

DIE VOORTPLANTINGSBIOLOGIE VAN Digitaria eriantha

deur

MARTHINUS GERHARDUS JOUBERT.

Voorgeleê ter vervulling van die
vereistes vir die graad

MAGISTER SCIENTIAE

in die Fakulteit Wis- en Natuurkunde
(Departement Plantkunde)
Universiteit van Pretoria.
PRETORIA.

Leier: Dr. L.A. Coetzer
Medeleier: Prof. dr. P.J. Robbertse

Julie 1987

DIE VOORTPLANTINGSBIOLOGIE VAN Digitaria eriantha

deur

MARTHINUS GERHARDUS JOUBERT.

Voorgelê ter vervulling van die
vereistes vir die graad

MAGISTER SCIENTIAE

in die Fakulteit Wis- en Natuurkunde
(Departement Plantkunde)
Universiteit van Pretoria.
PRETORIA.

Leier: Dr. L.A. Coetzer
Medeleier: Prof. dr. P.J. Robbertse

Julie 1987

INHOUDSOPGAWE

HOOFSTUK 1	INLEIDING	1
HOOFSTUK 2	MATERIAAL EN METODEDES VAN ONDERSOEK	3
2.1	Materiaal	4
2.2	Metodes van ondersoek	6
2.2.1	Die bloeiwyse	6
2.2.2	Stuifmeelondersoek	8
2.2.3	Embriosak	11
2.2.4	Vrugset	12
2.2.5	Tetrazoliumtoets	13
HOOFSTUK 3	BLOEIWYSE	14
3.1	Inleiding	15
3.2	Volwasse bloeiwyse van <u>D. eriantha</u>	
3.2.1	Hoofas	16
3.2.2	Parakladiums	17
3.2.3	Groepering van tweede- en derde- orde parakladiums	17
3.2.4	Bespreking	19
3.3	Ontwikkeling en tydsverloop van die bloeiwysefasies	20
3.4	Bespreking	21
HOOFSTUK 4	MORFOLOGIE EN ANTESE VAN DIE BLOMPAKKIE .	32
4.1	Inleiding	33
4.2	Blommorfologie	33
4.3	Antese	35
4.3.1	Verloop van antese.....	35
4.3.2	Volgorde van blompakkies wat antese ondergaan	37
4.4	Bespreking	38

HOOFSTUK 5	STUIFMEEL	51
	5.1 Inleiding	52
	5.2 Stui fmeelmorfologie	53
	5.2.1 Uitwendige bou	53
	5.2.2 Stui fmeelwand	53
	5.2.2.1 Eksien	53
	5.2.2.2 Intien	54
	5.3 Stui fmeel-lewenskragtigheid	54
	5.3.1 Ensiemtoets	54
	5.3.2 Sitoplasma-kleuring	55
	5.3.3 Stui fmeelkieming	55
	a) <u>In vitro</u> - kieming	55
	b) <u>In vivo</u> - kieming op stempel....	57
	5.4 Bespreking	58
HOOFSTUK 6	EMBRIOSAK	74
	6.1 Inleiding	75
	6.2 Resultate	76
	6.2.1 Oktanukluêre embriosak	76
	6.2.2 Tetranukluêre embriosak	78
	6.2.3 Dubbele embriosak	79
	6.2.4 Steriele saadknoppe	80
	6.3 Bespreking	80
HOOFSTUK 7	VRUGSET	92
	7.1 Inleiding	93
	7.2 Resultate	93
	7.3 Bespreking	94
HOOFSTUK 8	OORSIG , GEVOLGTREKKINGS EN AANBEVELINGS	98
	8.1 Oorsig en gevolgtrekkings.....	98
	8.2 Aanbevelings.....	105
	OPSOMMING/SUMMARY	106
	DANKBETUIGINGS	108
	SAMEVATTING	109
	LITERATUURVERWYSINGS	111

HOOFSTUK 1

INLEIDING

Digitaria eriantha Steud. wat algemeen as Smutsvingergras bekend staan, is in Suid-Afrika baie goed as 'n weidingsgras bekend. Trouens Dannhauser (1982) beskou D. eriantha as een van die mees populêre grasse wat vir weiding in die Suid-Afrikaanse somerreënvalstreke aangeplant word. Reeds so vroeg as 1927 wys Stent & Pentz op die smaaklikheid en hoë voedingswaarde van hierdie grassoort in beide die somer- en wintermaande. Smutsvingergras is 'n uiters aanpasbare somergras wat ryp, droogte en hoë temperature kan weerstaan en tot een derde verbetering in massaproduksie by diere tot gevolg kan hê (Fiske 1981). Drewes (1983) toon aan dat 'n massatoename vanaf geboorte tot jaaroud van tot 326 kg by ossies tydens somerweiding op Smutsvingergras verkry kan word. Navorsing deur Grünow et al. (1984) toon dat Smutsvingergras, in vergelyking met Eragrostis curvula (Schrad.) Nees (oulandsgras), 'n veel beter prestasie per dier en produksie per hektaar lewer. Dit kan waarskynlik toegeskryf word aan die feit dat Smutsvingergras as 'n smaaklike gras kwalifiseer omdat sy smaaklikheid tot aan die einde van die seisoen behou word en hy daaromoor 'n langer periode gevreet word. Dannhauser (1985) toon aan dat hierdie gras 'n in vitro-verteerbaarheid van tussen 60% en 65% in die somer handhaaf wat in die winter tot 40% kan daal. Verder het dit ook 'n ruproteïen-inhoud van tussen 16,5% en 20% in die somer wat in die winter tot tussen 4% en 5% kan verminder. Uit hierdie gegewens is dit duidelik dat Smutsvingergras deur weidingkundiges as 'n uiters geskikte weidingsgras beskou word.

Drewes (1983) wys egter op die feit dat baie probleme met die vestiging van D. eriantha ondervind word. Dannhauser (1985) toon aan dat swak saadkieming die grootste enkele faktor is wat die gewildheid van Smutsvingergras benadeel. Ook Mostert (1953) wys op die min beskikbare saad en swak kieming van D. eriantha. Verder het Strickland (1974) gevind dat D. eriantha (= D. smutsii Stent. en D. pentzii Stent.) feitlik totaal steriel is. Waar D. eriantha saam met Eragrostis curvula (oulandsgras) en Themeda triandra Forsk. (rooigras) ten opsigte van die herwinning van oulande getoets is, kon slegs 'n basale bedekking van 8 % op onbemeste en 16 % op bemeste lande verkry word (Kruger & Smit 1973). Uit die gegewe inligting kan twee belangrike afleidings gemaak word naamlik:

1. dat D. eriantha 'n uiters gewilde landboukundige weigras met goeie weidingseienskappe is, en
2. dat pogings om die gras deur middel van saad maksimaal te vestig tot 'n redelike mate onsuksesvol is.

Die doel van hierdie navorsing was dus om die voortplantingsbiologie van D. eriantha te ondersoek en te poog om die redes vir die swak vrugset by D. eriantha te probeer identifiseer. Vir hierdie doel is gekyk na aspekte soos blom-antese, stuifmeelmorfologie, bestuiwing (self- en kruis-), stuifmeelkiemkragtigheid, die morfologie van die embriosakke en vrugset.

---oOo---

HOOFSTUK 2.

MATERIAAL EN METODEDES VAN ONDERSOEK.

2.1 Materiaal.

2.2 Metodes van ondersoek.

2.2.1 Die bloeiwyse.

2.2.2 Stufmeelondersoek.

2.2.3 Embriosak.

2.2.4 Vrugset.

2.2.5 Tetrazoliumtoets.

---o0o---

HOOFSTUK 2.

MATERIAAL EN METODEDES VAN ONDERSOEK.

2.1. Materiaal:

Aanvanklik is die ondersoek op elf klone gedoen (Kyk Tabel 1.2), maar weens die ooreenkoms tussen klone wat uit die voorlopige embriosakstudies waargeneem is, is die getal klone verminder (Kyk Tabel 1.2). Daar is uiteindelik hoofsaaklik van drie klone gebruik gemaak naamlik kloon 2 (Bedding C), kloon 9 (DS.69) en kloon 11 (Silverton) waarvan twee naamlik klone 9 en 11 op ewekansige wyse gekies is. As gevolg van die ooreenkoms wat gevind is in die embriosakke van al 11 klone wat aanvanklik ondersoek is, is besluit om die embriosakstudie tot een kloon te beperk. Kloon 2 is gekies op grond van die feit dat die mees volledige embriosak tydens die voorondersoek met wassneë by dié kloon verkry is, waarmee verdere Glikolmetakrilaat (GMA)-sneë vergelyk kon word (Fig. 6.1). Die materiaal is op die terrein van die departement Plantkunde van die Universiteit van Pretoria aangeplant.

Twee van die elf klone wat gebruik is se presiese oorsprong is ongelukkig onbekend weens die afsterwe van die voorsiener daarvan naamlik Prof. Grūnow van die Universiteit van Pretoria. Die enigste gegewens oor hierdie twee klone is dat dit vanaf die proefplaas van die Universiteit van Pretoria verkry is en as bedding B en bedding C gemerk is. Die kloon gemerk Silverton, is afkomstig van 'n aangeplante weiding op 'n landbouhoewe oos van Silverton, Pretoria. Die ander klone is ontvang vanaf die Landboukollege, Departement Landbou en Watervoorsiening, Potchefstroom en was geregistreer onder projek H 5413/30/1/3 onder leiding van Dr. C.S. Dannhauser. Die verdere oorsprong van hierdie klone word in Tabel 1.1 uiteengesit. Agt klone van die

Tabel 1.1 Verwysings en oorsprong van die D. eriantha klone wat in die ondersoek gebruik is.

Kloon-verwysing	Ontvang van	Kloon-nummer
Bedding B	Proefplaas Univ. van Pretoria.	1
Bedding C	Proefplaas Univ. van Pretoria.	2
*DP 14	Nooitgedagt perseel 27 (Rietondale no 614)	3
*DP 17	Nooitgedagt perseel 37 (Rietondale no 668)	4
*DP 49	Nooitgedagt perseel 58 (Rietondale no 838)	8
DS 40	Estcourt Landboukwekery no 4	5
DS 44	Estcourt Landboukwekery no 2	6
DS 45	Estcourt Landboukwekery no 1	7
DS 69	Cedara Landboukollege no 40	9
DS 102	Cedara Landboukollege no 102	10
Silverton	Silverton	11

DP = Digitaria eriantha (= D. pentzii).

DS = Digitaria eriantha (= D. smutsii).

*Hierdie klone is oorspronklik afkomstig vanaf Rietondale.

oorspronklike materiaal wat voorsien is, is onderskeidelik as Digitaria pentzii(DP) en D. smutsii(DS) geklassifiseer soos in Tabel 1.1 aangedui. Genoemde taksons is later onder die naam D. eriantha (Kok 1984) verenig.

Herbariumeksemlare van die volledige reeks klone word in die H.G.W.J. Schweikerdt-herbarium, Universiteit van Pretoria (PRU), gehuisves.

Die volledige stel permanente mikroskooppreparate wat vir die doel van die ondersoek gebruik is, sowel as foto's, sketse en elektronmikrograwe word in die Margaretha Mes-Instituut vir Saadnavorsing, Universiteit van Pretoria, bewaar.

2.2. Metodes van ondersoek.

Tydens die insameling van inligting met betrekking tot die verskillende aspekte van hierdie projek is van 'n verskeidenheid metodes en tegnieke gebruik gemaak. Verskeie literatuurstukke is in hierdie verband geraadpleeg. In hierdie hoofstuk word gepoog om so volledig moontlik alle tegnieke en metodes weer te gee wat tydens die ondersoek gebruik is.

Alle tabelle en figure wat betrekking het op 'n spesifieke hoofstuk is aan die einde van die betrokke hoofstuk geplaas behalwe in gevalle waar die tabelle noodsaaklik aanvullend tot die teks geag is.

2.2.1 Die bloeiwyse

Die ontwikkeling van die bloeiwyses is nagegaan vanaf die oomblik wanneer die punt van die bloeiwyse verskyn totdat die laaste blomme uitgeblom is. Tien bloeiwyses van kloon 2 is gemerk en van dag tot dag ten opsigte van hul ontwikkeling gemonitor. Na die eerste blomperiode

is die halms van elke graspol net bokant die grond afgesny om 'n tweede groei- en blomperiode te stimuleer.

Die tydsverloop vanaf afsnyding tot die bloeiwyses weer begin verskyn, is ook bepaal (Tabel 3.2 en 3.3). Die morfologie van die bloeiwyses is nagegaan ten opsigte van die aantal eerste-orde parakladiums per bloeiwyse (kyk Fig. 3.1 en 3.2 en kyk Hoofstuk 3 vir beskrywing), lengte van die eerste-orde parakladiums, samestelling (blompakkie-groepering) van elke eerste-orde parakladium asook die posisie van die eerste-orde parakladiums op die bloeias. Die aantal eerste-orde parakladiums per bloeiwyse is van 'n honderd bloeiwyses getel en die gemiddelde aantal per bloeiwyse bereken. Sestig eerste-orde parakladiums is gebruik om die gemiddelde lengte van die eerste-orde parakladiums te bereken asook die aantal blompakkies (tweede- en derde-orde parakladiums) per eerste-orde parakladium. Die aantal blompakkie-groeperings (enkel, dubbel, drie, vier of vyf) is getel om te bepaal wat die verhouding van die verskillende groeperings op die eerste-orde parakladiums is. Die rangskikking van die eerste-orde parakladiums op die bloeiwyse is nagegaan om vas te stel of hulle afwisselend, spiraalgewys of in kranse gerangskik is. Waar moontlik is alle inligting in tabelvorm gegee sowel as grafies voorgestel (Tabel 3.1 en Fig.3.6).

Die blompakkies is met behulp van 'n disseksiemikroskoop ondersoek. Alle blomdele is losgesny en afsonderlik uitgepak. Foto's van die verskillende blomdele is met 'n Zeiss-kamera geneem wat op die disseksie-mikroskoop gemonteer was.

Die volgorde van antese van die blompakkies van drie eerste-orde parakladiums per kloon is van van dag tot dag gemonitor om te bepaal hoe lank dit vir al die blomme van 'n spesifieke eerste-orde parakladium neem om oop te gaan asook die volgorde waarin hulle oopgaan. Die

blompakkies is elkeen ná antese met gekleurde filtpenne gemerk en die aantal oop blompakkies genoteer. Daar is onderskeid getref tussen tweede- en derde-orde parakladiums. Elke individuele eerste-orde parakladium is in drie dele verdeel naamlik 'n distale, middelste en proksimale derde wat elk afsonderlik ten opsigte van antese gemonitor is (Tabel 4.2 - 4.5).

2.2.2 Stuifmeelonderzoek.

Die vrystelling van stuifmeel is waargeneem deur die blomme tydens antese met behulp van 'n stereomikroskoop te ondersoek. Deur middel van hierdie metode is die oopgaan van die helmknoppe aan die plant ondersoek en gefotografeer.

Vars stuifmeel is deur middel van die asetolise-proses volgens Erdtman (1972), gemodifiseer deur Coetzee (1975), vir skandeer-elektronmikroskopiese (S.E.M.) ondersoek voorberei. Die stuifmeel is met 'n goudpalladium-allooi bedamp en met behulp van die S.E.M. (Philips 501) ondersoek en gefotografeer.

Die stuifmeelwand van D. eriantha is ondersoek met behulp van 'n transmissie-elektronmikroskoop (T.E.M.). Die voorbereiding van die stuifmeel is gedoen deur helmknoppe in 2% Glutaaraldehyd in 'n 0,1M Na-fosfaatbuffer te fikseer. Die Natrium-fosfaatbuffer is opgemaak deur 0,2 mol. dm^{-3} NaH_2PO_4 by 0,2 mol. dm^{-3} Na_2HPO_4 te voeg om 'n pH van 7,2 te verkry. Hierdie buffer is deurgaans in die voorbereidingsproses gebruik. Die helmknoppe is drie keer in buffer vir 5 - 10 minute gespoel en daarna vir 1 - 2 ure in 0,2% gebufferde osmiumtetroksied (OsO_4) gefikseer. Na fiksering is die materiaal drie maal in buffer vir 5 - 10 minute gespoel voor die helmknoppe vir 10 minute elk in 30%, 50%, 70%, 80%, 90% en 100% asetoon gedehidrateer is. Aan die einde is die materiaal twee maal vir 30 minute elk in

anhidriese asetoon gelaat. Epon is by die asetoon gevoeg om 'n kombinasie van 30% Epon en 70% asetoon te verkry. Die konsentrasie Epon is tot 60% verhoog met 40% asetoon waarna die asetoon heeltemal met Epon vervang is. Al drie Epon-kombinasies is vir 3 - 4 ure gelaat om te infiltreer. Die Epon is met skoon Epon vervang en by 70 C in 'n oond vir 12 uur gepolimeriseer. Die materiaal is met 'n Ultracut (Reichert-Jung) gesny en met die T.E.M. (Philips 301) bestudeer. Die Epon wat vir hierdie doel gebruik is, is saamgestel uit:

Polarbed 812	5,25g
D.D.S.A.	1,4g
N.M.A.	3,5g
D.M.P.	0,15g.

Die S.E.M.- ondersoek is gedoen om te bepaal tot watter mate die morfolgie van die stuifmeel van D.eriantha ooreenstem met die van ander grasse soos deur Erdtman (1972) beskryf. Die T.E.M.-ondersoek is gedoen om die samestelling en dikte van die stuifmeelwand te bepaal.

Vir in-vitro- kiemings is die stuifmeel direk na antese versamel om te verseker dat dit nog kiemkragtig is. Vir die in vitro-kiemings is die hangdruppel-tegniek van Stanley & Linskens (1974) gebruik. Verskillende sukrose-oplossings en boorsuurkonsentrasies is gebruik om die optimum konsentrasie vir stuifmeelkieming te bepaal. Die volgende kombinasies is getoets:

Sukrose:	5%	10%	15%	20%	25%	30%
Boorsuur:	,005%	,01%	,015%	,020%	,025%	,030%

'n Glasring waarvan die rand met silicon-ghries gesmeer is, is op 'n voorwerpglasie geplaas. 'n Druppel 30% sukrose met vars stuifmeel is op 'n dekglasie geplaas en op die ring omgekeer. Die hangdruppelpreparate is vir verskillende tydperke naamlik 15, 30, 45, 60, 90, 120

en 150 minute op 'n warmplaat vir preparate by ongeveer 30°C geïnkubeer. Hiervan is vier stuifmeelpreparate per kloon gemaak en met behulp van die ligmikroskoop ondersoek.

In vivo-kieming is ná beide self- en kruisbestuiwing bepaal.

a) Selfbestuiwings.

Agt bloeiwyses van kloon 2 van D. eriantha is kort voor die begin van antese (Fase 6 ; Tabel 3.2 en 3.3) met selofaansakkies toegemaak om kruisbestuiwing te voorkom, maar inter- en intraflorale selfbestuiwing te bevorder. Daar is gepoog om so min moontlik meganiese steuring aan die bloeiwyse te veroorsaak. Die bloeiwyses is vir vyf dae gelaat waarna van die oop blompakkies vir fluoressensie-ondersoek verwyder is.

b) Kruisbestuiwing.

Agt bloeiwyses van klone 2 en 9 is een dag voor die begin van hul antese heeltemal met selofaansakkies bedek om hul stuifmeel tydens antese te bekom. Die sakkies is die oggend van antese versigtig verwyder en onder mekaar omgeruil sodat kruisbestuiwing tussen klone 2 en 9 verkry kon word. Die omgeruilde sakkies is oor die bloeiwyses geplaas, toegebind en goed geskud om optimale kruisbestuiwing te bewerkstellig. Die bloeiwyses is ná vier dae verwyder en vir fluoressensie-ondersoek voorberei.

Hierdie tegniek is gevolg voordat die lewensduur van die stuifmeel van D. eriantha bepaal is. Fluoressensie-mikroskopië volgens die metode van Martin (1959) is deurgaans gebruik om stuifmeelbuisgroeï en stuifmeelkieming te ondersoek.

Fluoresseïen-diasetaat is volgens die metode van Heslop-Harrison & Heslop-Harrison (1970) gebruik om die mate van lewenskragtigheid van die stuifmeel vas te stel.

Die stuifmeel is direk na antese versamel om optimale lewenskragtigheid van die stuifmeel te verseker.

Vir die kleuring van lewende en geaborteerde stuifmeel is die metode van Alexander (1969) gebruik.

2.2.3 Embriosak.

Blompakkies vir embriosakstudies is op verskillende fases tydens die ontwikkeling van die bloeiwyse versamel. Fases waartydens blompakkies op 'n eerste-orde parakladium versamel is sluit in:

- die fase kort voordat enige blomme op die eerste-orde parakladiums oopgegaan het (fase 6; Tabel 3.2 en 3.3).
- die fase waarop ten minste een blom op 'n eerste-orde parakladium oopgegaan het (fase 7; Tabel 3.2 en 3.3).
- twee opeenvolgende fases na die voorafgaande fase met 'n dag tussenin waarop eerste-orde parakladiums oopgaan (fase 8; Tabel 3.2 en 3.3), en
- die fase waartydens alle blomme op 'n eerste-orde parakladium oop is (fase 9; Tabel 3.2 en 3.3).

Ten minste ses blompakkies is van elkeen van hierdie fases versamel. Die stampers is uitgedissekteer en in 2,5% Glutaaraldehyd (G.A.) in 0,01 M Na-fosfaatbuffer (pH 7,2) vir 24 uur by kamertemperatuur gefikseer. Die materiaal is na fiksering in dieselfde buffer gespoel voor dit gedehidreer is volgens die metode van Feder & O'Brien (1968).

Infiltrering en inbedding van materiaal in "Paraplast"-was is volgens die metode van Sass (1958) uitgevoer

waarna seriesneë met 'n draaimikrotoom gemaak en met safranien en kleurvaste groen gekleur is (Johanssen 1940 & Sass 1958).

Vir die maak van harsneë is die materiaal volgens die metode van Feder & O'Brien (1968) in gesuiwerde glikolmetakrilaat (GMA) ingebed. Die monomeermengsel het bestaan uit 94% (v/v) hidroksi-etielmetakrilaat, 5% (v/v) poli-etileenglikol 200 en 0,6% (g/v) bensoielperoksied. Vir GMA-inbedding is alluminium-bakkies gebruik. Holtes is in die bodem gedruk vir die stampers om in te lê. Die materiaal is vooraf met GMA geïnfiltreer deur dit vir twee afsonderlike tydperke van 24 uur in skoon monomeermengsel te laat waarna dit vir twee weke in vars monomeermengsel gelaat is vir die finale infiltrering. Die GMA is oornag in die oond by 60° C gepolimeriseer waarna die alluminium-bakkies verwyder en die materiaal uitgesaag is vir mikrotomering (Feder & O'Brien 1968). Mikrotomering van die GMA-materiaal is gedoen met behulp van 'n ultramikrotoom en glasmesse. Die sneë is met Schiff se reagens en Toluidien-blou by pH 4,4 gekleur (Sidman, Mottla & Feder 1961).

2.2.4. Vrugset

Vrugtellings is van 3 eerste-orde parakladiums per kloon per produksieperiode (36 eerste-orde parakladiums) gedoen om te bepaal watter persentasie van die vrugbeginsels oorsprong aan graanvrugte gee. Onderskeid is getref tussen vrugte wat onderskeidelik op tweede- en derde-orde parakladiums getel is deur elke blompakkie individueel te ondersoek vir die aanwesigheid van 'n saad. Saad is ge-oes ongeveer 40 dae nadat die blomme op die bloeiwyse begin oopgaan het. Daar is onderskeid gemaak tussen vrugte wat as gevolg van oopbestuiwing gevorm is en vrugte wat as gevolg van selfbestuiwing gevorm is.

2.2.5 Tetrazoliumtoets.

Die persentasie lewende en potensieel kiemkragtige embryo's is bepaal met behulp van 2 , 5 , 3-trifenieltetrazoliumchloried (Grabe 1970).

---o0o---

BLOEIWYSE

3.1 Inleiding.

3.2 Volwasse bloeiwyse van Digitaria eriantha.

3.2.1 Hoofas.

3.2.2 Parakladiums.

3.2.3 Groepering van tweede- en derde-orde parakladiums.

3.2.4 Bespreking.

3.3 Ontwikkeling en tydsverloop van die bloeiwysefasies.

3.4 Bespreking.

---oOo---

HOOFSTUK 3

BLOEIWYSE

3.1. Inleiding.

Die beskrywing, klassifisering en interpretering van bloeiwyses lewer reeds oor baie jare 'n probleem. Dit kan grootliks toegeskryf word aan die geweldige verskeidenheid vorme wat by die blomplant-bloeiwyses voorkom. Alhoewel bestaande beskrywende terminologie genoegsaam is om byvoorbeeld verskille in rangskikking van die blomme aan te dui, is dit nie voldoende vir vergelykende taksonomiese studies nie. Die taksonomie is gebaseer op 'n vergelyking van homoloë dele en blote beskrywende terminologie is nie hiervoor geskik nie. Die blomdraende dele van plante, waarop 'n enkele beskrywende term van toepassing is, is nie noodwendig homoloog aan mekaar nie (Weberling 1965). Die bloeiwyses van twee verskillende spesies mag byvoorbeeld beide as are geklassifiseer word alhoewel hul morfologie heelwat verskil. Verskillende spesies van dieselfde genus kan ook verskillende bloeiwyses dra.

Die tradisionele beskrywende klassifikasie van bloeiwyses kan dus nie die natuurlike verwantskappe reflekteer nie, aangesien dit onmoontlik is om te besluit watter dele van dieselfde of verskillende plante vergelykbaar is. Homoloë dele in die plant is nie herkenbaar in bloeiwyses deur inagneming van alleenlik die blomdraende dele van die plant nie. Dit is dus noodsaaklik dat die strukturele plan van die hele plant tydens 'n blomseisoen beskou moet word en 'n wye spektrum plantsoorte ingesluit moet word. Daar moet gepoog word om alle families van die Anthophyta hierby te betrek.

Troll (1964) het gevolglik gepoog om 'n breë basis daar

te stel vir die klassifisering van bloeiwyses. Hiervolgens kan twee hooftipes bloeiwyses onderskei word, naamlik monoteliëse en politeliëse bloeiwyses wat in breë trekke ooreenstem met die beperkte en onbeperkte bloeiwyses van Roepër (1826). Die bloeiwyse van Digitaria kan volgens Troll (1964) se sisteem, as monoteliëse beskou word en word hier kortliks verduidelik.

Die monoteliëse bloeiwyse (Fig.3.1) eindig in 'n terminale blom en so ook al die sytakke van die hoofas proksimaal van die terminale blom. Hulle is almal homolog en na hulle word verwys as parakladiums. Hier word onderskei tussen parakladiums van die eerste orde, parakladiums van die tweede orde, ensovoorts. Die parakladiums staan ook bekend as verrykingstakke ("enrichment branches") aangesien die teenwoordigheid van hierdie takke die potensiële aantal blomme in die sisteem vermeerder. Die area van verryking word gewoonlik voorafgegaan deur 'n area van inhibering waar die ontwikkeling van parakladiums onderdruk word en wat algemeen as die bloeisteel bekend staan.

Aangesien daar in die beskikbare literatuur geen bevredigende beskrywing van die bloeiwyse van D. eriantha opgespoor kon word nie, word dit vir die doel van hierdie studie aan die hand van Troll (1964) se monoteliëse tipe beskryf (Fig.3.2).

3.2. Volwasse bloeiwyse van D. eriantha.

3.2.1 Hoofas

Die area van verryking (bloeiass) is onverleng sodat die verrykingstakke naamlik parakladiums van die eerste orde, dig op mekaar en selfs in kranse voorkom (Fig. 3.2 en 3.3 A).

3.2.2 Parakladiums.

Die parakladiums van die eerste orde of sogenaamde "vingers" van die bloeiwyse, eindig gewoonlik in 'n terminale blom (Fig. 3.2). Die toepassing van Troll (1964) se terminologie op D. eriantha word diagrammaties in Fig. 3.2 voorgestel. Die aantal eerste-orde parakladiums per bloeiwyse varieer naamlik tussen 9 en 16. Die parakladium vertoon driehoekig in dwarsnee en die afgeplatte gedeeltes op die rande van die parakladium staan as vleuels bekend (Kok 1978). Die lengtes van die eerste-orde parakladiums varieer tussen 6,5cm en 15,7cm (Fig. 3.3 B en Tabel 3.1).

Die parakladiums van die tweede orde word op die eerste-orde parakladiums gedra. Die blompakkie terminaal op die steeltjie maak 'n integrale deel van die tweede-orde parakladium uit en daarom bestaan die tweede-orde parakladium dus uit die "steeltjie" sowel as die blompakkie (Fig. 3.4 A en B).

Die parakladiums van die derde orde kan aan die basis van die tweede-orde parakladium voorkom, soms oënskynlik op die eerste-orde parakladium (Fig. 3.4 A), of meer terminaal aan die tweede-orde parakladium geheg wees (Fig. 3.4 B). In albei gevalle bestaan die parakladium van die derde orde uit die kort steeltjie en die terminale blompakkie.

3.2.3 Groepering van tweede- en derde-orde parakladiums.

Tweede- en derde-orde parakladiums kan in groepe van 2 - 7 saam gegroepeer wees. Die parakladiums is egter nie altyd op dieselfde knoop geleë nie, maar kom naby mekaar voor as gevolg van overlappende litte soos blyk uit die aanwesigheid van meer as een hipsofil. Dit kom dan met die eerste oogopslag voor asof al die tweede- en derde-orde parakladiums bymekaar op een knoop gedra

word. In alle gevalle is daar 'n maksimum van een tweede- en twee derde-orde parakladiums wat so saam voorkom (Fig. 3.2). So 'n groep van drie parakladiums bymekaar vertoon twee variasies. In die eerste geval staan die proksimale derde-orde parakladiums skynbaar "los" van die tweede-orde parakladium (Fig. 3.2 by B) maar dit is omdat die basale deel van die tweede-orde parakladium nie verleng het nie. Die "los" derde-orde parakladium ontstaan dus saam met die tweede-orde parakladium uit dieselfde oksel en is dus 'n vertakking van die tweede-orde parakladium (Fig. 3.4 B). Die ander variasie vertoon beide derde-orde parakladiums duidelik as vertakkings van die tweede-orde parakladium (Fig. 3.2 by A).

'n Blompakkie wat alleen op 'n eerste-orde parakladium voorkom (Fig.3.5) verteenwoordig dus die terminale deel van 'n onvertakte tweede-orde parakladium terwyl twee blompakkies bymekaar onderskeidelik 'n tweede- en 'n derde-orde parakladium op een knoop verteenwoordig (Fig. 3.2 en 3.5 B). Waar vier blompakkies saam voorkom, verteenwoordig dit een tweede- en een derde-orde parakladium op twee verskillende knope, met 'n onverlengde lit wat die vier parakladiums as een groep van vier laat vertoon (Fig. 3.5 D). 'n Groep van vyf tweede- en derde-orde parakladiums bymekaar (Fig.3.5 E) bestaan dus uit een groep van twee (een tweede- en een derde-orde) parakladiums asook 'n groep van drie soos by Fig.5.3 C naamlik een tweede- en twee derde-orde parakladiums.

In sommige gevalle kom eerste-orde parakladiums voor wat slegs oor onvertakte en bykans sittende tweede-orde parakladiums beskik (Fig. 3.4 C) Die frekwensie van die groepe op die eerste-orde parakladiums word in Tabel 3.1 en Fig. 3.6 uiteengesit. Die groepering van een tweede- en een derde-orde parakladium blyk by al drie klone heelwat hoër te wees as enige van die ander

groeperings (Fig. 3.5 B). In die geval van kloon 9 is die persentasie enkel groepe van tweede- en derde-orde parakladiums so hoog as 88,8% terwyl dit by kloon 11 slegs 67,8% is. In teenstelling hiermee varieer die ander groeperings tussen 10,17% (Kloon 11; groeperings van 4) en 0,23% (kloon 9; groeperings van 5). Die gemiddelde aantal tweede- en derde-orde parakladiums per eerste-orde parakladium varieer tussen 81,1 (kloon 2) en 105,6 (kloon 9).

Die lengte van die eerste-orde parakladiums is nie noodwendig altyd in verhouding tot die aantal tweede- en derde-orde parakladiums wat op die eerste-orde parakladiums voorkom nie. Dit is toe te skryf aan die feit dat verskillende eerste-orde parakladiums verskillende groeperings tweede- en derde-orde parakladiums dra. Parakladium 3 van kloon 2 is slegs 11 cm lank, maar beskik oor 118 blompakkies (tweede- en derde-orde parakladiums) weens sy relatiewe hoë frekwensie groot groeperings. Eerste-orde parakladium 19 van kloon 2 is dieselfde lengte, maar beskik slegs oor 78 blompakkies weens sy lae frekwensie groot groeperings. Die gemiddelde lengte van die eerste-orde parakladiums is 12,1cm met die kortste eerste-orde parakladium 7cm (no 20; kloon 11) en die langste 15,5cm (no 4; kloon 9).

Gereduseerde tweede- en derde-orde parakladiums kom redelik algemeen op die bloeiwyses voor, maar deurgaans op die proksimale deel van die parakladiums. Hulle kan deel vorm van die tweede- en derde-orde parakladiumgroeperings of kan afsonderlik op 'n kort eerste-orde parakladium gedra word (Fig. 3.4 C).

3.2.4. Bespreking

Kok (1978) verwys na die verskillende lengtes steeltjies binne 'n bepaalde groep blompakkies as die primêre

(kortste), die sekondêre (dié langer as eersgenoemde), en die tersiêre (langste) steeltjies. Indien Troll (1964) en Weberling (1965) se terminologie gebruik word, word bogenoemde drie terme vervang met onderskeidelik parakladiums van die derde en tweede orde soos in 3.2.2 en 3.2.3 uiteengesit (Fig.3.1 en 3.2). Die punte van die eerste-orde parakladiums vertoon gewoonlik yler as die res van die parakladium aangesien die meeste enkel tweede-orde parakladiums in hierdie area voorkom. In die meeste gevalle kom 'n tweede- en derde-orde parakladium saam op een knoop op die eerste-orde parakladium voor en word afwisselend weerskante van die eerste-orde parakladium soos in twee ortostiege gedra (Fig. 3.5 B). Die groeperings van meer tweede- en derde-orde parakladiums kom hoofsaaklik aan die proksimale deel van die parakladium voor.

