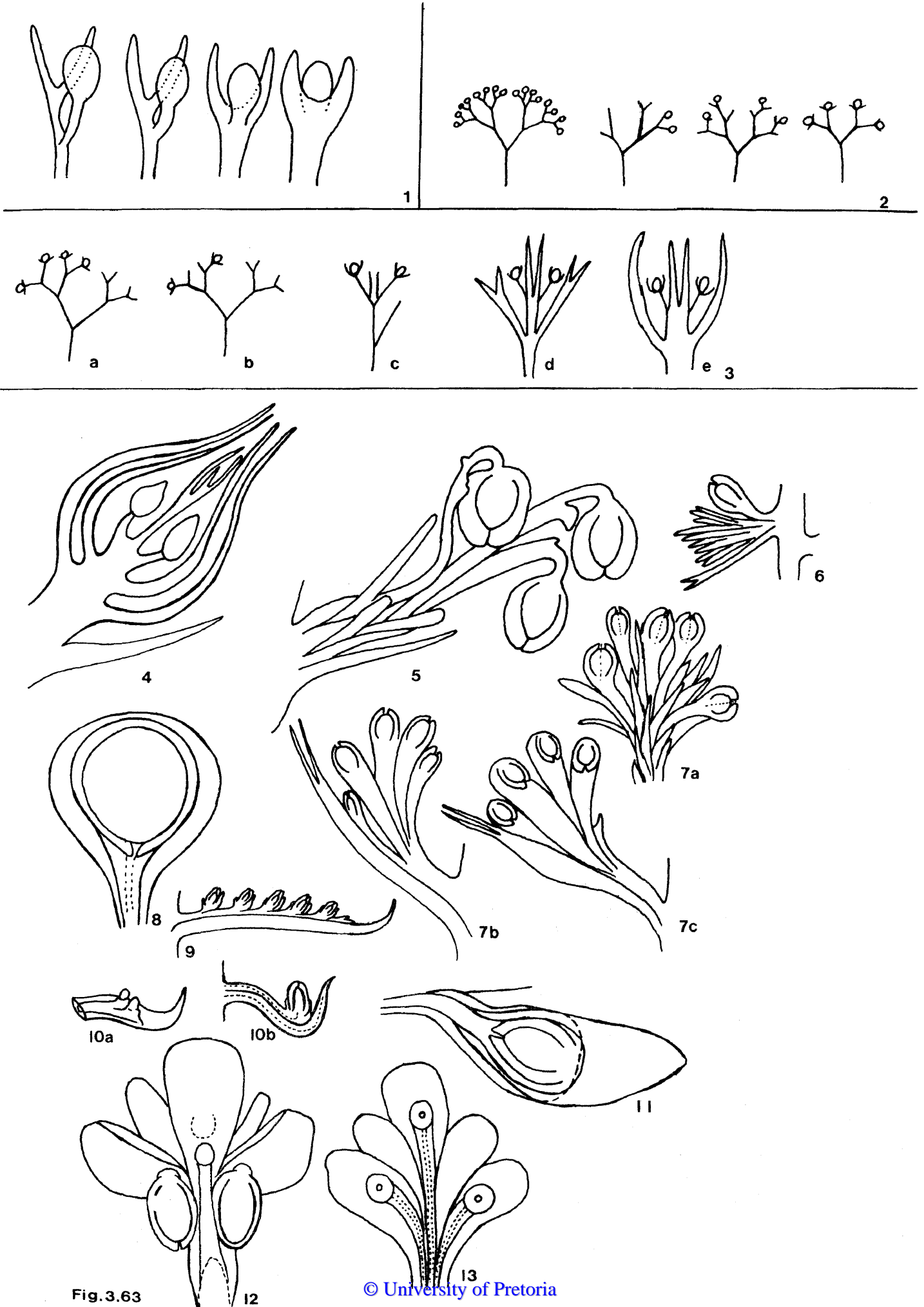


Fig. 3.63

- FIGUUR 3.63 1-2. Integumentasie van sporangium
1. volgens Zimmerman (1959) en
 2. volgens Florin (1951)
 3. Voorstelling van moontlike ontstaan van
Cordaianthus
 4. *Cordaianthus zeilleri* (volgens Zimmerman,
1959)
 5. *Cordaianthus pseudofluitans*
 6. *Lebachia goeppertiana*
 7. *Ernestiodendron*
 8. *Ullmannia*
 9. *Palyssia*
 10. *Stachyotaxus*
 11. *Drepanolepis*
 12. *Pseudovoltzia*
 13. *Voltzia*
- 5-13. Volgens Florin (1951).

wat aan die oudste vaatplante herinner, soos die gevurkte telome en die terminale posisie van die sporangia (Florin, 1939). In die filogenetiese ontwikkeling kon die naakte sporangia moontlik eers geïntegumenteerde geraak het soos deur Zimmerman (1959) (fig. 3.63.1) en Florin (1951) (fig. 3.63.2) voorgestel word.

As aanvaar word dat hierdie integumentasie vroeg in die filogenetiese geskiedenis plaasgevind het voordat blare en stingels as aparte morfologiese kategorieë gedifferensieer het, dan kan Morvan (1971) en andere se bewering dat die integument van die saadknop van hoër plante, en dus ook van *Podocarpus*, 'n blaar verteenwoordig nie aanvaar word nie. Hierdie nie-blaaragtige geaardheid van die integumente word ondersteun deur die basipetale ontstaan van die integumente van bi-tegmiese saadknoppe (kyk ook p.163).

Na die integumentasie van die sporangium kon die Cordaitales moontlik ontwikkel het soos voorgestel in fige 3.63.3a tot e en 3.63.4. Vanaf die relatiewe primitiewe toestand by *Cordaianthus pseudofluitans* het daar gaandeweg reduksie ingetree na dié van *C. zeilleri* wat direk na die *Lebachia*-tipe fruktifikasie kon gelei het. Die spoordraende struktuur van *Lebachia* met sy enkel, terminale, anatropie saadknop, kom sterk ooreen met dié van die latere Cordaitales.

Lebachia piniformis van die Voltziales van die Bo-Karboon en Perm, word as die mees primitiewe takson van die Coniferales beskou (Florin, 1951, 1963). Florin (1951) onderskei in die Voltziales onder andere die genera *Lebachia* en *Ernestiodendron*. In al die Voltziales is die fertiele skutblaar en die saadskub vry van mekaar en die aantal saadknoppe per saadskub varieer van een tot drie (Darrah, 1960). Geleidelike veranderinge kan in die vroulike strobili waargeneem word binne die groep wat op 'n filogenetiese lyn dui. Die vroulike keëls van *Lebachia* het bestaan uit 'n aantal spiraalgewys gerangskikte fertiele skutblare met gevurkte

punte. In die oksel van elk van hierdie strukture het kort, radiale skubbe (sytakke) ontstaan, waarvan een gewoonlik fertiel was en 'n saadknop gedra het (fig. 3.63.6). Die oksellêre struktuur van *Ernestiodendron* het gewoonlik meer fertiele dele gehad. Hier is die fertiele orgaan 'n radiaal simmetriese korttak in die oksel van 'n skutblaar (fig. 3.63.7) (Florin, 1954; Foster & Gifford, 1974). Oor die algemeen kan dus gesê word dat die strobilus-as 'n hele aantal steriele skutblare dra en een tot 'n paar megasporofille in die sin van 'n saaddraende afgeplatte, laterale orgaan wat op 'n as gedra word en nie noodwendig blaaragtig is nie. Die keëls van byvoorbeeld *Lebachia* is derhalwe beslis bloeiwyses. Hulle is dus strukture met 'n sentrale as met sytakke (kyk ook Strasburger, 1965) en is dus nie, soos Schoute beweer, blomme nie. Die strobili van die Paleozoïese Coniferales is volgens Florin (1938-45; 1954; 1958) van hierdie primitiewe organisasie afgelei. Die as van die strobilus is gereduseer, die megasporofille het na die agterkant van die as verskuif terwyl die korttak afgeplat het. Hierdie neiging is reeds by *Lebachia* en *Ernestiodendron* te bespeur (fig. 3.63.6 & 7a-c). In die jonger keëls verander die radiale simmetrie dus na dorsiventraliteit. Daar is 'n geleidelike modifikasie van die fertiele orgaan na 'n oksellêre strobilus met 'n fertiele deel wat na die keël-as wys en 'n steriele deel, die saadskub, verder weg van die keël-as. Hierdie neiging tot dorsiventraliteit en die verskuiving van die steriele dele na die ab-aksiale kant, is deurgaans te bespeur, deur die Bo-Perm (byvoorbeeld die genus *Ullmannia*) tot in die hedendaagse Coniferales, selfs in die vaatweefselstelsel van die saadskub van laasgenoemde groep. Die aantal steriele skubbe word gereduseer sodat soms selfs slegs een enkele skub oorbly, byvoorbeeld by *Ullmannia* (fig. 3.63.8). Die fertiele skub van laasgenoemde takson het uit vyf vergroeide "skubbe" of telome bestaan. Hierdie vroulike fruktifikasie lyk so baie na dié van die huidige *Podocarpus* dat Weigelt, volgens Zimmerman (1959), dit wou herbenaam as *Archaeopodocarpus*. Dit kon direk aan 'n

Proto-Podocarpus-tipe oorsprong gegee het, in welke geval die epimatium (*sensu stricto*) van *Podocarpus* moontlik uit vyf dele opgebou kan wees, òf wat meer waarskynlik is, *Ullmannia* was 'n baie gespesialiseerde soort wat reeds in die Perm doodgeloop het.

Strobili met een "sporofil" en een steriele skub soos dié van *Drepanolepis* (fig. 3.63.11) (Laer Kryt) mag afgelei wees uit 'n *Pseudovoltzia*-tipe (fig. 3.63.12) waar die fertiele orgaan ongeveer afgeplat was en uit 'n korttak met vyf steriele skubbe en twee of drie gesteelde "megasporofille" bestaan het, wat elk 'n enkele anatropse saadknop gedra het. Florin (1951) vergelyk hierdie struktuur met die saadskub van *Pinus* met twee saadknoppe. Verdere reduksie en verandering van die fertiele orgaan het in die genus *Voltzia* (fig. 3.63.13) van die Trias plaasgevind. Die vyf steriele skubbe het vergroei om 'n afgeplatte orgaan te vorm en die drie megasporofille was vir die grootste deel van hulle lengte aan die afgeplatte, vergroeiende skub vasgeheg (Florin, 1951; Foster & Gifford, 1974).

Drepanolepis mag ook direk uit die *Ernestiodendron*-tipe via *Stachyotaxus* en *Palissya* (fig. 3.63.9-10) van die Bo-Trias en Juras onderskeidelik afkomstig wees.

Schweitzer (1963) het bepaal, na aanleiding van sy studie van *Pseudovoltzia* dat daar moontlik twee ontwikkelingsrigtings binne die Coniferales was, naamlik dié via *Lebachia-Ernestiodendron* na *Stachyotaxus* en onder andere *Cephalotaxus*, en dié via *Lebachia-Pseudovoltzia - Voltzia* na ander resente Coniferales. Hy bepaal dat die skubbe by *Pseudovoltzia* blaaragtig was, maar by die ouer Coniferales soos *Lebachia* en *Ernestiodendron* waarskynlik stingelagtig: "Die Samenanlagen befinden sich am Ende stielartiger, also völlig metamorphosierter Makrosporophylle." Hy beskou dus *Pseudovoltzia* nie soos Florin (1951 en 1954) as 'n oorgangsvorm tussen *Lebachia* en die jongere Coniferales nie.

Volgens hom kon *Pseudovoltzia* moontlik selfs uit 'n Lycopsida-voorouer ontstaan het.

Dit lyk tog of daar in die Coniferales moontlik twee tipes saadknopdraging voorkom. Die saadknop word minstens by sekere Coniferales op 'n aksillêre orgaan gedra, byvoorbeeld by *Cephalotaxus* (Singh, 1961b) en *Torreya* (Kemp, 1959). Uit 'n ondersoek van die vroulike fertiele orgaan van *Podocarpus* (fige. 3.25; 3.31; 3.34) blyk dit dat die saadknop ook by dié genus op die stingelgedeelte van die epimatium (*sensu stricto*) gedra word, en dat die ventro-laterale dele van die epimatium daaromheen vou. Of die ventro-laterale dele van die epimatium stingelagtig of blaaragtig is, beïnvloed nie die wyse van saadknopdraging nie. Sou Sahni (1921) se indeling standhou, sou *Podocarpus* saam met *Cephalotaxus* en *Torreya* tot die Stachyospermae hoort. By ander Coniferales, byvoorbeeld *Pinus*, word die saadknoppe waarskynlik op die blaaragtige deel van die saadskub gedra.

Dit sou dan die opinie van onder andere Florin (1951), Schweitzer (1963) en Meeuse (1966) ondersteun dat die Coniferales nie 'n homogene groep is nie. Die groep kan ook moontlik van polifilitiese oorsprong wees.

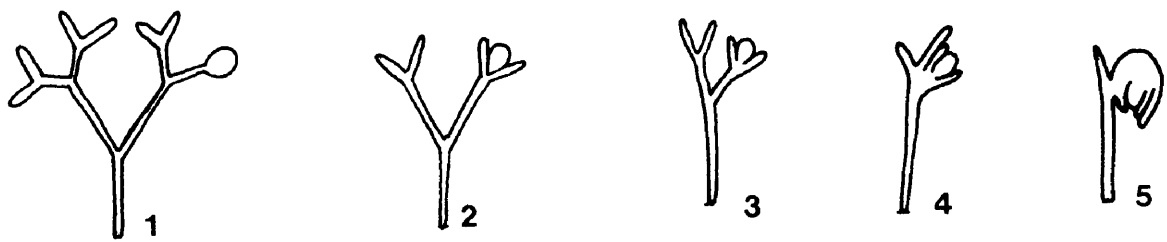
Die waarskynlikste ontwikkelingsrigting van die Podocarpaceae, met dien verstande dat oorvleuelings en vertakkings voorgekom het, is *Cordaitales* - *Lebachia* - *Ernestiodendron* - (*Ullmannia?*) - *Palissyia* - *Stachyotaxus*.

Die Podocarpaceae kon egter 'n heel ander oorsprong gehad het. Die familie, waarvan die genus *Podocarpus* die grootste is, is feitlik totaal tot die suidelike halfrond beperk en kon moontlik onafhanklik van die noordelike Coniferales uit 'n suidelike voorouer soos byvoorbeeld *Noeggerathiopsis* (Plumstead, 1962; 1973) wat ook tot die suidelike halfrond beperk is en baie met *Cordaianthus* ooreenstem, ontstaan het.

Na baie jare en talle intensiewe ondersoeke en studies in die Paleobotanie, veral na 'n studie van 'n leeftyd deur Robert Florin, kan nie absolute uitsluitel verkry word of die primitiewe strukture wat die saadknoppe in die Cordaitales en die primitiewe Coniferales-soorte omring, stingel- of blaaragtig is nie. Dit is dus ook nie moontlik om volgens filogenetiese gegewens sonder twyfel die geaardheid van die saadskub of epimatium te bepaal nie. Maar dit is 'n ope vraag of 'n onderskeid tussen die morfologiese kategorieë stingel en blaar by die Cordaitales en primitiewe Coniferales-soorte in elk geval geregverdig is.

Gedurende die Karboon en laat Devoon toe die Cordaitales en primitiewe Coniferales-soorte ontwikkel en gebloei het, was stingel en blaar nog relatief resente organe en kon die strukture nie met sekerheid as die een of die ander beskou word nie. Ook by die Pteridospermae is dit dikwels nie maklik om tussen stingelagtige en blaaragtige strukture te onderskei nie. By *Germinotheca scotica*, byvoorbeeld, word die saadknop op 'n blaar gedra wat slegs uit 'n dichotoom vertakte ragis bestaan sonder lamina. Van hierdie struktuur skryf Smith (1964): "Its bilateral segments and therefore its appendicular nature is obvious from the anatomy and orientation of its vascular tissue. It is a leaf only in that it is a lateral appendage of a stem."

As die teloom-teorie ondersteun word, soos wel in hierdie studie asook onder andere deur Sporne (1969 en 1976) gedoen word, blyk dit dat 'n blaar nie eenvoudig as 'n laterale aanhangsel van die stingel waarop dit gedra word beskou kan word nie. Dit is 'n gespesialiseerde tipe teloomsisteem met beperkte lengtegroei (sien ook onder andere Zimmerman, 1952; Smith, 1964; Fahn, 1969). Stingels en blare het waarskynlik gelyktydig as spesialiseringsrigtings uit 'n eenvoudige teloomsisteem ontwikkel. Blare het dus wel uit stingelagtige telome ontstaan, maar nie uit stingels met 'n



FIGUUR 3.64 Voorstelling van moontlike oorsprong van die epimatium. Vir oorgang van stap 1 na stap 2 kyk fig. 3.63.1 & 2.

ingewikkelde vaatsisteen nie. Blare en stingels is dus volgens die teloom-teorie met mekaar homolog. So sou byvoorbeeld die dorings van *Crataegus* en *Opuntia* volgens die klassieke vergelykende morfologie analoog wees, maar volgens die teloom-teorie homolog (Ihlenfeldt, 1971).

Die ontstaan van die Coniferales kan dus ook verklaar word soos voorgestel deur Zimmerman (1959, pp.415-466). Dit sou baie probleme wat deur middel van die klassieke vergelykende morfologiese gegewens onoplosbaar lyk, verklaar. Die spesifieke tipe saadskub soos by die Podocarpaceae aangetref word, naamlik die epimatium, kon dus ontwikkel het soos in fig. 3.64 voorgestel, alhoewel dit waarskynlik 'n te verre gaande veronderstelling is. Myns insiens lewer 'n kombinasie van die beginsels van die teloom-teorie met gegewens verkry uit klassieke morfologiese ondersoeke, die bevredigendste resultate.

3.5.2.2 INTERPRETASIE VAN DIE EPIMATIUM IN DIE LIG VAN MORFOLOGIESE GEGEWENS

As ons onself op die klassieke morfologie verlaat, en die aard van die epimatium volgens uitwendige en inwendige morfologiese en ontogenetiese kenmerke wil bepaal, tot watter gevolgtrekking word daar dan gekom?

Die epimatium is uitwendig tot 'n groot mate 'n eenvormige struktuur. In die dorsale deel dui 'n rif egter die aanwesigheid van die vaatbondel in hierdie stingelgedeelte aan en apikaal kom die apikulus voor.

Die aanwesigheid van die apikulus, wat in sommige gevalle van vaatweefsel voorsien is, asook die knoopagtige struktuur van die vaatweefsel in die epimatium ongeveer reg teenoor die apikulus, dui aan dat die epimatium 'n meer komplekse struktuur is as 'n eenvormige, verbrede stingel of fillokladium.

Moontlikheid nr. a op p.165 word dus verwerp. Die apikulus en epimatium (*sensu stricto*) is dus òf ook stingel, òf een of meer blare volgens klassieke morfologiese definisie (moontlikhede b tot d op p.165). Voordat 'n poging aangewend word om volgens die ontogenie of die morfologie van die epimatium (*sensu lato*) vas te stel of dit homogeen stingel is en of dit heterogeen in oorsprong is, met ander woorde deels stingel en deels blaar, moet daar 'n kriterium bepaal word waarvolgens tussen stingel en blaar onderskei word.

Sporne skryf in 'n brief aan dr. E. Endrödy (Sporne, 1976): "In your letter you ask one of the most difficult questions to answer that there is in the whole field of morphology. 'What is a leaf'. I spend one tutorial with my pupils each year on this topic and each time we come to the decision that there is no fundamental difference between leaf and stem." Vir die Angiospermae definieer hy 'n blaar as "a lateral appendage on a stem, of limited growth, of limited potentiality to bear other organs, dorsiventral externally and internally in its anatomy, usually with a bud in its axil."

Esau (1965) definieer 'n blaar as "the principal appendage or lateral organ, borne by the stem."

Wat *Podocarpus* betref is gepoog om vas te stel wat die basiese verskil is tussen volwasse blare en stingels. Die relevante morfologiese eienskappe kan soos volg opgesom word. (Kyk ook Schoonraad, 1971; Schoonraad & Van der Schijff, 1974).

BLAAR

1. Die blare is lyn- of lansetvormig, glansend donkergroen, gaafrandig, spitspuntig, regopstaande en in sommige gevalle afhangend, met 'n enkel hoofaar wat 'n rif aan die onderkant en tot 'n mindere mate aan die bokant vorm.

2. Die blare toon xeromorfe eienskappe soos 'n dik kutikula, 'n waslaagbedekking, harpuiskanale, ingesinkte huidmondjies en sterk uitgebeelde versterkingsweefsel.
3. Die blare is óf hipostomaties (*P. henkelii* en *P. latifolius*) òf amfistomaties (*P. falcatus* en *P. elongatus*).
4. 'n Enkel, onvertakte, kollaterale vaatbondel kom voor, met transfusieweefsel en hulptransfusieweefsel, alhoewel laasgenoemde twee tipes weefsel nie by al die spesies ewe sterk uitgebeeld is nie. Alhoewel die vaatbondel feitlik oor die hele lengte van die blaar kollateraál is, neig dit om in die blaarpunt waar ook meer transfusieweefsel voorkom, konsentries te word.
5. In die hulselle van die huidmondjies van die meeste soorte kom 'n kutikulêre groef voor.
6. 'n Bepaalde aantal harpuiskanale kom in die blare van elke soort voor.
7. Geen sekondêre diktegroei vind plaas nie.

STINGEL

1. Uitwendig is jong stingels liggroen en ouer stingels donkergroen van kleur.
2. In dwarsdeursnee vertoon die jong stingel relatief hoekig en gelob en die stelé bestaan uit 'n aantal kollaterale vaatbondels wat in 'n kring gerangskik is.
3. 'n Onbepaalde aantal harpuiskanale kom voor.
4. Aan die laterale kante van die vaatbondel, geassosieer met die xileem, kom groepies parenchiemselle voor met digte sitoplasma-inhoud, wat moontlik òf die funksie van

transfusieweefsel-parenchium kan verrig, òf indien die betrokke vaatbondel 'n blaarspoor verteenwoordig, in die blaar tot transfusieweefsel kan ontwikkel.

5. Die vaatweefsel van 'n okselknop bestaan uit twee vaatbondels wat regteenoor mekaar lê. 'n Harpuiskanaal is met elke vaatbondel geassosieer. Die blaarspoorvaatbondel lê tussen hierdie twee vaatbondels en effens meer na buite toe.
6. Die bou van die huidmondjies kom in hoofsaak met dié van die blare ooreen. Hulle is in parallele rye gerangskik op die blaarbasisse direk aan weerskante van die rif wat die verloop van die vaatbondel aandui, maar nie op die kante van die blaarbasisse nie. Op die stingellobbe tussen die blaarbasisse is die huidmondjies in parallele rye gerangskik wat ongeveer ewe ver uitmekaar is.
7. Sekondêre diktegroei kom voor.

Afgesien van die organografie van die volwasse organe in hul tipiese uitbeelding, naamlik die afgeplatte, lynvormige blaar teenoor die silindervormige, gelobde stingel is daar min anatomiese kenmerke wat slegs deur òf stingel òf blaar geopenbaar word. Sekondêre diktegroei is tot stingels beperk. Transfusieweefseltrageïede word blykbaar slegs in blare aangetref, alhoewel die groepies parenchimatiese selle wat geassosieerd met stingelvaatbondels voorkom, ook moontlik voorlopers van transfusieweefsel is.

Die epimatium besit die volgende eienskappe wat kenmerkend is vir stingel sowel as blaar:

1. *Kutikula* Die kutikula is gewoonlik aan die ventrale kant van die epimatium dikker as oor die dorsale kant. Die kutikula van die abaksiale kant van die blaar is ook gewoonlik dikker as dié van die stingel. Tog is die

kutikula ook dikker oor die fertiele orgaan-steel as oor die dorsale deel van die epimatium, wat beide stingelagtige strukture is. Daar kan dus nie op grond van kutikula-dikte enige afleiding aangaande die aard van die epimatium gemaak word nie.

2. *Epidermis met huidmondjies* Indien die ventrale deel van die epimatium blaaragtig is, sou dit die abaksiale kant(e) van 'n blaar of blare verteenwoordig. Huidmondjies kom in 'n aantal parallel verlopende rye in die abaksiale epidermis van vegetatiewe blare van al die *Podocarpus*-spesies voor. Huidmondjies is egter op die stingel ook in parallele rye gerangskik. Daar is dus in die verspreiding van huidmondjies op vegetatiewe organe nie 'n kriterium om stingels en blare van mekaar te onderskei nie, alhoewel oor die algemeen minder huidmondjies op stingels as op blare voorkom. Die parallele rye huidmondjies wat oor die dorsale kant van die epimatium voorkom (pp. 111 & 115, fig. 3.41), en die huidmondjies wat in kort, enkel rye of verspreidliggend oor die ventro-laterale dele voorkom dui dus nie op slegs stingel of slegs blaar nie. 'n Mens sou egter verwag dat daar oor die ventro-laterale dele, indien dit een of meer blare sou verteenwoordig, meer huidmondjies sou voorkom as oor die dorsale kant, maar dit is nie die geval nie. Oor die apikulus kom baie huidmondjies voor. Hulle is in parallele rye gerangskik en dit is moontlik dat die apikulus 'n gereduseerde blaar is.

Die bou van huidmondjies in die dorsale, ventrale en laterale dele van die epimatium stem ooreen. Die bou van huidmondjies van vegetatiewe stingels en blare stem meer met mekaar ooreen as wat huidmondjies van òf stingel òf blaar met dié van die epimatium ooreenstem. Geen kutikulêre groef kom in die hulselle van die huidmondjies van die epimatium voor nie, behalwe by *P. henkelii*, terwyl dit wel in dié van die vegetatiewe stingel en blaar



FIGUUR 3.65 Aftaselektromikrograaf van 'n huidmondjie op 'n vegetatiewe blaar van *P. henkei* (2500 x vergroot)

voorkom. Die helpsele van die huidmondjies in die epimatium buig verder oor die sluitselle en die huidmondjies is in 'n dieper kegelvormige groef geleë as die huidmondjies van stingels en blare. Vergelyk aftaselektronmikrograaf van 'n huidmondjie op 'n blaar van *P. henkelii* (fig. 3.65) met dié op die epimatium (fige 5 & 6 van Noel & Van Staden, 1976). Die verspreiding en bou van die huidmondjies kan nie met die huidige kennis gebruik word om 'n gevolgtrekking aangaande die geaardheid van die epimatium te maak nie.

3. *Harpuiskanale*. Die harpuiskanale kom nie in die fertiele orgaan op 'n konstante posisie en in konstante aantalle voor soos wel die geval is in die blare nie. In die fertiele orgaan van *P. elongatus* is die harpuiskanale in 'n kring op die grens tussen epimatium en integument gerangskik, maar by die ander *Podocarpus*-spesies kom hulle meer verspreid in die epimatium voor. Daar is ook nie 'n konstante hoeveelheid harpuiskanale geassosieer met die vaatbondel in die dorsale deel van die epimatium nie. Wat hierdie aspek betref stem die epimatium dus meer met stingels as met blare ooreen.
4. *Parenchimatiese grondweefsel*. Die selle van die grondweefsel van die epimatium (*sensu lato*) (fig. 3.44, p.122), is in sommige gevalle aan die ventrale en laterale kante meer tangensiaal gestrek as dié aan die dorsale kant en herinner aan die tangensiaal gestrekte parenchiemselle in die mesofil van die blaar (Schoonraad, 1971). Dit dui daarop dat eersgenoemde dele moontlik afgeplatte organe soos blare kan verteenwoordig. Hierdie verskil in seluitbeelding in die onderskeie epimatiumdele is egter nie 'n konstante verskynsel nie.
5. *Vaatsistiem*. Die vertakte vaatsistiem in die epimatium (*sensu lato*) dui nie op een spesifieke morfologiese kategorie nie. Die vaatstelsel het waarskynlik uitgebrei om die breë orgaan te voorsien. Die konsentriese

vaatbondel dui ook nie slegs op òf blaar òf stingel nie, aangesien konsentriese vaatbondels in blare (fig. 3.52.17, p.138; fig. 3.54.4, p.143), vaatbondel nr. 3) sowel as stingels (fig. 3.52.12 vaatbondel nr. 7; 3.54.6) aangetref word.

Die voorkoms van transfusieweefseltrageïede in die ventrolaterale dele van die epimatium (fig. 3.46, p.125), dui op die moontlike blaaragtigheid van hierdie dele. Transfusieweefseltrageïede word egter ook in assosiasie met die vaatbondel van die dorsale stingelagtige deel aangetref (fig. 3.55.5). Transfusieweefseltrageïede kom dus in alle dele van die epimatium (*sensu lato*) voor, alhoewel meer uitgebreid in die epimatium (*sensu stricto*) as in die dorsale deel. Alhoewel transfusieweefsel gewoonlik met blare geassosieer word is dit nie uitsluitlik so nie. Dit kom ook byvoorbeeld in die stingels van *Casuarina* voor "where transfusion tissue is formed directly from the parenchyma cells immediately surrounding the cortical bundles." (Worsdell, 1897). By *P. elongatus* kom ook sulke parenchimatiese selgroepe in assosiasie met die vaatbondels van die vegetatiewe stingel (fig. 3.60.4), fertiele orgaan-steel (fig. 3.60.3) en dorsale epimatium-deel (fig. 3.55.5) voor, en dit lyk asof die transfusieweefseltrageïede van die epimatium (*sensu lato*) hieruit kon ontwikkel het. Daar kan dus òf aanvaar word dat transfusieweefsel onafhanklik van die filogenetiese oorsprong van die organe waaruit die epimatium (*sensu lato*) opgebou is, ontwikkel het om die funksie van die vaatsisteem aan te vul (kyk ook p.160), òf dit kan aanvaar word dat die transfusieweefsel 'n kenmerk is wat op die blaaragtigheid van die epimatium (*sensu stricto*) dui.

3.5.2.3 INTERPRETASIE VAN DIE EPIMATIUM IN DIE LIG VAN GEGEWENS UIT DIE ONTOGENIE

Die stingelagtigheid van die dorsale deel van die epimatium

is sonder twyfel bevestig. Uit die ontogenie lyk dit of die ventro-laterale dele van die epimatium of epimatium (*sensu stricto*) 'n blaaragtige geaardheid het. Dit ontstaan op dieselfde wyse as 'n blaarprimordium deur middel van 'n subterminale meristeem. As daar egter slegs op die oorsprong gelet word kan dit ook as integument beskou word, of die integument kan as 'n blaar beskou word. Bykomende inligting moet dus in aanmerking geneem word met die bepaling van die homologie van 'n struktuur. Takhtajan (1954) wys juis op die gevaar om gewaagde afleidings op grond van suiwer ontogenetiese gegewens te maak.

3.5.2.4. SAMEVATTING

Volgens kenmerke van die kutikula en epidermis; bou, verspreiding en aantal huidmondjies; verspreiding van harpuiskanale, en verloop van die vaatweefsel kan die epimatium (*sensu stricto*) nie sondermeer as òf blaar òf stingel gekategoriseer word nie. Daar is nogtans 'n duidelike verskil in die uitbeelding en oorsprong van die epimatium (*sensu stricto*) en dié van die dorsale epimatiumdeel. Die epimatium (*sensu lato*) is dus waarskynlik nie 'n fillokladium nie, hetsy een wat uit een of twee litte bestaan. Dit verwerp dus hipoteses a en b op p.165. Die apikale deel van die epimatium (*sensu lato*) is egter ook meesal stingelagtig, aangesien die vaatweefsel van $A(n+2)$ vanaf die dorsale na die ventrale kant ombuig (fig. 3.31.6, 11 & 15, p.94) en die anatrope posisie van die saadknop tot gevolg het. Die saadknop word dus deurgaans op die stingelagtige deel gedra.

Die epimatium (*sensu stricto*) toon die volgende blaaragtige kenmerke:

1. Die tangensiaal gestrektheid van die parenchimatiese grondweefsel, alhoewel dit nie 'n konstante kenmerk is nie.

2. Die afwesigheid van sekondêre diktegroei, alhoewel laasgenoemde ook nie in die stingelagtige dorsale epimatiumdeel voorkom nie.
3. Die voorkoms van transfusieweefsel, alhoewel dié ook tot 'n mindere mate in die stingelagtige dorsale epimatiumdeel voorkom.
4. Dit ontstaan deur middel van 'n sub-terminale meristeem.

Alhoewel daar heelwat oorvleuelende kenmerke voorkom, word die ventro-laterale dele nogtans as blaaragtig beskou, alhoewel nie as blare in die klassieke sin van die woord nie. Hipotese c. op p.165 word dus verwerp en d. aanvaar. Na aanleiding van gegewens uit die filogenie is dit ook waarskynlik nie geregverdig om die verskillende epimatium-dele in òf die kategorie stingel òf blaar in te forseer nie as hierdie twee kategorieë tydens die ontstaan van die Podocarpaceae van so 'n resente onderskeiding was.

3.5.3 DIE AANTAL BLAARAGTIGE TELOME WAARUIT DIE EPIMATIUM (*SENSU STRICTO*) OPGEBOU IS

Morvan (Morvan, 1971; Lemoine-Sebastian & Morvan, 1971), beweer dat drie blare die epimatium (*sensu stricto*) van *Podocarpus macrophyllus* var. *angustifolius* vorm. Hy grond sy bewering blykbaar veral op die aanvaarding dat die fillotaksis van die distale deel van die strobilus dié van die proksimale deel van die strobilus weerspieël of dat die fillotaksis op sytakke van alle kategorieë ooreenstem. Dit in sigself is 'n aanvaarbare veronderstelling, mits sy interpretasie van die fillotaksis korrek is. Hy aanvaar dat die eerste twee blare of profille (L_1 en L_2) wat by *P. macrophyllus* var. *angustifolius* vry van die podokarpium is, regteenoorstaande gerangskik is. Hy lei af dat op die sekondêre tak $A(n+2)$ ook twee pare teenoorstaande blare ontstaan. Die eerste paar blare plus een lid van die tweede paar vorm, volgens hom, tesame met die stingelagtige dorsale deel, die totale bedekking van die

saadknop, en die derde blaar, met ander woorde die eerste lid van die tweede paar blare vorm die saadknop. Hy beskou dus die saadknop, of nusellus en integument, as homoloog met 'n blaar. Hierdie beskouing is reeds vroeër, op p.32, verwerp. Morvan se verklaring van die homologie van die vroulike keël van *Podocarpus* stem ooreen met dié van Hagerup (1933) wat beweer dat die sytak $A(n+2)$ drie blare dra, wat saam die saadskub verteenwoordig, naamlik twee regteenoostaande profille en tussen dié 'n derde blaar aan die posterior kant. Die integument word as 'n megasporofil beskou, homoloog met 'n sporofil van die Lycopodiales, wat 'n basale megasporangium op sy morfologiese bokant dra. Morvan beskou die drie hoofvaatbondels wat die epimatium (*sensu lato*) van *P. macrophyllus* var. *angustifolius* voorsien, as die bondels van die drie blare waaruit dit opgebou is. Hierdie verklaring hou, wat die Suid-Afrikaanse *Podocarpus*-soorte betref, nie stand nie.

Alhoewel daar by die *Eupodocarpus*-soorte en veral by *P. latifolius* in baie gevalle ook drie vaatbondels in die epimatium onderskei word (fig. 3.51.2) en die ventrolaterale dele van die epimatium van *P. latifolius* moontlik wel uit drie blaaragtige telome kan bestaan, word daar in ander gevalle meer takke gevorm (fige 3.51.3 & 4). Die apikulus kan òf as 'n eerste gereduseerde blaar/blaaragtige teloom òf as die groeipunt van die dorsaal verlopende stingel beskou word. Aangesien die apikulus egter:

- a. waarskynlik nooit as apikale meristeam funksioneer nie,
- b. geen meristematiëse sones onderskeibaar het nie,
- c. nie by al die ondersoekte soorte ewe goed uitgebeeld is nie, en
- d. op dieselfde wyse as die epimatium (*sensu stricto*) groei (fig. 3.25.1, p.83),

word dit as die gereduseerde eerste aanhangsel of teloom van die dorsale epimatium-deel beskou. Die apikulus word nie deur Morvan (1971) genoem nie, alhoewel dit uit sy tekeninge lyk asof dit wel by *P. macrophyllus* var.

angustifolius voorkom. Sy studie is gegrond op die bou van jong strobili. Die vaatstelsel is dan nog onvolwasse en brei gaandeweg uit sodat die studie van ouer of volwasse strobili moontlik ander afleidings tot gevolg kan hê, byvoorbeeld aangaande die vaskularisasie van die integument (kyk p.155).

By *P. macrophyllus* var. *angustifolius* versmelt die vaatbondel wat in die dorsale deel van die epimatium vertak, blykbaar altyd weer na 'n kort afstand. By die Suid-Afrikaanse *Podocarpus*-soorte bly die vaatbondel-takke gewoonlik deur hulle hele verloop onafhanklik van mekaar, alhoewel hulle in sommige gevalle in die apikale deel (fig. 3.51.3, p.135), of in die ventrale deel naby die mikropilum (fig. 3.51.4) weer met mekaar versmelt.

Die blaarstand van vegetatiewe takke asook van die vroulike strobilus van die Suid-Afrikaanse *Podocarpus*-soorte is van die begin af spiralig en die blare kom nie in teenoorstaande pare voor nie (fig. 3.12, p.56). Dit is dus nie nodig om te "soek" vir twee teenoorstaande pare blare waaruit die fertiele orgaan opgebou sou wees nie.

Volgens fossiele gegewens lyk dit asof die saadskub reeds in Mesozoïese tye 'n gereduseerde struktuur was (fig. 3.63). Florin (1951) meen ook dat dit gevorm is "either of a simple scale or possibly two fused scales." Die epimatium (*sensu stricto*) kon dus uit 'n enkele blaaragtige teloom wat verbreed het, ontstaan het. Dit is ook moontlik dat die aantal blaaragtige telome by verskillende seksies of spesies wissel. So kan dit by *P. latifolius* moontlik uit drie en by *P. falcatus* uit vyf bestaan.

Indien die verwantskap van *Podocarpus* en *Ullmannia* aanvaar word (p.172) is dit moontlik dat die vyf blaaragtige dele van die saadskub van *P. falcatus* afkomstig kan wees van die vyf vergroeide dele van die saadskub van *Ullmannia*. So 'n interpretasie word egter betwyfel.

Dit word egter wel aanvaar dat die epimatium (*sensu stricto*) van *P. falcatus* uit meer blaaragtige dele opgebou is as dié van die *Eupodocarpus*-spesies en dat reduksie waarskynlik binne die genus plaasgevind het.

3.5.4 FILOGENETIESE POSISIE VAN DIE VIER ONDERSOEKTE SOORTE OP GROND VAN MORFOLOGIESE UITBEELDING VAN DIE VROU-LIKE STROBILUS

In die ewolusie van die vroulike strobilus van *Podocarpus* geld onder andere die volgende beginsels (kyk onder andere Sinnott, 1913; Aase, 1915; Wilde 1944; Florin, 1951):

1. Geleidelike reduksie van die aantal en omvang van die fertiele sytakke, aantal fertiele organe per strobilus en aantal blaaragtige strukture per strobilus.
2. 'n Onopvallende podokarpium is meer primitief as 'n opvallende of vlesige podokarpium.
3. 'n Goed ontwikkelde epimatium met uitgebreide vaatsistiem is meer primitief as 'n onopvallende epimatium met minder uitgebreide vaatsistiem.
4. 'n Vry nusellus is meer primitief as een wat met die integument vergroei is.

Die soorte met strobili wat uit 'n hele aantal verlengde, beblaaarde, fertiele sytakke bestaan, wat op een as gedra word en elk 'n hele aantal fertiele organe per fertiele sytak dra, byvoorbeeld dié van *P. andinus* en *P. spicatus* (seksie *Stachycarpus*), word as die mees primitiewe soorte beskou. Reduksie vind plaas in die aantal fertiele organe per sekondêre fertiele sytak vanaf byvoorbeeld *P. blumei* (seksie *Nageia*), tot dié soorte waar slegs een beblaaarde fertiele sytak per blaaroksel voorkom, byvoorbeeld *P. gracillior* (seksie *Afrocarpus*). In die seksie *Dacrycarpus*, word 'n beblaaarde pedunkel en vlesige, maar beblaaarde podokarpium aangetref, alhoewel die epimatium swak ontwikkel

is. Binne die seksie *Eupodocarpus* word vermindering van die aantal skutblare op die pedunkel (*P. drouynianus*) en podokarpium (*P. macrophyllus*) aangetref en by soorte soos *P. henkelii* en *P. latifolius* is die podokarpium en pedunkel onbeblaard, alhoewel die epimatium sterk uitgebeeld is.

