

DIE AGAMIESE KOMPLEKS THEMEDA TRIANDRA Forsk.

deur

HEINRICH LIEBENBERG

Voorgelê ter vervulling van 'n deel van die  
vereistes vir die graad D.Sc. (Agric.)  
In die Fakulteit Landbouwetenskappe  
(Departement van Genetika)  
Universiteit van Pretoria

PRETORIA

November 1968

-(i)-

DANKBETUIGINGS

Ek wil graag my innige dank en waardering uitspreek teenoor prof. J.M.P. Geerthsen vir sy prikkelende leiding, belangstelling en aanmoediging met die uitvoer van hierdie ondersoek.

My dank ook aan dr. N. van Schaik en prof. J.D.J. Hofmeyr vir hulle aanmoediging en advies.

Aan prof. R. de V. Pienaar my dank en waardering vir die belangstelling wat hy by my vir die sitogenetika opgewek het, en die deeglike onderrig wat ek daarin ontvang het.

Aan die tegnisi wat my op verskillende stadiums behulpsaam was met veral die tydrowende mikrotoomwerk -- in die besonder mev. Steyn en mej. Otto -- my hartlike dank.

My dank ook aan die Departement van Landbou-  
tegniese Dienste vir die geleentheid wat my gebied is om die ondersoek te kan onderneem.

My diepe dank aan my ouers vir die geleentheid wat hulle vir my daar gestel het, asook vir hulle onuitputlike belangstelling en aanmoediging.

Ten slotte aan my eggenote baie dankie vir die hulp en bystand wat sy deurgaans aan my verleen het, en my waardering vir die stille lyding wat sy as gevolg van my studies moes verduur.

---oOo---

INHOUDSOPGAWE

	<u>Bladsy</u>
<u>INLEIDING</u> .....	1
<u>MATERIAAL EN METODEDES</u> .....	8
Materiaal .....	8
Metodes .....	11
A. Meiose .....	11
B. Kiemsakstudies .....	12
C. Huidmondjiegrootte-metings .....	14
D. Stuifmeelkorrelgrootte en stuif- meelvrugbaarheidsbepalings .....	14
E. Analise van meiose .....	15
F. Kiemsak analises .....	16
G. Diverse .....	17
<u>RESULTATE</u> .....	20
Klassifisering van die versamelings .....	20
Ondersoek na die suiwerheid van die ver- samelings .....	20
Chromosoomaantalle .....	22
Meiose-analises .....	23
B-chromosome .....	33
Kiemsak-studies .....	34
Stuifmeelvrugbaarheid .....	37
Stuifmeelkorrel- en huidmondjiegroottes ....	38
<u>BESPREKING EN GEVOLGTREKKINGS</u> .....	39
Huidmondjie- en stuifmeelkorrelgroottes ....	39
Chromosoomaantalle en die distribusie van die poliploiede .....	40
B-chromosome .....	48
Chromosoom-morfologie .....	50
Meiose .....	51
Die basiese chromosoomaantal van Themeda ...	60

Kiemsakstudies .....	61
Die invloed van die omgewing op meiose, kiemsakontwikkeling en die uiterlike mor- fologie van rooigras .....	66
Die sitotaksonomie van <u>Themeda triandra</u> en agamiese komplekse oor die algemeen .....	69
Hipoteses ter verklaring van die moontlike filogenie van <u>Themeda triandra</u> in Suid- Afrika .....	77
<u>OPSOMMING</u> .....	80
<u>LITERATUURVERWYSINGS</u> .....	84
<u>TABELLE</u>	
<u>PLATE</u>	

## INLEIDING

In hulle pogings om steeds meer realistiese klasifikasies daar te stel, loop die taksonome hulle telkemale vas teen groepe wat op konvensionele wyse, onklasifiseerbaar is. Verskillende hulpmiddels word aangewend, om te help om sulke netelige probleme te probeer oplos: Biochemiese analises, serologiese reaksies, sitogenetika -- met inbegrip van die analise van hibriede, numeriese taksonomie, die embriologie, fisiologie, ekologie en die genetika van sulke groepe, word bo en behalwe die gebruikelike morfologiese en anatomiese studies, as hulpmiddels gebruik, dikwels met min sukses. Die kompleksiteit van die variasiepatroon van sulke groepe bly steeds die spreekwoordelike doring in die vlees.

Inderdaad, die posisie in sekere taksa het so erg geword dat dit frustrerend is om baie plantspesies geïdentifiseer te kry. Telkens moet verneem word dat 'n monster aan so-en-so 'n genus behoort, terwyl geen betroubare sleutel bestaan om die spesies te klassifiseer nie. 'n Gerieflike uitweg is dikwels om meer en meer spesies saam te voeg. Alhoewel dit die taksonoom se taak aansienlik vergemaklik, dra dit niks by tot 'n beter begrip van die grondliggende oorsake van die variasie en die ewolusionêre status van sulke variabele groepe nie.

Die Gramineae is by uitstek 'n familie wat moeilik is om taksonomies te hanteer, veral as gevolg van sy relatief homogene morfologie (Stebbins 1956). In Suid-Afrika met sy ryke skat aan inheemse grasse, raak hierdie probleem in sommige genera akuit, byvoorbeeld in *Eragrostis* en *Digitaria*, om maar net twee te noem. Groter en beter versamelings het daarby dikwels die gevolg dat dit die probleem vererger in stede daarvan om dit op te los. Weliswaar is 'n paar van die probleme toe te skryf aan 'n klein groepie taksonome wat steeds weier om taksa as dinamiese, genetiese bevolkings te beskou en aanhou om plante te klassifiseer deur slegs gebruik te

maak van onbenullige morfologiese eienskappe wat dikwels berus op enkelgeen beheer. Hierdie beswaar kan egter nie teen die oorgroter meerderheid van ons hedendaagse taksonome ingebring word nie, daar al hoe meer van hulle van bogenoemde hulpmiddels begin gebruik maak.

Die verskillende maniere waarop bevolkings op genetiese en sitogenetiese wyses, onder die druk van hulle onmiddellike omgewings, ontwikkel, is uiteenlopend en soms baie kompleks. Dit bring variasiepatrone mee wat so verskil van die normale en verwagte, dat selfs met inagnome van baie van die moderne taksonomiese hulpmiddele, dit steeds moeilik bly om hulle taksonomies te hanteer. n Diepgaande studie van die genetiese sisteem wat in sulke bevolkings ontwikkel het, is dan dikwels die enigste moontlike uitweg om die kompleksiteit en filogenie van sulke bevolkings beter te verstaan. Genetiese sisteme wat aanleiding gee tot sulke afwykende variasiepatrone is onder andere strukturele basters, poliploïed-komplekse en agamiese komplekse.

Alhoewel strukturele basters relatief skaars is, is dit uit die literatuur n alombekende feit dat poliploïed-komplekse n algemene verskynsel by plante is, en weliswaar n belangrike rol in plantewolusie speel (Stebbins 1940, 1949, 1950; Darlington 1956).

Al hoe meer agamiese komplekse word ook gaandeweg gevind, veral in sekere plantfamilies waaronder veral die Compositae en die Gramineae (Gustafsson 1946, 1947a, 1947b; Stebbins 1950; Maheshwari 1950; Clausen 1954; Nygren 1954; Carnahan & Hill 1961; Beaman 1961).

Dit is vanselfsprekend dat nie alle agamiese komplekse presies identies is nie. Dit sal tot n groot mate afhang van die ouderdom van die kompleks, sowel as die aard en aantal van die diploïede pilare waarop die kompleks gebou is. Die variasie patroon en bevolkingsdinamika van die kompleks sal hierdeur bepaal word.

Jong agamiese komplekse bestaan gewoonlik uit n variërende aantal diploïede spesies of eko-tipes, wat gewoonlik geslagtelik is en waarop die kompleks gebou is.

Verbastering, gewoonlik op die poliploiede vlak, tussen die diploiede, bring 'n groot poliploied-basterkompleks voort waarin die seleksie voordeel van apomiksie 'n vanselfsprekende voordeel inhou -- beide vir die behoud van heterosigose sowel as om moontlike steriliteit te oorbrug. In 'n jong agamiese kompleks word dan ook gevind dat die poliploiede lede van die kompleks tot 'n variërende mate apomikties is. So 'n jong kompleks besit nog 'n groot aanpasbaarheid by veranderende omgewings en het as sulks groot ewolusionêre moontlikhede.

Natuurlike seleksie sal meer effektief en direk selekteer vir aangepastheid as vir ewolusionêre aanpasbaarheid. Dit bring mee dat daar steeds 'n neiging sal wees vir sulke komplekse om minder variabel te word. In plaas van fakultatiewe apomiksie, word daar geselekteer vir verpligte apomiksie, gepaardgaande met die verdwyning van die diploiede uit die kompleks -- waarskynlik as gevolg van hulle onvermoë om met die steeds stygende aantalle van apomiktiese poliploiede te kompeteer (Clausen 1954; Carnahan & Hill 1961). Met die gevolg dat 'n ou agamiese kompleks slegs sal bestaan uit 'n paar oorblywende verpligte apomiktiese poliploiede ekotipes wat geen verdere effektiewe wyse besit om hulle aan te pas nie, indien die omgewing sou verander. Tussen die twee uiterstes kan dan verwag word om alle moontlike tussenstadia te kry.

Uit die voorafgaande sal dit duidelik wees dat slegs 'n deeglike en diepgaande sitogenetiese studie van 'n agamiese kompleks dit moontlik sou maak om 'n idee te verkry van die stadium van ewolusionêre ontwikkeling wat die kompleks bereik het, sowel as die aard van die diploiede bevolkings waarop die kompleks gebou is. Blote chromosoomtelling en die bestudering van die verspreiding van chromosoomrasse, sal weinig waarde inhou; terwyl die eksperimentele sitotaksonomie slegs 'n verwarrende bydrae sal lewer alvorens die diploiede geslagtelike tipes nie van die poliploiede geskei is en die omvang van die apomiktiese kiemsakontwikkeling in die poliploiede nie geëvalueer is nie.

Die volledige analise van 'n agamiese kompleks berus dus op 'n diepgaande studie van 'n groot verteenwoordigende monster van die hele kompleks, van sowel die chromosoomaantalle en meiotiese gedrag, as 'n studie van die kiemsakontwikkeling van so 'n monster.

In die Gramineae veral, word dit al hoe duideliker dat apomiksie 'n groot rol in die ewolusie van dele van die familie speel. Genera waarin agamiese komplekse reeds gevind is, sluit onder andere die volgende in: *Poa* (Müntzing 1940; Clausen 1961), *Bothriochloa-Dicanthium* (Harlan, Brooks, Borgaonkar & De Wet 1964; Harlan & De Wet 1963), *Panicum* (Warmke 1952, 1954), *Cenchrus* (Bogdan 1961), *Pennisetum* (Fisher, Bashaw & Holt 1954; Gildenhuis & Brix 1959) en *Eragrostis* (Liebenberg 1961; Liebenberg & Pienaar 1962; Streetman 1963), om maar 'n paar van die bekendstes te noem. (Die laaste vier wat genoem is, is almal belangrike Suid-Afrikaanse weidingsgrasse). Brown & Emery (1958) bereken dat 43% van die sub-familie Panicoideae van die ou-wêreld en 11% van dié van die nuwe-wêreld, apomikties is.

Uit die literatuur wil dit al hoe meer voorkom dat *Themeda triandra* Forsk., die bekende rooigras, ook 'n agamiese kompleks kan wees. Dat *T. triandra* 'n poliploïede kompleks is, is lank reeds bekend (Gluckmann 1951 -- ook in Pienaar 1955a -- De Wet 1960). Verdere werk het ook aan die lig gebring dat van die hoër poliploïede ook apomikties is (Brown & Emery 1957a, 1958; Liebenberg 1961).

*Themeda triandra* is dan ook bekend as 'n spesies met 'n baie groot morfologiese variasie waarin weinig sukses behaal is om dit te onderverdeel. Goosens en Theron (1934) gee 'n goeie historiese oorsig oor die taksonomie van die groep en gee dan ook hulle eie sleutel, gebaseer op 'n anatomiese studie van die blaar en blaarepidermis, sowel as ander morfologiese eienskappe. Hiervolgens deel hulle *T. triandra* op in nie minder as agt variëteite nie, en wel die volgende: var. burchellii, var. imberbis, var. trachyspathea,

var. mollicoma, var. punctata, var. vulgaris & var. hispida. Gluckmann (1951) daarenteen verminder die aantal variëteite na slegs vier: var. trachyspathea, var. burchellii, var. imberbis & var. hispida. Haar sleutel (sien materiaal en metodes) is hoofsaaklik op die morfologie van die blom en n paar ander eienskappe soos planthoogte, blaarharigheid en breedte en die groeiwyse van die plant gebaseer. Sy probeer terselfdertyd om die indeling te vereenselwig met die chromosoomrasse van die spesie.

Nie een van die sleutels is egter bevredigend nie, aangesien daar nog steeds tipes versamel word wat nie by die indelings inpas nie.

*Themeda* is n monotipiese genus in Suid-Afrika. Buite die Republiek se grense kom die genus voor deur Afrika, Indië, die Oos-Indiese Eilande tot in Australië. Alhoewel die genus onderverdeel word in n paar spesies veral in Indië en Burma, is dit blykbaar gladnie seker of baie van hulle nie maar aan een kompleks behoort nie (Hayman 1960).

T. triandra maak die dominante plantgemeenskap uit van veral die hoëveldse grasvelde. Dit kom verder tot n meerdere of mindere mate versprei deur die hele land in feitlik alle plantgemeenskappe voor (Meredith 1955). Alhoewel rooigras waarskynlik min belofte inhou om benut te word as n aangeplante weiding, is die spesies egter so n belangrike bestanddeel van ons land se natuurlike weidings, dat n beter begrip van die variasie patroon wat daarin voorkom, van groot waarde sal wees.

Die eerste chromosoom-telling van T. triandra is deur Avdulov gemaak (Darlington & Wylie 1955), maar die eerste redelike breedvoerige sitogenetiese studie van rooi-gras is die van Gluckmann (op. cit.). Alhoewel haar morfologiese studies gebaseer is op n groot aantal herbarium monsters, is haar sleutel opgestel en haar sitogenetiese studies gedoen op slegs 13 versamelings van verskeie dele van die land. Sy het wel haar studie uitgebrei tot 22 versamelings vir die verdere studie van die verspreiding van die poliploiede.

Haar werk het daarop gedui dat T. triandra waarskynlik 'n poliploïed-kompleks is en dat dit moontlik 'n verklaring kon bied vir die ewolusie van die spesie. Sy het die volgende chromosoomaantalle gevind:  $2n=20, 30, 40, 50$  en  $60$ , asook 'n aantal aneuploïede,  $2n=22, 45, 49, 51, 53, 54, 56, 68$  &  $71$ , waarvan almal behalwe  $2n=22$  &  $49$  slegs in plante gevind is wat van versamelde saad gekweek is.

Sover dit die distribusie van die chromosoomrasse betref, kon sy nie veel wys word nie, behalwe dat die pentaploïede en heksaploïede geneig is om in die grasvelde van die hoëveld voor te kom. Al die ander ploïede kom verspreid oor die hele land voor. Die triploïede wat skaars was, is egter slegs in die omgewing van Kimberley en Barkley-Wes gevind.

Meiose is slegs bestudeer in plante van Svan die 22 lokaliteite, maar wel van meer as een plant van elke lokaliteit. Haar algemene gevolgtrekkings was dat die meeste eweploïede 'n besondere normale meiose het met 'n hoë frekwensie bivalente, en dat hulle waarskynlik 'n alloploïede oorsprong het.

Gluckmann se sitogenetiese studies is egter by verre nie uitgebreid genoeg om veel wys te word aangaande die sitogenetiese ewolusie van die spesie nie -- 'n punt wat sy self beklemtoon.

De Wet (1960) het gepoog om verder in te gaan op die distribusie van die chromosoomrasse en variëteite van T. triandra. Vir redes wat later bespreek sal word (bladsy 41), kom die werk van De Wet onbevredigend en onbetroubaar voor en sal derhalwe voorlopig ignoreer word.

Sover dit die kiemsakontwikkeling van T. triandra betref, het Brown & Emery (1957a, 1958) gevind dat 'n tetraploïede versameling vanaf Suid-Afrika en 'n oktoploïed van Indië, aposporiese apomikte is. Hierdie bevindings is verder bevestig deur 'n dergelike studie deur die skrywer, wat hierdie studie voorafgegaan het (Liebenberg 1961; Liebenberg & Pienaar 1962). In dië

studie is die kiemsakontwikkeling van n diploiede rooigras ook bestudeer. Dit is gevind dat die diploied n normale geslagtelike kiemsakontwikkeling het van die Polygonum-tipe (Maheshwari 1950).

Min verdere sitogenetiese studies is op rooigras onderneem, behalwe vir n paar chromosoomtellings van enkele versamelings deur onder andere Celarier & Harlan (1956).

Sover dit Themeda buite die Republiek se grense aangaan, is n redelike uitgebreide chromosoomstudie van die naverwante T. australis deur Hayman (1960) gemaak. Hierdie studie het egter nie kiemsakstudies ingesluit nie, en sover die kennis van die skrywer strek, is dit nie bekend of T. australis ook apomikties is nie.

Genoegsame aanduidings bestaan dus dat T. triandra wel n agamiese kompleks is en dat n volledige analise van die kompleks wat dit ingedagte hou, moontlik op die ou end sal lei tot n beter begrip van die variasie patroon en ewolusie van die spesie. Met hierdie doel voor oë is n priliminêre studie op 55 versamelings (later verminder tot 53) van Themeda triandra onderneem. Sodoende is gehoop om n idee te kry van die sitogenetiese variasie wat daar voorkom, wat sou dien as n basis vir die verdere uitbreiding van die studie om uiteindelik so n volledige beeld as moontlik van die situasie te kry.

Hierdie studie is veral toegespits op chromosoomtellings en die bestudering van die meioses, sowel as die kiemsakontwikkeling van al die versamelings. Huidmondjie- en stuifmeelkorrelgroottes is bepaal om vas te stel of dit kan dien as n betroubare maatstaf vir die bepaling van chromosoomaantalle. Stuifmeelvrugbaarheidsbepalings is ook gedoen.

---oOo---

## MATERIAAL EN METODEDES

### Materiaal

Die materiaal vir hierdie studie is verkry uit die rooigrasversameling op die Rietondale Navorsingstasie te Pretoria. Die grootste deel van die rooigrasversameling is in 1956 versamel deur mej. M.W. Williams tydens n versameltog deur n groot deel van die Republiek. Die oorspronklike rooigrasversameling beslaan ongeveer 120 versamelings en dié is verder aangevul deur n paar latere versamelings, veral deur mnr. L.J. Grobler. Die versamelings is in n kwekery uitgeplant. Aangesien so n groot versameling met n redelike verspreiding, teen geen geringe koste, reeds versamel was, was die skrywer verplig gewees om van die versameling gebruik te maak en kon nie veel daartoe bygevoeg word nie.