3.3 Ontwikkeling en tydsverloop van bloeiwysefasies.

Die ontwikkeling van die bloeiwyse is by kloon 2 nagegaan en word vir hierdie doel arbitrêr in tien fases ingedeel. Vier van hierdie fases word deur Figuur 3.7 voorgestel terwyl die fases volledig in Tabel 3.3 gedefinieer word. Om die tydsverloop van die bloeiwyse-ontwikkeling van D. eriantha vas te stel, is vyf bloeiwyses van kloon 2 gedurende die Augustus tot Desember-produksieperiode en vyf bloeiwyses tydens die Januarie tot Mei-produksieperiode nagegaan (Tabel 3.2 A, 3.2 B en Fig.3.8). Die gemiddelde tydsverloop in dae vir albei produksieperiodes per fase word in Tabel 3.3 aangedui. Al die pypstadiums van die bloeiwyses is op dieselfde dag gemerk waarna die tydsverloop per fase by elkeen noukeurig nagegaan is. Die bloeiwyses is uiteindelik ook almal ná afloop van die tydmeting op dieselfde dag ge-oes. Die totale tydsverloop by al die bloeiwyses is dus deurgaans dieselfde vir die betrokke deel van die seisoen alhoewel die tydsverloop tussen die fases (Fases 3 - 9) heelwat varieer.

Indien die gemiddeldes van die twee produksieperiodes van die seisoen per fase met mekaar vergelyk word, kan die volgende aspekte uitgelig word naamlik dat:

1. die verskil in tydsverloop van fase 1 tot 2 (59 dae teenoor 63 dae) uiters gering is in terme van die lengte van die hele blomtydperk. Hierdie variasie sal waarskynlik baie kleiner wees indien die tydsverloop oor 'n paar seisoene gemonitor word;

2. daar 'n groot mate van ooreenkoms is in die tydsverloop van fases 3 - 5 naamlik 6 dae teenoor 5,4 dae vir fase 3, 1,4 dae teenoor 2 dae vir fase 4 en 2 dae teenoor 1,6 dae vir fase 5;

3. die variasie in tydsverloop van fase 6 tot 9 groter is as gedurende fases 3 - 5 naamlik 3,4 dae teenoor 1,6 dae vir fase 6, 1,8 dae teenoor 3 dae vir fase 7, 4,6 dae teenoor 2,2 dae vir fase 8 en 4,4 dae teenoor 7,2 dae vir fase 9;

4. daar weinig verskil is in die totale tydsverloop van fases 3 - 9 naamlik 23,4 dae teenoor 23 dae;

5. daar weinig verskil in totale tydsverloop is oor alle fases naamlik 113 dae teenoor 110 dae.

'n Grafiese voorstelling van die tydsverloop van die bloeiwyse-ontwikkeling (Fases 2 - 9) word in Figuur 3.8 en 3.9 gegee.

3.4 Bespreking.

Uit bogenoemde gegewens is dit duidelik dat heelwat variasie voorkom ten opsigte van die tydsverloop tussen fases 3 - 9. Een van die redes hiervoor lê moontlik in die feit dat dit baie moeilik is om die fases op elke bloeiwyse presies af te baken. Dit is nie moontlik om

Tabel 3.3. Die gemiddelde tydsverloop in dae (vir albei produksieperiodes) van die ontwikkelingsfases van alle ondersoekte bloeiwyses van D. eriantha (Die tydsverloop in dae, dui die aantal dae aan wat verloop vanaf die begin van die een fase tot by die begin van die daaropvolgende fase).

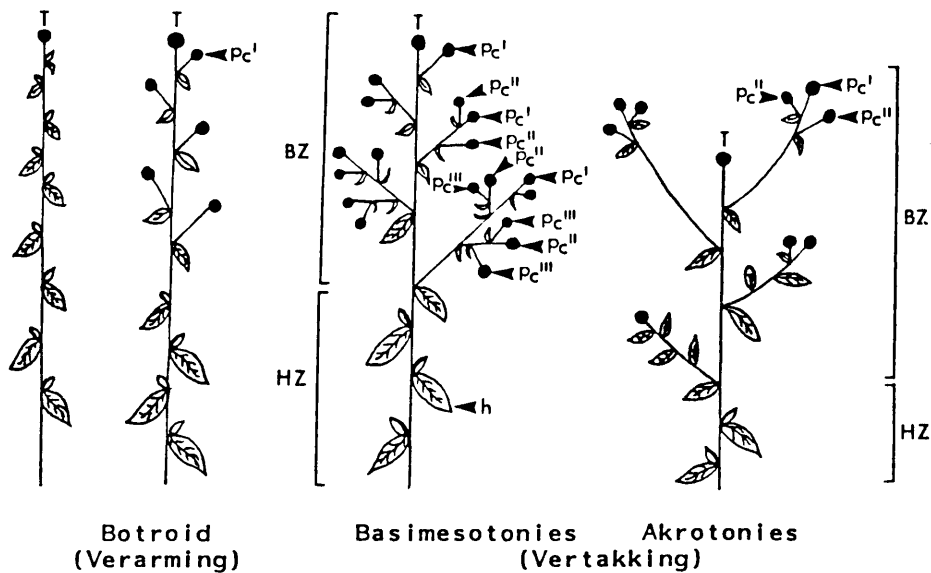
Fase no.	Fase-beskrywing	Tyds= verloop (dae)
1.	Gras begin bot	61
2.	Pypstadium	6
3.	Punt van bloeiwyse verskyn	2
4.	Bloeiwyse halfpad uitgegroe	2
5.	Bloeiwyse ten volle uitgegroe	2
6.	Bloeiwyse oopgevou	2
7.	Eerste blompakkies oop	3
8.	Sommige blompakkies op alle eerste-orde parakladiums oop	6
9.	Alle blomme op bloeiwyse oop	28
10.	Oes van vrugte	
TOTAAL		143

'n presiese lengte vir "halfpad uitgegroeï" (fase 4) te bepaal nie weens die lengte-variasie in eerste-orde parakladiums. Soortgelyke redes geld ook vir sommige van die ander fases.

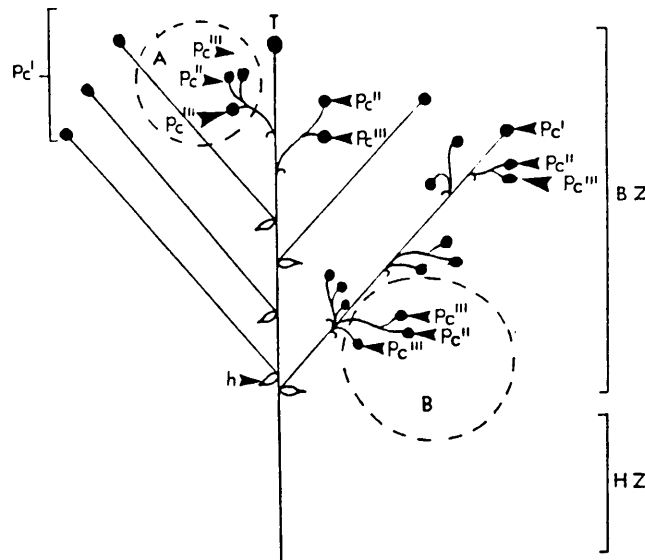
Die waarde van die afbakening van hierdie fases lê dus uitsluitlik daarin dat dit 'n poging is om die verloop van die ontwikkelingsproses aan te toon asook die tydsduur betrokke by hierdie ontwikkelingsproses, aan te dui. Uit die gegewens in Tabel 3.3 blyk dit dat die totale gemiddelde tydsduur vir die ontwikkeling van 'n enkele bloeiwyse vanaf die begin van die pypstadium tot bykans alle blompakkies op die bloeiwyse oopgegaan het ongeveer 23 dae neem (fases 2 tot 8). Die tydperk stem ooreen vir die Oktober tot Desember- sowel as die Januarie tot April-produksieperiodes. Die tydperk wat verloop vanaf die eerste antese totdat feitlik alle blomme op die bloeiwyse oopgegaan het is ongeveer 9 dae (fases 7 en 8). Die tydsverloop vanaf die begin van die pypfase totdat die punt van die bloeiwyse verskyn (fase 3) varieer tussen vyf en sewe dae terwyl die tussenfases (4-7) gesamentlik agt tot nege dae duur met die individuele tye van die tussenstadiums wat tussen 1,4 en 3,4 dae varieer. 'n Gemiddeld van 61 dae verloop vir beide produksieperiodes vanaf fases 1 tot 2 terwyl gemiddeld 28 dae verloop vanwaar feitlik alle blomme oop is tot die bloeiwyses reg is vir oes (fases 9 tot 10).

Die waarnemings vir die twee stelde resultate is verkry deur die bloeiwyse-ontwikkeling na te gaan tot aan die einde van Desember waarna die gras net bokant die grond afgesny is. Hierna is die bloeiwyse-ontwikkeling vir die nuwe grashalms weer gemonitor.

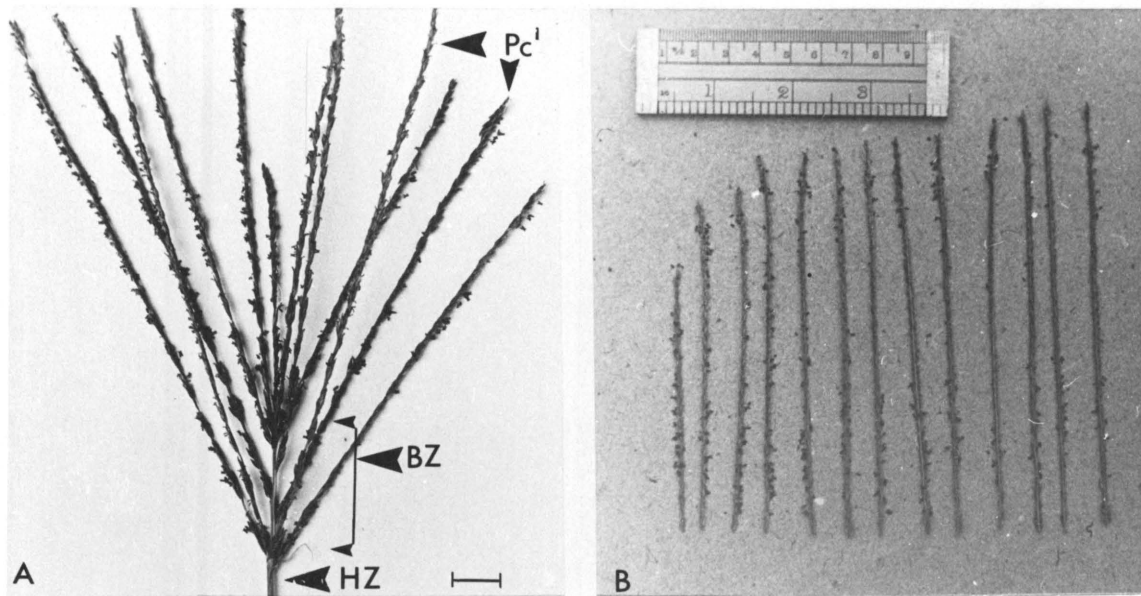
---oOo---



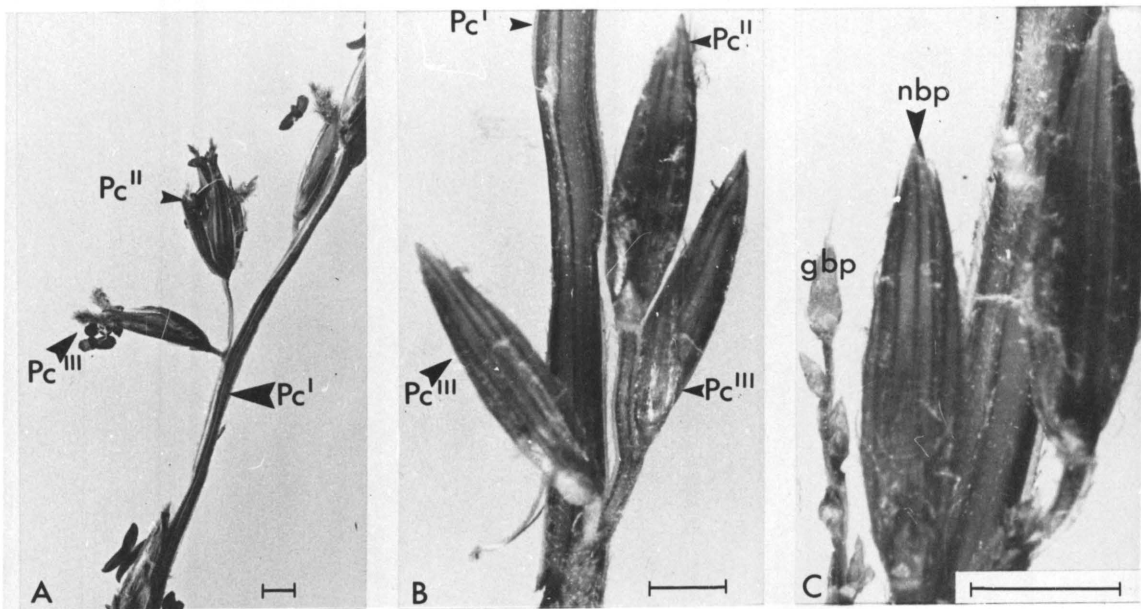
Figuur 3.1 Diagram van 'n monoteliese bloeiwyse.
 Simbole: BZ - area van verryking ; h - hipsofil ; HZ - area van inhibering ; Pc^I, Pc^{II} en Pc^{III} - parakladiums van die eerste-, tweede- en derde orde respektiewelik ; T - terminale blom.
 (Troll 1964 en Weberling 1965)



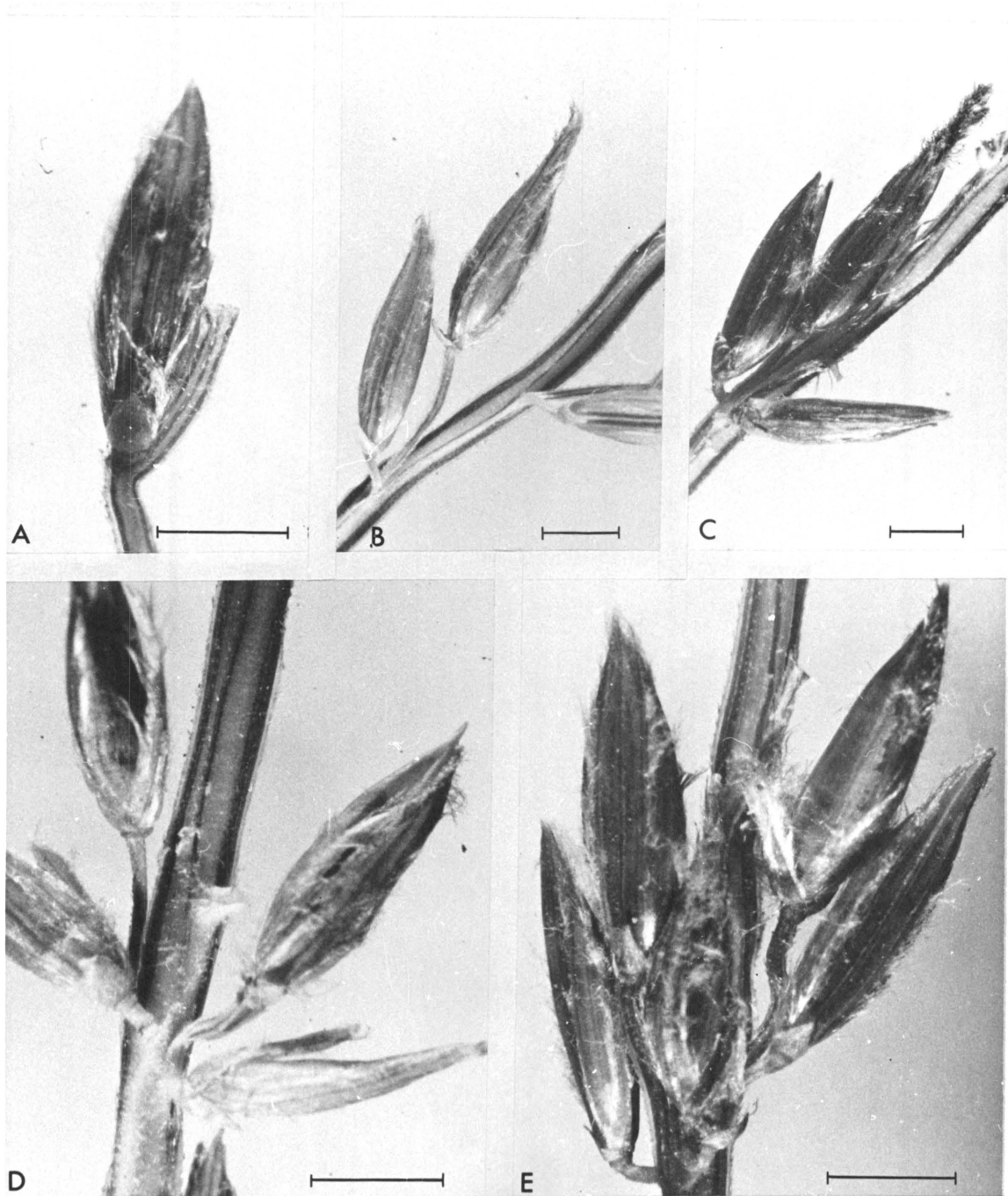
Figuur 3.2 Diagrammatiese voorstelling van die bloeiwyse van *D. eriantha* om die toepassing van Troll (1964) se terminologie te illustreer.
 Simbole: A - Derde-orde parakladium vertak vanuit tweede-orde parakladium ; B - Proksimale derde-orde parakladium "los" van tweede-orde parakladium; BZ - area van verryking ; h - hipsofil ; HZ - area van inhibering; Pc^I, Pc^{II} en Pc^{III} - parakladiums van die eerste-, tweede- en derde-orde respektiewelik ; T - terminale blom.



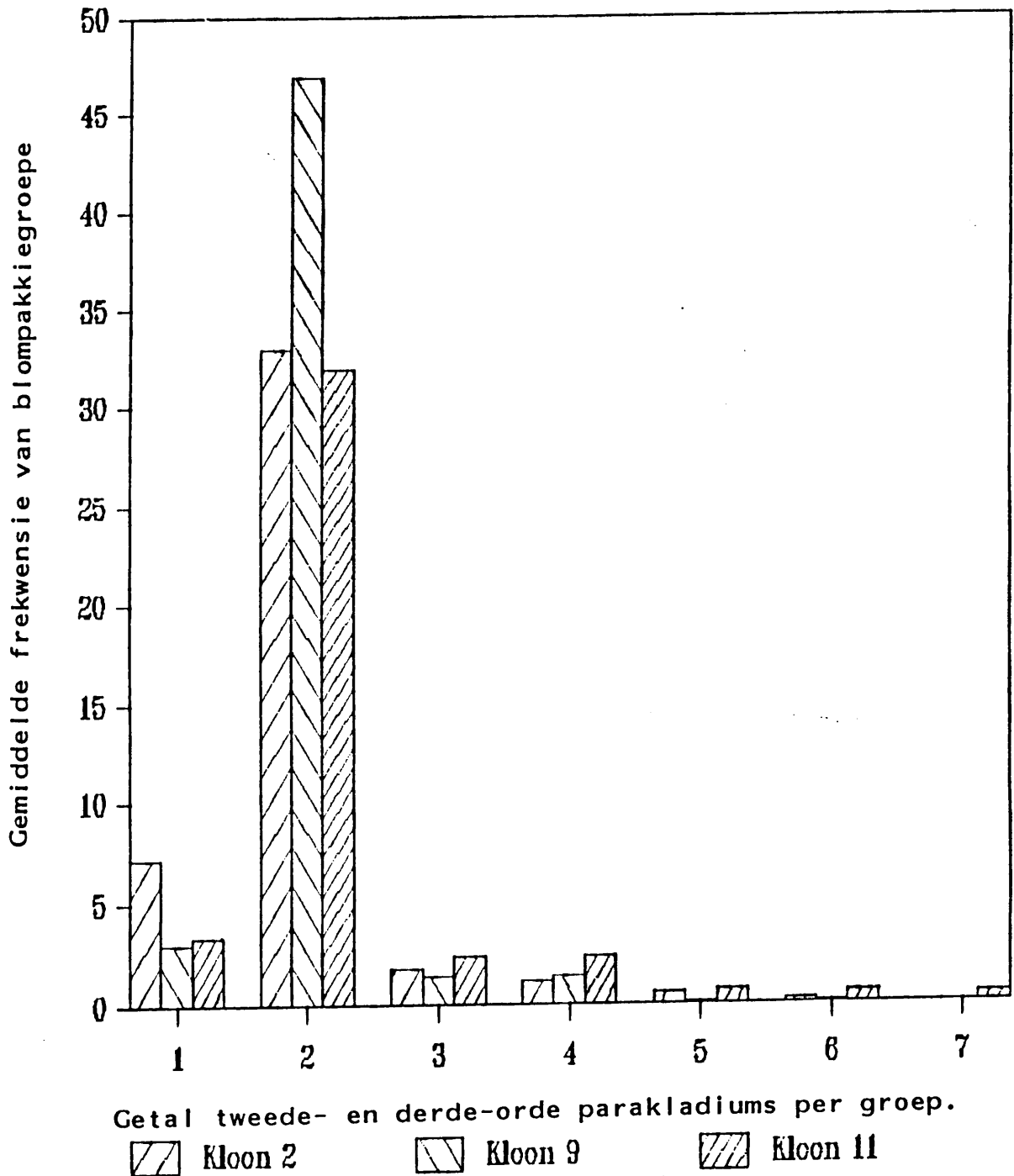
FIGUUR 3.3 A = Bloeisisteesem van *D. eriantha* (Simbole soos vir Fig. 3.1).
B = Variasie in lengte van eerste-orde parakladiums soos aangetref by *D. eriantha*. Skaallyn = 1cm.



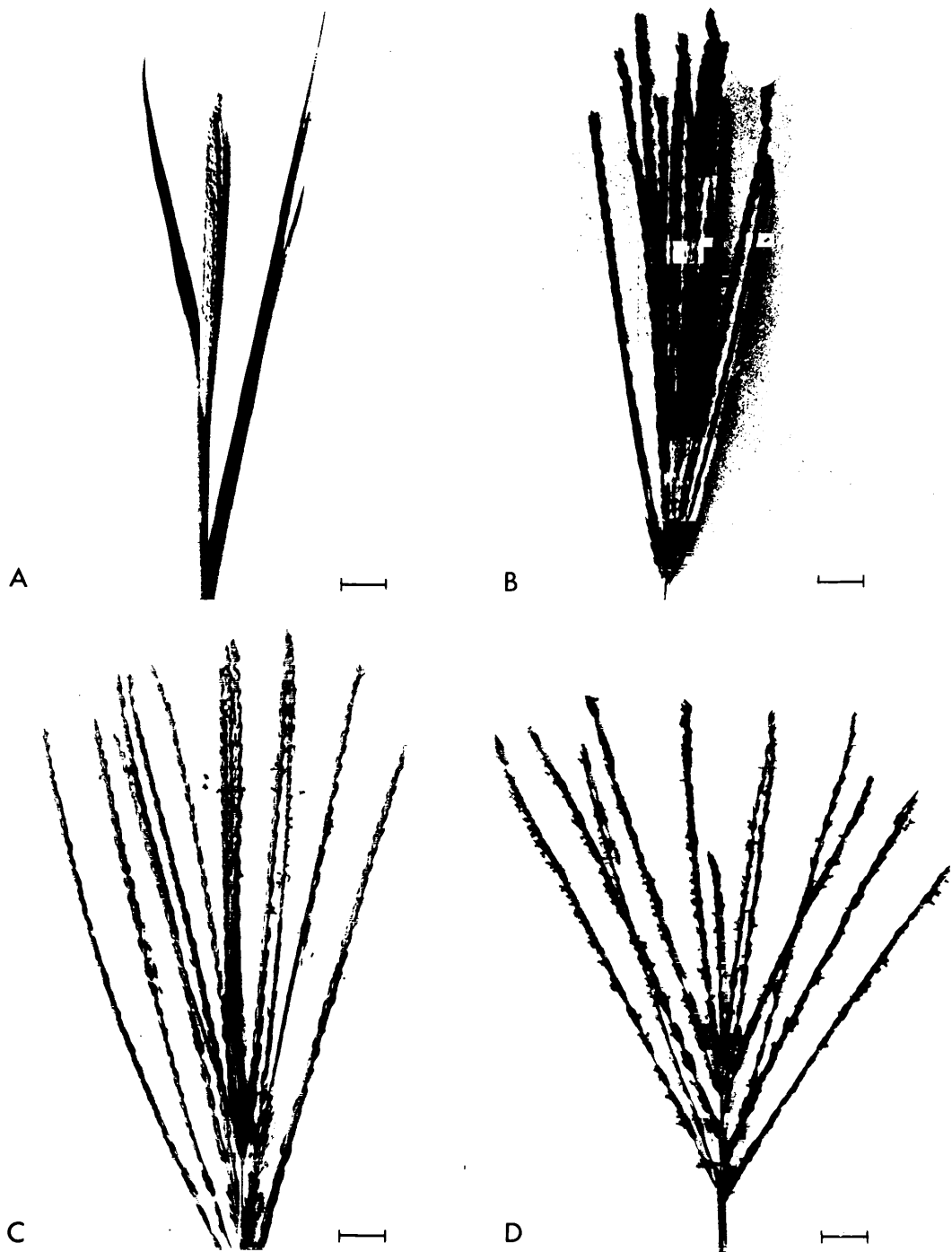
FIGUUR 3.4 A = Gedeelte van 'n eerste-orde parakladium (Pc^I) met tweede- en derde-orde parakladiums (Pc^{II} en Pc^{III}) waarop oop blompakkies voorkom
B = Gedeelte van 'n eerste-orde parakladium (Pc^I) met tweede- (Pc^{II}) en derde-orde (Pc^{III}) parakladiums elk met sy eie blompakkie.
C = Eerste-orde parakladium met slegs gereduseerde tweede-orde parakladiums. Skaallyn is deurgaans 1mm.
Simbole: Soos vir Fig. 3.1
gbp = gereduseerde tweede-orde parakladium
nbp = nie-gereduseerde tweede-orde parakladium



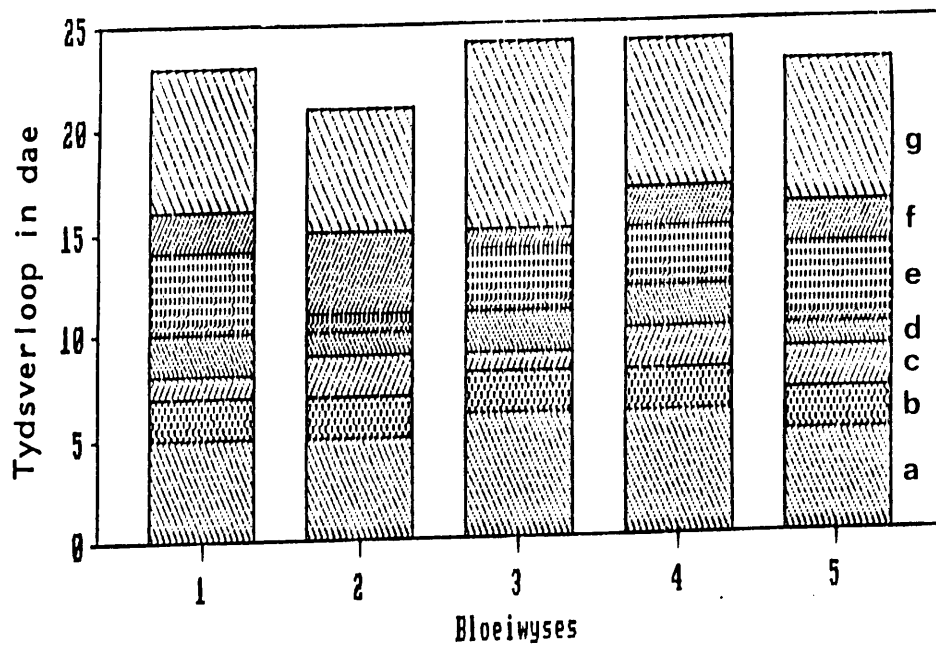
FIGUUR 3.5 Variasie in getal tweede- en derde-orde parakladiums wat saamgegroepeer voorkom by *D. eriantha*. A = enkel; B = twee; C = drie; D = vier; E = vyf. Skaallyn = 1mm



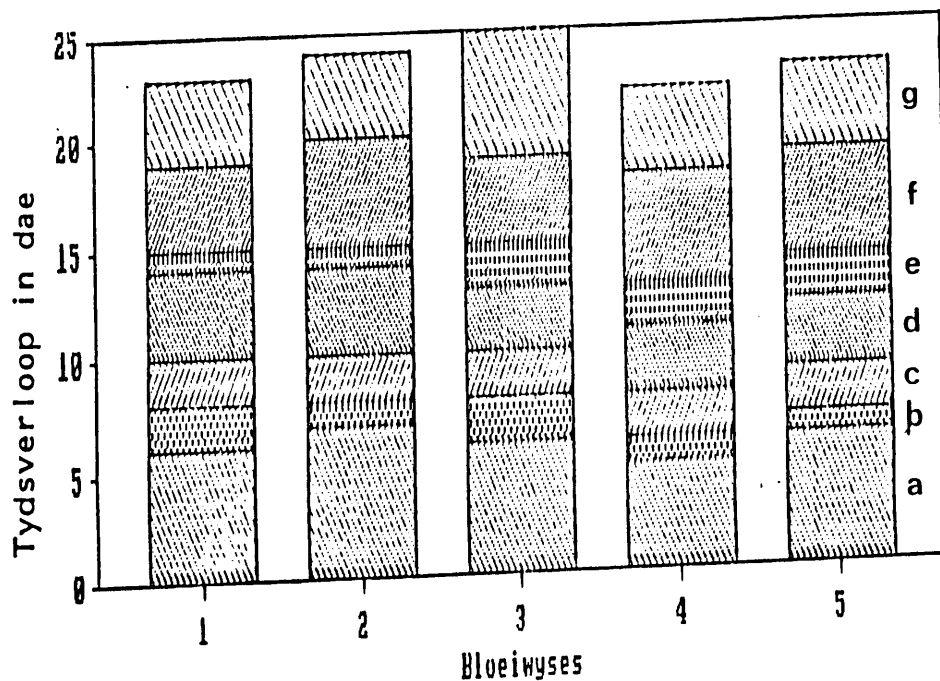
FIGUUR 3.6 Frekwensie van tweede- en derde-orde parakladiums per groep soos op eerste-orde parakladiums van klone 2, 9 en 11 aangetref (Sien Tabel 3.1)



FIGUUR 3.7 Fases in die ontwikkeling van die bloeiwyse van *D. eriantha* (kloon 2). A = halfpad uit (Fase 4); B = volledig uitgegroeï (Fase 5); C = bloeiwyse oopgevou en antese begin (Fase 7); D = blomme op alle parakladiums oop (Fase 8). Skaallyn = 1cm.

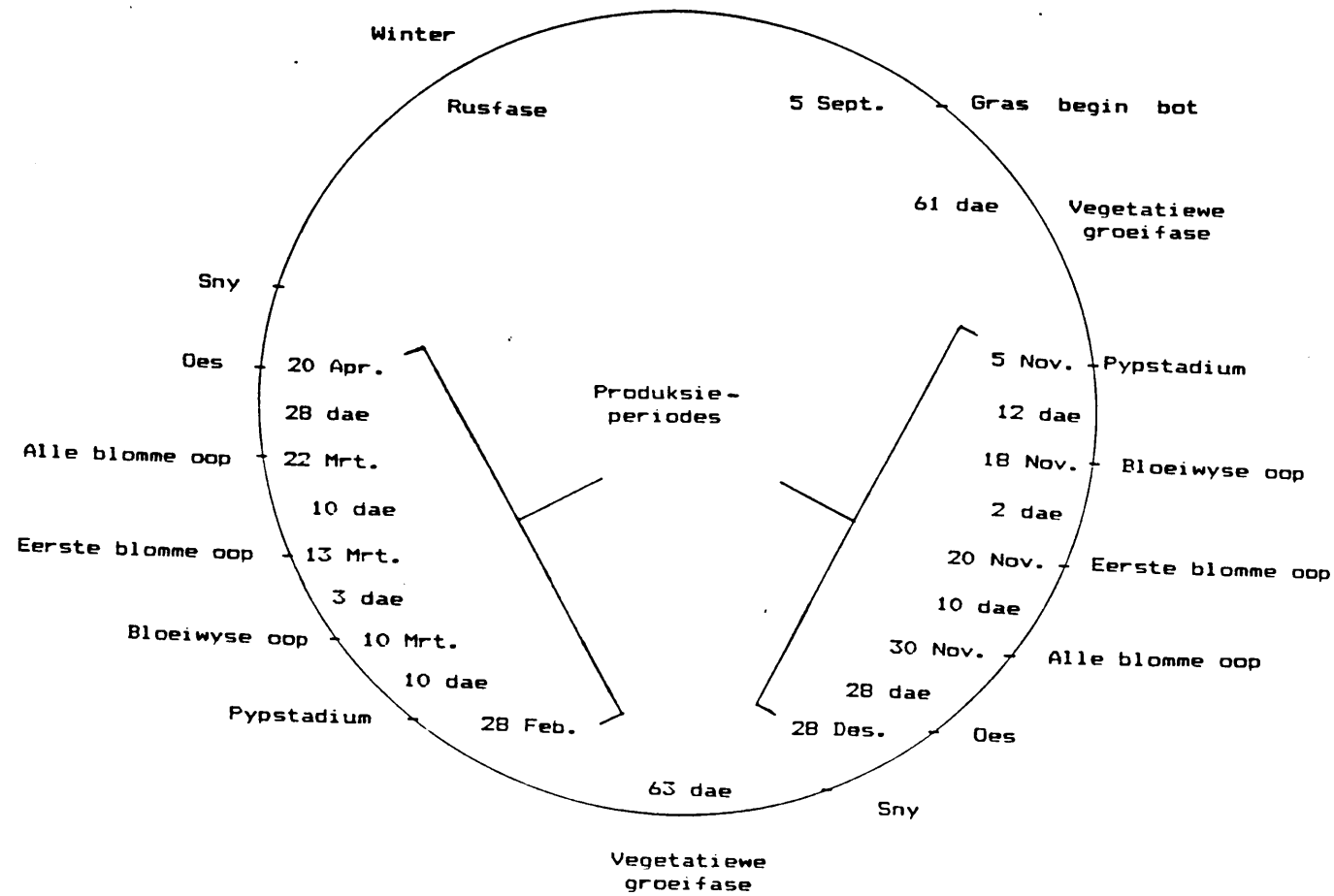


FIGUUR 3.8 A Voorstelling van die kumulatiewe tydsverloop van die ontwikkelingsfases van die bloeiwyses van *D. eriantha* (kloon 2) gedurende September tot Desember (Fases 2 - 9; Kyk Tabel 3.2 A)



FIGUUR 3.8 B Voorstelling van die kumulatiewe tydsverloop van die ontwikkelingsfases van die bloeiwyses van *D. eriantha* (kloon 2) gedurende Januarie tot Mei (Fases 2 - 9; Kyk Tabel 3.2 B)

- a = Tydsverloop tussen fases 2 en 3.
- b = Tydsverloop tussen fases 3 en 4.
- c = Tydsverloop tussen fases 4 en 5.
- d = Tydsverloop tussen fases 5 en 6.
- e = Tydsverloop tussen fases 6 en 7.
- f = Tydsverloop tussen fases 7 en 8.
- g = Tydsverloop tussen fases 8 en 9.