Volgens bogenoemde kriteria is die strobilus van *P. falcatus* (seksie *Afrocarpus*) meer primitief as dié van die Suid-Afrikaanse *Eupodocarpus*-spesies, aangesien by eersgenoemde 'n beblaarde, fertiele sytak voorkom, 'n onopvallende, beblaarde podokarpium en 'n nusellus wat oor 'n groter area vry is as dié van die *Eupodocarpus*-spesies. Die opvallende goed-uitgebeelde epimatium met uitgebreide vaatsistiem van *P. falcatus*, bestaan ook waarskynlik uit meer blaaragtige telome as dié van die *Eupodocarpus*-spesies.

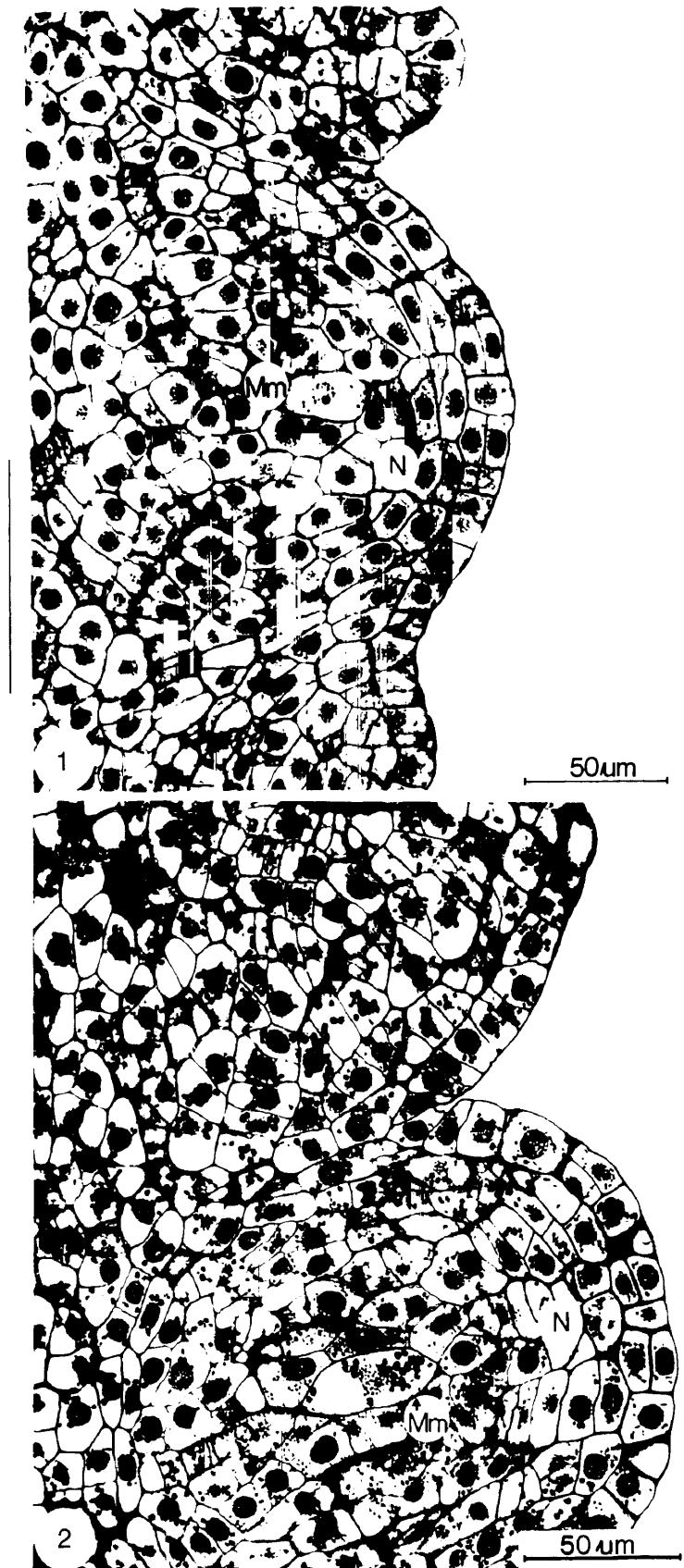
P. henkelii met onbeblaarde pedunkel, maar onopvallende, nie-vlesige podokarpium en relatief goed ontwikkelde epimatium waarin groot hoeveelhede harpuit gevorm word, is die mees primitiewe van die Suid-Afrikaanse *Eupodocarpus*-spesies. *P. latifolius*, waar in die meeste gevalle twee fertiele organe per strobilus voorkom, is meer primitief as *P. elongatus* waar by die meeste vroulike strobili slegs een fertiele orgaan gevorm word en die vaatweefsel van die fertiele orgaan die minste uitgebreid van die vier soorte is.

Wat die morfologiese uitbeelding van die vroulike strobilus betref, word dus 'n progressiewe filogenetiese lyn by die vier ondersoekte soorte waargeneem, vanaf die primitiefste *P. falcatus* deur *P. henkelii* en *P. latifolius* tot die gevorderdste *P. elongatus*.

3.6 GEVOLGTREKKING

1. Die vroulike strobilus verteenwoordig 'n sytak en wel 'n beblaarde sytak.

2. Die dorsale deel, ventro-laterale dele en apikulus van die epimatium (*sensu lato*) is aparte telome wat elk tot 'n mindere of meerdere mate stingel- en blaaragtige kenmerke toon.
3. Die dorsale deel van die epimatium (*sensu lato*) is 'n sekondêre sytak in die oksel van die fertiele skutblaar en toon, afgesien van enkele transfusieweefselemente wat daarin voorkom, uitgesproke stingelagtige kenmerke.
4. Die vroulike strobilus is dus 'n vertakkingsstelsel of saamgestelde struktuur homolog aan 'n bloeiwyse.
5. Die apikale deel van die epimatium is meesal stingelagtig as gevolg van die ombuig van die vaatweefsel van die dorsale na die ventrale kant.
6. Die epimatium (*sensu stricto*) tesame met die apikulus, verteenwoordig blaaragtige telome (fillome) wat op die stingelagtige dorsale epimatiumdeel gedra word.
7. Die saadknop, wat 'n geïntegumenteerde megasporangium is, word deurgaans op die stingeldeel van die epimatium gedra.
8. Die enkel integument is van sub-dermale oorsprong.
9. Op grond van die morfologiese uitbeelding van die vroulike strobili, word 'n progressiewe filogenetiese lyn binne die genus herken: *P. falcatus* - *P. henkelii* - *P. latifolius* - *P. elongatus*.



FIGUUR 4.1 Dorsiventrale, mediane lengtesneë van gedeeltes van saadknoppe van *P. henkelii* om die toename in grootte van nusellus (N) en megaspoormoedersel (Mm) aan te toon. Materiaal van 2. is agt dae na dié van 1. versamel.

HOOFSTUK 4

EMBRIOLOGIE

4.1 MEGASPOROGENESE EN ONTWIKKELING VAN DIE VROULIKE GAMETO- FIET EN ARGEGONIA

4.1.1 MEGASPOROGENESE

Die ontstaan van die megaspoormoedersel (Mm) by die vier ondersoekte soorte is op pp.85 tot 89 bespreek.

Die Mm vergroot en verleng oor 'n tydperk van ongeveer agt dae (fig. 4.1) totdat dit ongeveer 65 μm lank is (fige 4.2.1; 4.3.1). Net voordat die Mm meioties deel, lê dit by die *Eupodocarpus*-spesies ongeveer 12 tot 14 sellae diep in die nusellus. Die nuselluskap van *P. falcatus* is langer en smaller as dié van die *Eupodocarpus*-spesies en die Mm van *P. falcatus* lê van 25 tot 30 sellae diep.

Op hierdie stadium van ontwikkeling is die mikropilum nog wyd oop en die strobilus sien daaruit soos in fig. 3.34, p.99 geïllustreer.

Terwyl die vergroting van die Mm plaasvind, asook gedurende die eerste daaropvolgende delings, verleng die ventro-laterale dele van die epimatium en die saadknop neem 'n anatrope posisie in. Geen teken van verval van die nusellus kan op hierdie stadium waargeneem word nie en bestuiwing het nog nie plaasgevind nie. Gedurende die vergroting van die Mm differensieer die tapetumweefsel sodat, wanneer die Mm begin deel, die tapetum goed ontwikkel is (fig. 4.4). Die tapetumselle kan van die ander nuselluselle onderskei word aan hul digter sitoplasma en duideliker waarneembare en groter kerne. Die tapetumselle is gewoonlik uninukleêr, maar sommige selle is binukleêr. Insluitings kom daarin voor wat waarskynlik reserwevoedingstowwe is. Die tapetum het dus waarskynlik 'n voedende funksie en word deur Singh & Johri (1972) sponsweefsel genoem. Dit is vier tot vyf sellae breed aan die mikropilêre kant en rondom die langas van die Mm, en ses tot tien sellae breed aan die chalaale kant. Die vorming van

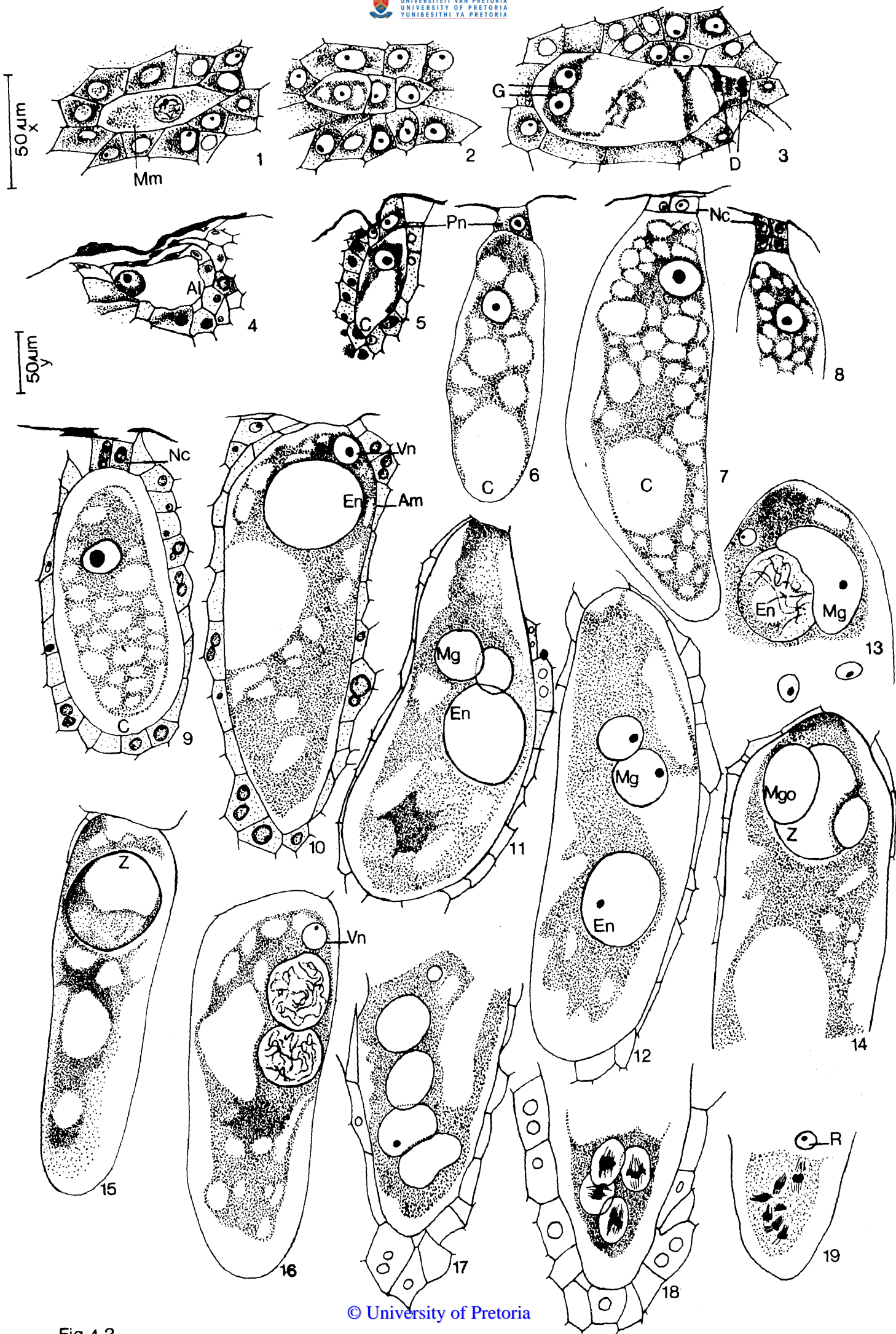


Fig.4.2

FIGUUR 4.2 Verskillende stadia in die embrionale ontwikkeling van *P. elongatus* vanaf megasporogenese tot die derde vrye sporofitiese deling. Mediane lengtesneë van gedeeltes van die saadknop om aan te toon:

1. megaspoormoedersel (Mm);
 2. triade;
 3. eerste gametofitiese kerne (G);
 4. argegoniuminisiasel (AI);
 - 5-6. sentrale sel (C) en primêre neksel (Pn);
 - 7-9. sentrale selle met nekselle (Nc) in een laag (7), dubbele laag (8) enkel en dubbel laag langs mekaar (9);
 10. argegonium met eierkern en ventraalkanaalkern;
 - 11-12. argegonia met eierkerne en twee manlike gamete (Mg) voor bevrugting;
 - 13-14. dele van argegonia waarin bevrugting plaasvind;
 15. sigoot;
 16. argegonium met eerste twee sporofitiese kerne;
 - 17-19. chalasale deel van argegonium met
 17. 4-kern stadium met twee pare kerne ongeveer 20 μm uit mekaar;
 18. derde mitotiese deling;
 19. vierde mitotiese deling waaraan sewe kerne deelneem.
- Am, argegonium-mantel; D, degenererende mikropilêre megaspoor; En, eierkern; Mgo, nie-funksionerende manlike gameet; R, relikte kern; Vn, ventraalkanaalkern; Z, sigoot-kern
- 1-3 & 13: skaal x; 4-12, 14-19: skaal y

tapetumweefsel op een of ander stadium in die ontwikkeling van die vroulike gametofiet blyk kenmerkend van die genus *Podocarpus* te wees. Dit is ook goed ontwikkel by die Pinaceae, Taxodiaceae, Cupressaceae en Araucariaceae (Singh & Johri, 1972) maar kom nie onder andere by *Callitris* (Baird, 1953), *Torreya* (Kemp, 1959), *Cephalotaxus* (Singh, 1961b), *Ephedra* (Lehmann-Baerts, 1967b) en *Gnetum* (Maheshwari & Vasil, 1961) voor nie. Dit lyk dus asof die tapetum oor die algemeen by die meer primitiewe soorte van die Gymnospermae beter ontwikkel is as by die gevorderde taksa.

Na die Mm die maksimum grootte bereik het ondergaan dit 'n reduksiedeling (fige 4.4.1-2; 4.5.1) wat òf in een òf albei dogterkerne deur 'n mitotiese deling opgevolg word (fig. 4.3.2). Sodoende word 'n liniêre triade of tetrade van makrospore gevorm (fige 4.2.2; 4.5.3-4). Aangesien 'n triade ontstaan deurdat slegs een van die twee selle van 'n diade 'n tweede keer deel, is een sel van 'n triade streng gesproke nie 'n makrospoor nie. Gerieflikheidshalwe sal egter na al drie die derivate van die Mm as megaspore verwys word. 'n Selwand word òf tussen die derivate van die Mm na die eerste meiotiese deling neergelê om 'n diade te vorm (fig. 4.5.2) òf geen so 'n wand word tussen die twee kerne gevorm nie (fig. 4.4.3). Na die tweede meiotiese deling word wande òf tussen al drie of vier kerne neergelê (fige 4.2.2; 4.5.3-4) om 'n triade of tetrade te vorm òf geen selwand word tussen die mikropilêre twee of drie kerne gevorm nie (fig. 4.2.3). Selwande wat wel neergelê word is dun of selfs membraanagtig (fig. 4.3.2-3). Die twee chalasale selle van 'n tetrade is in die meeste gevalle groter as die twee selle aan die mikropilêre kant (fig. 4.5.4). By *P. elongatus* word in die meeste saadknoppe 'n triade gevorm (fig. 4.2.2). Slegs in twee van die talle saadknoppe wat ondersoek is, is tetrades gevind. By *P. latifolius* word ook in die meeste gevalle 'n triade gevorm (fig. 4.5.3), maar tetrades (fig. 4.5.4) kom meer algemeen voor as by *P. elongatus*. By *P. henkelii* is vier megaspore meer algemeen as drie en by *P. falcatus* is slegs tetrades (fig. 4.6.1) waargeneem, soos ook by *P. gracilior* (Konar & Oberoi, 1969a).

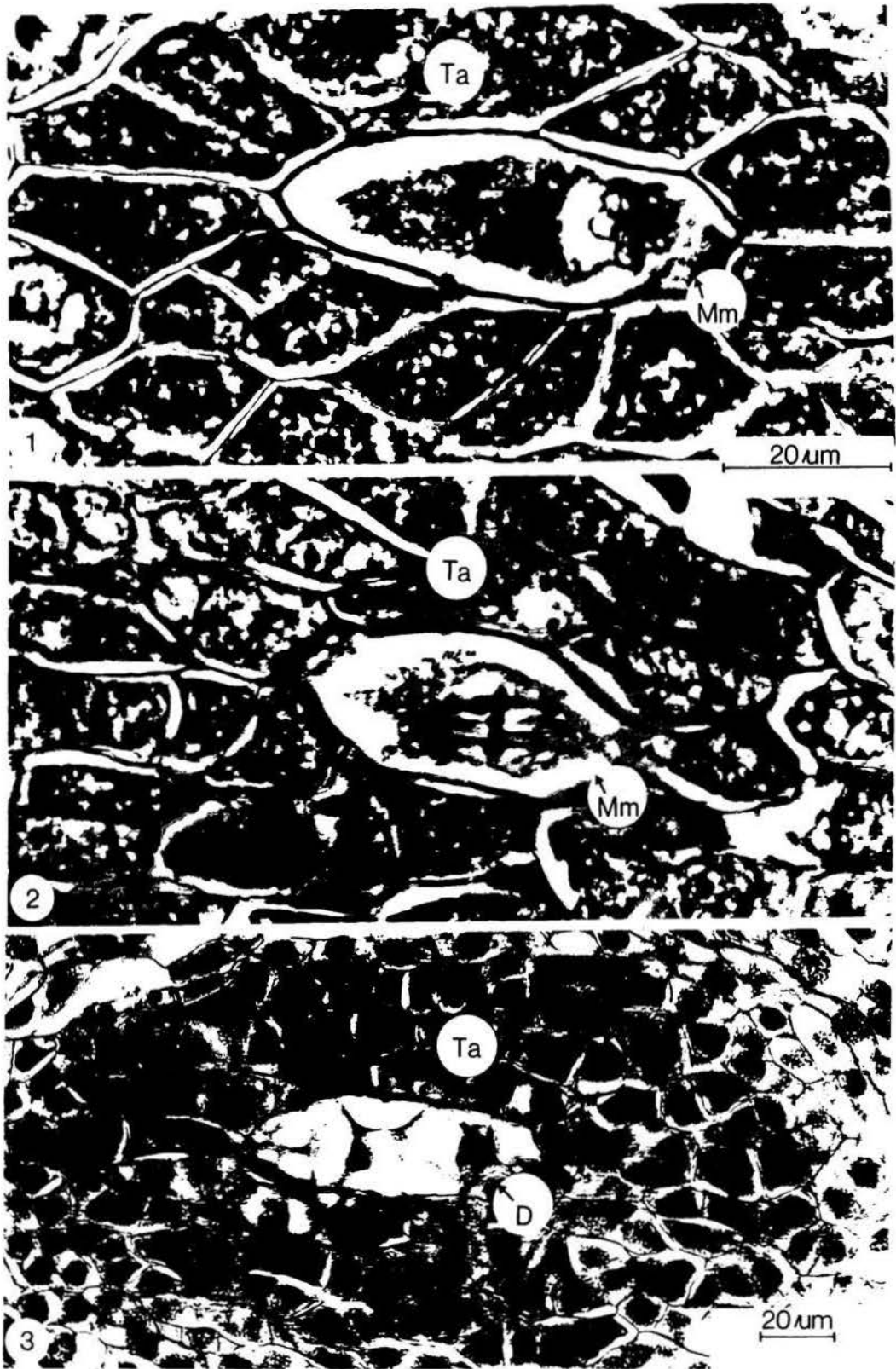


Fig.4.3

FIGUUR 4.3 Verskillende stadia in die embrionale ontwikkeling van *P. falcatus* vanaf megasporogenese tot vorming van sentrale sel. Mediane lengtesneë van gedeeltes van die saadknop om aan te toon:

1. megaspoormoedersel (Mm);
2. mikropilêre sel van triade wat deel om tetraade te vorm;
3. funksionele megaspoor en drie degenererende mikropilêre megaspore (D);
4. gevakuoleerde gametofiet-selle met verbindende sitoplasmadrade;
5. argegoniuminisiaalsel;
6. argegonium met delingsfiguur wat oorsprong gee aan sentrale sel en primêre neksel;
- 7-8. sentrale sel en primêre neksel;
- 9-10. argegonium met sentrale sel en ventraalkanaalkern;
11. mikropilêre deel van vroulike gametofiet;
- 12-13. mikropilêre deel van vroulike gametofiet met nuselluskap.

AG, argegoniumkamer; AI, argegoniuminisiaalsel; AL, alveolus; C, sentrale sel; ch, chalasale rigting; En, eierkern; G, vroulike gametofiet; Mg, manlike gameet; Nc, neksel; Pn, primêre neksel; Pt, stuifmeelbuis; Vn, ventraalkanaalkern.
1&2, 5&6, 9: skaal w; 3&4, 7&8, 10: skaal x;
11: skaal y; 12&13: skaal z



FIGUUR 4.4 Dorsiventrale, mediane lengtesnêë van gedeeltes van die nusellus van 1. en 2. *P. falcatus* en 3. *P. elongatus* om aan te toon: 1. die megaspoormoedersel (Mm) in profase, 2. die megaspoormoedersel in metafase van die eerste meiotiese deling en 3. die diade sonder membraan tussen die twee kerne.

D, diade; N, nusellus; Ta, tapetum.

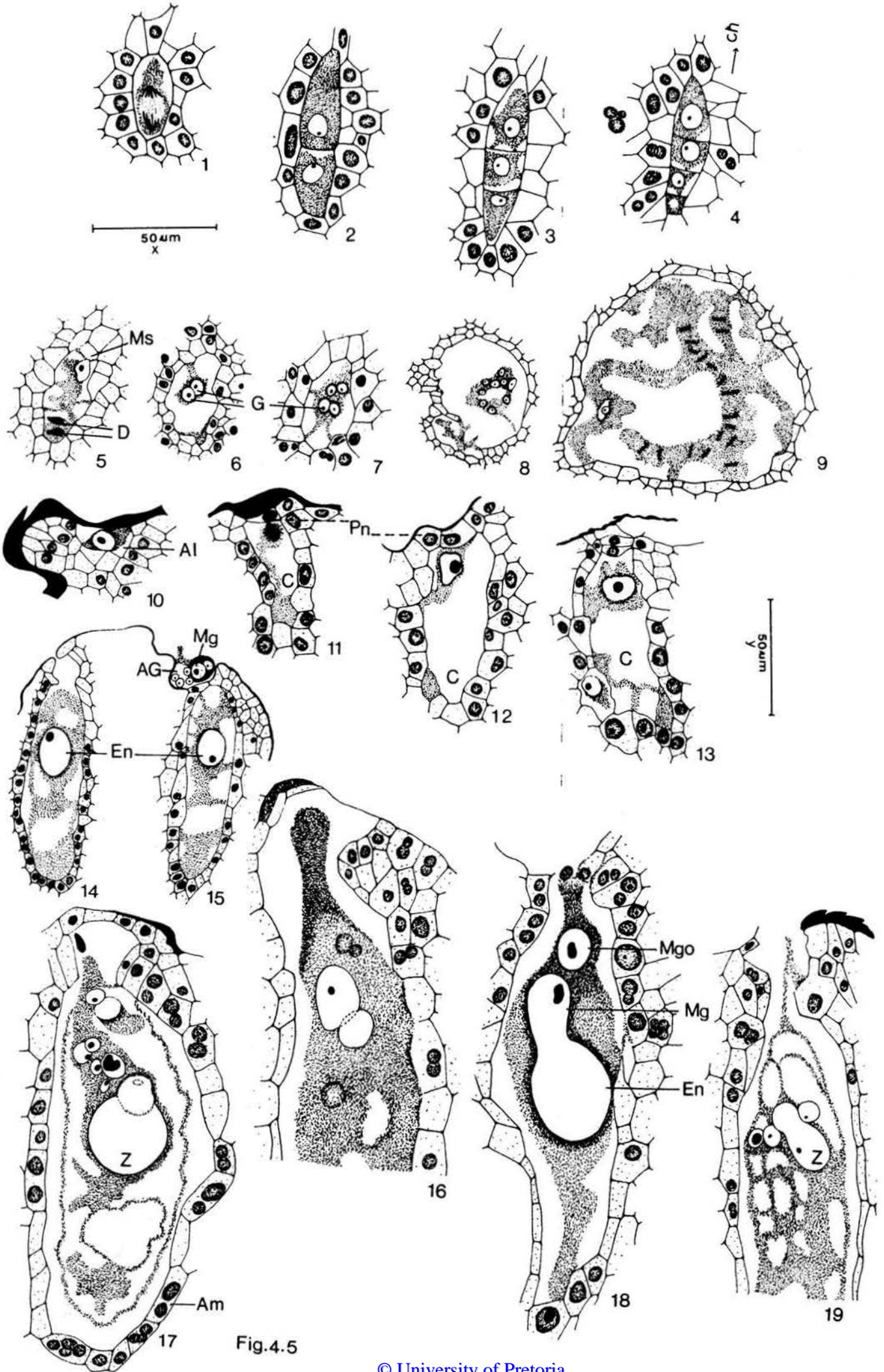


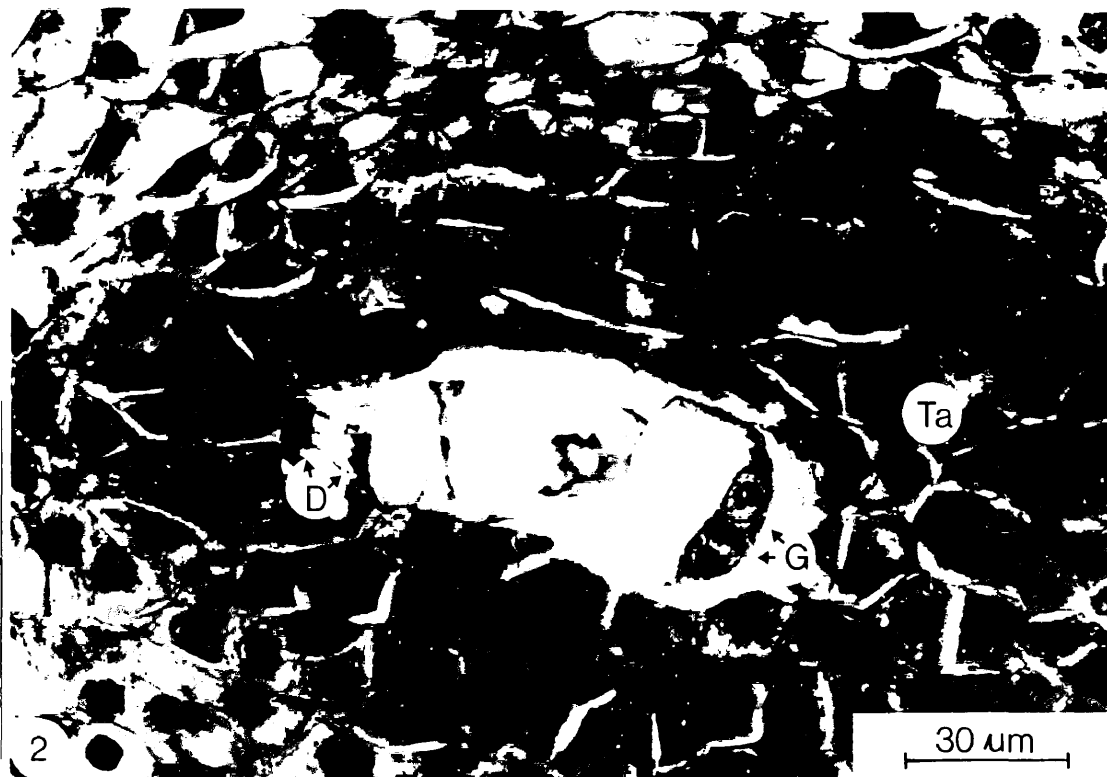
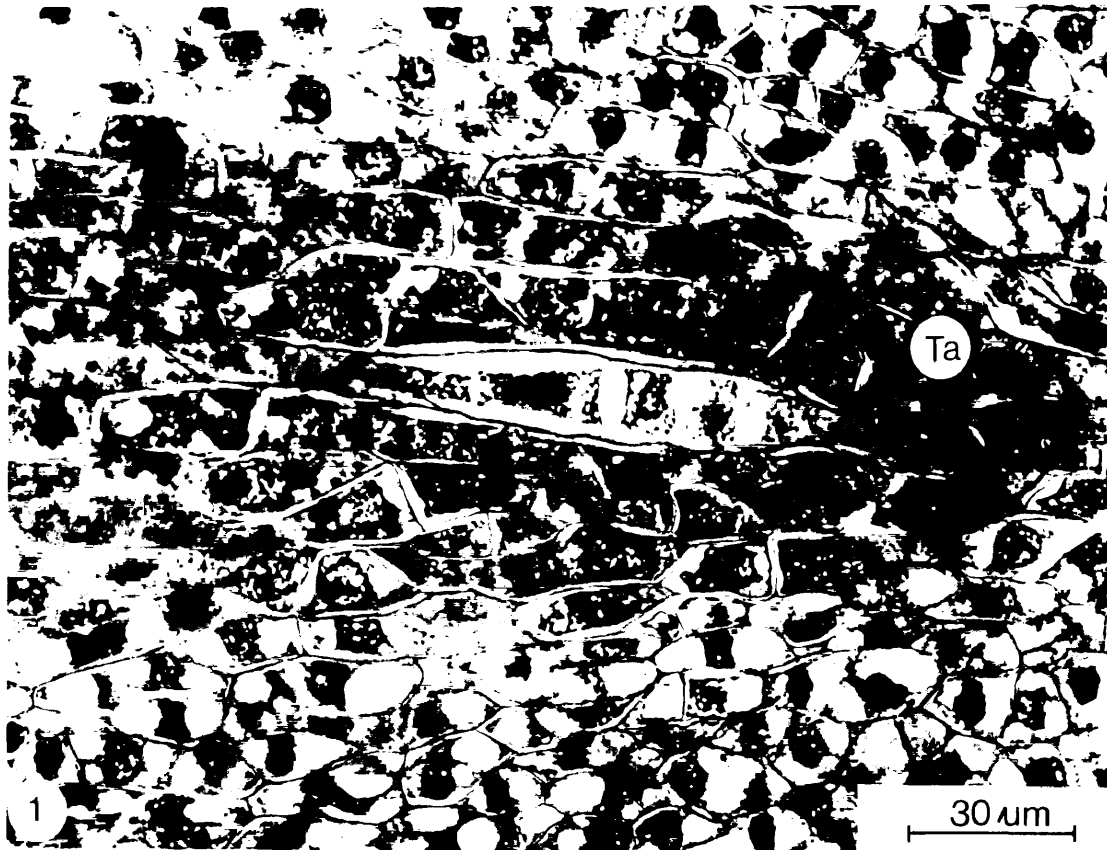
Fig.4.5

FIGUUR 4.5 Verskillende stadia in die embrionale ontwikkeling van *P. latifolius* vanaf megasporogenese tot bevrugting. Mediane lengtesneë van gedeeltes van die saadknop om aan te toon:

1. anafase van eerste meiotiese deling tydens megasporogenese;
2. diade;
3. triade;
4. tetrade;
5. chalasale, funksionele megaspoor met twee degenererende, mikropilêre kerne;
- 6-9. vrye kerndelingstadia in die ontwikkeling van die vroulike gametofiet;
10. argegoniuminisiaalsel;
- 11-12. sentrale sel en primêre neksel;
13. sentrale sel en dubbele laag nekselle;
14. eiersel;
15. eiersel met manlike sitoplasma in argegoniumkamer;
- 16-19. bevrugting.

AG, argegoniumkamer; AI, argegoniuminisiaalsel;
Am, argegoniummantel; C, sentrale sel;
ch, chalasale rigting; D, degenererende mikropilêre megaspoorkerne; En, eierkern; G, gametofitiese kern; Mg, manlike gameet; Mgo, nie-funksionele manlike gameet; Ms, funksionele megaspoor; Pn, primêre neksel; Z, sigootkern

1-4, 10-13, 16-19: skaal x; 5-9, 14-15: skaal y



FIGUUR 4.6 Dorsiventrale, mediane lengtesneë van gedeeltes van die nusellus van 1. *P. falcatus* en 2. *P. elongatus*.
1. Liniêre tetrade 2. Eerste twee gametofitiese kerne.
D, degenererende mikropilêre megaspoorkern;
G, gametofitiese kern;
Ta, tapetum.

By die *Eupodocarpus*-spesies is die megaspore 14 tot 18 sellae en by *P. falcatus* tot 40 of meer sellae diep in die nusellus geleë. By die Coniferales en onder andere die Podocarpaceae word deurgaans liniêre triades òf tetrades gevorm. Sinnott (1913) het vier megaspore waargeneem by alle *Podocarpus*-spesies wat hy ondersoek het, maar hy meld dat drie megaspore in sommige gevalle voorkom. Drie megaspore word aangetref in die saadknoppe van *P. andinus* en *Saxegothaea* (Looby & Doyle, 1939 en 1944a), *Podocarpus dacrydioides* (Quinn, 1964), *P. nivalis* (Boyle & Doyle, 1953), *Phaerosphaera* en *Taxus* (Lawson, 1923), *Phyllocladus* (Young, 1910; Holloway, 1937) en *Pinus wallichiana* (Konar & Ramchandani, 1958). Konar & Oberoi (1969 a & b) vind vier megaspore by *Podocarpus gracilior*, en so ook Lawson (1923) by *Microcachrys* en Singh (1961b) by *Cephalotaxus*. Schnarf (1933) verskaf in dié verband inligting oor ander lede van die Coniferales, maar dit lyk of die hoeveelheid megaspore wat gevorm word, min vergelykende waarde het.

Die Mm differensieer by al vier die ondersoekte soorte in ongeveer die tweede helfte van Julie. Ongeveer ses weke verloop tot die funksionele megaspore tot volle ontwikkeling kom.

4.1.2 BESTUIWINGSDRUPPEL

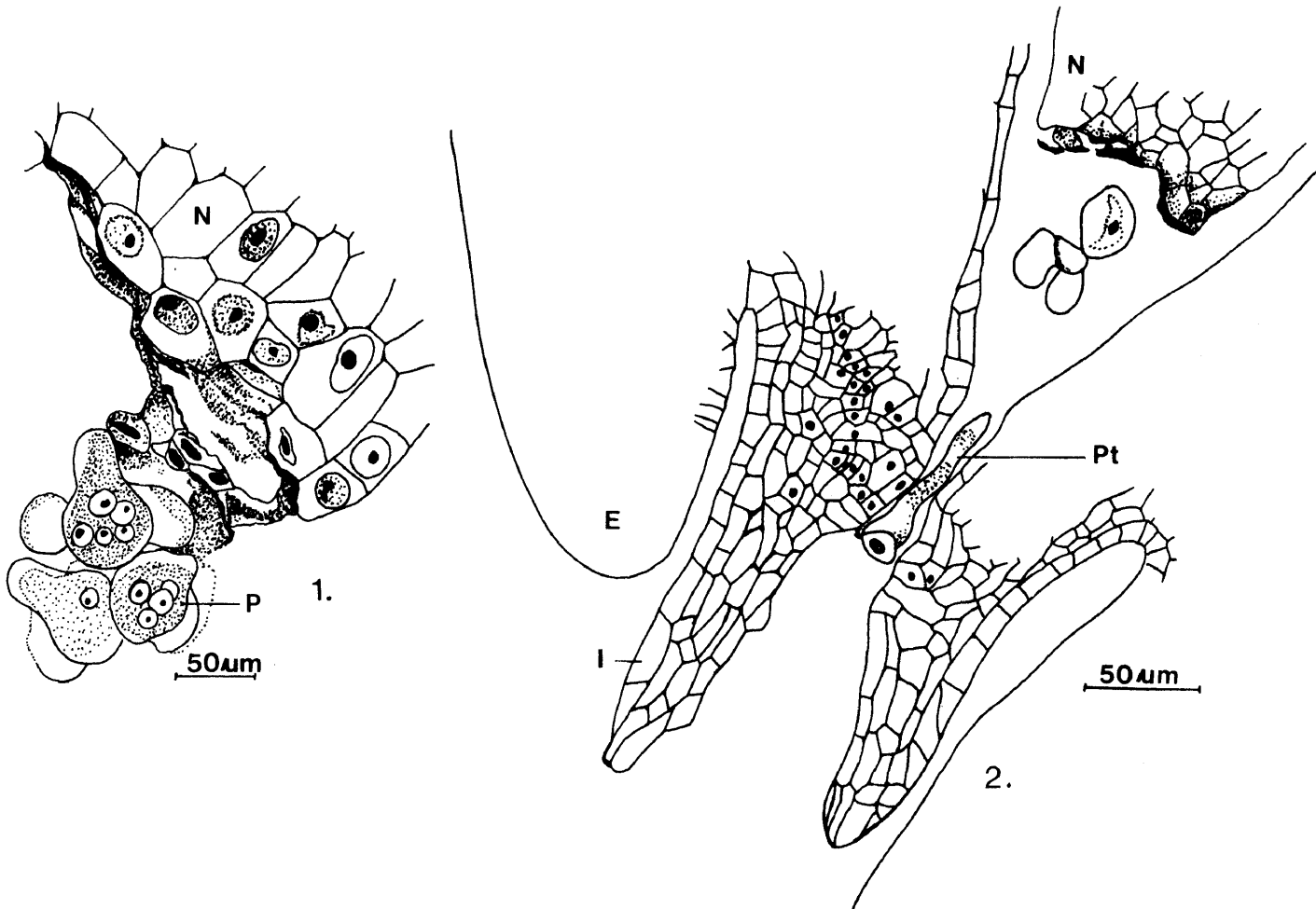
Dit is moeilik om te bepaal op watter stadium van ontwikkeling van die fertiele orgaan bestuiwing plaasvind. Oor die algemeen kan egter gesê word dat bestuiwing plaasvind kort na die Mm meïoties begin deel het. Die mikropilum is wyd oop en die bou van die strobilus is soos dié op p.103 beskryf.

'n Bestuiwingsdruppel word in die mikropilum afgeskei wat die gevleuelde, windgedraagde stuifmeelkorrels vasvang en waarskynlik in die mikropilumkanaal intrek. Die bestuiwingsdruppel is 'n klewerige, deursigtige vloeistof wat vroeg soggens naby die mikropilum van die jong saadknoppe

waargeneem kan word en wat na die uitstoot daarvan verdamp of waarskynlik geresorbeer word. Wanneer dit gebeur word die stuifmeel tot teen die nusellus ingetrek. Die uitstoot van die bestuiwingsdruppel hou waarskynlik aan totdat stuifmeelkorrels wel vasgevang is, aangesien die druppel by die mikropilum van sekere saadknoppe heelwat groter is as dié by ander. Doyle (1945) noem hierdie bestuiwingsmeganisme die "basal flotation type", wat effens eenvoudiger is as dié van byvoorbeeld *Pinus*. Dit kom ooreen met dié van *Saxegothaea* (Doyle & O'Leary, 1935), *Podocarpus andinus* (Doyle, 1945), *P. nivalis* (Boyle & Doyle, 1953) en *P. gracilior* (Konar & Oberoi, 1969a). Doyle (1945) het ook *P. latifolius* bestudeer en dieselfde bestuiwingsmeganisme gevind. Hy sê: "As the mechanism in both (*P. andinus* en *P. nivalis*) is essentially the same and as less complete observations on *P. salignus* and *P. latifolius* seem to agree closely, the pollination type must be reasonably uniform within the genus."

Die oorsprong van die druppel bly relatief onbekend. Osborn (1960) meld dat die afsluitings- of versterkingsweefsel van die mikropilum "may be associated with local water secretion". As hy met "local water secretion" die bestuiwingsdruppel bedoel, is sy afleiding van die oorsprong daarvan ongegrond. Dit is hoogs onwaarskynlik dat hierdie gelignifiseerde versterkingsweefsel (p.133) iets met sekresie van die bestuiwingsdruppel te make kan hê, aangesien dit slegs begin ontwikkel in saadknoppe wat reeds bestuif is. Daar is geen aanduiding dat die selle voor hulle verdik so 'n funksie het nie.