Met die oorname van die kwekery deur die skrywer in 1960, was n klompie van die versamelings reeds uitgesterf en was dit duidelik dat n paar van die versamelings moontlik al verbaster het en dus nie meer suiwer was nie. Die kwekery is derhalwe in 1965 verplant in n poging om die versamelings te suiwer en om die wat baie swak was n geleentheid te bied om nuwe groei te vorm. Die uitplant van die kwekery was n groot sukses en het goeie lewenskragtige plante tot gevolg gehad waarop gewerk kon word. Die moontlikheid bestaan egter nog steeds dat van die uitgeplante plante nie meer dieselfde is as die wat oorspronklik versamel is nie.

Die beperkings wat hierdie rooigrasversameling gebied het, sowel as die moontlike onsuiverheid van n paar van die versamelings, is waarskynlik die grootste tekortkoming van hierdie studie.

Tydens die versameling van die grasse deur mej. Williams, is terselfdertyd herbariummonsters verkry en foto's van die grasse in hulle natuurlike habitat geneem.

n Aantal van die foto's was ongelukkig nie suksesvol nie. Met behulp van die foto's en die herbariumvelle, kon die suiwerheid van die versamelings egter tot n groot mate nagegaan word. Hierdie herbariumvelle en foto's is ter insae geplaas by die Departement van Genetika aan die Universiteit van Pretoria.

Vir die doel van hierdie studie is 55 versamelings uitgesoek om te bestudeer. Vir redes wat later genoem sal word, is die aantal versamelings later verminder tot 53. Twee kriteria is gebruik om die versamelings te kies wat gebruik is vir die studie:

1. Die versamelings moes so n wye gebied as moontlik dek (geografies sowel as ekologies).
2. Die versamelings moes so n groot verskeidenheid van uiterlike groeitipes as moontlik verteenwoordig.

Om aan die laaste vereiste te voldoen was dit soms nodig om meer as een versameling van dieselfde omgewing te neem. Die diploïed en tetraploïed wat deur Liebenberg (1961) in n vorige studie bestudeer is, word volledigheidshalwe by hierdie studie bygevoeg. Dié twee versamelings is versamelings 65 en 37. Die verspreiding van die 53 versamelings word ook weergegee op die kaart in Plaat 2.

In Tabel 1 word die 53 versamelings aangegee met hulle herkoms en in Tabel 2 n aantal van hulle eienskappe. n Aantal van die eienskappe is verkry uit die inligting wat ingewin is deur mej. Williams tydens die oorspronklike versameling van die materiaal, naamlik: planthoogte, hoogte bo seespieël en reënval. Ander eienskappe is verkry uit die kwekery: plantkleur, lengte van die buitenste kelkkaffie van die onderste vier blomme (genoem kelkkaffielengte), harigheid van die kelkkaffie, harigheid van die gesteelde blommetjies, blaarbreedte, harigheid van die blare en algemene groeiwyse.

Die metings van die kelkkaffies en blaarbreedtes

is die gemiddelde van vyf metings. Die blaarbreedte is gemeet van n ou, volwasse blaar onder aan die pol en ongeveer 1 cm. vanaf die ligula. Kelkkaffiemetings is verkry van blomme wat net begin stuifmeel stort het. Hierdie morfologiese gegewens is slegs verkry in n poging om die versamelings in te deel volgens Gluckmann se sleutel.

Die vier groeiwyses waarna in Tabel 2 verwys word, kan as volg kortliks beskryf word:

Tipe A: Redelike hooggroeiende, digte polle met blare wat tot feitlik dieselfde hoogte groei as die bloeiwyses.

Tipe B: Baie groot, los polle met baie breë blare wat tot net onder die bloeiwyses uit die stingels uitgroei. Die tipiese groeiwyse van die variëteit trachespathea, die rooi-gras van die sub-tropiese dele van Suid-Afrika.

Tipe C: Baie kort polle met n digte blaarmassa onder en met baie kort blomstingels. Vorm n baie digte mat.

Tipe D. n Digte blaarmassa onder aan die pol, met lang blomstingels wat kaal bokant die blare uitgroei.

Hierdie moet gladnie beskou word as die enigste groeiwyses wat voorkom nie, maar slegs as n poging om die versamelings voorlopig te klassifiseer. In iedere geval kom daar n feitlik aaneenskakelende variasie in die versamelings voor. Dit dien op gelet te word dat die doel van die studie nie was om n morfologiese studie van T. triandra te maak nie -- dit sou beter deur n plantkundige gedoen kon word. Die bedoeling is slegs om n aanduiding te kry aan watter variëteite die versamelings moontlik behoort.

Gluckmann (op. cit.) se sleutel vir die vier variëteite word in Tabel 3 opgesom. Indien hierdie sleutel gebruik word, word gevind dat baie min van die

versamelings netjies in een van die klassifikasies inpas; die meeste van hulle het een of meer eenskappe wat nie rym met die sleutel nie. Hierdie is dan ook een rede waarom plantkundiges nog steeds nie tevrede is met die taksonomie van rooigras nie.

## Metodes

### A. Meiose

Meiose is bestudeer met behulp van mikrospoor-moedersel-papdrukke volgens die metode soos aanbeveel deur Pienaar (1955b). Hiervolgens is die materiaal gefikseer in 6 dele metanol: 3 dele chloroform: 2 dele propioonsuur met 'n spoor versadigde ferrichloried in water, daarby. Na 24 uur in die fikseermiddel is die materiaal oorgeplaas na 70% etanol en in die yskas gestoor vir ten minste vier dae, waarna die mikrospoor-moederselle so gou moontlik pagedruk is in 1% propioonkarmyn (1% karmyn in 45% propioonsuur). Tydens die maak van die papdrukke is gewoonlik 'n verdere spoor yster bygevoeg in die vorm van 'n versadigde oplossing ferriassetaat in 45% asynsuur (Pienaar 1955b). Die toevoeging van die yster het die kleuring aansienlik verbeter. Die plaatjies is permanent gemaak deur hulle te dehidreer en te monteer in Euparal (Pienaar 1955b).

Hierdie tegnieke lewer baie goeie resultate, mits die maak van die papdrukke nie te lank na die fiksering geskied nie. Die materiaal het nie goed gestoor nie. Na 'n paar weke het die kleuring verswak, terwyl die chromosome nie meer wou spreid nie. Metafase II, anafase II, pachiteen en tot 'n mindere mate die ander profase I stadia, het veral baie gou verswak. Metafase I en anafase I het vir 'n langer ruk goeie preparate gelewer, maar selfs dié was by verre nie van dieselfde kwaliteit as die wat van vars materiaal verkry is nie. Aangesien veral die metafase I analyses, goed gespreide preparate vereis het, was hierdie 'n beperkende faktor in die studie.

As gevolg van die gelyktydige en soms kort blomtyd van baie van die versamelings, was dit onvermydelik dat baie van die materiaal soms lank gestoor moes word. Die gevolg was dat mooi preparate van baie van die verlangde stadia dikwels nie verkry kon word nie. Die saak is verder vererger deurdat die bloeiwyse van Themeda van so n aard is dat baie tyd vermors word om die blomme te vind waarin die delings plaasvind. Dit sou dus wenslik wees om na n tegniek te soek wat dit moontlik sal maak om die materiaal lank te stoor sonder enige nadelige effekte.

Die versameling van die materiaal het altyd tussen 9 vm en 11 vm geskied, daar dit die meeste delings verseker het. Alle analyses is op slegs een plant per versameling gedoen, aangesien herhalings die aantal plante wat ondersoek moes word, te veel sou maak. In n paar gevalle is wel meer as een plant per versameling se chromosome vir kontrole doeleindes getel.

## B. Kiemsakstudies

Vir die kiemsakstudies is mikrotoomsnitte gemaak volgens n tegniek soos beskryf deur Johansen (1940). Die tegniek kom kortliks op die volgende neer:

### (i) Fiksering

Fiksering is gedoen in Navashin (Stockholm modifikasie) (Maheshwari 1939) wat bestaan uit die volgende oplossings wat net voor gebruik in gelyke hoeveelhede gemeng word.

Oplossing A: 1 gm. chroomsuur ( $\text{CrO}_3$ )  
10 ml. ysasynsuur  
65 ml. gedistilleerde water

Oplossing B: 40 ml. 40% formalien  
35 ml. gedistilleerde water

Die meeste van die materiaal is prefikseer in Carnoy vir ongeveer 15 minute (Darlington & La Cour 1960). Daarna is dit oorgeplaas in Navashin, waarna

die materiaal onmiddellik onder 'n geleidelike vakuum van 15-20 lb. onderwerp is vir ongeveer 15 minute. Indien die vakuum nie versigtig gebruik is nie, is die materiaal daardeur benadeel, veral as gevolg van krimpings.

Die materiaal is vir ten minste 24 uur in Navashin gelaat, maar is meer dikwels etlike maande daarin gelaat totdat dit verder verwerk kon word.

(ii) Dehidrering en infiltrering met was

Die volgende prosedure is gevolg:

1. Was die fikseermiddel deeglik vir 'n paar uur met kraanwater uit.
2. Dehidreer deur die volgende oplossings vir ongeveer 3 uur elk: gedistilleerde water; 10%; 20%; 30%; 40%; 60% etanol.
3. Dehidreer verder deur tersiêre butiel alkohol: etanol oplossings (Johansen 1940): 50% - 1 uur; 70% - oornag; 85% - 1 uur; 95% - 1 uur; 100% oplossing - 1 uur.
4. Plaas oor na suiwer tersiêre butiel alkohol, drie veranderings - twee vir 1 uur en die ander oornag.
5. Infiltreer met 49°C paraffienwas in 'n broeikas waarvan die temperatuur geleidelik opgestoot word na 55°C.
6. Laat tersiêre butiel alkohol oornag afdamp en vervang die was dan met vars gesmelte 49°C paraffienwas. Laat vir 3 uur en vervang met gesmelte 52°C paraffienwas.
7. Bed in.

Die snitte is gemaak met 'n draaimikrotoom, gemonteer met Haupt se albumien (Johansen, op. cit.) en gedroog.

(iii) Kleuring

Die was is opgelos in xileen, waarna die plaatjies afgebring is na water en gekleur is in Heidenhain se hematoxilien nadat dit gebeits is in 3% ferri-ammonium-sulfaat (Johansen 1940). Ontkleuring is gedoen met 4% ferri-ammonium-sulfaat. Daarna is die plaatjies weereens gedehidreer, gekontrakteur met Oranje G en monteer in Kanada balsam.

C. Huidmondjiegrootte-metings

Huidmondjiegroottes is as volg gemeet: klein stukkies volwasse blare, 1 cm. vanaf die ligula uitgesny, is met die onderkant na bo in gliserol onder n deklasie gemonteer. Die plaatjie is dan met n sterk lig van onder belig en met behulp van n oogstukmikrometer gemeet. Op die wyse kon die huidmondjies duidelik gesien word. Die gebruikelike tegnieke was te tydrowend vir die doeleindes van hierdie studie, aangesien die epidermis nie maklik verwyder kon word vanaf die blaar nie. Die metings van die oogstuskaal is direk net so gebruik, sonder om dit om te reken na mikron, aangesien die werklike metings van geen belang is nie. Die volgende omrekeningsfaktor kan egter gebruik word om die lesing om te werk na mikron: lesing x 2.81 = mikron. Van elke versameling is 25 huidmondjies *per plant gemeet*, versprei oor die hele stukkies blaar. In die meeste gevalle is drie blare per plant geneem.

D. Stuifmeelkorrelgrootte en vrugbaarheidsbepalings

Stuifmeel is op n voorwerpglasie, vroeg in die oggend, gestort en n druppel van die volgende oplossing daarby gevoeg: 1 deel versadigde jodium in absoluut etanol  
1 deel gliserol  
1 deel 1% propioonkarmyn

n Dekglasie is vervolgens daarop geplaas en metings van 25 geswelde stuifmeelkorrels is van n toevallige monster van oor die hele plaatjie gedoen. Die metings is op dieselfde wyse gedoen as die huidmondjiegroottes.

Stuifmeelvrugbaarheid is vanaf dieselfde plaatjies bepaal deur die plaatjies sistematies deur te gaan en die proporsie ongekleurde en leë of verrimpelde selle tot die vol geswelde en gekleurde stuifmeelkorrels te bepaal. Die stuifmeelvrugbaarheid is dan uitgedruk as die persentasie steriele stuifmeel. Die bepaling is gedoen op tussen 200 en 500 stuifmeelkorrels per versameling.

#### E. Die analise van meiose

Die volgende gegewens is ingewin vir die analise van meiose.

Metafase I: Deur die plaatjie sistematies van een punt af deur te gaan, is 25 goedgespreide metafase I mikrospoormoederselle geanaliseer vir paringskonfigurasies en chiasma-aantal. n Aantekening is gemaak van enige abnormaliteit wat voorgekom het. Die feit dat slegs mikrospoormoederselle wat baie goed gesprei is vir analise gebruik is, mag moontlik die frekwensie van die tipes wat makliker analiseerbaar is by die hoër poliploiede, bevoordeel het ten koste van ander.

Diakinese: Slegs die chiasma-aantal van 25 mikrospoormoederselle is op soortgelyke wyse van diakinese bepaal.

Anafase I: 25 Mikrospoormoederselle is op toevallige wyse ondersoek en aantekening van die volgende gemaak: aantal sloerders, deling van die sloerders al dan nie, laat skeiding van bivalente, moontlike inversie brûe en enige ander abnormaliteit wat voorgekom het.

Anafase II: As gevolg van die feit dat daar n prominente selwand tussen die diades neergelê word, word die twee selle van die tweede meio-

tiese deling gewoonlik los van mekaar gedruk tydens die maak van die papdruk. Gevolglik is dit feitlik onmoontlik om anafase II as volledige diades te analiseer. Slegs 25 halwe diades is dus bestudeer. In gevalle waar egter wel vasgestel kon word dat die twee selle afkomstig is van dieselfde diade, is hulle dien ooreenkomstig gemerk. Slegs sloerders is getel, en net soos in die geval van anafase I, is aangeteken of hulle deel of nie.

Gemiddeldes is vir al hierdie gegewens bereken, asook die betroubaarheidsintervalle -- by n peil van  $P=0.05$  -- van die chiasma-tellings.

Die verskillende analyses is beperk tot 25 herhalings ten einde liever n groter aantal versamelings te kan bestudeer. Alles tesame is 5,500 mikrospoormoederselle vir die verskillende stadia geanaliseer. Telofase I is ook by n paar versamelings nagegaan ten einde vas te stel wat van die delende sloerders word, maar dit is onnodig geag om dit volledig in te sluit by die resultate. n Klompie pachiteens is ook nagegaan in gevalle waar chromosomale abnormaliteite vermoed is, maar pachiteen is so gevoelig vir veroudering van die materiaal, dat nie veel daarmee uitgerig kon word nie. Baie mooi pachiteen-preparate kan egter verkry word indien varsgefikseerde materiaal gebruik word (Plaat 4 fig. a). Weens swak kleuring is geen tetraade analise gemaak nie.

#### F. Kiemsak analyses

Net een van die pakkie van sewe blomme van rooigras is volledig, die ander is almal slegs stuifmeelproduserend. Die een blommetjie moet dus uitgehaal word en afsonderlik verder hanteer word. Hierdie blommetjies is ongelukkig so hard dat slegs een op n keer met die mikrotoom gesny kon word, en dan is n

klompie van die snitte nog verder van geen waarde, as gevolg van die verlies van snitte tydens die kleuring van die preparate. Dit het beteken dat die kiemsak-studies ook beperk moes word tot n hanteerbare aantal. Ten einde n idee te kry van watter tipe van variasie daar in kiemsakontwikkeling in elke versameling voorkom, is besluit om ongeveer 30 blomme van elke versameling te sny. Uit die aard van die saak het dit beteken dat nie al dertig blomme van elke versameling, bruikbaar was vir analise nie. By party versamelings met uitermate harde blomme, is inderdaad slegs n relatiewe klein hoeveelheid bruikbare blomme verkry. Nadat vasgestel is dat die diploiede geslagtelike tipes oor die algemeen min variasie vertoon, is minder blomme van die laaste klompie diploiede gesny. Alles tesaam is ongeveer 1,600 blomme gesny, waarvan slegs 1,240 gebruik kon word vir analise (Tabel 14).

Dit sou n onbegonne taak wees om tekeninge van die tipiese kiemsakontwikkeling van al die versamelings te maak, derhalwe is slegs tekeninge gemaak van die belangrikste basiese tipes volwasse saadknoppe wat voorkom. Die tekeninge is met n Zeiss tekenapparaat gemaak. Om dieselfde rede is ook slegs foto's van n aantal belangrike meiotiese verskynsels wat voorkom ingesluit. Die foto's is geneem met behulp van n Zeiss fotomikroskoop op Ilford Microneg film, ontwikkel in Kodak D 158 vir  $3\frac{1}{2}$  - 4 minute by  $20^{\circ}\text{C}$ , afhange van die kontras van die preparate wat gefotografeer is.

#### G. Diverse

Kleurskyfies is van al die versamelings wat bestudeer is, geneem. Die foto's is geneem nadat die kwekery uitgeplant is, en toon die verskille in uiterlike groeiwyse te Pretoria, baie treffend. Die kleurskyfies is ter insae geplaas by die Departement van Genetika van die Universiteit van Pretoria. Aangesien n klomp van die versamelings n geheel ander groeiwyse in hulle natuurlike omgewings het as dié in die kwekery te Pretoria, word geen wit en swart foto's van die

plante in die kwekery by hierdie studie ingesluit nie. 'n Paar van die uiterste groeivorme word egter illustreer deur insluiting van 'n paar van die beskikbare foto's van die rooigrasversameling, wat geneem is deur mej. Williams tydens die versameling van die materiaal (Plaat 1). Die beskikbare foto's verteenwoordig egter nie die totale variasie van die versameling baie goed nie.

Ten einde die betroubaarheid van sekere metings en die korrelasies tussen sekere eienskappe te bepaal, is die volgende statistiese berekenings gedoen. Die F-waardes van die blaarbreedte en lengte van die buitenste kelkkaffie-metings is met behulp van die volgende formule gedoen:

$$F = \frac{GKw_A}{GKw_E}$$

Waar  $GKw_A$  = gemiddelde kwadrate tewyte aan versamelings.

$GKw_E$  = gemiddelde kwadrate tewyte aan residuele effekte.