FIGUUR 3.9 'n Skematiese voorstelling van die tydsverloop van die vegetatiewe groeifases en reprodktiewe fases (produksieperiodes) van D. eriantha.

TABEL 3.1 GROEPERING VAN TWEDE-(Pc¹¹) EN DERDE-ORDE (Pc¹¹¹) PARAKLADI UMS OP DIE EERSTE-ORDE (Pc¹) PARAKLADIUMS VAN KLONE 2, 9 EN 11 ONDERSKEIDELIK

Pc ¹	KLOON 2								KLOON 9								KLOON 11									
	GROEPERING VAN Pc ¹¹ EN Pc ¹¹¹ OP Pc ¹						AANT. Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	Pc ¹ LENGTE IN CM	GROEPERING VAN Pc ¹¹ EN Pc ¹¹¹ OP Pc ¹						AANT. Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	Pc ¹ LENGTE IN CM	GROEPERING VAN Pc ¹¹ EN Pc ¹¹¹ OP Pc ¹							AANT. Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	Pc ¹ LENGTE IN CM	
	1	2	3	4	5	6			1	2	3	4	5	6			1	2	3	4	5	6	7			
1	7	35	2	1			87	10	2	61			1			128	14	3	37	3	1			2	104	13,5
2	4	36	7		1		102	9	3	53			3			127	15,5	1	29	4	3			2	103	12
3	5	24	7	4	2	3	118	11	2	59		1	1			127	14	4	30	1	2		2	1	85	11
4	6	40	4		1		103	13	2	51		1	1			111	15,5	5	30	2	1	1		1	87	13
5	9	30					69	13	2	53		1	1			115	14,5	2	35	1	2		1	1	94	10,5
6	5	34	3	1			86	14	3	52		2	1			117	12,5	5	27	8	2				102	11
7	4	31	1	2			77	11	2	49			2			108	15,5	3	34	1	3			2	100	12,5
8	8	35	3	1			103	10,5	6	50						110	13,5	3	35	3	3		2		104	13,5
9	6	30		2	1		79	14,5	3	47						97	15	5	33	1	2				82	9
10	7	27	2				67	14	3	49	3		8			142	13,5	2	36	4	3		1		104	12
11	8	28	1				67	13,5	8	34			1			80	11	2	33	1	4				87	10,5
12	10	39		1			88	13	2	38	4		1			82	13	3	24	3	2	2	2	2	90	12
13	7	38		2			91	13	1	37	3		2			92	14,5	5	35		1	1	4	2	122	12,5
14	8	40		1			92	12	4	45			1			98	14,5	4	38	2	2	1			99	11,5
15	7	36	3	2	1		101	13	4	44			1		1	96	11,5	1	33	3	2	1	1		103	11
16	7	31	1	2	3	1	101	13	2	43				1		92	12	4	29	2	6	1	1		103	10,5
17	11	33	1		1		85	11,5	2	47						99	14	3	33	3	2	1			91	11
18	9	28					65	8,5	2	43	7				1	109	13	3	38	2					85	10
19	7	30	1	2			78	11	2	42	1		1			93	11,5	5	29		4		1		85	10,5
20	7	33		2			81	10,5	2	42	1						10,5	3	22	2	3				65	7
TOTAAL	142	658	36	23	10	4	1 740	239	59	939	27		26	1	1	2 112	269	66	640	46	48	13	12	9	1 887	224,5
GEM.	7,11	32,9	1,8	1,15	,5	,2	87	11,9	2,95	46,9	1,35		1,35	,05	,05	105,6	13,45	3,3	32	2,3	2,4	,65	,6	,45	94,35	11,2
GEM. %	8,751	81,1	6,65	,56	3	1,47			2,6	88,8	3,8		5,1	,23	,33			3,4	67,8	7,3	10,17	3,44	3,8	3,33		
s	1,83	4,5	2,1	,83	,78	1,4	14,5		1,57	6,93	1,81		1,83	0	0	16,7		1,3	4,42	1,68	1,21	,48	1,0	,44	11,96	

Gemiddelde aantal tweede-(Pc¹¹) en derde-orde (Pc¹¹¹) parakladiums per eerste-orde (Pc¹) parakladium = 93,68

- 1 - 7 = Groepering van tweede-(Pc¹¹) en derde-orde (Pc¹¹¹) parakladiums op die eerste-orde (Pc¹) parakladiums
- Pc¹ = Eerste-orde parakladium
- Pc¹¹ = Tweede-orde parakladium
- Pc¹¹¹ = Derde-orde parakladium
- s = Standaard afwyking

TABEL 3.2 A Tydsverloop in dae van die ontwikkeling van bloeiwysefasies gedurende September tot Desember (kloon 2).

BLOEIWYSE NOMMER	ONTWIKKELINGSFASES										Totaal
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
1	0	59	6	2	2	4	1	4	4	31	113
2	0	59	7	1	2	4	1	5	4	30	113
3	0	59	6	2	2	3	2	4	6	29	113
4	0	59	5	1	2	3	3	4	4	32	113
5	0	59	6	1	2	3	2	5	4	31	113
TOTAAL	0	295	30	7	10	17	9	22	22	153	565
GEMIDDELD	0	59	6	1.4	2	3.4	1.8	4.6	4.4	30.6	113
s	0	0	,63	,48	0	,49	,75	,48	,8	1	0

TABEL 3.2 B Tydsverloop in dae van die ontwikkeling van bloeiwysefasies gedurende Januarie tot Mei (kloon 2).

BLOEIWYSE NOMMER	ONTWIKKELINGSFASES										Totaal
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
1	0	63	5	2	1	2	4	2	7	24	110
2	0	63	5	2	2	1	1	4	6	26	110
3	0	63	6	2	1	2	3	1	9	23	110
4	0	63	6	2	2	2	3	2	7	23	110
5	0	63	5	2	2	1	4	2	7	24	110
TOTAAL	0	315	27	10	8	8	15	11	36	120	550
GEMIDDELD	0	63	5.4	2	1.6	1.6	3	2.2	7.2	24	110
s	0	0	,49	0	,49	,49	1	,98	,98	1	0

- ONTWIKKELINGSFASES:
1. Gras begin bot
 2. Pypstadium
 3. Punt van bloeiwyse verskyn
 4. Bloeiwyse halfpad uitgegroe
 5. Bloeiwyse ten volle uitgegroe
 6. Bloeiwyse oopgevou
 7. Eerste blompakkies oop
 8. Sommige blompakkies op alle eerste-orde parakladiums oop
 9. Alle blomme op bloeiwyses oop
 10. Oes van vrugte

MORFOLOGIE EN ANTESE VAN DIE BLOMPAKKIE.

- 4.1 Inleiding
- 4.2 Blommorfologie
- 4.3 Antese
 - 4.3.1 Verloop van antese
 - 4.3.2 Volgorde van blompakkies wat antese ondergaan
- 4.4 Bespreking

---oOo---

HOOFSTUK 4

MORFOLOGIE EN ANTESE VAN DIE BLOMPAKKIE

4.1 Inleiding.

Aangesien bestuiwing en onverenigbaarheid 'n beduidende rol kan speel met betrekking tot vrugset by D. eriantha sal dit onnoukeurig wees om sinvolle afleidings oor vrugsetprobleme te probeer maak sonder om ook die blommorfologie en antese in aanmerking te neem. Gegewens ten opsigte van beide bogenoemde aspekte is onontbeerlik vir bestudering van die verloop van bestuiwing en bevrugting. Blomantese en die volgorde van antese van die blompakkies per eerste-orde parakladium is nagegaan om te bepaal wanneer en hoeveel blompakkies per eerste-orde parakladium oopgaan en oor watter tydperk van die seisoen dit geskied.

4.2 Blommorfologie.

Die blompakkies van D. eriantha is onvolledig twee-blommig soos deur Kok (1978) beskryf is. Die proksimale (onderste) blommetjie is steriel en die distale (terminale) een fertiel (Fig. 4.1 A). Vir die doel van hierdie navorsing is die boonste blommetjie dus van groot belang aangesien vrugvorming slegs by hierdie blom kan voorkom. Aangesien die blommorfologie van Digitaria deur Kok (1978) volledig bespreek is sal hier volstaan word met 'n korter en minder gedetailleerde beskrywing in aansluiting by die ander aspekte van hierdie studie.

Die blompakkie bestaan uit 'n boonste en onderste gluma wat weerskante van die twee blommetjies aan die basis van die blompakkie vasgeheg is (Fig. 4.1 A). Die onderste gluma is klein en onopvallend en is gewoonlik aan die basis van die onderste lemma geleë. Die boonste

gluma daarenteen, is heelwat groter en strek oor ongeveer die helfte tot twee derdes van die blompakkie en bedek sodoende 'n gedeelte van die boonste lemma.

Die eerste blommetjie bestaan uit 'n groot onderste lemma wat aan die buitekant harig voorkom en weg van die as van die eerste-orde parakladium gerig is. Die lemma is aan die buitekant ryklik be-aar wat soos riwwe op die buitenste oppervlak daarvan vertoon. Die onderste palea daarenteen is slegs 'n klein onopsigtelike, gereduseerde blaartjie aan die binnekant van die onderste lemma. Geen andresium of ginesium kom by hierdie blommetjie voor nie. Die lodikulas is sterk gereduseer of totaal afwesig.

Die distale blommetjie is 'n volledige fertiele blom (Fig. 4.2 A - C). Die boonste lemma word gedeeltelik deur die boonste gluma bedek en is na die eerste-orde parakladium gerig. Die boonste lemma is effens groter as die boonste palea en omsluit die boonste palea grotendeels. Beide die boonste lemma en boonste palea is oënskynlik glad en haarloos hoewel daar tog papille op voorkom (Kok, 1978). Die boonste lemma en boonste palea omsluit dus saam 'n ruimte waarin die andresium en ginesium voorkom. Die andresium bestaan uit drie meeldrade met elk 'n lang helmdraad asook 'n groot opvallende helmknop. Die helmknop bestaan op sy beurt uit twee helmhokke wat elk met 'n lengtespleet oopgaan. Die helmknoppe vertoon helder pers in die volwasse toestand. Wanneer die blommetjie toe is, is die helmdrade opgerol binne-in die blom, maar ontvou heeltemal tydens antese en dra sodoende die helmknoppe buite die blommetjie uit (Fig. 4.1 B en 4.3 F).

Die ginesium is saamgestel uit 'n klein peervormige, kleurlose, bostandige vrugbeginsel met twee pluimvormige stempels. Die stempels is wit tot ligpers tydens antese.

4.3 Antese.

4.3.1 Verloop van antese.

Vir die doel van hierdie ondersoek is die antese-proses in 'n aantal fases verdeel om die antese van verskillende blomme met betrekking tot tydsverloop met mekaar te kan vergelyk. Die antese van tweede- en derde-orde parakladiums van kloon 2 is gemonitor. Figuur 4.3 gee 'n voorstelling van die fases wat waargeneem is. Die bepaling van die fases is uiters arbitrêr aangesien daar geen duidelik waarneembare grense tussen die opeenvolgende fases is nie. Die fases sluit in:

- Antese-fase 1. Helmknoppe en/of stempel sigbaar (Fig. 4.3 A).
- Antese-fase 2. Blompakkie kwart oop (Fig. 4.3 B).
- Antese-fase 3. Helmknoppe halfpad uit (Fig. 4.3 C).
- Antese-fase 4. Helmknoppe driekwart uit (Fig. 4.3 D).
- Antese-fase 5. Helmknoppe begin open (Fig. 4.3 E).
- Antese-fase 6. Helmknoppe heeltemal uitgestoot.
- Antese-fase 7. Helmdrade verleng (Fig. 4.3 F).

Tydens antese by D. eriantha swel die lodikulas en stoot die boonste lemma en boonste gluma weg van die sentraal geleë boonste palea om sodoende plek te maak vir die helmknoppe en stempel om te verskyn. Op hierdie stadium raak die helmknoppe en stempels sigbaar (Fig. 4.3 A, antese-fase 1). Die belangrikheid van die funksie van die lodikulas tydens antese word sterk deur Kerner (1895), Connor (1979) en Raju et al. (1984) beklemtoon. Raju, Jones & Ledingham (1984) toon aan dat die lodikulas aansienlike verandering tydens antese ondergaan en dat wateropname die hoof oorsaak hiervoor is. O'Toole, Hsiao & Namunco (1984) het gedemonstreer dat die waterpotensiaal van die lodikulas direk verband hou met antese want by toestande van hoë waterpotensiaal vind geen antese plaas nie. Tydens die oopgaan van die

blompakkie verskyn die helmknoppe en stempels feitlik gelyktydig. Hierna begin die ontvouing van die helmdrade en style sodat die stempels en helmknoppe gelyktydig na buite uitgestoot word. Die tydsverloop van hierdie aksies is in Tabel 4.1 uiteengesit. Die stempels is aanvanklik in die groef tussen die twee helmhokke geleë en word stelselmatig uitgetrek deur die verlenging van die helmdrade. Die helmdrade is aansienlik langer as die style. Soos die helmknoppe uitgestoot word, vou die helmdrade stelselmatig oop (Fig. 4.3 D en E; fases 4 en 5). Uiteindelik is die stempels en helmknoppe heeltemal los van mekaar en verleng die helmdrade verder om die helmknoppe redelik ver buite die blompakkie uit te dra. Die punte van die helmhokke open gewoonlik eers wanneer die helmknoppe heeltemal uitgestoot is (antese-fase 6). Soms is die distale gedeelte van die helmhok egter reeds oop sodra hulle sigbaar raak. In gevalle waar die helmhokke eers oopgaan nadat hulle uitgestoot is kan hulle maklik verwyder word en is die stempels sodoende nog ongekontamineer en geskik vir handbestuiwing. Indien die helmhokke reeds oop is wanneer hulle sigbaar word, is die stempels meesal reeds met eie stuifmeel gekontamineer.

Antese by D. eriantha toon 'n redelike variasie ten opsigte van die tyd wat dit die blomme neem om te open. Antese vind gewoonlik tussen 20h00 en 01h00 plaas. Namate die piektyd van die blomperiode bereik word, gaan die blomme gewoonlik vroeër in die aand oop. Nader na die einde van die blomperiode open heelwat minder blomme per aand en gaan die blomme heelwat later oop, selfs na 23h00, en kan antese tot so laat as 03h00 voorkom. Gedurende die piektyd van die blomperiode wat vanaf ongeveer 20 Oktober tot 20 November in die eerste produksieperiode strek, het die blomme vanaf 20h00 begin oopgaan en was die daaglikse piek by ongeveer 20h45. Na 22h00 was meeste van die blomme wat op een aand sou

open reeds volledig oop.

Die totale tydsverloop van die antese-proses van die individuele blomme varieer vanaf 64 minute (kortste) tot 72 minute (langste) (Tabel 4.1). Heelwat variasie in tydsverloop ten opsigte van die verskillende fases is aangeteken wat tot gevolg gehad het dat die fases uiters arbitrêr gekies is. Die tydsverloop van die antese-fases varieer tussen 3,8 minute (fases 4) en 22,8 minute (fases 6). Die gemiddelde tydsverloop per fase word in Tabel 4.1 aangedui. Die gemiddelde totale tydsverloop vir die oopgaan van 'n blompakkie is 68,8 minute. Weens die arbitrêre aard van die grense is soms variasie van tot vyf minute per fase verkry.

Die invloed van relatiewe humiditeit by antese het duidelik geblyk uit die bestuiwingseksperimente. Indien die helmknoppe tydens antese afgebreek en net so gelaat word, duur dit slegs enkele minute voordat die hele helmknop uitdroog en oopbars. Indien die helmknoppe egter in 'n petribakkie met klam filtreerpapier geplaas word bly die helmhokke vir 'n verdere paar minute toe voor hulle open. Hierdie verskynsel is reeds vroeër deur Burson & Young (1983) waargeneem. Die anteseproses word oënskynlik ook deur hoë relatiewe humiditeit vertraag. Daar is opgemerk dat antese oor die algemeen heelwat later (of glad nie) plaasgevind het ná 'n bui reën as tydens droër tydperke. Gegewens hieromtrent is nie genoteer nie en vereis verdere ondersoek. Raju *et al.* (1984) wys daarop dat antese by Avena 'n piek tussen 25°C en 28°C bereik.

4.3.2 Volgorde waarin blompakkies antese ondergaan.

Drie eerste-orde parakladiums van klone 2, 9 en 11 is ondersoek om die volgorde van antese by hulle blompakkies na te gaan. Die eerste-orde parakladiums is elk in gelyke proksimale, mediane en distale dele

verdeel om 'n beter aanduiding te kry van die volgorde van antese met verwysing na die posisie van die blompakkies op die eerste-orde parakladiums wanneer hulle oopgaan. Verder is tussen tweede- en derde-orde parakladiums onderskei. Die resultaat hiervan word in Tabelle 4.2, 4.3 en 4.4 saamgevat en in Figuur 4.4 opgesom.

4.4 Bespreking.

Die blompakkies van 'n bepaalde bloeiwyse gaan geleidelik oor 'n tydperk van 23 dae oop. Die eerste blompakkies begin eers oopgaan nadat die volledige bloeiwyse heeltemal uitgegroeï en oopgevou het (Fig. 3.7 C en Fase 5 van Tabel 3.3). Die eerste-orde parakladiums verskil ook van mekaar ten opsigte van die dag waarop die eerste blompakkie oopgaan. Dit duur ongeveer 10 dae vandat die eerste blompakkie op 'n eerste-orde parakladium oopgegaan het totdat al die blompakkies op die betrokke eerste-orde parakladium antese ondergaan het (Fig. 4.4 en Tabel 4.2, 4.3 en 4.4).

Die blompakkies op 'n bepaalde eerste-orde parakladium gaan gewoonlik in 'n spesifieke volgorde oop. Uit die tabelle en figure kan gesien word dat die tweede-orde blompakkies wat aan die bokant en in die middel van die eerste-orde parakladium voorkom, gewoonlik eerste oopgaan. Eers vanaf die tweede of derde dag begin van die derde-orde blompakkies oopgaan. Die grootste persentasie tweede-orde blompakkies gaan dus reeds binne die eerste drie dae oop terwyl die grootste persentasie derde-orde blompakkies eers vanaf dag drie oopgaan. Figuur 4.5 en Tabel 4.5 wat beide saamgestel is uit die gegewens van Tabelle 4.2 tot 4.4 en Fig. 4.4 toon samevattend die volgende belangrike waarnemings.

1. Ongeveer 34% van die tweede-orde blompakkies is reeds op dag een oop terwyl slegs 0,41% van die derde-

orde blompakkies reeds op dag een oop is.

2. Die grootste persentasie tweede-orde blompakkies (88%) is reeds oop teen dag vier, terwyl 'n relatief groot persentasie derde-orde blompakkies steeds toe is.

3. Bykans al die tweede-orde blompakkies (99,5%) is reeds op dag ses oop teenoor slegs 78% van die derde-orde blompakkies.

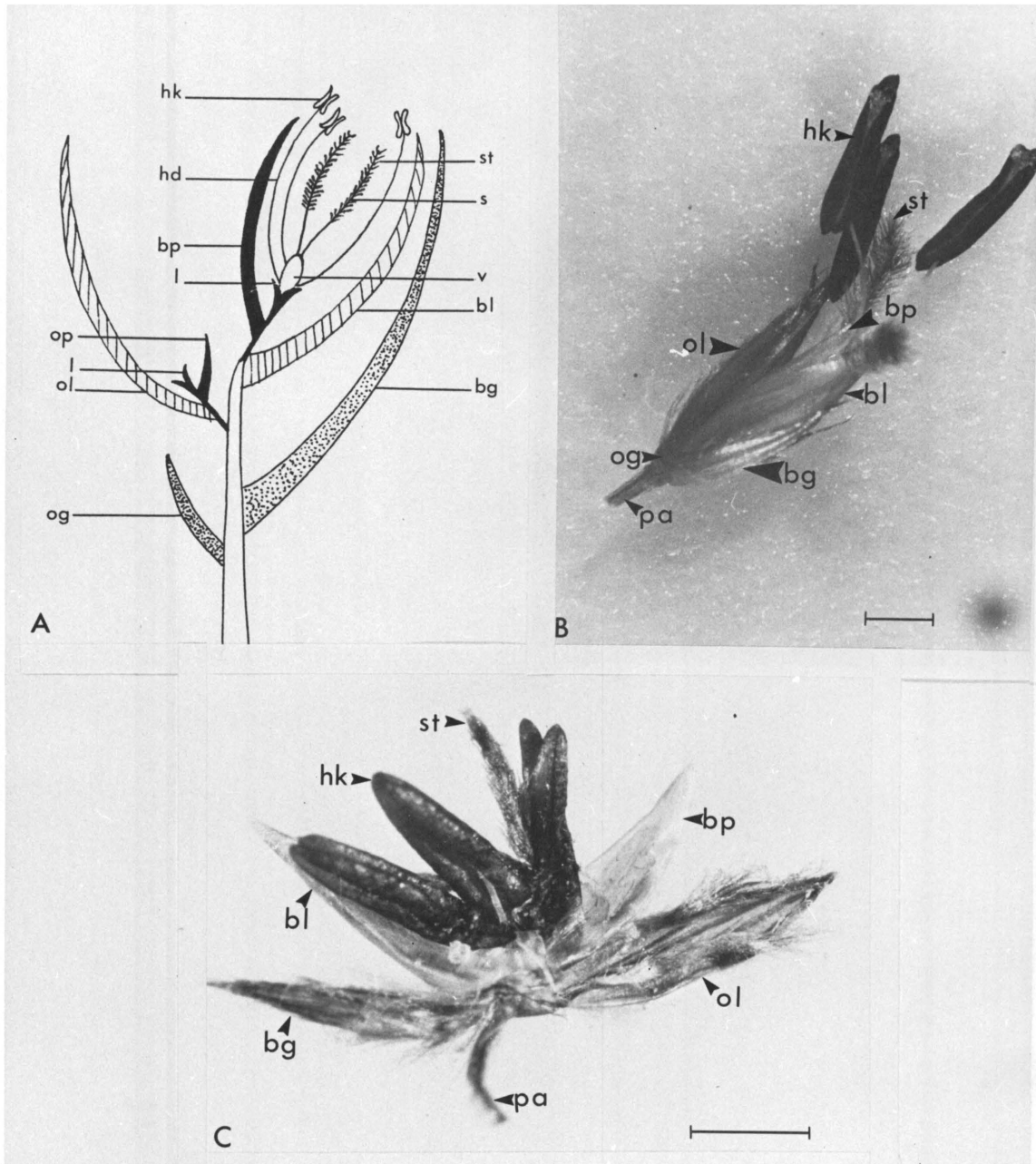
4. Die piek vir antese van die tweede-orde blompakkies lê tussen dag een en dag vier terwyl die piek vir antese van die derde-orde blompakkies tussen dag drie en dag sewe lê.

Bogenoemde inligting dui daarop dat bykans alle blomme 99,6% op die eerste-orde parakladiums antese ondergaan. Bestuiwing kan dus by alle blomme ewe geredelik plaasvind aangesien selfbestuiwing in die oorgrote meerderheid gevalle voorkom (Kyk hoofstuk 5). Die feit dat antese per bloeiwyse oor so 'n lang tydperk versprei is (23 dae per bloeiwyse) kan voordelig sowel as nadelig vir die plant wees. Die voordeel hieraan verbonde is dat die invloed wat die eksterne faktore (temperatuur, wind en die humiditeit) op bestuiwing en stuifmeelkieming gedurende hierdie periode mag uitoefen, verminder word. Indien antese van al die blomme slegs gedurende een of oor enkele dae sou plaasvind, kan ongunstige toestande 'n meer drastiese uitwerking op reproduksie hê. Omdat antese egter oor 'n relatief lang tydperk plaasvind is die moontlikheid vir ongunstige toestande gedurende hierdie hele periode baie gering en die kans op suksesvolle bestuiwing en stuifmeelkieming dus groot.

Die nadeel aan 'n lang antese-periode verbonde, is dat dit onmoontlik is om graanvruggies met 'n homogene ouderdom te oes. Aangesien ryp blompakkies spontaan

afgesnoer word, bemoeilik dit die keuse van 'n oestyd. Die beste oestyd is wanneer die bloeisteel of area van inhibering op die bloeiwyses verkleur (Dannhauser 1985). Dit is ongeveer 28 dae nadat alle blomme op die bloeiwyse oopgegaan het (Kyk Fig. 3.9 en Tabel 3.2 A en 3.2 B). In teelprogramme sal deeglik na hierdie aspek gekyk moet word.

---oOo---

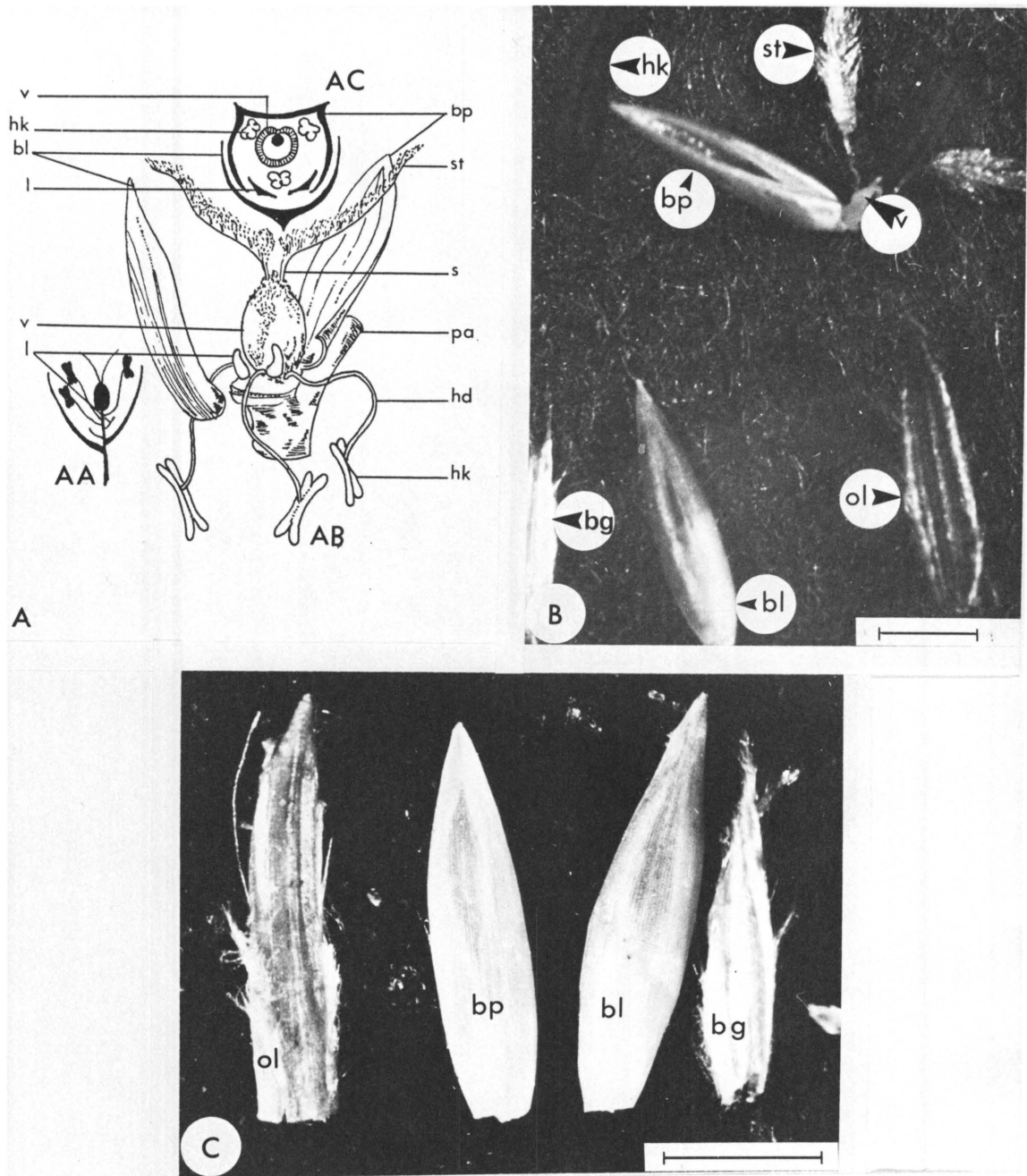


FIGUUR 4.1 A = Diagrammatiese voorstelling van die blompakkie van D. eriantha.

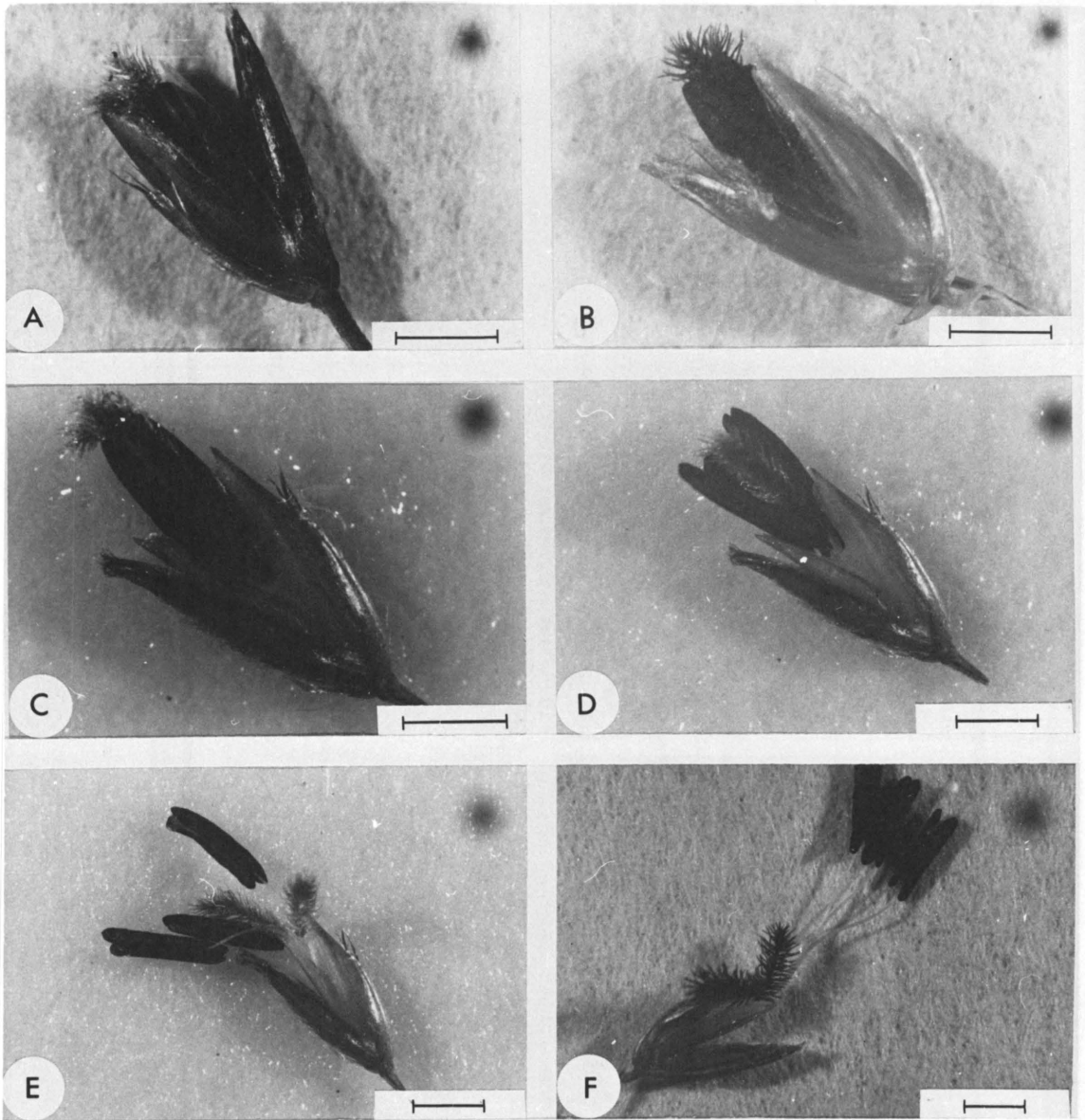
B = Die blompakkie van D. eriantha ná antese.