Verdere vermeldings van die bestuiwingsdruppel in die literatuur is onder andere deur Chamberlain (1966) wat dit beskryf as "colorless and ... like a small drop of glycerine" en Sporne (1969) wat praat van 'n "copious fluid exudate". Aangesien 'n relatief groot hoeveelheid vloeistof afgegee word en aangesien, indien bestuiwing nie plaasvind nie,



FIGUUR 4.7 Dorsiventralse, mediane lengtesneë van
 1. die nuselluskap, en
 2. die mikropilêre deel van die fertiele orgaan
 van *P. elongatus*.
 E, epimatium; I, integument; N, nusellus;
 P, stuifmeelkorrel; Pt, stuifmeelbuis in
 mikropilumkanaal.

daar steeds vloeistof uitgeskei word (Doyle, 1945), sou 'n mens verwag dat die weefsel wat vir die vorming van die vloeistof verantwoordelik is, as epiteel sou optree.

Net voordat bestuiwing plaasvind ondergaan die eerste twee tot drie sellae van die nuselluskap verandering. Die selle gaan effens los van mekaar en word ietwat misvorm (fig. 4.7.1). Hierdie verandering in die nusellusweefsel vind plaas voordat stuifmeelkorrels op die nusellus te lande kom en dus voordat die ensimatiëse werking van die stuifmeelbuis moontlik daarvoor verantwoordelik kan wees. Dit is moontlik dat hierdie buitenste nuselluslae 'n afskeidingsfunksie het. Die nuselluskapselle is van epidermale oorsprong (fig. 4.1, p.192) en word nie, soos die epidermis van die chalasale deel van die vrye nusellus asook die epidermis van die integument met looistof deurtrek nie (p.134). Na die selle waarin kerne duidelik waarneembaar is, losgegaan het, degenerer hulle. Die sitoplasma word struktuurloos en die inhoud van die selle kleur baie donker met verskillende kleurstowwe. Dit lyk dus asof die buitenste nuselluskapselle 'n epiteelfunksie verrig en dan degenerer. Dieperliggende selle neem die funksie oor, sodat die eerste vyf of ses lae van die nusellus so verbruik word.

Die stuifmeel, wat soms in groepe bymekaar vasgevang word (fig. 4.7.1), ontkiem op die nusellus en stuifmeelbuis groei dan in die nusellus af (fig. 4.3.12-13).

Gedurende die bestuiwingsproses vind verdere ontwikkeling van die vroulike gametofiet plaas en die fertiele orgaan sien daaruit soos in fig. 3.36, p.102, uitgebeeld.

4.1.3 ONTWIKKELING VAN DIE VROULIKE GAMETOFIET

Die twee (of drie) megaspore aan die mikropilêre kant degenerer, die chalasale megaspore vergroot, word gevakuoleerd (fig. 4.5.5) en is funksioneel. By *P. falcatus* vergroot

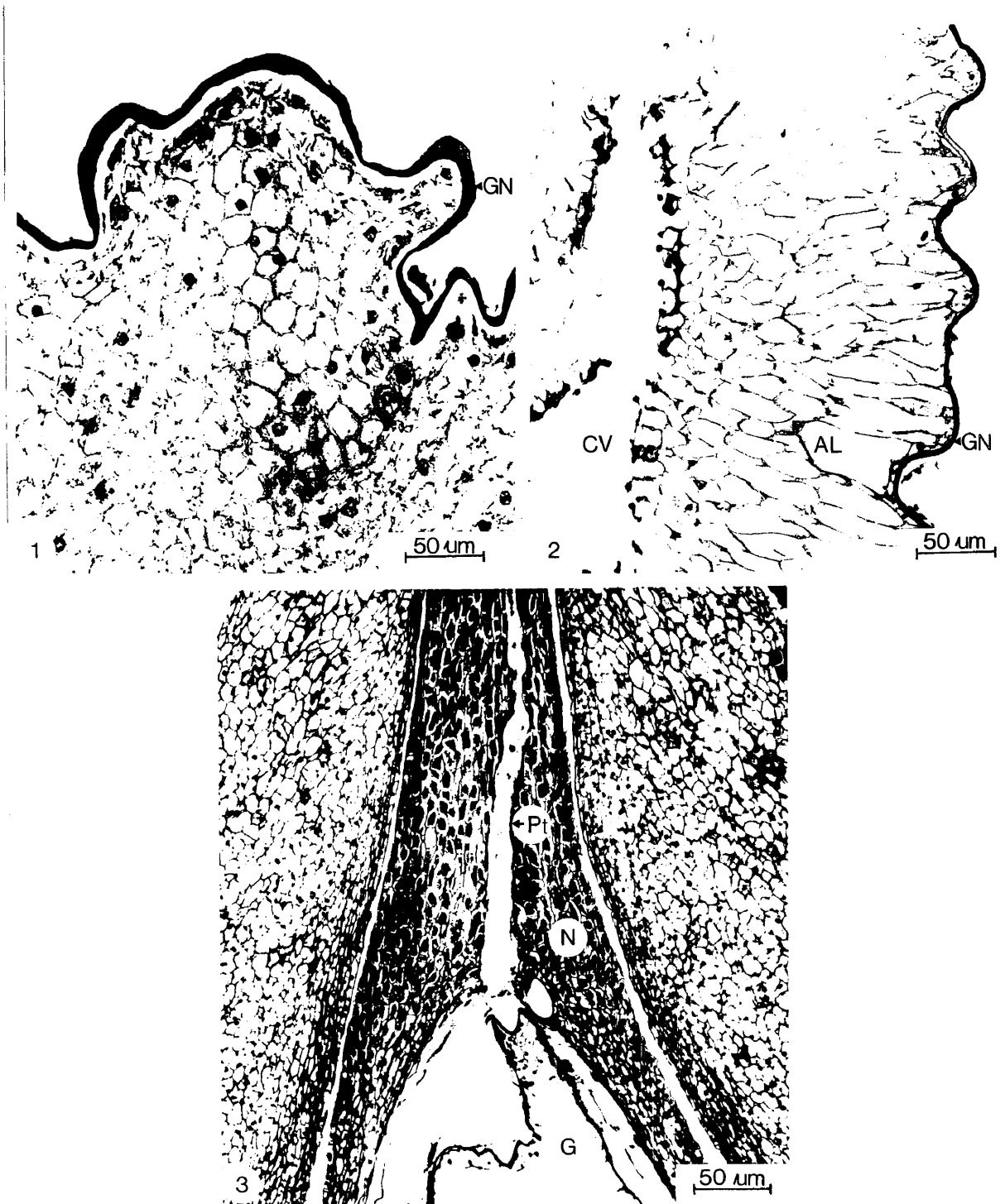
hierdie sel meer en is baie meer gevakuoleerd as dié van die *Eupodocarpus*-spesies. Selfs die tapetumselle aan die chalasale en mikropilêre kante van die megaspoor vergroot en is gevakuoleerd (fig. 4.3.3). Hierdie vakuolering kom ook by *P. andinus* (Looby & Doyle, 1944a) van die seksie *Stachycarpus* voor.

In figure 4.2.3; 4.5.6 en 4.6.2 word die derivate van die funksionele megaspoorkern of die eerste gametofitiese kerne, geïllustreer. Vrye mitotiese kerndelings neem 'n aanvang en die vroulike gametofiet ontwikkel sonder 'n rusperiode.

Die saadknop van *P. andinus* gaan in hierdie vrye kerndelingstadium 'n winterrusperiode deur van Oktober tot April. (Looby & Doyle, 1944a) terwyl die vroulike gametofiet van al die Suid-Afrikaanse *Podocarpus*-soorte sonder onderbreking ontwikkel. Die natuurlike vindplek van *P. andinus* is Suid-Amerika (Chili) by ongeveer 40° suiderbreedte, (Bader, 1960) wat verder suid is as Suid-Afrika. Looby & Doyle, verbonde aan die Universiteitskollege van Dublin, het die embriologie van hierdie soort op materiaal bestudeer wat van bome uit die Nasionale Botaniese Tuin Glasnevin in Dublin versamel is. Dit is dus 'n vraag of die saadknoppe ook, wanneer hulle in hul natuurlike omgewing voorkom, waar dit van Oktober tot April somer is, ook 'n rusperiode sou deurgaan. Die huidige embriologiese studie is, sover vasgestel kon word, saam met dié van Coertze (1966) die eerste wat op *Podocarpus*-soorte onder natuurlike klimaatstoestande gedoen is.

Die vroulike gametofiet van *P. elongatus* en *P. latifolius* is uit die staanspoor rond, terwyl dit by *P. falcatus* en *P. henkeli* ovaalvormig is, soos ook by *P. nivalis* (Boyle & Doyle, 1953).

'n Protoplasmastring waarin 'n hele aantal kerne vry, sonder selwande voorkom, vorm 'n sentrale vakuool (fig. 4.5.7-9).



FIGUUR 4.8 Mediane lengtesnee van gedeeltes van die vroulike gametofiet van 1. *P. elongatus* en 2. *P. falcatus*. 3. Mediane lengtesnee van die mikropilêre deel van die vroulike strobilus van *P. falcatus*.

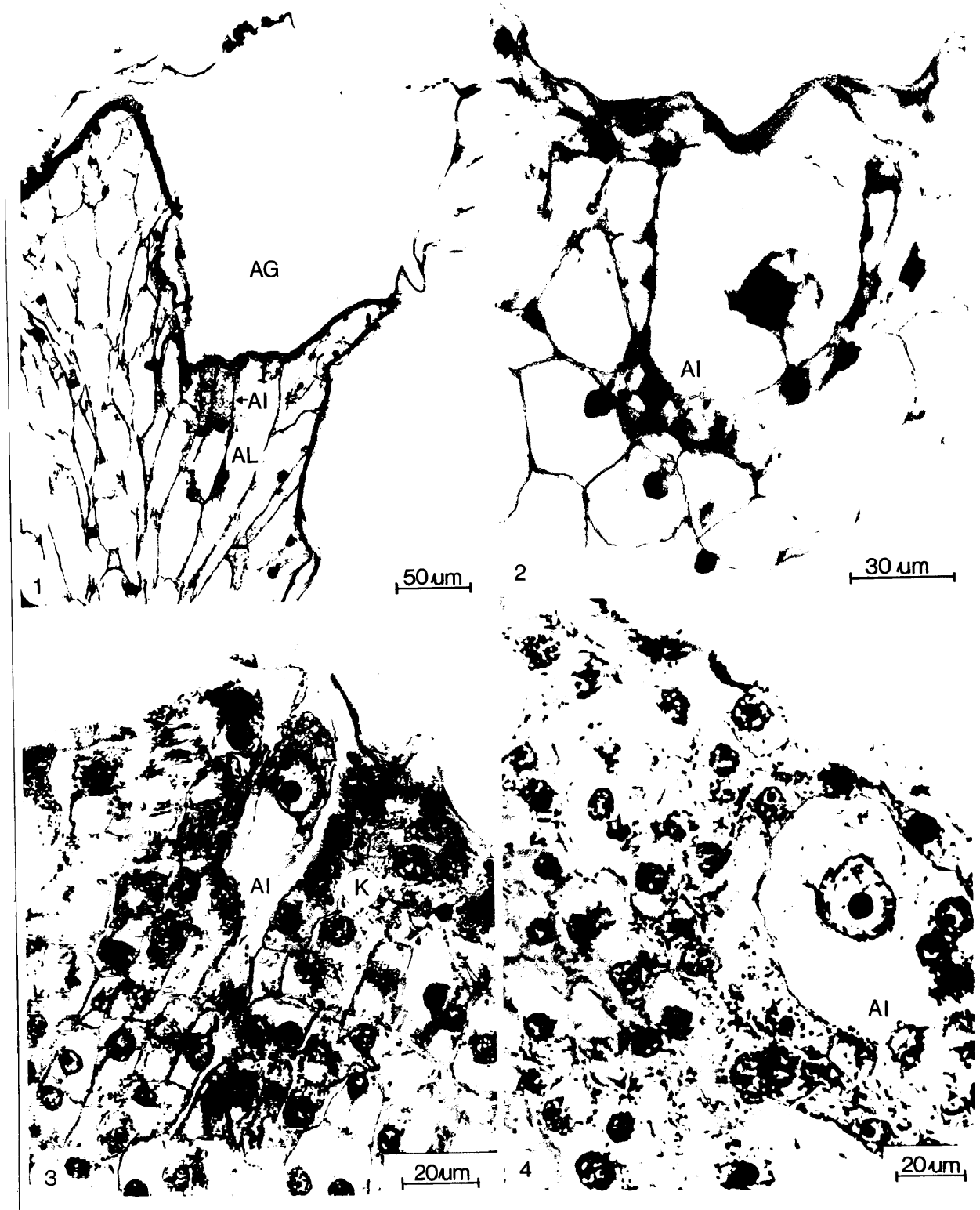
AL, alveolus; CV, sentrale vakuool; G, vroulike gametofiet; GN, gametofietmembraan; N, nusellus; Pt, stuifmeelbuis

Die vrye kerne lê by *P. falcatus* verder uitmekaar as by die *Eupodocarpus*-spesies. Selwande word gaandeweg sentripetaal gevorm. Die vroulike gametofiet word dus van buite af na binne gedifferensieer (fig. 4.8.2) en dit neem aan die mikropilêre kant 'n aanvang (fig. 4.8.3). By die *Eupodocarpus*-spesies begin selwandvorming reeds wanneer daar ongeveer 20 tot 30 kerne aanwesig is. Die selle lyk soos tipiese parenchiemselle (fig. 4.8.1). Die gametofietmembraan (fig. 4.8.1.1-2) is uit die staanspoor goed ontwikkel en grens die gametofietkerne van die omringende nusellusweefsel af. Die dikte daarvan wissel by sy optimumontwikkeling van minder as 1 μm oor die mikropilêre kant tot 2 tot 4 μm oor die res van die vroulike gametofiet. Die membraan is veral prominent terwyl die gametofiet en argegonia besig is om te ontwikkel en bly bestaan selfs nadat die embrio gevorm is.

As gevolg van die groot sentrale vakuool en dun selwande is die ontwikkelende vroulike gametofiet op hierdie stadium uiters delikaat en dié van *P. falcatus* nog meer as dié van die *Eupodocarpus*-spesies. Dit trek inmekaar al word die fiksering met hoeveel sorg gedoen. Nogtans was dit moontlik om al die verskillende stadia van ontwikkeling na te gaan.

Die selle van die vroulike gametofiet van *P. falcatus* is aanvanklik reëlmatig heksagonaal en sitoplasma-stringe verloop tussen aangrensende selle (fig. 4.3.4, p.196). Selwande ontstaan eerste aan die mikropilêre kant van die gametofiet en brei gaandeweg om die omtrek uit. Die selle naaste aan die gametofietmembraan verleng radiaal en sommige van die dwarswande verdwyn, om die alveoli te vorm (fige 4.3.11; 4.8.2; 4.9.1). Dergelike alveoli word ook deur Holloway (1937) vir *Phyllocladus*, deur Looby & Doyle (1939) vir *Saxegothaea* en deur Looby & Doyle (1944a) vir *Podocarpus andinus* vermeld.

Die stuifmeelbuis het op hierdie stadium reeds onvertak deur die nusellustuit gegroei en die gametofiet bereik (fige



FIGUUR 4.9 Mediane lengtesneë van mikropilêre gedeeltes van die vroulike gametofiet van 1-2. *P. falcatus*, 3. *P. latifolius* en 4. *P. elongatus* om die argegoniuminisiaalsel aan te toon.

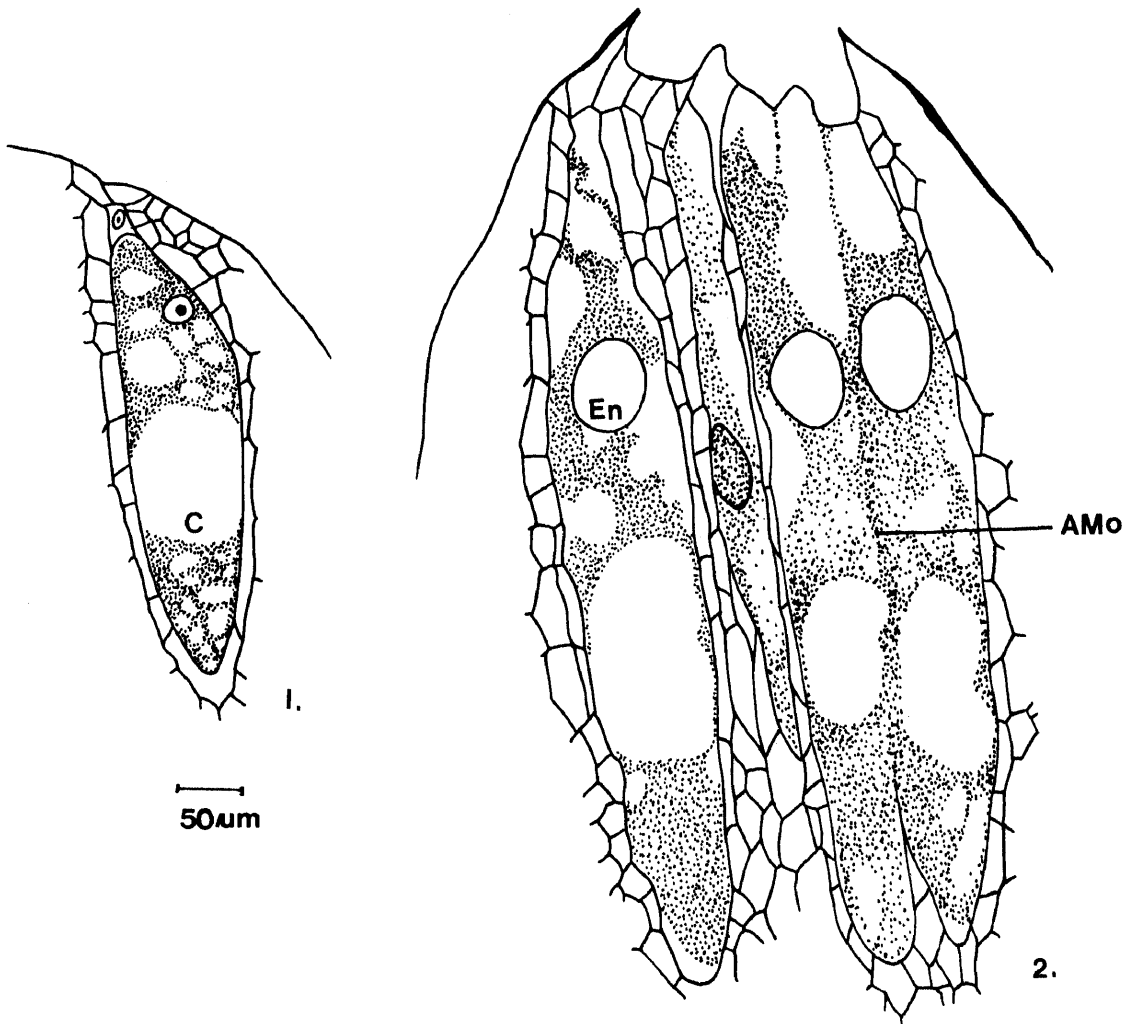
AG, argegoniumkamer; AI, argegoniuminisiaalsel;
AL, alveolus; K, kegelselle

4.3.12; 4,8.3). Hierdie vroeë kontak van die stuifmeelbuis met die gametofiet is ook deur Konar & Oberoi (1969a) vir *P. gracilior* vermeld.

Osborn (1960) se verduideliking van die verloop van die stuifmeelbuis is onoortuigend. Hy vermeld dat die stuifmeelbuis "burrow between it (gametofietmembraan) and the integument". Sy figuur 4.5 toon dan ook dat die versmeltingsarea tussen nusellus en integument nader aan die mikropilum lê as aan die distale deel van die gametofiet, terwyl volgens my waarneming die versmeltingsarea verder na die chalasale kant voorkom. Ook is sy interpretasie van die weefsel wat die gametofiet omring waarskynlik foutief. Laasgenoemde kom in nusellusweefsel voor en maak nie met die integument kontak nie. Hy meld ook dat die aanwesigheid van die stuifmeelbuis "appears to inhibit the development of the outer and thicker gynospore membrane" maar die gametofietmembraan is volgens my waarnemings reeds goed ontwikkel voordat stuifmeelbuis die gametofiet bereik.

Die stuifmeelbuis vertak en groei oor die distale deel van die gametofiet tussen die gametofietmembraan en nusellus in. As gevolg van hierdie kontak word relatief groot holtes en induikings in die gametofiet gevorm - die sogenaamde argegoniumkamers (fige 4.3.11&13, p.196; 4.9.1). Argegoniumkamers word ook onder andere by *Dacrydium* (Stiles, 1911), *Phyllocladus* (Young, 1910), *Saxegothaea* (Looby & Doyle, 1939) en *Pherosphaera* (Elliott, 1950) aangetref. Die stuifmeelbuis bereik die vroulike gametofiet van die mikropilêre kant af of lateraal (fig. 4.3.13) sodat feitlik die hele mikropilêre deel van die vroulike gametofiet verdring word. Dit is dus maklik om hiervolgens 'n bestuifde van 'n onbestuifde saadknop uit te ken.

Die stuifmeelbuis bereik die vroulike gametofiet van die *Eupodocarpus*-spesies op 'n stadium wanneer die argegonia reeds verder ontwikkel is as dié van *P. falcatus* en die

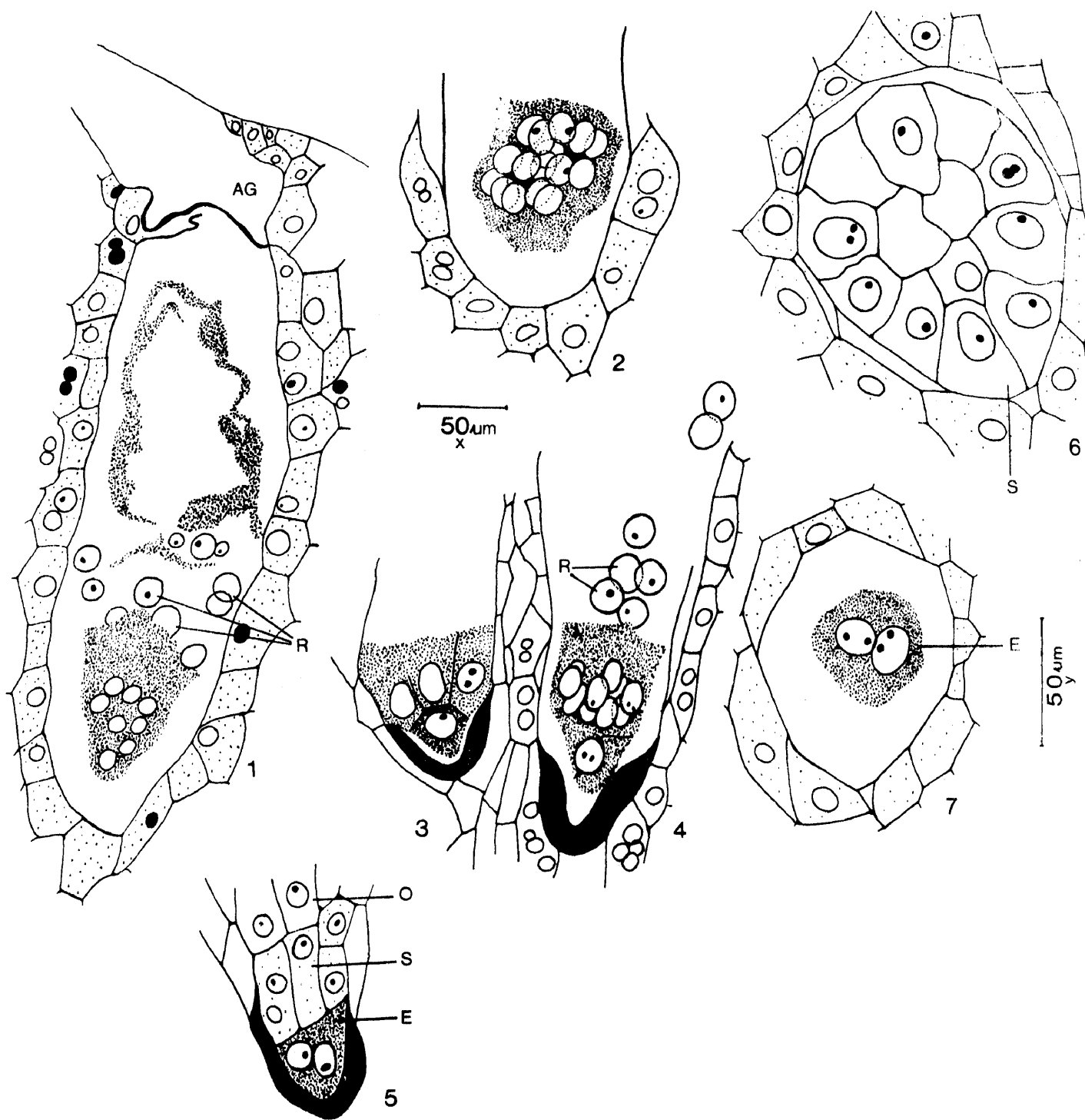


FIGUUR 4.10 Mediane lengtesneë van mikropilêre gedeeltes van die vroulike gametofiet van *P. henkelii* om

1. sentrale sel (C), en

2. argegonium met eierkern (En) aan te toon.

AMo, geen argegonium-mantel tussen aangrensende argegonia nie



FIGUUR 4.11 Verskillende stadia in die embrionale ontwikkeling van *P. elongatus* vanaf die 16-vrykern-pro-embrionale stadium tot die vorming van die sekondêre pro-embrio. 1-5. Mediane lengtesneë, 6-7. dwarsdeursneë, om aan te toon: 1. 16-kern pro-embrionale stadium met 8 relikte kerne; 2. 16-kern-pro-embrionale stadium; 3. primêre pro-embrio; 4. 11 vrye kerne vir primêre pro-embrio-vorming gerangskik; 5. sekondêre pro-embrio; 6. S-laag en 7. bi-nukleêre E-laag van 'n sekondêre pro-embrio.

AG, argegoniumkamer; E, embrio inisiale laag; O, sekondêre mikropilêre laag; R, relikte kern; S, pro-suspensor inisiale laag

1-5: skaal x; 6-7: skaal y

argegoniumkamers is by eersgenoemde soorte baie kleiner (fige. 4.5.15; 4.10.2; 4.11.1). By die *Eupodocarpus*-spesies dring die stuifmeelbuis die gametofiet van die mikropilêre kant binne en die argegoniumkamers word direk by die argegonia gevorm en wel op 'n stadium wanneer die sentrale- òf eiersel reeds ontwikkel het.

Dit is moontlik dat die fisiese kontak van die stuifmeelbuis nie so 'n groot effek op die vroulike gametofiet van die *Eupodocarpus*-spesies as op dié van *P. falcatus* het nie, omdat by eersgenoemde meer selwande neergelê is en die gametofiet meer kompak en nie so delikaat is nie. 'n Verdere aanduiding van so 'n moontlikheid is die variasie in grootte van die argegoniumkamers wat by *P. falcatus* aangetref word. Saadknoppe wat gedurende November en Desember 1973 versamel is, toon baie groter argegoniumkamers as dié wat byvoorbeeld gedurende dieselfde tydperk in 1972 versamel is. Alhoewel die gametofiete op ooreenstemmende datums van die twee jaar in ongeveer dieselfde stadium van ontwikkeling was, kan dit wees dat stuifmeel nie op dieselfde tyd vrygestel is nie en dat stuifmeelbuisse dus die gametofiet in 'n later stadium van ontwikkeling in 1972 as in 1973 bereik het.

Young (1910) het tot die gevolgtrekking gekom dat by *Phyllocladus* die argegoniumkamers gevorm word deurdat die gametofietweefsel om die stuifmeelbuis groei maar Looby & Doyle (1939) het bewys dat by *Saxegothaea* die stuifmeelbuis self aktief verantwoordelik is vir die induiking van die gametofietweefsel.

Argegoniumkamers wat op hierdie wyse gevorm word is ook deur Konar & Oberoi (1969a) vir *P. gracilior* vermeld, alhoewel die mate van verdringing van die vroulike gametofiet wat gedurende hierdie studie by *P. falcatus* gevind is baie meer uitgebreid is.

4.1.4 ARGEGONIUMINISIAALSEL

Sekere alveoli wat aan die mikropilêre kant van die ontwikkelende vroulike gametofiet van *P. falcatus* voorkom, tree as argegoniuminisiaalselle op (fig. 4.3.5&13). Hierdie selle is reeds waarneembaar kort na selwandvorming 'n aanvang geneem het en terwyl geen alveolasie in die sentrale deel van die vroulike gametofiet plaasgevind het nie.

Dit is moontlik dat daar by die vorming van die argegonia sprake kan wees van 'vegetatiewe' en 'generatiewe' alveoli en dat die aanwesigheid van die manlike sitoplasma die stimulus is vir die ontstaan daarvan. Konar & Oberoi (1969a) meld dat "archegonial formation is markedly influenced by the presence of the pollen tube" en Osborn (1960) skryf: "the presence of the pollen tube influences the development of the archegonia." Laasgenoemde outeur maak waarskynlik die stelling omdat argegonia wat ná aan die argegoniumkamers geleë is gewoonlik vergroot en ontwikkel, terwyl dié wat verder weg van die stuifmeelbuis voorkom relatief klein bly en nie ontwikkel nie.

Selfs wanneer bestuiwing nie plaasvind nie, ontwikkel die vroulike gametofiet op 'n soortgelyke wyse. Alveoli is egter nie tot dieselfde mate radiaal gestrek as dié in bestuifde saadknoppe nie. Argegonia word in ongeveer 40% van die gametofiete van onbestuifde saadknoppe gevorm. Laasgenoemde degenerereer egter òf kort na inisiëring òf hulle kan selfs tot die eierkern-stadium ontwikkel. Geen argegoniumkamers word in sulke gevalle gevorm nie en die argegonia bly ongeveer gelyk met die oppervlak van die gametofiet of slegs effens ingesink. Dit bewys dat, alhoewel die stuifmeelbuis wel 'n invloed op die ontwikkeling van die argegonia het, dit nie noodsaaklik vir die ontstaan daarvan is nie. Dat dit egter wel 'n invloed op die ontstaan kan uitoefen blyk uit die relatief klein hoeveelheid onbestuifde saadknoppe waarin argegonia ontwikkel.



FIGUUR 4.12 Mediane lengtesneë van gedeeltes van vroulike gametofiete van 1-3. *P. elongatus* 4. *P. falcatus*.

C, sentrale sel; G, vroulike gametofiet; K, kegelselle; AM, arregoniummantel; Nc, Neksel; Pn, Primêre neksel

Dit is by *P. falcatus* uiters moeilik om die argegoniuminisiaalselle of generatiewe alveoli van die ander vroulike gametofietselle of vegetatiewe alveoli te onderskei (fig. 4.9.1) en eers wanneer verdere ontwikkeling van die argegonia plaasgevind het word hulle makliker waarneembaar (fig. 4.9.2).

Die argegoniuminisiaalselle van die *Eupodocarpus*-soorte ontstaan wanneer selwandvorming in die vroulike gametofiet feitlik voltooi is. Die argegoniuminisiaalselle is ongeveer rond en vier tot vyf keer so groot as die omringende gametofietselle. Hulle het 'n dun lagie sitoplasma, 'n groot vakuole en 'n prominente kern wat twee tot drie keer so groot is as dié van die aangrensende selle en 'n duidelik waarneembare nukleolus het (fige 4.2.4; 4.5.10; 4.9.3-4).

Tydens die differensiasie van die argegoniuminisiaalselle asook daarna vind periklinale delings in die omringende gametofietselle plaas. Sodoende word waaivormig gerangskikte radiaal verlopende rye selle gevorm (fige 4.9.4; 4.12.1) wat mekaar in die mikropilêre derde van die gametofiet ontmoet. Die selle is aanvanklik uninukleêr, maar die kerne verdeel gaandeweg en die selle word bi- of multinukleêr. Hierdie kerndelings vind by *P. falcatus* in sommige gevalle plaas voordat argegoniuminisiaalselle gevorm het, terwyl dit by die *Eupodocarpus*-spesies slegs 'n aanvang neem nadat laasgenoemde duidelik onderskeibaar is. Op hierdie wyse word 'n kegel van selle rondom die groep ontwikkelende argegonia gevorm waarvan die sitoplasma digter is as dié van die omringende selle en waarin groot hoeveelhede styselkorrels voorkom. Hierdie kegel selle is blykbaar kenmerkend vir die genus, maar is swakker ontwikkel by *P. falcatus* as by die *Eupodocarpus*-spesies. Die vorming daarvan word ook deur Looby & Doyle (1939) vir *Saxegothaea*, deur Sinnott (1913) vir *Dacrydium* en deur Looby & Doyle (1944a) vir *Podocarpus andinus* beskryf.

Die argegoniuminisiasel deel (fig. 4.3.6) by al vier soorte om 'n groter sentrale sel en 'n kleiner primêre neksel te vorm (fige 4.2.5-6, p.194; 4.3.7-8, p.196; 4.5.11-12, p.200; 4.12.1, p.216). Die kern van die sentrale sel is drie tot vier keer so groot as dié van die omringende selle. Dit is naby die nek geleë en het 'n prominente nukleolus.

Deur antiklinale en/of diagonale delings van die primêre neksel word vier tot agt nekselle gevorm wat in die meeste gevalle in 'n enkele laag gerangskik is (fige 4.2.7; 4.3.8; 4.12.3). Periklinale delings kom egter ook voor (fige 4.2.9; 4.12.2) sodat 'n dubbele laag nekselle in sekere gevalle gevorm word (fige 4.2.8; 4.3.9; 4.5.13), òf 'n enkel en 'n dubbel laag selle kom langsmekaar voor sodat in een snee drie selle onderskei kan word.

Coker (1902) meld 'n variasie in die aantal nekselle, wat wissel van een laag van twee selle tot 20 of meer selle in verskeie lae gerangskik. Dit is moeilik om die aantal nekselle met sekerheid te bepaal. Aangesien sneë deur die vroulike gametofiet nie altyd presies parallel met die lang- as van die argegonium gemaak kan word nie, lyk dit dikwels asof die argegonia in die gametofietweefsel ingesink lê met 'n hele aantal sellae tussen die argegonium en die gametofietmembraan (fig. 4.12.3). Die kegelselle wat deur middel van periklinale delings ontstaan en bo-oor die argegonium geprojekteer word, kan maklik met nekselle verwar word. Dit is dus moontlik dat Coker die kegelselle as nekselle aangesien het en dat sy waarneming van 'n hele aantal lae nekselle dus foutief is. Boyle & Doyle (1953) vind 'n relatief hoë aantal nekselle by *P. andinus* naamlik 8 tot 16. Na aanleiding van hulle waarnemings, asook dié van Sinnott (1913) en Looby & Doyle (1944a) kom hulle tot die gevolgtrekking dat "probably in all (*Stachycarpus*-spesies) there is one tier of 8-16 cells." Indien bogenoemde outeurs korrek is, verskil *P. falcatus* asook *P. gracilior* (Konar & Oberoi,



FIGUUR 4.13 Mediane lengtesnee van gedeeltes van vroulike gametofiete van 1-2. *P. elongatus* en 3. *P. latifolius*, 1. nadat die stuifmeelbuis die gametofiet bereik het; 2-3. na vorming van die ventraalkanaalkern en eierkern.

AG, argegoniumkamer; AM, argegoniummantel; C, sentrale sel; En, eierkern; Nc, neksel; Pt, manlike sitoplasma; Vn, ventraalkanaalkern

van *P. falcatus* van 0,2 tot 0,3 mm lank en 0,05 tot 0,08 mm breed.

Na ondersoek van verskillende vorms van argegonia in verskillende genera van die Podocarpaceae kom Boyle & Doyle (1953) tot die gevolgtrekking dat "shorter blunter archegonia appear in general to be associated with advance and long pointed ones with a retention of a primitive gametophyte stage". Wat hierdie eienskappe betref moet *P. henkelii* as die primitiefste van die vier ondersoekte soorte beskou word. As ander kenmerke in aanmerking geneem word, onder andere vroulike keël-uitbeelding, verteenwoordig dit egter 'n meer gevorderde soort as byvoorbeeld *P. falcatus*. Die argegonia van *P. elongatus* en *P. latifolius* met hul relatief stomp proksimale punte, lyk baie soos dié van *P. nivalis* en neem wat dit betref, 'n relatief gevorderde posisie in.

Deur middel van dwarsdeursneë van die distale punt van die vroulike gametofiet kan die aantal en rangskikking van die argegonia bepaal word. Hulle is in die meeste gevalle in 'n kring gerangskik, wat onder andere herinner aan die verspreiding in *Cunninghamia* (Maheshwari & Sanwal, 1963). Die aantal wissel van drie tot tien by *P. latifolius* en *P. elongatus*, sewe tot vyftien by *P. henkelii* en 10 tot 24 by *P. falcatus*.