Die betroubaarheidsintervalle van die gemiddelde chiasma-tellings van metafase I, huidmondjiegroottes en stuifmeelkorrelgroottes is met behulp van die volgende formule bepaal:

Betroubaarheids-interval by 'n peil van

$$P = 0.05 = \sqrt{\frac{\sigma^2_x}{25}} \times t$$

waar  $t = 2.06$  by  $P = 0.05$

$$\sigma^2_x = \frac{\sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{N}}{N-1}$$

(Waar N die aantal waarnemings is = 25).

Die korrelasies tussen huidmondjiegrootte en stuifmeelkorrelgrootte, huidmondjiegrootte en chromosoomaantal, stuifmeelkorrelgrootte en chromosoomaantal, en gemiddelde monovalente by metafase I en gemiddelde sloerders by anafase I van die hoër poliploiede, is met die volgende formule bereken:

$$r = \frac{\sigma_{xy}}{\sqrt{\sigma_x^2 \sigma_y^2}}$$

Waar x en y die veranderlikes is.

---o0o---

## RESULTATE

### Klassifisering van die versameling

n Poging is aangewend om die verskillende versamelings te klassifiseer volgens Gluckmann (1951) se variëteite. Soos reeds vermeld was hierdie feitlik n onbegonne taak. Baie van die versamelings wou net nie mooi inpas by enige van die variëteite nie. Die variasie patroon wat in dié spesies voorkom, is klaarblyklik nie van die gewone tipe nie, en dit het dan ook die vermoede versterk dat die genetiese sisteem wat in Themeda triandra funksioneer nie die gewone patroon van n geslagtelike spesie is nie. Die beste skatting van die variëteit waaraan elkeen moontlik behoort, word aangegee in Tabel 2.

Die betroubaarheid van die blaarbreedte- en kelkkafielengte-bepalings is getoets deur die betrokke F-waardes te bereken. Die F-waardes was onderskeidelik 0.7898 en 35.37. Die bepaling van die kelkkaffielengtes is dus betroubaar genoeg, maar die van die blaarbreedtes varieer te veel.

Volgens Gluckmann (op. cit.) en die werk van De Wet (1960), is die variëteit imberbis die enigste variëteit wat in die Boland voorkom. Die versamelings van hierdie studie wat van die Boland af kom, kon egter nie almal as imberbis geklassifiseer word nie. Aangesien die skrywer nie n plantkundige of n taksonoom is nie, mag hierdie afwyking slegs n weerspieëling wees van n gebrekkige kennis van plantmorfologie!

### Onderzoek na die suiwerheid van die versamelings

Ten einde vas te stel of al die versamelings wat gebruik is nog dieselfde as die wat oorspronklik versamel is, is die herbariumvelle nagegaan en vergelyk met die kleurskyfies, asook die metings wat gemaak is

van die plante in die kwekery. Waar foto's beskikbaar was van die plante in hulle natuurlike habitat, is ook daarvan gebruik gemaak.

Oor die algemeen is gevind dat baie van die versamelings -- veral die vanaf die winterreënstreek -- aansienlik beïnvloed is deur die verandering van omgewing. Dié van die winterreënstreek blom baie sleg in Pretoria, en dan hoofsaaklik slegs in die vroeë lente, met die gevolg dat die volwasse plante grotendeels net vegetatiewe groei vertoon, n groeiwyse wat gladnie verband hou met dié in hulle natuurlike habitat nie. Feitlik alle plante het hoër gegroei in die kwekery as die hoogte metings wat geneem is tydens hulle versameling. Planthoogte metings in die kwekery is dus nie n betroubare maatstaf om te gebruik vir die vergelyking nie.

Hierdie verskynsel van meer lewenskragtige groei in die kwekery is ook tot n mindere mate weerspieël deur die metings van die buitenste blomkaffies. Dié metings van plante in die kwekery is feitlik deurgaans effens langer as dié van die herbarium-velle. Hierdie verskil mag n gedeeltelike oorsaak wees vir die onvermoë om die versamelings te klassifiseer; aangesien baie van die katagorieë bepaal word deur die lengte van die blomkaffies. Gevolglik sou die verskuiwing van n meting vanaf net bokant 12 mm. na net onderkant 12, moontlik die klassifikasie vergemaklik het (Sien Tabel 3).

Daarteenoor dien opgelet te word dat Gluckmann (op. cit.) se sleutel opgestel is van n dergelike, maar kleiner versameling, wat ook in n eksperimentele tuin in Johannesburg geplant was -- volgens die eksperimentele taksonomiese metodes soos voorgestel deur Turesson (1922, 1925, 1930) en andere.

Sover as wat uiterlik beoordeel kon word, blyk die oorgrote meerderheid van die versamelings nog die oorspronklike te wees. Een versameling, versameling 50, is vroeg reeds uit die studie verwyder, omdat dit sonder

twyfel nie meer suiwer was nie. Dit het in alle opsigte ooreengekom met die langsliggende versameling 99Bl. Dié versameling en versameling 14, wat dood is voordat dit volledig bestudeer kon word, is dus uit die versameling verwyder, met die gevolg dat die ondersoek beperk is tot 53 versamelings.

Nog twee ander versamelings vertoon baie min ooreenkoms met hulle herbariumvelle en foto's, naamlik versamelings 37 en 54. Daar kon egter nie vasgestel word waar die plante vandaan kom nie en die moontlikheid bestaan dus dat hulle basters is. Waarskynlik sal die moeder ouer die een wees waarvan hulle die versamelingnummer besit. Omdat hulle dus moontlik basters is, is hulle behou en as sulks bestudeer.

n Paar ander versamelings kom ook verdag voor, maar daar bestaan nie genoegsame bewys dat hulle wel onsuier is nie. Die verskille wat daar voorkom kan net so wel toegeskryf word aan omgewingsvariasie. Dié versamelings is versamelings 10, 38, 45, 60 & 84, asook moontlik 24, 46A, 72 en 86.

### Chromosoomaantalle

Die chromosoomaantalle van die 53 versamelings word onder andere in Tabel 4 aangegee, asook op die kaart in Plaat 3. Vyftien van hulle is diploïed ( $2n=20=2x$ ), twintig is tetraploïede ( $2n=40=4x$ ), drie pentaploïede ( $2n=50=5x$ ), en agt heksaploïede ( $2n=60=6x$ ). Daarbenewens is die volgende aneuploïede ook gevind, drie trisome ( $2n=21=2x+1$ ), een met drie-en-twintig chromosome ( $2n=23=2x+3$ ), twee met twee-en-veertig chromosome ( $2n=42=4x+2$ ) en een met nege-en-vyftig ( $2n=59=6x-1$ ).

Drie van die diploïede het ook B-chromosome: versameling 18 ( $2n=20+4B$ ), versameling 24 ( $2n=20+6B$ ) en versameling 60 ( $2n=20+4B$ ). Slegs een van die poliploïede het ook B-chromosome gehad, en wel versameling 65/9, n tetraploïed ( $2n=40+4B$ ). n Tweede plant van versameling

18 is aanvanklik gevind met selfs n hoër aantal B-chromosome (ongeveer 8-10 B-chromosome), die plant het ongelukkig afgesterf en kon nie verder ondersoek word nie. Aanvanklik is geglo dat hierdie plant n triploied is as gevolg van die baie chromosome, maar nadere ondersoek het bevestig dat dit B-chromosome is. Geen triploiede is dus met hierdie ondersoek gevind nie.

### Meiose-analises

In Tabel 4 word die gemiddelde diakinese en metafase I chiasma-analises, met die betroubaarheids-intervalle vir metafase I; die gemiddelde aantal bivalente, monovalente, trivalente en kwadrivalente; die gemiddelde aantal sloerders by anafase I, sowel as by anafase II; die persentasie metafase I's wat een of meer 04 kwadrivalente vertoon en die persentasie chromosome gebind as bivalente, monovalente, trivalente en kwadrivalente, aangegee. In Tabelle <sup>5,6,</sup> 7, 8, 9 & 10 word die metafase I analises van die tetraploiede, heksaploiede en aneuploiede onderskeidelik, volledig gegee. Die metafase I konfigurasies van die pentaploiede word nie volledig weergegee nie, hoofsaaklik omdat daar amper net soveel verskillende tipes is as wat daar mikrospoormoederselle geanaliseer is. Versameling 78 het 19 verskillende tipes metafase I's, versameling 99B1 - 11 en versameling 84 - 12. Versameling 78 se metafase I preparate is verder so swak dat die analises geheel en al onbetroubaar is, veral aangesien tipes verkry is wat nie moontlik is by n pentaploied nie.

In Tabel 11 word die metafase I monovalente en die anafase I sloerders van al die versamelings volledig getabuleer.

Uit die resultate kan gesien word dat die diploiede, soos verwag, n baie normale meiose het, Plaat 4 fig. a, b, c, d, e & f. Die enigste abnormaliteit wat daar

wel gevind is, is dat een paar chromosome, teen n lae frekwensie, blykbaar nie paar nie. By die metafase I's van al die diploiede saam, vertoon 3 uit n totaal van 375 selle hierdie verskynsel. Dit word ondersteun deur die anafase I's, waar 4 uit n totaal van 375 selle twee sloerders het. Die totale frekwensie van n ongepaarde paar chromosome is dus 7 uit 750 selle, of 0.93% vir alle diploiede, Plaat 5 fig. a. Ongelukkig is dit onmoontlik om vas te stel of dit elke keer dieselfde paar chromosome is wat ongepaar bly. Indien n ongepaarde chromosoompaar teen n baie lae frekwensie toevallig by diploiede voorkom, sou mens verwag dat monovalente en sloerders in enkele gevalle by verskillende versamelings gevind sal word.

Die gemiddelde chiasma-tellings van die diploiede wissel van 13.6 (by versameling 31) tot 15.9 (versameling 2) -- of anders beskou, van 1.36 - 1.59 per chromosoom paar. Die gemiddelde chiasma-tellings van diakinese wissel van 15.0 (versameling 246) tot 17.0 (versameling 76A). In teenstelling met die hoër poliploiede, is die diakinese chiasma-analise van die diploiede waarskynlik baie betroubaar.

Die tetraploiede het oor die algemeen besondere normale meioses, maar daar kom nogtans taamlik variasie voor. Party van die versamelings het n hoër persentasie mikrospoormoederselle met  $20_{II}$ , Plaat 5 fig. g, terwyl ander weer n relatiewe lae persentasie selle met  $20_{II}$  het (Sien Tabel 5). Die met meer as 50% mikrospoormoederselle met  $20_{II}$  is die volgende; versamelings 38 (56%), 75 (64%), 90 (52%), 97 (60%), 261 (56%) & 65/9 (56%). Dié versamelings vertoon gevolglik dan ook n hoë gemiddelde bivalent paring, of n hoë persentasie chromosome gebind as bivalente. Aan die anderkant is daar n paar versamelings wat minder as 20% mikrospoormoederselle bevat met  $20_{II}$ . Hulle is versamelings 37 & 73 (12%), 46A, 64 & 72 (16%), 86 (8%), 98 (4%) & 103 (20%). Hierdie versamelings het dus n relatiewe lae gemiddelde bivalent paring. Die ander ses tetraploiede

het persentasies bivalentparing tussen die twee uiterstes.

Die gemiddelde aantal monovalente by metafase I van al die versamelings is nie baie hoog nie. Dit wissel van gemiddeld 0.08 (versameling 38) tot 1.24 (versameling 103). (Sien Tabel 4). n Redelike goeie verband bestaan meestal tussen die gemiddelde aantal monovalente en trivalente, Plaat 5 fig. h. Gewoonlik is daar amper eweveel monovalente as trivalente. Uitsonderings in die verband is versamelings 103, 99Gr en moontlik 72. Slegs twee tetraploiede is gevind met gemiddeld meer as 1 ongebonde chromosoom per metafase I en wel versamelings 103 & 99Gr, alhoewel versameling 88 baie na daaraan kom (0.96).

Die akkuraatheid van die metafase I analises kan tot n groot mate bepaal word deur die gemiddelde aantal monovalente van metafase I te vergelyk met die gemiddelde aantal sloeders tydens anafase I van dieselfde versameling, Plaat 6 fig. d, f. Uit Tabel 11 sal gesien kan word dat hierdie twee syfers oor die algemeen n baie goeie ooreenkoms vertoon. n Baie goeie positiewe korrelasie is dan ook tussen hierdie twee bepalinge gevind ( $r=0.8380$ ). Anafase I is waarskynlik die akkuraatste van die twee, aangesien dit makliker is om die aantal sloeders betroubaar te tel as die aantal monovalente.

Dit is opvallend dat die persentasie chromosome gebind as multivalente baie laag is, behalwe in die gevalle waar daar n hoë frekwensie van 04 voorkom, Plaat 5 fig. i, Plaat 6 fig. a & b. Die hoogste persentasie chromosome gebind as trivalente is 6.3% (versameling 88). Die meeste ander is baie laer. Hierdie verskynsel word ook mooi illustreer deur Tabel 5 waar dit gesien kan word dat metafase I paringstipes met meer as een trivalent per sel baie skaars is onder die tetraploiede as n geheel.

Sover dit die kwadriente aangaan is baie interessante gegewens verkry. Feitlik al die kwadri-

lente wat voorkom, is ringe van vier chromosome (04). n Paar tetraploiede bevat metafase I's met n baie lae proporsie selle met 04; hieronder val veral die volgende: versamelings 32 (8%), 75 (4%), 88 (8%), 103 & 261 (16%) & 99Gr & 65/9 (0%). Aan die anderkant het n paar versamelings n besondere hoë persentasie selle met 04 -- dikwels met n hoë proporsie van selle met 2 04 en 3 04. Die met meer as 60% metafase I's met 04 is die volgende: versamelings 37 (68%), 46A (64%), 64 (72%), 73 (68%), 86 (68%) & 98 (60%). By almal behalwe versamelings 86 & 98, is die persentasie selle met 2 04 groter of gelyk aan die met 1 04. Dit is opvallend dat die wat n hoër persentasie ringe van vier het, nie dienooreenkomstig hoë persentasies trivalente en monovalente het nie. In Tabel 12 word die verhoudings gegee van die persentasie chromosome wat ongebonde is tot die persentasie gebind as kwadri-valente, sowel as die persentasie chromosome gebind as trivalente tot die wat ongebonde is. Indien die eerste verhouding baie laag is, beteken dit dat daar baie meer kwadri-valente as monovalente is; maar aan die ander kant as die verhouding hoog is, beteken dit dat daar meer monovalente as kwadri-valente is. As die tweede verhouding gelyk is aan drie, of baie na daaraan, beteken dit dat daar eweveel monovalente as tri-valente is.

Behalwe vir die voorkoms van sloeders tydens anafase I, is daar by twee van die tetraploiede ook parasentriese inversiebrûe gevind. Ongeveer 20% van die anafase I mikrospoormoederselle van versameling 32 bevat enkelbrûe met fragmente, terwyl versameling 73 in 40% van sy anafase I's brûe met asentriese fragmente het. Die fragmente is in albei gevalle so klein dat die brûe aanvanklik aangesien is vir bivalente wat non-disjunksie vertoon. (Plaat 6 fig. e). Onder Olie-immersie kan die fragmente egter duidelik gesien word. n Heksaploied, versameling 45, het ook 36% inversie brûe. (Plaat 7 fig. i).

Die chiasma-tellings van metafases I in die tetraploiede, wissel van gemiddeld 22.7 per sel (versameling 99Gr) tot 28.7 (versameling 73). (Tabel 4). In terme van gemiddelde aantal chiasmata per chromosoompaar, wissel dit van 1.13 - 1.40. Soos aangetoon in Tabel 4, is daar wel chiasma-analises van diakinese by die tetraploiede gemaak, maar die bepaling is egter te wisselvallig en onderhewig aan foute --- hoofsaaklik as gevolg van die feit dat die diakinese preparate oor die algemeen swak gekleur was en daar dus dikwels geskat moes word hoeveel chiasmata daar per sel is. Die diakinese analises van die poliploiede is dus verder geignoreer, veral ook omdat die inligting nie van sulke groot waarde is nie.

Die pentaploiede het, soos verwag kan word, baie abnormale meioses, (Plaat 7 fig. a, b, c & d). Uit Tabele 4 & 11 kan gesien word dat die gemiddelde analises tot 'n mate van mekaar verskil. Dit word veral weerspieël in die gemiddelde aantalle monovalente en anafase I sloerders. Versameling 78 vertoon gemiddeld 6.28 ongebonde chromosome in metafase I en 5.36 in anafase I. Vir versameling 84 is die syfers onderskeidelik 7.64 en 6.32, en vir versameling 99B1 is dit 8.80 en 8.56. Die verskynsel dat die metafase I waardes in al drie gevalle effens hoër is as die vir anafase I, kan waarskynlik toegeskryf word aan die feit dat in die komplekse paringskonfigurasies van die pentaploiede 'n paar van die bivalente, waarvan die chromosome alreeds ver uit mekaar geskei is, as twee monovalente aangesien is. Die verskille tussen die drie pentaploiede kan veral duidelik gesien word in die volledige anafase I analise in Tabel 11. Daarin kan gesien word dat in versameling 78 die selle met 4, 5 & 6 sloerders die meeste voorkom, by versameling 84, die met 6, 7 & 8, en in versameling 99B1 die met 8, 9 & 10 sloerders. Die rede hiervoor is onbekend, behalwe dat dit opmerklik is dat indien gekyk word na waar die versamelings oorspronklik

vandaan kom, die een met die normaalste meiose van Ermelo kom -- n omgewing taamlik analoog met die van Pretoria waar die plante wat bestudeer is, gegroei het. Dié met die tweede normaalste meiose kom van Zastron, effens meer verskillend van Pretoria, terwyl die abnormaalste een van die drie, oorspronklik van Magut in Zululand kom, n omgewing wat baie van die van Pretoria verskil.

Verder is dit opvallend dat die pentaploiede nie n hoë persentasie metafase I's met ringe van vier het nie. Die van versameling 84 is die hoogste (20%).

Metafase I chiasma-tellings is, soos verwag kan word, nie baie hoog nie. Hulle is in die omgewing van die hoogste gemiddelde chiasma-tellings in die tetraploiede -- van 26.3 in versameling 99B1 tot 27.5 in versameling 78.

Die heksaploiede het oor die algemeen redelike normale meioses met die uitsondering van versameling 45. Soos reeds vermeld bevat versameling 45 ook inversie-brûe. Die gemiddelde aantal monovalente en anafase I sloeders is onderskeidelik 4.0 en 4.2 in hierdie versameling, Tabela 4 & 11. Dit is baie hoër as dié van enige van die ander heksaploiede. As gevolg van die hoë proporsie trivalente en kwadrivalente is die gemiddelde metafase I chiasma-tellings egter nie veel laer as die van die ander heksaploiede nie (36.6 of 1.22 per chromosoompaar), ten spyte van n relatiewe lae persentasie chromosome gebind as bivalente (66.8%), (Plaat 7 fig. h & i).