C = 'n Oopgetrekte blompakkie om die posisie van die verskillende dele aan te dui.

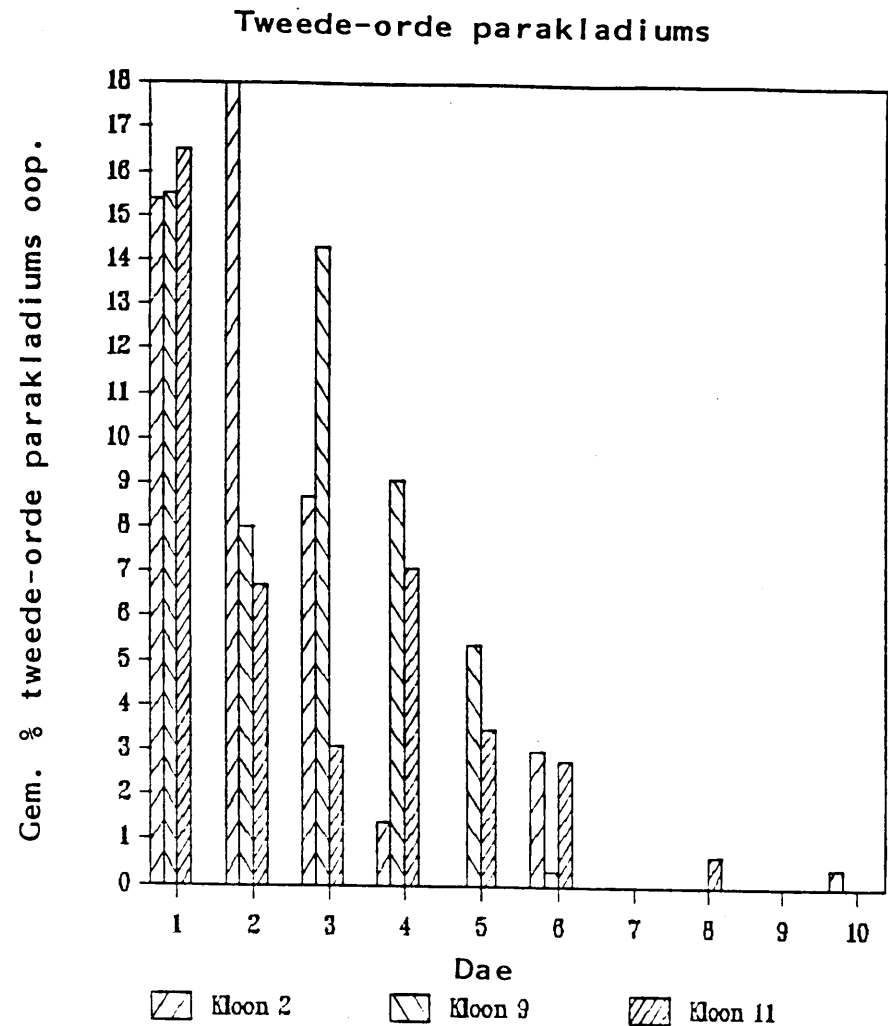
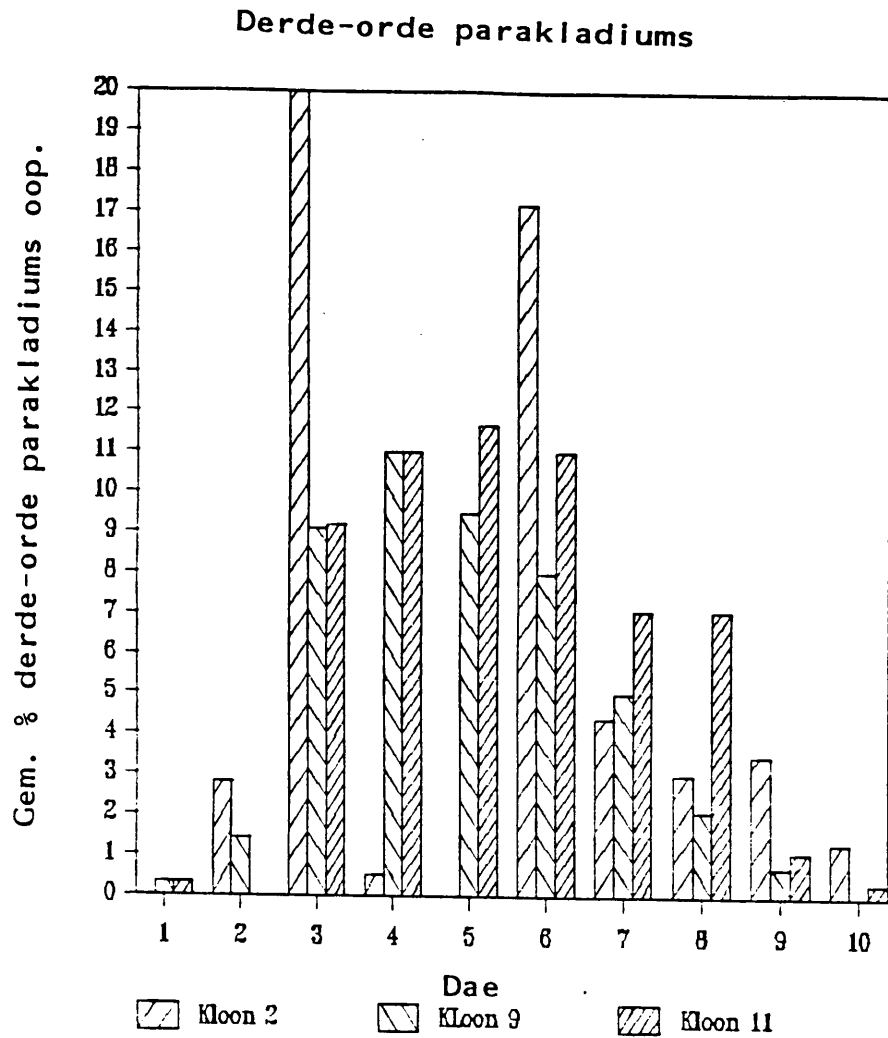
Simbole: bg = boonste gluma; bl = boonste lemna; bp = boonste palea; hd = helmdraad; hk = helmknop; l = lodikula; og = onderste gluma; ol = onderste lemna; op = onderste palea; pa = parakladium; s = styl; st = stempel; v = vrugbeginsel. Skaallyn = 1mm. A = oorgeteken uit Kok (1978).



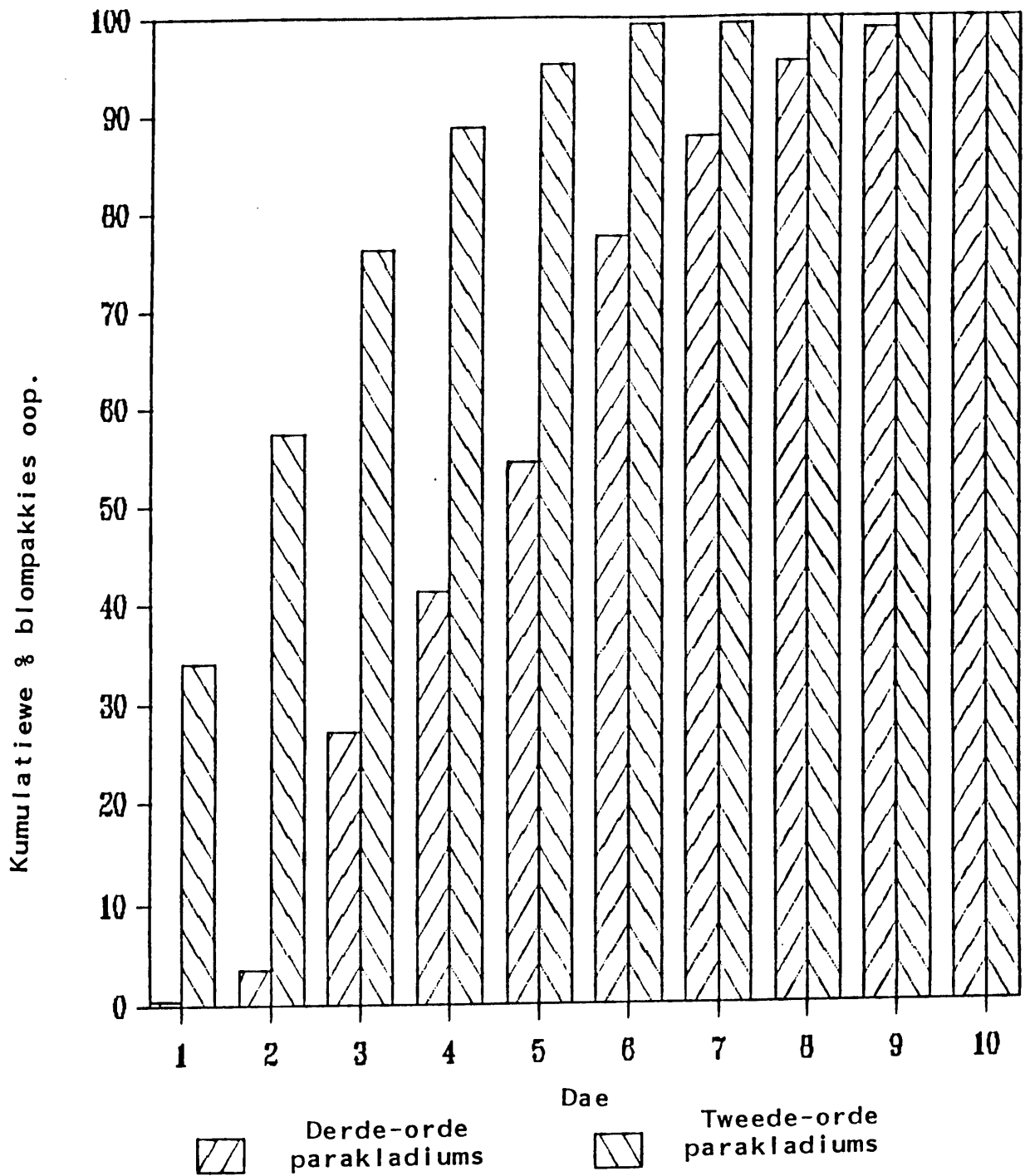
FIGUUR 4.2 AA = Diagrammatiese voorstelling van 'n gedissekteerde distale blommetjie van *D. eriantha*.
 AB = 'n Gedissekteerde distale blom van *D. eriantha*.
 AC = 'n Blomdiagram van die distale blom van *D. eriantha*.
 B = 'n Gedissekteerde blompakkie.
 C = Gedissekteerde gluma, lemmas en paleas om die verhouding in grootte aan te dui.
 Skaallyn = 1mm.
 Simbole soos vir Figuur 4.1. A = Oorgeteken uit Esau (1977).



FIGUUR 4.3 Fases tydens antese van 'n *D. eriantha*-blompakkie. A = Fase 1; B = Fase 2; C = Fase 3; D = Fase 4; E = Fase 5; F = Fase 7. Skaallyn = 1mm.



FIGUUR 4.4 Die frekwensie van die oopgaan van tweede- en derde-orde blompakkies van klonne 2, 9 en 11 (Oktober - Desember).



FIGUUR 4.5 'n Saamgestelde histogram om die kumulatiewe anteseffekwensie van die tweede- en derde-orde parakladiums van klone 2, 9 en 11 gesamentlik aan te toon (Oktober - Desember).

TABEL 4.1 Individuele en kumulatiewe tydsverloop in minute van die verskillende antesefases van tien distale fertiele blomme van *D. eriantha*. (Kloon 2 ; Oktober tot Desember produksieperiode)

BLOMNOMMER												
FASE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	101.	GEM.
	Pc ^{II}	Pc ^{III}	Pc ^{II}	Pc ^{II}	Pc ^{II}	Pc ^{III}	Pc ^{II}	Pc ^{II}	Pc ^{III}	Pc ^{III}		
1	00,00	00,00	00,00	00,00	00,00	00,00	00,00	00,00	00,00	00,00	0	00,0
	10m	12m	11m	11m	11m	14m	13m	14m	12m	12m	120m	12m
2	10,00	12,00	11,00	11,00	11,00	14,00	13,00	14,00	12,00	12,00	120	12,0
	10m	12m	9m	9m	9m	11m	10m	9m	10m	10m	99m	09,9
3	20,00	24,00	20,00	20,00	20,00	25,00	23,00	23,00	22,00	22,00	219	21,9
	6m	6m	8m	6m	7m	2m	3m	6m	5m	5m	54	05,4
4	26,00	30,00	28,00	26,00	27,00	27,00	26,00	29,00	27,00	27,00	273	27,3
	4m	5m	5m	2m	4m	1m	4m	4m	5m	4m	38	03,8m
5	30,00	35,00	33,00	28,00	31,00	28,00	30,00	33,00	32,00	31,00	311	31,1
	18m	14m	14m	16m	13m	14m	15m	14m	16m	13m	147m	14,7
6	48,00	49,00	47,00	44,00	44,00	42,00	45,00	47,00	48,00	44,00	458	45,0
	28m	23m	23m	21m	23m	22m	22m	23m	22m	21m	228	22,8
7	76,00	72,00	70,00	65,00	67,00	64,00	67,00	70,00	70,00	65,00	686	68,8
s												6,88

- * Getalle met "m" aangedui verwys na die tydsverloop in minute van 'n betrokke fase van 'n spesifieke blom.
- * Getalle in fase 7 aangedui verwys na die totale tydsverloop van die antese proses van elke blom.
- * Getalle in fase 1 tot 7 verwys na die kumulatiewe tydsverloop van die fases van die antese proses van elke blom.

Simbole:

Pc^{II} = Parakladium van die tweede orde

Pc^{III} = Parakladium van die derde orde

s = Standaardafwyking

TABEL 4.2. Volgorde van antese van die blompakkies op kloon 2 met onderskeid tussen tweede-(Pc¹¹) en derde-orde (Pc¹¹¹) parakladiums

		KLOON 2																						
		DAE																						
Pc ¹		1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		TOT		
		Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	
2.1																								
Bo	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	8	0	2	5	0	4	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	12
Mid	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	10	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	10	12	
Ond	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	0	0	6	0	3	4	2	0	0	0	0	6	0	1	0	1	0	1	0	1	11	13	
Tot	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	18	0	8	5	3	19	3	1	0	0	0	9	0	1	0	1	0	1	0	1	32	37	
XOop	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	26	0	11,5	7,2	4,3	27,5	4,3	1,4	0	0	0	13	0	1,4	0	1,4	0	1,4	0	1,4	46,1	53,3	
2.2																								
Bo	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	0	0	8	0	1	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	10	
Mid	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	1	0	11	0	5	0	0	0	0	0	10	0	4	0	0	0	0	0	0	0	18	14	
Ond	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	4	0	0	2	0	4	0	5	1	2	12	13	
Tot	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	1	0	19	0	13	0	0	0	0	0	5	20	0	6	0	4	0	5	1	2	39	37	
XOop	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	1,3	0	25	0	17	0	0	0	0	0	6,5	26,3	0	7,9	0	5,3	0	6,5	1,3	2,6	68	74	
2.3																								
Bo	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	4	0	3	1	0	12	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	16	
Mid	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	11	0	4	0	0	14	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	16	16	
Ond	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	0	0	7	0	4	0	0	0	0	0	1	5	0	3	0	2	0	2	0	1	12	13	
Tot	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	15	0	14	1	4	26	0	0	0	0	2	10	0	3	0	2	0	2	0	1	35	45	
XOop	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	18,8	0	17,5	1,3	5	32,5	0	0	0	0	2,5	12,5	0	3,8	0	2,5	0	2,5	0	1,3	70	90	
Gem XOop	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	15,4	0	18	2,8	8,7	20	1,4	0,5	0	0	3	17,2	0	4,4	0	3	0	3,5	4	1,3	46,9	52,7	

- SIMBOLE:
- Pc¹ ▪ Parakladiums van eerste orde
 - Pc¹¹ ▪ Parakladiums van tweede orde
 - Pc¹¹¹ ▪ Parakladiums van derde orde
 - Bo ▪ Distale derde van eerste-orde parakladium
 - Mid ▪ Mediane derde van eerste-orde parakladium
 - Ond ▪ Proximale derde van eerste-orde parakladium
 - XOop ▪ Persentasie blompakkies oop
 - Gem XOop ▪ Gemiddelde persentasie blompakkies oop op al drie parakladiums

TABEL 4.3. Volgorde van antese van die blompakkies op kloon 9 met onderskeid tussen tweede-(Pc¹¹) en derde ordes-(Pc¹¹¹) parakladiums

		KLOON 9																						
		DAE																						
Pc ¹		1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		TOT		
		Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	
9.1																								
Bo	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	16	0	2	0	1	3	2	10	0	3	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	18
Mid	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	1	0	2	0	8	0	5	1	4	3	0	4	0	2	0	0	0	0	0	0	20	10	
Ond	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	0	0	0	0	0	0	6	0	5	0	1	8	0	3	0	2	0	0	0	0	12	13	
Tot	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	17	0	4	0	9	3	13	11	9	6	1	14	0	5	0	2	0	0	0	0	53	41	
%Oop	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	18	0	4,3	0	9,6	3,2	13,8	11,7	9,6	6,4	1	15	0	5,3	0	2,1	0	0	0	0	56,2	43,7	
9.2																								
Bo	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	4	0	6	0	5	1	1	15	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	21	
Mid	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	0	0	2	0	13	0	2	1	0	9	0	1	0	2	0	1	0	0	0	0	17	14	
Ond	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	0	0	0	0	2	0	7	1	2	1	0	4	0	2	0	1	0	0	0	0	11	9	
Tot	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	4	0	8	0	20	1	10	17	2	15	0	5	0	4	0	2	0	0	0	0	44	44	
%Oop	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	4,5	0	9	0	22,7	1,1	11,4	19,3	2,3	17	0	5,7	0	4,5	0	2,3	0	0	0	0	49,9	49,9	
9.3																								
Bo	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	18	1	2	4	0	16	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	22	
Mid	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	5	0	8	0	5	6	0	1	0	4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	18	12	
Ond	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	0	0	0	0	5	0	2	0	4	1	0	2	0	5	0	2	0	2	0	0	11	12	
Tot	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	23	1	10	4	10	22	2	2	4	5	0	3	0	5	0	2	0	2	0	0	49	46	
%Oop	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	24,2	0	10,5	4,2	10,5	23,1	2,1	2,1	4,2	5,3	0	3,1	0	5,3	0	2,1	0	2,1	0	0	51,5	47,3	
Gem %Oop	Pc ¹¹ Pc ¹¹¹	15,5	,33	8	1,4	14,3	9,1	9,1	11	5,4	9,5	,33	8	0	5	0	2,1	0	,7	0	0	52,6	47,1	

- SIMBOLE:
- Pc¹ = Parakladiums van eerste orde
 - Pc¹¹ = Parakladiums van tweede orde
 - Pc¹¹¹ = Parakladiums van derde orde
 - Bb = Distale derde van eerste-orde parakladium
 - Mid = Mediane derde van eerste-orde parakladium
 - Ond = Proksimale derde van eerste-orde parakladium
 - %Oop = Persentasie blompakkies oop
 - Gem %Oop = Gemiddelde persentasie blompakkies oop op al drie eerste-orde parakladiums

TABEL 4.4. Volgorde van antese van die blompakkies op kloon 11 met onderskeid tussen tweede-(Pc¹¹) en derde-orde (Pc¹¹¹) parakladiums

KLOON 11																							
DAE																							
Pc ¹	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		TOT		
	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	
11.1																							
Bo	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	4	0	7	0	0	0	5	2	2	0	0	10	0	0	4	0	0	0	0	18	16
Mid	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	0	0	0	0	1	0	9	0	0	0	0	15	0	3	0	2	0	0	0	10	20
Ond	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	0	0	0	0	0	0	1	0	7	0	8	1	0	6	2	5	0	1	0	18	14
Tot	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	4	0	7	0	1	0	15	2	9	0	8	26	0	9	2	11	0	1	0	46	50
%Oop	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	4,2	0	7,3	0	1	0	15,6	2,1	9,4	0	8,3	27	0	9,4	2,1	11,4	0	1	0	47,9	51,9
11.2																							
Bo	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	9	0	1	0	0	11	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	14
Mid	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	10	0	5	0	0	0	0	8	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	15
Ond	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	0	0	0	0	7	5	0	1	5	0	2	6	0	5	0	2	0	0	0	6	27
Tot	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	19	0	6	0	18	5	11	1	12	0	2	6	0	5	0	2	0	0	0	31	56
%Oop	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	21,8	0	6,9	0	20,6	5,7	12,6	1,1	13,8	0	2,3	6,9	0	5,7	0	2,3	0	0	0	35,5	64,2
11.3																							
Bo	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	11	1	0	0	0	7	0	5	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	17
Mid	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	12	0	3	0	0	0	12	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	19
Ond	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	0	0	3	0	8	0	0	1	0	10	0	5	0	5	0	4	0	0	0	11	25
Tot	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	23	1	6	0	8	7	0	18	0	21	0	5	0	5	0	4	0	0	0	37	61
%Oop	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	23,4	1	6,1	0	8,2	7,1	0	18,4	0	21,4	0	5,1	0	5,1	0	4,1	0	0	0	37,7	62,2
Gem %Oop	Pc ¹¹	Pc ¹¹¹	16,5	,33	6,7	0	3,1	9,2	7,1	11	3,5	11,7	2,8	11	0	7,1	,7	7,1	0	1,1	0	40,4	58,9

- SIMBOLE:
- Pc¹ = Parakladiums van eerste orde
 - Pc¹¹ = Parakladiums van tweede orde
 - Pc¹¹¹ = Parakladiums van derde orde
 - Bo = Distale derde van eerste-orde parakladium
 - Mid = Mediane derde van eerste-orde parakladium
 - Ond = Proksimale derde van eerste-orde parakladium
 - %Oop = Persentasie blompakkies oop
 - Gem %Oop = Gemiddelde persentasie blompakkies oop op al drie eerste-orde parakladiums

TABEL 4.5 Vergelyking ten opsigte van die gemiddelde persentasie oop blomme op opeenvolgende dae by kloon 2, 9 en 11 respektiewelik met spesifieke verwysing na tweede- en derde-orde parakladiums afsonderlik (Kyk Tabel 4.2 - 4.4).

DERDE-ORDE PARAKLADIUMS

DAG	KLOON			TOT %	GEM %	KUM GEM. %	KUM % D OOP
	2	9	11				
1	0,0	,33	,33	,66	,22	,22	,41
2	2,8	1,4	0,0	4,2	1,4	1,62	3,03
3	20,0	9,1	9,2	38,3	12,7	14,32	26,9
4	0,5	11,0	11,0	22,5	7,5	21,82	41,1
5	0,0	9,5	11,7	21,2	7,1	28,92	54,5
6	17,2	8,0	11,4	36,6	12,2	41,12	77,49
7	4,4	5,0	7,1	16,5	5,5	46,62	87,8
8	3,0	2,1	7,1	12,2	4,1	50,72	95,5
9	3,5	,7	1,1	5,3	1,8	52,52	98,9
10	1,3	0,0	,33	1,63	,54	53,06	100,0
GEM %	52,7	47,1	59,26	139,09	53,1	53,06	100,0
s	7,2	4,3	4,98	13,74	4,56		

TWEEDE-ORDE PARAKLADIUMS

DAG	KLOON			TOT%	GEM %	KUM GEM %	KUM T OOP
	2	9	11				
1	15,4	15,5	16,5	47,4	15,8	15,8	33,9
2	18,0	8,0	6,7	32,7	10,9	26,7	57,4
3	8,7	14,3	3,1	26,1	8,7	35,4	76,07
4	1,4	9,1	7,1	17,6	5,9	41,3	88,75
5	0,0	5,4	3,5	8,9	3,0	44,3	95,2
6	3,0	0,33	2,8	6,13	2,0	46,3	99,5
7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	46,3	99,5
8	0,0	0,0	0,7	0,7	0,2	46,53	100,0
9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	46,53	100,0
10	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	46,53	100,0
GEM %	46,5	32,6	40,4	139,5	46,5	46,53	100,0
s	6,92	6,18	5,1	16,59	5,5		
TOT%	99,2	99,7	99,66	298,6	99,6	99,6	200,0

- SIMBOLE :** TOT % = Totale persentasie blompakkies van kloon 2, 9 en 11 oop.
- GEM % = Gemiddelde persentasie blompakkies van kloon 2, 9 en 11 oop.
- KUM GEM % = Kumulatiewe gemiddelde persentasie blompakkies van kloon 2, 9 en 11 oop.
- KUM % T OOP = Kumulatiewe persentasie blompakkies van tweede-orde parakladiums van kloon 2, 9 en 11 oop.
- KUM % D OOP = Kumulatiewe persentasie blompakkies van derde-orde parakladiums van kloon 2, 9 en 11 oop.
- s = Standaardafwyking

STUIFMEEL

5.1 Inleiding

5.2 Stui fmeel morfologie

5.2.1 Uitwendige bou

5.2.2 Stui fmeel wand

5.2.2.1 Eksien

5.2.2.2 Intien

5.3 Stui fmeel-lewenskragtigheid

5.3.1 Ensiemtoets

5.3.2 Sitoplasma-kleuring

5.3.3 Stui fmeel kieming.

a) In vitro-kieming.

b) In vivo-kieming op stempels.

5.4 Bespreking.

---oOo---

HOOFSTUK 5

STUIFMEEL

5.1 Inleiding.

Die stuifmeel van D. eriantha is ondersoek om te probeer vasstel of daar enige verband is tussen die lae vrugset (Tabel 7.1 en 7.2) en stuifmeelkwaliteit. Aangesien die morfologie van die stuifmeel nog nie voorheen ondersoek is nie, is daar terselfdertyd na dié aspek ook gekyk. Onverenigbaarheid en persentasie geaborteerde of dooie stuifmeel kan belangrike faktore wees by die swak vrugset wat by D. eriantha voorkom. 'n Bepaling van die lewenskragtigheid van die stuifmeel van D. eriantha is dus noodsaaklik voordat sinvolle gevolgtrekkings en afleidings ten opsigte van die voortplantingsbiologie van D. eriantha gemaak kan word.

Heelwat studies met betrekking tot onverenigbaarheid van stuifmeel en stempel is reeds op verskeie plantsoorte gedoen wat daarop dui dat dit 'n groot invloed op fertiliteit by plante kan uitoefen (Heslop-Harrison 1982; Heslop-Harrison et al. 1984, 1985 a, 1985 b; Burson & Young 1983 en Hiratsuka, Tezuka & Yamamoto 1983). Pritchard & Hacker (1972) beskou geaborteerde stuifmeel as een van die direkte oorsake van steriliteit by Digitaria. In hul stuifmeel-ondersoek van D. eriantha (= D. smutsii en =D. pentzii) en D. livida is gevind dat geeneen van genoemde Digitaria-spesies oor genoegsame lewenskragtige stuifmeel beskik nie. Slegs 0,4% van D. eriantha (= D. pentzii) se stuifmeel het gekleur terwyl die ander twee naamlik D. eriantha (= D. smutsii) en D. livida geen stuifmeelkleuring getoon het nie. Slegs by D. macroglossa is kleuring by 90,4% van die stuifmeel gevind (Pritchard & Hacker 1972). In hierdie ondersoek is verskillende tegnieke toegepas om die kwaliteit van die stuifmeel te bepaal (Kyk by materiaal

en metodes 2.2.2). Die resultate van in vivo-kieming is van groot belang aangesien dit 'n aanduiding kan gee van die kanse van bevrugting asook moontlike onverenigbaarheid tussen die stuifmeel en die stempel.

5.2 Stuifmeelmorfologie.

5.2.1 Uitwendige bou

Die stuifmeel van D. eriantha is monaad soos verwag word by plantsoorte waar hoofsaaklik windbestuiwing voorkom, en min of meer sferies (Fig. 5.1 A - F). Die stuifmeel beskik slegs oor een apertuur naamlik 'n porium. Die stuifmeel is dus polêr, monoporaat en sferoïdaal. Die porium is geleë in 'n verhewe gedeelte en is krassimarginaat (porus anularis) omdat 'n duidelike kraag om die porium voorkom.

In sommige gevalle is die porium heeltemal oop (Fig. 5.1 B), maar soms is dit gedeeltelik (Fig. 5.1 D), of geheel (Fig. 5.1 E) met 'n operkulum bedek. Die eksien vertoon fyn-vratagtig en is pilaat tot retikulaat (Fig. 5.1 F). Die grootte van tien stuifmeelkorrels wat gemeet is varieer tussen 22 μm en 37 μm . Die kleiner stuifmeelkorrels is gewoonlik geaborteer of geplasmoliseer (Fig. 5.3 A en B).

5.2.2 Stuifmeelwand.

5.2.2.1 Eksien

Die eksien-gedeelte van die sporoderm bestaan uit bakulums en 'n tektum wat aaneenlopend aan die buitekant van die bakulums voorkom. Die bakulums is sigbaar as pilaaragtige strukture tussen die tektum aan die buitekant en die neksien aan die binnekant (Fig. 5.2 A). Die tektum vertoon redelik dik (0,7nm) terwyl die neksien slegs sowat die helfte van die dikte van die

tektum beslaan. Op die tektum kom supratakale spinas (skerp) en knobbels (rond) voor wat die kenmerkende wandskulptuur soos uitwendig gesien, vorm (Fig. 5.2 A).

By die porium kan 'n verdikking van die neksien aan die binnekant van die tektum waargeneem word wat die grootste deel van die kraag en die operkulum vorm (Fig. 5.2 B). Die wandskulptuur van die operkulum is dieselfde as die van die res van die stuifmeelwand en beskik ook oor spinas en knobbels (Fig. 5.2 B en 5.1 F). Daar is 'n definitiewe skeiding tussen die eksien van die operkulum en die eksien van die res van die stuifmeelwand (Fig. 5.1 D en 5.2 B).

5.2.2.2 Intien

Die intien kan duidelik as 'n dun lagie aan die binnekant van die neksien waargeneem word (Fig. 5.2 A) wat in die omgewing van die porium verdik (Fig. 5.2 B). Die operkulum word slegs deur die intien aan die res van die sporoderm verbind. Die operkulum bestaan dus in der waarheid uit 'n eksien-eiland op die intien.

5.3 Stuifmeellewenskragtigheid.

5.3.1 Ensiemtoets

Die fluoresseien-diasetaattoets volgens die metode van Heslop-Harrison & Heslop-Harrison (1970) is gebruik om die lewenskragtigheid van die stuifmeel te bepaal. Die sigbare resultaat van hierdie toets word verkry deurdat die lewenskragtige stuifmeel helder fluoresseer terwyl nie-lewenskragtige stuifmeel baie dof of glad nie fluoresseer nie. In elke geval is vier preparate van klone 2, 9 en 11 onderskeidelik gemaak. Die resultaat van hierdie toets word in Tabel 5.1 weergegee. Hierdie resultaat toon dat genoegsame lewenskragtige stuifmeel deur D. eriantha geproduseer word om geslagtelike

voortplanting moontlik te maak. By al drie klone het 'n redelike hoë persentasie lewenskragtige stuifmeel voorgekom wat tussen 55,2% (kloon 9) en 62,3% (kloon 11) gevarieer het met 'n totale gemiddeld van 58,2%. Slegs die helderfluoreserende stuifmeelkorrels is as lewenskragtig getel, terwyl die dof-fluoreserende stuifmeel sowel as die nie-fluoreserende stuifmeel as nie-lewenskragtig aangeteken is.

5.3.2 Sitoplasma-kleuring

Die kleuringstoets van Alexander (1969) vir lewende en geaborteerde stuifmeel resulteer in rooi (lewende) en groen (geaborteerde) stuifmeel wat met behulp van 'n lig-mikroskoop onderskei kan word. In sommige gevalle is daar wel lig-rooi oneweredig gekleurde inhoud wat duidelik geplasmoliseer en dus geaborteer is waargeneem (Fig. 5.3 B). In gevalle waar stuifmeel lewendig is, vertoon die inhoud van die stuifmeel egalig helderrooi tot pers (Fig. 5.3 A en B). In elke geval is vier preparate van klone 2, 9 en 11 gemaak. Die resultaat van die kleuringstoets vir lewende en geaborteerde stuifmeel word in tabel 5.2 uiteengesit.

'n Hoë persentasie lewende stuifmeel is hier aangetref wat tussen 70,8% (kloon 2 en 11) en 74,1% (kloon 9) varieer (Tabel 5.2). Die totale gemiddelde persentasie lewende stuifmeel is 71,9%. Daar is ook gevind dat die geplasmoliseerde en geaborteerde stuifmeel kleiner is as die lewende stuifmeel (Fig. 5.3 A en B). Daar is dus genoeg lewende stuifmeel om geslagtelike voortplanting by D. eriantha ten opsigte van die bydrae vanaf die andresium te bewerkstellig.

5.3.3 Stuifmeelkieming

a) In vitro

Hierdie kiemings is om twee redes gedoen naamlik om:

- a) die optimum boor- en sukrosekonsentrasies vir die kiemingsmedium te bepaal en
- b) die persentasie in vitro-kieming van vars stuifmeel te bepaal.

Van die konsentrasies boor en sukrose wat getoets is het die kombinasies 0,025%; 25% sowel as 0,030%; 30%-konsentrasies optimum kieming gegee. Geen kieming is gevind by 0,005%; 5%, 0,01%; 10% en 0,015%; 15% nie terwyl slegs minimale kieming by 0,020%; 20% konsentrasies gevind is. Tabel 5.3 gee 'n uiteensetting van die resultate van die in vitro-kieming wat in 'n 30% sukrose-oplossing met stuifmeel wat direk na antese versamel is, uitgevoer is. Die resultate in Tabel 5.3 toon aan dat tussen 49,4% (kloon 9) en 52,9% (kloon 2) van die stuifmeel onder hierdie omstandighede gekiem het. Geen kieming is verkry met in vitro-kieming wat tussen 06h00 en 08h00 gedoen is nie. Die leeftyd van die stuifmeel van D. eriantha is dus slegs 4 tot 5 ure.