4.1.7 VENTRAALKANAALKERN

By die *Eupodocarpus*-spesies verdeel die sentrale selkern gedurende die 'foam stage' in die distale deel van die argegonium om 'n eierkern en ventraalkanaalkern te vorm. By *P. falcatus* vorm die ventraalkanaalkern op 'n vroeër stadium voordat die sentrale sel sterk gevakuoleerd is (fig. 4.3.9-10). Aangesien die delingsfiguur van die sentrale selkern in die meeste gevalle diagonaal geleë is, lê die ventraalkanaalkern gewoonlik langs die kant van die argegonium naby die argegoniummantel, maar dit kan ook apikaal geleë wees (fige 4.2.10;

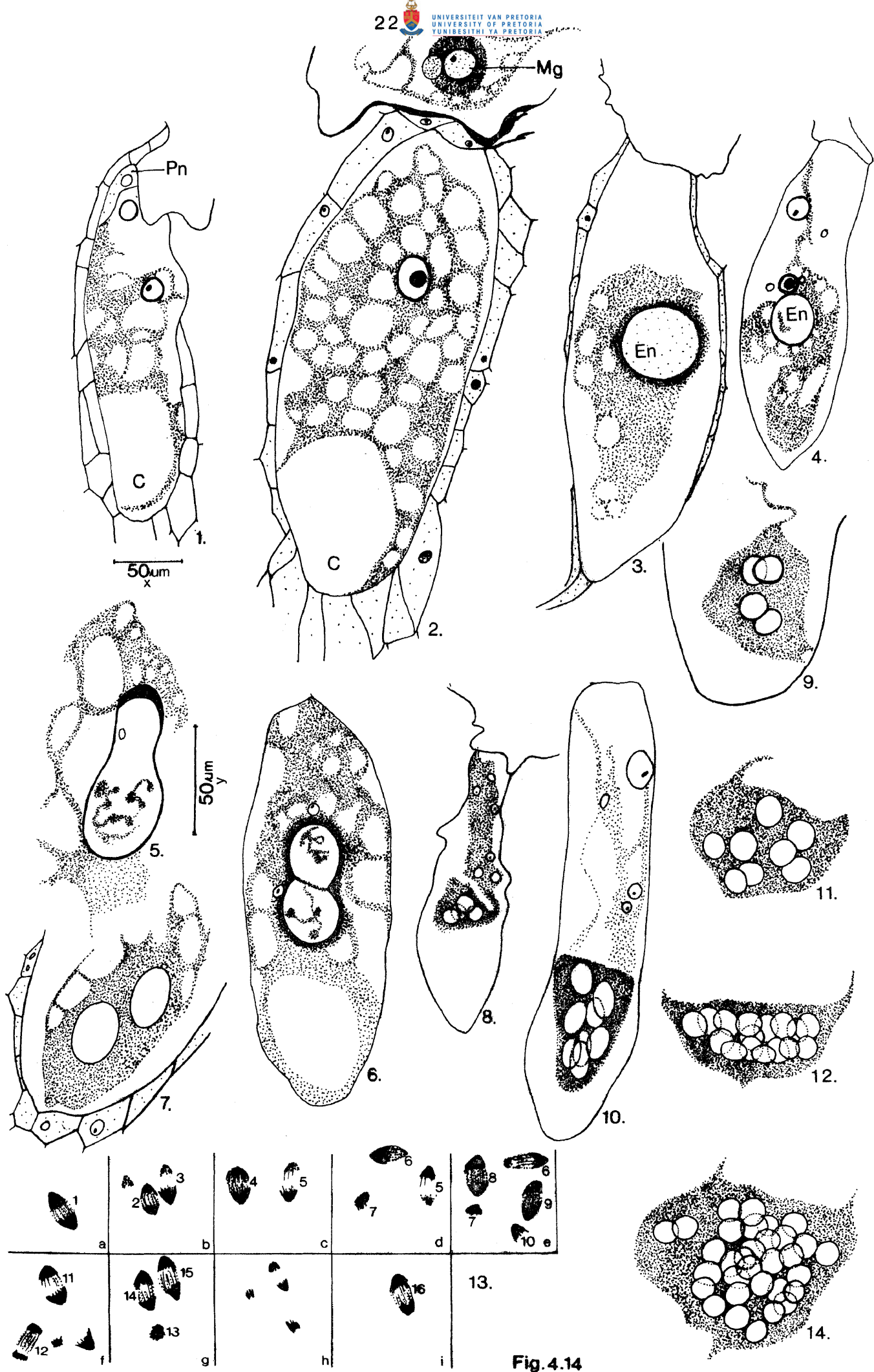


Fig. 4.14

FIGUUR 4.14 Verskillende stadia in die embrionale ontwikkeling van *P. falcatus* vanaf die sentrale sel tot die 32-kern pro-embrionale stadium. Mediane lengtesneë van argegonia en gedeeltes van argegonia om aan te toon:

1. sentrale sel en primêre neksel;
2. sentrale sel;
3. eiersel;
4. eiersel kort voor bevrugting;
5. bevrugting;
6. eerste sporofitiese deling;
7. twee sporofitiese kerne in chalasale deel van argegonium;
- 8-9. 4-kern pro-embrionale stadium;
 8. vier kerne lê in een groep by mekaar;
 9. vier kerne lê in twee pare ongeveer 16 μm uit mekaar;
- 10-11. 8-kern pro-embrionale stadium;
 12. 16-kern pro-embrionale stadium;
 13. Delingsfigure van die vyfde sporofitiese deling; a-i is opeenvolgende sneë;
14. 32-kern pro-embrionale stadium.
C, sentrale sel; En, eierkern; Pn, primêre neksel
1-4, 6-13: skaal x; 5 & 14: skaal y

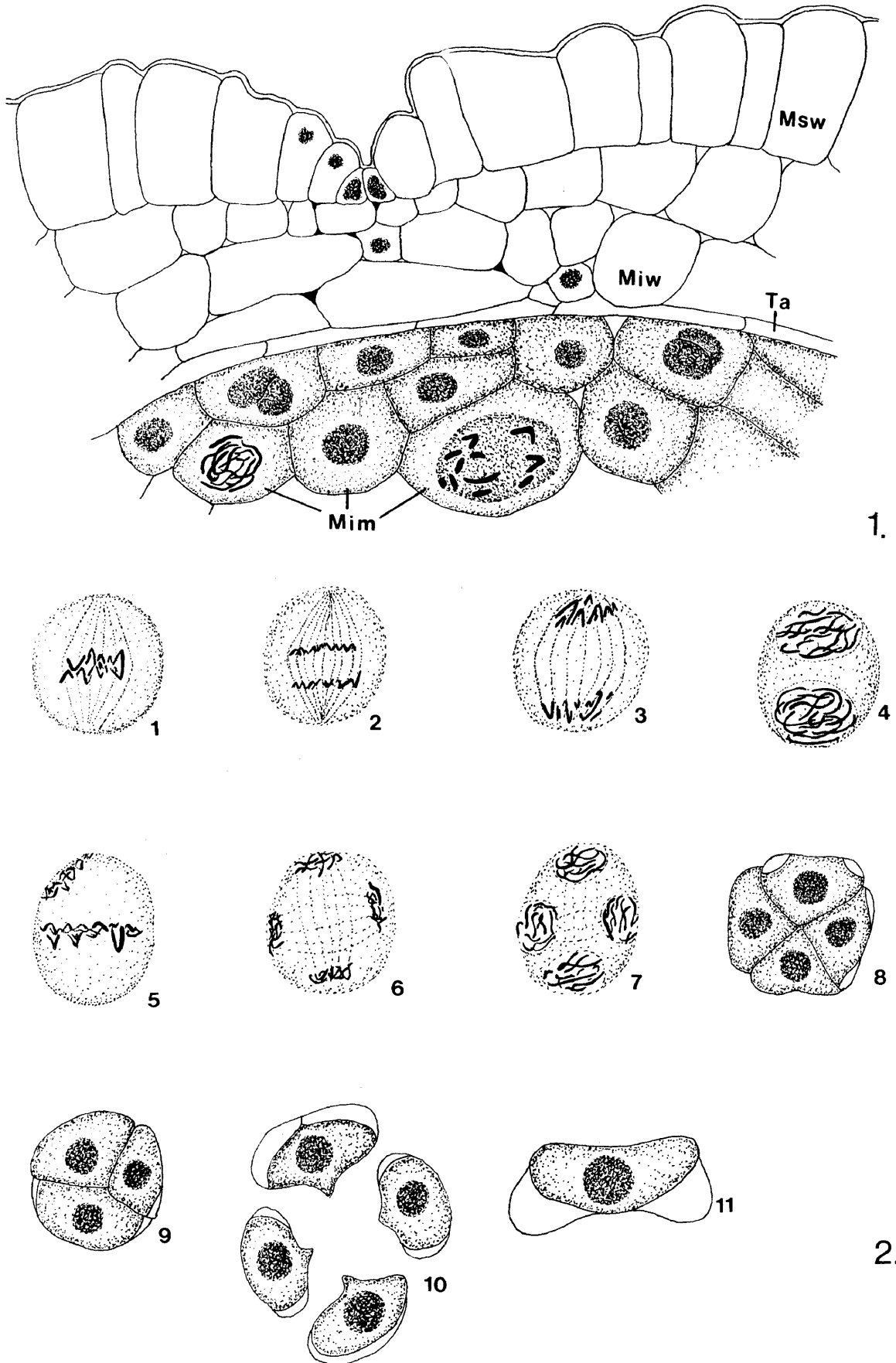
4.13.2-3). Die ventraalkanaalkern van *P. falcatus* verdwyn spoedig na dit gevorm is, maar is meer prominent en bly langer sigbaar by die *Eupodocarpus*-spesies. By *P. elongatus* bly dit tydens die vergroting van die eierkern bestaan (fig. 4.13.2-3) en is in enkele argegonia deur 'n membraan van die eiersel geskei. In enkele gevalle vergroot dit tot feitlik dieselfde grootte as die eierkern. Volgens hierdie waarneming tesame met dié van Sinnott (1913) vir *P. nivalis* ("the ventral canal nucleus may increase to nearly or quite the size of the egg nucleus itself") lyk dit asof die ventraalkanaalkern meer prominent is by die meer gevorderde soorte.

Die eierkern (fige 4.5.14; 4.14.3-4) beweeg effens in 'n chalasale rigting en vergroot tot dit by *P. falcatus* 20-40 μm , by *P. henkelii* en *P. latifolius* 30 - 50 μm en by *P. elongatus* 60 - 80 μm in deursnee is.

Op hierdie stadium het die stuifmeelbuis reeds die nekselle verdring en die manlike sitoplasma word in die argegonia gestort.

4.2 MIKROSPOROGENESE EN ONTWIKKELING VAN DIE MANLIKE GAMETOFIET

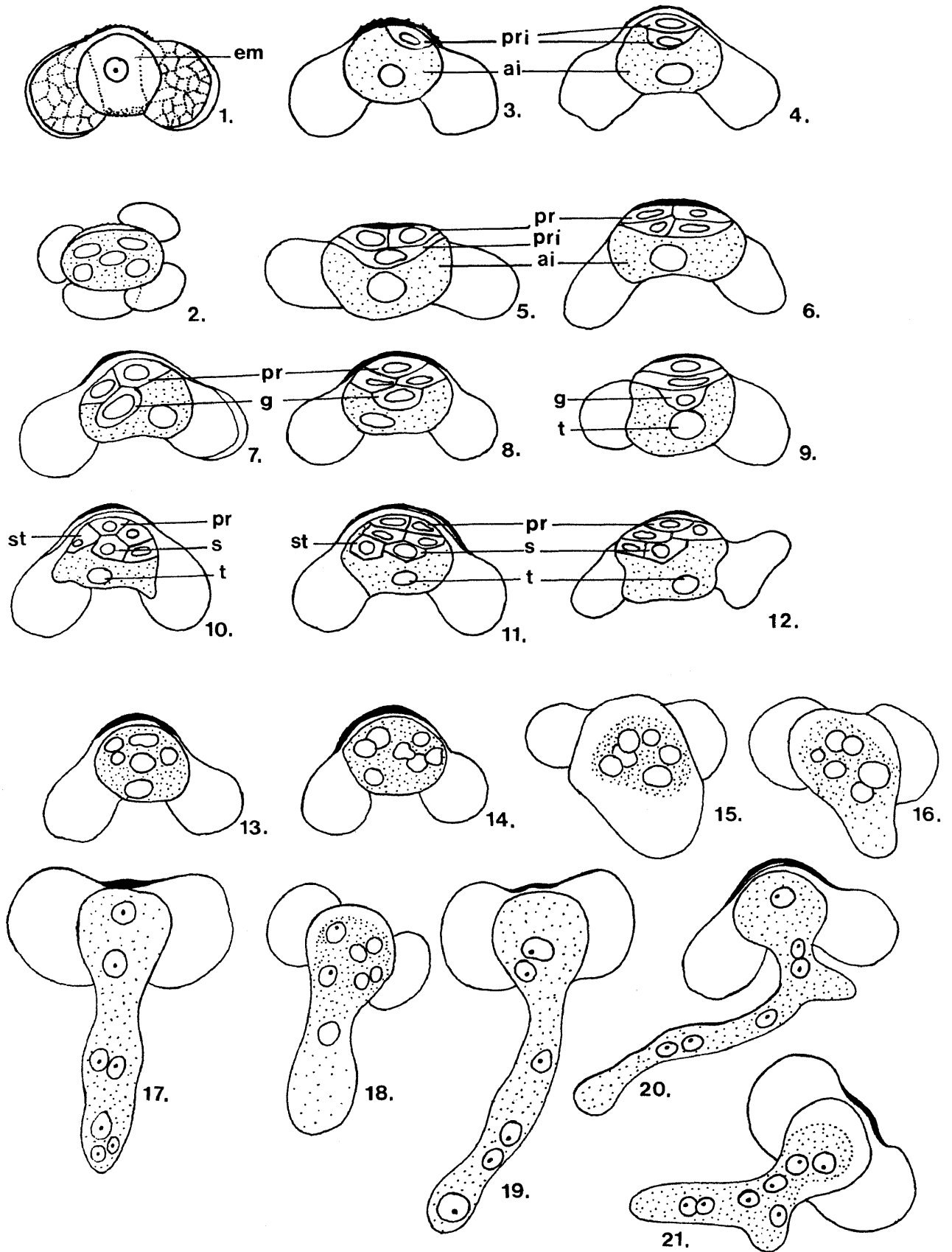
Aangesien mikrosporogenese asook bestuiwing by die vier ondersoekte soorte in hoofsaak ooreenstem (kyk ook Coertze, Schweickerdt & Van der Schijff, 1971) en ook in hoofsaak ooreenstem met dié van ander *Podocarpus*-soorte (onder andere Jeffrey & Chrysler, 1907; Burlingame, 1908; Boyle & Doyle, 1953) en ander taksa van die Coniferales (Schnarf, 1933; Doyle, 1945) word hierdie prosesse nie breedvoerig bespreek nie. Mikrosporogenese en ontwikkeling van die manlike gametofiet van *P. latifolius* word beskryf. Dié van die ander drie soorte word slegs vermeld waar dit van *P. latifolius* verskil.



FIGUUR 4.15 1. Dwarsdeursnë van 'n gedeelte van 'n mikrosporangium van *P. latifolius* tydens mikrospoor-vorming.

Miw, mikrosporangium-wand; MiM, mikrospoormoederselle; Msw, mikrospoormoederselle; Ta, tapetum;

2. Geselekteerde stadia tydens mikrosporogenese. 1. metafase, meïose I; 2-3. anafase, meïose I; 4. diade; 5. metafase meïose II; 6-7. anafase, meïose II; 8. isobilaterale tetrade; 9. uninukleêre tetrade; 10-11. uninukleêre mikrospore



FIGUUR 4.16 Ontwikkeling van die uninukleêre mikrospoor van *P. latifolius* tot net voor vorming van die manlike gamete

ai, anteridium-inisiaaïsel; em, embrionale sel; g, generatiewe sel; pr, sekondêre protalliumsel; pri, primêre protalliumsel; s, spermatogeen sel; st, steriele sel; t, buiskern.

4.2.1 MIKROSPOROGENESE

Die mikrospoormoederselle ondergaan in die mikrosporofil (fig. 4.15.1) reduksiedeling op die gewone manier (fig. 4.15.2). Selwande word gelyktydig aan die einde van meïose gevorm. Isobilaterale en tetrahedriese tetrades (fig. 4.15.2.8-9) word gevorm. Die vlerke ontstaan terwyl die mikrospore nog in die tetradestadium verkeer (fig. 4.15.2.8). Sodra hulle van mekaar loskom (fig. 4.15.2.10) vergroot die mikrospore. Die mikrospoorwand bestaan uit 'n intien en eksien wat aan die distale kant kenmerkend verdik en kutiniseer. Hierdie geriffelde distale eksien word ook onder andere deur Sterling (1963) vir *P. totarra*, deur Quinn (1964) vir *P. dacrydioides* en deur Konar & Oberoi (1969a) vir *P. gracilior* gemeld. Jeffrey & Chrysler het reeds in 1907 gesê dat "the strongly thickened posterior wall of the microspore seems to be a peculiar feature of podocarpi-neous pollen." Die enkele embrionale kern is groot en sentraal geleë (fig. 4.16.1). Reserwevoedsel in die vorm van styselkorrels is in die jong sowel as volwasse mikrospoor aanwesig. Coertze (1966) meld dat styselkorrels wel in die jong, maar nie in die volwasse stuifmeelkorrel van *P. henkelii* aanwesig is nie, maar gedurende hierdie studie is wel styselkorrels in die volwasse mikrospoor aangetref.

Die uitwendige bou van die mikrospoor stem ooreen met dié van *Pinus* byvoorbeeld *Pinus wallichiana* (Konar & Ramchandani, 1958). Twee vlerke kom in die meeste gevalle voor (fig. 4.17) soos ook by die meeste ander *Podocarpus*-soorte byvoorbeeld *P. dacrydioides*. (Quinn, 1964). Die mikrospore van *Pherosphaera* en *Microcachrys* het drie vlerke en dié van *Saxegothaea* het geen vlerke nie (Konar & Oberoi, 1969b, Chamberlain, 1966). In enkele gevalle is vier vlerke by *P. latifolius*- (fig. 4.16.2) en ook by *P. falcatus*-stuifmeel waargeneem. Dit is ook deur Konar & Oberoi (1969a) by *P. gracilior* gevind. Hulle verklaar dit deur onvolledige selwandvorming in die tetradestadium, wat lei tot dubbele



FIGUUR 4.17 Aftaselektronmikrograaf van 'n mikrospoor van *P. latifolius* (2,500 x vergroot)

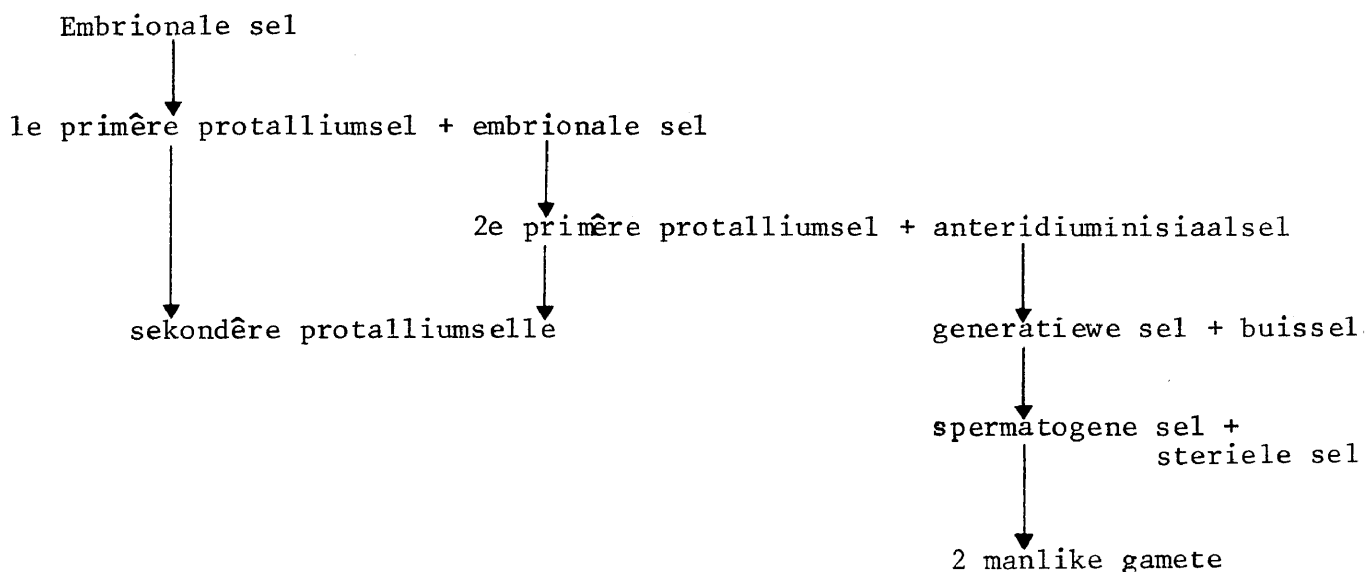
stuifmeelkorrels. 'n Mens sou egter verwag dat so 'n stuifmeelkorrel twee maal die normale aantal kerne sou hê, wat nóg uit hulle figuur 4.5 nóg uit my waarnemings blyk.

4.2.2 ONTWIKKELING VAN DIE MANLIKE GAMETOFIET

TERMINOLOGIE

Sterling (1963) het, na oorweging van bewyse gegrond op die paleobotanie, vergelykende morfologie en ontogenie, terminologie aanvaar wat vir my aanneemlik is. Die basis van hierdie voorgestelde terminologie is "that nomenclature should reflect morphological values and conform with prevailing usage, wherever this does not conflict with morphological interpretation. Since the terminology already used has been variable, confusing, often unrelated to morphology and largely haphazard, it should be supplanted by a more rational scheme."

In diagram I word die verloop van die ontwikkeling van die manlike gametofiet van *P. latifolius* uiteengesit met die gebruik van Sterling se terme.



'N AANTAL SINONIEME VAN STERLING (1963) SE TERMINOLOGIE SOOS
GEBLYK HET UIT 'N AANTAL PUBLIKASIES WAT GERAADPLEEG IS

1. Primêre protalliumsel (Primary prothallial cell)
Primary prothallial cell - Burlingame (1908)
Primary derivatives
Polar cells Hutchinson (1915)
evanescent antheridial cells
2. Embrionale sel (Embryonal cell)
Primary cell Hutchinson (1915)
Central nucleus Allen (1946)
3. Anteridiale inisiaarsel (Antheridial initial)
Antheridial initial Burlingame (1908)
Antheridial cell Stiles (1912)
Primary cell Hutchinson (1915)
Central cell Hutchinson (1914)
4. Buissel of -kern (Tube cell or tube nucleus)
Residual nucleus Jeffrey & Chrysler (1907)
Tube nucleus Coker (1902); Burlingame (1908);
Konar & Oberoi (1969 a & b)
Tube cell Ho & Rouse (1970)
5. Generatiewe sel (Generative cell)
Primary spermatogenous cell Burlingame (1908)
Third primary derivative Hutchinson (1915)
Generative cell Coker (1902); Quinn (1964);
Konar & Oberoi (1969a)
Central cell Miyake (1903)
6. Steriele sel (Sterile cell) Singh (1961b); Ho & Rouse (1970)
Stalk cell Looby & Doyle (1944a); Konar & Oberoi (1969a)
Stalk nucleus Boyle & Doyle (1953)
Sterile cell Quinn (1964)

7. Spermatogene sel (Spermatogenous cell)

Central cell Jeffrey & Chrysler (1907)

Body cell Sinnott (1913); Looby & Doyle (1944a);

Boyle & Doyle (1953); Singh (1961b);

Chamberlain (1966); Konar & Oberoi (1969a);

Ho & Rouse (1970)

Spermatogenous cell Quinn (1964)

Meeste van die verslae oor die ontwikkeling van die manlike gametofiet van *Podocarpus* begin met 'n beskrywing van die stuifmeelkorrel nadat bestuiwing reeds plaasgevind het (Brookes & Stiles, 1910; Boyle & Doyle, 1953; Looby & Doyle, 1944a; Quinn 1964). Outeurs wat wel mikrosporogenese en die ontwikkeling van die manlike gametofiet in *Podocarpus* nagegaan het, is Coker (1902), Jeffrey & Chrysler (1907), Burlingame (1908) en Konar & Oberoi (1969a).

Wanneer die mikrospoor van *P. latifolius* volwassenheid bereik, is dit uninukleêr (fig. 4.16.1). Hierdie embrionale sel verdeel periklinaal om 'n primêre protalliumsel aan die distale kant van die stuifmeelkorrel af te sny (fig. 4.16.3). Die embrionale sel deel weer om 'n tweede primêre protalliumsel te vorm wat net onder die eerste geleë is (fig. 4.16.4). Die buitenste (fig. 4.16.5) òf die binneste (fig. 4.16.8) òf beide (fig. 4.16.6) die primêre protalliumselle deel anti-klinaal sodat een primêre- en twee sekondêre protalliumselle, of vier sekondêre protalliumselle aangetref word. In enkele gevalle is slegs twee sekondêre protalliumselle aangetref. Die binneste primêre protalliumsel is die eerste (fig. 4.16.5) of enigste (fig. 4.16.8, 10, 12) wat deel. Jeffrey & Chrysler (1907) het gevind dat die buitenste primêre protalliumsel eerste deel. By *P. falcatus* word in die meeste gevalle 'n derde primêre protalliumsel en gevolglik vyf of ses sekondêre protalliumselle gevorm, alhoewel vier ook kan voorkom. Dit is in teenstelling met die waarneming van Osborn (1960) dat

as 'n reël drie of vier sekondêre protalliumselle by hierdie spesie gevorm word.

In die genus *Podocarpus* wissel die aantal protalliumselle van een tot agt. Agt kom by *P. andinus* (Looby & Doyle, 1944a) en *P. spinulosus* (Brookes & Stiles, 1910) voor; een tot agt by *P. totarra* (Burlingame, 1908) drie tot ses by *P. falcatus*, en drie tot vier by *P. gracilior* (Konar & Oberoi, 1969a) asook die Suid-Afrikaanse *Eupodocarpus*-spesies (kyk ook Coertze, 1966). By die Araucariaceae kom 13 tot 40 protalliumselle voor, by die Pinaceae twee en by die Taxodiaceae en Cephalotaxaceae geen (Singh, 1961b). Die aantal protalliumselle is dus moontlik van belang by die bepaling van die filogenetiese posisie van 'n takson.

Die embrionale sel funksioneer by die vorming van die protalliumselle as 'n anteridiuminisiaalsel wat gelyktydig met of selfs voor die antiklinale delings van die primêre protalliumselle (fig. 4.16.9) deel en oorsprong gee aan 'n groter buissel aan die proksimale kant van die mikrospoor en 'n generatiewe sel wat teenaan die sekondêre protalliumselle lê (fig. 4.16.8). As gevolg van verplasing lê die drie of vier of ses sekondêre protalliumselle nie altyd in twee lae nie (fig. 4.16.10).

Die generatiewe sel deel antiklinaal om aan 'n groter spermatogene sel en 'n steriele sel oorsprong te gee, wat langs mekaar lê (fig. 4.16.10-11). Juis omdat die steriele sel nie 'n 'steel' posisie ten opsigte van die spermatogene sel beklee nie, word die term 'steriele sel' bo 'steelsel' verkies. Die laterale posisie van die steriele sel is ook deur Jeffrey & Chrysler (1907) vir *P. polystachya* en *P. ferrugineus* waargeneem, maar in laasgenoemde geval is daar drie produkte van die generatiewe sel wat ook deur Burlingame (1908) vir *P. totarra* en deur Brookes & Stiles (1910) vir *P. spinulosus* waargeneem is.

Op hierdie stadium kan die verskillende selle as gevolg van hul posisies en relatiewe groottes onderskei word, maar ten tye van bestuiwing verdwyn die wande van al die selle behalwe dié van die spermatogene sel, sodat die protalliumkerne, die steriele kern en buiskern vry in die sitoplasma van die stuifmeelkorrel lê. Vyf of ses vrye kerne (agt en selfs tien kerne is ook waargeneem) plus die spermatogene sel kom in die stuifmeelkorrel ten tye van bestuiwing voor. By *P. nivalis* (Boyle & Doyle, 1953) verdwyn die selwande tussen die verskillende mikrospoorselle slegs nadat die stuifmeelbuis begin uitgroeï.

4.2.3 BESTUIWING

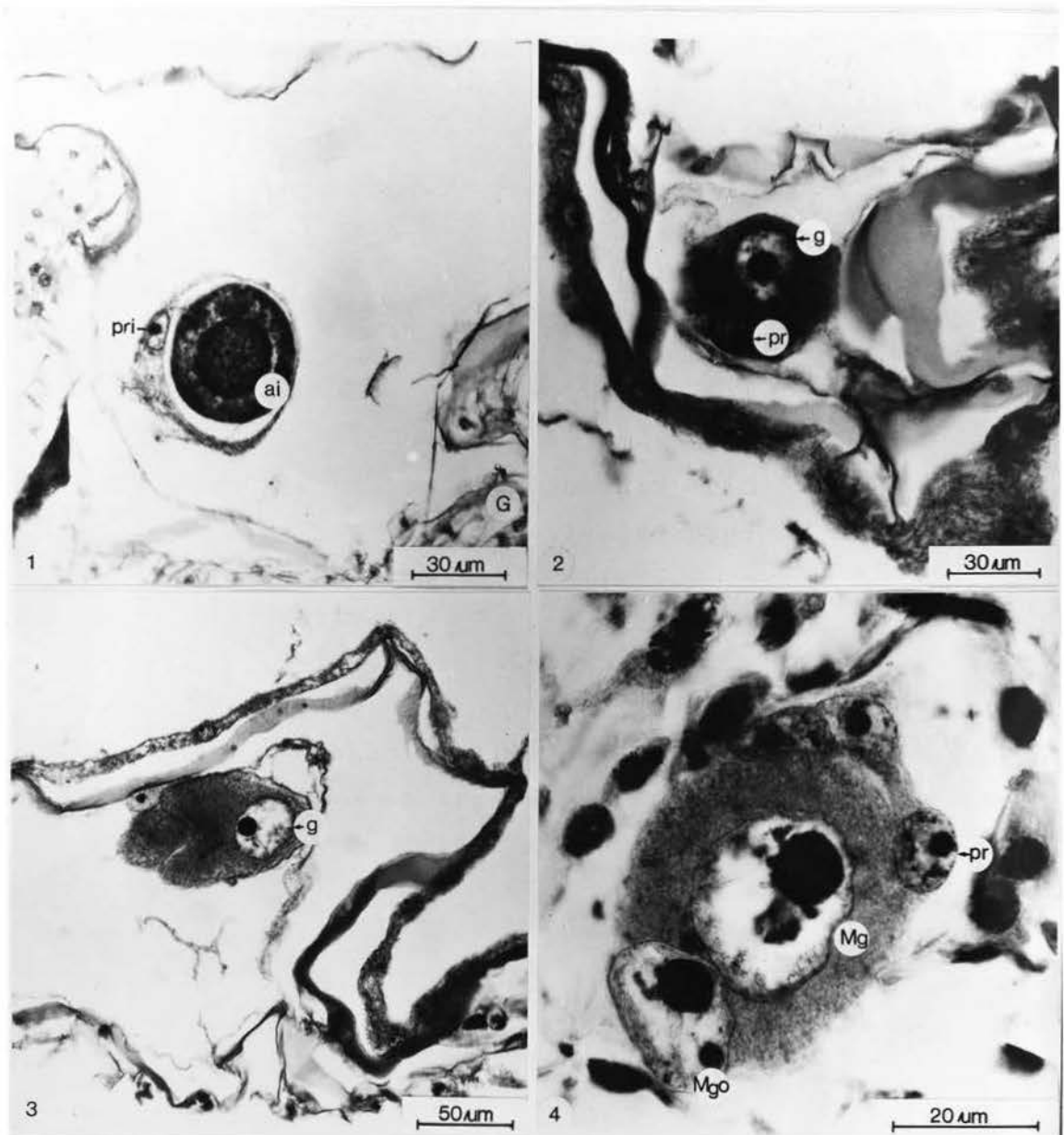
Ryp stuifmeel van die vier ondersoekte *Podocarpus*-soorte word in Pretoria sowel as in ander dele van die land gedurende Augustus tot Oktober vrygestel. In Pretoria word stuifmeel van *P. henkelii* gewoonlik eerste van die drie soorte wat hier aangeplant is vrygestel en wel vanaf die begin van Augustus of selfs einde Julie, daarna dié van *P. latifolius* en laastens dié van *P. falcatus*, alhoewel die periodes van vrystelling mekaar oorvleuel. Die stelling van Coertze, Schweickerdt & Van der Schijff (1971) dat alle reduksiedelings van mikrospoormoederselle teen die begin van September voltooi is, is egter onjuis, aangesien waargeneem is dat stuifmeel van *P. henkelii* gedurende Oktober steeds vrygestel word. Stuifmeel van *P. latifolius* word vanaf die einde van Augustus tot begin Oktober vrygestel alhoewel dit ook gedurende laat Oktober en November kan plaasvind. Gedurende hierdie tyd is daar egter gewoonlik geen jong, onbevruigte saadknoppe aanwesig nie. Stuifmeel van *P. elongatus* is slegs in Stellenbosch versamel en dié is gedurende September en Oktober ryp. Stuifmeel van *P. falcatus* is in Pretoria, Knysna en Somerset-Oos versamel en wel gedurende Augustus en September.

Individuele bome vorm konstant òf relatief vroeg òf relatief laat in die seisoen manlike strobili. Die gevleuelde

stuifmeelkorrels met twee goed ontwikkelde lateraal geplaasde vlerke word deur die wind vervoer en deur saadknoppe opgevang wat die stadium van ontwikkeling bereik het wat in fig. 3.36 uitgebeeld word. Die stuifmeelkorrels word vasgevang in die bestuiwingsdruppel (kyk ook p.203).

Wanneer bestuiwing plaasvind is die stuifmeelkorrel gewoonlik in die stadium van ontwikkeling soos in figuur 4.16.13-14 aangetoon. Die spermatogene sel en 'n variërende hoeveelheid vegetatiewe kerne is dan reeds gevorm, maar mikrospore waarvan die manlike gametofiet verskillende stadia van ontwikkeling bereik het, van die uninukleêre toestand tot die ses- of sewe-kern stadium word ook vrygestel. By al vier die ondersoekte soorte word uninukleêre stuifmeelkorrels soms op die nusellus aangetref, maar daar kon nie met sekerheid vasgestel word of hierdie mikrospore lewensvatbaar is nie. Stuifmeel word in groot hoeveelhede in die mikropilumkanaal ingetrek. Selfs nadat die mikropilum vernou het en bestuiwing voltooi is, kom mikrospore nog aan die buitekant van die mikropilumopening vasgevang voor. Stuifmeelkorrels ontkiem gewoonlik op die nusellus. Wanneer daar egter groepies stuifmeel naby mekaar in die stuifmeelkamer te lê kom, kan hulle ontkiem sonder dat hulle met die nusellus in aanraking is (fig. 4.7.1-2). Ontkiemende stuifmeelbuis is in 'n hele aantal saadknoppe in die mikropilumkanaal aangetref waar hulle van buite na binne groei (fig. 4.7.2). Hierdie waarneming is besonder interessant. Dit laat 'n mens wonder of die beskrywing van 'n Gymnospermae-saadknop met "stuifmeel ontkiem op die nusellus" nog stand hou. Dit was ongelukkig nie moontlik om vas te stel of sulke ontkiemende buise ook lewensvatbaar is en tot bevrugting kan lei nie.

Die stuifmeelkorrel ontkiem sonder 'n rusperiode. Die eksien bars oop en die intien groei uit as 'n stuifmeelbuis aan die proksimale kant van die stuifmeelkorrel. Die buis dring die nusellus binne en die buiskern, die vergrote



FIGUUR 4.18 Mediane lengtesneë van mikropilêre gedeeltes van die vroulike gametofiet van *P. falcatus* (1-3) en *P. latifolius* (4) nadat die stuifmeelbuis die gametofiet bereik het.

ai, anteridiniumisiasel; g, generatiewe kern;
Mg, manlike gameet; Mgo, nie-funksionerende manlike gameet;
G, vroulike gametofiet; pr, protalliumkern;
pri, primêre protalliumkern.

protalliumkerne en die steriele kern beweeg in die buis af. Die spermatogene sel bly vir 'n onbepaalde tyd binne die stuifmeelkorrel agter, soms geassosieer met die steriele kern, en bly waarskynlik daar terwyl die stuifmeelbuis verleng. Dieselfde is gevind deur Konar & Oberoi (1969a) vir *P. gracilior*, deur Osborn (1960) vir *P. falcatus*, deur Boyle & Doyle (1953) vir *P. nivalis* en deur Coertze (1966) vir *P. henkelii*. Volgens Boyle & Doyle (1953) is dit kenmerkend vir alle *Podocarpus*-spesies. By *P. andinus* (Looby & Doyle, 1944a) wat in Europa aangeplant is, oorwinter die spermatogene sel binne die stuifmeelkorrel en die vegetatiewe kerne in die buis.

Gedurende hierdie studie is waargeneem dat die stuifmeelbuis van *P. falcatus* in sommige gevalle die nusellus in 'n relatief vroeë stadium van ontwikkeling bereik wanneer slegs die anteridiuminisiasel, met sentraal geleë kern en digte sitoplasma (fig. 4.18.1), asook een tot drie primêre protalliumselle gevorm is. In die meeste gevalle het die spermatogene sel egter reeds ontwikkel (fig. 4.18.2).

Wanneer die kerne in die stuifmeelbuis beweeg is die vegetatiewe kerne moeilik van mekaar te onderskei. Die buiskern is soms effens groter as die ander kerne, maar kom nie altyd in die punt van die buis voor nie. Volgens Maheshwari (1950) word die funksionele belangrikheid van die buiskern oordryf. Dit word soms agter die manlike gamete aangetref en wanneer die stuifmeelbuis vertak groei elke tak afsonderlik, afgesien daarvan dat slegs een van die takke die buiskern bevat. In sommige spesies degenerer dit selfs voor die stuifmeelkorrel begin ontkiem. Aan die begin van stuifmeelontkieming is die spermatogene sel waarskynlik nou geassosieer met die steriele kern wat saam met die ander vegetatiewe kerne 'n endjie voor die spermatogene kern in die stuifmeelbuis beweeg.

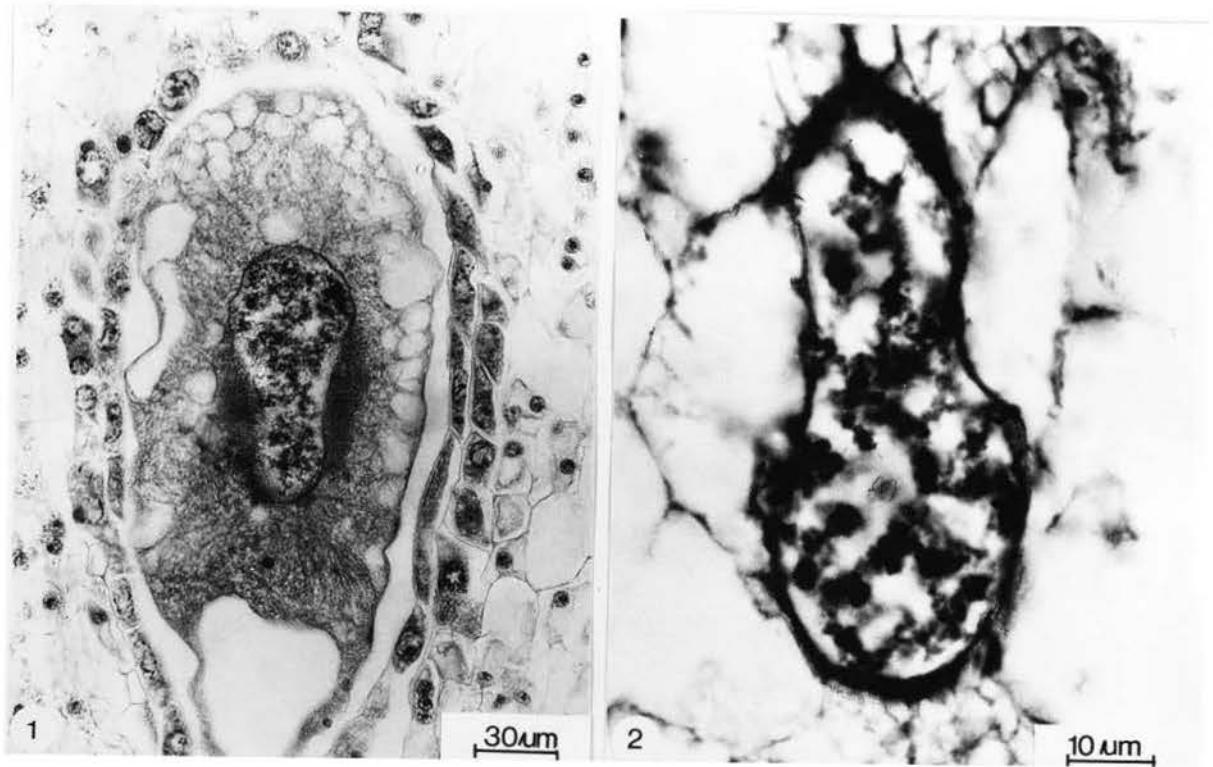
Die stuifmeelbuis bereik die vroulike gametofiet wanneer dié in die vrye kerndelingstadium is (kyk ook p.211).

Dit groei onvertak deur die nusellus, maar as stuifmeelkorrels kunsmatig ontkiem word (fig. 4.16.15-21) vertak die buise (fig. 4.16.20-21) of bult uit oor die hele lengte (fig. 4.16.17) of slegs aan die punt (fig. 4.16.18-19).

Die stuifmeelbuis van die *Eupodocarpus*-spesies bereik die vroulike gametofiet op 'n stadium wanneer die argegonia in die 'foam stage' is. By *P. falcatus* is hierdie kontak merkbaar vroeër naamlik terwyl vrye kerndelings in die vroulike gametofiet plaasvind en argegoniuminisiaselle aan die mikropilêre kant gedifferensieer is (kyk ook p.211).

Die spermatogene sel besit 'n duidelik waarneembare nukleolus wat eksentries geplaas is (fig. 4.18.3). Drie of vier vegetatiewe kerne kom naby die rand van die digte sitoplasmamassa voor. By *P. falcatus* is die spermatogene kern aanvanklik sentraal in die sitoplasmamassa geleë (fig. 4.18.2). Die kern beweeg na die kant en 'n deel van die sitoplasmamassa word minstens deels van die res deur 'n membraan geskei (fig. 4.18.3).

'n Deel van die digte sitoplasmamassa van die spermatogene sel neem deel aan gameetvorming. Twee manlike gamete word gevorm wat aanvanklik ewe groot is. Een, gewoonlik dié naaste aan die argegonium, vergroot. Die buitenste een word deels uitgestoot (fig. 4.14.2), alhoewel beide ongeveer hul oorspronklike vorm behou. Slegs een manlike gameet is dus funksioneel, lê ongeveer in die middel van die digte sitoplasma en besit 'n groot eksentries geplaasde nukleolus. By *P. falcatus* beweeg die nie-funksionerende manlike gameet in die afgesnoerde deel van die sitoplasma en die twee gamete word deur 'n membraan van mekaar geskei (kyk ook Tahara, 1937, vir *Sciadopitys*). Alhoewel geen so 'n membraan by die *Eupodocarpus*-spesies voorkom nie (fig. 4.18.4), behou die twee gamete nogtans hul relatiewe posisies ten opsigte van mekaar wanneer hulle in die eiersel gestort word.



FIGUUR 4.19 Mediane lengtesneë van gedeeltes van argegonia van 1. *P. latifolius*, en 2. *P. falcatus*, om bevrugting aan te toon.