Die ander heksaploiede se meioses varieer effens, maar nie een van hulle is so abnormaal soos die van versameling 45 nie, (Tabelle 6, 4 & 11; Plaat 7 fig. e, f & g). Die met die normaalste meiose is waarskynlik versamelings Pta en 80, te oordeel na die voorkoms van monovalente en sloeders. Metafase I monovalente is gemiddeld 0.56 en die anafase I sloeders 0.20 in

versameling Pta, terwyl dié van versameling 80 onderskeidelik 0.52 en 0.76 is. Laasgenoemde versameling het by verre die beste bivalente paring -- gemiddeld  $29.16_{II}$  per sel, dit wil sê 97.20% van die chromosome is gewoonlik gebind as bivalente. Van die metafase I's bestaan 64% van hulle uit selle met  $30_{II}$ . Hierdie persentasie chromosome gebind as bivalente is op een na hoër as enige van die tetraploiede (versameling 75 het ook 64% metafase I's met slegs bivalente). Slegs 0.87% van die chromosome is ongebonde.

Versameling Pta, aan die ander kant, het n ietwat swakker bivalente paring, slegs 32% van die metafase I's het  $30_{II}$ , alhoewel die persentasie chromosome gebind as bivalente nog redelik hoog is -- 94%. Versameling 96 het n hoër persentasie selle met  $30_{II}$  as Pta (44%), maar bevat n aansienlike hoër gemiddelde aantal monovalente en sloeders -- 1.04 en 1.40 onderskeidelik. Al die ander heksaploiede bevat tussen 16% en 20% metafase I's met  $30_{II}$ , alhoewel versameling 77 ook n hoë persentasie chromosome het wat as bivalente gebind is (94.13%). In teenstelling met die tetraploiede is daar by al die heksaploiede meer monovalente as trivalente in metafase I. Moontlik kan dit toegeskryf word aan n groter parings-kompetisie by die heksaploiede.

Die metafase I chiasma-tellings by die meer normale heksaploiede dit wil sê behalwe versameling 45, wissel van 34.4 (1.14 per chromosoompaar) in versameling 85 tot 37.1 (1.27 per chromosoompaar) in versameling Pta.

Die heksaploiede het nie een n baie hoë persentasie selle met ringe van vier nie. Versamelings Pta, 45 en 63/71 het die hoogste, aldie met 24%.

Sover dit die meiose van die aneuploiede aangaan, is daar onder die trisome baie min variasie, (Tabelle 7, 4 & 11, Plaat 5 fig. b). Al drie toon n baie hoë frekwensie metafase I's met  $10_{II}+1_I$ . Inderdaad,

al die metafase I's wat ondersoek is van versameling 10 is van dié aard. In die geval van versamelings 4 en 70 is die persentasie onderskeidelik 88% en 92%. Die enigste tipe konfigurasie wat in die oorblywende fraksie van albei hierdie versamelings voorkom, is  $9_{II} + 1_{III}$ . Die gemiddelde aantal anafase I sloeders van versameling 70, wyk grootliks af van die monovalente analise van metafase I. Soos reeds vermeld, is daar gemiddeld 0.92 monovalente tydens metafase I, terwyl daar slegs gemiddeld 0.04 sloeders tydens anafase I aanwesig is. Al verklaring wat vir hierdie teenstrydigheid gebied kan word, is dat die monovalente tydens metafase I altyd baie ver van die ekwatoriaalplaat lê, met die gevolg dat dit outomaties by die een pool ingesluit sal word met anafase. Die vraag ontstaan dan egter hoe kom dit nie ook gebeur in die geval van die ander twee trisome nie. Moontlik dui dit op 'n inherente verskil tussen versameling 70, wat van die oostelike Karoo afkomstig is en versamelings 4 en 10 wat albei afkomstig is uit die Boland.

'n Baie interessante verskynsel in verband met die trisome, is hulle baie laer chiasma-tellings in metafase I in vergelyking met die wat die diploiede vertoon. Dit is weliswaar die hoogste in die een met die hoogste proporsie selle met  $10_{II}$ , versameling 10, (13.2). Die teenwoordigheid van die ekstra chromosoom verlaag blykbaar die oorkruisingsfrekwensie of dit laat die chiasmata vinniger terminaliseer. Die teenwoordigheid van B-chromosome by die diploiede het egter geen opmerkbare verlaging in die aantal chiasmata tot gevolg nie.

Aldrie trisome is primêre trisome.

Versameling 63/67 met  $2n=23=2x+3$ , het ook 'n besonder normale meiose (Tabelle 9, 4 & 11, Plaat 5, fig. c, d & e). Van die metafase I mikrospoormoederselle het 52%  $11_{II} + 1_I$ . 'n Verdere 28% vertoon  $10_{II} + 3_I$ , terwyl die orige 16%  $10_{II} + 1_{III}$  het. Een sel is gevind wat

dalk  $9_{II} + 1_V$  gehad het, maar die is baie twyfelagtig. Indien dit wel die geval was, sou dit beteken het dat die versameling n pentasoom is. As die analise van hierdie sel egter foutief is, kan die versameling of n pentasoom of n tetrasoom vir een chromosoom en n trisoom vir n ander wees. Die metafase I paringstipes wat gevind is kan nie daarvoor uitsluitel gee nie. Daar bestaan egter indirekte getuienis dat laasgenoemde dalk wel die geval is. Een metafase I met  $10_{II} + 3_I$  (Plaat 5 fig. d), toon duidelik dat die drie monovalente nie ewe groot is nie. Een is kleiner as die ander twee, wat daarop dui dat die versameling moontlik tetrasomies vir n groot chromosoom en trisomies vir n kleiner een is.

Die metafase I en anafase I analyses kom redelik goed ooreen. Weereens is dit opmerklik dat die aantal chiasmata per sel verminder word deur die teenwoordigheid van die ekstra chromosome. Alhoewel n hoë persentasie van die selle  $11_{II}$  bevat, is die gemiddelde aantal chiasmata laer as enige van die diploiede -- 1.25.

Die twee aneuploiede met  $2n=42=4x+2$  het taamlike verskillende metafase I analyses, (Tabelle 8, 4 & 11, Plaat 6 fig. g, h & i). Versameling 21 vertoon n hoër persentasie bivalentparing as enige van die tetraploiede. Nie minder as 72% van die metafase I mikrospoormoederselle het  $21_{II}$  nie. Die persentasie chromosome gebind as bivalente is 97.14%. Die gemiddelde aantal monovalente en sloerders is ook relatief laag -- 0.44 en 0.28 onderskeidelik. Alhoewel die ander versameling met  $2n=42$ , A131, nie n veel laer persentasie chromosome wat gebind is as bivalente het nie (95.43%), het dit n heelwat laer persentasie selle met  $21_{II}$  (40%). In teenstelling met versameling 21 het versameling A131 ook baie minder chromosome gebind as trivalente. In albei gevalle is die twee addisionele chromosome homolog -- andersins sou  $21_{II}$  nie gevorm kon word nie.

Weereens is dit opmerklik dat selfs by die

tetraploiede aneuploiede ten spyte van  $n$  baie hoë persentasie bivalente paring, die aantal chiasmata nie hoër is as by die tetraploiede nie. Inderdaad het versameling 21, met sy baie hoë bivalente paring, op een na die laagste chiasmata telling (23.7) van al die tetraploiede; in teenstelling met versameling A131 met 24.8 chiasmata.

Die oorblywende aneuploied is  $n$  hipoheksaploiede met  $2n=59=6x-1$ . (Versameling 82) (Tabelle 10, 4 & 11, Plaat 7 fig e). Die gebrek aan een chromosoom in ag genome, verskil die meiose van die versameling nie veel van die van die meer normale heksaploiede nie. Dieselfde geld vir die chiasma-analise.

$n$  Algemene verskynsel in verband met die sloerders van Themeda triandra is dat hulle gewoonlik deel nadat die ander chromosome wat gepaar was reeds die pole bereik het (Plaat 7 fig. b). Dit wil voorkom asof die meeste van hulle wel by die vormende kern ingesluit word, aangesien  $n$  studie van  $n$  aantal telofase I's aangetoon het dat die sloerders selde nog waarneembaar is. Plaat 7, fig. c toon baie duidelik hoedat die telofase I kernmembraan uitstulp om die laatdelende sloerders ook in te sluit.

Uit die literatuur blyk dit dat dié  $n$  redelike algemene verskynsel by grasse is (Celarier & Mehra 1959; Celarier 1957a; Snyder 1961). Gluckmann (op. cit.) het ook die verskynsel by rooigras opgemerk.

Volgens Celarier & Mehra (1959) sou mens verwag dat indien die sloerders tydens die eerste deling van meiose reeds deel, dan sou hulle met anafase II as sloerders agterbly op die ekwatoriaal-plaat. Hulle toon dan ook aan dat dit by sekere *Sorghum* spesies wel die geval is. Anafase II studies van T. triandra toon egter dat in die meeste gevalle die sloerders weer  $n$  keer deel tydens die tweede deling (Plaat 7 fig. d). Dit sou beteken dat die chromosome wat ongepaar bly by die eerste deling, een deling meer ondergaan as die

normale meiotiese chromosome. Volgens Burnham (1962) kom die verskynsel by n paar ander spesies ook voor. Hy gee n paar verwysings van ander spesies waar die sloerders beide in anafase I en anafase II deel.

### B-chromosome

Die B-chromosome wat by vier van die versamelings gevind is, is baie klein en is aanvanklik amper oorsien, veral omdat hulle effens ligter kleur as die A-chromosome (Plaat 4 fig. g, h & i; Plaat 6 fig. c). In Tabel 13 kan gesien word dat die B-chromosome van versameling 65/9 ook dikwels paar en bivalente of selfs multivalente vorm. Aangesien die B-chromosome beide  $2_{II}$  sowel as  $1_{III} + 1_I$  kan vorm, is dit duidelik dat die vier B-chromosome van versameling 65/9 al vier met mekaar kan paar en waarskynlik identies is. Dergelyke paringskonfigurasies is ook by die ander versamelings met B-chromosome verkry, met die gevolg dat dieselfde argumente daar ook geld.

Die B-chromosome wat sinapse ondergaan, beweeg saam met die A-chromosome na die pole, terwyl die ongebondes hulle net soos die gewone sloerders gedra en ook laat deel. By rooigras is daar dus baie min verskil tussen die gedrag van die A- en B-chromosome.

Geen uitwendige morfologiese of enige sitogenetiese effek van die B-chromosome op die plante waarin hulle voorkom, kan opgemerk word nie, behalwe dat almal relatief klein plante is. Aangesien drie van hulle egter diploiede is en daar in alle geval so n groot variasie in groeitipe en dus planthoogte tussen die versamelings voorkom, kan nie sondermeer veel waarde hieraan geheg word nie.

### Kiemsak-studies

Soos in die vorige studies aangedui is (Brown en Emery 1957a; Liebenberg 1961; Liebenberg & Pienaar 1962), het die diploiede rooigrasse 'n normale geslagtelike tipe kiemsakontwikkeling en wel van die Polygonum-tipe, dit wil sê agt-kernig monospories (Maheshwari 1950). Die tetraploiede, daarenteen is apomikties by wyse van aposporie, parthenogenese en moontlik pseudogamie (Gustafsson 1946; Stebbins 1950). Die vierkernige aposporiese kiemsakke bevat gewoonlik 'n eisel, twee sinergiede en een poolkern, maar dit kom redelik algemeen voor dat daar meer poolkerne is ten koste van sinergiede.

Die resultate van die kiemsakstudies op die 53 versamelings, word in Tabel 14 weergegee. As gevolg van die hardheid van die materiaal, is die analise van party versamelings op redelik min saadknoppe gebaseer. Die aantal kiemsakke wat ondersoek is word dan ook in Tabel 14 aangegee.

Dit is opvallend dat daar wat die kiemsakontwikkeling betref, ook geweldig baie variasie tussen die verskillende versamelings voorkom. Soos verwag, besit die meeste diploiede 'n normale geslagtelike kiemsakontwikkeling (Plaat 8 fig. a). Agt van die diploiede, een van die trisome en versameling 63/67 met 23 chromosome, toon egter een of ander abnormale geslagtelike kiemsakgedrag, en dit ten spyte daarvan dat 'n beperkte aantal kiemsakke bestudeer is. Een abnormale tipe wat verkry is, bevat twee normale geslagtelike kiemsakke in dieselfde nucellus (Plaat 8 fig. b). Die twee kiemsakke ontstaan vanaf twee afsonderlike delings in twee afsonderlike archespoormoederselle. By versameling 18 het al die saadknoppe sulke dubbele kiemsakke, terwyl by versamelings 2, 10, 11 & 63/67 minder as 20% van die saadknoppe die verskynsel openbaar. Dieselfde abnormaliteit kom voor by al die saadknoppe van versamelings 29 en 70, maar in 'n baie erger graad. By die twee versamelings kom tot so veel as vyf kiemsakke, almal

geslagtelik, in dieselfde nucellus voor (Plaat 8 fig. c).

By versameling 13, n diploïed, is een saadknop gevind wat n aposporiese kiemsak bevat het. Dit is egter so n uitsonderlike geval dat dit waarskynlik n blote abnormaliteit is.

Teen die verwagting in is gevind dat twee van die tetraploïede, versamelings (32 en 34) volkome geslagtelik is, terwyl n ander, versameling 75, wel ook geslagtelike kiemsakke in al sy saadknoppe het, maar in 21% van die saadknoppe is daar ook apomiktiese kiemsakke. Al die andere poliploïede is tot n meerdere of mindere mate aposporiese apomikte. Agt van die versamelings is, sover as wat met die beperkte monsters beoordeel kan word, verpligte apomikte. Dit is opmerklik dat ses van hierdie verpligte apomikte, heksaploïede of pentaploïede is. By die ander poliploïede varieer die persentasie geslagtelike kiemsakke van 0-85%; die is dus almal fakultatiewe aposporiese apomikte.

In die meeste van die gevalle bevat die geslagtelike saadknoppe slegs een geslagtelike kiemsak en geen aposporiese kiemsak nie, maar by versameling 261 kom die geslagtelike kiemsak in die meeste van die gevalle saam met een aposporiese kiemsak voor (Plaat 8 fig. d), terwyl in versamelings 46A, 98, 97 en A131 die geslagtelike kiemsak dikwels saam met n aantal aposporiese kiemsakke voorkom (Plaat 9 fig. a).

Hierbenewens verskil die verskillende versamelings ook sover dit die verspreiding en aantal van die aposporiese kiemsakke betref. Party het relatief min aposporiese kiemsakke, terwyl ander hoogs apospories is. Versamelings 65/9 en 86 het oor die algemeen byvoorbeeld, min aposporiese kiemsakke; aan die ander kant het versamelings 84, 96, 99B1, 77 & 78 in die meeste van hulle vrugbeginsels, baie aposporiese kiemsakke. By party ontwikkel die apospoormoederselle baie vroeg, (selfs voor die tetrade stadium) terwyl in ander die apospor-

moederselle eers veel later differensieer.

n Ander verskil wat tot n varieërende mate by die versamelings voorkom, is die verspreiding van die aposporiese kiemsakke in die saadknop. By n aantal lê die aposporiese kiemsakke oor die algemeen in n kompakte hoop onder in die saadknop, naby die mikro-piel. Verder is die kiemsakke ook redelik eenvormig sover dit vorm aangaan. Hiervan is versamelings 45, 72, 73, 84, 97, 99Gr, 65/9 en veral 75, Al31 & 261 voorbeelde (Plaat 9 fig. b).

Aan die ander kant is daar die versamelings waarvan die kiemsakke geneig is om baie verspreid en los van mekaar in die nucellus voor te kom. Die aposporiese kiemsakke kom selfs in die nucellus-epidermis, integumente, saadknopsteeltjie en vrugwand voor. Hierdie kiemsakke het nie definitiewe vorme nie en volg soms komplekse kronkelgange deur die nucellus (Plaat 9, fig. c).

Uit die aard van die saak is dit baie moeilik om n saadknop te klassifiseer as behorende aan die een of ander tipe wat hierbo beskryf is. In Tabel 14 is egter gepoog om n rowwe skatting te maak van die relatiewe frekwensies van die verskillende tipes aposporiese saadknoppe. Waarskynlik is die skatting nie baie betroubaar nie, daar n kontinue variasie voorkom. Tog gee dit n redelike idee van die verskille wat tussen die versamelings bestaan.

n Paar gevalle is gevind wat moontlike voorbeelde van adventiewe embrionie is. Die materiaal was egter oor die algemeen nie gunstig genoeg om sonder meer te kon vasstel of dit werklik adventiewe embrionie is of nie. Die probleem word verder aansienlik bemoeilik deur die baie deurmekaar nucellus van die hoogs aposporiese tipes. Sulke groepies gedifferensieerde selle in die nucellus wat nie verbind kan word met enige kiemsak nie, is moeilik om andersins te verklaar (Plaat 9 fig. d).

### Stuifmeelvrugbaarheid

Die stuifmeelvrugbaarheids-bepalings word in Tabel 15 aangegee. Ten einde die betroubaarheid van die bepaling te toets is 23 van die stuifmeelvrugbaarheids-bepalings in n ander seisoen herhaal. Verder is 21 vrugbaarheids-bepalings ook direk op die mikrotoomsnitte, wat gemaak is vir die kiemsakstudies gedoen. Hierdie resultate word in Tabel 15 aangegee. Uit die tabel is dit duidelik dat die stuifmeelvrugbaarheids-bepalings van rooigras onder verskillende omgewingstoestande baie varieer. Die besondere omgewingstoestande waaronder die stuifmeel gevorm word, het dus n effek op die vrugbaarheid van die stuifmeel. Klaarblyklik affekteer dit nie net die aard van die meiose wat die vorming van die stuifmeel voorafgaan nie, maar ook die graad van abnormale mikrospore wat vrugbare gamete kan vorm.

Uit die gegewens van stuifmeelvrugbaarheid, aard van meiose en persentasie geslagtelike kiemsakke, is dit opmerklik dat die syfers nie veel verband hou met mekaar nie. Intendeel, die poliploiede met die hoogste persentasie apomiktiese kiemsakke het dikwels van die normaalste meioses (versamelings 21, 80, 90, 96 & Pta). Aan die anderkant is die teendeel ook dikwels waar, (versamelings 32, 45, 46A & 64). Hierdie gegewens dui op n genetiese beheer van apomiksie wat onafhanklik is van die meiose wat dit voorafgaan. Dit moet egter ingedagte gehou word dat die meiose wat bestudeer is dié in die mikrospoormoederselle is en nie die in die saadknoppe nie. Die verband tussen stuifmeelvrugbaarheid en persentasie geslagtelike kiemsakke is nog slegter (Tabel 14).