In sommige van die kiemingsproewe is groot getalle leë stuifmeelkorrels aangetref (preparaatnommers 2.4 en 9.4 van Tabel 5.3 en Fig. 5.4) terwyl in ander gevalle weer groot getalle nie-kiemende stuifmeelkorrels met baie inhoud gevind is (2.4, 11.2 en 11.4 van Tabel 5.3). Indien die individuele kiemingspersentasies van elke kloon bekyk word, word 'n groot variasie gevind. In sommige gevalle is die kieming so laag as 27,2% terwyl die hoogste kiemingspersentasie 78,2% is.

Alhoewel die kiemingspersentasie vir vars stuifmeel van die verskillende klone nie uitsonderlik hoog is nie, is dit tog genoegsaam vir suksesvolle geslagtelike voortplanting by D. eriantha. Die totale gemiddelde kiemingspersentasie het 51,9% beloop (Tabel 5.3).

'n Hoër persentasie geaborteerde stuifmeel word in die helmknoppe aangetref (61%). Dit dui daarop dat 'n

persentasie van die geaborteerde stuifmeel in die helmknoppe agterbly tydens vrystelling. Dit is waarskynlik die rede vir die variasie in die resultate van die verskillende tegnieke. Die hoër in vivo-kiemingsresultate is waarskynlik toe te skryf aan die optimum toestande waaronder hierdie toetse uitgevoer word.

Indien die resultate van die kiemingstoetse met die resultate van die toets vir lewende stuifmeel en lewenskragtigheid vergelyk word (Fig. 5.5) vind ons steeds 'n gemiddelde persentasie van bokant 50%. Hierdie resultaat dui dus daarop dat die stuifmeel voldoende lewend, lewenskragtig en kiemkragtig is om geslagtelike voortplanting by hierdie plantsoort moontlik te maak. In sommige gevalle is normale lank uitgegroeide stuifmeelbuis aangetref (Fig. 5.4 A en B). Soms het die stuifmeelbuis wel lank uitgegroeï maar het die punt van die stuifmeelbuis uiteindelik oopgebars (Fig. 5.4 C). In sommige gevalle is geen stuifmeelbuis gevorm nie, maar het die operkulum wel oopgegaan en die inhoud van die stuifmeel uitgekom (Fig. 5.4 D). Daar is opvallend duidelike verskille tussen die inhoud van 'n normale kiemende stuifmeelkorrel en die van 'n nie-kiemende stuifmeelkorrel. Die inhoud van die nie-kiemende stuifmeel kom heeltemal geplasmoliseerd voor (Fig. 5.4 C).

b) In vivo-kieming op die stempels.

Volgens die resultate verkry deur in vivo-kiemings blyk dit dat die stuifmeel maklik op die stempels kiem (Tabel 5.4). Gemiddeld 88% van die stuifmeelkorrels wat deur middel van selfbestuiwing op die stempels te lande gekom het, het gekiem (Fig. 5.6 A) terwyl 91,2% van die stuifmeel wat deur middel van kruisbestuiwing op die stempel beland het, gekiem het (Fig. 5.7 A). Slegs gemiddeld 12% van die stuifmeelkorrels het dus tydens

selfbestuiwing nie gekiem nie terwyl 8,8% tydens kruisbestuiwing nie gekiem het nie. Onderskeidelik 13,5% en 17% van die stuifmeelbuisse het tydens self- en kruisbestuiwing die stempel binnegedring (Tabel 5.4 en Fig. 5.8). By die saadknoppe wat ondersoek is, is gevind dat by beide self- en kruisbestuiwing 'n gemiddeld van 68,5% van die saadknoppe wel deur die stuifmeelbuisse bereik is (Fig. 5.6 B en Fig. 5.7 B). In die geval van selfbestuiwing is soveel as 62% en in die geval van natuurlike bestuiwing soveel as 75% van die ondersoekte saadknoppe deur stuifmeelbuisse bereik. 'n Totale gemiddeld van 68,5% stuifmeelbuisse het dus die saadknop bereik wat daarop dui dat weinig probleme by D. eriantha ondervind word met in vivo-bestuiwing, kieming van stuifmeel of groei van stuifmeelbuisse (Tabel 5.5 en Fig. 5.9).

5.4 Bespreking.

Die morfologie van die stuifmeel wat hier ondersoek is stem grootliks ooreen met die stuifmeelmorfologie van die Poaceae soos deur Erdtman (1972) beskryf. Erdtman (1972) wys ook daarop dat die operkulum (Fig. 5.1 E) soms geneig is om los te gaan tydens die asetolise-proses en die porium is dan oop (Fig. 5.1 B) of half geslote. Hierdie verskynsel dui daarop dat die operkulum tydens kieming met redelike gemak afgestoot kan word om sodoende die stuifmeelbuisgroeï moontlik te maak.

Die stuifmeel vertoon oor die algemeen 'n hoë mate van lewenskragtigheid (73,9%) terwyl gemiddeld slegs 41,7% geaborteerde stuifmeel voorkom. Die in vitro-kieming toon 'n kiemingspersentasie van 52,3%. Hieruit kan dus afgelei word dat genoegsame lewende, lewenskragtige en kiemkragtige stuifmeel vir bestuiwing en kieming beskikbaar is. Soos in die histogram uitgebeeld (Fig. 5.5) lê die resultate van hierdie eksperimente baie na

aan mekaar wat 'n aanduiding van 'n hoë mate van korrelasie tussen die resultate is. Dit versterk dus die vermoede dat die probleem van vrugset slegs in 'n geringe mate aan lae kwaliteit stuifmeel toegeskryf kan word.

Uit die resultate van die in vivo-kieming, onder beide self- en kruisbestuiwingstoestande, is gevind dat 'n geweldige groot persentasie (88% onder self- en 91,2% onder kruisbestuiwingstoestande) van die stuifmeel op die stempels kiem, maar dat slegs 12% van die stuifmeelbuise by selfbestuiwing en 8,8% by kruisbestuiwing die stempel binnegedring het.

Volgens Heslop-Harrison (1982) bring die argitektuur van die grasstempel sekere beperkings ten opsigte van stuifmeelbuisgroeï teweeg. Die sytakke op die punt van die stempel is verdun en plaas 'n beperking op die aantal stuifmeelbuise wat geakkommodeer kan word. In rog (Secale cereale) kan 'n maksimum van drie buise in 'n sytak van die stempel geakkommodeer word terwyl slegs een uiteindelik die styl bereik. As gevolg van die beperkte waterinhoud van die stempel kan ook slegs 'n beperkte getal stuifmeelbuise geakkommodeer word (Heslop-Harrison 1982). Dit kan volgens Heslop-Harrison (1982) tot gevolg hê dat:

1. die stuifmeelbuisgroeï op die stempel geblokkeer word;
2. die stuifmeelbuisgroeï in die styl geblokkeer word; of
3. die stuifmeelbuise versmelt om 'n plasmodium te vorm.

Die mikropilum dien dan uiteindelik as die finale sif indien meer as een stuifmeelbuis die saadknop bereik (Heslop-Harrison 1982). Grasstuifmeel is gewoonlik driesellig tydens vrystelling met 'n vegetatiewe sel en

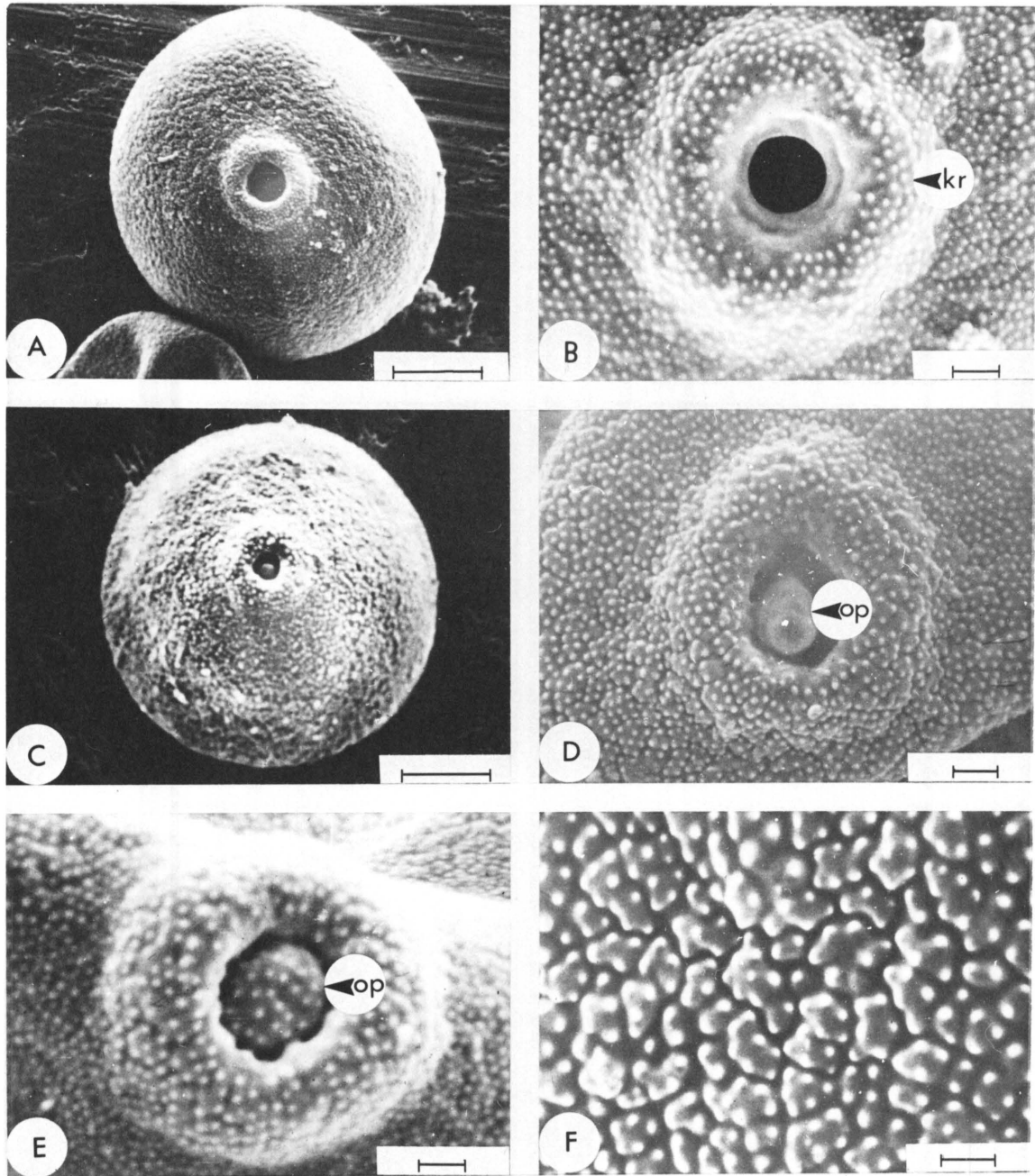
twee gamete. Laasgenoemde het 'n relatief kort leeftyd (Heslop-Harrison 1982). By D. eriantha is die leeftyd van die stuifmeel ongeveer 4 tot 5 ure. Met bogenoemde inligting in gedagte is dit duidelik dat die lae persentasie stempel-indringing by D. eriantha 'n normale verskynsel is en moontlik die gevolg van beperkte akkommodeerbaarheid van die stempel asook die beperkte beskikbaarheid van water in die stempel is. Die grasvrugbeginsel beskik slegs oor 'n enkele saadknop en kan dus deur slegs 'n enkele stuifmeelbuis bevrug word. By gemiddeld 68,5% van alle saadknoppe wat ondersoek is (by in vivo-, self- en kruisbestuiwings) is stuifmeelbuisse gevind wat wel die mikropilum bereik het maar dit was slegs een stuifmeelbuis per saadknop (Fig. 5.6 en 5.7).

Die hoë persentasie stuifmeel-kieming en die hoë persentasie stuifmeelbuisse wat die saadknop bereik is dus 'n aanduiding dat die vrugsetprobleem by Digitaria eriantha waarskynlik met die saadknop- en embriosak-ontwikkeling verband hou (Kyk hoofstuk 6).

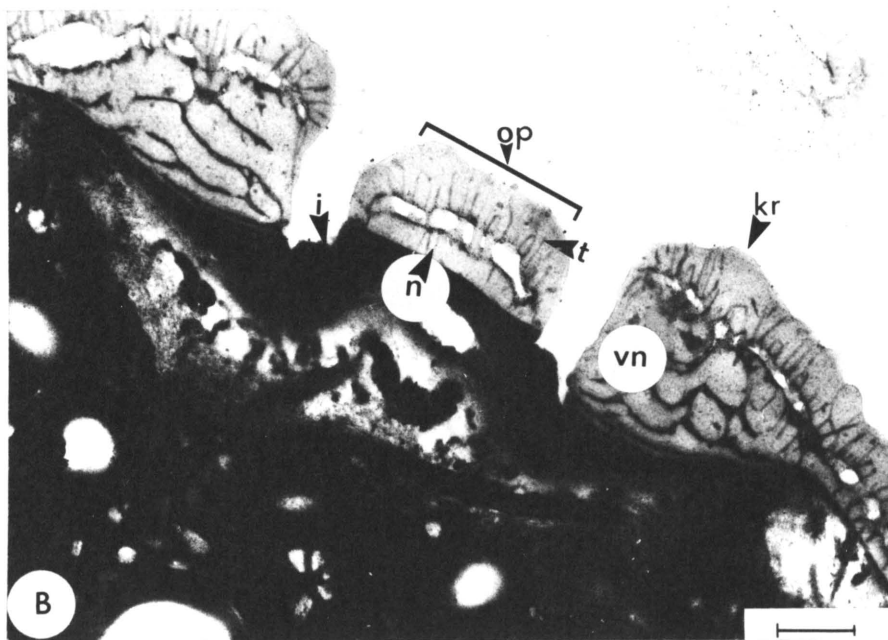
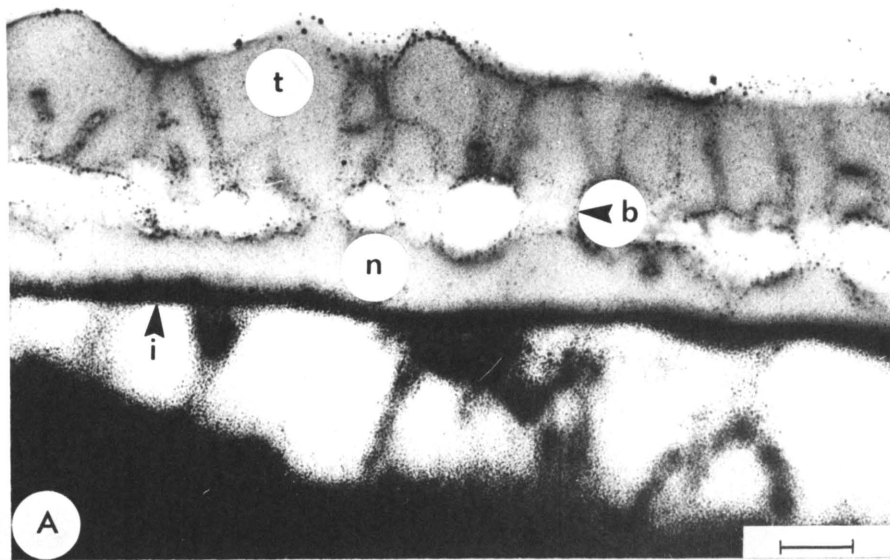
Aangesien dit later tydens die in vitro-kiemingseksperimente gevind is dat die stuifmeel van D. eriantha 'n relatiewe kort leeftyd van ongeveer 4 - 5 ure het, kan die resultate van die kruisbestuiwingseksperimente nie as betroubaar beskou word nie. Selfbestuiwing tydens die in vivo-kiemingseksperimente het dus plaasgevind net na antese waarna die stuifmeelbuisgroeï begin het. Die oordraging van die stuifmeel tydens die in vivo-kruisbestuiwingseksperimente is eers soggens tussen 07h00 en 08h00 uitgevoer wanneer die stuifmeel skynbaar reeds hul lewenskragtigheid verloor het en daarom kon geen stuifmeelbuisgroeï gedurende hierdie tyd plaasvind nie. Op grond van bogenoemde inligting kan die resultate van hierdie kruisbestuiwingseksperimente eerder as 'n herhaling van die selfbestuiwingseksperimente beskou

word. Uit die gegewens van die vrugsettellings, na aanleiding van die in vivo-kiemingseksperimente, kan dus gespekuleer word dat beter resultate met "oop" in vivo-bestuiwings as tydens selfbestuiwing verkry behoort te word aangesien vrugsettellings by oop bestuiwing deurgaans hoër was as by selfbestuiwing.

---oOo---

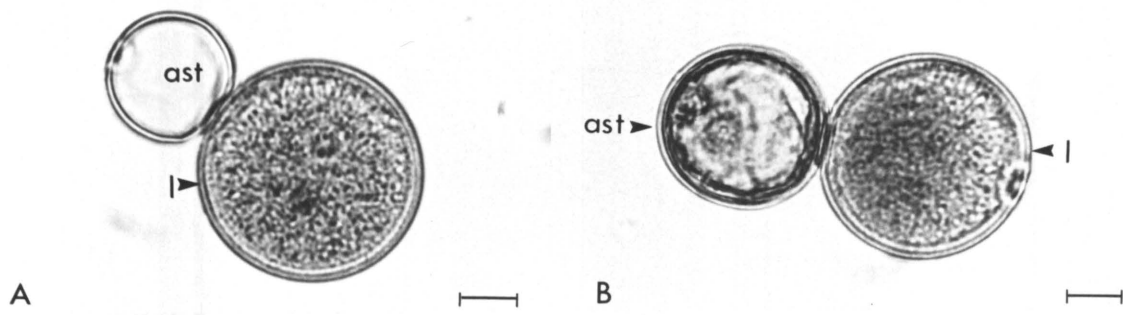


FIGUUR 5.1 Monoporaat stuifmeel van *D. eriantha*.
 A = Stuifmeel volledig met porium.
 B = Stuifmeelkorrel met oop porium.
 C en D = Porium gedeeltelik bedek met operkulum.
 E = Porium heeltemal bedek met operkulum.
 F = Wandskulptuur.
 Kr = Kraag
 Op = Operkulum
 Skaallyn: A & C = 10nm ; B, D, en E = 1nm ; F = 0,5nm.

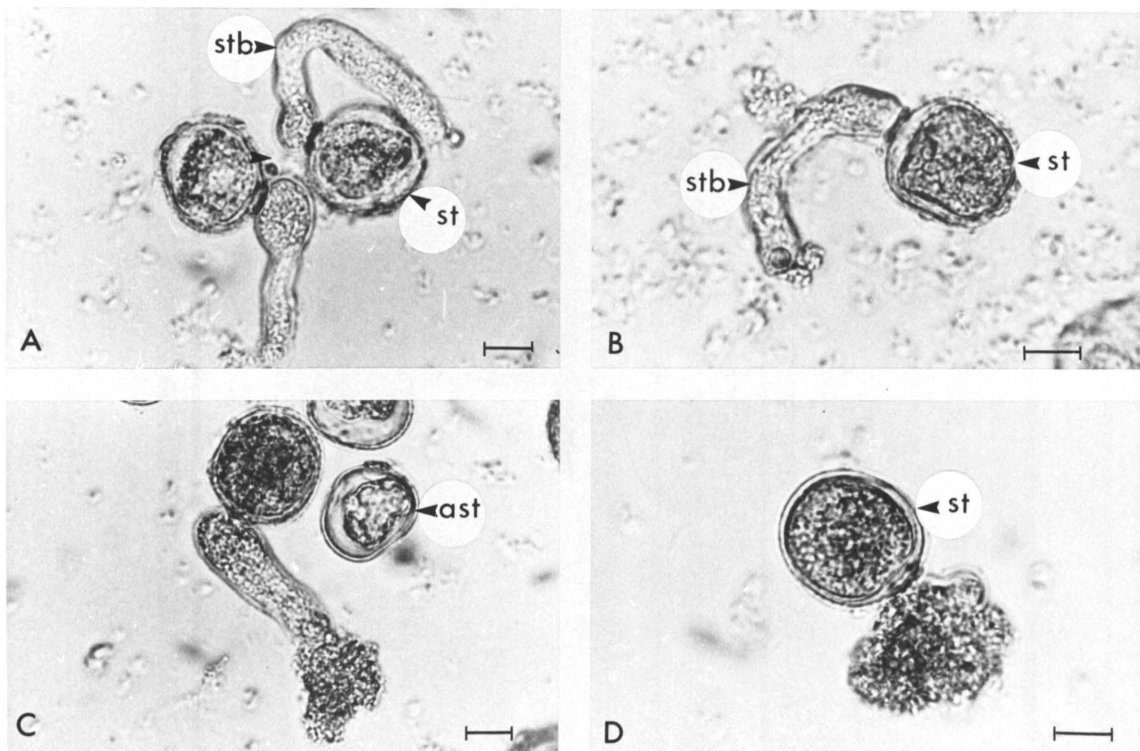


FIGUUR 5.2 A = Die stuifmeelwand van D. eriantha. Skaallyn = ,13 μ m.

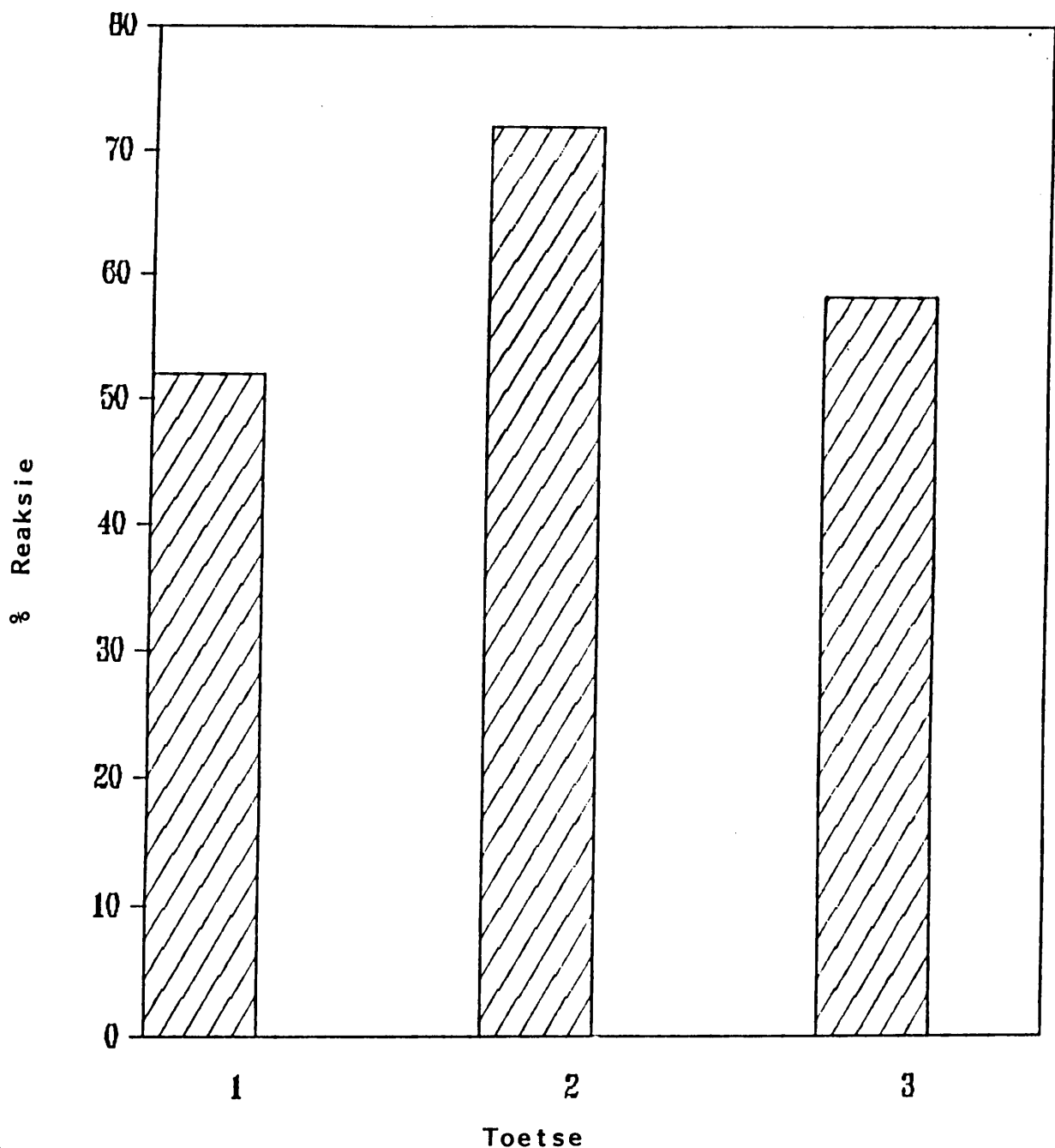
B = Porium met operkulum in die stuifmeelwand van D. eriantha. Skaallyn = 0,5 μ m.
Simbole b = bakulums; i = intien; kr = kraag; n = nexien; op = operkulum; t = tectum; vn = verdikte nexien.



FIGUUR 5.3 Stuifmeel van *D. eriantha* soos met behulp van 'n ligmikroskoop gesien.
 A = Lewende (l) en geaborteerde (ast) stuifmeelkorrels met lg. sonder inhoud.
 B = Lewende (l) en geaborteerde (ast) stuifmeelkorrels. Lg. met geplasmoliseerde, lig gekleurde inhoud. Skaallyn = 10µm.

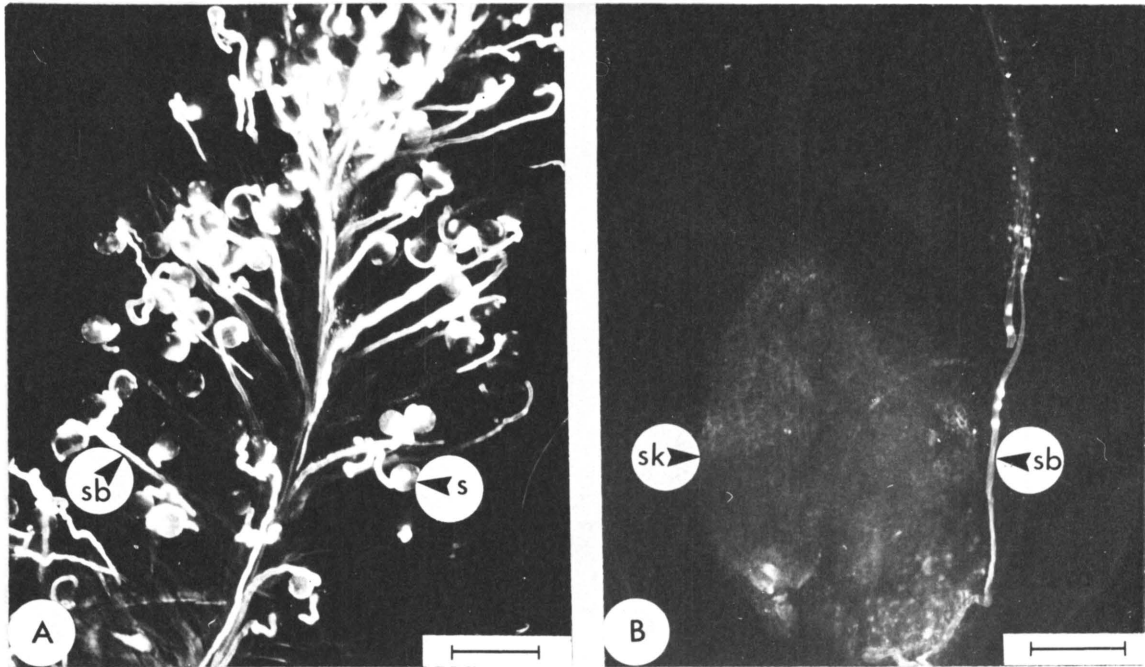


FIGUUR 5.4 A en B = Kiemende stuifmeel met stuifmeelbuise.
 C = Stuifmeelbuis waarvan die punt oopgebars het.
 D = Stuifmeel waarvan die porium oopgebars en die inhoud vrygestel is.
 Simbole: st = stuifmeel.
 stb = stuifmeelbuis
 ast = geaborteerde stuifmeel.
 Skaallyn = 10µm.



FIGUUR 5.5 Die verband tussen die persentasie klemkragtige, lewenskragtige en lewende stuifmeel van D. eriantha.

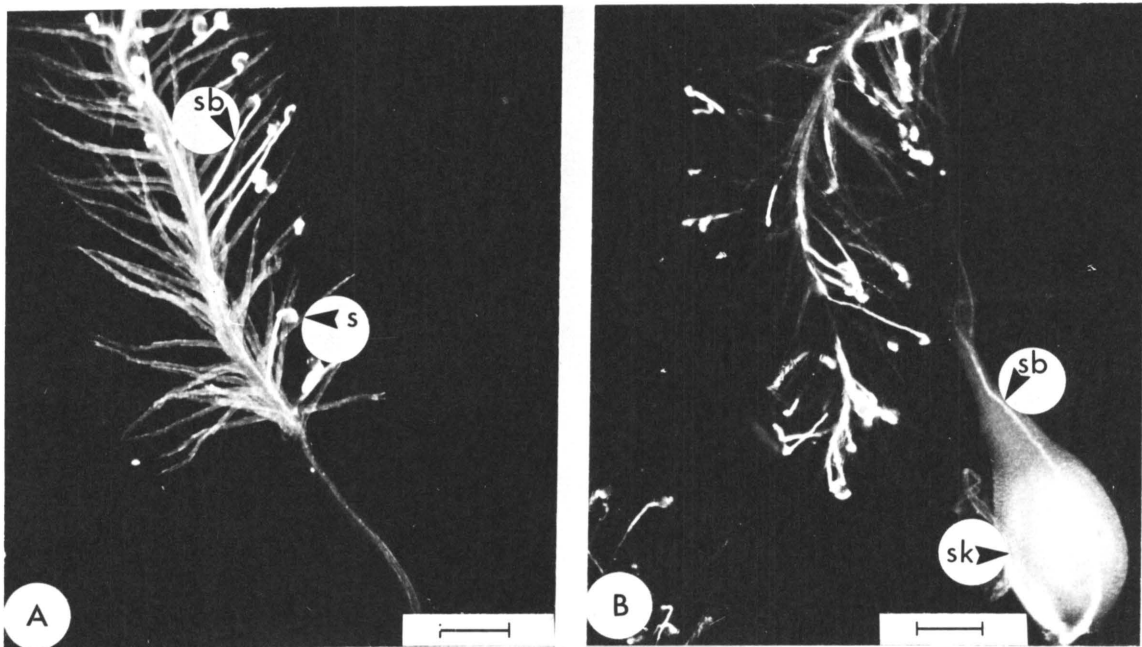
- 1 = Persentasie in vitro-kieming getoets met behulp van sukrose en boor.
- 2 = Persentasie lewende stuifmeel getoets met behulp van malagietgroen en oranje-G.
- 3 = Lewenskragtige stuifmeel getoets met behulp van fluoresseien-diasetaat.



FIGUUR 5.6 A = *In vivo*-kieming van stuifmeelkorrels tydens selfbestuiwing.

B = Bevrugting na selfbestuiwing.

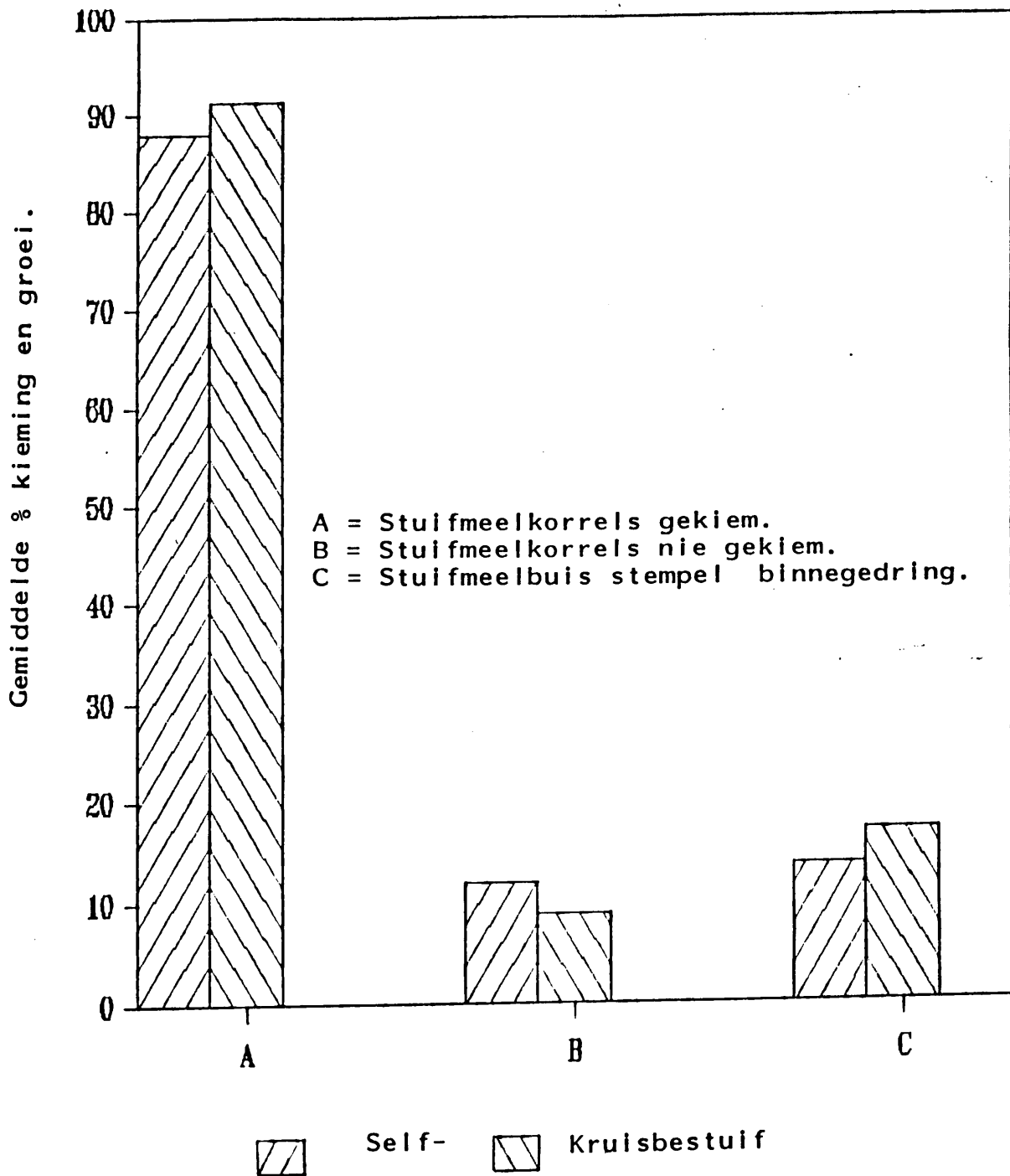
Simbole: s = stuifmeelkorrel ; sb = stuifmeelbuis ; sk = saadknop. Skaallyn = 100µm.