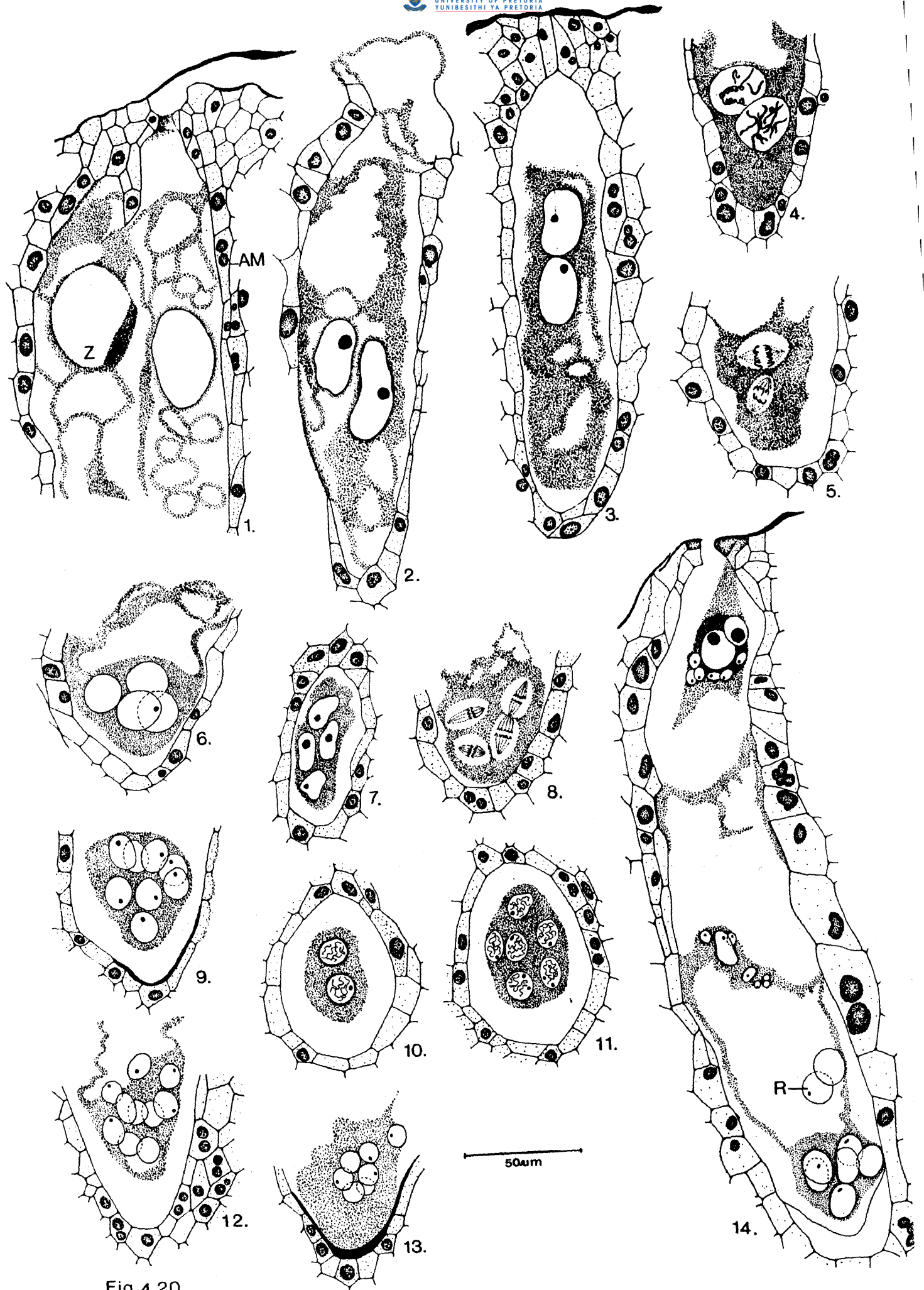


Fig. 4.20

FIGUUR 4.20 Verskillende stadia in die embrionale ontwikkeling van *P. latifolius* vanaf die sigoot tot die 8-kern pro-embrionale stadium.

Mediane lengtesneë (1-6; 8-9; 11-14) en dwarsdeursneë (7; 10-11) van argegonia en gedeeltes van argegonia.

1. sigoot. Twee argegonia langsmekaar sonder argegoniummantel;
- 2-3. twee sporofitiese kerne;
4. twee sporofitiese kerne in chalasale deel van argegonium;
5. tweede sporofitiese deling;
- 6-7. vier-kern pro-embrionale stadium;
8. derde sporofitiese deling;
9. agt-kern pro-embrionale stadium;
- 10-11. agt-kern pro-embrionale stadium in twee lae gerangskik;
12. tien pro-embrionale kerne;
13. sewe pro-embrionale kerne;
14. ses pro-embrionale en twee relikte kerne.

AM, argegoniummantel; R, relikte kerne;

Z, sigoot-kern

Twee manlike gamete wat in grootte verskil word ook by ander *Podocarpus*-spesies gevorm (Coker, 1902; Stiles, 1912; Sinnott, 1913; Tahara, 1941; Quinn, 1964; Chamberlain, 1966) en ook onder andere by *Dacrydium* (Stiles, 1912; Sinnott, 1913) *Sciadopitys* (Tahara, 1937), *Pherosphaera* (Elliott, 1950) en *Athrotaxus* (Elliott, 1951). Coertze, Schweickerdt & Van der Schijff (1971) meld dat die spermatogene sel van *P. henkelii* aan "twee ewegroot manlike gamete" oorsprong gee. Gedurende hierdie studie is egter gevind dat, alhoewel die gamete aanvanklik ewe groot is, een meer as die ander voor bevrugting vergroot.

4.3 BEVRUGTING

Die stuifmeelbuis dring die vroulike gametofiet van die *Eupodocarpus*-spesies van die mikropilêre kant binne en by *P. falcatus* ook van die kante. Verskeie stuifmeelbuise bereik een vroulike gametofiet en elke buis veroorsaak die vorming van 'n argegoniumkamer. Die nekselle word verplaas (fige 4.5.15, p.200; 4.13.1, p.219), die argegoniummantel word verdring en 'n gedeelte van die manlike sitoplasma word in die argegonia gestort.

Die twee manlike gamete en 'n variërende hoeveelheid steriele kerne dring die eiersel binne (fig. 4.5.16). Slegs een manlike gameet, wat in volume ongeveer een-derde tot helfte die grootte van die eiersel-kern is, versmelt met laasgenoemde (fige 4.5.16-19, p.200; 4.14.5; 4.19). Hierdie versmelting word as die bevrugtingstadium beskou en stem ooreen met die konsep van Boyle & Doyle (1953). Volgens Maheshwari (1950) vind bevrugting plaas wanneer manlike en vroulike selle met mekaar versmelt.

Meesal kom die manlike sitoplasma van slegs een stuifmeelbuis in 'n argegonium te lande. In uitsonderlike gevalle kan 'n tweede stuifmeelbuis 'n argegonium binnedring nadat bevrugting plaasgevind het en die sigootkern reeds begin deel het (fig. 4.20.14).

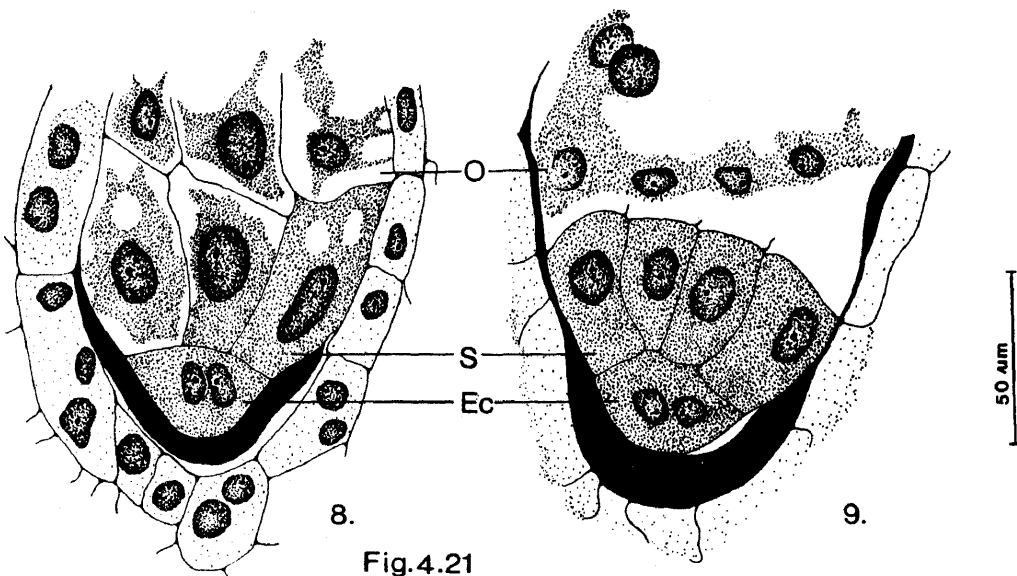
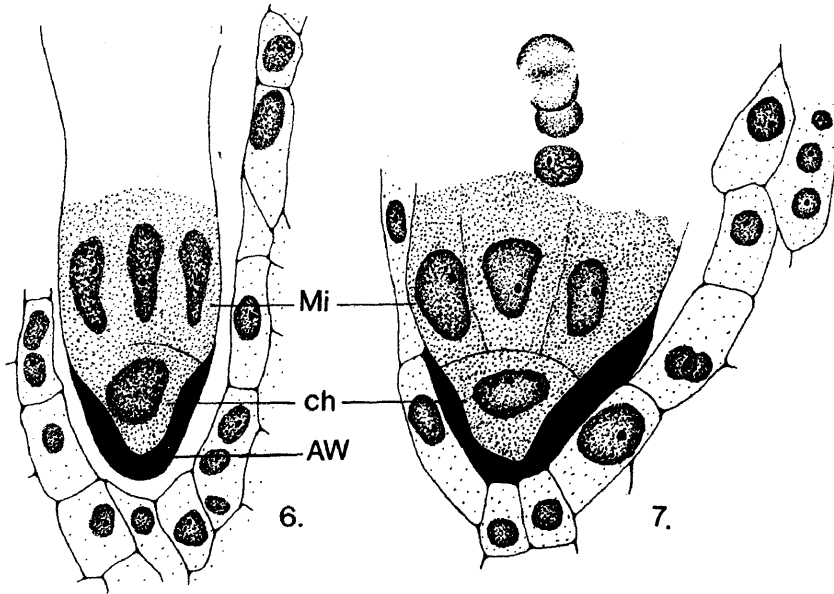
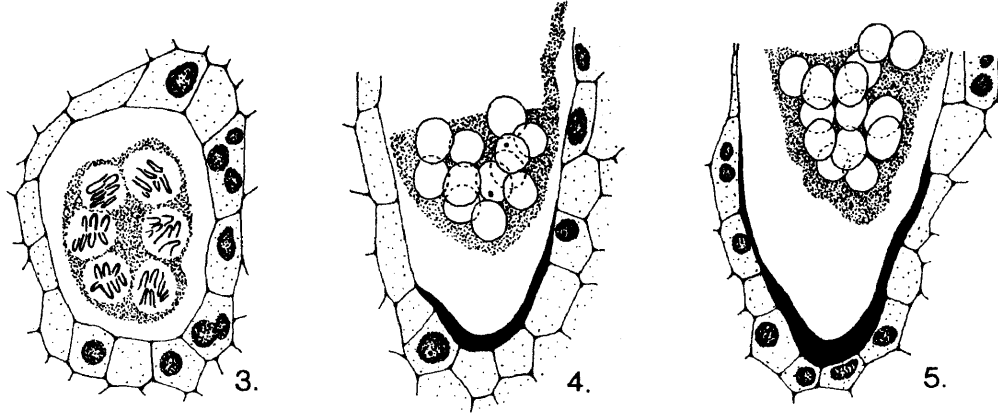
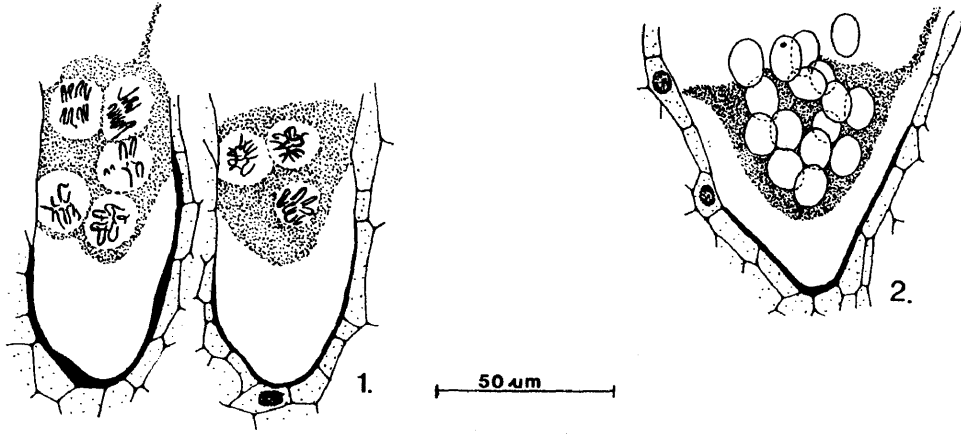
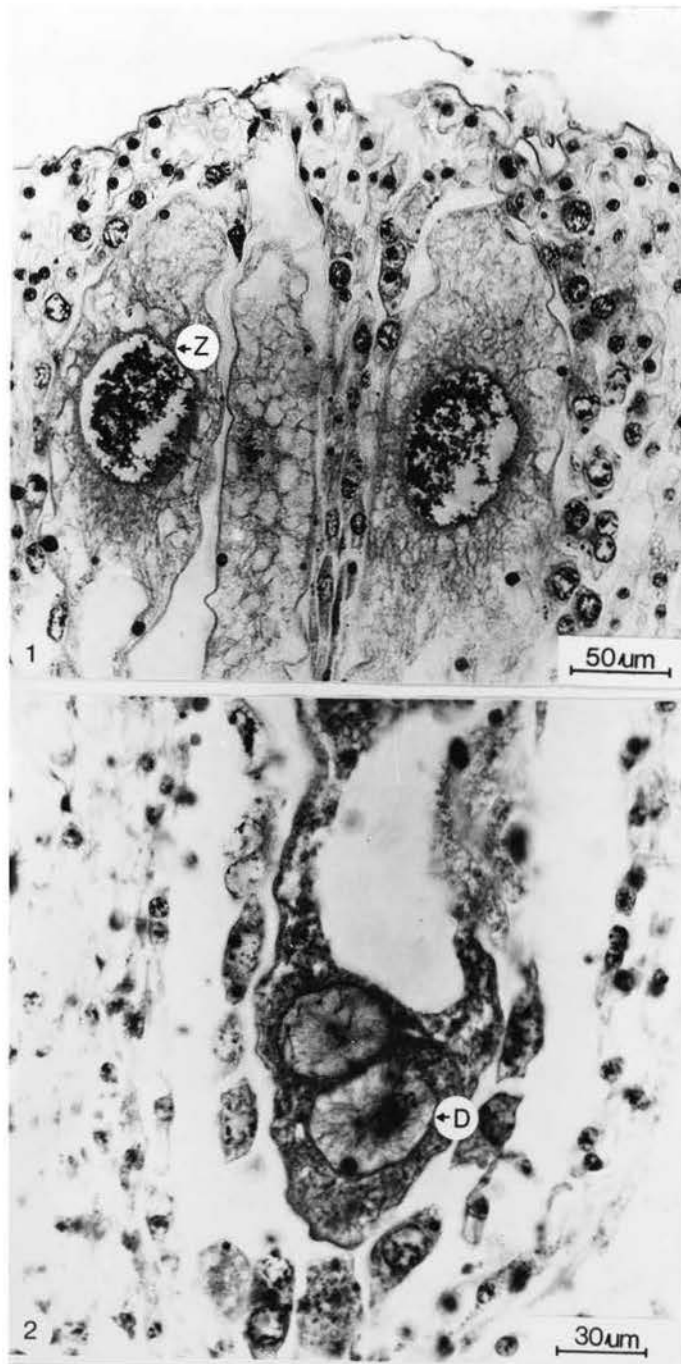


Fig.4.21

FIGUUR 4.21 Verskillende stadia in die embrionale ontwikkeling van *P. latifolius* vanaf die vierde sporofitiese deling tot die sekondêre pro-embrio. Mediane lengtesneë (1-2; 4-9) en dwarsdeursnee (3) van chalasale gedeeltes van argegonia.

1. Vierde sporofitiese deling
2. 16-kern pro-embrionale stadium met vier kerne wat uitgestoot word
3. Ses pro-embrionale kerne deel
4. 12 pro-embrionale kerne
5. 14 pro-embrionale kerne
- 6-7. Primêre pro-embrio
- 8-9. Sekondêre pro-embrio

AW, argegoniumwand; ch, chalasale laag;
Ec, embrionale inisiale laag; Mi, mikropilêre laag; O, sekondêre mikropilêre laag; S, pro-suspensor inisiale laag



FIGUUR 4.22 Mediane lengtesneë van gedeeltes van vroulike gametofiete van *P. latifolius* om

1. die sigootkern (Z) en
2. die dogterkerne van die sigootkern (D) in die chalasale deel van die argegonium aan te toon.

Net voor versmelting van die manlike en vroulike kerne plaasvind vervorm die gameetkern (fig. 4.2.13) (kyk ook Singh, 1961a, vir *Cephalotaxus*). Die nukleolus van laasgenoemde is sigbaar alhoewel die chromosome van die eierkern reeds waarneembaar is. By *P. falcatus* verdwyn die nukleolus van die manlike gamete kort voordat die inhoud van die stuifmeelbuis in die argegonium gestort word.

Bevrugting vind gewoonlik in die mikropilêre derde van die argegonium plaas (fige 4.2.13-14; 4.5.16-19). Die eierkern beweeg soms na die chalasale kant en dit is moontlik dat bevrugting dan nie plaasvind nie (fig. 4.2.12, p.194). Die sigootkern is aanvanklik aan 'n gedeelte besonder digte sitoplasma, wat waarskynlik van die manlike gameet afkomstig is, asook die digte sitoplasma waarin dit gebed lê, herkenbaar (fige 4.2.15; 4.20.1; 4.22.1).

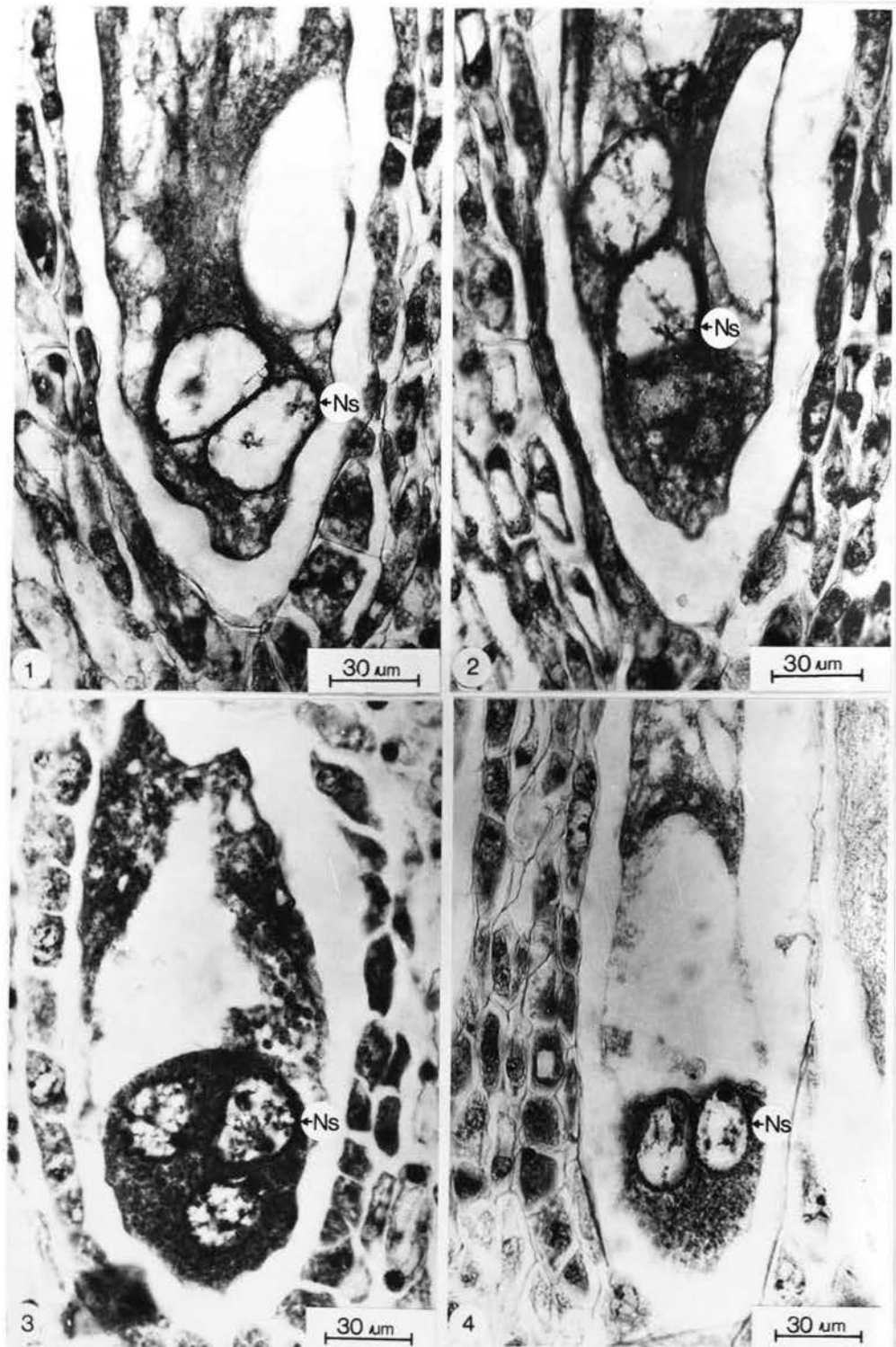
4.4 EMBRIOGENIE

Die term embriogenie dui op die ontwikkelingsproses vanaf bevrugting tot die ontstaan van die volwasse embrio.

4.4.1 VROEE EMBRIOGENIE OF VORMING VAN DIE PRO-EMBRIO

Vroeë embriogenie sluit alle stadia van ontwikkeling in vanaf die sigootkern tot pro-suspensorverlenging en voor die vorming van die embrio-tetrade. Ontwikkeling van die embrio vanaf die embrio-tetrade tot die volwasse embrio word laat embriogenie genoem. Vroeë embriogenie behels drie stadia:

1. Vrye kerndelingstadium, naamlik opeenvolgende sporofitiese delings van die sigootkern.
2. Vorming van die primêre of tweelagige pro-embrio, dus die rangskikking van vrye kerne in twee lae asook membraanneerlegging.
3. Vorming van die sekondêre of drielagige pro-embrio.



FIGUUR 4.23 Mediane lengtesnëë van gedeeltes van argegonia van *P. elongatus* om die 4-kern pro-embrionale stadium te illustreer.

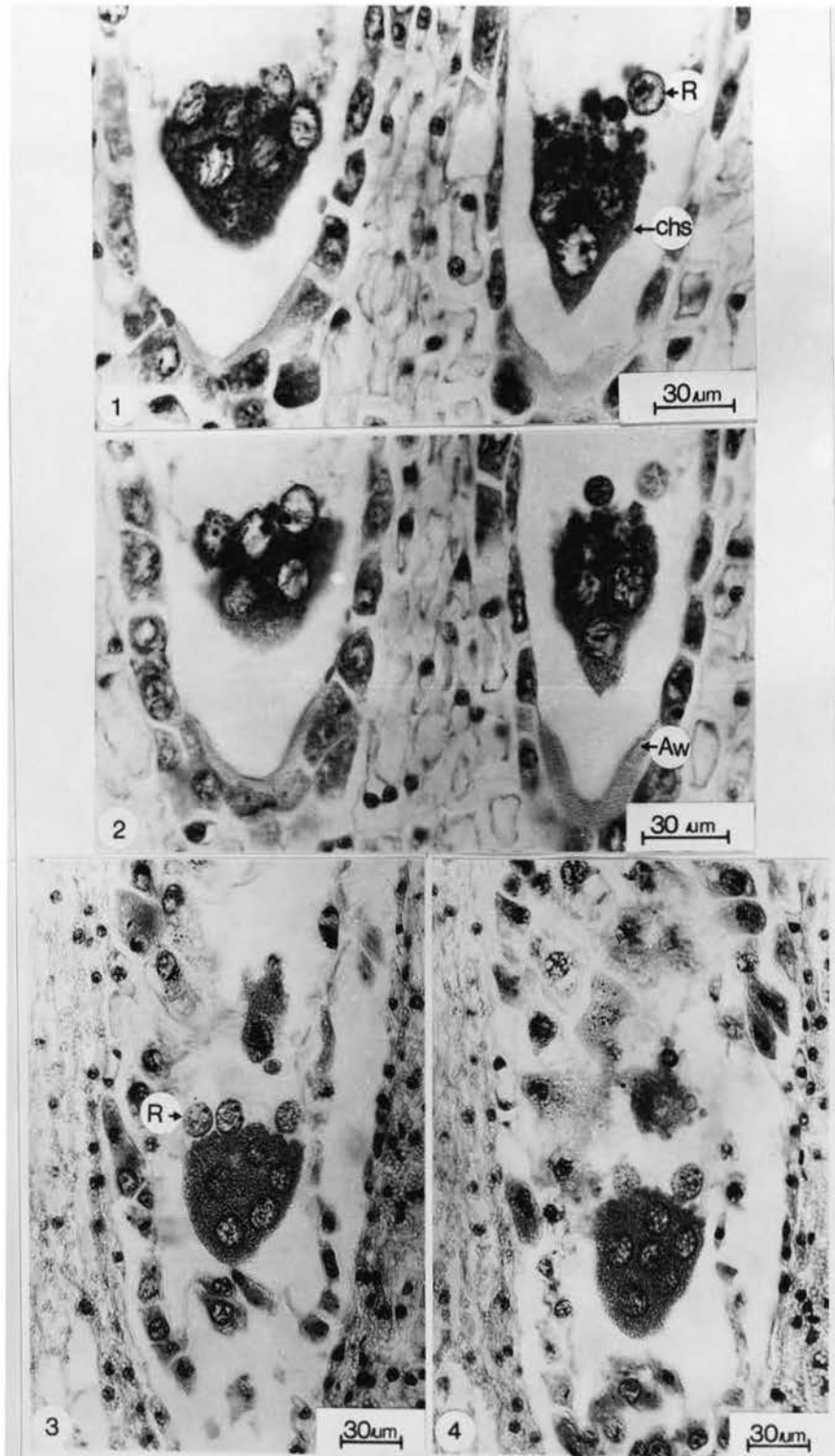
1 & 2. Twee snëë van dieselfde argegonium 18 µm uitmekaar. Pro-embrionale kerne in twee pare gerangskik 3. Pro-embrionale kerne in 'n groep bymekaar 4. Pro-embrionale kerne kleiner as dië in 1-3 geïllustreer

Ns, pro-embrionale kern

Die sigootkern ondergaan die eerste sporofitiese deling ongeveer op dieselfde plek waar en onmiddellik na bevrugting plaasgevind het. Die produkte van die eerste mitotiese deling lê òf langs mekaar (fig. 4.20.2, p.239) òf bo mekaar (fige 4.2.16, p.194; 4.14.6, p.222; 4.20.3, p.239). In die eerste geval was die delingsfiguur waarskynlik diagonaal en in die tweede dwars oor die argegonium. Die dogterkerne wat self, sowel as die produkte daarvan, pro-embrionale kerne genoem word (Dogra, 1966), is aanvanklik langwerpig (fig. 4.20.2-3) maar rond dan af (fig. 4.20.4). Die twee dogterkerne beweeg na die chalasale kant van die argegonium (fig. 4.20.4; 4.22.2) waar die tweede mitotiese deling plaasvind (fig. 4.20.5). Hierin stem die ondersoekte soorte blykbaar met alle ander *Podocarpus*-soorte ooreen (kyk onder andere Chowdhury, 1962). Verdere mitotiese delings vind in die chalasale deel plaas in 'n digte, uniforme sitoplasmamassa wat mettertyd kegelvormig word. Argegonia waarin pro-embrio's besig is om te ontwikkel kan van onbevrugtes uitgekomen word aan hierdie digte sitoplasmamassa. Een groot vakuool kom ongeveer in die middel van die argegonium voor. In die mikropilêre deel bly die steriele manlike kerne voortbestaan, soms selfs nadat die embrio reeds gevorm is, en beweeg in 'n chalasale rigting. Dit is in sekere gevalle moeilik om hierdie manlike kerne van pro-embrionale kerne of van mantelsel-kerne wat in die argegonium te lande kom, te onderskei.

Die vier pro-embrionale kerne kom òf in twee pare 15 tot 20 μm uitmekaar (fige 4.2.17; 4.14.9; 4.23.1-2) voor, òf ongeveer in een groep bymekaar (fige 4.14.8; 4.20.6-7; 4.23.3). Hulle verskil in verskillende argegonia in grootte (vergelyk fig. 4.23.1-2 met fig. 4.23.4). Die vier kerne deel ongeveer gelyktydig (fige 4.2.18; 4.20.8) om agt kerne te vorm (fige 4.14.10-11; 4.20.9-11).

'n Kort rusperiode van enkele dae tree by *P. elongatus* na die tweede en by *P. henkelii* en *P. latifolius* na die derde mitotiese deling. Pro-embrio's van *P. latifolius* in die



FIGUUR 4.24 Mediane lengtesneë van gedeeltes van argegonia van *P. latifolius* om 1-2. die 8-kern pro-embrionale stadium en 3-4. die 16-kern pro-embrionale stadium te toon. In 1 & 2 en 3 & 4 onderskeidelik word opeenvolgende sneë geïllustreer. Aw, argegoniumwand; chs, chalasale kegelvormige sitoplasmamassa; R, relikte kern

agt-kern stadium van ontwikkeling word oor 'n periode van een week aangetref, selfs ook in saadknoppe waarvan die pro-suspensorsele van pro-embrio's in ander argegonia reeds begin verleng het. Geen aanduiding van so 'n rusperiode is by *P. falcatus* opgemerk nie. Boyle & Doyle (1954) maak melding van 'n kort rusperiode na die tweede mitotiese deling by *P. nivalis*.

'n Vierde mitotiese deling (fig. 4.21.1) gee aan 16 kerne oorsprong (fige 4.11.2; 4.14.12; 4.21.2). Die sigootkern ondergaan dus vier vrye kerndelings, waarna by die *Eupodocarpus*-spesies, wande vir die eerste keer tussen die kerne neergelê word. By *P. falcatus* vind 'n vyfde mitotiese deling plaas (fig. 4.14.13) om aan 32 kerne oorsprong te gee (fig. 4.14.14) soos ook by *P. gracilior* (Konar & Oberoi, 1969a), *P. amarus*, *P. usambarensis* (Buchholz, 1941), *P. nagi* (Tahara, 1941; Wang, 1950) en *P. andinus* (Looby & Doyle, 1944b) die geval is.

Die aantal vrye kerne wat deelneem aan die vorming van die primêre pro-embrio is nie konstant nie en wissel by *P. latifolius* van 10 tot 16; by *P. henkelii* van 12 tot 16 en dit kan by *P. elongatus* so min as agt wees. By *P. falcatus* kom deurgaans 32 vrye kerne voor voordat selwande neergelê word en geen aanduidings is gevind dat kerne gedurende die vrye mitotiese delings uitgestoot word nie.

Volgens Coertze (1966) sou sekere kerne na die agt-kernstadium nie verder deel nie sodat minder as 16 pro-embriokerne gevorm word. Gedurende hierdie studie is egter gevind dat 'n wisselende aantal kerne op verskillende stadia uit die basale sitoplasma-massa gestoot word (fig. 4.24.1-4) en nie verder aan pro-embrio-vorming deelneem nie. Hierdie kerne word *relikte kerne* genoem, om aan te sluit by die terminologie van Boyle & Doyle (1954) vir *P. nivalis*.

Relikte kerne word reeds op die agt-kern stadium aangetref.

Figuur 4.20.14 toon 'n pro-embrio in die agt-kern stadium waarvan twee kerne uitgestoot word. In plaas van 16, sal dus ná die volgende mitotiese deling (fig. 4.21.3), 12 pro-embrionale kerne aangetref word (fig. 4.21.4). Waar 14 pro-embrionale kerne voorkom (fig. 4.21.5), is een kern waarskynlik in die agt-kern stadium uitgestoot (fig. 4.20.13).

Tien vrye pro-embrionale kerne is in enkele gevalle by *P. latifolius* aangetref (fig. 4.20.12). Delingsfigure van vyf kerne is ook aangetref wat aan 10 kerne oorsprong gee. Die oorsprong van die vyf kerne is moeilik om te verklaar. Pro-embrio's in die agt-kern stadium waarvan drie uitgestoot word (fig. 4.24.3-4) is gevind. Twee ontwikkelende pro-embrio's met drie kerne elk is egter ook aangetref, sowel as een met drie kerne wat gelyktydig deel. 'n Moontlike alternatiewe verklaring van die 10 kerne in die pro-embrio is dus dat die sigoot een keer deel om twee kerne te vorm (a & b), wat na die chalasale deel van die argegonium beweeg. Slegs een van die twee kerne deel weer, sodat drie kerne gevorm word, naamlik a_1 , a_2 en b. Laasgenoemde bly steeds onaktief terwyl a_1 en a_2 nogmaals deel, sodat altesaam vyf kerne voorkom. Indien b om een of ander rede na die derde mitotiese deling van die ander kerne, wanneer daar by *P. latifolius* in elk geval in kort rusperiode is, begin deel, word vyf delingsfigure aangetref wat aan tien kerne oorsprong gee.

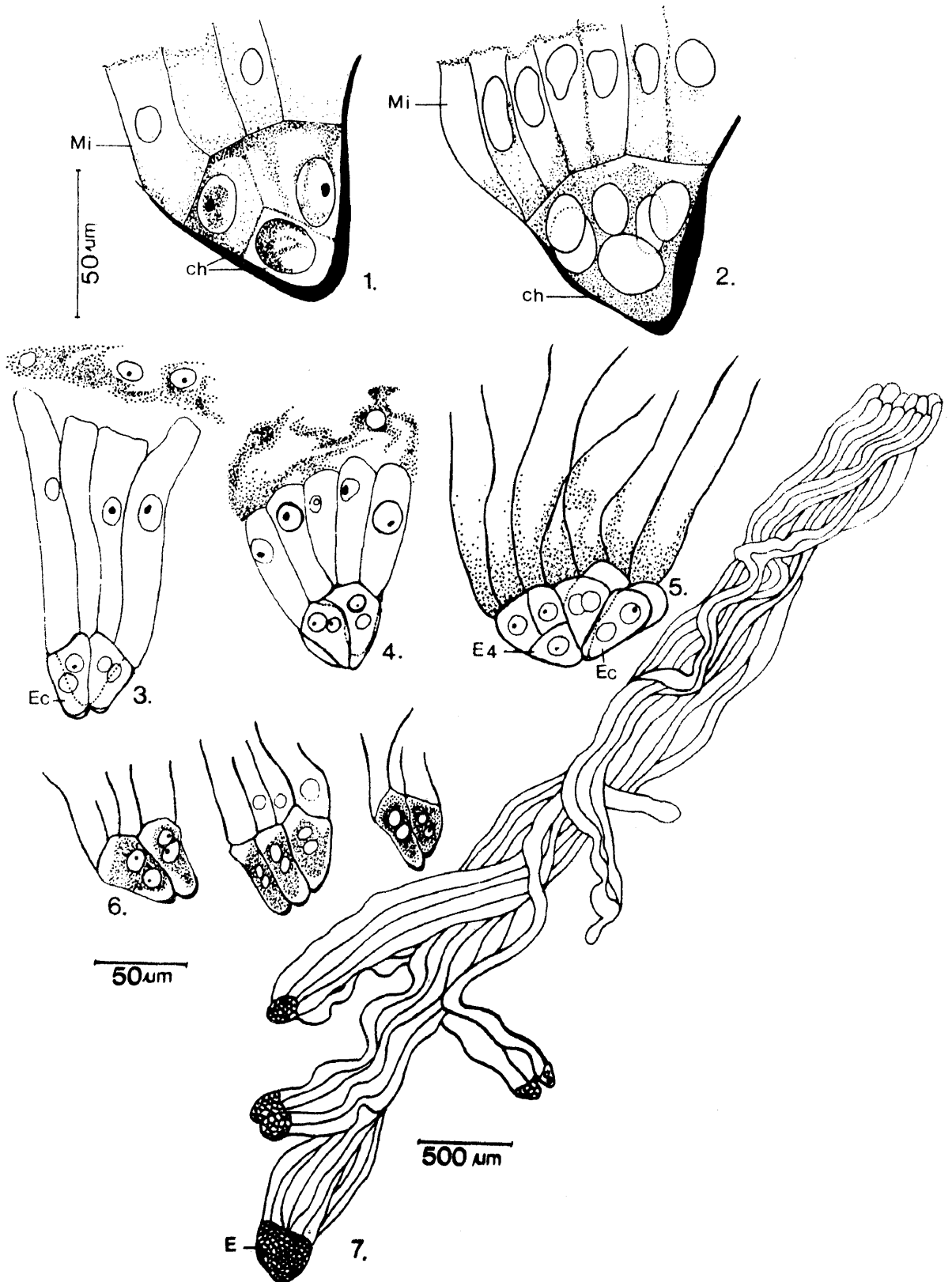
Kerne word ook na die vierde mitotiese deling uitgestoot. 'n Pro-embrio met 16 kerne waarvan agt uitgestoot word (fig. 4.11.1), een waarvan vier uitgestoot word (fig. 4.21.2) asook een met 14 kerne waarvan twee uitgestoot word (fig. 4.21.5), is aangetref.

Boyle & Doyle (1954) sê van die laaste vrye kernstadium: "Judging from the cell numbers at later stages some further extrusion following this last division must also frequently occur, but it is not easy to produce visual evidence ..."

In none of them could the count of free nuclei in the embryonic cytoplasm be got up to 16 and in some it appeared to be as low as 10." By die drie ondersoekte *Eupodocarpus*-spesies is verskeie pro-embrio's met 16 kerne wel aangetref (fig. 4.11.2, p.213).

Quinn (1964) se figuur 4A toon uitstulpsels van die basale sitoplasmamassa wat daarop dui dat ook by *P. dacrydioides* kerne moontlik uitgestoot word, maar hy noem geen relikte kerne nie. Konar & Oberoi (1969a) maak melding van relikte kerne vir *P. gracilior*, alhoewel hy nie noem hoeveel vrye pro-embrionale kerne voor selwandvorming voorkom nie. Na my mening is die kerne wat in hulle figuur 4C geïllustreer word geen relikte kerne nie, maar steriele manlike kerne. Gedurende die ontwikkeling van die pro-embrio beweeg sekere van die steriele manlike kerne in 'n chalasale rigting in die argegonium en dit is dan moontlik om te fouteer met die telling van die aantal vrye pro-embrionale en relikte kerne. Die pro-embriopiese sitoplasmamassa is egter duidelik van die res van die argegoniale sitoplasma onderskeibaar. Die manlike kerne is gewoonlik gedurende die vrye kerndelingstadium van die pro-embrio besig om te degenerereer en verskillende groottes kerne kom voor. Hulle kan gewoonlik met 'n groot mate van sekerheid van die relikte kerne onderskei word, wat meer uniform in grootte is, 'n duidelik waarneembare nukleolus het en geassosieer is met die pro-embriopiese sitoplasmamassa (fig. 4.24.1-4).

Na die derde of vierde mitotiese deling (of vyfde by *P. falcatus*) verdik die chalasale deel van die argegoniumwand (fige 4.11.3-5; 4.21.4-5). Die verdikking bly bestaan tot die begin van prosuspensor-verlenging en dien waarskynlik as beskerming vir die embrionale selle aan die begin van hul pad deur die gametofietweefsel voor hulle deur die argegoniumwand breek (fige 4.11.3-4; 4.21.6-9; 4.24.4). Die wandverdikking kleur intens geel met Oranje G en groen met *Fast Green*. Dit vorm geen deel van die



FIGUUR 4.25 Primêre en sekondêre pro-embrios van *P. falcatus*
 1-2. Mediane lengtesneë van primêre pro-embrio's
 3-4. Mediane lengtesneë van sekondêre pro-embrio's met
 3. drie E-selle en 4. vier E-selle
 5-6. Punte van sekondêre pro-embrio's om 5. vier E-selle
 en een embryo-tetrade en 6. sewe E-selle aan te toon.
 7. Sekondêre pro-embrio met ses potensiële embrio's wat
 in een pro-embrio uit ses E-selle ontwikkel het
 (kiewingspoli-embrië).

ch, chalasale laag; E, potensiële embrio; Ec, E-sel;
 E4, embryo-tetrade; Mi, mikropilêre laag

pro-embrio self of die embrionale sitoplasma nie. Boyle & Doyle (1954) maak melding van hierdie verdikking by *P. nivalis*, en dit word ook deur Stiles (1912) en Sinnott (1913) maar eers op 'n later stadium van pro-embrio-ontwikkeling genoem.

Voor selwandvorming tussen die vrye pro-embriokerne plaasvind, is die kerne in twee horisontale lae gerangskik (fige 4.11.3; 4.21.6-7). Hierdeur word die *primêre pro-embrio* gevorm (fig. 4.25.1-2).

Dun membrane word tussen die kerne neergelê, maar die laag aan die mikropilêre kant bly oop. Die eerste membraan wat neergelê word is dié wat die twee horisontale lae van mekaar skei (fige 4.11.3; 4.21.6-7) en daarna die vertikale wande. Membraanneerlegging vorder van buite na binne (fig. 4.21.6-7).

By *P. falcatus* is in enkele primêre pro-embrio's selle in die chalasale laag aangetref wat teen ander selle van dieselfde laag grens (fig. 4.25.1). In die grootste hoeveelheid primêre pro-embrio's van *P. falcatus* (fig. 4.25.2) soos ook by al dié van die *Eupodocarpus*-spesies, grens die chalasale laag egter direk teen die mikropilêre laag.