As gevolg hiervan word die stuifmeelvrugbaarheids-bepalings nie as van veel waarde beskou nie.

Stuifmeelkorrel- en huidmondjie-  
groottes

Stuifmeelkorrelgrootte en huidmondjiegrootte met hulle betroubaarheids intervalle word in Tabel 15 aangegee. Die betroubaarheid van die bepalinge is oor die algemeen baie goed. Dit is opmerklik dat alhoewel die kleinste huidmondjies in die diploiede en die grootste in die heksaploiede voorkom, daar tog n groot mate van oorvleueling tussen die verskillende poliploiede is. Sover dit stuifmeelkorrelgrootte betref is hierdie verband nog slegter. Die versamelings met die grootste stuifmeelkorrels is tetrapoloiede. Alhoewel daar wel n betekenisvolle positiewe korrelasie bestaan tussen huidmondjiegrootte en stuifmeelkorrelgrootte ( $r=0.5342$ ), is dit nie baie hoog nie en dus nie baie beduidend nie. Die korrelasies tussen die twee eienskappe en chromosoomaantal is feitlik nul. (Stuifmeelkorrelgrootte  $r=0.06124$ ; huidmondjiegrootte  $r=0.06882$ ).

---oOo---

## BESPREKING EN GEVOLGTREKKINGS

Die hoofdoel van hierdie studie was om n insae te probeer kry in die genetiese en veral sitogenetiese sisteme wat by Themeda triandra verantwoordelik kan wees vir die komplekse variansie-patroon. n Aantal ander aspekte vloei egter voort uit die gegewens wat ingewin is en n paar van hulle sal ook verder bespreek word.

### Huidmondjie- en stuifmeelkorrel- groottes

Die betroubaarheidsgrense van die verskillende huidmondjie- en stuifmeelkorrelgrootte-bepalings, is verbasend eng, veral as die grofheid van die tegniek vir huidmondjiegrootte bepaling in ag geneem word. Die bepaling is dus klaarblyklik betroubaar. Indien hierdie metings as juis aanvaar kan word, is huidmondjie- en stuifmeelkorrelgrootte egter geensins n betroubare maatstaf om te gebruik vir die bepaling van chromosoom-aantal of graad van poliploëdie nie. Die korrelasie tussen hierdie eienskappe is te laag.

Themeda triandra is klaarblyklik al n te ou poliploïed-kompleks om nog n goeie korrelasie tussen hierdie eienskappe te kry. So n verband het waarskynlik vroeër bestaan, maar huidmondjie- en stuifmeelkorrelgrootte is waarskynlik in die tussentyd al aangepas by die spesifieke omgewingsvereistes van die individuele versamelings. Celarier & Mehra (1958) vind aan die anderkant dat in *Bothriochloa* en *Dichanthium* -- grasse wat net soos *Themeda* aan die *Andropogoneae* behoort -- daar wel n goeie korrelasie tussen huidmondjiegrootte en stuifmeelkorrelgrootte en chromosoomaantal bestaan. Die resultate wat hier vir *Themeda* verkry is, word egter ondersteun deur resultate van Gluckmann (op. cit.). Soos hieronder bespreek sal word, stem hierdie gegewens egter nie ooreen met die resultate van De Wet (1960) nie.

Chromosoomaantalle en die distribusie van die  
poliploiede

Van die 53 versamelings wat ondersoek is, is 35.8% diploiede, of aneuploiede van diploiede; 41.5% tetraploiede en hul aneuploiede; 5.7% pentaploiede en 16.9% heksaploiede of hul aneuploiede. Geen betroubare vergelyking kan tussen dié gegewens en die van Gluckmann (op. cit.) gemaak word nie. Gluckmann het wel meer individuele plante bestudeer, maar die was afkomstig van net 22 lokaliteite. Daarby was die plante nie eweredig versprei oor die 22 lokaliteite nie. Gevolglik is dit moeilik om die syfers te vergelyk. Oor die algemeen vind sy nie n groot variasie tussen plante van dieselfde lokaliteit nie, behalwe vir twee versamelings vanaf Kimberley en Barkley-Wes. Nogtans bly dié n probleem wat verdere studie vereis. n Intensiewe analise van n groot aantal plante van een lokaliteit (distrik) sal waarskynlik n redelike variasie vertoon sover dit chromosoomaantalle aangaan -- veral in sekere dele van die land.

Indien in Gluckmann se studie slegs lokaliteite gereken word en identiese herhalings van dieselfde lokaliteit buite rekening gelaat word, het sy die volgende frekwensies verkry: diploiede 23.3%; triploiede 6.7%; tetraploiede 23.3%; pentaploiede 20.0%; heksaploiede 23.3% en heptaploiede 3.3%.

Dit is opvallend dat Gluckmann (op. cit.) slegs twee aneuploiede in volwasse versamelde plante gevind het ( $2n=22$  &  $2n=49$ ), maar wel n hele klomp ander plante wat van saad gegroei is. Die baie lae frekwensie van aneuploiede onder die hoë poliploiede, wat ook in hierdie studie teengekom is, dui daarop dat sulke saad waarskynlik wel gevorm word, maar dat dit nie kan kompeteer met die euploiede in die natuur nie. Meeste van die T. triandra versamelings is fakultatiewe apomikte en besit tot n mindere of meerdere mate abnormale meioses. n Redelike proporsie aneuploiede is dus te verwagte onder

poliploiede, tensy daar een of ander seleksie teen hulle is.

De Wet (1960) se sitogeografiese studies van rooigras is aanvanklik eers gedoen op 74 versamelings van verskillende lokaliteite. Hy het chromosoomtellings op die versamelings gedoen met behulp van wortelpunt dwarssnitte. Daarna het hy hulle huidmondjiegroottes bepaal en vervolgens die ooreenkoms tussen die metings en chromosoomaantal bepaal. Hy vind n perfekte ooreenkoms tussen die twee eienskappe. Daar kom absoluut geen oorvleueling van huidmondjiegrootte tussen die verskillende poliploiede voor nie, en die volgende poliploiede se reeks huidmondjiegroottes begin elke keer 0.5 skaaleenhede bokant die vorige. Gebruikmakende van hierdie ooreenkoms het hy vervolgens n verdere 300 herbariumvelle ondersoek, hulle huidmondjies gemeet en dan hulle chromosoomaantalle daarvan herlei! Hiervolgens gee hy die verspreiding van die chromosoomrasse van Themeda triandra deur die Republiek, asook hulle klassifikasie volgens die sleutel van Gluckmann aan.

Ongelukkig gee De Wet nie die herkoms of versamelnommers van die verskillende versamelings wat hy bestudeer het aan nie. Hy meld egter wel dat die materiaal waarvan hy die chromosoomtellings gemaak het, verskaf is deur die Departement van Landbou-tegniese Dienste. Sover as wat die skrywer verneem het, is die enigste groot Departementele versameling van rooigras die te Rietondale. Volgens beamptes op die proefplaas het De Wet wel daar materiaal van rooigras versamel. Dit kan dus met n redelike mate van sekerheid aanvaar word dat hy op dieselfde versameling gewerk het as die waaruit die materiaal vir hierdie studie gekom het.

De Wet verkry die volgende persentasies van die verskillende poliploiede (die eerste syfer is die wat verkry is uit slegs die wortelpuntsnitte alleen; die in hakies is die totaal van wortelpuntsnitte en bepaling vanaf die herbariumvelle): diploiede = 27.02%

(45.19%); triploiede = 21.62% (19.25%); tetraploiede = 32.43% (24.86%); pentaploiede = 10.81% (8.56%); heksaploiede = 8.11% (2.14%). De Wet vind geen aneuploiede asook geen B-chromosome nie, maar wel n hoë proporsie triploiede (20%) by 74 versamelings uit dieselfde versameling as wat die skrywer op gewerk het. In n net effens kleiner monster (53) kon die skrywer geen triploiede aantref nie. Die vraag ontstaan of De Wet in sy studie, gebaseer op mikrotroomsnitte, nie dalk diploiede met B-chromosome of aneuploiede, aangesien het vir triploiede nie. Aangesien De Wet (1960) egter slegs wortelpunte bestudeer het, is dit moontlik dat die B-chromosome nie gevind is nie omdat hulle reeds in die wortelpuntweefsel uitgeskakel is. Sy huidmondjiemetings, soos reeds vermeld, toon geen ooreenkoms met die soort van variasie wat in hierdie studie -- of die van Gluckmann -- verkry is nie.

In hierdie lig gesien kan die skrywer nie anders as om De Wet se resultate as onbetroubaar en onbevredigend te beskou nie. Dit is dus van weinig waarde in enige verdere bespreking van T. triandra.

By n paar versamelings waar n aantal ekstra plante somer interessantheidshalwe ondersoek is, is n paar verdere hiper-diploiede gevind. Meeste van die plante het egter uitgesterf en kon dus nie verder bestudeer word nie. So byvoorbeeld is in versameling 19 n trisoom gevind, in versameling 29 n plant met  $2n=23$  en by versameling 14, wat uit die versameling verwyder is omdat al die plante uitgesterf het, een met  $2n=22$ . Trisomie kom dus taamlik algemeen in Themeda voor en kan blykbaar soms lank in n bevolking so voortbestaan. Hiervan getuig die geleidelike toename van dieselfde chromosoom in die aneuploiede; versameling 63/67 is byvoorbeeld klaarblyklik tetrasomies vir een chromosoom en trisomies vir n ander. Die waarskynlikste wyse waarop so n tetrasoom kan ontstaan, is indien twee trisomiese gamete sou verenig. Dit veronderstel dat trisome redelik volop moet wees en ten minste redelik geredelik gamete met ekstra chromosome moet vorm.

n Verdere aanduiding van die algemeenheid van die trisome is die twee versamelings met  $2n=42=4x+2$ . Die waarskynlikste wyse waarop sulke aneuploiede kan ontstaan is deur die verdubbeling van n trisoom se chromosome, aangesien albei twee identiese chromosome ekstra het. Indien hulle gevorm is deur die samesmelting van twee aneuploiede gamete wat ontstaan het as gevolg van die ongelyke segregasie van chromosome by n poliploied, sou die kans baie klein wees dat die twee addisionele chromosome in die twee gamete identies was. In so n geval sal dit ook beteken dat aneuploëdie algemeen moet voorkom onder die hoër ploiede.

Uit n studie van die meioses van die trisome is dit duidelik dat baie van die gamete wat gevorm word, wel die ekstra chromosoom sal besit. Gedurende metafase I bly die ekstra chromosoom weliswaar meestal ongepaar, maar deur die deling van die sloerders met anafase I word verseker dat die oorgroter meerderheid van die gamete wel die ekstra chromosoom sal bevat.

Indien na die verspreiding van die chromosoomaantalle gekyk word (Plaat 3), is dit opvallend dat, alhoewel daar n neiging vir sekere poliploiede is om in sekere streke voor te kom, die meeste van die laer ploiede -- diploiede en tetraploiede -- redelik verspreid voorkom in alle gebiede. Die heksaploiede van hierdie studie kom veral voor op die hoëveld van die Vrystaat tot in die Transvaal. Een kom in die omgewing van Naboomspruit in die bosveld voor, en die tipes wat in die omgewing van Pretoria en Rustenburg voorkom, is wesenlik ook bosveld tipes. Gevolglik wil dit voorkom asof die heksaploiede hoofsaaklik voorkom op die hoëveldse grasvelde en die aangrensende bosveldgebiede.

Versameling 45, n heksaploied vanaf Pietermaritzburg, is te oordeel aan sy meiose, waarskynlik n onlangse baster en moontlik nie meer suiwer in die rooi-grasversameling nie. Dié versameling word dus liewer buite rekening gelaat sover dit die distribusie van die

heksaploiede aangaan.

Hierdie verspreiding van die heksaploiede stem in wese ooreen met die wat Gluckmann (op. cit.) vir haar heksaploiede gekry het, behalwe dat sy n heksaploied vanaf Worcester teengekom het, wat daarop dui hoe gevaarlik dit is om veralgemenings in verband met die distribusie van chromosoomaantalle te maak.

Die pentaploiede is te min om enige betroubare gevolgtrekkings van te maak, behalwe dat hulle soos verwag kan word, veral voorkom in gebiede waar heksaploiede en tetraploiede mekaar oorvleuel. Versameling 99Bl is miskien n uitsondering wat dit betref. Mej. Williams dui nie in die versamelvelle aan of daar enige verskil binne die versameling vanaf Magut (99) voorkom nie. In die perseel waar die versameling in die kwekery gestaan het op Rietondale, is dit egter opmerklik dat die verskillende plante in die perseel, van twee tipes is, n groen tipe en n blou tipe. Die twee tipes het in ongeveer gelyke hoeveelhede voorgekom en het nog mooi in hul rye gestaan. Alle aanduidings was dus dat hulle nog van die oorspronklike materiaal is. Hulle is derhalwe apart bestudeer en die versamelnommers 99Gr en 99Bl onderskeidelik, gegee. Soos uit Tabel 4 gesien kan word, het hulle dan ook verskillende chromosoomaantalle, waarvan die van 99Bl  $2n=50$  is. Uiterlik is daar min morfologiese verskille tussen die twee tipes en albei is omtrent ewe hoog.

Daar is natuurlik ander wyses waarop n pentaploied kan ontstaan, veral in apomikte waar ongereduseerde gamete per ongeluk bevrug kan word. Moontlik is die meer abnormale meiose van versameling 99Bl in vergelyking met die ander pentaploiede, n aanduiding hiervan.

Die tetraploiede kom oor die algemeen baie meer wyd verspreid voor, alhoewel hulle klaarblyklik baie skaars of afwesig is in dele van die Boland en langs die suidkus van die Kaapprovinsie. Hulle is skynbaar

meer volop in die gebiede om die hoëveld. Genoegsame aanduidings bestaan egter dat hulle wel dwarsdeur die gebied waar die heksaploiede hoofsaaklik aangetref word, voorkom. Alhoewel dit nie by die studie ingesluit is nie, is n paar plante in die omgewing van Pretoria ondersoek vir chromosoomaantal. n Paar van hulle was tetraploiede. In die Oostelike Provinsie is daar aanduidings dat die tetraploiede tot aan die kus voorkom. Ongelukkig is die verspreiding van die oorspronklike rooigrasversameling nie baie goed nie en is daar dus groot gebiede vanwaar daar nie materiaal beskikbaar was nie. Een van dié gebiede, wat blykbaar n baie interessante gebied is, is die Oostelike Provinsie en Transkei, veral aan die kus.

Die diploiede vertoon ook n verspreiding wat klaarblyklik die grootste deel van die land dek, maar waarskynlik is hulle skaars in sekere gebiede, onder andere die hoëveld. Hulle is baie volop in die Boland en al met die kus langs tot in Zululand, en waarskynlik verder noord.

Dit is algemeen bekend dat die hoër poliploiede dikwels n wyer verspreiding het as die diploiede waaruit hulle ontstaan het. Verder word die poliploiede dikwels in gebiede gevind wat n meer uiterste klimaat het as die waarin die diploiede voorkom. Byvoorbeeld hoër liggende dele, kouer dele ens. Meer dikwels kom die poliploiede egter voor in gebiede wat onlangs beskikbaar geword het vir kolonisasie. (Stebbins 1950, Darlington 1956). Stebbins (1956) maak dan ook die belangrike gevolgtrekking dat die verspreiding van poliploiede nie soseer gekorreleer is met gebiede met meer uiterste omgewingstoestande nie, maar eerder met die beskikbaarheid van nuwe nisse -- veral in die geval waar poliploëdie gepaard gaan met verbastering. Swanson (1958) gee dan ook n paar voorbeelde wat dit mooi illustreer.

Hierdie tipe verspreiding van poliploiede word veral baie mooi uitgebeeld in die noordelike halfgrond,

waar groot gebiede relatief jong floras het as gevolg van die onttrekking van die laaste ystydperk. Sulke distribusiepatrone is ook kenmerkend van spesies wat relatief jong immigrante is. 'n Goeie voorbeeld hiervan is waarskynlik Themeda triandra se ooreenstemmende spesies in Australië, T. australis. Die twee spesies is so na verwant aan mekaar, dat party taksonome hulle as sinoniem beskou. Waarskynlik is hulle die twee voorpunte van dieselfde spesies se verspreiding uit waarskynlik Indië of omgewing.

Die verspreiding van T. australis se chromosoom-rasse volg baie mooi die patroon wat mens graag van poliploiede sal wil verwag! (Hayman 1960). Die diploiede kom hoofsaaklik in die laerliggende dele van oos en suid Australië voor, terwyl die chromosoomaantalle styg soos daar ingebeweeg word na gebiede van meer uiterste klimaat. T. australis is dus klaarblyklik 'n relatiewe "jong" aankomeling in Australië.

Die moontlikheid dat T. australis 'n jonger poliploied-kompleks is as T. triandra word verder ondersoek indien hulle meioses vergelyk word, alhoewel Hayman nie die volledige metafase I analyses gee nie -- die monovalente ontbreek. In die hoë ploiede (5x & 6x) kom pentavalente en heksavalente wel teen 'n redelike frekwensie voor. T. triandra het feitlik nooit hoër multivalente as kwadrivalente nie. Die chiasma-aantalle kom goed ooreen tussen die twee spesies, behalwe dat die pentaploiede en heksaploiede wat hy ondersoek het, 'n hoër chiasma telling het; waarskynlik toe te skryf aan die hoër multivalent paringskonfigurasies. 'n Interessante abnormaliteit wat Hayman teengekom het wat nie by rooigras voorkom nie, is die voorkoms van neosentriese streke by die anafase I chromosome.

Die ideale tipe poliploied verspreiding wat in T. australis voorkom, kom egter nie voor by T. triandra nie. Daar is wel 'n sterk neiging vir die diploiede om al met die kus langs voor te kom, terwyl die chromosoomaantalle neig om toe te neem soos hoër in beweeg word

na die binneland. Daar is egter reeds op gewys dat die diploïede en tetraploïede feitlik deur die hele land versprei voorkom. Verder is daar n groot uiterlike variasie tussen die verskillende diploïede, selfs tussen die van dieselfde streek, byvoorbeeld in die Boland. Die hele verspreiding van rooigras in Suid-Afrika is baie meer argaïes as die van sy ooreenstemmende spesie in Australië. Themeda is waarskynlik al baie langer in Suid-Afrika as in Australië.