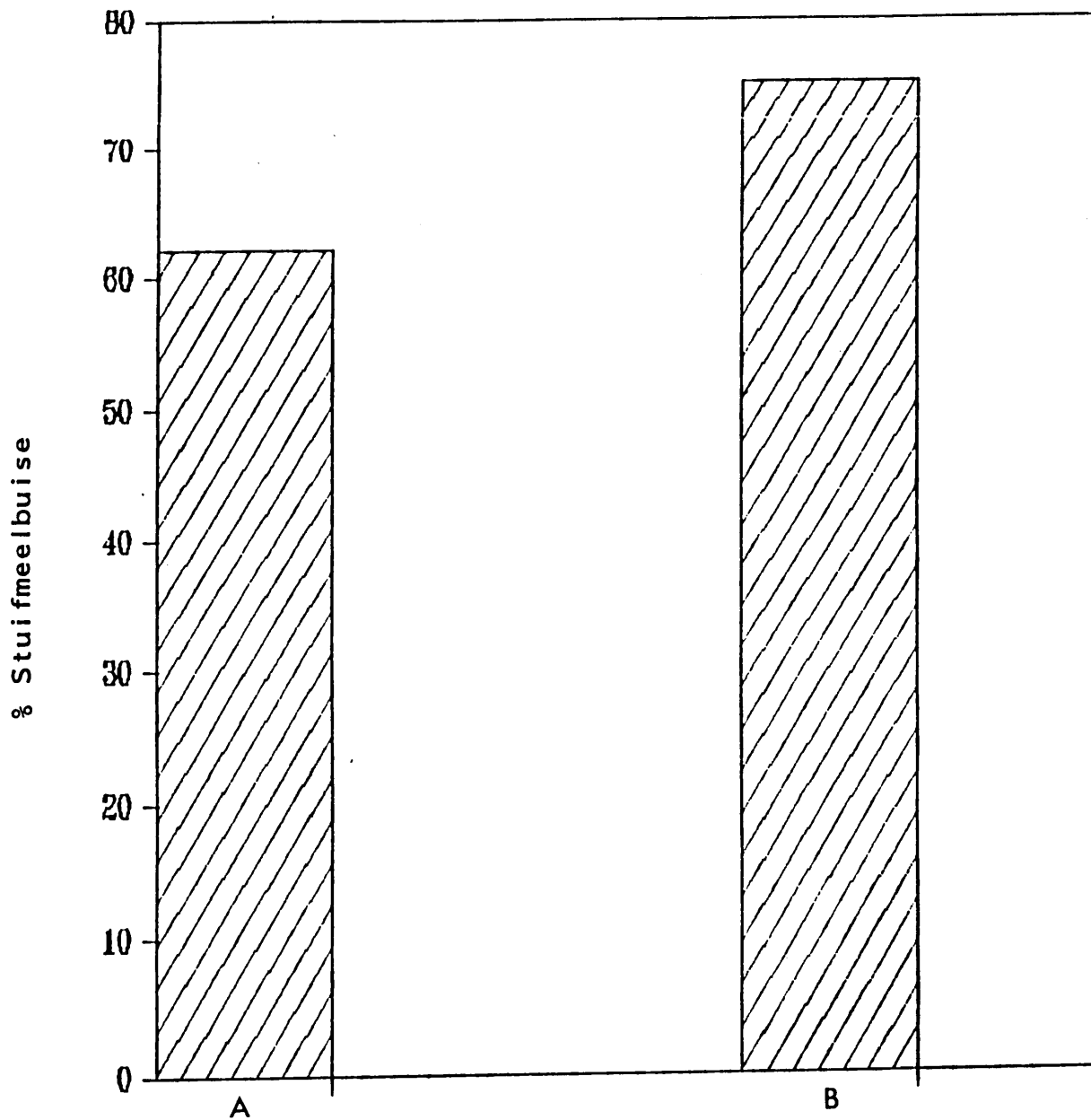
FIGUUR 5.7 A = *In vivo*-kieming van stuifmeelkorrels tydens kruisbestuiwing.

B = Bevrugting tydens kruisbestuiwing.

Simbole: s = stuifmeel ; sb = stuifmeelbuis ; sk = saadknop. Skaallyn = 100µm.



FIGUUR 5.8 Die gemiddelde persentasie kieming en groei van die stuifmeelbuisse nā in vivo-, self- en kruisbestuwing.



A = Self- B = Kruisbestuiwing

FIGUUR 5.9 Persentasie stuifmeelbuis wat saadknoppe bereik ná In vivo-, self- en kruisbestuiwing.

Tabel 5.1. Persentasies lewenskragtige en nie - lewenskragtige stuifmeel van D. eriantha (klone 2, 9 en 11) soos deur fluoressensie-mikroskopie aangetoon met behulp van die fluoressien-diasetaat-toets.

Kloon	prep. nommer	Aantal Getel	Fluor.	% Fluor.	Nie-Fluor.	%Nie-Fluor.
2	2.1	24	12	50	12	50
	2.2	38	25	65,7	13	34,2
	2.3	22	12	54,5	10	45,5
	2.4	32	19	59,3	13	40,7
Gem.		29	17	57,3	12	42,6
9	9.1	46	22	47,8	24	52,1
	9.2	42	18	42,8	24	57,2
	9.3	31	17	54,8	14	45,2
	9.4	49	34	75,5	15	24,4
Gem.		42	22,75	55,2	19,25	44,7
11	11.1	25	18	72	7	28
	11.2	40	26	65	14	35
	11.3	36	15	41,6	21	58,3
	11.4	41	29	70,7	12	29,2
Gem.		35,5	22	62,3	13,5	37,6
s.f.				6.52		
TOT. Gem. van klone		35,5	20,58	58,2	14,9	41,7

SIMBOLE: Fluor. = Fluoresserende stuifmeel = lewenskragtig

Gem. = Gemiddelde aantal / persentasie fluoresserende / nie - fluoresserende stuifmeelkorrels per kloon.

Getel = Aantal stuifmeelkorrels per preparaat getel

Nie-Fluor. = Nie-fluoresserende stuifmeel = nie-lewenskragtig

Prep. nommer = Preparaat - nommer

TOT. Gem. van klone = Totale gemiddelde aantal / persentasie van klone 2, 9 en 11.

% Fluor. = persentasie stuifmeelkorrels wat fluoresseer.

% Nie-fluor. = persentasie stuifmeelkorrels wat nie fluoresseer nie.

s.f. = Standaardfout

Tabel 5.2 Persentasie lewende en geaborteerde stuifmeel by D. eriantha soos met behulp van Alexander (1969) se metode bepaal.

Kloon	Prep.	Getel	Rooi	% Rooi	Groen	% Groen
2	2.1	27	20	74	7	26
	2.2	30	26	86,6	4	13,3
	2.3	28	16	57,1	12	42,8
	2.4	26	17	65,3	9	37,6
Gem.		27,75	19,75	70,8	8	29,2
9	9.1	7	7	100	0	0
	9.2	19	12	63,2	7	36,8
	9.3	18	10	55,5	8	44,5
	9.4	27	21	77,7	6	22,2
Gem.		17,75	12,5	74,1	5,25	25,9
11	11.1	19	15	78,9	4	21,1
	11.2	26	20	76,9	6	23
	11.3	23	14	60,8	9	39,1
	11.4	24	16	66,7	8	33,3
Gem.		23	16,25	70,8	6,75	29,2
s.f.				7,39		
TOT. Gem. van klone		22,83	16,16	71,9	6,6	28,4

SIMBOLE: Soos vir Tabel 5.1 waar van toepassing.

Groen = Geaborteerde stuifmeel

Rooi = Lewende stuifmeel

s.f. = Standaardfout

Tabel 5.3 In vitro - stuifmeelkiemings van D. eriantha in 30% sukrose en 0,030% boor.

Kloon	Prep.	Getel	Kiem	Nie-kiem	Leeg	% Kiem
2	2.1	8	6	2	0	75
	2.2	12	4	6	2	33,3
	2.3	22	17	4	1	68
	2.4	51	21	12	18	35,4
Gem.		23,25	12	6	5,25	52,9
9	9.1	9	4	2	3	44,4
	9.2	15	7	7	1	46,6
	9.3	38	27	9	2	71
	9.4	31	11	6	14	35,4
Gem.		23,25	12,3	6	5	49,4
11	11.1	13	9	2	2	69,2
	11.2	11	3	7	1	27,2
	11.3	23	18	4	1	78,2
	11.4	23	9	9	5	39,1
Gem.		17,5	9,75	5,5	2,3	53,4
s.f.						11,95
TOT. Gem. van klone		21,3	11,35	5,8	4,2	51,9

SIMBOLE: Soos vir Tabel 5.1. waar van toepassing

Kiem = Aantal stuifmeelkorrels gekiem
 % Kiem = Persentasie stuifmeelkorrels gekiem
 Leeg = Leë stuifmeelkorrels
 Nie-kiem = Aantal stuifmeelkorrels wat nie gekiem het nie
 Prep = Preparaat nommer
 s.f. = Standaardfout

TABEL 5.4 Kieming van stuifmeel en groei van stuifmeelbuise tydens in vivo, self- en kruisbestuiwing.

BESTUIWING:

A. SELF--:	DAG 1	DAG 1	DAG 7	DAG 7	DAG14	DAG14	DAG21	DAG21	TOT	TOT
	GEM	GEM	GEM	GEM	GEM	GEM	GEM	GEM	GEM	GEM
	GETAL	PERS	GETAL	PERS	GETAL	PERS	GETAL	PERS	GETAL	PERS
Gem.aant.stuifmeel korrels op stempel.	17,2		25,3		47,5		72		40,5	
stuifm. gekiem	15,5	90,1	19,0	75,09	45,2	95,2	66	91,7	36,4	88
stuifm. nie gekiem	1,75	10,2	6,25	24,7	2,25	4,73	6	8,3	4,1	12
stuifm.buis stempel binnegedring	4,75	27,6	1,0	4	5,75	12,1	7,3	10,0	4,7	13,5

B. KRUIS--:	DAG 1	DAG 1	DAG 7	DAG 7	DAG14	DAG14	DAG21	DAG21	TOT	TOT
	GEM	GEM	GEM	GEM	GEM	GEM	GEM	GEM	GEM	GEM
	GETAL	PERS	GETAL	PERS	GETAL	PERS	GETAL	PERS	GETAL	PERS
Gem. aant. stuifmeel korrels op stempel	21,6		32		27,3		24,5		26,4	
stuifm. gekiem	17,3	80	32	100	26,3	96,3	21,7	88,5	24,3	91,2
stuifm. nie gekiem	4,3	19,9	0	0	1	3,7	2,8	11,4	2	8,8
stuifm.buis stempel binnegedring	4	18,5	5,6	17,5	4,3	15,8	4	16,2	4,8	17

SIMBOLE:

Gem.getal = gemiddelde aantal stuifmeelkorrels getel.
 Gem.pers. = Gemiddelde persentasie
 Stuifm. = stuifmeel
 Dag = Kiemingseksperimente met sewe dae inter-
 valle gedoen

Tabel 5.5. Aantal saadknoppe deur stuifmeelbuise bereik tydens self- en natuurlike in vivo bestuiwing.

BESTUIWING	GETAL SAADKNOPPE ONDERSOEK	GETAL STUIFM.BUISE TOT BY SAADKNOP GEGROEI	PERS. STUIFM.BUISE TOT BY SAADKNOP GEGROEI
SELF-:	8	5	62
KRUIS-:	8	6	75
GEMIDDELD	8	5,5	68,5

SIMBOLE: **Getal stuifm.buise = getal stuifmeelbuise**
 Pers.stuifm.buise = persentasie stuifmeelbuise.

EMBRIOSAKSTUDIES VAN Digitaria eriantha

6.1 Inleiding

6.2 Resultate

6.2.1 Oktonukleêre embriosak

6.2.2 Tetranukleêre embriosak

6.2.3 Dubbele embriosak

6.2.4 Steriele saadknoppe

6.3 Bespreking

---oOo---

HOOFSTUK 6

EMBRIOSAKSTUDIES VAN D. eriantha

6.1 Inleiding.

Embriosakstudies op D. eriantha is reeds deur verskeie navorsers uitgevoer met uiteenlopende resultate. Outeurs soos Brown & Emery (1958) dui aan dat slegs normale embriosakke by hierdie grassoort voorkom terwyl Pritchard & Hacker (1972) weer met uitsondering van 'n enkele normale embriosak, slegs gedegenerende embriosakke kon opspoor. Die lae vrugset by hierdie grassoort dui egter beslis op moontlike tekortkominge ten opsigte van die geslagtelike voortplanting by hierdie plantsoort. Hierdie faset van die navorsing was dus spesifiek daarop gerig om te bepaal watter tipe embriosak hier voorkom en of dit verband hou met die swak vrugset by D. eriantha.

Voordat met die bespreking van die resultate begin kan word dien dit vermeld te word dat:

1. By grassoorte en meer spesifiek die Paniceae (Brown & Emery 1958) word die nusellus pseudokrassinusellêr gevorm deurdat 'n nuselluskap gevorm word deur periklinale delings van die epidermis (Johri 1984). Die argesporiumsel ontstaan hipodermaal maar geen pariëtale sel word gevorm nie. Streng gesproke is die saadknop dus tenuïnusellêr. As gevolg van periklinale delings in die mikropilum-gedeelte van die nusellus, ontstaan 'n duidelike nuselluskap wat by D. eriantha uit 'n radiale string selle bestaan (Fig. 6.2 D en E en Fig. 6.4 A en 6.5 B). Aan die kante van die argesporiumsel wat direk as megaspoormoedersel funksioneer (Warmke 1954) verdeel die epidermis aktief periklinaal sodat 'n massiewe dermale nusellus gevorm word. Die subdermale nusellus rondom die

megaspoormoedersel en later die embriosak, degenerereer sodat slegs aan die chalazale kant van die subdermale nusellus oorbly. Hierdie subdermale en dermale gedeeltes van die nusellus kan duidelik by D. eriantha onderskei word (Fig. 6.2 D en E). Ontogeneties is die saadknop dus tenuïnusellêr maar feneties krassinusellêr en daarom word dit as pseudokrassinusellêr beskryf.

2. Heelwat ooreenstemming is gevind met die werk van ander outeurs soos Chatterji & Timothy (1969 a en b), Warmke (1954), Snyder, Hernandez & Warmke (1955) en Brown & Emery (1958). By al die Panicoideae wat reeds ondersoek is (Brown & Emery 1958) is die gereduseerde oktonukleêre embriosak wat aangetref is van die Polygonum-tipe (Fig.6.7 A). Alhoewel die ontogenie van die embriosakke nie in hierdie studie volledig ondersoek is nie is dit onwaarskynlik dat die gereduseerde oktonukleêre embriosakke wat by D. eriantha aangetref word iets anders kan wees as die tipiese Polygonum-tipe embriosak tensy dit aposporiese oktonukleêre embriosakke is. Soos later uit die bespreking sal blyk is tetranukleêre embriosakke ook hier aanwesig.

6.2 Resultaat.

6.2.1 Oktonukleêre embriosakke

Soos reeds in Hoofstuk 2 genoem is, is embriosakke van al elf klone van D. eriantha aanvanklik ondersoek. By al elf klone is daar oktonukleêre embriosakke aangetref alhoewel daar by almal ook abnormale embriosakke aangetref is. Aangesien dit prakties onmoontlik was om op elk van hierdie klone 'n uitgebreide embriosakstudie te onderneem, is daar vir verdere ondersoek slegs op kloon 2 gekonsentreer. By hierdie kloon is daar, afgesien van steriele of geaborteerde embriosakke, ook oktonukleêre- en tetranukleêre embriosakke gevind asook saadknoppe waarin beide okto- en tetranukleêre

embriosakke in dieselfde saadknop voorkom. Afgesien van die vooronderzoek op al elf klone is van die 30 saadknoppe van kloon 2 wat ondersoek is slegs sewe gevind met oktonukleëre (waarskynlik gereduseerde) embriosakke wat neerkom op 23%. Die oktonukleëre embriosak wat by D. eriantha aangetref word, stem volledig ooreen met die gereduseerde Polygonum-tipe embriosakke wat by ander grassoorte aangetref word (Brown & Emery 1958).

Hierdie waarskynlik gereduseerde oktonukleëre embriosak bestaan uit sewe selle, naamlik die eiersel, twee sinergiede, die sentrale sel en drie antipodale selle. Die antipodale selle is aan die chalazale kant van die embriosak geleë. By embriosakke van grassoorte is die mitotiese vermeerdering van die antipodale selle egter 'n algemene verskynsel (Warmke 1954 en Johri 1984; Fig. 6.2 B en D).

Die antipodale selle kan egter maklik van die subdermale nusellus onderskei word (Fig. 6.2 B - D). Die sentrale sel beslaan die grootste deel van die embriosak en strek vanaf die eiersel aan die mikropilêre kant tot by die antipodale selle aan die chalazale kant (Fig. 6.1 B). Die sentrale sel bevat aanvanklik twee haploïede poolnukleusse (Fig. 6.1 B) wat uiteindelik versmelt om die diploïede sentrale selnukleus te vorm.

Die sinergiede is groot verlengde selle wat soms peer- of haakvormig vertoon en is geleë aan die mikropilêre kant van die embriosak (Fig. 6.7 B). Hulle is gewoonlik in direkte kontak met die mikropilum terwyl die punt van die eiersel 'n bietjie laer lê as die punte van die sinergiede (Johri 1984; Fig. 6.7 B). Die stuifmeelbuis wat deur die mikropilum groei moet dus eers die filiforme apparaat binnedring voordat dit die eiersel kan bereik. Die chalazale punt van die eiersel is ietwat laer geleë as die sinergiede en die

eierselnukleus is gewoonlik hier sigbaar (Fig. 6.7 B). Vingervormige wandinstulplings wat 'n positiewe P.A.S. reaksie vertoon kom in die mikropilêre gedeelte van die sentrale sel, rondom die eierapparaat voor (Fig. 6.7 B). Hierdie wandverdikkings stem ooreen met die van oordragselle wat volgens Cutter (1978) dikwels by embriosakke maar ook in baie ander plantdele voorkom, waar hulle vir kort afstandvervoer van water en opgeloste stowwe in die plant verantwoordelik is.

Na bevrugting ondergaan die sigoot 'n rustoestand voordat dit begin deel. 'n Groot toename in getal organelle en veral plastiede en mitochondria rondom die sigoot is waargeneem (Fig. 6.2 C en D). Die eiersel word na verskeie endosperm-verdelings gestimuleer om te verdeel (Warmke 1954 en Chatterji & Timothy 1969 a). Endosperm wat ná bevrugting gevorm word, is reeds in die embriosak sigbaar (Fig. 6.2 D en E). Die endospermontwikkeling vind hier voor die ontwikkeling van die sigoot plaas. Die feit dat endosperm in die saadknop wat in Fig. 6.2 geïllustreer word, aanwesig is, dui daarop dat bevrugting reeds plaasgevind het alhoewel die sigoot steeds in 'n rustoestand is. Hieruit kan afgelei word dat hierdie tipe embriosak wel vrugbaar is. By Pennisetum ciliare is gevind dat nog die eiersel óf poolnukleus ontwikkel het indien die stempel tydens antese verwyder word sodat bestuiwing nie kan plaasvind nie (Snyder et al. 1955). Warmke (1954) het gevind dat bestuiwing sowel as die versmelting van 'n manlike gameet en poolnukleus noodsaaklik is vir saadproduksie by Panicum maximum.

6.2.2 Tetranukleêre embriosakke.

Hierdie tipe embriosak kom nie slegs enkel in saadknoppe van D. eriantha voor nie, maar ook in kombinasie met die oktonukleêre embriosakke. In albei gevalle is die struktuur van die embriosak dieselfde en maak 7% van die

ondersoekte embriosakke uit. Die embriosak bestaan uit twee sinergiede, 'n eiersel en 'n poolnukleus. Die sinergiede sowel as die eiersel is aan die mikropilumkant geleë terwyl die poolnukleus wat deel van die groot sentrale sel vorm meer sentraal geleë is (Fig. 6.6 A - C en 6.3 F). Die sinergiede is in direkte kontak met die mikropilum (Johri 1984) geleë om die stuifmeelbuis te "ontvang" terwyl die eiersel 'n bietjie laer af geleë is (Fig. 6.7 B). Brown & Emery (1958) wys daarop dat die vier nukleusse van die tetranukleêre embriosak uit twee sinergiede, 'n poolnukleus en eiersel kan bestaan of alternatiewelik 'n enkel sinergied, 'n eiersel en twee poolnukleusse kan bevat. Tetranukleêre embriosakke is deur verskeie outeurs in hul ondersoek by verskillende grassoorte gevind naamlik Chatterji & Timothy (1969 a en b), Warmke (1954), Snyder et al. (1955) en Brown & Emery (1958).

6.2.3 Dubbele embriosakke.

Twee saadknoppe met 'n dubbele embriosak is tydens die ondersoek gevind wat 7% van die totale aantal saadknoppe wat ondersoek is verteenwoordig. In hierdie geval bestaan die dubbele embriosak uit 'n oktonukleêre sowel as 'n tetranukleêre embriosak (Fig. 6.3 C - F). In die spesifieke geval is weinig van die nukleusse van die oktonukleêre embriosak sigbaar aangesien embrionale ontwikkeling reeds begin het en 'n groot hoeveelheid endosperm reeds aanwesig is. Die antipodale selle is egter steeds sigbaar, terwyl oorblyfsels van die sinergiede ook aan die bokant van die embriosak sigbaar is (Fig. 6.3 C). Die sigoot het reeds 'n aantal delings ondergaan om 'n pro-embrio te vorm (Fig. 6.3 D). Die tetranukleêre embriosak is hier in sy geheel sigbaar en bestaan uit twee sinergiede, 'n eiersel asook 'n groot poolnukleus (Fig. 6.3 F). Dit stem ooreen met die samestelling van die enkel tetranukleêre embriosak. Albei embriosakke by D. eriantha kan gereduseerd of

apospories wees aangesien die oktonukleêre embriosak ook apospories kan ontwikkel (Chatterji & Timothy 1969 a en b; Warmke 1954 en Snyder et al. 1955). Geen ontogenetiese studies is op die embriosakke gedoen nie.

6.2.4 Steriele saadknoppe.

Onder die saadknoppe wat ondersoek is, is twee tipes steriele saadknoppe waargeneem naamlik: saadknoppe wat oor geen embriosak beskik nie (Fig. 6.4 A - D) en saadknoppe wat oor embriosakke beskik wat geen inhoud het nie (Fig. 6.5 A en B). Hierdie tipe embriosakke maak onderskeidelik ongeveer 53% en 10% van die ondersoekte saadknoppe uit.

In eersgenoemde geval kom dit soms voor asof die megaspormoederselle net eenvoudig gedegenerer het en slegs die dermale nusellusweefsel oorgebly het waarvan die rye periklinaal verdeelde dermale nusellusselle sigbaar is (Fig. 6.4 A). In sommige gevalle is die embriosak egter vervang deur geprolifereerde subdermale weefsel (Fig. 6.4 C).

Die saadknoppe met leë embriosakke vertoon geen inhoud nie en dui dus op abnormale ontwikkeling van die embriosakke. By sommige lyk dit asof die embriosak apospories ontwikkel het aan die onderpunt van die megaspootetrate, terwyl die megaspore nog nie gedegenerer het nie (Fig. 6.5 B). Soms is subdermale weefsel ook hier sigbaar (Fig. 6.5 A).

6.3 Bespreking

Sitologiese navorsing deur Brown & Emery (1958) is op grasembrio's onderneem wat ondermeer D. eriantha (= D. smutsii) ingesluit het. Hulle het negentien saadknoppe ondersoek waarvan al negentien normaal vertoon het. Prichard & Hacker (1972) het ook verdere

embriosakstudies op Digitaria-spesies onderneem wat D. smutsii sowel as D. pentzii ingesluit het. Genoemde taksons is later onder die naam D. eriantha verenig (Kok 1984). Prichard & Hacker (1972) kon slegs gedegenerereerde embriosakke opspoor met uitsondering van een enkele oktonukleêre embriosak. Al die ander gevalle is gekenmerk deur 'n sametrekking en degenerering van die megaspore. Dit blyk dus dat daar steeds 'n groot mate van variasie by die embriosakmorfologie van D. eriantha voorkom. Die variasie wat hier voorkom kan toegeskryf word aan die feit dat apomiksie waarskynlik hier voorkom.

In vorige studies deur verskeie outeurs is okto- sowel as tetranukleêre embriosakke by grasse aangetref. (Chatterji & Timothy 1969 b; Warmke 1954; Snyder et al. 1955 en Brown & Emery 1958). Laasgenoemde outeurs het by 17 van die 63 van hul ondersoekte grasspesies onder die tribus Paniceae, waaronder D. eriantha ressorteer, tetranukleêre embriosakke gevind. Beide tetra- en oktonukleêre embriosakke is by Pennisetum ciliare (Snyder et al. 1955) en Panicum maximum (Warmke 1954) gevind. In albei gevalle is gevind dat oorwegend tetranukleêre embriosakke gevorm word en dat hulle meesal apospories is. Die oktonukleêre embriosakke by albei spesies was ook oorwegend ongereduseerd (Snyder et al. 1955). By Pennisetum orientale is slegs aposporiese tetranukleêre embriosakke gevind. Van die 63 spesies van die tribus Paniceae wat deur Brown & Emery (1958) ondersoek is, was 14 spesies heeltemal apospories terwyl 40 spesies normale gereduseerde embriosakke gehad het. Bogenoemde inligting dui daarop dat die voorkoms van gereduseerde oktonukleêre embriosakke by sekere grassoorte 'n algemene verskynsel is terwyl die voorkoms van gereduseerde tetranukleêre embriosakke hoofsaaklik tot bepaalde spesies beperk is. Warmke (1954) het egter by Panicum maximum gevind dat selfs die oktonukleêre embriosakke oorwegend apospories van oorsprong is.

Indien al bogenoemde inligting met die ondersoek van die embriosakke van D. eriantha in verband gebring word kan die volgende afleidings gemaak word naamlik dat:

1. oktonukleêre embriosakke wel by D. eriantha voorkom. Op grond van gegewens van ander outeurs soos dié van Brown & Emery (1958) sou daar gespekuleer kon word dat hulle wel gereduseerd is, maar dat die moontlikheid nie uitgesluit kan word dat hulle ook apospories kan wees nie.

2. 'n lae insidensie van tetranukleêre embriosakke voorkom. Na aanleiding van bevindings by ander Paniceae (Brown & Emery 1958) kan aanvaar word dat hierdie embriosak-tipe apospories is.

3. die saad wat geproduseer word, hoofsaaklik afkomstig is van saadknoppe met oktonukleêre embriosakke. Hierdie afleiding word ondersteun deur die feit dat sigote en embryo's tydens hierdie ondersoek slegs by oktonukleêre embriosakke gevind is, terwyl geen bevrugte tetranukleêre embriosak gevind is nie.

4. dubbel embriosakke, naamlik 'n tetra- en oktonukleêre embriosak, in dieselfde saadknop kan voorkom. Dubbele embriosakke is 'n algemene verskynsel by 'n verskeidenheid grassoorte soos ondermeer Pennisetum ciliare (Snyder et al. 1955) Panicum maximum (Warmke 1954) en Panicum obtusum (Anderson & Wright 1974). Die voorkoms van tetra- en oktonukleêre embriosakke in dieselfde saadknop is veral in eersgenoemde twee taksons waargeneem.

Beide Pennisetum en Panicum ressorteer saam met Digitaria onder die tribus Paniceae. Vorige ondersoeke binne hierdie tribus deur Narayan (1951) en Warmke (1954) dui op die oorfloedige voorkoms van fakultatiewe apomiksie in die vorm van aposporie. Snyder et al.

(1955) wys daarop dat die aanwesigheid van aposporie asook pseudogame apomiksie by hierdie na-verwante spesies van groot betekenis is. By D. eriantha kan die tetra- sowel as oktonukleêre embriosakke wat saam voorkom, apospories of gereduseerd wees. Warmke (1954) wys ook op die feit dat waar meer as een embriosak per saadknop voorkom, verdringing tot so 'n mate kan plaasvind dat geeneen van die embriosakke aan vrugvorming deelneem nie. Snyder et al. (1955) toon egter aan dat die teenwoordigheid van meer as een embriosak per saadknop geen noemenswaardige invloed op vrugset van Pennisetum getoon het nie. Die hoogste persentasie vrugset is trouens gevind by die kloon waar die hoogste gemiddelde aantal embriosakke per saadknop naamlik 4.6 gevind is.

Uit 'n totaal van 30 saadknoppe wat gesny en ondersoek is, was 16 sonder embriosakke en drie met leë embriosakke. Vorige sitologiese studies op embriosakke van D. eriantha het uiteenlopende en teenoorgestelde resultate getoon, naamlik vanaf totaal fertiel (Brown & Emery 1958) tot feitlik totaal steriel (Prichard & Hacker 1972). Indien die groot persentasie steriele embriosakke (66%) by D. eriantha in verband gebring word met die groot persentasie geaborteerde stuifmeel in die helmknoppe (70%) het ons hier waarskynlik met 'n meiotiese abnormaliteit te doen.

Steriele saadknoppe is geensins ongewoon by grasse nie. Heelwat navorsers het reeds steriele saadknoppe by verskillende grassoorte gevind. Warmke (1954) dui aan dat steriele saadknoppe waarskynlik die gevolg is van al vier megaspore wat gedegenerer het en dat die degenerering van megaspoormoederselle en aposporie dus onafhanklik van mekaar funksioneer. In ondersoeke van Pennisetum ciliare is ook steriele saadknoppe aangetref (Snyder et al. 1955). Sheth & Edwardson (1956) het 'n baie hoë voorkoms van steriliteit by D. decumbens gevind

wat toegeskryf word aan die feit dat die meiose-proses selde verder as die leptoteen-stadium vorder. Hy wys egter daarop dat hierdie grassoort se reproduksie moontlik deur inteling verbeter kan word.

In hul ondersoek van die Paniceae het Brown & Emery (1958) ook 19 saadknoppe van Digitaria eriantha (= D. smutsii) ondersoek waartydens geen steriele saadknoppe gevind is nie. In hul ondersoek by Eragrostis curvula het Vorster & Liebenberg (1977) gevind dat slegs 3,5% van die embriosakke degenerer of abnormaal ontwikkel. Hulle het ook gevind dat hierdie tipe saadknoppe meer gereeld tydens droër tydperke as gedurende reëntydperke voorkom. D. eriantha (= D. smutsii en D. pentzii) is na 'n sitologiese ondersoek deur Pritchard & Hacker (1972) as steriel beskryf. Slegs een normale embriosak is deur hulle opgespoor. Hulle is van mening dat die saadset by D. eriantha moeilik met behulp van landboukundige praktyke verbeter sal kan word aangesien die probleem geneties van aard is. Steriliteit by Digitaria, wat aanleiding gee tot 'n wanbalans tussen manlike en vroulike gamete maak dit moontlik om die saadset te verbeter deur omgewingstoestande te manipuleer. Saadset sou slegs verbeter kon word indien die bevrugtingsmoontlikheid verhoog kan word (Pritchard & Hacker 1972).

Weens die feit dat fakultatiewe apomiksie so wyd verspreid onder grasse voorkom soos in bostaande bespreking aangedui, kan met 'n groot mate van sekerheid aanvaar word dat aposporie ook hier (in 'n mindere mate) voorkom. Dit word ondersteun deur die feit dat beide tetra- en oktonukleêre embriosakke sowel as dubbele embriosakke hier voorkom. Indien in ag geneem word dat by P. maximum hoofsaaklik aposporiese oktonukleêre embriosakke voorkom en die hoogste vrugset voorkom by die variëteit met die minste oktonukleêre embriosakke, kan afgelei word dat aposporiese oktonukleêre

embriosakke by D. eriantha waarskynlik weinig tot vrugset bydra. In hierdie verband speel die verhouding van die chromosoomgetalle waarskynlik 'n belangrike rol want in die geval van aposporiese embriosakke kom $2n$ (embrio), $5n$ (endosperm) en $2n$ (nusellus) voor in teenstelling met $2n$ (embrio), $3n$ (endosperm) en $2n$ (nusellus) in gereduseerde embriosakke ná bevrugting (Warmke 1954). Brink & Cooper (1974) toon aan dat die normale verhouding van chromosoomgetalle soos by gereduseerde embriosakke aangetref, 'n belangrike rol speel met betrekking tot vrugbaarheid. Die waarskynlikheid is dus groot dat bevrugting eerder sal plaasvind by 'n embriosak wat oor 'n 2:3:2 (normale) chromosoom-verhouding beskik as 'n 2:5:2 -verhouding (Warmke 1954).