Elke kern van die primêre pro-embrio deel in twee. Hierdeur word die sekondêre pro-embrio gevorm wat uit drie lae bestaan. Die sekondêre pro-embrionale kerne van die chalasale laag word nie deur selwande van mekaar geskei nie, en hierdeur word die embrio-inisiale of E-laag gevorm waarvan die selle binukleêr is. Die primêre laag aan die mikropilêre kant deel horisontaal om twee lae te vorm, naamlik 'n middelste pro-suspensor inisiale of S-laag en 'n sekondêre mikropilêre of O-laag wat aan die argegoniale kant oop is (fige 4.11.5; 4.21.8).

Alle E-selle is by die *Eupodocarpus*-spesies in een laag gerangskik sodat hulle in direkte kontak met die S-selle is.

By *P. falcatus* is in enkele gevalle E-selle aangetref wat in lae gerangskik is en waar een E-sel dus aan 'n ander grens. Dit herinner aan die gelaagde E-selle wat by *Saxegothaea* (Doyle & Looby, 1939) asook by *P. ferrugineus* en *P. spicatus* (seksie *Stachycarpus*) (Buchholz, 1936 - sy fige 13 & 14) voorkom.

Die drie-lagige sekondêre pro-embrio met binukleêre E-selle is tipies vir ander *Podocarpus*-soorte (Coker, 1902; Buchholz, 1941; Brownlie, 1953; Boyle & Doyle, 1954; Doyle, 1954; Osborn, 1960; Chowdhury, 1962; Quinn, 1964; Konar & Oberoi, 1969a; Coertze, Van der Schijff & Schweickerdt, 1971).

Die O-laag degenereer kort nadat dit gevorm is (fig. 4.21.9) en die kerne is òf glad nie òf slegs deur baie dun membrane van mekaar geskei.

Soos reeds gemeld (p.249) neem variërende hoeveelhede kerne aan die vorming van die pro-embrio deel en die hoeveelhede O-, S- en E-selle varieer dus ook.

Die aantal S-selle kan slegs in dwarsdeursnee met enige mate van sekerheid getel word. Dié wissel, by *P. elongatus* van sewe tot 13 (gemiddeld 10), by *P. latifolius* van sewe tot 14 (gemiddeld 12), by *P. henkelii* van nege tot 14 (gemiddeld 12) en by *P. falcatus* van 20 tot 27 (gemiddeld 26). Dat so min as 20 S-selle by *P. falcatus* kan voorkom, is 'n aanduiding dat nie noodwendig al 32 vrye kerne wat na die vyfde mitotiese deling gevorm word aan die vorming van die primêre pro-embrio deelneem nie. Kerne word dus waarskynlik ook by hierdie spesie uitgestoot, en wel na die vyfde vrye kerndeling.

Vyftig pro-embrio's van elke spesie is ondersoek om die aantal E-selle vas te stel. Die resultaat word in Tabel 1 gegee.

TABEL 1: AANTAL E-SELLE PER PRO-EMBRIO AS PERSENTASIE VAN ONDERSOEKTE PRO-EMBRIO'S

Aantal E-selle per pro-embrio	<i>P. elongatus</i>	<i>P. latifolius</i>	<i>P. henkelii</i>	<i>P. falcatus</i>
1	99	63	28	
2	1	34	45	(1)
3		3	22	3
4			5	8
5			(1)	60
6				13
7				14
8				1
9				1

By *P. elongatus* (fig. 4.11.3 & 5) word by die oorgrote meerderheid pro-embrio's een E-sel aangetref. *P. latifolius* toon een tot drie E-selle (fig. 4.26.1-3). By *P. falcatus* word meesal drie tot sewe E-selle aangetref (fig. 4.25.3-6). Volgens Coertze, Van der Schijff & Schweickerdt (1971) is by *P. henkelii* in een pro-embrio vyf E-selle aangetref. Hulle voorstel dat *P. henkelii* as gevolg van die relatief hoë aantal E-selle moontlik tot die seksie *Afrocarpus* sou behoort, word egter beslis verwerp.

Die kegel multinukleêre gametofitiese selle wat die ontwikkelende sekondêre pro-embrio omring is duidelik van die res van die vroulike gametofiet onderskeibaar. Die sitoplasma van die selle verdig sodat dit baie kleurstof opneem en groot hoeveelhede stysel word daarin neergelê.

Die mikropilêre deel van die argegonia degenerereer en so ook die O-laag van die sekondêre pro-embrio. Die pro-suspensorselle verleng binne 'n aantal dae en die E-selle word hierdeur dieper in die gametofietweefsel ingestoot.

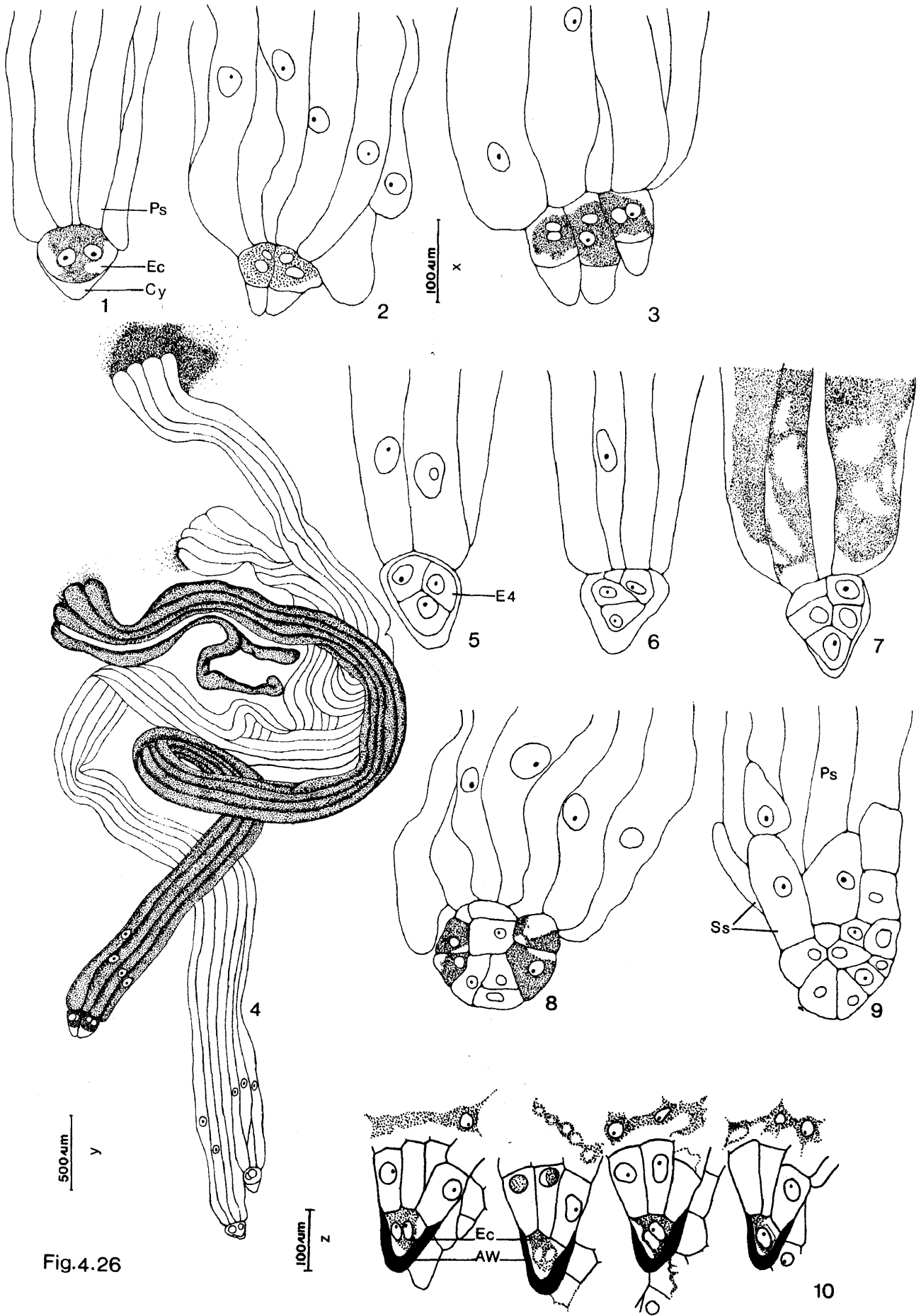


Fig.4.26

FIGUUR 4.26 Pro-embrio's van *P. latifolius*.

- 1-3. Punte van pro-embrio's om
 1. een E-sel;
 2. twee E-selle;
 3. drie E-selle, aan te toon.
 4. Drie pro-embrio's uit een saadknop (argegoniale poli-embrionie).
 - 5-9. Verskillende stadia in die ontwikkeling van een E-sel.
 5. Embrio-tetrade.
 - 6-7. Agt-sellige stadium.
 8. 16-sellige stadium.
 9. Potensiële embrio tydens die ontstaan van die sekondêre suspensor selle.
 10. Vier opeenvolgende mediane lengtesneë van 'n sekondêre pro-embrio voor pro-suspensor verlenging plaasvind, om 'n tetra-nukleêre E-sel aan te toon.
- AW, argegoniumwand; Cy, sitoplasmakappie;
E4, embrio-tetrade; Ec, E-sel; Ps, pro-suspensor;
Ss, sekondêre suspensor
- 1 & 3, 5-9: skaal x; 4: skaal y; 10: skaal z

Gedurende die verlenging van die S-selle verdig die sitoplasma van die E-selle en dit kleur s6 intensief dat dit moeilik is om die kerne daarin te onderskei. Die E-selle gaan 'n rusperiode van ongeveer twee weke binne, wat blykbaar algemeen vir die genus is (Looby & Doyle, 1944b; Buchholz, 1941). Wat daartoe aanleiding gee dat die S-selle verleng en verder ontwikkel terwyl die E-selle rustend bly, is 'n ope vraag. Buchholz (1929) beweer dat die binukleêre toestand van die E-selle veroorsaak dat hulle vir 'n tyd lank nie verder deel nie. Elliott (1948) stel voor dat die verskynsel verband mag hou met die afwesigheid van ware primêre suspensors en dat die binukleêre E-selle homoloog is aan die tweesellige eenhede wat oorsprong gee aan die embryo en primêre suspensors van ander Coniferales. Dit mag ook moontlik die invloed van differensiële hormone wees.

Die E-selle word aan die chalasale kant deur 'n driehoekige sitoplasmakappie waarin geen kerne voorkom nie, beskerm (fig. 4.26.1). Die sitoplasmakappie kom algemeen in die genus voor (kyk onder andere Chowdhury, 1962) maar is minder opvallend by *P. falcatus* as by die ondersoekte *Eupodocarpus*-spesies.

Die pro-suspensors verleng en draai spiraal ommekeer soos in figuur 4.26.4 aangedui.

Die term pro-suspensor is die eerste keer deur Buchholz (1929) gebruik om die groep verlengende selle wat by *Podocarpus*, en onder andere *Librocedrus*, *Cephalotaxus* en *Biota* voorkom, te onderskei van die ware primêre suspensors van ander Coniferales. By *Pinus* (Buchholz 1918, 1931) word die suspensorselle van die embrioniese laag afgesny na die eerste wande neergelê is, terwyl by *Podocarpus* en ander verwante genera, die selle wat dieselfde funksie het, naamlik die in-dra van die embryo-inisiale selle in die vroulike gametofiet as deel van die primêre pro-embryo gevorm word. Hierdie pro-suspensors word dus deur Buchholz as klieewingseenhede van

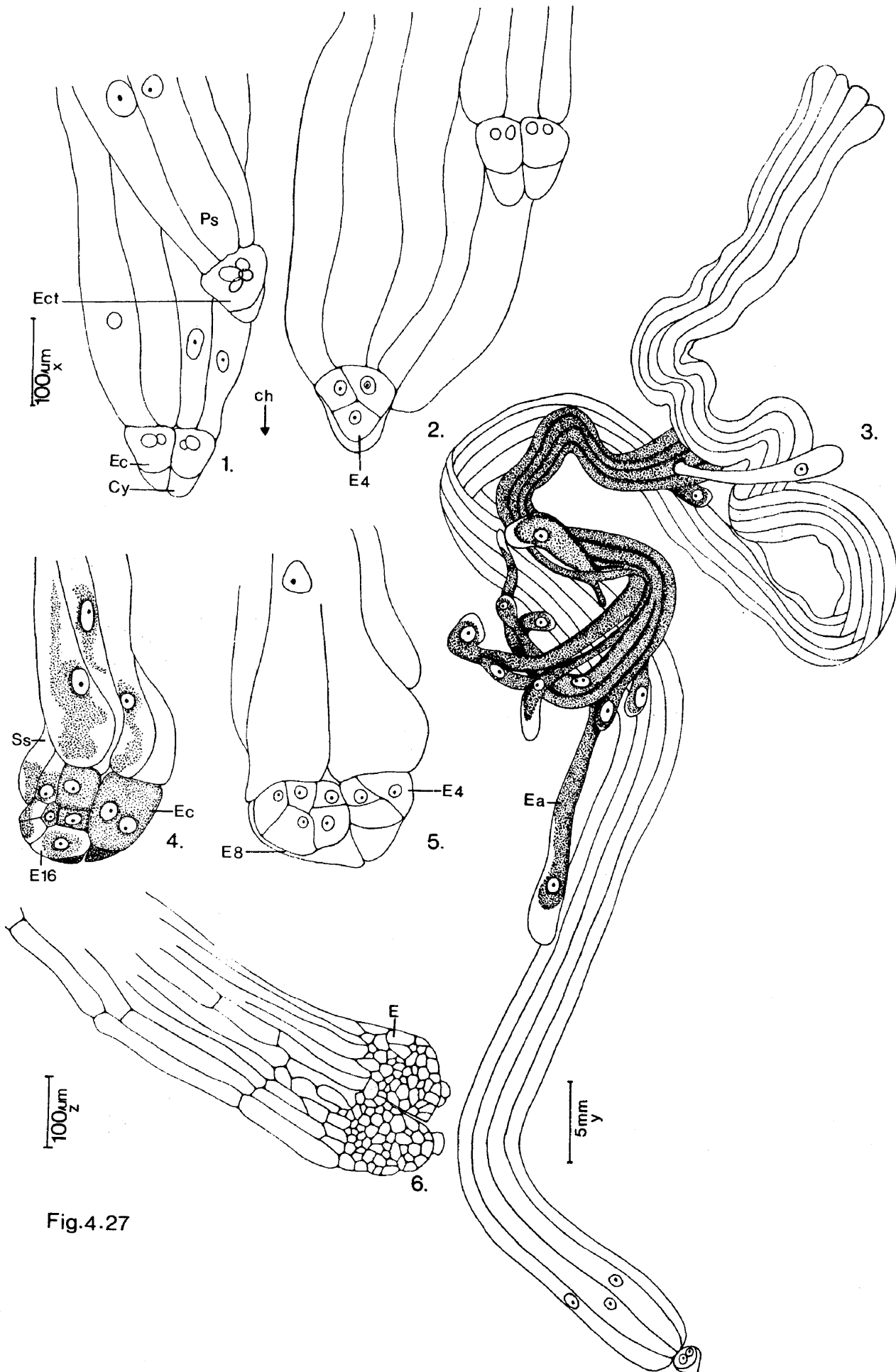


Fig.4.27

FIGUUR 4.27 Pro-embrio's van *P. latifolius*

- 1-2. Punte van sekondêre pro-embrio's om aan te toon dat tetranukleêre E-sel voorkom na pro-suspensorverlenging plaasgevind het (1) en dat meer as een pro-embrio per saadknop gevorm word (argegoniale poli-embrionie) waarvan een dieper as die ander in die gametofietweefsel voorkom.
3. Twee sekondêre pro-embrio's waarvan een normaal ontwikkel en die ander abnormaal is en aborteer.
- 4-6. Punte van sekondêre pro-embrio's om aan te toon dat waar twee E-selle voorkom, die moontlikheid bestaan dat een nie verder ontwikkel nie en die ander wel (4); een vinniger as die ander ontwikkel (5); twee E-selle ongeveer ewe vinnig ontwikkel (6).

ch, chalasale rigting; Cy, sitoplasmakappie;
E, potensiële embrio; Ea, aborterende pro-embrio;
E4, embrio-tetrade; E8, agt-sellige embrio;
E16, sestien-sellige embrio; Ec, E-sel;
Ect, tetranukleêre E-sel; Ps, pro-suspensor;
Ss, sekondêre suspensor
1-2, 4-5: skaal x; 3: skaal y; 6: skaal z

die embrio wat as suspensorselle funksioneer, beskou.

Sommige van die pro-suspensorselle verbreek gedurende of na verlenging kontak met die E-selle. In sekere gevalle proliferiseer die punte van hierdie selle om aan groepies embriogagtige selle oorsprong te gee.

4.4.2 LAAT EMBRIOGENIE OF VORMING VAN DIE EMBRIO

Nadat pro-suspensorverlenging voltooi is, toon die E-selle hernude vitaliteit. Die sitoplasma kleur nie meer so intens nie. Dit is makliker om die kerne te onderskei en die nukleoli is duidelik waarneembaar. Die twee kerne van elke E-sel deel ongeveer gelyktydig om aan vier kerne oorsprong te gee. Membrane word in die meeste gevalle onmiddellik tussen die kerne neergelê sodat 'n enkel binukleêre E-sel direk aan vier selle oorsprong gee - die embrio-tetrade (fig. 4.26.5) (kyk ook Looby & Doyle, 1944b; Doyle, 1954). By *Phaerosphera* word volgens Elliott (1950) 'n membraan tussen die twee kerne van die E-sel gevorm voor kerndeling, alhoewel hierdie bewering deur Doyle (1954) in twyfel getrek word. Gedurende hierdie ondersoek is so 'n membraan nie waargeneem nie.

By *P. elongatus* is twee E-selle aangetref met vier vrye kerne. By *P. latifolius* is sulke E-selle gevind voordat en nadat pro-suspensor-verlenging ingetree het (fige 4.26.10; 4.27.1) sodat dit moontlik is dat daar in sekere gevalle 'n rusperiode tussen kerndeling en membraan-neerlegging in die embrio-tetrade mag wees. In die literatuur is geen verwysing na so 'n rusperiode gevind nie, behalwe Buchholz (1941) se stelling dat "the wall between two binucleate cells (sic.) is delayed until after this pair of spindles has given rise to four nuclei" maar hy gaan voort om te sê: "The four-celled stage in the terminal embryo is therefore derived directly from the binucleate cell."

VERDERE ONTWIKKELING VAN DIE E-SELLE

Die embryo-tetrade ontwikkel tot 'n terminale multisellulêre groep wat die embryo verteenwoordig (fig. 4.26.5-9). 'n Apikale inisiaalsel kan aan die begin van ontwikkeling waargeneem word, maar word na ongeveer die 8- tot 16-sel stadium deur die ander selle verdring. As gevolg van verlenging van sekere van die proksimale embryo-selle ontwikkel die embryo-buise of sekondêre suspensors wat die ontwikkelende embryo dieper in die gametofietweefsel indra (fig. 4.26.9).

4.5 POLI-EMBRIONIE

Die vorming van meer as een embryo per vroulike gametofiet word poli-embrië genoem en die term is volgens Dogra (1966) die eerste keer deur Robert Brown in 1844 gebruik. Poli-embrië kom so algemeen by die Gymnospermae voor dat dit as een van die mees onderskeidende kenmerke van dié takson beskou kan word (Brownlie, 1953; Chamberlain, 1966).

Ten spyte daarvan dat verskeie embryo's aanvanklik ontwikkel, is in die volwasse saad deurgaans slegs een embryo gevind wat potensieel voldoende ontwikkel het om te kan ontkiem en 'n saailing voort te bring. Uit die talle sade van *P. elongatus*, *P. henkelii* en *P. latifolius* wat ondersoek is, is nooit meer as een volwasse embryo aangetref nie. By *P. falcatus* is uitsonderlik twee of selfs in 'n enkele geval drie embryo's aangetref wat 'n gevorderde stadium van ontwikkeling bereik het, maar een van hierdie embryo's is altyd groter as die ander.

Die vorming van verskeie embryo's per saad kan op verskillende wyses geskied.

4.5.1 ARGEGONIALE OF EENVOUDIGE POLI-EMBRIONIE

Verskillende embryo's neem hul oorsprong uit verskillende bevrugte argegonia in een vroulike gametofiet en is derhalwe

afkomstig van aparte sigote. Eenvoudige poli-embrionie (fige 4.26.4; 4.27.1-2) (kyk Webber, 1940) is die mees algemene tipe poli-embrionie vir die genus (kyk onder andere Brownlie, 1953; Coertze, Van der Schijff & Schweickerdt, 1971). Die hoeveelhede ontwikkelende pro-embrio's per vroulike gametofiet vir die ondersoekte soorte word in tabel II weer-gegee.

TABEL II: AANTAL ONTWIKKELENDE PRO-EMBRIO'S PER VROULIKE GAMETOFIET AS PERSENTASIE VAN ONDERSOEKTE SADE

Aantal ontwikkelende pro-embrio's per vroulike gametofiet	<i>P. elongatus</i>	<i>P. henkelii</i>	<i>P. latifolius</i>	<i>P. falcatus</i>
1	76	69	24	45
2	20	23	43,5	52
3	4	5	24	2,5
4		2	8,5	,5
5		1		

Aangesien die aantal embrio's wat as gevolg van eenvoudige poli-embrionie ontstaan tot 'n groot mate afhanklik is van die hoeveelheid stuifmeel wat beskikbaar is, word nie veel waarde aan hierdie syfers geheg nie.

Die pro-suspensors van die verskillende embrio's draai tot so 'n mate gedurende verlenging om mekaar dat hulle as 'n groep saam uitgedissekteer word (fig. 4.26.4). Die embrio's ontwikkel gewoonlik tot 'n gevorderde stadium saam, voordat een embrio die dominante posisie inneem en die ander verdring. Die pro-suspensor-sisteme van die onderskeie embrio's kan òf ewe vinnig verleng sodat die ontwikkelende embrio's op ongeveer dieselfde diepte in die vroulike gametofiet voorkom, òf meer algemeen, lê een pro-embrio 'n variërende afstand agter die ander (fige 4.26.4; 4.27.1-2). Pro-embrio's hou in verskillende stadia van ontwikkeling op met groei, naamlik in die vrye kerndeling-stadium òf as primêre òf sekondêre pro-embrio's. Een pro-embrio kan normaal ontwikkel en 'n ander

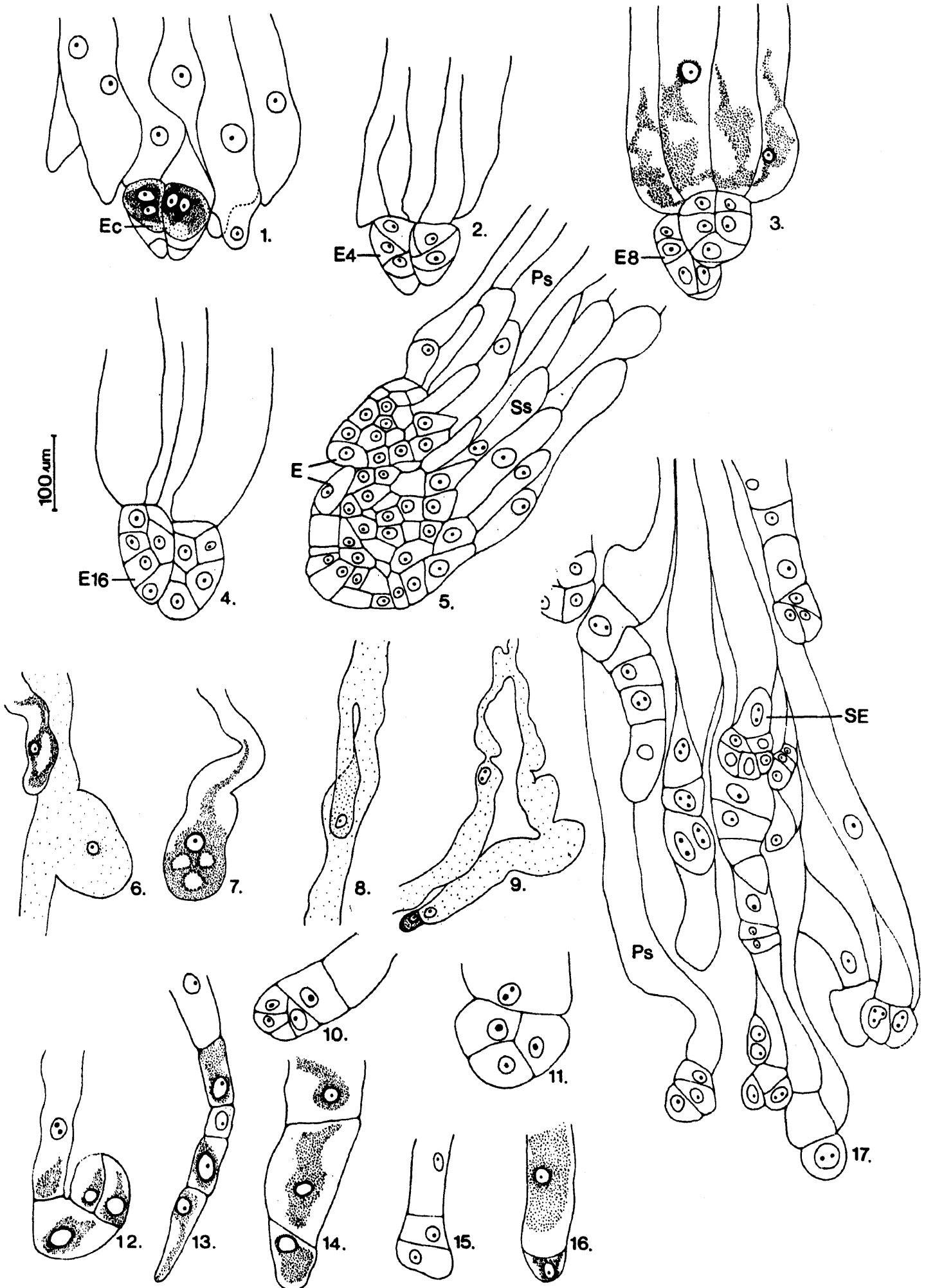


Fig.4.28

- FIGUUR 4.28 Pro-embrio's, embrio's en punte van pro-suspensors van *P. latifolius*. 1-5. Punte van sekondêre pro-embrio's om verskillende stadia in die ontwikkeling van die E-selle van 'n pro-embrio met twee E-selle aan te toon, waar laasgenoemde aanvanklik ewe vinnig ontwikkel.
1. Twee E-selle (Ec).
 2. Twee embrio-tetrades (E4).
 3. Twee agt-sellige stadia (E8).
 4. Twee sestien-sellige stadia (E16).
 5. Twee potensiële embrio's (E). Die een dieper in die vroulike gametofiet-weefsel ontwikkel vinniger as die ander.
- 6-16. Punte van pro-suspensorselle wat kontak met die embrio-selle verbreek het, met blaasvormige uitstulpsels (6-8); een dwarswand (9 & 16); twee dwarswande (14 & 15); vier dwarswande (13); potensiële embrio's (10-12) (Pro-suspensorpoli-embrië).
17. Punt van gedisorganiseerde pro-suspensorsisteen met een sekondêre embrio (SE) wat in 'n mikropi-lêre rigting buig.
- Ps, pro-suspensor; Ss, sekondêre suspensor

so abnormaal dat dit klaarblyklik nie lewensvatbaar is nie (fig. 4.27.3). Na bevrugting word dus nie noodwendig 'n lewensvatbare embrio gevorm nie.

Die vraag is waarom een sigoot aan 'n volwasse embrio oorsprong sal gee, terwyl 'n ander met dieselfde potensiaal op een of ander stadium van ontwikkeling ophou groei. Dit is moontlik dat hormone of eksterne of interne omgewingsfaktore 'n invloed op die ontwikkelende embrio het. Aangesien die eksterne faktore tot 'n groot mate vir die verskillende potensiele embrio's homogeen is, het interne faktore waarskynlik die grootste invloed, byvoorbeeld die weefsel wat die potensiele embrio's omring en die relatiewe dieptes wat die potensiele embrio's in die vroulike gametofiet gebed lê.

4.5.2 KLIEWINGSPOLI-EMBRIONIE

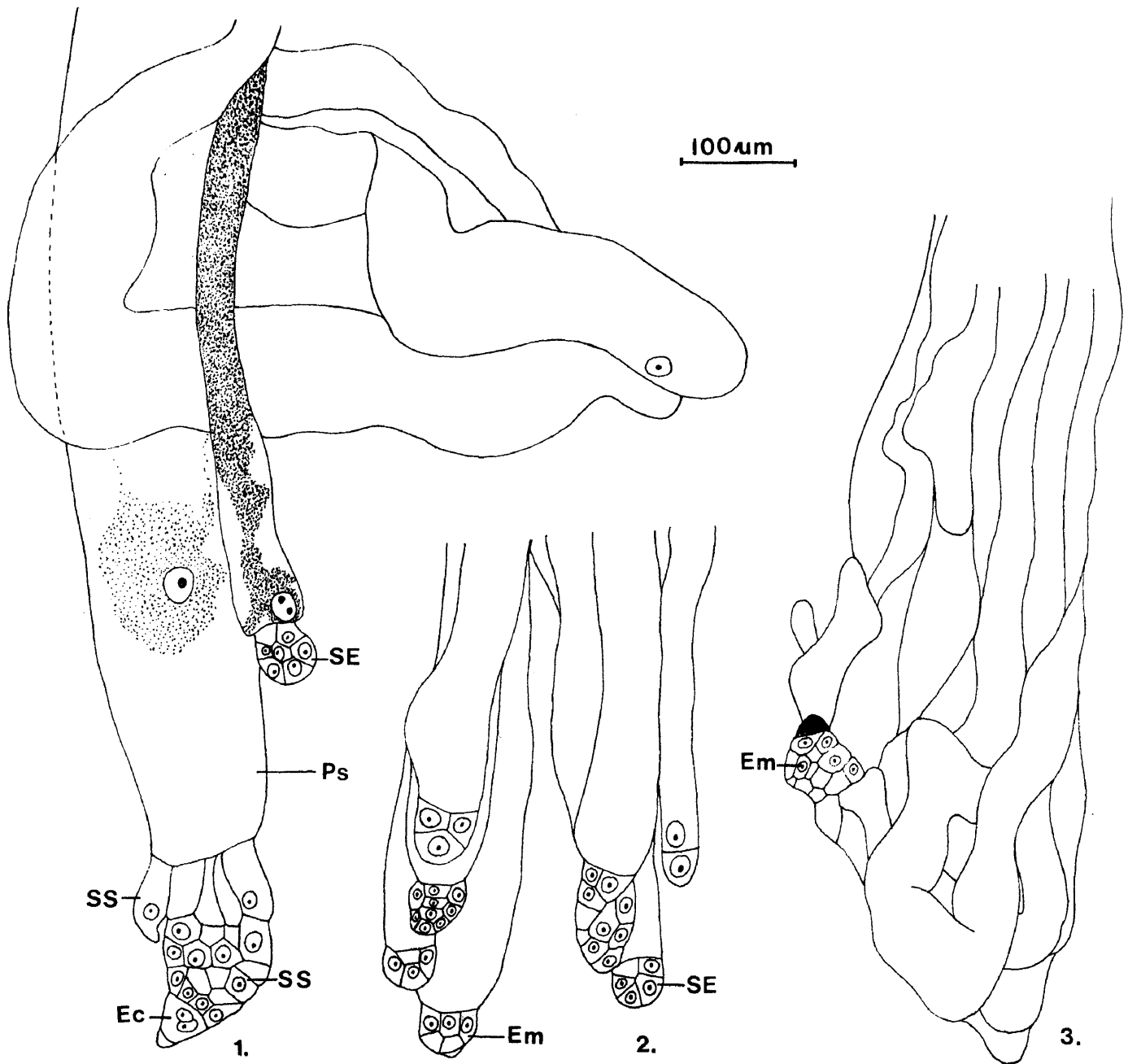
Kliewingspoli-embrië is die gevolg van die verdeling of kliewing van die derivate van 'n enkele sigootkern (Buchholz, 1926; Webber, 1940). Die verdeling van die terminale embrionale eenheid in soveel dele as wat oorspronklik E-selle aanwesig is, is 'n algemene verskynsel vir die familie *Podocarpus* (kyk onder andere Buchholz, 1926, 1929, 1933, 1936, 1941; Brownlie, 1953; Coertze, Van der Schijff & Schweickerdt, 1971; Doyle & Brennan, 1971 & 1972). Die embrio-tetrade afkomstig van afsonderlike E-selle ontwikkel elk in 'n potensiele embrio (fige 4.27.5-6; 4.28.1-5). Geen kliewing kom voor in embrionale eenhede wat hul oorsprong uit een E-sel neem nie. By *P. elongatus* word dus slegs een potensiele embrio per sigoot gevorm. Indien twee of meer E-selle voorkom kan afsonderlike groepe selle gevorm word wat elk 'n potensiele embrio is. Die groepe selle is steeds van mekaar te onderskei en die terminale embrionale eenheid sien gelob daaruit, en die aantal lobbe stem ooreen met die oorspronklike hoeveelheid E-selle. Op hierdie wyse kan dus by *P. latifolius* van een tot drie, by *P. henkelii* van een tot vyf en by *P. falcatus* een tot nege potensiele embrio's per

sigoot ontstaan. Alhoewel daar nie definitiewe bewys voor gevind is nie, is dit waarskynlik dat die embryo met die vinnigste groeitempo die suksesvolste is. Buchholz (1926), wat poli-embrionie in die Coniferales ondersoek het, kom tot die gevolgtrekking dat "the embryo possessing the greatest growth vigor usually wins in the competition. The more speedily an embryo becomes multicellular and of larger diameter than its neighbors, the sooner will it be able to push out a stiff multicellular suspensor." Dit is moontlik dat slegs een sel of enkeles van 'n groep E-selle uit die staanspoor verder ontwikkel (fig. 4.27.4) of dat een E-sel uit die staanspoor vinniger verder ontwikkel as die ander (fig. 4.27.5) of dat twee E-selle aanvanklik ewe vinnig ontwikkel (fig. 4.27.6), maar dat die produk van die een dié van die ander op 'n later stadium verdring (fig. 4.28.1-5).

Dat kliewingspoli-embrionie wel by *P. falcatus* voorkom (fig. 4.25.7) is noemenswaardig en is nie deur Osborn (1960) gemeld nie. Dit kom ook by *P. gracilior* (Konar & Oberoi, 1969a) en waarskynlik by *P. usambarensis* (Buchholz, 1941) voor, alhoewel Buchholz (1936) beweer dat dit nie by dié soort voorkom nie (kyk ook Doyle & Brennan, 1971). In teenstelling met bogenoemde drie spesies van die seksie *Afrocarpus* kom kliewingspoli-embrionie nie by *P. andinus* (Looby & Doyle, 1944b), *P. spicatus* en *P. ferrugineus* (Buchholz, 1936) van die verwante seksie *Stachycarpus*, voor nie. Kliewingspoli-embrionie soos deur Buchholz (1933) geïllustreer in sy figuur 9 waar sekondêre suspensors sekere embryo-inisiaalselle asook die pro-suspensor wegstoot sodat twee embryo-sisteme een bo die ander voorkom, geskei deur 'n stelsel van sekondêre suspensors, is nie gedurende hierdie studie waargeneem nie.

4.5.3 PRO-SUSPENSOR-POLI-EMBRIONIE

Een of meer van die pro-suspensorselle mag van die ander asook van die E-selle loskom. Dwarswande ontstaan om 'n groepie selle te vorm wat die potensialiteit besit om aan 'n



FIGUUR 4.29 Embrio's van *P. latifolius* wat abnormaal ontwikkel.
 1. Sekondêre suspensor-prolifikasie sonder dat E-sel verder ontwikkel.
 2. Potensiële embrio's in kontak met enkel pro-suspensors.
 3. Potensiële embrio buig in mikropilêre rigting.
 Ec, E-sel; Em, potensiële embrio; Ps, pro-suspensor;
 SE, sekondêre embrio; SS, sekondêre suspensor

embrio wat deur Buchholz (1941) 'n sekondêre embrio genoem word (fig. 4.28.9-16) oorsprong te gee. Slegs by *P. falcatus* is waargeneem dat 'n embrio wat op hierdie wyse ontstaan die dominante posisie kan inneem. By *P. elongatus* en *P. latifolius* kom hierdie tipe poli-embrionie nie so uitgebreid voor as by *P. henkelii* soos beskryf deur Coertze, Van der Schijff & Schweikerdt (1971) nie. By *P. elongatus* en *P. latifolius* is geen aanduidings gevind van embrio's in enige gevorderde stadium van ontwikkeling wat op hierdie wyse ontstaan het nie. Pro-suspensorselle wat vrykom neem wel verskillende vorms aan en kan byvoorbeeld blaasvormig uitstulp (fig. 4.28.6-8).

Indien die pro-suspensorsisteam disorganiseer sodat groot aantalle pro-suspensors van mekaar loskom, ontwikkel sekondêre embrio's wel (fige 4.28.17; 4.29.2). Dan is dit moeilik om tussen embrio's wat uit E-selle en dié wat uit pro-suspensorselle ontstaan het, te onderskei, behalwe indien die sitoplasmakappie van die E-sel nog aanwesig is.

Een embriosisteam is by *P. latifolius* waargeneem waar die sekondêre suspensors geprolifiseer het, terwyl die E-sel nie verder ontwikkel het nie (fig. 4.29.1). Potensiële embrio's wat terugbuig en in 'n mikropilêre rigting groei (fige 4.28.12; 4.29.3) is ook waargeneem.

4.6 DIE VOLWASSE EMBRIO

Vanaf die tydstip wanneer die E-selle verder begin ontwikkel totdat die embrio volwasse is, verloop by al vier die ondersoekte soorte 3½ tot 5 maande.

Die volwasse embrio besit twee saadlobbe, is in die saad endoskopies georiënteer en varieer in lengte by *P. latifolius* van 3 tot 5 mm, by *P. elongatus* van 3 tot 8 mm, by *P. falcatus* van 6 tot 12 mm en by *P. henkelii* van 12 tot 18 mm. Die embrio van *P. henkelii* is, soos ook die vroulike gametofiet, liggroen van kleur terwyl dié van die

ander drie soorte liggeel van kleur is.

4.7 BESPREKING

1. Die embrionale ontwikkeling van die vier Suid-Afrikaanse *Podocarpus*-spesies verloop in hoofsaak soos dié van ander ondersoekte *Podocarpus*-soorte. Dié van *P. elongatus*, *P. henkelii* en *P. latifolius* stem ooreen met die embrionale ontwikkeling van *P. nivalis* (Boyle & Doyle, 1954), ook van die seksie *Eupodocarpus*, en die embrionale ontwikkeling van *P. falcatus* stem ooreen met dié van *P. gracilior* (Konar & Oberoi, 1969a) ook van die seksie *Afrocarpus*.
2. Uit die embriologiese ondersoek, waartydens reduksie en spesialisasie as gevorderde kenmerke beskou is, blyk daar 'n progressiewe filogenetiese lyn by die vier Suid-Afrikaanse *Podocarpus*-soorte herkenbaar te wees.
3. Die vorming van triades tydens megasporogenese (p.196) is meer gevorderd as tetrades. Hiervolgens is *P. falcatus* die mees primitiewe soort (slegs tetrades aangetref), gevolg deur *P. henkelii* (meesal triades) en *P. latifolius* (meesal triades, maar dikwels tetrades), met *P. elongatus* die mees gevorderde soort, (meesal triades).
4. Vier mitotiese sporofitiese delings van die sigootkern (p.249) en die vorming van 16 vrye pro-embrionale kerne voor selwandvorming is meer gevorderd as vyf delings en die vorming van 32 vrye pro-embrionale kerne. Hiervolgens is *P. falcatus* (32 kerne) meer primitief as die drie *Eupodocarpus*-spesies (16 kerne). Binne die Gymnospermae is daar egter variasie. Selwandvorming vind by *Sequoia* (Buchholz, 1939) en *Gnetum* (Maheshwari & Vasil, 1961) na die eerste deling van die sigoot plaas en by *Cupressus* na die tweede deling. By die Cycadales vorm egter 64 tot selfs 1,000 vrye kerne (Sporne, 1969).
5. Min E-selle (p.255) is meer gevorderd as baie. Hiervolgens sou die filogenetiese lyn wees: *P. falcatus* (1-9

E-selle) *P. henkelii* (1-5 E-selle), *P. latifolius* (1-3, E-selle) *P. elongatus* (1 E-sel).