Dit is onwaarskynlik dat Suidelike Afrika sulke geweldige klimaatskommelings gehad het as die van die noordelike halfrond. Nogtans is die aanduidings baie sterk dat die klimaat van Suidelike Afrika die afgelopen paar duisend jaar n sikliese verandering van nat en droë tydperke belewe het. (Van Zinderen-Bakker 1964; Cooke 1964). Die outeurs bereken dat met die helfte van ons huidige reënval, die Karoo en woestyngebiede aansienlik sou uitgebrei het, terwyl die natter dele uit die aard van die saak sou gekrimp het en waarskynlik beperk sou gewees het tot die hoër berggebiede van die Drakensbergreeks en die ooskus. Alhoewel hierdie skommelings nie drasties genoeg was om rooigras geheel en al te laat uitsterf in die droë gebiede nie, het dit waarskynlik daartoe gelei dat veral die diploïede teruggetrek het na meer gunstige gebiede, waaronder veral die winterreënstreek -- wat nie so baie beïnvloed is deur hierdie skommelings nie, die kus en die berggebiede.

Hierdie sikliese skommelings van die omgewing, sou verder ook n verklaring kon bied vir die groot mate van verbastering wat daar tussen ekotipes voorgekom het, soos hulle verspreidingsgebiede alternatief gekrimp en uitgebrei het saam met die klimaat. Dit kon moontlik ook tot gevolg gehad het dat daar herhaaldelike migrasie vanuit die noorde plaasgevind het, soos toestande meer gunstig raak vir veral die meer sub-tropiese tipes.

Die heksaploiede is n meer eenvormige groep en waarskynlik ook relatief jonk. Moontlik is hulle die gevolg van verbastering en poliploïediesering na die jongste droogte siklus.

Volgens Swanson (1958) word ou poliploiede komplekse gekenmerk deur n gebroke distribusie tussen die poliploiede en die diploiede waaruit hulle ontstaan het; terwyl in jong poliploied-komplekse hulle nog redelik aaneenlopend en deurmekaar voorkom. Dit is moeilik om die distribusie van T. triandra met een van die twee uiterstes te vereenselwig. Waarskynlik is rooigras, aan dié maatstaf gemeet, nóg n jong, nóg n ou kompleks, maar eerder iets tussen in.

Hierdie studie is egter te beperk om te veel afleidings van die aard te kan maak. Swanson (1958) wys tereg daarop dat dit slegs moontlik is om n volledige beeld van n poliploied-kompleks te kry, as die sito-genetika van so n groep ten volle bekend is. By T. triandra word die situasie nog verder vertroebel deur die voorkoms van apomiksie.

### B-chromosome

Dit is opvallend dat nie een van die vorige navorsers enige B-chromosome in T. triandra teengekom het nie. Die B-chromosome wat gevind is, is baie klein en dit is heeltemal te begrype dat hulle dalk misgekyk kon gewees het, veral in die geval waar daar min van hulle voorkom. In een plant, wat soos reeds genoem, nie verder bestudeer is nie omdat dit dood is, is egter soveel B-chromosome gevind dat die plant aanvanklik aangesien is vir n triploied. Dit is onwaarskynlik dat enige-iemand B-chromosome in so n geval sou oorsien het.

Klaarblyklik is die B-chromosome by rooigras nie n geïsoleerde verskynsel nie, aangesien die versamelings waarin B-chromosome gevind is, baie wyd

verspreid voorkom (Plaat 3). By nader ondersoek sal moontlik gevind word dat hulle baie meer dikwels voorkom as wat dit op die oomblik wil blyk. Dit is verder opvallend dat B-chromosome in dié materiaal meer volop voorkom onder die diploiede as die poliploiede -- slegs een poliploied, versameling 65/9, het B-chromosome.

Geen ooglopende verskille kon tussen die versamelings met B-chromosome en die daarsonder gevind word nie. Enige verskil as gevolg van B-chromosome mag egter verbloem wees deur die geweldige variasie wat daar in elk geval tussen die verskillende versamelings voorkom. In die verband sou dit interessant wees om plante van een versameling te kan vergelyk beide wat B-chromosome bevat en nie bevat nie.

Die feit dat B-chromosome tog behoue bly in organismes, versterk die vermoede dat hulle een of ander seleksie voordeel moet besit. Al hoe meer getuienis word dan ook gevind dat plante met B-chromosome wel, onder sekere omstandighede, beter presteer as die daarsonder. Baie resultate is egter teenstrydig (Müntzing 1966). Moss (1966) vind dat B-chromosome in rog die variansie van  $n$  bevolking verhoog, sonder dat dit die gemiddelde verander. Seleksie vir eenvormigheid het gelei tot  $n$  vermindering van B-chromosome. Indien hierdie  $n$  meer algemene verskynsel is, mag dit wel  $n$  voordeel inhou vir  $n$  spesies. Moontlik dra die B-chromosoom dus verder by tot die geweldige variasie wat daar by T. triandra bestaan, maar wat die werklike betekenis daarvan is, is op die oomblik nie duidelik nie.

Volgens Carnahan & Hill (1961) is B-chromosome alreeds gevind by 30 gras spesies van 18 genera. Dit is opvallend dat meeste van die spesies waarin B-chromosome tot op datum gevind is, juis die is wat intensief sitogeneties bestudeer is. Waarskynlik kom B-chromosome dus baie meer dikwels voor as wat hierdie syfers wil aandui.

### Chromosoom-morfologie

As gevolg van die klein en eenvormige chromosome van rooigras, is geen wortelpuntpapdrukke of enige ander kariotiep studies tot dusver in hierdie ondersoek gemaak nie. Sekere afleidings en indikasies van chromosoom-morfologie kan egter gemaak word van die meiose preparate. In die eerste plek kan van die foto's van metafase II duidelik gesien word dat die meeste van die chromosome metasentries of sub-metasentries is. (Plaat 4, fig. e). Die meiotiese chromosome is egter te kompak om enige betroubare vergelyking te kan tref tussen die verskillende diploiede. Op die oog af lyk hulle chromosome redelik eners. Die metafase I chiasma-analises dui daarop dat daar gemiddeld vier tot vyf bivalente is wat twee chiasmata weerskante van die sentromeer het. Waarskynlik is dit die groter chromosome. Uit figuur (e) op Plaat 4 kan gesien word dat daar ongeveer vier chromosome is wat effens groter is as die res. Of die variasie van die chiasma-tellings van die verskillende diploiede toegeskryf kan word aan 'n verskil in hulle kariotipes, is op hierdie stadium nog te moeilik om met sekerheid te kan sê. Daar is waarskynlik verskillende faktore wat vir die variasie in chiasma-aantal verantwoordelik kan wees, terwyl die meiotiese studies van die poliploiede daarop dui dat daar wel strukturele heterosigositeit voorkom.

Alvorens die invloed van die omgewing en ander faktore op chiasma-frekwensie nie vas gestel is nie, kan die chiasma-tellings nie gebruik word om enige verskille in die morfologie van die chromosome aan te dui nie. Die verspreiding van die diploiede met hoë of lae gemiddelde chiasma-tellings is ook van so 'n aard dat dit nie moontlik is om die verskille te vereenselwig met spesifieke gebiede nie.

## Meiose

Die meiotiese gedrag van die diploiede is heeltemal normaal en baie min verskille kom tussen versamelings van verskillende dele van die land voor. Geen voorbeelde van strukturele chromosoom heterosigositeit is onder die diploiede gevind nie. Dit is wel moontlik dat daar geen strukturele verskille tussen die diploiede se chromosome is nie, maar dit is meer waarskynlik dat nie een van die diploiede basters is nie. Agamiese komplekse word gekenmerk deur verbetering, maar dan gewoonlik op poliploiede vlak en baie selde op diploiede vlak. Hiervan is *Crepis* waarskynlik die mooiste voorbeeld (Stebbins 1950). Die waarskynlikste rede hiervoor is dat diploiede gewoonlik geografies of ekologies van mekaar geïsoleer is, maar dat die isolasie oorbrug word deur die poliploiede.

n Interessante verskynsel van die meioses van die diploiede, is die voorkoms van een ongepaarde chromosoompaar in net minder as 1% van waarskynlik al die metafase en anafase I's van al die diploiede. Die monsters wat bestudeer is, was te klein om te kon vasstel of dit meer by een versameling voorkom as by n ander. Hoe dit ook al sy, hierdie twee monovalente is waarskynlik verantwoordelik vir die ontstaan van die trisomie by rooigras. Tydens anafase I deel albei die sloerders wat so gevorm word, met die gevolg dat al vier gamete wat vanuit die meiose gevorm sal word, n chromosoom in dubbele dosis sal bevat.

Die meioses van die tetraploiede toon aan dat daar wel strukturele chromosoomverskille bestaan. Die tetraploiede vertoon n redelike groot variasie in meiotiese gedrag. Gluckmann (op. cit.) het reeds aangetoon dat die tetraploiede oor die algemeen, n besondere hoë frekwensie van bivalente paring het. Sy verwys daarna dat kwadriivalente baie dikwels voorkom, maar haar metafase I analyses toon geen monovalente en trivalente nie -- ten spyte daarvan dat sy

wel n redelike hoë frekwensie van anafase I sloeders aangee. Die tetraploiede populasie waarvan sy vier plante ondersoek het, was van Weenen afkomstig. Die huidige studie toon egter aan dat daar n variasie voorkom in die meiotiese gedrag van die verskillende tetraploiede versamelings, maar oor die algemeen is hul meioses baie normaal.

Hierdie "normale meiose" van die tetraploiede is effens teenstrydig met die opvatting dat apomiksie gewoonlik gepaard gaan met n abnormale meiotiese gedrag (Brown & Emery 1957a). Carnahan & Hill (1961) wys egter in hulle literatuur-oorsig daarop dat baie variasie ten opsigte hiervan voorkom. Darlington (1965), asook Stebbins (1950), beweer dat diplosporiedie wel gewoonlik met n abnormale meiose geassosieer is, maar dat aposporiese apomikte gekenmerk word deur n meer normale meiose in hul mikrospoormoederselle.

Die metafase I's van die tetraploiede kan rofweg in sewe verskillende tipes verdeel word om die soort verskille wat voorkom te illustreer:

GROEP A: Tipe 1: n Hoë frekwensie selle met  $20_{II}$  ( $\pm 40\%$ ); hoë frekwensies van selle met gelyke hoeveelhede monovalente en trivalente -- beide van die tipes  $18_{II}+1_I+1_{III}$  en  $16_{II}+2_I+2_{III}$  (onderskeidelik  $\pm 25\%$  en  $\pm 10\%$ ); lae frekwensies selle met  $04$  ( $\pm 10\%$ ). Tot hierdie tipe behoort versamelings 32, 88, 103 & 261.

Tipe 2: Baie dieselfde as tipe 1; hoë frekwensie  $20_{II}$  ( $\pm 50\%$ ), maar hoofsaaklik net  $18_{II}+1_I+1_{III}$  tipe van selle met gelyke hoeveelhede monovalente en trivalente ( $\pm 25\%$ ); wisselende hoeveelhede van selle met  $04$ . Tot hierdie behoort versamelings 75, 90, 99Gr & 65/9. Tipe 2 het dus beter

paring as tipe 1. Albei tipes kan beskou word as tipes met n redelike normale meiose.

GROEP B: Tipe 3: Lae frekwensie van selle met  $20_{II}$  ( $\pm 15\%$ ); hoë frekwensie van selle met ringe van 4 -- van die tipes  $18_{II}+1_{IV}$  ( $\pm 20\%$ ),  $16_{II}+2_{IV}$  ( $\pm 25\%$ ) en  $14_{II}+3_{IV}$  ( $\pm 8\%$ ). n Tipe dus met hoë frekwensies 1 @4, 2 @4 en 3 @4. Tot die tipe behoort versamelings 37, 46A, 73 en 64.

Tipe 4: Baie lae frekwensie van selle met  $20_{II}$  ( $\pm 8\%$ ), baie hoë frekwensie van selle met  $18_{II}+1_{IV}$  ( $\pm 35\%$ ), maar baie variasie verder. n Tipe wat dus baie soos tipe 3 is. Tot hierdie tipe behoort versamelings 86 & 98.

GROEP C: Tipe 5: Hoë frekwensie met  $20_{II}$  ( $\pm 40\%$ ); redelike hoë frekwensie selle met  $18_{II}+1_{IV}$  ( $\pm 25\%$ ), maar ook redelike frekwensie van selle met trivalente ( $\pm 30\%$ ). Tot hierdie tipe behoort versamelings 34 en 54.

Tipe 6: Baie hoë frekwensie selle met  $20_{II}$  ( $\pm 45\%$ ); hoë frekwensie selle met  $18_{II}+1_{IV}$  ( $\pm 25\%$ ), maar nie juis ander konfigurasies wat baie voorkom nie. Tot hierdie tipe behoort versamelings 38, 40 & 97. Groep C is dus in wese tipes met n hoë frekwensie selle met  $20_{II}$  en met enkel @4, maar nie met meer as een ring van vier nie.

GROEP D: Tipe 7: Die laaste tipe is n abnormale tipe wat nie by een van die vorige tipes inpas nie. Versameling 72 is n tetraploied wat n heterosigotiese

parasentriese inversie bevat. Verder het die versameling beide lae frekwensies van selle met  $20_{II}$ , sowel as selle met  $04$ , bevat.

Hierdie is n baie kunsmatige indeling, aangesien daar baie variasie binne elke tipe voorkom. Dit dien hoofsaaklik om aan te toon hoe die verskillende tetraploiede van mekaar verskil, en nie om die versamelings te probeer klassifiseer nie. Die verskillende tipes dui waarskynlik op die verskillende oorsprong van die onderskeie tetraploiede. Almal is waarskynlik allo- of segmentele-allopoliploiede, maar die homologie tussen die chromosome van die verskillende ouers is nie dieselfde nie.

Een van die opvallendste kenmerke van die verskillende tipes meioses wat voorkom, is dat daar tipes is wat baie lae frekwensies van metafase I's met ringkwadrivalente (groep A & D) besit, aan die ander kant is daar die tipes waarby daar wel n hoë proporsie selle is met verskillende aantalle ringkwadrivalente.

Die vraag ontstaan dus dadelik of hierdie versamelings met die hoë frekwensie van selle met ringkwadrivalente, nie dalk translokasie heterosigote is nie. Aangesien die plante terselfdertyd tetraploiede is, is dit geensins n maklike vraag om te beantwoord nie, omdat polivalente paring in elke geval te verwagte is. Daar is egter n aantal argumente wat in die verband gebruik kan word:

1. In die eerste plek is dit opmerklik dat polivalente paring blykbaar nie baie geredelik by rooigras voorkom nie -- moontlik is dit as gevolg van die klein chromosome; moontlik het dit n genetiese oorsaak. Hierdie gevolgtrekking word veral gemaak uit n studie van die trisome van T. triandra. Die trisome het almal baie hoë frekwensies van mikrospoor-moederselle met  $10_{II}+1_I$ , en relatief lae frekwensies met trivalente. Hierdie waarneming word

gestaaf deur versameling 63/67 ( $2n=23$ ) en die twee versamelings met 42 chromosome (21 & A131). Dit word verder gerugsteun deur die feit, dat met enkele uitsonderings, die persentasie chromosome gebind as trivalente, baie laag is. (Tabel 4). Dit is dus moeilik om te verstaan hoekom party versamelings sulke hoë proporsies selle met kwadri-valente het. Indien die ringe egter translokasie-ringe is, mag dit die saak oplos.

2. In die tweede plek, en voortvloeiend uit die eerste, word dit in Tabel 12 aangetoon dat daar 'n aantal van die tetraploiede is met 'n hoë proporsie ringe van vier wat terselfdertyd 'n lae frekwensie van selle met monovalente en trivalente het. Indien dit polivalente paring as gevolg van blote poliploidie is, sou mens verwag dat die monovalente en trivalente ewe dikwels, of eerder meer dikwels, sal voorkom. Weereens, indien dit translokasie-ringe is, sou dit nie noodwendig die geval wees nie.
3. Indien 'n organisme tetraploied vir 'n translokasie heterosigoot is, sou die volgende metafase I paringskonfigurasies onder andere, moontlik wees (sover dit die agt betrokke chromosome betref):
  - (a)  $4_{II}$ .
  - (b)  $2_{II+1} \text{ } 04$ .
  - (c)  $2 \text{ } 04$  (hiervan is daar twee soorte; twee onafhanklike ringe, en twee onderling afhanklike ringe -- die twee tipes sal egter nie sondermeer van mekaar onderskei kan word nie).
  - (d)  $1_{II+1} \text{ } 06$ .
  - (e)  $1 \text{ } 08$ .

(Dit is natuurlik moontlik dat die ringe kettings ook kan wees. Verder kan daar as gevolg van onvolledige paring, enige ander polivalente ook gevorm word).

Die tipes met die hoë polivalente sal in n gewas met sulke klein chromosome soos rooigras, waarskynlik baie selde voorkom. Hiervan sou mens kan aflei dat die voorkoms van n hoë proporsie van mikrospoormoederselle met twee of meer ringe van vier, n goeie indikasie kan wees van die teenwoordigheid van n heterosigotiese translokasie.

4. Stebbins, Valencia & Valencia (1946) wys daarop dat in die geval van tetraploiede translokasie heterosigote, die aantal chiasmata per sel gemiddeld hoër is as in die geval waar slegs tetrasomiese kwadri-valente voorkom.
5. Indien die kwadri-valente slegs die gevolg was van tetrasomiese paring, sou mens verwag dat n redelike aantal van die kwadri-valente van n ander tipe moet wees as ringe van vier. Weliswaar, n ring van vier kwadri-valent vereis n relatiewe kompleks paringskonfigurasie en ten minste vier oorkruisings weerskante van die sentromeer. Ander minder veeleisende kwadri-valente behoort meer dikwels voor te kom.

Indien hierdie argumente geldig is -- maar daar is moontlik baie ander faktore wat dit beïnvloed -- is dit waarskynlik dat daar wel n paar van die tetraploiede is wat moontlik heterosigoties kan wees vir een of meer translokasie.

Tipe 3 metafase I konfigurasie het n baie hoë frekwensie selle met twee ringe van vier, sowel as enkel ringe van vier. Al vier lede van die groep het meer as 60% metafase I selle wat ringe van vier bevat. Al vier het baie lae verhoudings van monovalente gedeeltes deur kwadri-valente (Tabel 12). Al vier het van die hoogste metafase I chiasma-tellings (Tabel 4). Al vier besit feitlik geen ander kwadri-valente as ringe van vier nie. Die aanduidings is dus baie goed dat versamelings 37, 46A, 73 & 64 translokasie-ringe bevat.

Twee ander versamelings het meer as 60% meta-fase I mikrospoormoederselle wat ringe van vier bevat. Hulle is versamelings 86 & 98, die twee versamelings wat geklassifiseer is as behorende tot tipe 4. Versameling 98 se verhouding van I/IV is egter nie so laag nie, terwyl die van versameling 86 wel laag is. Albei het ewe veel gemiddelde metafase I chiasmata, maar effens laer as die van tipe 3. Nie een van hulle het n besondere hoë frekwensie van selle met meer as een ring van vier nie. Alhoewel daar dus n moontlikheid bestaan dar hierdie twee versamelings ook heterosigotiese translokasies bevat, is die aanduidings nie so duidelik as in die geval van die versamelings wat aan tipe 3 behoort nie. Die aanduidings in die geval van versameling 86 is waarskynlik n bietjie beter as die van versameling 98.