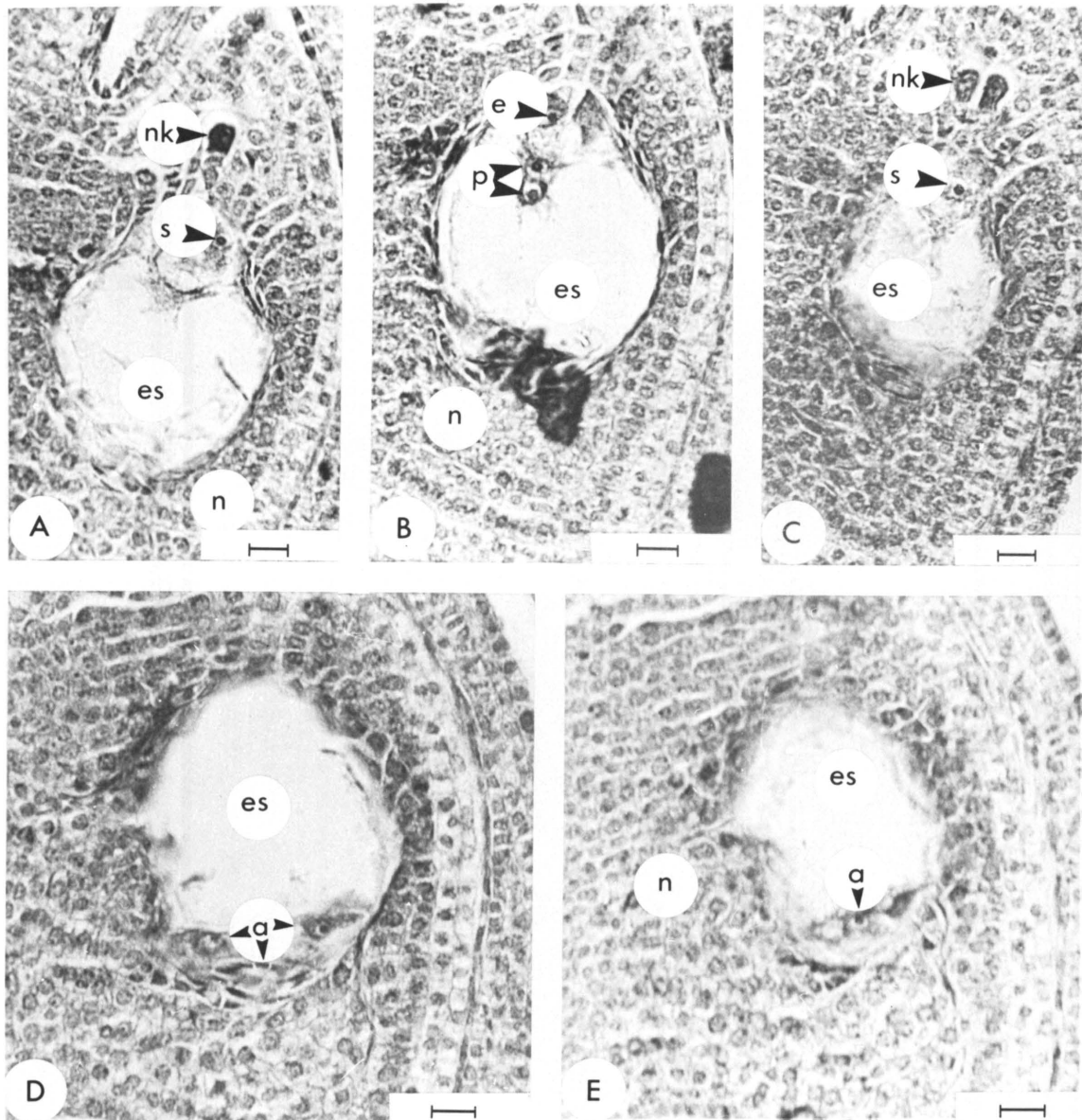
Chromosoomtellings soos in die geval van Pennisetum ciliare (Snyder et al. 1955), P. orientale (Chatterji & Timothy 1969 b) en Panicum obtusum (Anderson & Wright 1974) sal ook by D. eriantha gedoen moet word om vas te stel of die onderskeie embriosakke apospories of ongereduseerd is.

Die lae persentasie vrugset (5,1%) in verhouding tot 24% oktonukleêre embriosakke kan waarskynlik toegeskryf word aan die moontlikheid dat sommige embriosakke (waarskynlik 'n klein persentasie) wel apospories van aard is en weinig bydrae tot vrugset lewer. Eksterne faktore soos temperatuur en humiditeit speel ook 'n rol by veral bestuiwing en stuifmeelkieming en beïnvloed sodoende die vrugset (Burson & Young 1983).

Uit resultate van hierdie ondersoek en dié van Prichard & Hacker (1972); Brown & Emery (1958); Sheth et al. (1956) is dit duidelik dat die hoë mate van steriliteit wat by Digitaria eriantha voorkom en die sporadiese voorkoms van aposporie 'n duidelike aanduiding is dat aposporie besig is om by die genus gevestig te raak,

maar waarskynlik in die beginstadium is, vandaar die hoë persentasie steriele saadknoppe.

---oOo---



FIGUUR 6.1 'n Volledige oktonukleêre embriosak van D. eriantha soos in was - seriesneë gesien.

A = Enkele synergied.
B = Eiersel en twee poolnukleusse duidelik sigbaar.

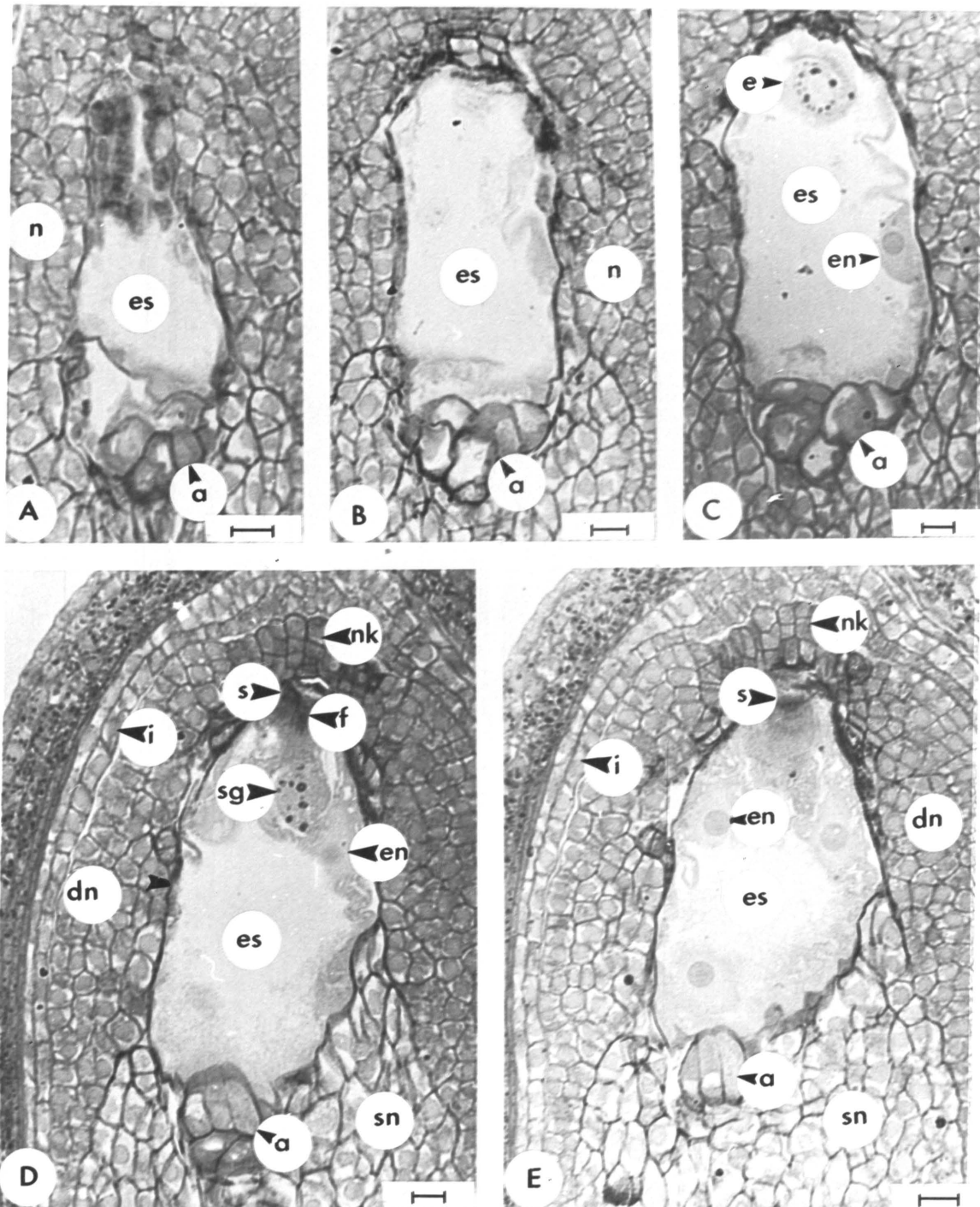
C = Die tweede synergied sigbaar.

D = Drie antipodale selle.

E = 'n Vierde antipodale sel.

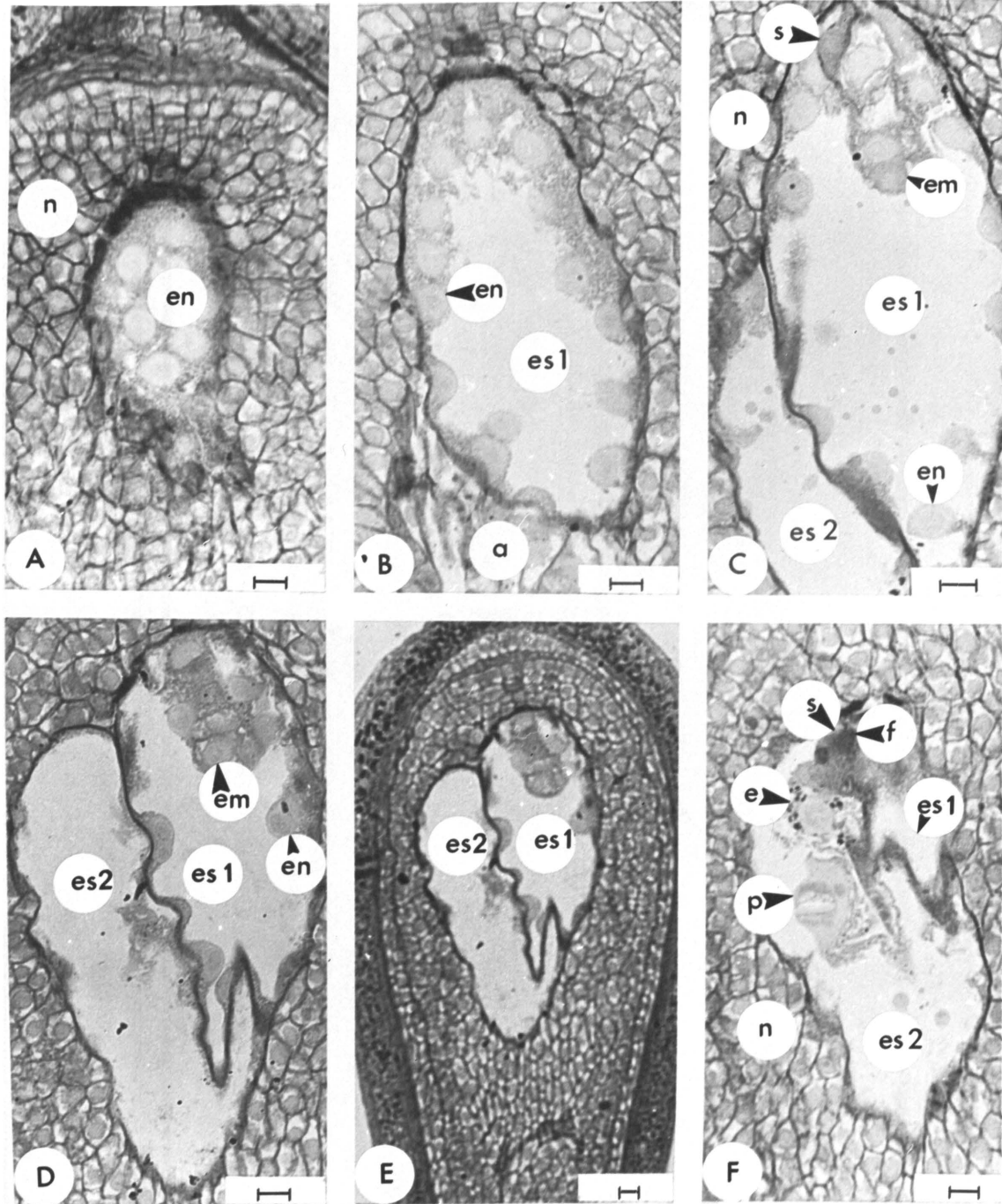
Skaallyn = 10µm.

Simbole: a = antipodale selle ; e = eiersel ; es = embriosak ; n = nusellus ; nk = nussellêre kap ; p = poolnukleusse ; s = synergiede .



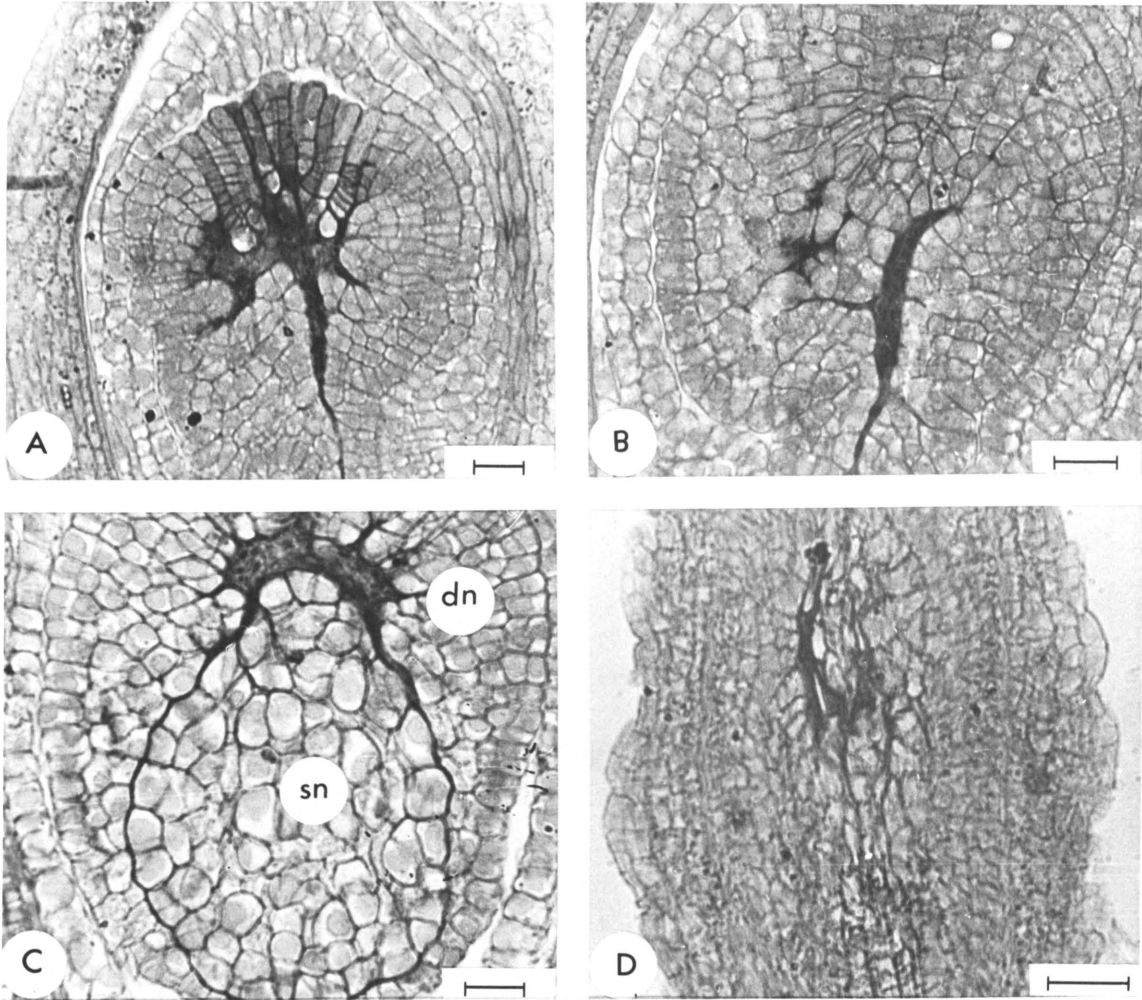
FIGUUR 6.2 A - E 'n Volledige oktonukleêre embriosak soos in GMA - seriesneë gesien waar die ontwikkeling van die endosperm reeds 'n aanvang geneem het. Skaallyn = 10 μ m.

Simbole: a = antipodale selle ; dn = dermale nusellus ; en = endosperm ; es = embriosak ; f = filiforme apparaat ; i = integumente ; nk = nusellêre kap ; s = sinergiede ; sg = sigoot ; sn = subdermale nusellus.

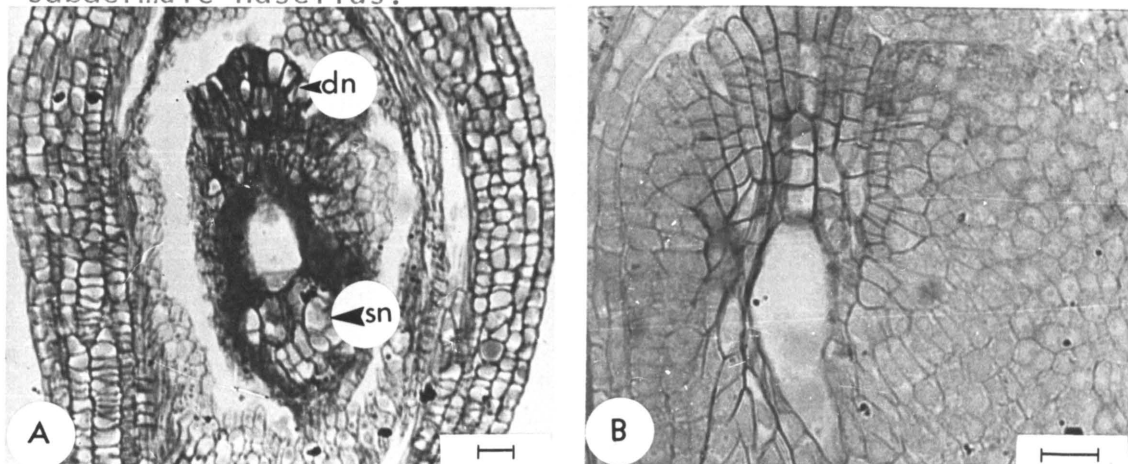


FIGUUR 6.3 A - F 'n Volledige dubbele embriosak soos in GMA - seriesneë gesien waar die ontwikkeling van die endosperm in die oktonukleêre embriosak reeds begin het. Skaallyn = 10 μ m.

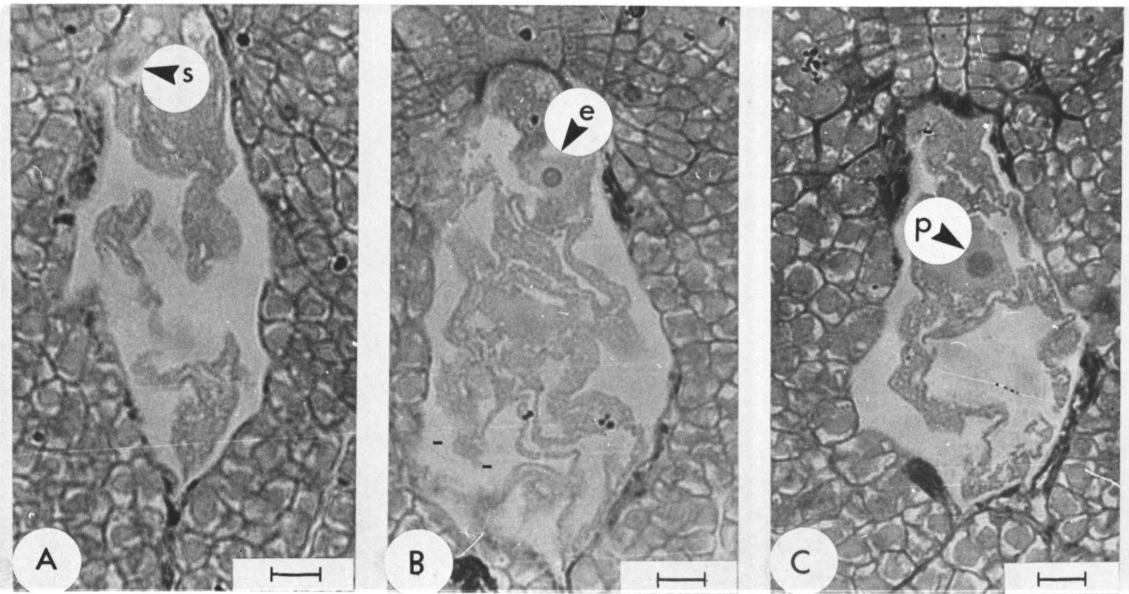
Simbole: a = antipodale selle ; e = eiersel ; em = embrio ; en = endosperm ; es 1 = eerste embriosak ; es 2 = tweede embriosak ; f = filiforme apparaat ; i = integumente ; n = nusellus ; p = poolkern ; s = sinergiede .



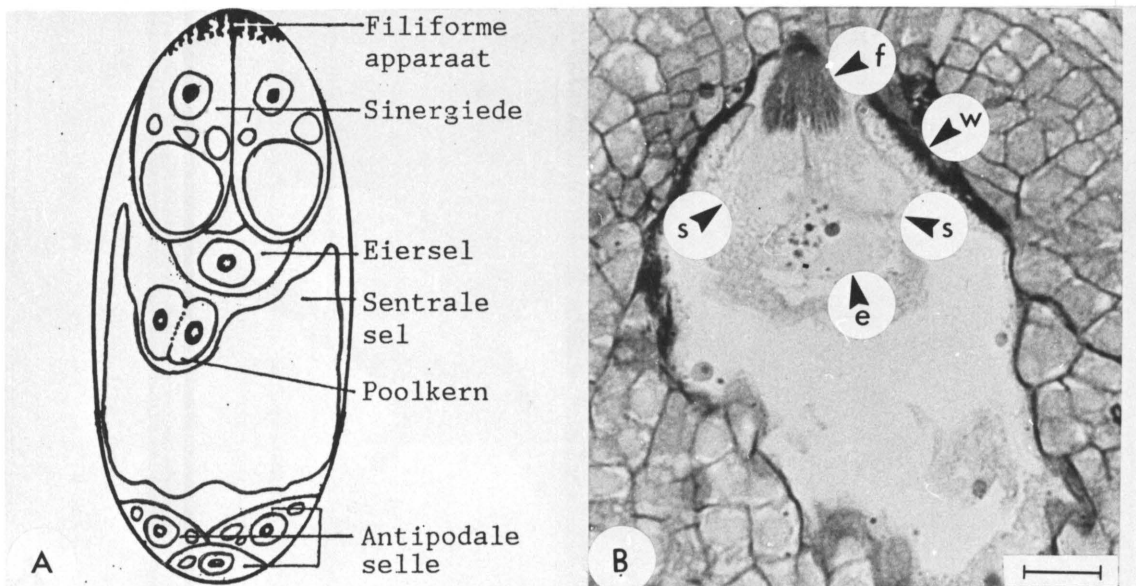
FIGUUR 6.4 Voorbeelde van steriele saadknoppe wat by *D. eriantha* aangetref is. Skaallyn = $10\mu\text{m}$. Simbole: dn = dermale nusellus; sn = subdermale nusellus.



FIGUUR 6.5 Leë steriele embriosakke by *D. eriantha* Skaallyn = $10\mu\text{m}$. Simbole: dn = dermale nusellus; sn = subdermale nusellus.



FIGUUR 6.6 A - C 'n Tetranukleêre embriosak van *D. eriantha* soos in GMA-seriesneë gesien. Skaallyn = 10 μ m. Simbole: e = eiersel; s = sinergiede; p = poolkern.



FIGUUR 6.7 A = Diagrammatiese voorstelling van 'n oktonukleêre embriosak. Oorgeteken uit Johri (1984).

B = 'n Oktonukleêre embriosak waarvan die synergiede en eiersel die tipiese vorm en voorkoms van hierdie seltipes vertoon. Skaallyn = 10 μ m
Simbole: e = eiersel ; f = filiforme apparaat ; s = synergiede ; w = wanduitstulpings ;

HOOFSTUK 7.

VRUGSET BY D. eriantha.

- 7.1 Inleiding
- 7.2 Resultate
- 7.3 Bespreking

---oOo---

HOOFSTUK 7

VRUGSET BY D. eriantha

7.1 Inleiding.

Swak vrugset by verskeie Digitaria-spesies insluitend D. eriantha (= D. smutsii) is reeds deur Pritchard & Hacker (1972) aangetoon. Volgens genoemde outeurs is D. eriantha feitlik totaal steriel (l.c.). Swak vrugset is ook by verskeie ander Digitaria-spesies deur Schank & Decker (1967) aangetoon. Mostert (1953) het ook verwys na die "nie-beskikbaarheid van Digitaria-saad". Hy het egter min kwantitatiewe data aangaande vrugset as sodanig verskaf. Tans word tussen 20 en 50 ton "saad" jaarliks deur verskeie persone in Suid-Afrika geproduseer (Dannhauser 1982). Dannhauser (1985) verwys ook na die min inligting beskikbaar aangaande saadkwaliteit, saadkieming en vestiging van D. eriantha.

Uit bogenoemde gegewens is dit duidelik dat tot dusver geen werklik kwantitatiewe bepalinge ten opsigte van vrugset by D. eriantha gedoen is nie en dat die getalle aangehaal of gerapporteer, nie wetenskaplik aanvaarbaar is nie. 'n Kwantitatiewe bepaling vir hierdie ondersoek ten opsigte van die vrugset van drie D. eriantha-klone is dus uitgevoer met die doel om vrugsetsyfers te bekom en om die resultate van die embriosakstudies te toets.

7.2 Resultate.

Die resultate wat behaal is, volgens die metodes soos in Hoofstuk 2 beskryf, word in Tabelle 7.1 en 7.2 saamgevat. Die resultate dui definitief op 'n probleem ten opsigte van vrugset by hierdie plantsoort aangesien die tellings in alle gevalle baie laag was. Uit die gegewens van die tabelle kan die volgende belangrike waarnemings beklemtoon word:

a) Klone 2, 9 en 11 se vrugset was in alle gevalle baie laag (Tabel 7.1 en 7.2).

b) Die grootste getal vrugte (kariopsisse) naamlik 43, uit 'n moontlike 843 is tydens die Oktober tot Desemberperiode onder natuurlike toestande gevorm met 'n gemiddeld van 4,7 vrugte per parakladium (Tabel 7.1).

c) Slegs die vrugsettellings onder natuurlike toestande vir beide vrugsetperiodes, Oktober tot Desember en Januarie tot April, het meer as een vrug per eerste-orde parakladium gelewer. Vrugsettellings ná selfbestuiwing vir albei tydperke het 'n vrugset van minder as een vrug per eerste-orde parakladium opgelewer.

d) Die tydperk Januarie tot April (Tabel 7.2) het onder natuurlike bestuiwingstoestande slegs 13 vruggies uit 'n moontlike 843 blompakkies opgelewer terwyl selfbestuiwingstoestande slegs 1 vrug opgelewer het. Die hoogste persentasie vruggies wat vir enige tydperk getel is, beloop dus slegs 5,1% (Tabel 7.1).

e) Die 3372 blompakkies wat ondersoek is (Tabel 7.1 en 7.2) het slegs 63 vruggies gelewer. Dit is slegs 1,8% van die moontlike aantal vruggies.

7.3 Bespreking.

Die lae vrugset by D. eriantha onder natuurlike(oop) bestuiwing sowel as selfbestuiwing, stem in 'n groot mate met die bevindinge van Pritchard & Hacker (1972) ooreen. Uit die gegewens in die tabelle kan ook gesien word dat 'n groot aantal parakladiums hoegenaamd geen vruggies opgelewer het nie. Soos in Hoofstuk 5 bespreek is, is dit duidelik dat bestuiwing by hierdie plante geen probleem lewer nie en soos in Hoofstuk 6 bespreek blyk dit dat die hooforsaak hiervoor aan steriele

saadknoppe toegeskryf moet word.

'n Aansienlike verskil kan waargeneem word ten opsigte van vrugset by oop-bestuiwing en dieby selfbestuiwing. Die verskynsel kom in die Oktober tot Desember-periode sowel as die Januarie tot April-periode voor. In beide gevalle is die vrugset ná oop-bestuiwing hoër as na selfbestuiwing. As aanvaar word dat kruisbestuiwing by oopbestuifde bloeiwyses plaasgevind het, kan afgelei word dat kruisbestuiwing 'n betekenisvolle groter bydrae tot vrugset maak aangesien in beide seisoene 'n hoër persentasie vrugset by oopbestuifde bloeiwyses voorgekom het.

Vrugset by oopbestuifde sowel as by selfbestuifde bloeiwyses was laer tydens die Januarie- tot April-produksieperiode as tydens die Oktober- tot Desember-produksieperiode.

'n Verdere aspek wat van groot belang is, is die kwaliteit van die beskikbare saad. Uit 'n ondersoek met behulp van die 2, 3, 5 - trifeniël-tetrazoliumchloried-toets (T.T.C.) vir lewende weefsel, het dit geblyk dat slegs gemiddeld 44% van die saad wat getoets is oor genoegsame lewende weefsel beskik om kiemkragtig te wees (Maart 1985-oes = 41% ; Maart 1986-oes = 47%). Indien hierdie inligting in verband gebring word met die resultate ten opsigte van die vrugset, blyk dit dat daar nie alleen laer vrugset by D. eriantha voorkom nie, maar dat daar terselfdertyd ook probleme met die kwaliteit van die saad ondervind kan word. Dit laat dus min twyfel oor die graad van beskikbaarheid asook "kwaliteit" van die saad en bevestig waarom soveel probleme in die praktyk ondervind word om 'n goeie stand Smutsvingergras met behulp van saad te vestig.

---oOo---

TABEL 7.1 Vrugsset by D. eriantha vir die tydperk Oktober tot Desember 1985.

A: OOP BESTUIWING.

POSISIE		KLOON 2									KLOON 9			KLOON 11			TOT	GEM. AANT. VRUGTE/PARA KL.
		Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I		Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I		Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I		Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I		
BO	Pc ^{II}	0	0	0		0	3	0		1	0	1		5				0,56
BO	Pc ^{III}	0	1	1		3	4	0		0	5	0		14				1,56
MIDDEL	Pc ^{II}	3	3	0		1	2	0		1	0	0		10				1,1
MIDDEL	Pc ^{III}	0	0	2		3	3	1		0	0	0		9				1,0
ONDER	Pc ^{II}	0	0	1		0	1	1		0	0	0		3				0,33
ONDER	Pc ^{III}	0	0	0		0	1	0		0	0	1		2				0,22
TOTAAL		3	4	4		7	14	2		2	5	2		43				4,77
GEM.			3,7				7,6				3,0							

Gemiddelde aantal blompakkies getel = 843.

Persentasie vrugsset = 5,1.

B:SELFBESTUIWING.

POSISIE		KLOON 2									KLOON 9			KLOON 11			TOT	GEM. AANT. VRUGTE/PARA KL.
		Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I		Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I		Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I		Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I		
BO	Pc ^{II}	1	0	0		0	0	0		0	0	1		2				,22
BO	Pc ^{III}	0	0	1		0	0	0		0	0	0		1				0,1
MIDDEL	Pc ^{II}	1	0	0		0	0	0		0	0	0		1				0,11
MIDDEL	Pc ^{III}	0	0	0		0	0	1		0	1	0		2				0,22
ONDER	Pc ^{II}	0	0	0		0	0	0		0	0	0		0				0,0
ONDER	Pc ^{III}	0	0	0		0	0	0		0	0	0		0				0,0
TOTAAL		2	0	1		0	0	1		0	1	1		6				0,66
GEM.			1				,33				,66							

Gemiddelde aantal blompakkies getel = 843

Persentasie vrugsset = ,71.

SIMBOLE:

POSISIE - VERWYS NA DIE POSISIE VAN DIE BLOMPAKKIE OP DIE EERSTE-ORDE PARAKLADIUM.

Pc^I - PARAKLADIUM VAN DIE EERSTE-ORDE

Pc^{II} - PARAKLADIUM VAN DIE TWEDE-ORDE

Pc^{III} - PARAKLADIUM VAN DIE DERDE-ORDE

GEM - GEMIDDELDE GETAL VRUGGIES PER KLOON.

Daar is 'n betekenisvolle verskil op 'n 1% peil van betekenis tussen die vrugsset van die twee produksiesiklusse vir kruisbestuiwing, terwyl 'n betekenisvolle verskil op 'n 5% peil van betekenis bestaan tussen die vrugsset van die twee produksiesiklusse vir selfbestuiwing.

TABEL 7.2 Vrugset by D.eriantha vir die tydperk Januarie tot April 1985.

A: OOP BESTUIWING.

												GEM. AANT. VRUGTE
POSISIE											TOT	
		KLOON 2			KLOON 9			KLOON 11				
		Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I		
BO	Pc ^{II}	0	0	1	0	1	0	0	0	1	3	0,33
BO	Pc ^{III}	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0,1
MIDDEL	Pc ^{II}	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	0,22
MIDDEL	Pc ^{III}	0	0	0	1	2	0	0	0	0	3	0,33
ONDER	Pc ^{II}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0
ONDER	Pc ^{III}	0	0	1	0	1	0	0	1	1	4	0,44
TOTAAL		0	0	2	1	5	0	0	3	2	13	1,4
GEM.			,66			2			1,6			

Gemiddelde aantal blompakkies getel = 843

Persentasie vrugset = 1,5%

B: SELFBESTUIWING.