Alhoewel die aantal E-selle per sekondêre pro-embrio taksonomies belangrik is, kan hierdie kriterium nie sondermeer gebruik word om die filogenetiese posisie van 'n soort te bepaal nie. So byvoorbeeld het *P. macrophyllus* 1 tot 2 E-selle (Coker, 1902; Tahara, 1941) wat dit in 'n meer gevorderde posisie plaas as byvoorbeeld *P. latifolius* met 1 tot 3 en *P. henkelii* met 1 tot 5 E-selle. As die vroulike strobilusmorfologie egter ook in aanmerking geneem word, is laasgenoemde twee soorte meer gevorderd as *P. macrophyllus* (kyk ook Morvan, 1971).

6. Min S-selle (p.254) is meer gevorderd as baie. Hiervolgens sou die filogenetiese lyn wees: *P. falcatus* (20 tot 27 S-selle), *P. henkelii* (9 tot 14), *P. latifolius* (7 tot 14), *P. elongatus* (7 tot 13).
7. Min argegonia (p.221) is meer gevorderd as baie. Hiervolgens sou die filogenetiese lyn wees: *P. falcatus* (10 tot 24 argegonia), *P. henkelii* (7 tot 15), en *P. elongatus* en *P. latifolius* (3 tot 10).

Volgens Boyle & Doyle (1953) sou daar in die genus *Podocarpus* 'n progressiewe filogenetiese neiging tot toename in argegonium-aantal wees. By *P. andinus*, *P. spicatus* en *P. ferrugineus* (al drie van die seksie *Stachycarpus*) kom twee tot drie argegonia voor (Sinnott, 1913; Looby & Doyle, 1944b), terwyl argegoniumaantalle van lede van die seksie *Eupodocarpus* van vyf tot 15 wissel (Coker, 1902; Stiles, 1912; Coertze, Van der Schijff & Schweickerdt, 1971; asook vasgestel tydens hierdie navorsing). By *P. falcatus* (seksie *Afrocarpus*) wat na verwant is aan die soorte van die seksie *Stachycarpus*, kom egter 10 tot 24 argegonia voor. Konar & Oberoi (1969a) meld 22 argegonia vir *P. gracilior* (ook van die seksie *Afrocarpus*). Volgens ander kenmerke, onder andere vroulike keël-uitbeelding, is soorte wat tot die seksie

Afrocarpus behoort meer primitief as dié wat tot die *Eupodocarpus*-seksie behoort, maar moontlik meer gevorderd as dié van die *Stachycarpus*-seksie. Binne die *Eupodocarpus*-seksie kom by *P. henkelii*, wat volgens ander kenmerke meer primitief is as *P. elongatus* en *P. latifolius*, oor die algemeen meer argegonia as by laasgenoemde twee soorte voor.

Boyle & Doyle se gevolgtrekking is dus waarskynlik foutief en argegonium-aantal kan blykbaar nie as kriterium vir die bepaling van die filogenetiese posisie van 'n *Podocarpus*-soort gebruik word nie.

Die argument dat kort, stomp argegonia meer gevorderd is as lang en gepunte argegonia (Boyle & Doyle, 1953) sluit hierby aan. Die vorm van die argegonia van *P. falcatus* stem meer ooreen met dié van *P. elongatus* en *P. latifolius* (p.221) as wat dit met dié van *P. henkelii* ooreenkom. Laasgenoemde het lang, gepunte argegonia wat op hulle beurt meer soos dié van *P. andinus* lyk.

8. 'n Swak ontwikkelde of ontbrekende tapetum (p.196) is meer gevorderd as 'n goed ontwikkelde tapetum. Hiervolgens is *P. falcatus* meer primitief as die *Eupodocarpus*-soorte.
9. Die ventraalkanaalkern van *P. falcatus* word vroeër in die ontwikkeling van die argegonia gevorm en verdwyn gouer as dié van die *Eupodocarpus*-spesies. By *P. elongatus* word die ventraalkanaalkern gevorm wanneer die sentrale sel reeds gevakuoleer is. Dit vergroot tot die grootte van die eierkern en bly selfs tot na bevrugting bestaan (p.224). Dit herinner aan die toestand by *Ephedra* (Eames, 1952; Martens, 1971) waar die rol van die ventraalkanaalkern so in belangrikheid toegeneem het dat dit selfs met een van die manlike gamete mag versmelt in die sogenaamde 'dubbele bevrugting'. Hierdie versmeltingsproduk mag 'n aantal delings ondergaan, alhoewel 'n embrio nie daaruit ontwikkel nie (Khan, 1943).

10. Die eierkern neem progressief in gemiddelde grootte by die vier soorte toe. By *P. falcatus* is dit 20 tot 40 μm in deursnee, by *P. henkelii* en *P. latifolius* 30 tot 50 μm en by *P. elongatus* 60 tot 80 μm (p.224). Funkusionele spesialisasie van die eierkern is moontlik. Dit kom egter binne 'n argegonium voor waarmee die stuifmeelbuis in direkte kontak kom. Daar is dus nie 'n klaarblyklike rede waarom 'n groter eierkern voordelig sou wees om bevrugting te bewerkstellig nie. Dit is dus te betwyfel of die variasie van eierkern-grootte van filogenetiese belang is.

11. Manlike gamete wat deur 'n membraan van mekaar geskei word, verteenwoordig 'n meer primitiewe toestand as manlike gamete wat vry in die sitoplasma voorkom. Hiervolgens is *P. falcatus* meer primitief as die *Eupodocarpus*-spesies.

12. Buchholz & Gray (1948 a, b & c) en Gray (1953 tot 1962, soos in die literatuurlys aangedui, het in hul hersiening van die genus *Podocarpus* agt seksies erken (p.4). Hulle het hul hersiening veral op geografiese verspreiding, morfologiese en anatomiese blaarkenmerke en tot mindere mate op die uitbeelding van die vroulike strobilus gegrond. Buchholz & Gray het onder andere die sub-genus *Stachycarpus* Engl. van Pilger (1926b) in drie seksies verdeel, naamlik *Stachycarpus* Endl., *Afrocarpus* Buchholz & Gray en *Sundacarpus* Buchholz & Gray. Ongelukkig is daar sover vasgestel kon word, nie embriologiese inligting oor die monotipiese *Sundacarpus*-seksie (*P. amaratus* Bl.) bekend nie, maar die skeiding van die twee groter seksies *Afrocarpus* en *Stachycarpus* is volgens embriologiese gegewens beslis geregverdig. Die volgende verskille kom tussen die twee taksa voor:

AFROCARPUS Buchholz & Gray

STACHYCARPUS Endl.

4-8 nekselle

8-16 nekselle

10-24 relatief kort, stomp argegonia

2-3 relatief lang, gepunte argegonia

Gelaagde E-selle kom slegs as uitsondering voor

Gelaagde E-selle algemeen

Kliewingspoli-embrionie kom voor

Geen kliewingspoli-embrionie

4.8 GEVOLGTREKKING

1. By die *Eupodocarpus*-spesies tree 'n enkele sub-hipodermale nusellus-sel as argesporiumsel op en gee aan die megaspoormoedersel oorsprong. By *P. falcatus* kom argesporiumweefsel voor wat 'n groep sentraal geleë nusellusselle is wat van die ander nusellusselle aan hul digter sito-plasma onderskei kan word. Een van hierdie groep selle en wel dié een wat ongeveer sentraal in die argesporiumweefsel geleë is, gee aan die megaspoormoedersel oorsprong.
2. Tydens megasporogenese word liniêre triades of tetrades gevorm.
3. Die chalasale megaspoor is funksioneel.
4. Aan die mikropilêre kant van die vroulike gametofiet differensieer die argegonium-inisiaalsel wat aan 'n sentrale sel en primêre neksel oorsprong gee. Laasgenoemde verdeel om vier tot agt nekselle te vorm. Die sentrale sel verdeel om 'n eierkern en ventraalkanaalkern te vorm. Laasgenoemde is meer prominent by *Podocarpus elongatus* as by *P. falcatus*.
5. Die aantal argegonia wissel van 10 tot 24 by *P. falcatus*, van 7 tot 15 by *P. henkelii* en van 3 tot 10 by *P. latifolius* en *P. elongatus*.
6. Die mikrospore besit twee vlerke.

7. Twee manlike gamete, wat in grootte verskil, word tydens mikrosporogenese gevorm en tesame met die steriele manlike kerne deur 'n stuifmeelbuis in die argegonium gestort.
8. Slegs een manlike gameet neem aan bevrugting deel.
9. By die *Eupodocarpus*-spesies word 16 en by *P. falcatus* 32 vrye sporofitiese pro-embrionale kerne gevorm.
10. 'n Tweelagige primêre en 'n drielagige sekondêre pro-embrio word gevorm.
11. Die binukleêre embrio-inisiaalsel of E-sel gee na die eerste deling aan 'n vier-sellige embrio, naamlik die embrio-tetrade oorsprong, wat tot die volwasse embrio ontwikkel.
12. Argegoniale, kliewings- en pro-suspensor-poli-embrionie word aangetref.
13. *P. henkelii* besit relatief die grootste en *P. falcatus* die kleinste volwasse, endoskopies georiënteerde, tweesaadlobbige embrio.
14. Die embriologiese prosesse verloop sonder 'n noemenswaardige rusperiode. Strobili word gedurende die lente (Julie/Augustus) geïnisieer en ryp fertiele organe met volwasse embrio's is teen Mei van die daaropvolgende jaar gevorm.
15. Volgens embriologiese gegewens word 'n progressiewe filogenetiese lyn binne die genus herken, vanaf *P. falcatus* wat die primitiefste soort is, deur *P. henkelii* en *P. latifolius* tot die gevorderdste soort, *P. elongatus*.

HOOFSTUK 5

ALGEMENE GEVOLGTREKKING

Die vroulike strobilus van die ondersoekte *Podocarpus*-soorte verteenwoordig 'n beblaarde sytak. Dit is 'n saamgestelde vertakkingsstelsel, homolog aan 'n bloeiwyse. By *P. elongatus*, *P. henkelii* en *P. latifolius* bestaan dit uit die proksimale pedunkel; die podokarpium, wat by *P. elongatus* en *P. latifolius* in volwassenheid vlesig is; en die distale een of twee fertiele eenhede. Die vroulike strobilus van *P. falcatus* behels 'n beblaarde fertiele sytak wat distaal een of twee fertiele eenhede dra. Die fertiele eenheid word by al vier soorte deur die fertiele skutblaar en fertiele orgaan, wat die saadknop met epimatium verteenwoordig, gevorm.

In die epimatium (*sensu lato*) kan die dorsale deel, die ventro-laterale dele en die apikulus onderskei word, wat afsonderlike telome verteenwoordig. Elkeen toon tot 'n mindere of meerdere mate stingelagtige en blaaragtige kenmerke.

Na die evaluering van filogenetiese, morfologiese en ontogenetiese gegewens is besluit dat die dorsale dele van die epimatium (*sensu lato*) 'n sekondêre sytak in die oksel van die fertiele skutblaar verteenwoordig, wat, afgesien van enkele transfusieweefselemente wat daarin voorkom, uitgesproke stingelagtige kenmerke toon. Die ventro-laterale epimatium-dele, of epimatium (*sensu stricto*), verteenwoordig blaaragtige telome (fillome). Die epimatium (*sensu stricto*) van *P. falcatus* word uit 'n groter aantal fillome gevorm as dié van die *Eupodocarpus*-spesies.

Die saadknop word op die stingelagtige dorsale epimatiumdeel gedra. Hierdeur toon *Podocarpus* 'n nader verwantskap met

die Taxaceae as met die Pinaceae. Die enkele integument is van sub-dermale oorsprong. Die enkele integument van *Podocarpus* is waarskynlik homoloog aan die buitenste integument van die Angiospermae. By die *Eupodocarpus*-spesies tree 'n enkele sub-hipodermale nusellus-sel as argesporiumsel op en gee aan die megaspoormoedersel oorsprong. By *P. falcatus* kom 'n argesporiumweefsel voor wat 'n groep sentraal geleë nusellusselle is wat van die ander nusellusselle aan hul digter sitoplasma onderskei kan word. Een van hierdie groepselle en wel dié een wat ongeveer sentraal in die argesporiumweefsel geleë is, gee aan die megaspoormoedersel oorsprong.

Die ontstaan en ontwikkeling van die gametofiete en embrio verloop sonder noemenswaardige rusperiode sodat die strobili in laat Julie of vroeg Augustus ontstaan. Bestuiwing vind ongeveer 6 weke en bevrugting ongeveer 3 maande later plaas en die fertiele orgaan en embrio word in Maart tot Mei van die daaropvolgende jaar ryp.

Tydens megasporogenese word liniêre triades of tetrades gevorm en die chalasale megaspoor is funksioneel. In die vroulike gametofiet differensieer die argegoniuminisiaalsel en gee aan 'n sentrale sel en primêre neksel oorsprong. Laasgenoemde verdeel om vier tot agt nekselle te vorm. Die sentrale sel verdeel om 'n ventraalkanaalkern en eierkern te vorm. Die ventraalkanaalkern by *P. falcatus* verdwyn kort nadat dit gevorm is, terwyl dit by *P. elongatus* vergroot en tot selfs na bevrugting bly bestaan. Die eierkern van *P. elongatus* is groter (60 tot 80 μm) as dié van *P. henkelii* en *P. latifolius* (30 tot 50 μm) en dié van *P. falcatus* (20 tot 40 μm). Die aantal argegonia wissel van 10 tot 24 by *P. falcatus*, 17 tot 15 by *P. henkelii* en 3 tot 10 by *P. latifolius* en *P. elongatus*.

Tydens mikrosporogenese word 2 tot 6 protalliumselle gevorm, 'n buissel, 'n steriele sel en twee manlike gamete. Die een manlike gameet is groter as die ander en slegs die

groter gameet neem aan bevrugting deel. Na bevrugting word by die *Eupodocarpus*-spesies 16 en by die *Afrocarpus*-spesie 32 vrye sporofitiese pro-embrionale kerne gevorm, waaruit 'n drielaagige sekondêre pro-embrio ontstaan. Nie alle gevormde vry pro-embrionale kerne neem aan die vorming van die pro-embrio deel nie. 'n Wisselende aantal pro-embrionale kerne word uitgestoot, en word relikte kerne genoem.

Die sekondêre pro-embrio bestaan uit 'n laag wat aan die mikropilêre kant oop is, die O-laag, en wat spoedig na dit gevorm is degenerereer; 'n middel- of S-laag, wat na verlenging aan die pro-suspensors oorsprong gee; en 'n embrio-inisiaal-laag of E-laag. Laasgenoemde bestaan uit binukleêre embrio-inisiaalselle of E-selle. By *P. elongatus* kom een E-sel per sekondêre embrio voor, by *P. latifolius* 1 tot 3 E-selle, by *P. henkelii* 1 tot 5 en by *P. falcatus* 1 tot 9. Die E-sel vorm 'n embrio-tetrade wat na herhaalde seldelings aan die volwasse, twee-saadlobbige embrio oorsprong gee. Argegoniale, kliewings- en pro-suspensorpoli-embrienie word aangetref.

Volgens morfologiese, ontogenetiese en filogenetiese kenmerke van die vroulike strobilus, asook volgens embriologiese gegewens word 'n progressiewe filogenetiese lyn binne die genus onderskei, vanaf *P. falcatus* wat die primitiefste soort is, deur *P. henkelii* en *P. latifolius* tot die gevorderdste spesie, *P. elongatus*.

SAMEVATTING

DIE MORFOLOGIE VAN DIE VROULIKE STROBILUS EN EMBRIOLOGIE
VAN DIE GENUS *PODOCARPUS* L'HÉRIT. EX PERS. IN
SUID-AFRIKA

deur

ELZABÉ SCHOONRAAD

PROMOTOR : Prof. dr. H.P. van der Schijff
MEDE-PROMOTOR : Prof. dr. N. Grobbelaar
DEPARTEMENT : Plantkunde
GRAAD : Doctor Scientiae

Die vier inheemse Suid-Afrikaanse *Podocarpus*-soorte is bestudeer, naamlik *P. elongatus*, *P. falcatus*, *P. henkelii* en *P. latifolius*. Die ontogenie van die vroulike strobilus met betrekking tot uitwendige bou sowel as weefsel-uitbeelding van ontwikkelende strukture, die uitwendige en inwendige morfologie van die vroulike strobilus, voor, tydens en na bestuiwing asook alle embriologiese prosesse is nagegaan.

Die vroulike strobilus verteenwoordig 'n beblaaarde sytak. Dit is 'n saamgestelde vertakkingsstelsel, homolog aan 'n bloeiwyse. By *P. elongatus*, *P. henkelii* en *P. latifolius* bestaan dit uit die proksimale pedunkel; die podokarpium, wat by *P. elongatus* en *P. latifolius* in volwassenheid vlesig is; en die distale een of twee fertiele eenhede. Die vroulike strobilus van *P. falcatus* behels 'n beblaaarde fertiele sytak wat distaal een of twee fertiele eenhede dra. Die fertiele eenheid word by al vier soorte deur die fertiele skutblaar en fertiele orgaan, wat die saadknop met epimatium verteenwoordig, gevorm.

In die epimatium (*sensu lato*) kan die dorsale deel, die ventro-laterale dele en die apikulus onderskei word, wat

afsonderlike telome verteenwoordig. Elkeen toon tot 'n mindere of meerdere mate stingelagtige en blaaragtige kenmerke.

Na die evaluering van filogenetiese, morfologiese en ontogenetiese gegewens is besluit dat die dorsale dele van die epimatium (*sensu lato*) 'n sekondêre sytak in die oksel van die fertiele skutblaar verteenwoordig, wat, afgesien van enkele transfusieweefselemente wat daarin voorkom, uitgesproke stingelagtige kenmerke toon. Die ventro-laterale epimatium-dele, of epimatium (*sensu stricto*), verteenwoordig blaaragtige telome (fillome).

Die saadknop word op die stingelagtige dorsale epimatium-deel gedra. Die enkele integument is van sub-dermale oorsprong. By die *Eupodocarpus*-spesies tree 'n enkele sub-hipodermale nusellus-sel as argesporiumsel op en gee aan die megaspoormoedersel oorsprong. By *P. falcatus* kom 'n argesporiumweefsel voor wat 'n groep sentraal geleë nusellusselle is wat van die ander nusellusselle aan hul digter sitoplasma onderskei kan word. Een van hierdie groep selle en wel dié een wat ongeveer sentraal in die argesporiumweefsel geleë is, gee aan die megaspoormoedersel oorsprong.

Die ontstaan en ontwikkeling van die gametofiete en embrio verloop sonder noemenswaardige rusperiode sodat die strobili in laat Julie of vroeg Augustus ontstaan. Bestuiwing vind ongeveer 6 weke en bevrugting ongeveer 3 maande later plaas en die fertiele orgaan en embrio word in Maart tot Mei van die daaropvolgende jaar ryp.

Tydens megasporogenese word liniêre triades of tetrades gevorm en die chalasale megaspoor is funksioneel. In die vroulike gametofiet differensieer die argegoniuminisiasel en gee aan 'n sentrale sel en primêre neksel oorsprong. Laasgenoemde verdeel om vier tot agt nekselle te vorm. Die sentrale sel verdeel om 'n ventraalkanaalkern en eierkern

te vorm. Die aantal argegonia wissel van 10 tot 24 by *P. falcatus*, 7 tot 15 by *P. henkelii* en 3 tot 10 by *P. latifolius* en *P. elongatus*.

Tydens mikrosporogenese word 2 tot 6 protalliumselle gevorm, 'n buissel, 'n steriele sel en twee manlike gamete wat in grootte verskil en waarvan slegs een aan bevrugting deelneem. Na bevrugting word by die *Eupodocarpus*-spesies 16 en by die *Afrocarpus*-spesie 32 vrye sporofitiese pro-embrionale kerne gevorm, waaruit 'n drielagige sekondêre embrio ontstaan.

Die binukleêre embrio-inisiaalsel of E-sel, vorm 'n embrio-tetrade wat na herhaalde seldelings aan die volwasse, tweesaadlobbige embrio oorsprong gee. Argegoniale, kliewings- en pro-suspensorpoli-embrië word aangetref.

Volgens morfologiese, ontogenetiese en filogenetiese kenmerke van die vroulike strobilus asook volgens embriologiese gegewens word 'n progressiewe filogenetiese lyn binne die genus onderskei, vanaf *P. falcatus* wat die primitiefste soort is, deur *P. henkelii* en *P. latifolius* tot die gevorderdste spesie, *P. elongatus*.

SUMMARY

THE MORPHOLOGY OF THE FEMALE STROBILUS AND EMBRYOLOGY OF
THE GENUS *PODOCARPUS* L'HÉRIT. EX PERS. IN
SOUTH AFRICA

by

ELZABÉ SCHOONRAAD

PROMOTOR : Prof. dr. H.P. van der Schijff
CO-PROMOTOR : Prof. dr. N. Grobbelaar
DEPARTMENT : Botany
DEGREE : Doctor Scientiae

The four indigenous South African *Podocarpus* species were studied, viz. *P. elongatus*, *P. falcatus*, *P. henkelii* en *P. latifolius*. The ontogeny of the female cone which included its external and internal morphology from initiation to stages before, during and after pollination, as well as all embryological processes were investigated.

The female strobilus is a modified leafy shoot. It is a compound branched system homologous with an inflorescence. In *P. elongatus*, *P. henkelii* and *P. latifolius* it consists of a proximal peduncle, then a podocarpium which is fleshy when ripe in *P. elongatus* and *P. latifolius* and one or two distal fertile units. The female strobilus of *P. falcatus*, however, consists of a leafy fertile shoot which carries one or two fertile units distally. The fertile unit in all four species comprises the fertile bract and the fertile organ which consists of an ovule and an epimatium.

The epimatium (*sensu lato*) can be divided into the dorsal part, the ventro-lateral parts and the apiculus, each of which is a separate telome each displaying cauline or foliar characteristics to a greater or lesser degree.

As a result of the evaluation of phylogenetic, morphological and ontogenetic data it was determined that the dorsal part of the epimatium (*sensu lato*) represents a secondary branch in the axil of the fertile bract which shows, except for a few transfusion tissue elements, purely cauline characteristics. The ventro-lateral epimatium or the epimatium (*sensu stricto*) represents leafy telomes or phyllomes.

The ovule is borne on the cauline dorsal part of the epimatium and the single integument is of sub-dermal origin. In *P. elongatus*, *P. henkelii* and *P. latifolius* the megaspore mother cell originates from a single sub-hypodermal nucellar archesporial cell. In *P. falcatus* a group of nucellar cells differentiates to form the archesporial tissue of which only one develops into the megaspore mother cell.

The origin and development of the gametophytes and embryo takes place without a significant rest period at any stage. The strobili are initiated during late July or early August, pollination occurs after about six weeks and fertilization about three months later. The fertile organ and embryo reach maturity during March to May of the following year.

During megasporogenesis linear triads or tetrads are produced and the chalazal megaspore is functional. In the female gametophyte the archegonial initial cell differentiates superficially and produces a central cell and primary neck cell. The latter divides to form 4 to 8 neck cells. The central cell divides and produces a ventral canal nucleus and an egg cell.

Ten to 24 archegonia occur in *P. falcatus*, 7 to 15 in *P. henkelii* and 3 to 10 in *P. latifolius* and *P. elongatus*.

During microsporogenesis 2 to 6 prothallial cells are produced, a tube cell, a sterile cell and two male gametes of unequal size only one of which participates in fertilization. After fertilization 16 free sporophytic pro-embryonic

nuclei are produced in the *Eupodocarpus* species and 32 in the single *Afrocarpus* species, from which a three-layered secondary embryo is formed.

The bi-nuclear embryo initial cell or E-cell forms an embryo-tetrad which, after repeated cell divisions, produces the adult dicotyledonous embryo. Archegonial cleavage and pro-suspensor poly-embryogeny occur.

According to morphological, ontogenetic and phylogenetic characteristics of the female cone as well as embryological data, a progressive phylogenetic line can be distinguished within the genus from the most primitive *P. falcatus*, through *P. henkelii* and *P. latifolius*, to the most advanced *P. elongatus*.

DANKBETUIGINGS

Aan my promotor, prof. dr. H.P. van der Schijff, dekaan van die Fakulteit Wis- en Natuurkunde van die Universiteit van Pretoria en eertydse hoof van die Departement Algemene Plantkunde my opregte dank vir sy voortdurende aanmoediging en belangstelling, asook vir sy werkywer en toegewydheid waardeur hy steeds vir my as inspirasie dien.

Dank aan my mede-promotor prof. dr. N. Grobbelaar, hoof van die Departement Plantkunde, van die Universiteit van Pretoria vir sy leiding.

Aan die personeel van bogenoemde Departement my dank vir hul hulp en belangstelling. In besonder word prof. dr. P.J. Robbertse, mnr. C.H. van der Merwe, mnr. J.V. van Greuning, dr. G.K. Theron, mej. I. von Teichman, mev. J. Lombard en dr. J.H. Visser bedank.

My dank aan mnr. C.T.R. Marais en mej. H. Visser van die Oudivisuele afdeling van die Universiteit van Pretoria vir hulp met die reproduksie van figure.

My dank aan die Eerste Minister en mev. B.J. Vorster en ook die personeel van die Eerste Ministerswoning vir toestemming om oor 'n tydperk van vyf jaar gereeld materiaal in die tuin van Libertas te versamel.

'n Woord van dank ook aan die volgende persone en instansies:

Dr. J.J.A. van der Walt en mnr. A.D. Spreeth van die Universiteit van Stellenbosch en mnr. P.A. Geldenhuys van Saasveld, George, vir versameling van materiaal; dr. J. Morvan en prof. Lemoine-Sebastian, beide van die Universiteit van Rennes, Frankryk; dr. Patricia Boyle en prof. J. Doyle van die Universiteitskollege Dublin, Ierland; en dr. Edna Plumstead eertyds van die Bernard Price Instituut vir Paleontologiese

Navorsing, Johannesburg, vir hulp met interpretasie van materiaal; prof. dr. A.D.J. Meeuse en dr. F. Bouman, van die Universiteit van Amsterdam, Nederland vir samesprekings; mev. Elzabé Maree vir vertaling van Franse literatuur; mev. E. Swart vir die tik van die proefskrif.

Die Universiteit van Pretoria en die WNNR word in besonder bedank vir finansiële steun tydens die navorsing.

My diepe dank en waardering gaan aan my man, Murray, vir sy jarelange aanmoediging, ondersteuning en baie opofferings gedurende alle stadia van hierdie projek, maar veral gedurende die afgelope maande. Aan hom dra ek hierdie proefskrif op.

My innige waardering gaan aan my vriende en familieleden vir daadwerklike hulp en voortdurende belangstelling, veral aan my suster en swaer, dr. en mev. M. Levien en my tante mev. S.J. Whyte. Graag bring ek hulde aan my ouers Alfons en Tina Stoffberg wat die drang na kennis by my wakker gemaak het.

In ootmoed my dank aan God vir Sy genade.

CURRICULUM VITAE

ELZABÉ SCHOONRAAD (GEB. STOFFBERG)

Matrikuleer in 1952 aan die Wolmaransstadse Hoërskool in die eerste klas. Ontvang die *ere-rol*-toekenning van die skool vir akademiese en buite-skoolse prestasies. Ontvang 'n Meriete beurs van die Transvaalse Onderwysdepartement.

Ontvang in 1955 die BSc-graad met hoofvakke Plantkunde en Dierkunde met lof aan die Universiteit van Pretoria.

Slaag die Transvaalse Hoër Onderwysdiploma in 1956 met lof aan die Pretoriase Onderwyskollege. Word aangewys as die mees uitstaande student aan die Kollege vir dié jaar en ontvang hiervoor 'n toekenning van die Transvaalse Onderwysdepartement.

Gedurende 1957 tot 1959 is sy Biologie-onderwyseres aan die Belfastse Hoërskool en Stoffberg Meisies Hoërskool, Brakpan.

Woon in Londen, Engeland van 1960 tot 1962 en werk as lugwaardin by B.O.A.C. Is Dosente in Biologie aan die Pretoriase Onderwyskollege van 1963 tot 1967 en Navorsingsassistent in die Departement Algemene Plantkunde van die Universiteit van Pretoria van 1969 tot 1974.

Ontvang BSc (Honns), met lof, in 1968 en MSc, met lof, in 1971, beide in Plantkunde en beide aan die Universiteit van Pretoria.

Gaan met 'n oorseese studiereis tydens 1973. Ses wetenskaplike publikasies het reeds uit haar pen verskyn.

Sy is getroud met prof. Murray Schoonraad, tans van die Universiteit van Natal, en hulle het een dogter.

NOMMERS VAN MIKROPREPARATE WAT VIR ILLUSTRASIES GEBRUIK IS

Fig. 3.5	1. 194.8	2. 339.3	3. 280.7	4. 353.3
3.6	1. 353.C3	2. 477.E4		
3.10	2. 852.A2	4. 853.A1		
3.11	853.8			
3.13	853A1.10			
3.14	4. 821.I1	5. 821.2		
3.16	1. 804.D1	2. 659.A3	3. 821.I1	
3.17	1. 820.B12	2. 820.A11	3. 804.D1	4. 821.I39
	5. 821.E17	6. 821.C15	7. 820.C13	8. 804.6
3.18	3.447.A3	4. 447.A3		
3.19	2. 477.E4			
3.21	3. 752.A1	4. 752.1		
3.22	1. 821.L1	2. 804.2		
3.23	659.3			
3.24	659.2			
3.25	1. 659.30	2. 619.D3		
3.26	1. F2.80	2. 659.14	3. 659.31	
3.27	1. F2.42	2. F1.21		
3.32	1. 199.51	2. 280.37		
3.33	1. 199.5	2. 44.A3		
3.34	1. 280.37	2. 619.4	3. 195.D3	4. 711.F3
3.36	1. 271.C2	2. 404	3. 47.4	4. 428.A2
3.37	1. 44.14	2. 47.4	3. 54.8	4. 416.C2
3.44	1. L8.65	2. L8.74	3. LB.6	
3.45	1. E2.20	2. 671.57	3. L8.56	4. F3.74
3.46	311.3			
3.47	1. 336.21	2. 336.47	3. 336.21	
3.48	1. 54.8	2. L7.79	3. E2.27	
3.49	1. F5.51	2. F5.90	3. 311.11	4. 101.6
3.50	1. L8.55	2. F4.66		
3.52	210			
3.53	208			
3.54	1. 210.1	2. 210.11	3. L3.12	4. L3.12
	5. 210.17	6. 101	7. 280.7	8. 411.D1
3.55	210			
3.56	411			
3.57	316			

- Fig. 3.58 1. LS.12 2. 101N6 3. E2.29
- 3.60 1. LB.6 2. L7.90 3. E2.53 4. SH.81
- 3.61 1. L7.77 2. E2.54 3. E2.61 4. L6.48
- 4.1 1. 659.30 2. H1.27
- 4.2 1. E1.42 2. E1.45 3. E1.56 4. E6.1
 5. E6.1 6. E7.78 7. E7.14 8. E7.13
 9. E7.28 10. E7.10 11. E10.78 12. E8.22
 13. E8.37 14. E8.37 15. E8.39 16. E7.10
 17. E8.25 18. E8.7 19. E8.12
- 4.3 1. F.11 2. F1.17 3. F6.26 4. F13.4
 5. F13.64 6. F13.61 7. F14.4 8. F13.61
 9. F13.61 10. F15.34 11. F13.61 12. F13.36
 13. F16.6
- 4.4 1. F2.40 2. F1.37 3. 280.36.2
- 4.5 1. 195.A2 2. 195.C1 3. 194.G2
 4. 195.B1 5. 203.11 6. 44.B2
 7. 208.B3 8. 48.24 9. 213.11
 10. 208.B5 11. 208.B7 12. 88.GB1
 13. 91GC 14. 101.GC1 15. 101.GC1
 16. 108.GA 17. 113.GE1 18. 108.A1
 19. 108.GB1
- 4.6 1. F7.2 2. E1.56
- 4.7 1. E1.21 2. E4.8
- 4.8 1. E6.4 2. F13.59 3. F13.36
- 4.9 1. F13.15 2. F13.64 3. L91.B1 4. E6.1
- 4.10 1. H2.59 2. H2.67
- 4.11 1. E8.34 2. E8.11 3. E8.22 4. E8.22
 5. E8.38 6. E8.50 7. E8.50
- 4.12 1. E7.82 2. E7.28 3. E7.51 4. F13.24
- 4.13 1. E7.52 2. E7.10 3. L11.6
- 4.14 1. F17.97 2. F15.31 3. F14.65 4. F17.95
 5. F17.20 6. F17.95 7. F18.34 8. F14.75
 9. F15.12 10. F17.26 11. F17.47 12. F17.60
 13. F17.54 14. F17.22
- 4.15 1. 193.44 2. 193
- 4.16 1. st.2 2. st.3 3 - 5. st.65 6. st.93
 7 - 8. st.65 9. st.93 10 - 12. st.65
- 4.18 1. F13.55 2. F13.43 3. F13.43 4. L9.54
- 4.19 1. L12.10 2. F17.20

Fig. 4.20	1. 110.GC3	2. 113.GA1	3. 113.GC1	4. 98.GE	
	5. 105.GI1	6. 98.GE1	7. 113.GF1	8. 117.GB2	
	9. 119.GG1	10. 110.GA3	11. 110.GA3	12. 110.GG1	
	13. 119.B2	14. 119.GB2			
	4.21	1. 113GA1	2. 110.GC1	3. 126.GK1	4. 119.B1
		5. 110.C2	6. 117.G3	7. 105.GD1	8. 126.GC3
		9. 124.GD2			
	4.22	1. L10.17	2. L9.46		
	4.23	1. E8.25	2. E8.25	3. L11.5	4. E8.19
	4.24	1. L11.6	2. L11.6	3. L10.5	4. L10.5
	4.25	1. F17.22	2. F17.22	3. F17.65	4. F17.65
		5. F17.80	6. F18.1	7. TF	
	4.26	1. 181.E12	2. 185.E7	3. 177.E2	4. TL.6
5. EL.67		6. 186.E1	7. EL.69	8. 181.E6	
9. 185.E3		10. 151.GF1			
4.27	1. 181.E3	2. 182.E5	3. TL.14	4. 177.E11	
	5. 190.E11	6. 234.E3			
4.28	1. 185.E10	2. 185.95	3. 185.11	4. 185.58	
	5. 185.E4	6. 185.51	7. 185.51	8. 177.E6	
	9. 177.E6	10. 209.E4	11. 209.E3	12. 185.51	
	13. 177.EC	14. 185.51	15. 293.E3	16. 185.51	
	17. 185.E3				
4.29	1. 185.62	2. 181.E10	3. 190.E14		

LITERATUURLYS

- AASE, H.C. 1915. Vascular anatomy of the megasporophylls of conifers. *Bot. Gaz.* 60: 277-313.
- ALLEN, G.S. 1946. The origin of the microsporangium of *Pseudotsuga*. *Bull. Torrey Bot. Club* 73: 547-556.
- ALLEN, G.S. 1947. Embryogeny and the development of the apical meristem of *Pseudotsuga* III. Development of the apical meristem. *Amer. J. Bot.* 34: 204-211.
- ANDREWS, H.N. 1961. *Studies in Paleobotany*. New York: Wiley.
- ANDREWS, H.N. 1963. Early seed plants. *Science* 142: 925-931.
- ARNOLD, C.A. 1967. The proper designations of the foliage and stems of the Cordaitales. *Phytomorphology* 17(1-4): 346-350.
- ASHLEY, C.A. & N. FEDER. 1966. Glycol methacrylate in histopathology. *Archs. Path.* 81: 391-397.
- BADER, F.J.W. 1960. Die Coniferen der Tropen. *Decheniana* 113: 71-97.
- BAILLON, H. 1860-61. Recherches organogéniques sur la fleur femelle des Conifères. *Adansonia* 1.
- BAILLON, H. 1864-65. Nouvelles Recherches sur la fleur femelle des Conifères. *Adansonia* 5-6.
- BAIRD, A.M. 1953. The life history of *Callitris*. *Phytomorphology* 3: 258-284.
- BECK, C.B. 1971. On the anatomy and morphology of lateral branch systems of *Archaeopteris*. *Amer. J. Bot.* 58: 758-784.
- BECK, C.B. 1976. Current status of the Progymnospermopsida. *Rev. Palaeob. & Palynology* 21: 5-23.
- BENNETT, G. & R. BROWN. 1838. On the development of the female strobilus in *Podocarpus*. *Ann. Bot. Lond.* 26: 520-528.
- BENSON, F.M. 1904. *Telangium Scottii*, a new species of *Telangium* (*Calymatotheca*) showing structure. *Ann. Bot.* 18: 161-177.
- BESSEY, C.E. 1902. The morphology of the Pine cone. *Bot. Gaz.* 33: 157-159.
- BHATNAGAR, S.P. & B.M. JOHRI. 1972. Development of Angiosperm seeds. In: Kozłowski, T.T. *Seed Biology* 1: 77-149.
- BOKE, N.H. 1947. Development of the adult shoot apex and floral initiation in *Vinca rosea* L. *Amer. J. Bot.* 34: 433-439.
- BOR, J. & F. BOUMAN. 1974. Development of ovule and integuments in *Euphorbia milii* and *Codiaeum variegatum*. *Phytomorphology* 24 (3-4): 280-296.

- BOR, J. & R.N. Kapil. 1976. Anatrophy and ontogeny of the bitegmic ovule in *Chrozophora*. A.H.L. Jussieu (Euphorbiaceae). *Acta Bot. Neerl.* 25(6): 385-400.
- BOUMAN, F. 1971a. The application of tegumentary studies to taxonomic and phylogenetic problems. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 84 (3-4): 169-177.
- BOUMAN, F. 1971b. Integumentary studies in the Polycarpicae. *Acta Bot. Neerl.* 20(6): 565-569.
- BOUMAN, F. 1974. *Developmental Studies of the Ovule, Integuments and Seed in Some Angiosperms*. Naarden: Los.
- BOUMAN, F. 1975. Integument initiation and testa development in some Cruciferae. *Bot. J. Linn. Soc.* 70(3): 213-229.
- BOYLE, P. & J. DOYLE. 1953. Development in *Podocarpus nivalis* in relation to other Podocarps. I. Gametophytes and fertilization. *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. (N.S.)* 26(12): 179-205.
- BOYLE, P. & J. DOYLE. 1954. Development in *Podocarpus nivalis* in relation to other Podocarps. II. Embryogeny of *Eupodocarpus*. *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. (N.S.)* 26(17): 289-312.
- BRONGIART, A. & J. GRIS. 1866. Sur quelques Conifères de Nouvelle - Calédonie. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 5^e ser. 6: 238-266.
- BROOKES, F.T. & W. STILES. 1910. The structure of *Podocarpus spinulosus* (Smith) R. Br. *Ann. Bot.* 24: 305-318.
- BROWNLIE, G. 1953. Embryogeny of the New Zealand species of the genus *Podocarpus* sect. *Eupodocarpus*. *Phytomorphology* 3: 295-306.
- BRUNKENER, L. 1973. Beiträge zur Kenntnis der frühen Sporangienentwicklung der Pteridophyten und der Gymnospermen. *Svensk. Bot. Tidskr.* 67: 333-400.
- BUCHHOLZ, J.T. 1918. Suspensor and early embryo of *Pinus*. *Bot. Gaz.* 66: 185-228.
- BUCHHOLZ, J.T. 1925. The embryogeny of *Cephalotaxus fortunei*. *Bull. Torrey Bot. Club* 52: 311-324.
- BUCHHOLZ, J.T. 1926. Origin of cleavage polyembryogeny in conifers. *Bot. Gaz.* 81: 55-71.
- BUCHHOLZ, J.T. 1929. The embryogeny of the conifers. *Proc. Int. Congr. Pl. Sci.* 1: 359-392.
- BUCHHOLZ, J.T. 1931. The pine embryo and the embryos of related genera. *Trans. Illinois Acad. Sci.* 23: 117-125.
- BUCHHOLZ, J.T. 1933. Determinate cleavage polyembryogeny with special reference to *Dacrydium*. *Bot. Gaz.* 94: 579-588.