Drie verdere versamelings mag moontlik ook sulke translokasies hê, maar die is baie onseker. Hulle is versamelings 38, 40 & 54.

Die indikasies is dus baie goed dat die versamelings met n metafase I van tipe 3 of 4, n baster oorsprong op grond van die voorkoms van translokasie heterosigote het. Die verbastering kan egter nie tussen tipes wees wat andersins chromosomaal baie ver van mekaar verwyder is nie -- aangesien die argumente veronderstel dat daar goeie chromosoom-homologie bestaan, veral sover dit die chromosome aangaan wat die translokasies bevat. Indien daar nie goeie homologie was nie sou bivalente paring waarskynlik voorrang geniet het. Die basters wat hierso genoem is, is dus moontlik basters van onlangse oorsprong, en tussen ouers wat chromosomaal nie veel van mekaar verskil nie. Dit dui egter aan dat daar wel chromosoom-morfologiese verskille tussen verskillende Themeda triandra tipes bestaan.

Twee tetraploiede, versamelings 72 & 32, vertoon albei anafase I inversie brûe. Die twee se meioses verskil egter verder baie van mekaar. Versameling 72 is in n tipe van sy eie geplaas (tipe 7), as

gevolg van sy metafase I analyses wat verskil van die van die ander tetraploiede. Versameling 32, aan die ander kant, het n heelwat laer persentasie brûe, en is geklassifiseer as behorende tot tipe 1. Dit is natuurlik baie moeilik om sonder meer te sê of hierdie maar net toevallige inversies is, en of dit n aanduiding is van chromosomale verskille tussen die moontlike ouers van die tetraploied. Waarskynlik is dit nie dieselfde inversie in die twee gevalle nie. In iedere geval verskil die twee versamelings morfologies so baie van mekaar, dat dit hoogs onwaarskynlik is dat hulle dieselfde baster oorsprong kan hê.

Dit is opvallend dat die versamelings wat vroeër genoem is as versamelings wat moontlik nie meer suiwer is nie, juis aan die groepe behoort wat moontlik strukturele chromosoom verskille vertoon. Die volgende versamelings is daar genoem: versamelings 37 & 54 -- hoogs waarskynlik nie meer suiwer nie, en versamelings 86, 46A, 38 & 72 -- moontlik onsuiver. Verdere beheerde verbastering tussen verskillende versamelings, waar poliploïdie en aposporie dit toelaat, sal waarskynlik op die ou end baie meer lig werp op die probleem van moontlike strukturele chromosoomverskille tussen verskillende rooigrasse.

Die metafase I's van die meeste ander tetraploiede is besonder normaal, of anders beskou, besit n hoë persentasie selle met  $20_{II}$ . Twee moontlike uitsonderings is versamelings 88 en 103; die ander het almal meioses wat meer tipies is van wat verwag sou word van allo- of segmentele-allotetraploiede. Hierdie versamelings is dus soos die tipiese baster-tetraploiede wat n agamiese kompleks gewoonlik bevat; hulle is dus waarskynlik ouer en/of meer stabiele basters. Versamelings 88 & 103 is moontlik meer outotetraploiede. Uit Tabel 5 is dit opmerklik dat beide van die versamelings n hoë aantal verskillende soorte metafase I konfigurasies bevat; n eienskap wat hulle oor die algemeen deel met die versamelings wat n hoë

proporsie selle met ringe van vier het. Albei het verder ook n baie hoë gemiddelde aantal monovalente en anafase I sloerders.

Dit is opvallend dat die parings-tipes wat n moontlike baster oorsprong het, te oordeel aan hulle meioses, geneig is om hoofsaaklik in twee gebiede voor te kom. Een so n gebied is die suid Vrystaat en die aangrensende dele van die Kaap Provinsie. Die ander is die Natalse middellande. Hierdie twee gebiede is waarskynlik aaneenlopend, maar geen versamelings was tussenin beskikbaar vir bestudering nie. Die gegewens word egter baie vertroebel deur die moontlikheid dat baie van die versamelings nie meer suiwer is nie.

Volgens die voorafgaande kan dit dus beteken dat die rooigrasse noord-wes van die Drakensberge chromosomaal verskil van dié suid-oos daarvan.

Sover dit die pentaploiede aangaan, is daar nie veel meer wat toegevoeg kan word tot wat reeds bespreek is nie. n Moontlike verklaring is reeds aangebied vir die verskille wat daar tussen die drie pentaploiede se meioses voorkom.

Dit is baie moeilik om die verbasende normale meiose van die twee versamelings met  $2n=42$  te verklaar, tensy die teenwoordigheid van die ekstra chromosome dalk analoog is met n genetiese situasie wat bivalentparing bevoordeel. Daar is reeds op gewys dat die twee ekstra chromosome in albei gevalle, homolog is.

Die meiotiese gedrag van die heksaploiede varieer baie. Daar is reeds verwys na versameling 45 wat n baie abnormale meiose het, met n hoë persentasie ongebonde chromosome. Die metafase I parings-konfigurasies is baie soos die wat van n outopoliploied verwag sou word. Die voorkoms van inversie brûe dui egter daarop dat die versameling ook n baster oorsprong het.

Waarskynlik is versameling 45 n baster wat in die kwekery ontstaan het.

Sover dit die ander heksaploiede aangaan, is dit baie moeilik om hulle te groepeer volgens hulle meiotiese gedrag. Versamelings 80, 96 en Pta het almal n redelike hoë persentasie metafase I mikrospoor-moederselle met  $30_{II}$ , en n lae gemiddelde aantal sloerders. Versameling 80 staan veral uit in dié opsig. Hulle is dus waarskynlik meer alloheksaploiede. Die aneuploiede versameling 82 ( $2n=59$ ) behoort waarskynlik ook tot hierdie groep. Die oorblywende heksaploiede het n baie laer persentasie selle met  $30_{II}$ , en ook gevolglik n hoër gemiddelde aantal monovalente. Dit geld veral vir versamelings 81 & 63/71. Of hierdie variasie die gevolg is van verskillende oorspronge, of net verskillende reaksies tot die omgewing is, is op hierdie stadium moeilik om te sê.

Van die heksaploiede kon moontlik ontstaan het as gevolg van bevrugting van n ongereduseerde kiemsak van n tetraploiede aposporiese kloon, met gereduseerde stuifmeel van dieselfde kloon. Harlan & De Wet (1963) dui aan dat dit die waarskynlikste oorsprong van baie van die heksaploiede in die genera *Bothriochloa* en *Dichanthium* is.

Die verskillende tipes meioses en meiotiese verskynsels, volg geen duidelike patroon indien na die geografiese verspreiding van die verskillende versamelings gekyk word nie. Dit maak die interpretasie van die meiotiese analises op hierdie stadium baie moeilik.

#### Die basiese chromosoomaantal van Themeda

Navorsingswerk deur onder andere Celarier (1956, 1957b) en Celarier & Paliwal (1957) dui aan dat die basiese chromosoomaantal ( $x$ ) van die Tribus *Andropogoneae* waarskynlik 5 of 4 is. Soos Celarier (1956) tereg daarop wys, sou in genera waar daar nie

meer spesies met sulke lae chromosoom aantalle voorkom nie, die analise van die meioses van triploiede moontlik lig kan werp op die oorspronklike basiese aantal van so n groep. Ongelukkig is daar in hierdie studie nie enige triploiede gevind nie. Alhoewel Gluckmann (op. cit.) wel triploiede gekry het, het sy hulle ongelukkig nie meioties bestudeer nie. Sy kom egter tot die gevolgtrekking dat die basiese aantal van *Themeda*  $x=10$  is, en sê dat daar by *Themeda* geen bewyse bestaan dat die basiese aantal gelyk kan wees aan vyf nie. Die triploiede wat deur Hayman (1960) in *T. australis* gekry is, se metafase I analise word ongelukkig nie volledig aangegee nie, maar die inligting wat hy wel verstrek onderskryf ook die bewering dat  $x$  by *Themeda* gelyk is aan 10. Die metafase I analyses van die ander poliploiede van hierdie studie het niks aan die lig gebring wat hierdie bewering kan weerspreek nie.

#### Kiemsakstudies

Die verskillende soorte afwykings wat daar in die kiemsak-ontwikkelings van die diploiede gevind is, is baie interessant, maar baie problematies. Dit is redelik seker dat die veelvoudige geslagtelike kiemsakke wat veral in versamelings 29, 18 & 70 voorkom, ontstaan na meiotiese delings in aparte archespoor-moederselle. Indien dit n geneties bepaalde eienskap is, mag dit veral van belang wees vir die studie van die genetiese beheer en ewolusie van aposporie.

Verskeie nog tot n groot mate onbevredigende modelle, is al opgestel om die genetiese beheer van apomiksie te verklaar. (Powers 1945, Burton & Forbes 1960, Bashaw 1962, Harlan, Brooks, Borgaonkar & De Wet 1964 en andere). Die meeste van hierdie modelle is gebaseer op die ressesiwiteit van apomiksie, alhoewel Harlan et al (1964) n meganisme voorstel wat gebaseer is op dominante gene. Verder dui die segregasie-

patrone wat gevind word in kruisings tussen apomikte op n veelvoudige oorerwingspatroon. Dat dit so moet wees, is ook te verwagte, daar die proses van apomiksie om suksesvol te wees, die vervanging van n hele aantal van die normale geslagtelike prosesse genoodsaak (Swanson 1958). Byvoorbeeld: die voorkoming van reduksiedeling (al klaar n ingewikkelde proses), die voorkoming van bevrugting, die outonome ontwikkeling van die embrio, voorsiening vir die normale ontwikkeling van endosperm, en dies meer. Powers (1945) se model is juis op hierdie beginsels gebaseer.

Uit die staanspoor is dit duidelik dat die genetiese beheer van apomiksie sal verskil van een spesies na n ander -- veral as die meganisme van apomiksie verskil. So byvoorbeeld, mag Powers se model wel goed werk in die geval van diplosporie, maar gladnie in die geval van aposporie nie. In eersgenoemde moet meiose oorbrug word, maar in laasgenoemde vind meiose nog steeds plaas, en kom die ongeslagtelike kiemsakke voor na die aktivering van n aantal nucellus selle om in ongereduseerde kiemsakke in te ontwikkel -- n proses wat gladnie ooreenkom met diplosporie nie (Stebbins 1950). Hierdie basiese verskil tussen die verskillende meganismes van apomiksie word onderstreep deur Heslop-Harrison (1959).

n Belangrike voorvereiste van aposporie is dus die vermoë van n klompie nucellusselle om te begin differensieër en apospoormoederselle te vorm. Of dié selle n reduserende of nie-reduserende deling ondergaan, mag van n geheel ander geen of groep gene afhang. Indien hierdie deling in die apospoormoederselle n abortiewe meiotiese deling is, kan dit selfs lei tot n beperkte variasie (Darlington 1958, Maheshwari 1950). Die vraag ontstaan dus of die veelvoudige archespoormoederselle wat by dié diploiede, meiose ondergaan en aparte geslagtelike kiemsakke vorm, nie dalk die eerste stap na aposporie is nie, en dat dit die vorm is waarin dit in die diploiede openbaar word. Hierteenoor is dit

natuurlik moontlik dat die verskynsel in die geheel of gedeeltelik deur die omgewing geïnduseer word.

Onder die poliploëide kom daar n groot variasie voor sover dit die graad van apomiksie betref. Aan die een kant is daar die tetraploëide wat geheel en al geslagtelik is (versamelings 32 & 34). Dit is interessant dat, alhoewel die twee versamelings morfologies baie van mekaar verskil, hulle albei van die Oostelike Provinsie kom. Hierdie versameling is te beperk om enige veralgemenings te maak, maar dit is opvallend dat die versamelings vanaf die Oostelike Provinsie baie variabel is. Veral baie van die wat aan die kus voorkom is diploëide en dit is moontlik dat hierdie relatief ou bevolkings is. Die vraag ontstaan of hierdie geslagtelike tetraploëide nie dalk baie ou tetraploëide is nie, die oorblyfsels van n poliploëide-kompleks wat bestaan het voordat apomiksie n belangrike rol in die ewolusie van die groep begin speel het.

Versameling 75, n tetraploëid vanaf dieselfde gebied, het n geslagtelike kiemsak in elkeen van sy saadknoppe, maar 21.7% van die saadknoppe bevat ook aposporiese kiemsakke.

n Verdere moontlike verklaring vir die ontstaan van die geslagtelike tetraploëide, is dat hulle basters tussen fakultatiewe apomikte is. Stebbins (1950) wys daarop dat die nageslag van twee fakultatiewe apomikte gewoonlik geslagtelik is. Versamelings 32 & 34 het egter sulke uitsonderlike groeiwyses dat dit baie moeilik is om in te sien dat hulle basters is.

Die ander tetraploëide wat hoë frekwensies van saadknoppe met geslagtelike kiemsakke in het, wissel van die waar die geslagtelike kiemsakke hoofsaaklik alleen voorkom (versamelings 38, 45 & 64), tot die waar die meeste van die geslagtelike kiemsakke saam met n apomiktiese kiemsak voorkom -- versamelings 261, 46A, 97 & 98. Hierdie versamelings is almal tipes

met hoë persentasies geslagtelike kiemsakke. Waarskynlik sal die persentasie geslagtelike saad wat uiteindelik gevorm sal word, laer wees by die tipes waar die geslagtelike kiemsak saam met apomiktiese kiemsakke voorkom. Aanduidings is gevind dat die aposporiese kiemsakke voorkeur geniet tydens bevrugting -- hoofsaaklik omdat die geslagtelike kiemsak dieper in die nucellus in ontwikkel. As gevolg van die degenerasie van die mikropilêre makrospore, ontwikkel die jong geslagtelike kiemsak weg van die nucellus-epidermis. Intussen ontstaan n aantal aposporiese kiemsakmoederselle, dikwels nader aan die mikropiel met die gevolg dat die geslagtelike kiemsak daarvandaan weggedruk word. In uitsonderlike gevalle kan beide geslagtelike sowel as aposporiese kiemsakke bevrug word en ontwikkel. Die ontwikkeling van meer as een bevrugte aposporiese kiemsak in dieselfde saadknop, kom dan ook af en toe voor. Darlington (1958) wys egter daarop dat in *Poa* die aposporiese kiemsak ontwikkel wanneer die geslagtelike een faal.

Die persentasie geslagtelike kiemsakke varieer laer af tot by die wat klaarblyklik verpligte apomikte is. Met twee uitsonderings -- versamelings 99Gr & 103 -- is al die verpligte apomikte óf pentaploiede óf heksaploiede. In dié verband kan egter daarop gewys word dat die graad van geslagtelikheid geen verband hou met die abnormaliteit van die meiose nie. Inderdaad, versameling 45 met die abnormaalste meiose van al die heksaploiede of tetraploiede, het een van die hoogste persentasies geslagtelike kiemsakke. Hierdie gebrek aan verband, geld ook vir die ander poliploiede, soos duidelik gesien kan word indien Tabela 14, 11 & 4 vergelyk word.

In iedere geval is dit gevaarlik om die abnormaliteite van die meiose van die mikrospoormoederselle te vergelyk met die wat die gevolg sal wees van meiose in die makrospoormoederselle. Etlike voorbeelde is bekend waar die meiose in die manlike en vroulike ge-

slagselle verskil (Ved Brat 1965). Nogtans is dit hieruit waarskynlik dat die degenerasie van die normaal-weg funksionerende makrospoormoedersel blykbaar nie in verband staan met die abnormaliteit van die meiose wat dit voorafgaan nie.

Wat die verspreiding van die aposporiese kiemsakke in die nucellus -- en hulle aantalle -- bepaal, is baie moeilik om te sê. Een ding is egter duidelik, en dit is dat daar basiese verskille tussen die verskillende versamelings bestaan in sover dit die rangskikking, aantal, voorkoms van geslagtelike kiemsakke, stadium waarop die apospoormoederselle begin ontwikkel, ens., betref.

n Interessante waarneming is deur Reusch (1961) gemaak. Hy vind n baie goeie positiewe korrelasie ( $r=0.973$ ) tussen saadsetting en die persentasie saadknoppe wat slegs een aposporiese kiemsak het by Paspalum dilatatum. Saadknoppe met baie aposporiese kiemsakke vorm oor die algemeen nie saad nie. Alhoewel geen dergelike inligting by rooigras ingewin is nie, wil dit tog voorkom asof saadsetting by T. triandra meer deur die omgewing beïnvloed word as deur enige ander faktore. Die diploiede, byvoorbeeld, wat van die winterreënstreek af kom gee baie swak saad in Pretoria, en dit ten spyte van n normale meiose in die mikrospoormoederselle en n normale geslagtelike kiemsakontwikkeling. Beter aangepaste versamelings gee daarenteen beter saad.

Hierdie variasie in apomiktiese kiemsakontwikkelings-tipes dui op n groot variasie in die genetiese beheer en/of die invloed van omgewing op apomiksie by rooigras. Hierdie verskille mag daarop dui dat daar verskille bestaan, of bestaan het, tussen die oorsprongsbevolkings van Themeda triandra. Hoe dit ook al sy, die variasie in kiemsakontwikkeling by rooigras, ondersteun die gedagte dat T. triandra n relatief jonk en aktief ontwikkelende agamiese kompleks is.

Die invloed van die omgewing op meiose, kiemsakont-  
wikkeling en die uiterlike morfologie  
van rooigras

Een van die grootste probleme wat ondervind is met die interpretasie van die resultate, is die onbekende invloed van die omgewing op die verskillende eienskappe en sitogenetiese gedrag van die verskillende versamelings. Sover dit die uiterlike groeiwyse van die plante betref, is dit opvallend dat sommige versamelings geweldig gemodifiseer word deur die omgewing van Pretoria, waar hulle in die kwekery moes groei. Veral die versamelings wat van die winterreënstreek afkom, het 'n heel ander groeiwyse in Pretoria as wat blyk uit die herbarium monsters en die foto's wat geneem is tydens hulle versameling. Omdat hulle waarskynlik deur daglengte en ander faktore, aangepas is om in die winter te blom, blom hulle feitlik gladnie in Pretoria nie, behalwe baie vroeg in die lente, en dan slegs vir 'n baie kort rukkie. Die gevolg is dat hulle groeiwyse in die somer hoofsaaklik net vegetatief is. Die hele vorm en voorkoms van die plant word hierdeur geaffekteer.