												GEM. AANT. VRUGTE
POSISIE											TOT	
		KLOON 2			KLOON 9			KLOON 11				
		Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I	Pc ^I		
BO	Pc ^{II}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0
BO	Pc ^{III}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0
MIDDEL	Pc ^{II}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,0
MIDDEL	Pc ^{III}	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0,1
ONDER	Pc ^{II}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0
ONDER	Pc ^{III}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0
TOTAAL		0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0,1
GEM.			0			,33			0			

Gemiddelde aantal blompakkies getel = 843

Persentasie vrugset = 0,1%

SIMBOLE:

POSISIE - VERWYS NA DIE POSISIE VAN DIE BLOMPAKKIE OP DIE
--EERSTE-ORDE PARAKLADIUM

Pc^I - PARAKLADIUM VAN DIE EERSTE-ORDE.

Pc^{II} - PARAKLADIUM VAN DIE TWEEDDE-ORDE.

Pc^{III} - PARAKLADIUM VAN DIE DERDE-ORDE.

GEM. - GEMIDDELDE GETAL VRUGGIES PER KLOON.

HOOFSTUK 8

OORSIG, GEVOLGTREKKING EN AANBEVELINGS

In die voorafgaande hoofstukke is die verskillende bevindings van hierdie ondersoek kortliks bespreek. Meer breedvoerige kommentaar oor sekere aspekte is egter nodig en in hierdie hoofstuk sal daarop verder uitgebrei word.

8.1 Oorsig en Gevolgtrekking

Bloeiwyse-morfologie

Die daarstelling van 'n nuwe klassifikasiesisteen vir bloeiwyses deur Troll (1964) asook Weberling (1965) is gegrond op 'n breë empiriese fondament. Tot dusver is 240 van die 342 Angiospermae-families reeds by hierdie ondersoek ingesluit en die aantal spesies oorskry reeds 10 000. Weberling (1965) wys daarop dat die bloeiwyse kan varieer na gelang van die verkorting of verlenging van die litte, die verskeidenheid blaarrangskikkings en blaarsoorte, of deur die toename of afname van vertakkings. Laasgenoemde outeur toon ook aan dat sommige van die vertakkings sterker as ander ontwikkel.

By D. eriantha is die verkorting en verlenging van litte afgelei van die groepering van tweede- en derde-orde parakladiums. Meer as een tweede- en twee derde-orde parakladiums bymekaar gegropeer, is deurgaans die gevolg van verkorte litte. Die aanwesigheid van gereduseerde tweede-orde parakladiums asook die variasie in lengte van eerste-orde parakladiums illustreer ook verder die feit dat sommige vertakkings sterker as ander by hierdie plantsoort ontwikkel.

Aangesien die studie van die morfologie van die bloeiwyse dit noodsaak om die hele plantstruktuur te bestudeer, skep dit ook die geleentheid om meer te verstaan omtrent die eienskappe van die plant in die algemeen wat met sy habitat verband hou (Weberling 1965).

Fenologie van antese en bestuiwing.

Die blomme van D. eriantha gaan gewoonlik tussen 20h00 en 23h00 oop. Antese het egter deurgaans in die aand plaasgevind. Dit kan waarskynlik toegeskryf word aan die invloed van temperatuur en humiditeit op antese sowel as op stuifmeelkieming. Raju et al. (1984) het by Avena fatua gevind dat temperatuur 'n invloed op antese uitoefen aangesien antese slegs by temperature tussen 25° C en 28° C voorkom. By D. eriantha is die optimum temperatuur waarskynlik laer, aangesien blomme laat in die aand oopgaan. 'n Bepaalde temperatuur alleen kan egter nie as verklaring geld waarom die blomme juis in die aand oopgaan nie, want dieselfde temperatuur kan ook in die oggend bereik word. Lig kan dus ook moontlik 'n rol speel (Degras, Mathurin & Filicité 1971). Alhoewel die presiese data nie genoteer is nie, is daar by D. eriantha waargeneem dat geen antese gedurende 'n betrokke aand voorkom indien 'n bui reën daardie middag geval het nie. Humiditeit het dus beslis ook 'n invloed op antese by hierdie plantsoort.

Tydens antese is die blom se posisionering van so 'n aard dat bestuiwing, hetsy self- of kruisbestuiwing, redelik maklik kan plaasvind. Dit wil egter voorkom asof selfbestuiwing die oorwegende bestuiwingsmeganisme is aangesien baie blomme direk na antese deur hul eie helmknoppe bestuif raak. Dit is moontlik omdat die helmknoppe oopgaan óf tydens die begin van antese óf nadat die helmknoppe bokant die stempel uitgestoot is. Tydens vrystelling kan van die stuifmeelkorrels

dus direk op sy eie stempel beland. Hierdie verskynsel is ook deur Raju et al. (1984) waargeneem in hul ondersoek van Avena fatua. Uit die vrugsettellings blyk dit dat kruisbestuiwing wel 'n bydrae lewer tot vrugset aangesien hoër vrugsettellings tydens albei produksiesiklusse met kruisbestuiwing verkry is. As gevolg hiervan beïnvloed die posisie van die blompakkies en volgorde van antese nie bestuiwing nie. Hoër vrugsettellings is verkry in beide die Oktober - Desember gedeelte van die seisoen en die Januarie - April gedeelte van die seisoen waar natuurlike (ook bekend as oop-bestuiwing) toegelaat is. In beide gevalle was die vrugsettelling hoër tydens oopbestuiwing wat daarop dui dat kruisbestuiwing tog 'n rol kan speel by hoër vrugsetproduksies (Kyk Tabel 7.1 en 7.2). Die redes hiervoor is egter onduidelik. By Avena fatua is kruisbestuiwing egter eerder die uitsondering as die reël (Derrick 1933; Aamodt, Johnson & Manson 1934; Imam & Allard 1965 asook Raju et al. 1984). Die feit dat die bloeiwyses met selofaansakkies toegemaak is en dit verandering ten opsigte van die heersende humiditeit en ligintensiteit teweegbring, mag 'n rol speel. Uit die vrugsettellings wil dit voorkom asof daar weinig verskil is in die getal vruggies wat gelewer word deur tweede- en derde-orde parakladiums. Die feit dat minder stempels en minder stuifmeel per dag, maar oor 'n langer periode beskikbaar is, as wanneer al die blomme kort na mekaar sou oopgaan, kan ook 'n invloed op vrugset hê.

Die antese per bloeiwyse verloop oor 'n tydperk van ongeveer 23 dae in teenstelling met Avena fatua waar dit ongeveer 14 dae duur (Raju et al. 1984). Dit verleng dus die periode waartydens stuifmeel beskikbaar is en verhoog die bevrugtingspotensiaal van die plant. Dit behoort dus vrugset te bevorder. Die probleem wat terselfdertyd hierdeur veroorsaak word, is die verkryging van saad van 'n homogene ouderdom.

Stuifmeelonderzoek

Digitaria eriantha se stuifmeelmorfologie stem ooreen met die algemene stuifmeelmorfologie van die Poaceae soos deur vorige navorsing opgeteken (Erdtman 1972). Die stuifmeel beskik slegs oor een opening wat met 'n operkulum bedek is. Die operkulum word afgestoot tydens kieming en die stuifmeelbuis groei dan deur die opening na buite.

Die stuifmeel vertoon lewenskragtig op grond van die resultate van toetse wat uitgevoer is. 'n Hoër persentasie geaborteerde stuifmeel (61%) word in die helmknoppe aangetref as wat verkry is met behulp van in vitro-kleuring van versamelde stuifmeel (30%). Dit dui daarop dat 'n groot persentasie van die geaborteerde stuifmeel waarskynlik tydens stuifmeelvrystelling in die helmknop agterbly. Die in vivo-kiemings van die stuifmeel by selfbestuiwing en natuurlike bestuiwingstoestande toon nog meer positiewe resultate aangesien dit stuifmeelkiemingspersentasies van tussen 90% en 91% gelewer het. Die hoër in vivo-kieming is waarskynlik toe te skryf aan die afwesigheid van faktore soos variasie in osmotiese potensiaal van die kiemingsmedium, nie-lewende en geaborteerde stuifmeel wat in die helmknop agterbly tydens stuifmeelvrystelling asook die "onnatuurlike" toestande waaronder in vitro-toetse gedoen word. Hierdie resultate toon onteenseglik dat daar weinig met die kiemkragtigheid van die lewende stuifmeel van D. eriantha skort. In alle gevalle is genoegsame hoeveelhede stuifmeel op die stempels gevind om bevrugting te kon bewerkstellig. 'n Gemiddeld van 68,5% vrugbeginsels wat ondersoek is het stuifmeelbuisse tot by die saadknoppe gehad. Hierdie resultate toon duidelik dat die stuifmeelkwaliteit goed is en min of geen bydrae tot swak vrugset lewer nie. In alle gevalle het slegs 'n enkele stuifmeelbuis tot by

die saadknop gegroei. Dit mag na 'n swak prestasie lyk, maar die redes hiervoor lê moontlik by die dun sytakke van die stempel wat 'n beperking plaas op die aantal stuifmeelbuise wat geakkommodeer kan word, slegs een saadknop per vrugbeginsel, asook die beperkte waterinhoud van die stempel (Heslop-Harrison 1982). Geen opvallende teken van onverenigbaarheid is by D. eriantha waargeneem nie, maar aangesien dit selfs tot in die embriosak kan voorkom, en daar nie tydens hierdie ondersoek voor getoets is nie, moet dit as 'n moontlikheid om vrugset te beïnvloed, weggelaat word.

Saadknopmorfologie en funksionering van die saadknop

Nog 'n aspek wat aandag by die embriosak van D. eriantha verdien is die teenwoordigheid van 'n prominente meersellige nuselluskap. Dit kom voor aan die mikropilumkant van die embriosak en begin gewoonlik as 'n enkel laag nusellusepidermisselle wat ná meiose van die megaspoormoederselle verleng om oorsprong te gee aan radiale rye silindriese selle (Fig. 6.2 D en E). Dit kom as 'n konstante kenmerk by al die kiemsakke van D. eriantha wat ondersoek is voor en is selfs by die steriele embriosakke teenwoordig (Fig. 6.1 A, Fig. 6.2 D en E, Fig. 6.4 A, Fig. 6.5 A en B). Die selwande van die nuselluskap vertoon oor die algemeen heelwat dikker as die van die omringende nusellusweefsel (Fig. 6.2 D en Fig. 6.5 B). Die proksimale selle van die nuselluskap bly ongeveer dieselfde grootte as die van die aanliggende nusellusweefsel terwyl die distale selle aansienlik vergroot en die buitenste tangensiale wande koepelvormig uitbult. 'n Bykans identiese nuselluskap is by ander ondersoekte Paniceae waargeneem naamlik Panicum (Warmke 1954) en Paspalum (Chao 1971). Tilton (1980) het soortgelyke selle by Ornithogalum waargeneem. Met behulp van kleuring het Tilton (1980) aangedui dat groot hoeveelhede RNA en 'n groot aantal klein vakuole in die selle van die nuselluskap van Ornithogalum caudatum

teenwoordig is. Die outeur het ook gevind dat selle van die nuselluskap asook van die binneste integument van O. caudatum wat na die mikropilum gerig is, 'n sekretoriese funksie het.

By sommige grassoorte verleng die distale selle van die nuselluskap en vorm papille wat dan in die mikropilum ingroei (Cannon 1900; Maze & Bohm 1974; Cass & Jensen 1970 en Narayanaswami 1956). In uitsonderlike gevalle soos by Scurrula atropurpurea en Dendrophthoe pentandra het die nuselluskap tot halfpad in die styl opgegroeï (Rauch 1936). By beide Agave (Tilton & Morgensen 1980) en Ornithogalum (Tilton 1980) is gevind dat vesikels deur die apikale selle van die nuselluskap vrygestel word wat moontlik kan bydra tot die vervoer van stowwe wat 'n invloed op stuifmeelbuisgroeï kan uitoefen. By Ornithogalum caudatum wil dit voorkom of die grootste deel van die mikropilêre afskeidings vanaf die nuselluskap afkomstig is. Die res is afkomstig vanaf die binneste integument (Tilton 1980). By Paspalum (Chao 1971) kom ook 'n P.A.S.-positiewe substans distaal van die buitenste integument aan die mikropilumkant van die embriosak voor en ook later in die mikropilum self wanneer die selle van die buitenste integument naby die mikropilum begin oplos (Chao 1971). Die oplos van hierdie selle word veroorsaak deur die vrystelling van ensieme wat waarskynlik van die sinergiede afkomstig is (Chao 1971).

Uit bogenoemde besprekings blyk dit dat die nuselluskap algemeen by mono- en dikotiele plantsoorte voorkom. Verder wil dit voorkom asof die funksie van hierdie selle hoofsaaklik geleë is in die vrystelling van mikropilêre afskeidings wat moontlik 'n positiewe bydrae tot stuifmeelbuisgroeï kan lewer (Chao 1971) en dus ook 'n groot invloed op die vrugset kan hê.

Met verwysing na die embriosakmorfologie van D.

eriantha wil dit dus voorkom asof die embriosakke dié kardinale rol speel by swak vrugset wat by D. eriantha voorkom. Dit kan veral aan vier moontlike faktore te wyte wees naamlik:

1. Die groot persentasie steriele en leë embriosakke wat gevind is dui op 'n meiotiese abnormaliteit by D. eriantha. Hierdie verskynsel is ook waargeneem by grasse soos Panicum maximum (Warmke 1951), Pennisetum ciliare (tetra- en aneuploëdie; Snyder et al. 1955) Eragrostis curvula (diplosporïe; Vorster & Liebenberg 1977) asook Digitaria decumbens (Sheth & Edwardson 1956).

2. Die beginstadium van vestiging van apomiksie by D. eriantha. Die aposporïese okto- en tetranukleëre embriosakke soos in die geval van Panicum maximum lewer waarskynlik weinig bydrae tot die vrugset by D. eriantha. Dit kan waarskynlik toegeskryf word aan die ongebalanseerde chromosoomverhouding wat in aposporïese embriosakke voorkom (Warmke 1954). Brink & Cooper (1974) het met hul ondersoek na die rol van endosperm in saadontwikkeling aangetoon dat chromosoom-balans 'n uiters belangrike rol speel met betrekking tot vrugbaarheid.

3. Embriosakverdringing in die geval van dubbele embriosakke wel kan plaasvind. Warmke (1954) dui aan dat kompetisie en verdringing dikwels daartoe lei dat geeneen van die embriosakke tot volwassenheid ontwikkel nie.

4. Die invloed van eksterne faktore. Langer & Olugbemi (1970) het gevind dat koring (Triticum aestivum) wat aan uiterste temperature blootgestel word (40,5°C en -2° C) 'n groot afname in vrugset getoon het. 'n Soortgelyke reaksie by koring is deur genoemde outeurs onder droë toestande gevind. 'n Afname in ligintensiteit het

eweneens 'n negatiewe effek op vrugset by Secale cereale, Festuca pratensis en Dactylis glomerata gehad (Langer 1964). Verdere faktore wat volgens Langer (1964) ook 'n rol speel by vrugset van grasse is fotosintese, die verspreiding van fotosintetiese produkte, blaaroppervlak en stikstofkonsentrasie.

Laasgenoemde drie faktore is egter bloot spekulasie wat verdere ondersoek vereis.

Indien die vrugsettellings soos in Tabel 7.1 en 7.2 vervat (wat 'n maksimum persentasie van 5.1% gelewer het), vergelyk word met die potensiële kiemkragtigheid van 44% (volgens die tetrazoliumtoets) is dit duidelik dat vestiging van die grassoort met behulp van saad uiters problematies kan wees. Die enigste moontlikheid sou wees om baie hoë volumes saad per oppervlak-eenheid te saai aangesien selfs uitgewande saad nog 'n groot hoeveelheid leë blompakkies bevat. Indien leë blompakkies nie vooraf uitgewan word nie is die kans op goeie vestiging nog geringer.

8.2 Aanbevelings:

Om hierdie grassoort se vrugset te probeer verbeter sal die volgende navorsing gedoen moet word:

Daar sal gepoog moet word om met behulp van vrugsettellings 'n kloon of klone te vind met 'n hoër vrugset as wat tans in die handel beskikbaar is. Omdat dit so 'n omvangryke taak is om al die klone se embriosakke te ondersoek, sal dit ter wille van die praktiese uitvoerbaarheid beter wees om die helmknoppe te ondersoek en die persentasie geaborteerde stuifmeel te bepaal. Daar sal dan verwag kan word dat 'n kloon met 'n lae persentasie geaborteerde stuifmeel, ook 'n lae persentasie geaborteerde embriosakke sal hê. Verdere veredelingswerk kan dan op sodanige kloon gekonsentreer word.

OPSOMMING

Die doel van hierdie verhandeling was om redes vir die swak vrugset by D. eriantha te bepaal. Vir hierdie doel is gekyk na aspekte soos blom-antese, stuifmeelmorfologie, bestuiwing (in vitro en in vivo), stuifmeelkiemkragtigheid asook die morfologie van die embriosakke en vrugset.

'n Hoë persentasie geaborteerde stuifmeel word in die helmknoppe aangetref, maar weinig probleme is egter ondervind met betrekking tot stuifmeelkieming (in vitro en in vivo) en lewenskragtigheid.

Die rede vir die swak vrugset by hierdie grassoort is waarskynlik geleë in die feit dat 'n groot persentasie steriele embriosakke hier voorkom. Dit dui op 'n sterk moontlikheid van meiotiese abnormaliteit wat verband hou met die hoë persentasie geaborteerde stuifmeel in die helmknoppe. Op grond van vierkernige embriosakke wat voorkom bestaan daar ook 'n waarskynlikheid dat fakultatiewe apomiksie by D. eriantha voorkom. Beter vrugset sal moontlik met behulp van kloonseleksie en inteling verkry kan word.

---oOo---

SUMMARY

The purpose of this dissertation was to determine the reasons for the low seed set in D. eriantha. Aspects such as flower anthesis, pollen morphology, pollination, pollen viability, the morphology of the embryo sacs and seed set, were examined.

While a high percentage of aborted pollen was found in the anthers, few problems exist in regard to pollen germination and viability.

The reason for the low seed set in this species is probably to be found in the high percentage of sterile embryo sacs occurring here. This indicates a strong possibility of meiotic abnormality which may be related to the high percentage of aborted pollen in the anthers. On the strength of the 4-nucleate embryo sac found, it is also probable that facultative apomixis occurs in D. eriantha. An improved seed set could possibly be achieved by the use of clone selection and inbreeding.

---oOo---

DANKBETUIGINGS

My opregte dank en waardering wil ek graag op hierdie wyse oordra aan my twee leiers, Dr. L.A. Coetzer en prof. dr. P.J. Robbertse vir hulle bydrae, leiding, ondersteuning en inspirasie. Daarsonder sou hierdie verhandeling sekerlik nie gerealiseer het nie.

Graag wil ek ook my opregte dank betuig aan Mnre. Baird en Horn, Direkteure van die Skool vir Natuurwetenskappe, Technikon , RSA vir die begrip, aanmoediging en ondersteuning wat ek deurgaans van hulle ontvang het.

Ook wil ek die personeel van die departement Plantkunde van die Universiteit van Pretoria bedank vir alle hulp en leiding wat ek gedurende hierdie tyd ontvang het met spesiale verwysing na Mev. E. de Wet en Mnr.C.F. van der Merwe wat behulpsaam was met die elektronmikroskopiese ondersoek sowel as foto-ontwikkeling..

'n Besondere woord van dank aan Dr. C.S. Dannhauser en mnr. Neels de Witt wat behulpsaam was met literatuur en literatuurverwysings.

Teenoor my vrou Noëline wat baie opofferings moes maak, en wat ook vir die tikwerk sowel as die sketse verantwoordelik was wil ek my opregte dank en waardering betuig. Ook vir haar morele ondersteuning en bemoediging waarmee sy my deurentyd ondersteun het. Aan haar dra ek hierdie verhandeling op.

---oOo---

Die voortplantingsbiologie van Digitaria eriantha.

deur

Marthinus Gerhardus Joubert

Leier: Dr. L.A. Coetzer
Departement Plantkunde

Voorgelê ter vervulling van die vereistes
vir die graad

Magister Scientiae

Samevatting

Die voortplantingsbiologie van D. eriantha is ondersoek om die moontlike redes vir sy swak vrugset vas te stel en om 'n oplossing vir die probleem te probeer vind. Nieteenstaande die groot landboukundige waarde van hierdie grassoort kan sy potensiaal as gevolg van sy swak saadproduksie, nie te volle benut word nie.

Die bloeiwyse van D. eriantha word in ooreenstemming met die terminologie soos deur Troll (1964) en Weberling (1965) voorgestel, beskryf. Met behulp van hierdie terminologie is dit moontlik om homoloë dele van die plant te vergelyk aangesien die totale struktuur van die plant in aanmerking geneem word. Die verwantskap tussen die mono- en politeliese bloeiwyses kan ook sodoende aangetoon word. Alhoewel die kans goed is vir kruis- en interflorale selfbestuiwing, is dit egter intraflorale selfbestuiwing wat bevorder word deur die wyse waarop antese plaasvind. Alle blomme wat ná antese ondersoek is, was bestuif.

Die lewenskragtigheid van die stuifmeel was bevredigend volgens al vier verskillende tegnieke wat toegepas is. Na in vivo-selfbestuiwing het by 68,5% van die stampers wat na bestuiwing ondersoek is, stuifmeelbuise voorgekom wat tot by die saadknop gegroei het.

Van die dertig embriosakke wat ondersoek is was 23% oktanukluêr, 63% geaborteer terwyl daar ook 7% tetra-nukluêre, waarskynlik aposporiese en 7% dubbel embriosakke waargeneem is. Uit die literatuur blyk dat dit waarskynlik die gereduseerde embriosakke is wat oorsprong gee aan vruggies terwyl die aposporiese embriosakke gewoonlik nie vrugte lewer nie. Dit sou kon verklaar waarom so 'n lae vrugset by D. eriantha voorkom. 'n Hoë insidensie van steriele en leë embriosakke kom ook by D. eriantha voor. Hierdie inligting dui daarop dat slegs 'n klein persentasie embriosakke tot vrugset in staat is.

Die hoogste persentasie vrugset wat by D. eriantha gevind is, is 5,1%. Van hierdie vruggies, wat met behulp van T.T.C. getoets is, was slegs 41% potensieël kiemkragtig. Dit verklaar ook waarom soveel probleme met die vestiging van hierdie grassoort ondervind word.

Verdere navorsing is nodig om die ontogenie van die embriosakke na te gaan en om 'n kloon te vind met 'n lae persentasie geaborteerde stuifmeel. Daar sal dan verwag kan word dat so 'n kloon ook 'n lae persentasie geaborteerde embriosakke sal hê. Seleksie en veredeling van so 'n kloon kan dan verder aandag kry, want om die saadproduksie van D. eriantha bloot met behulp van landboukundige praktyke te verbeter, lyk onwaarskynlik.

---oOo---

LITERATUURVERWYSINGS

AAMODT, O.S., JOHNSON, L.P.V. & MANSON, J.M. 1934. Natural and artificial hybridization of Avena sativa with A. fatua and its relation to the fatuoids. Can. J. Res. Sect. C. Bot. Sci. 11: 701 - 727.

ALEXANDER, M.P. 1969. Differential staining of aborted and non aborted pollen. Stain Technol. 44(3): 117 - 122.

ANDERSON, C.A. & WRIGHT, N.L. 1974. Cytology and cytogenesis of vine mesquitegrass (Panicum obtusum) II. Asexual mode of reproduction. J. Ariz. Acad. Sci. 9: 91 - 94.

BRINK, R.A. & COOPER, D.C. 1974. The endosperm in seed development. Bot. Rev. 13: 423 - 541.

BROWN, W.V. & EMERY, W.H.P. 1958. Apomixis in the Graminae: Panicoideae. Am. J. Bot. 45: 253 - 263.

BURSON, B.L. & YOUNG, B.A. 1983. Pollen-pistil interactions and interspecific-incompatibility among Panicum antidotale, P. coloratum, and P. deustum. Euphytica. 32: 397 - 450.

CANNON, W.A. 1900. A morphological study of the flower and embryo of the wild oat, Avena fatua L. Proc. Calif. Acad. Sci. 1: 329 - 364.

CASS, D.D. & JENSEN, W.A. 1970. Fertilization in barley. Am. J. Bot. 57: 62 - 70.

CHAO, C. 1971. A periodic acid-schiff's substance related to the directional growth of pollen tube into embryo sac in Paspalum ovules. Am. J. Bot. 58(7): 649 - 654.

CHATTERJI, A.K. & TIMOTHY, D.H. 1969 a. Maart - April. Microsporogenesis and embryogenesis in Pennisetum flaccidum. Griseb. Crop. Science 9: 219 - 222.

CHATTERJI, A.K. & TIMOTHY, D.H. 1969 b. November - Desember. Microsporogenesis and embryogenesis in Pennisetum flaccidum. Griseb. Crop. Science 9: 796 - 799.

COETZEE, J. 1975. The pollen morphology of the South African Malvales and some taxonomical implications. Ongepubliseerde D. Sc - verhandeling, Universiteit van pretoria.

CONNOR, H.E. 1979. Breeding system in grasses: a survey. N.Z.J. Bot. 17: 547 - 574.

CUTTER, G.E. 1978. Plant anatomy. 2de uitgawe, Edward Arnold, London.

DANNHAUSER, C.S. 1982. Die geskiedenis van Smutsvingergras met spesiale verwysing na die Hoëveldstreek. Handel. Weidingsver. Suidelike. Afr. 17: 17 - 20.

DANNHAUSER, C.S. 1985. 'n Beskouing van Digitaria eriantha steud. subsp. eriantha (Smutsvingergras) as aangeplante weiding. Ongepubliseerde D.Sc.-Proefskrif, Universiteit van die Oranje Vrystaat, Bloemfontein.

DEGRAS, L., MATHURIN, P & FELICITÉ, J. 1971. Quelques donnees sur le development reproducteur des Digitaria et de Panicum maximum. Rum. Int. Man. For. 1: 156 - 162.

DERRICK, R.A. 1933. Natural crossing with wild oats, Avena fatua. Trop. Agric. 13: 459.

DREWES, R.H. 1983. Die waarde van verskillende weidingsgewasse op radikaal verbeterde veld vir vleisproduksie in die somerreënsaaigebied. Finale verslag, Projek H 5422/30/1/2 Hoëveldstreek, Departement van Landbou. Potchefstroom,

ERDTMAN, G. 1972. Pollen morphology and plant taxonomy. New York, Hafner.

ESAU, K. 1977. Anatomy of seedplants. John Wiley & Sons.

FEDER, N. & O'BRIEN, T.P. 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. Am. J. Bot. 55: 123 - 143.

FISKE, S. 1981. Fingergrass rediscovered. Farmers Weekly (July, 1981): 6 - 8.

GRABE, D.F. 1970. Tetrazolium Testing Handbook for Agricultural seeds. (29) The Association.

GRÜNOW, J.O. & PIETERSE, A.P. 1984. 'n Vergelyking van hoëveldse voergewasse en voervloei vir die uitgroei van tweetand tollies. J. Grassland. Soc. Sth. Afr. 1 (3): 25 - 29.

HESLOP-HARRISON, J. 1982. Pollen-stigma interaction and cross-incompatibility in grasses. Science 215: 1358 - 1364.

HESLOP-HARRISON, J. & HESLOP-HARRISON, Y. 1970. Evaluation of pollen viability by enzymatically induced fluorescence: Intracellular hydrolysis of fluorecein diacetate. Stain technol. 45: 115 - 120.

HESLOP-HARRISON, Y., HESLOP-HARRISON, J. & REGER, B.J. 1984. The pollen-stigma interaction in grasses. 6. The stigma ("silk") of Zea mays L. as host to the pollen of Sorghum bicolor (L) Moench. and Pennisetum americanum (L) Leeke. Acta. Bot. Neerl. 33 (2): 205 - 227.

HESLOP-HARRISON, Y., HESLOP-HARRISON, J. & REGER, B.J. 1985 a. The pollen-stigma interaction in the grasses. 7. Pollen tube guidance and the regulation of tube number in Zea mays L. Acta. Bot. Neerl. 34(2) : 193 - 211.

HESLOP-HARRISON, Y. HESLOP-HARRISON, J. & REGER, B.J. 1985 b. Wide hybridization: pollination of Zea mays L. by Sorghum bicolor. (L) Moench. Theor. Appl. Genet. 70: 252 - 258.

HIRATSUKA, S., TEZUKA, T. & YAMAMOTO, Y. 1983. Use of longitudinally bisected pistils of Lilium longiflorum for studies on self-incompatibility. Plant & Cell Physiol. 24 (4) : 765 - 768.

IMAM, A.G. & ALLARD, R.W. 1965. Population studies in predominantly self-pollinated species. VI. Genetic variability between and within natural populations of wild oats from differing habitats in California. Genetics. 51: 49 - 62.

JOHANSEN, D.A. 1940. Plant microtechnique. McGraw Hill: London.

JOHRI, B.M. 1984. Embriology of Angiosperms. Springer-Verlag, New York.

KERNER, A. 1895. The natural history of plants. Blaikie, London.

KOK, P.D.F. 1978. 'n Hersiening van Digitaria Haller (Poaceae) in Suidelike Afrika. Ongepubliseerde D.Sc.-proefskrif, Universiteit van Pretoria, Pretoria.

KOK, P.D.F. 1984. Studies on D. eriantha (Poaceae) I. Enumeration of species and synonymy. S. Afr. J. Bot. 3(3): 184 - 185.

KRUGER, J.A. & SMIT, I.B.S. 1973. Herwinning van ou lande in die Oos-Vrystaat deur die insaai van Digitaria smutsii, Eragrostis curvula en Themeda triandra. Agroplantae. 5 : 101 - 106.

LANGER, R.H.M. 1964. How grasses grow. Edward Arnold, London.

LANGER, R.H.M. & OLUGBEMI, L.B. 1970. A study of New Zealands wheats. IV. Effects of extreme temperature at different stages of development. N. Z. J. Agric. Res. 13:878 - 886.

MARTIN, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. Stain technol. 34: 125 - 128.

MAZE, J. & BOHM, L.R. 1974. Embryology of Agrostis interrupta (Gramineae). Can. J. Bot. 52: 365 - 379.

MOSTERT, J.W.C. 1953. Vestiging van meerjarige grassoorte op ou lande. Boerdery in SA. 28: 18 - 20.

NARAYAN, K.N. 1951. Cytogenetic studies of apomixis in Pennisetum. Ongepubliseerde-proefskrif Univ. van California, V.S.A.

NARAYANASWAMI, S. 1956. Structure and development of the caryopsis in some indian millets. VI Setaria italica. Bot. Gaz. (Chicago) 118 : 112 - 122.

- O'TOOLE, J.C., HSIAO, T.C. & NAMUNCO, O.S. 1984. Panicle water relations during water stress. Plant Sci. Lett. 33: 137 - 143.
- PRITCHARD, A.J. & HACKER, J.B. 1972. Infertility in four species of Digitaria. J. Aust. Inst. Agr. Sci. : 307 - 308.
- RAJU, M.V.S., JONES, G.J. & LEDINGHAM, G.F. 1984. Floret anthesis and Pollination in wild oats (Avena fatua). Can. J. Bot. 63: 2187 - 2195.
- RAUCH, K VON. 1936. Cytologische embryologische untersuchungen an Scurrula atropurpurea Dans. und Dendrophthoe pentandra Miq. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 45: 5 - 61.
- ROEPER, J.A.C. 1826. Observationes aliquot in florum inflorescentiarumque naturam. Linnaea. 1: 433.
- SASS, J.E. 1958. Botanical Microtechnique. Iowa State College Press. Ames Iowa.
- SCHANK, S. & DECKER, H.F. 1967. Cytological investigations in the genus Digitaria. Proc. Soil Crop Sci. Soc. 27: 96 - 101.
- SHETH, A.A., YU, L. & EDWARDSON, J. 1956. Sterility in Pongolagrass (Digitaria decumbens. Stent.) Agron. J. 48: 505 - 507.
- SIDMAN, R.L., MOTTILA, P.A. & FEDER, N. 1961. Improved polyester wax embedding for histology. Stain technol. 36: 279 - 284.
- SNYDER, L.A., HERNANDEZ, A.R. & WARMKE, H.E. 1955. The mechanism of apomixis in Pennisetum ciliare. Bot. Gaz. : 209 - 221.

STANLEY, R.G. & LINSKENS, H.F. 1974. Pollen: Biology, Biochemistry Management. Springer - Verlag, Berlyn.

STENT, S.M. & PENTZ, J.A. 1927. Wollerige Vingergras. Boerdery in SA. Herdruk no. 19: 57 - 69.

STRICKLAND, R.W. 1974. Performance of Southern African Digitaria spp. in Southern Queensland: Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb. 14: 186 - 196.

TILTON, V.R. 1980. The nucellar epidermis and micropyle of Ornithogalum caudatum (Liliaceae) with a review of these structures in other taxa. Can. J. Bot. 58: 1980.

TILTON, V.R. & MORGENSON, H.L. 1979. Ultrastructural aspects of the ovule of Agave parryi before fertilization. Phytomorphology. 29: 338 - 350.

TROLL, W. 1964. Die Infloreszenzen. Typologie und stellung im aufbau des vegetations-krpers. Teil L. Jena. Hamburg.

VORSTER, T.B. & LIEBENBERG, H. 1977. Cytogenetic studies in the Eragrostis curvula Complex. Bothalia. 12,2: 215 - 221.

WARMKE, H.E. 1951. Cytotaxonomic investigations of some varieties of Panicum maximum and of P. purpurascens in Puerto Rico. Agron. J. 43: 143 - 149.

WARMKE, H.E. 1954. Apomixis in Panicum maximum. Am. J. Bot. 41: 5 - 11.

WEBERLING, F. 1965. Typology of inflorescences. J. Linn. Soc. Lond. Bot. 59 : 215 - 221.