- BUCHHOLZ, J.T. 1936. Embryogeny of species of *Podocarpus* of the subgenus *Stachycarpus*. *Bot. Gaz.* 98: 135-146.
- BUCHHOLZ, J.T. 1938. Dissection, staining and mounting of the embryos of Conifers. *Stain Tech.* 13: 55-64.
- BUCHHOLZ, J.T. 1939. The embryogeny of *Sequoia sempervirens* with a comparison of the sequoias. *Amer. J. Bot.* 26: 248-257.
- BUCHHOLZ, J.T. 1941. Embryogeny of the Podocarpaceae. *Bot. Gaz.* 103: 1-37.
- BUCHHOLZ, J.T. & N.E. GRAY. 1948a. A taxonomic revision of *Podocarpus*. I. *J. Arnold Arb.* 29: 49-63.
- BUCHHOLZ, J.T. & N.E. GRAY. 1948b. A taxonomic revision of *Podocarpus*. II. *J. Arnold Arb.* 29: 64-76.
- BUCHHOLZ, J.T. & N.E. GRAY. 1948c. A taxonomic revision of *Podocarpus*. IV. *J. Arnold Arb.* 29: 123-151.
- BURLINGAME, L.L. 1908. The staminate cone and male gametophyte of *Podocarpus*. *Bot. Gaz.* 46: 161-178.
- CAMEFORT, H. 1956. Étude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez quelques gymnospermes. *Ann. Sci. Nat. Bot. ser. 11* 17: 1-185.
- CAMEFORT, H. 1965. L'organisation du protoplasme dans le gamète femelle, ou oosphère du *Ginkgo biloba* L. *J. Microscopie* 4 (4): 531-546.
- CAMEFORT, H. 1966. Observations sur les mitochondries et les plastes d'origine pollinique après leur entrée dans une oosphère chez le Pin noir (*Pinus laricio* Par var. *austriaca* = *Pinus nigra* Arn.). *C.R. Acad. Sc. Paris* 263: 959-962.
- CAMEFORT, H. 1967a. Observations sur les mitochondries et les plastes de la cellule centrale et de l'oosphère du *Larix decidua* Mill. *C.R. Acad. Sc. Paris* 265: 1293-1296.
- CAMEFORT, H. 1967b. Fécondation et formation d'un néocytoplasme chez le *Larix decidua* Mill. *C.R. Acad. Sc. Paris* 265: 1784-1787.
- CAMEFORT, H. 1968. Cytologie de la fécondation et de la proembryogénèse chez quelques Gymnospermes. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 115: 137-160.
- CAMEFORT, H. 1970. Particularités structurales du gamète femelle chez le *Cryptomeria japonica* D. Don. Formation de complexes plastes - réticulum pendant la période de maturation du gamète. *C.R. Acad. Sc. Paris* 271: 49-52.
- CAMEFORT, H. 1971. Sur l'évolution de l'appareil vacuolaire dans la cellule centrale et l'oosphère du *Cryptomeria japonica* D. Don. (Taxodiacees). *Ann. Univ. et A.R.E.R.S.* 9: 16-21.

- CAMP, W.H. & M.M. HUBBARD. 1963. On the origins of the ovule and cupule in lyginopterid Pteridosperms. *Amer. J. Bot.* 50: 235-243.
- CARRIERE, A.R. (Ed.). 1867. *Traité général des Conifères* 2(11). Paris.
- CHAMBERLAIN, C.J. 1966. *Gymnosperms, Structure and Evolution*. New York: Dover.
- CHESNOY, L. 1967. Nature et evolution des formations dites "astéroïdes" de la cellule centrale de l'archégone du *Juniperus communis* L. Étude en microscopie photonique et électronique. *C.R. Acad. Sc. Paris* 264: 1016-1019.
- CHESNOY, L. 1969. Sur l'origine du cytoplasme des embryons chez le *Biota orientalis* Endl. (Cupressaceae). *C.R. Acad. Sc. Paris* 268: 1921-1924.
- CHESNOY, L. 1971. Étude cytologique des gamètes de la fécondation et de la proembryogénèse chez le *Biota orientalis* Endl. Observations en microscopie photonique et électronique I. Le gamète femelle. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 34: 257-304.
- CHESNOY, L. 1972. On the paternal origin of the organelles of *Chamaecyparis lawsoniana* proembryo (Cupressaceae). Symposium: Italië, Sienna, Oktober.
- CHOWDHURY, C.R. 1962. The embryogeny of Conifers: a review. *Phytomorphology* 12: 313-338.
- COERTZE, A.F. 1966. 'n Morfologies-embriologiese studie van *Podocarpus henkelii* Stapf ex Dallim. & Jacks. M.Sc.-verhandeling, Universiteit van Pretoria.
- COERTZE, A.F., H.G. SCHWEICKERDT & H.P. VAN DER SCHIJFF. 1971. Voortplanting by *Podocarpus henkelii* Stapf ex Dallim. & Jacks. I. Die keëls, gametofiete en bevrugting. *S. Afr. J. Sci.* 67 (7): 376-395.
- COERTZE, A.F., H.P. VAN DER SCHIJFF & H.G. SCHWEICKERDT. 1971. Reproduction in *Podocarpus henkelii* Stapf ex Dallim. & Jacks. II. Embryogeny. *S. Afr. J. Sci.* 67(8): 418-431.
- COKER, W.C. 1902. Notes on the gametophyte and embryo of *Podocarpus*. *Bot. Gaz.* 33: 89-107.
- COULTER, J.M. & C.J. CHAMBERLAIN. 1910. *Morphology of Gymnosperms*. Chicago: University of Chicago Press.
- CROSS, G.L. 1939. The structure and development of the apical meristem in the shoots of *Taxodium distichum*. *Bull. Torrey Bot. Club* 66: 431-452.
- CROSS, G.L. 1941. Some histogenic features of the shoot of *Cryptomeria japonica*. *Amer. J. Bot.* 28: 573-582.
- CROSS, G.L. 1943. A comparison of the shoot apices of the Sequoias. *Amer. J. Bot.* 30: 130-142.

- DALLIMORE, W. & A.B. JACKSON. 1967. *A Handbook of Coniferae and Ginkgoaceae*. London: Clowes.
- DARRAH, W.C. 1960. *Principles of Paleobotany*. Leiden: Chronica Botanica.
- DAVIS, G.L. 1966. *Systematic Embryology of the Angiosperms*. New York: Wiley.
- DE BOER, R. & F. BOUMAN. 1972. Integumentary studies in the Polycarpicae. II. *Magnolia stellata* and *Magnolia virginiana*. *Acta Bot. Neerl.* 21(6): 617-629.
- DE BOER, R. & F. BOUMAN. 1974. Integumentary studies in the Polycarpicae. III. *Drimys winteri* (Winteraceae). *Acta Bot. Neerl.* 23(1): 19-27.
- DE HAAN, H.R.M. 1920. Contribution to the knowledge of morphological value and the phylogeny of the ovule and its integuments. *Rec. Trav. bot. Neerl.* 17: 219-324.
- DELEVORYAS, T. 1963. *Morphology and Evolution of Fossil Plants*. New York: Holt, Rinehart & Winston.
- DE LAUBENFELS, D. 1969. A revision of the Malesian and Pacific Rainforest Conifers 1. Podocarpaceae (in Part). *J. Arnold Arbor.* 50(1): 274-314.
- DE SILVA, B.L.T. 1954. The organisation of the reproductive apex in *Cycas*. *Proc. 10th Ann. Sess. Ceylon Assn. Adv. Sci.* 1: 26-27.
- DITTMER, H.J. 1964. *Phylogeny and Form in the Plant Kingdom*. Princeton: Van Nostrand.
- DOAK, C.C. 1935. Evolution of foliar types, dwarf shoots and cone scales of *Pinus*. *Univ. Illinois Bull.* 32(49): 125-230.
- DOGRA, P.D. 1966. Embryogeny of the Taxodiaceae. *Phytomorphology* 16: 125-141.
- DOYLE, J. 1945. Developmental lines in pollination mechanisms in the Coniferales. *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. (N.S.)* 24: 43-62.
- DOYLE, J. 1953. Gynospore or megaspore - a restatement. *Ann. Bot. London (N.S.)* 17: 465-476.
- DOYLE, J. 1954. Development in *Podocarpus nivalis* in relation to other Podocarps III. General conclusions. *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. (N.S.)* 26: 347-377.
- DOYLE, J. & M. S.J. BRENNAN. 1971. Cleavage polyembryogeny in conifers and taxads - a survey I. Podocarps, Taxads and Taxodioids. *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. Ser. A* 4(6): 57-88.
- DOYLE, J. & M. S.J. BRENNAN. 1972. Cleavage polyembryogeny in conifers and taxads - a survey II. Cupressaceae, Pinaceae and conclusions. *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. Ser. A* 4(10): 137-158.

- DOYLE, J. & W.J. LOOBY. 1939. Embryogeny in *Saxegothaea* in its relation to other Podocarps. *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. (N.S.)* 22: 127-147.
- DOYLE, J. & M. O'LEARY. 1934. Abnormal cones of *Fitzroya* and their bearing on the nature of the conifer strobilus. *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. (N.S.)* 21: 23-35.
- DOYLE, J. & M. O'LEARY. 1935. Pollination in *Pinus*. *Scient. Proc. Roy. Dublin Soc.* 21: 181-190.
- DUPUY, P. & M. GUÉDÈS. 1969. Interpretation de la morphologie du cône femelle de *Pinus pinaster*. *C.R. hebd. Seanc. Acad. Sci., Paris Ser. D.* 269: 36-39.
- DUPUY, P. & M. GUÉDÈS. 1971. Morphology of the seed scale complex of *Picea abies* (L.) Pinaceae. *J. Linn. Soc. Bot.* 68: 127-141.
- DYER, R. 1976. *The Genera of Southern African Flowering Plants Vol. II*. Pretoria: Dept. Agricultural Technical Services.
- EAMES, A.J. 1913. The morphology of *Agathis australis*. *Ann. Bot. Lond.* 27: 1-38.
- EAMES, A.J. 1952. Relationship of the Ephedrales. *Phytomorphology* 2: 79-100.
- EAMES, A.J. 1961. *Morphology of the Angiosperms*. New York: McGraw-Hill.
- EICHLER, A.W. 1881. Über die weiblichen Blüten der Coniferen. *Mber. Preuss. Akad. Wiss.*: 1-32.
- EICHLER, A.W. 1882. Über Bildungsabweichungen bei Fichtenzapfen. *S.B. Preuss. Akad. Wiss.*: 25-42.
- EICHLER, A.W. 1889. In: A. Engler en K. Prantl. *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig.
- ELLIOTT, G.C. 1948. The embryogeny of *Pherosphaera hookeriana*. *Proc. Linn. Soc. New S. Wales* 73: 120-129.
- ELLIOTT, G.C. 1950. A further contribution on the life history of *Pherosphaera*. *Proc. Linn. Soc. New S. Wales* 75: 320-333.
- ELLIOTT, G.C. 1951. Some notes on *Athrotaxus*. *Proc. Linn. Soc. New S. Wales* 76: 36-40.
- ENGLER, A. 1908. Die Pflanzenwelt Afrikas. In: A. Engler & O. Drude. *Die Vegetation der Erde* 9: 84-88.
- ESAU, K. 1965. *Plant Anatomy*. New York: Wiley.
- ESAU, K. 1977. *Anatomy of Seed Plants*. New York: Wiley.
- FAHN, A. 1969. *Plant Anatomy*. London: Pergamon.

- FAVRE, E. 1865. Recherches sur la fleur femelles de *Podocarpus sinensis*. *Ann. Sci. Nat. Bot. Ser. 5* 3: 379-382.
- FAVRE-DUCHARTRE, M. 1957. Contribution à l'étude de la reproduction chez *Cephalotaxus drupacea*. *Rev. Cytol. Biol. Veg. Paris* 18: 305-343.
- FEDER, N. 1960. Some modifications in conventional techniques of tissue preparation. *J. Histochem. Cytochem.* 8: 309-310.
- FEDER, N. & T.P. O'BRIEN. 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. *Amer. J. Bot.* 55(1): 123-142.
- FLORIN, R. 1938-1945. Die Koniferen der Oberkarbons und des Unteren Perm I-VIII. *Palaeontographica B* 85: 1-729.
- FLORIN, R. 1939. The morphology of the female fructifications in Cordaites and Conifers of Palaeozoic age. *Bot. Not. Lund*: 547-565.
- FLORIN, R. 1940. The tertiary fossil Conifers of South Chile and their phyto-geographical significance. *Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl.* 19: 1-107.
- FLORIN, R. 1948. On the morphology and relationships of the Taxaceae. *Bot. Gaz.* 110: 31-39.
- FLORIN, R. 1950. Upper carboniferous and lower permian conifers. *Bot. Rev.* 16: 258-282.
- FLORIN, R. 1951. Evolution in Cordaites and Conifers. *Acta Horti Berg.* 15: 285-388.
- FLORIN, R. 1953. On the morphology and taxonomic position of the genus *Cycadocarpidium* Nathorst (Coniferae). *Acta Horti Berg.* 16: 257-275.
- FLORIN, R. 1954. The female reproductive organs of Conifers and Taxads. *Bot. Rev.* 29: 367-389.
- FLORIN, R. 1955. The systematics of the gymnosperms. In: *A century of progress in the natural sciences 1853-1953*: 323-403.
- FLORIN, R. 1958. Notes on the systematics of the Podocarpaceae. *Acta Horti Berg.* 17: 403-411.
- FLORIN, R. 1963. The distribution of Conifer and Taxad genera in time and space. *Acta Horti Berg.* 20: 121-312.
- FOSTER, A.S. 1938. Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba*. *Bull. Torrey Bot. Club* 65: 531-556.
- FOSTER, A.S. 1939. Problems of structure, growth and evolution in the shoot apex of seed plants. *Bot. Rev.* 5: 454-470.
- FOSTER, A.S. 1941a. Comparative studies on the structure of the shoot apex in seed plants. *Bull. Torrey Bot. Club* 68(6): 339-350.

- FOSTER, A.S. 1941b. Zonal structure and growth of the shoot apex of *Dioon edule* Lindl. *Amer. J. Bot.* 28(7): 557-564.
- FOSTER, A.S. & E.M. GIFFORD. 1974. *Comparative Morphology of Vascular Plants*. San Francisco: Freeman.
- FRY, W.L. 1956. New Cordaitan cones from the Pennsylvanian of Iowa. *J. Paleontology* 30(1): 59-69.
- GELDENHUYS, C.J. 1975. *Die outekologie van Podocarpus falcatus*. M.Sc. (Bosbou) - verhandeling, Universiteit van Stellenbosch.
- GIBBS, L.S. 1912. On the development of the female strobilus in *Podocarpus*. *Ann. Bot.* 26: 515-572.
- GIFFORD, E.M. & G.E. CORSON. 1971. The shoot apex in seed plants. *Bot. Rev.* 37(2): 143-229.
- GIFFORD, E.M. & R.H. WETMORE. 1957. Apical meristems of vegetative shoots and strobili in certain gymnosperms. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 43: 571-576.
- GOOD, C.W. & T.N. TAYLOR. 1970. On the structure of *Cordaites felicis* Benson from the Lower Pennsylvanian of North America. *Palaeontology* 13(1): 29-39.
- GOOSSENS, A.P. 1957. *Lys Van Terme in die Plantkunde Engels-Afrikaans*. Pretoria: S. Afr. Akad. Wet. & Kuns.
- GOOSSENS, A.P. 1972. *Plantkunde Woordeboek*. Vir S. Afr. Akad. Wet. & Kuns. Kaapstad: Tafelberg.
- GOOSSENS, A.P. & P.J. BOTHA. 1961. *Leerboek vir Plantkunde*. Johannesburg: Voortrekkerpers.
- GRAY, N.E. 1953a. A taxonomic revision of *Podocarpus*. VII. *J. Arnold Arbor.* 34: 67-76.
- GRAY, N.E. 1953b. A taxonomic revision of *Podocarpus*. VIII. *J. Arnold Arbor.* 34: 163-175.
- GRAY, N.E. 1955. A taxonomic revision of *Podocarpus*. IX. *J. Arnold Arbor.* 36: 199-206.
- GRAY, N.E. 1956. A taxonomic revision of *Podocarpus*. X. *J. Arnold Arbor.* 37: 160-172.
- GRAY, N.E. 1958. A taxonomic revision of *Podocarpus*. XI. *J. Arnold Arbor.* 39: 424-477.
- GRAY, N.E. 1960. A taxonomic revision of *Podocarpus*. XII. *J. Arnold Arbor.* 41: 36-39.
- GRAY, N.E. 1962. A taxonomic revision of *Podocarpus*. XIII. *J. Arnold Arbor.* 43: 67-79.
- GRAY, N.E. & J.T. BUCHHOLZ. 1948. A taxonomic revision of *Podocarpus*. III. *J. Arnold Arbor.* 29: 117-122.

- GRAY, N.E. & J.T. BUCHHOLZ. 1951a. A taxonomic revision of *Podocarpus*. V. *J. Arnold Arbor.* 32: 82-92.
- GRAY, N.E. & J.T. BUCHHOLZ. 1951b. A taxonomic revision of *Podocarpus*. VI. *J. Arnold Arbor.* 32: 93-97.
- GRIFFITH, M.M. 1952. The structure and growth of the shoot apex in *Araucaria*. *Amer. J. Bot.* 39: 253-263.
- GRIFFITH, M.M. 1957. Foliar ontogeny in *Podocarpus macrophyllus* with special reference to transfusion tissue. *Amer. J. Bot.* 44: 705-715.
- GUÉDÈS, M. 1966. Stamen, carpel and ovule. The teratological approach to their interpretation. *Adv. Front. Pl. Sci. Delhi* 14: 43-108.
- GUÉDÈS, M. & P. DUPUY. 1970. Further remarks on the 'leaflet theory' of the ovule. *New Phytol.* 69: 1081-1092.
- GUÉDÈS, M. & P. DUPUY. 1971. Morphology of the seed-scale-complex in *Pinus pinaster* subsp. *atlantica*: A teratologic approach. *Phytomorphology* 21(1): 17-31.
- GURR, E. 1965. *The Rational Use of Dyes in Biology and General Staining Methods*. London: Leonard Hill.
- HAGERUP, O. 1933. Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferen Zapfen. *Kgl. Danske Vid. Selskab Biol. Meddelelser* 10(7): 1-82.
- HAGERUP, O. 1934. Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferen Zapfen. *Kgl. Danske Vid. Selskab Biol. Meddelelser* 11(4): 1-83.
- HERZFELD, S. 1909. Zur Morphologie der Fruchtschuppe von *Larix decidua* Mill. *S.B. Akad. Wiss. Wien* 118: 1345-1375.
- HERZFELD, S. 1910. Die Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüte von *Cryptomeria japonica* Don. Ein Beitrag zur Deutung der Fruchtschuppe der Coniferen. *S.B. Akad. Wiss. Wien* 119: 807-824.
- HERZFELD, S. 1914. Die weibliche Koniferenblüte. *Oesterr. bot. Zeitschr.* 64: 321-358.
- HIRMER, M. 1936. Die Blüten der Coniferen: Entwicklungsgeschichte und vergleichende Morphologie des weiblichen Blütenzapfen der Coniferen. *Bibl. Bot.* 114(1): 1-100.
- HIRMER, M. 1941. Paläobotanik. *Fortschr. Bot., Berlin* 10: 56-112.
- HO, R. & G.E. ROUSE. 1970. Pollen germination of *Larix sibirica* (Siberian larch) *in vitro*. *Can. J. Bot.* 48(2): 213-215.
- HOLLOWAY, J.T. 1937. Ovule anatomy and development and embryogeny in *Phyllocladus alpinus* Hook. and in *P. glaucus* Carr. *Trans. Proc. Roy. Soc. N.Z.* 67: 149-165.

- HUTCHINSON, A.H. 1914. The male gametophyte of *Abies*. *Bot. Gaz.* 57: 148-153.
- HUTCHINSON, A.H. 1915. The male gametophyte of *Picea canadensis*. *Bot. Gaz.* 59: 287-300.
- IHLENFELDT, H-D. 1971. Gedanken zu einem Zeitgemäßen Konzept der vergleichenden Morphologie in der Botanik. *Ber. Dtsch. bot. Ges.* 84(3/4): 131-138.
- JACKMAN, V.H. 1960. The shoot apex of some New Zealand Gymnosperms. *Phytomorphology* 10(2): 145-157.
- JEFFREY, E.C. & M.A. CHRYSLER. 1907. The microgametophyte of the Podocarpaceae. *Amer. Nat.* 41: 355-364.
- JOHANSEN, D.A. 1940. *Plant Microtechnique*. New York: McGraw-Hill.
- JOHNSON, M.A. 1944. On the shoot apex of the cycads. *Torreya* 44: 52-58.
- JOHNSON, M.A. 1951. The shoot apex of gymnosperms. *Phytomorphology* 1: 188-204.
- KEMP, M. 1943. Morphological and ontogenetic studies on *Torreya californica* Torr. I. The vegetative apex of the megasporangiate tree. *Amer. J. Bot.* 30: 504-517.
- KEMP, M. 1959. Morphological and ontogenetic studies on *Torreya californica* Torr. II. Development of the megasporangiate shoot prior to pollination. *Amer. J. Bot.* 46: 249-261.
- KHAN, R. 1943. Contributions to the morphology of *Ephedra foliata* Boiss. II. Fertilization and embryogeny. *Proc. Nat. Acad. Sci. India* 13: 357-375.
- KONAR, R.N. & Y.P. OBEROI. 1969a. Studies on the morphology and embryology of *Podocarpus gracilior* Pilger. *Beitr. Biol. Pflanzen* 45: 329-376.
- KONAR, R.N. & Y.P. OBEROI. 1969b. Recent work on reproductive structures of living conifers and Taxads - a review. *Bot. Rev.* 35(2): 89-116.
- KONAR, R.N. & Y.P. OBEROI. 1969c. Anatomical studies on *Podocarpus gracilior*. *Phytomorphology* 19: 122-133.
- KONAR, R.N. & S. RAMCHANDANI. 1958. The morphology and embryology of *Pinus wallichiana* Jack. *Phytomorphology* 8: 328-346.
- LAM, H.J. 1950. Stachyosporry and phyllosporry as factors in a natural system of Cormophyta. *Svensk. Bot. Tidskr.* 44: 517-534.
- LAWSON, A.A. 1923. The life history of *Pherosphaera*. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* 48(4): 499-516.

- LEHMANN-BAERTS, M. 1967a. Étude sur les Gnètales. VIII. Ontogenèse ovulaire chez *Gnetum africanum* et *Ephedra distachya*. *Cellule* 66: 313-327.
- LEHMANN-BAERTS, M. 1967b. Étude sur les Gnètales. XII. Ovule, gamétophyte femelle et embryogenèse chez *Ephedra distachya*. *Cellule* 67: 51-87.
- LEISTNER, O.A. 1966. Podocarpaceae. *Fl. S. Afr.* 1: 34-41.
- LEMOINE-SEBASTIAN, C. 1968. La vascularisation du complexe bractée-écaille chez les Taxodiacées. *Trav. Lab. For. Toulouse* 7(1): 1-22.
- LEMOINE-SEBASTIAN, C. 1969. Vascularisation du complexe bractée-écaille dans le cône femelle des Cupressacees. *Bot. Rhed. Ser. A.* 7: 3-27.
- LEMOINE-SEBASTIAN, C. 1971a. Vascularisation du complexe bractée-écaille dans le cône femelle des Cupressacees, nouvelles observations. *Bot. Rhed. Ser. A.* 11: 177-187.
- LEMOINE-SEBASTIAN, C. 1971b. La vascularisation primaire des ramifications végétatives chez quelques coniferales. *C.R. Acad. Sc. Paris* 273: 2530-2533.
- LEMOINE-SEBASTIAN, C. 1972. Interprétation de l'écaille séminale chez les Taxodiacées. *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris* 275: 2141-2144.
- LEMOINE-SEBASTIAN, C. 1974. La vascularisation de l'écaille séminale chez les Abiétacées. *Bull. Soc. Bot. Fr.* T.122(5-6): 225-242.
- LEMOINE-SEBASTIAN, C. 1975. Structures epidermiques de l'écaille des Pins. *Phytomorphology* 25(3): 310-324.
- LEMOINE-SEBASTIAN, C. & J. MORVAN. 1971. Interprétation de l'appareil reproducteur femelle (cône - epimatium) chez *Podocarpus macrophyllus* (Thunb.) Don var. *angustifolius* Blume. *C.R. Acad. Sc. Paris Ser. D.* 272: 1105-1108.
- LEWIS, F.J. & E.S. DOWDING. 1924. The anatomy of the buds of Coniferae. *Ann. Bot.* 38: 217-228.
- LONG, A.G. 1966. Some Lower Carboniferous fructifications from Berwickshire, together with a theoretical account of the evolution of ovules, cupules and carpels. *Trans. Roy. Soc. Edinb.* 66: 345-375.
- LOOBY, W.J. & J. DOYLE. 1939. The ovule, gametophytes and pro-embryo in *Saxegothaea*. *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. (N.S.)* 22: 95-117.
- LOOBY, W.J. & J. DOYLE. 1942. Formation of gynospore, female gametophyte and archegonia in *Sequoia*. *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. (N.S.)* 23(5): 35-54.

- LOOBY, W.J. & J. DOYLE. 1944a. The gametophytes of *Podocarpus andinus*. *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. (N.S.)* 23(22): 222-236.
- LOOBY, W.J. & J. DOYLE. 1944b. Fertilization and early embryogeny in *Podocarpus andinus*. *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. (N.S.)* 23(26): 257-270.
- MAHESHWARI, P. 1950. *An Introduction to the Embryology of Angiosperms*. London: McGraw-Hill.
- MAHESHWARI, P. 1963. Embryology in Taxonomy. In: W.B. Turrill. *Vistas in Botany* 4. Oxford: Pergamon.
- MAHESHWARI, P. & M. SANWAL. 1963. The archegonium in gymnosperms. *Mem. Indian Bot. Soc.* 4: 103-119.
- MAHESHWARI, P. & H. SINGH. 1967. The female gametophyte of gymnosperms. *Biol. Rev.* 42: 88-130.
- MAHESHWARI, P. & V. VASIL. 1961. *Gnetum*. New Delhi: Counc. Sci. Industr. Res.
- MARTENS, P. 1959. Étude sur les Gnétales. III. Structure et ontogenèse du cône et de la fleur femelles de *Welwitschia mirabilis*. *Cellule* 60: 171-286.
- MARTENS, P. 1971. Les Gnétophytes. In: K. Linsbauer. *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Berlin: Borntraeger.
- MARTENS, P. & L. WATERKEYN. 1969. Sur l'embryogénèse de *Welwitschia mirabilis*. *Rev. Cytol. Biol. Veg.* 32: 331-337.
- MEEUSE, A.D.J. 1963. From ovule to ovary: a contribution to the phylogeny of the megasporangium. *Acta Biotheor.* 16: 127-182.
- MEEUSE, A.D.J. 1966. *Fundamentals of Phytomorphology*. New York: Ronald.
- MEEUSE, A.D.J. 1974. Megasporangium, nucellus, ovule and premen: their nomenclature and homology. *Acta Bot. Neerl.* 23(4): 493-503.
- MEEUSE, A.D.J. & F. BOUMAN. 1974. The inner integument - its probable origin and homology. *Acta Bot. Neerl.* 23(3): 237-249.
- MELVILLE, R. 1954. The Podocarps of East Africa. *Kew Bull.* 1954: 563-574.
- MELVILLE, R. 1958. Podocarpaceae. In: W.B. Turrill & E. Milne-Redhead. *Fl. Tropical East Afr.* Gymnospermae: 10-14.
- MIYAKE, K. 1903. On the development of the sexual organs and fertilization in *Picea exelsa*. *Ann. Bot.* 17: 351-372.
- MORVAN, J. 1968. L'Appareil reproducteur femelle des Podocarpacees. *Revue des principaux travaux (1807-1968)*. *Bot. Rhed. Ser. A.* 5: 21-34.

- MORVAN, J. 1971. L'Appareil reproducteur femelle chez *Podocarpus macrophyllus* (Thunb.) Don var. *angustifolius* Blume. *Bot. Rhed. Ser. A.* 11: 1-164.
- NEWMAN, I.V. 1961. Pattern in the meristems of vascular plants II. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* 86: 9-59.
- NOEL, A.R.A. & J. VAN STADEN. 1976. Seed coat structure and germination in *Podocarpus henkelii*. *Z. Pflanzenphysiologie* 77(2): 174-186.
- O'BRIEN, T.P., N. FEDER & M.E. McCULLY. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* 59: 367-373.
- OSBORN, T.G.B. 1960. Some observations on the life history of *Podocarpus falcatus*. *Austr. J. Bot.* 8: 243-255.
- PANT, D.D. 1957. The classification of Gymnospermous plants. *Palaeobot.* 6: 65-70.
- PARKE, R.V. 1959. Growth periodicity and the shoot tip of *Abies concolor*. *Amer. J. Bot.* 46: 110-118.
- PAYER, J.B. 1860. *Familles naturelles des plantes*. Paris.
- PERSOON, C.H. 1807. *Synopsis Plantarum II*. Paris: Treuttel & Würtz.
- PHILIPSON, W.R. 1947. Apical meristems of leafy and flowering shoots. *J. Linn. Soc. London* 53: 187-193.
- PHILLIPS, E.P. 1951. The genera of South African flowering plants. *Bot. Surv. S. Afr. Mem.* 25. Pretoria: Government Printer.
- PILLAI, A. 1963. Zonal structure and seasonal variations in the shoot apex of *Podocarpus gracilior* Pilger. *Proc. Indian Acad. Sci.* 57B: 58-67.
- PILGER, R. 1903. Taxaceae. In: A. Engler. *Das Pflanzenreich IV* 5(18): 1-124.
- PILGER, R. 1926a. Taxaceae. In: A. Engler & K. Prantl. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* 13: 199-211.
- PILGER, R. 1926b. Podocarpaceae. In: A. Engler & K. Prantl. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* 13: 211-249.
- PILGER, R. & H. MELCHIOR. 1954. Gymnospermae. In: A. Engler. *Syllabus der Pflanzenfamilien* 1: 312-344. Berlin: Borntraeger.
- PLUMSTEAD, E. 1962. Fossil floras of Antarctica. *Trans-Antarctic Exped. 1955-1958 Rep.* 9: 1-154.
- PLUMSTEAD, E. 1973. The late Palaeozoic *Glossopteris* flora. In: A. Hallam. *Atlas of Palaeobiogeography*. Amsterdam: Elsevier.

- POPHAM, R.A. 1951. Principal types of vegetative shoot apex organisation in vascular plants. *Ohio J. Sci.* 51(5): 249-270.
- POPHAM, R.A. & A.P. CHAN. 1952. Origin and development of the receptacle of *Chrysanthemum morifolium*. *Amer. J. Bot.* 39: 329-339.
- PURI, V. 1970. The Angiosperm ovule. *Proc. 57th Ind. Sci. Cong. Kharagpur Bot.*: 1-36.
- QUINN, C.J. 1964. Gametophyte development and embryogeny in the Podocarpaceae I. *Podocarpus* section *Dacrycarpus*. *Phytomorphology* 14: 342-351.
- QUINN, C.J. 1965. Gametophyte development and embryogeny in the Podocarpaceae II. *Dacrydium laxifolium*. *Phytomorphology* 15: 37-45.
- QUINN, C.J. 1966. Gametophyte development and embryogeny in the Podocarpaceae III. *Dacrydium bidwillii*. *Phytomorphology* 16: 81-91.
- REEVE, R.M. 1948. The "Tunica-Corpus" concept and development of shoot apices in certain dicotyledons. *Amer. J. Bot.* 35: 65-75.
- ROBERTSON, A. 1907. The Taxoideae: a phylogenetic study. *New Phytol.* 6: 92-102.
- SACHER, J.A. 1954. Structure and seasonal activity of the shoot apices of *Pinus lambertiana* and *Pinus ponderosa*. *Amer. J. Bot.* 41(9): 749-759.
- SACHER, J.A. 1955. Dwarf shoot ontogeny in *Pinus lambertiana*. *Amer. J. Bot.* 42(9): 784-792.
- SACHS, J. (Ed.). 1874. *Lehrbuch der Botanik*. Leipzig.
- SAHNI, B. 1920. On certain archaic features of *Taxus baccata*. *Ann. Bot.* 34: 117-133.
- SAHNI, B. 1921. On the structure and affinities of *Aemopyle pancheri* Pilger. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.* B210: 253-310.
- SAHNI, B. & A.K. MITRA. 1927. Notes on the anatomy of some New Zealand species of *Dacrydium*. *Ann. Bot.* 41: 75-89.
- SASS, J.E. 1964. *Botanical Microtechnique*. Ames: Iowa State University Press.
- SAXTON, W.T. 1910. Contributions to the life history of *Callitris*. *Ann. Bot.* 24: 557-562.
- SCHNARF, K. 1929. Embriologie der Angiospermen. In: K. Linsbauer. *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Berlin: Borntraeger.
- SCHNARF, K. 1933. Embriologie der Gymnospermen. In: K. Linsbauer. *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Berlin: Borntraeger.

- SCHOONRAAD, E. 1971. 'n Morfologiese studie van die genus *Podocarpus* L'Hérit. ex Pers. in Suid Afrika. M.Sc.-verhandeling, Universiteit van Pretoria.
- SCHOONRAAD, E. 1973a. Die verspreiding van die genus *Podocarpus* L'Hérit. ex Pers. in Suid Afrika en die morfologie van die hout. *Tydskr. Natuurwet.* 13: 116-133.
- SCHOONRAAD, E. 1973b. Enkele morfologiese aspekte van die *Podocarpus*-soorte van die Tsitsikama- Bos en -Seekus Nasionale Parke. *Koedoe* 16: 59-75.
- SCHOONRAAD, E. & H.P. VAN DER SCHIJFF. 1974. Anatomy of leaves of the genus *Podocarpus* in South Africa. *Phytomorphology* 24(1-2): 75-85.
- SCHOONRAAD, E. & H.P. VAN DER SCHIJFF. 1975. Distribution and some interesting morphological aspects of the South African Podocarpaceae. *Boissiera* 24: 135-144.
- SCHWEITZER, H-J. 1963. Der weibliche Zapfen von *Pseudovoltzia liebeana* und seine Bedeutung für die Phylogenie der Koniferen. *Palaeontographica* B113 (1-4): 1-29.
- SINGH, H. 1961a. Seasonal variations in the shoot apex of *Cephalotaxus drupacea* Sieb. & Zucc. *Phytomorphology* 11: 146-153.
- SINGH, H. 1961b. The life history and systematic position of *Cephalotaxus drupacea* Sieb. & Zucc. *Phytomorphology* 11: 153-197.
- SINGH, H. & B.M. JOHRI. 1972. Development of Gymnosperm seeds. In: T.T. Kozłowski. *Seed Biology* 1: 21-75. New York: Academic Press.
- SINGH, H. & P. MAHESHWARI. 1962. A contribution to the embryology of *Ephedra gerardiana*. *Phytomorphology* 12: 361-372.
- SINNOTT, E.W. 1913. The morphology of the reproductive structures in the Podocarpinæ. *Ann. Bot.* 27: 39-82.
- SMITH, D.L. 1964. The evolution of the ovule. *Biol. Rev. (Cambr.)* 39: 137-159.
- SORGER, O. 1925. Die systematische Stellung von *Taiwania cryptomerioides*. *Ost. Bot. Z.* 74: 81-102.
- SPERK, G. 1869. Die Lehre von der Gymnospermie in Pflanzenreiche. *Mém. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg Ser. 6* 8: 1-91.
- SPORNE, K.R. 1969. *The Morphology of Gymnosperms*. London: Hutchinson.
- SPORNE, K.R. 1976. Brief aan dr. E. Endrödy, Transvaal Museum, Pretoria.

- STEBBINS, G.L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*.
New York: Columbia University Press.
- STERLING, C. 1945. Growth and vascular development in the shoot apex of *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl. 1. Structure and growth of the shoot apex. *Amer. J. Bot.* 32: 118-126.
- STERLING, C. 1946. Organisation of the shoot of *Pseudotsuga taxifolia* (Lamb.) Britt. 1. Structure of the shoot apex. *Amer. J. Bot.* 33: 742-760.
- STERLING, C. 1963. Structure of the male gametophyte in gymnosperms. *Biol. Rev.* 38: 167-203.
- STEYN, E. 1973. 'n Embriologiese ondersoek van *Romulea rosea* Eckl. var. *reflexa* Beg. *J. S. Afr. Bot.* 39(2): 113-121.
- STILES, W. 1908. The anatomy of *Saxegothaea conspicua* Lindl. *New Phytol.* 7: 209-217.
- STILES, W. 1911. A note on the gametophytes of *Dacrydium*. *New Phytol.* 10: 342-347.
- STILES, W. 1912. The Podocarpaceae. *Ann. Bot.* 26: 443-514.
- STRASBURGER, E. 1872. *Die Coniferen und Gnetaceen*. Jena.
- STRASBURGER, E. 1879. *Die Angiospermen und die Gymnospermen*. Jena.
- STRASBURGER, E. 1965. *Textbook of Botany*. London: Longmans, Green & Co.
- TAHARA, M. 1937. Contributions to the morphology of *Sciadopitys verticillata*. *Cytologia Fujii Jubilee Volume*: 14-19.
- TAHARA, M. 1941. Embryogeny of *Podocarpus macrophyllus* and *Podocarpus nagi*. *Sci. Rep. Tōkoku Imp. Univ. Ser. 4, Biol.* 16(1): 91-98.
- TAKHTAJAN, A.L. 1953. Phylogenetic principles of the system of higher plants. *Bot. Rev.* 19: 1-45.
- TAKHTAJAN, A.L. 1954. *Essays on the Evolutionary Morphology of Plants*. Leningrad: Leningrad University.
- THOMSON, R.B. 1909. The megasporophylls of *Saxegothaea* and *Microcachrys*. *Bot. Gaz.* 47: 345-354.
- THOMSON, R.B. 1940. The structure of the cone in the Coniferae. *Bot. Rev.* 6: 73-84.
- TISON, A. 1909. Sur le *Saxegothaea conspicua* Lindl. *Mém. Soc. Linn. Normandie* 23: 139-160.
- VAN DER SCHIJFF, H.P. (Ed.). 1970. *Algemene Plantkunde: 'n Handleiding Vir Eerste Jaar-Universiteitstudente*. Pretoria: Van Schaik.

- VAN TIEGHEM, P. 1869. Anatomie comparée de la fleur femelle et du fruit des Cycadées, des Conifères et des Gnetacées. *Ann. Sci. Nat. Bot. Ser.* 5 10: 269-304.
- VASIL, I.K. 1964. Effect of Boron on pollen germination and pollen tube growth. In: H.F. Linskens. *Pollen Physiology and Fertilisation*. Amsterdam: North-Holland Publ.
- VON GUTTENBERG, H. 1961. Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen II. Die Gymnospermen. In: K. Linsbauer. *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Berlin: Bohntraeger.
- WALTON, J. 1928. On the structure of a Palaeozoic cone-scale and the evidences it furnishes of the primitive nature of the double cone-scale in the conifers. *Mem. Proc. Manchester Literary & Phil. Soc. Sess. 1928-1929* 73: 1-6.
- WALTON, J. 1953. The evolution of the ovule in the Pteridosperms. *Adv. Sci.* 10: 223-230.
- WANG, F.H. 1950. Observations on the embryogeny of *Podocarpus nagi*. *Bot. Bull. Acad. Sinica* 3: 141-145.
- WARDLAW, C.W. 1957. On the organization and reactivity of the shoot apex in vascular plants. *Amer. J. Bot.* 44: 176-185.
- WARDLAW, C.W. 1968. *Morphogenesis in Plants*. London: Methuen.
- WEBBER, J.M. 1940. Polyembryony. *Bot. Rev.* 6(11): 575-598.
- WETTSTEIN, R. 1935. *Handbuch der Systematischen Botanik*. Leipzig: Franz Deuticke.
- WILDE, M.H. 1944. A new interpretation of Coniferous cones I. Podocarpaceae. *Ann. Bot. Lond. (N.S.)* 8: 1-41.
- WILDE, M.H. & A.J. EAMES. 1948. The ovule and 'seed' of *Araucaria bidwillii* with discussion of the taxonomy of the genus I. Morphology. *Ann. Bot. Lond. (N.S.)* 12: 311-326.
- WILDE, M.H. & A.J. EAMES. 1952. The ovule and 'seed' of *Araucaria bidwillii* with discussion of the taxonomy of the genus II. Taxonomy. *Ann. Bot. Lond. (N.S.)* 16: 27-47.
- WILSON, C.L. 1942. The telome theory and the origin of the stamen. *Amer. J. Bot.* 29: 759-764.
- WILSON, C.L. 1953. The telome theory. *Bot. Rev.* 19: 417-437.
- WORSDELL, W.C. 1897. On transfusion tissue: its origin and function in the leaves of gymnospermous plants. *Trans. Linn. Soc. 2nd Ser.* 5: 301-319.
- WORSDELL, W.C. 1899. Observations on the vascular system of the female "flowers" in Coniferae. *Ann. Bot. Lond.* 13: 127-147.
- WORSDELL, W.C. 1900. The structure of the female "flower" in Coniferae. *Ann. Bot. Lond.* 14: 39-82.

- WORSDELL, W.C. 1904. The structure and morphology of the ovule:
an historical sketch. *Ann. Bot. Lond.* 18: 57-86.
- YOUNG, M.S. 1910. Morphology of the Podocarpaceae. *Bot. Gaz.* 50(2):
81-100.
- ZIMMERMAN, W.A. 1928. Histologische Studien am Vegetationspunkt
von *Hypericum uralum*. *Jahrb. Wiss. Bot.* 68: 289-344.
- ZIMMERMAN, W. 1952. Main results of the "Telome Theory".
Palaeobotanist 1: 465-470.
- ZIMMERMAN, W. 1959. *Die Phylogenie der Pflanzen*. Stuttgart:
Gustav Fischer.