Dieselfde geld vir die interessante groep rooigrasse -- ook hoofsaaklik net diploiede -- wat vanaf die omgewing van Port Elizabeth en Oos Londen afkomstig is.

Hierdie veranderings belemmer die klassifikasie van die versamelings aansienlik, veral daar Gluckmann daarop wys dat een van die betroubaarste kriteria vir die klassifikasie van rooigras, nie die afsonderlike eienskappe is nie, maar eerder die karakteristieke voorkoms as gevolg van die gekombineerde effek van al die meetbare eienskappe van die plante. Gevolglik sou dit eers noodsaaklik wees om vas te stel tot watter mate die omgewing sulke eienskappe, wat vir klassifikasie gebruik word, beïnvloed.

Verder bestaan daar goeie indikasies uit die

resultate wat verkry is, dat die omgewing ook die meioses van die verskillende versamelings tot n meerdere of mindere mate kan beïnvloed. Indien op die verskillende heksaploiede gelet word, is dit opvallend dat die een vanaf Pretoria in baie opsigte die "beste presteer". Byvoorbeeld: die metafase I chiasma-tellings -- versameling Pta het die hoogste chiasma-tellings (37.1). Pta het op een na die minste monovalente van almal, en wel by verre die minste sloerders tydens anafase I. Pta het die grootste stuifmeelkorrels, ten spyte daarvan dat sy huidmondjie-groottes gemiddeld is. Dit het op een na die hoogste stuifmeelvrugbaarheid van al die versamelings -- die diploiede inkluis. Hiervan kan afgelei word dat die plaaslike versameling vanaf Pretoria, soos verwag kan word, die minste affekteer word deur die omgewing. Weereens is sulke gevolgtrekkings gevaarlik om te maak, aangesien dit nie die inherente genetiese en sitogenetiese verskille tussen die versamelings in aanmerking neem nie.

Die verskille tussen die pentaploiede is reeds na verwys, asook n moontlike verklaring daarvan met behulp van die invloed van die omgewing.

Grun (1952) toon aan dat omgewingsfaktore soos hoogte bo seespieël, meiose kan beïnvloed. In hulle oorsig oor die sitogenetika van die Gramineae, gee Carnahan & Hill (1961) n paar verdere voorbeelde van omgewingsfaktore wat veral sinapse en chiasma-aantal by grasse beïnvloed. Die belangrikste van hierdie faktore is temperatuur en hoogte bo seespieël. Stebbins (1945) wys ook daarop dat die chromosoomparing van spesiesbasters, baie varieer van een sel na n ander, en dat die variasie grotendeels deur die omgewing bepaal word.

n Eksperiment wat spesifiek opgestel is om sulke vrae op te los, sal dus baie daartoe bydra om die probleem op te klaar -- veral sover dit chromosoomparing, ontstaan van chiasmata en die abnormali-

teite van meiose betref.

Al hoe meer gegewens kom ook aan die lig wat daarop dui dat omgewingsfaktore ook die graad van fakultatiewe apomiksie kan beïnvloed. So byvoorbeeld vind Grazi, Umaerus & Åkerberg (1961) dat daar n baie fyn balans by Poa pratensis bestaan tussen die geslagtelike en die aposporiese selle gedurende kiemsakontwikkeling. Hierdie balans kan na die een of die ander kant verskuif word deur omgewingsfaktore. Heslop-Harrison (1959) wys daarop dat aposporie waarskynlik n abnormaliteit van sel-differensiasie is wat direk deur die omgewing beïnvloed word. Knox (1967) het klone van n fakultatiewe apomiktiese gras, Dichanthium aristatum, in verskillende omgewings en op verskillende tye van die jaar, geplant. Hierdie omgewings het veral van mekaar verskil sover dit temperatuur en daglengte betref. Hy vind dat veral daglengte die persentasie apomiktiese kiemsakke beïnvloed. Die persentasie apomiktiese kiemsakke was laer as die daglengte lank is, en omgekeerd. Hierdie bevindings van hom ondersteun vroeëre werk deur Knox & Heslop-Harrison (1963). Al hierdie gegewens plaas n vraagteken agter die vergelykbaarheid van die kiemsakontwikkelings van die verskillende versamelings. Moontlik is n aantal van die eienaardige kiemsaktipes wat gevind is, n gevolg van die effek van die omgewing op versamelings wat geheel en al buite hulle natuurlike omgewing gegroei het.

Die seleksie voordeel van n fakultatiewe apomiktiese meganisme waar die persentasie geslagtelike kiemsakke verhoog of verlaag kan word soos die omgewing siklies verander, is maklik om in te sien, veral as n ongunstige omgewing n hoër persentasie geslagtelike kiemsakke tot gevolg het.

Die invloed van die omgewing op stuifmeelvrugbaarheid, kan duidelik gesien word indien na Tabel 15 gekyk word. Die Tabel toon aan dat, indien die bepaling op verskillende tye gemaak word, daar n groot variasie in stuifmeelvrugbaarheid voorkom.

Die betroubaarheid en interpretasie van resultate, soos die wat met hierdie studie verkry is, sal dus baie afhang van watter invloed die omgewing op die verskillende faktore het. Op die oomblik is daar nog te veel onbekende faktore wat die sitogenetiese gedrag van organismes kan beïnvloed. Dit plaas in baie gevalle n vraagteken agter baie gevolgtrekkings wat in die verlede sondermeer gemaak is. Gevolglik is dit duidelik dat baie van die "reëls" van die sitogenetika wat in die verlede sondermeer aanvaar is, nie altyd stand hou nie. Die gedrag van B-chromosome varieer baie; sinapse oor die algemeen -- veral polivalentparing, volg nie altyd dieselfde patroon nie. Die deling van sloerders by anafase I & II, ens. Gevolglik word dit gevaarlik om gevolgtrekkings by een organisme te maak wat op gegewens van n ander gebaseer is. Helaas wil dit begin voorkom asof die sitogenetika nou die stadium bereik het dat uitgebreide en gekontroleerde eksperimente op basiese beginsels uitgevoer sal moet word om dié probleme op te los.

Die sitotaksonomie van *Themeda triandra* en agamiese komplekse oor die algemeen

Die vraag wat nou ontstaan is, of die kennis wat opgedoen is aangaande die sitogenetika van rooigras -- hoe beperk dit ookal mag wees -- enigsins help om die ingewikkelde variasie patroon van T. triandra, en aldus die tergende taksonomie van die groep te verklaar. Nie een van die navorsers wat vroeër intensief op Themeda gewerk het, het die moontlikheid dat dit n agamiese kompleks kan wees, ernstig beskou nie. n Paar het wel die moontlikheid in die verbygaan genoem, terwyl Brown & Emery (1957a), wat nie op die taksonomie van die spesies gewerk het nie, dit wel as hoogs waarskynlik beskou het dat rooigras n agamiese kompleks kan wees.

Gluckmann (op. cit.) beskou T. triandra as n geheel en al geslagtelike spesies; n gedeelte van haar studie gaan juis oor die antese van rooigras en die waarde wat so n studie inhou vir enige teelprogram of eksperimentele taksonomiese ondersoek by die groep. Dit is egter nou bekend dat sulke kruisings baie beperk sal word deur die hoë mate van apomiksie.

Die ondoeltreffendheid van klassifikasie-sleutels wat vorige werkers soos Gluckmann; Goosens & Theron (1934) en andere opgestel het, lê juis daarin dat hulle T. triandra as n normale geslagtelike spesies beskou het. Die benadering kan nie by n agamiese kompleks gevolg word nie. Enige poging om variëteite of sub-spesies van rooigras te wil vereenselwig met spesifieke chromosoomrasse, sal dus ook weinig nut hê.

De Wet (1960) se werk, wat soos reeds uiteengesit, nie as baie betroubaar beskou word nie, is hoofsaaklik toegespits op die verspreiding van die poliploiede rasse van rooigras. Alhoewel hy nie aandui of hyself enige meiotiese studie gemaak het nie, maak hy wel die stelling dat die meiotiese gedrag van die verskillende versamelings -- selfs die van die diploiede -- baie varieer. (Die diploiede van hierdie studie het deurgaans normale meioses gehad). Hy verwys vervolgens na die studie van Brown & Emery (1957a) wat in twee versamelings van T. triandra apomiksie gevind het, en stel dan voor dat, aangesien daar wel soms diploiede en poliploiede met redelike normale meioses voorkom, daar wel af en toe geslagtelike saad gevorm kan word. *Ongelukkig gaan hy nie verder op die saak in nie, behalwe om die groot aantal chromosoomrasse van rooigras te probeer verklaar as synde die gevolg van apomiksie.* Wat hy presies bedoel is nie seker nie, daar dit n bekende feit is dat die diploiede van agamiese komplekse, met enkele uitsonderings, deurgaans geslagtelik voortplant.

Die twee versamelings wat Brown & Emery bestuur het -- een vanaf Suid-Afrika en die een van Indië --

was albei verpligte apomikte. Hulle stel dan ook voor dat aangesien Themeda triandra so n polimorfiese spesies is, wat n groot variasie in chromosoomaantal vertoon, rooigras waarskynlik n agamiese kompleks is. Hulle maak die belangrike punt dat n studie van die diploiede waarskynlik die meeste sal bydra tot n beter kennis van die taksonomie van die spesies (Sien ook Brown & Emery 1957b).

Alhoewel die huidige studie nog by verre nie volledig genoeg is nie, het dit egter veel daartoe bygedra om die hele kwessie van Themeda triandra as n agamiese kompleks, op te klaar. Uit die gegewens blyk dit duidelik dat rooigras n agamiese kompleks is, en alhoewel dit gevaarlik sou wees om sondermeer te sê of dit n ou of n jong kompleks is, is een ding egter baie seker, en dit is dat rooigras nog n baie aktief ontwikkelende kompleks is -- een wat nog baie ver van sy spreekwoordelike doodloopstraat is. Inderdaad, apomiksie tenspyt, die ewolusionêre moontlikhede van rooigras is waarskynlik net so goed, indien nie beter, as die van n ooreenstemmende geslagtelike spesies. Nie net bestaan daar nog n groot aantal diploiede nie, maar ook n aantal volkome geslagtelike poliploiede en n groot hoeveelheid fakultatiewe apomikte, waarvan party meer geslagtelike saad as apomiktiese saad produseer.

n Groot genoeg bron van nuwe variasie bestaan dus en dit gaan gepaard met die voorkoms van apomiksie en die voordeel wat dit by n verbasterende kompleks inhou vir die behoud van baie voortreflike genotipes wat andersins verlore sou gaan as gevolg van onvrugbaarheid of rekombinasie.

Alhoewel dit te wagte is dat alle agamiese komplekse uiteindelik slegs uit verpligte apomikte sal bestaan, is dit duidelik dat hulle geweldige ewolusionêre moontlikhede het voordat hulle dié stadium bereik. Baie min van die huidige agamiese komplekse bestaan waarskynlik slegs uit verpligte apomikte.

(Carnahan & Hill 1961; Harlan & De Wet 1963).

Die beginsels waarop normale taksonomiese klassifikasie berus, is gebaseer op die variasiepatroon wat verwag kan word van normale geslagtelike populasies. Die mees algemene definisie van goeie spesies impliseer die voorkoming van geenvloei tussen spesies, maar wel uitruiling van gene binne spesies. Dit veronderstel dus 'n kontinue genetiese variasie binne spesies, gepaardgaande met diskontinuiteit tussen spesies en hoër taksa.

Die taksonomiese hantering van agamiese komplekse moet noodwendig verskil van dié van normale geslagtelike spesies. Een van die hoof oorsake hiervan is dat apomiksie juis een van die belangrikste kriteria van die spesies definisie omverwerp, deurdat dit andersins goeie isolasie meganismes tussen spesies ophef. Twee bevolkings wat van mekaar geïsoleer is deur middel van bastersteriliteit, gee nou oorsprong aan 'n groot agamiese kompleks. Diploiede wat normaalweg goeie spesies sou gewees het, word nou aan mekaar geskakel deur die poliploiede agamiese kompleks wat op hulle gebou word.

Die spesies konsep word verder vertroebel deurdat ongeslagtelike bevolkings normaalweg nie op dieselfde wyses taksonomies hanteer kan word as geslagtelike spesies nie (Stebbins 1950). Alhoewel die struktuur en ewolusie van agamiese komplekse baie verskil van die van sulke ongeslagtelike groepe soos sommige mikro-organismes, is dit tog iets wat in gedagte gehou moet word. Ongeslagtelike klone behoort volgens definisie as aparte spesies beskou te word omdat hulle reproduktief van mekaar geïsoleer is. By ongeslagtelike groepe kom diskontinue variasie binne "spesies" (of groepe) voor, maar terselfdertyd baie min variasie binne elke groep. Mayr (1965) stel voor dat indien geen uitstaande morfologiese verskille bestaan nie, so 'n groep as 'n kollektiewe spesies beskou moet word.

Indien dit egter gepaard gaan met n onomkeerbare verandering van onder andere chromosoom aantal, stel hy voor dat hulle dan as aparte spesies beskou word. Hierdie argumente kan egter nie vir T. triandra geld nie. Baie min van die apomiktiese klone is ten volle reproduktief van mekaar geïsoleer, aangesien hulle meestal fakultatiewe apomikte is. Verder bestaan daar geen rede om te vermoed dat plante met verskillende chromosoomaantalle van mekaar geïsoleer is nie. Inteendeel, baie van die poliploiede het waarskynlik juis ontstaan as gevolg van verbastering tussen plante met verskillende chromosoomaantalle.

Apomiksie skep dus wel probleme sover dit die algemene spesies konsep betref, maar die biologie het het reeds telkemale getoon dat uitsonderings op alle reëls te wagte is. Agamiese komplekse moet dan ook in dié lig gesien word en moet beoordeel en hanteer word afhangende van watter stadium van ontwikkeling hulle bereik het en die aard van hulle oorsprong.

Themeda triandra is dus n agamiese kompleks gebou op n aantal diploiede, en moontlik poliploiede, pilare. Verbastering tussen die diploiede, geslagtelike poliploiede en fakultatiewe apomikte, gepaardgaande met verdere poliploïdisering, veroorsaak dat daar steeds groter variasie en nuwe, skynbaar suiwertelende apomiktiese rasse ontstaan. Die komplekse variasie wat dit veroorsaak, word verder vererger deur die voorkoms van aneuploïdie -- veral op diploiede vlak, die voorkoms van B-chromosome en dies meer. Rooigras verkeer dus gladnie in n statiese toestand nie, maar in een wat relatief gesproke en uit n ewolusionêre oogpunt gesien, redelik vinnig kan lei tot die herhaaldelike ontstaan en fiksasie van nuwe variante.

In hierdie lig gesien, is die taksonomiese probleme wat daar by rooigras bestaan, meteens duidelik. Dit is vanselfsprekend dat die opstel van klassifi-

kasie-sleutels vir die indeling van hierdie groep, wat hierdie gegewens nie in ag neem nie, net 'n verspilling van tyd sal wees. Geen konvensionele sleutel sal ooit die variasie wat daar in rooigras voorkom, en nog steeds sal voorkom, volledig kan omvat nie. Die spesie is 'n baster kompleks en die variasie in die groep as 'n geheel, verteenwoordig 'n gedurige vermenging van wat oorspronklik 'n aantal afsonderlike tipes was. Hierdie "tipes" sal dan die pilare wees waarop die kompleks oorspronklik gebou is en nog steeds gedeeltelik op voortgebou word. Die isolering en identifisering van hierdie oorsprongsbevolkings en die daaropvolgende klassifikasie van die rooigrasse op grond van hulle en verbastering tussen hulle, sal 'n baie meer realistiese klassifikasie sisteem uitmaak.

Babcock en Stebbins (Stebbins 1941 & 1950) het dit reeds lank gelede benadruk dat die beste wyse waarop 'n agamiese kompleks bestudeer kan word, 'die studie van sy diploiede is. Stebbins som dit as volg op: "The systematic structure of an agamic complex can be understood only when its diploid sexual members are all known, and the limits of their variability have been determined." (Stebbins 1941).

In die geval van Themeda triandra is dit soos reeds vermeld, nie onmoontlik dat daar 'n aantal poliploiede onder die oorsprongbevolkings voorkom nie. Dit sal waarskynlik die verdere studie van die kompleks verder kompliseer.

Die pilare waarop die Themeda kompleks gebou is, word in teenstelling met sulke komplekse soos Crepis (Stebbins 1950), nie beskou as verskillende spesies of sub-spesies nie, maar eerder as ekotipes of iets van die aard. Moontlik het die groep oorgegaan tot die vorming van 'n poliploied en agamiese kompleks voordat goeie spesies gevorm kon word. Aan die anderkant mag die gevolgtrekking dat die oorsprongbevolkings 'n spesie is nie, nie geheel en al korrek wees nie. Genoegsame sitogenetiese aanduidings bestaan

dat daar wel verskillende tipes is waarvan die chromosome morfologies van mekaar verskil. Die feit dat hibriede tussen verskillende chromosoomtipes nie op die diploiede vlak voorkom nie, dui waarskynlik daarop dat die tipes op die diploiede vlak van mekaar geïsoleer is, waarskynlik geografies. Moontlik sal geen vrugbare basters op die diploiede vlak gevorm word nie, al sou die diploiede wel kruis. Apomiksie is juis n meganisme wat sulke steriliteit op die poliploiede vlak sal oorbrug.

Stebbins (1950) wys daarop dat poliploied-komplekse as n reël, slegs suksesvol gevorm word wanneer die diploiede tipes waarop die kompleks gebou is, se chromosome reeds morfologies so onverwant aan mekaar is dat hulle feitlik nie kan paar nie. Sulke komplekse berus dus meer dikwels op suiwer allopoloïdie as op segmentele-allopoloïdie. Hierdie argument wat volgens Stebbins deur die meeste poliploied-komplekse ondersteun word, sou egter nie tot dieselfde mate geld by agamiese komplekse nie, aangesien die mate van semisteriliteit wat verwag word van segmentele-allopoloïdie, oorbrug word deur apomiksie.

Voordat eksperimentele hibriede tussen die diploiede gemaak is en sitogeneties bestudeer is, kan daar egter nie uitsluitel gegee word oor die aard van die oorsprongsbevolkings van rooigras nie.

Die volgende stap ter opklaring van die struktuur van die agamiese kompleks, Themeda triandra, sal dus die identifisering van hierdie oorsprongsbevolkings wees. Die saak word bemoeilik deurdat dit nie onmoontlik is dat van die oorspronklike pilare al uitgesterf het nie.

Hierdie oorsprongsbevolkings is soos reeds vermeld, waarskynlik nog steeds van mekaar geïsoleer. Die aantal diploiede wat in hierdie studie gevind is, is nie voldoende om n goeie aanduiding te kry van die

pilare waarop die kompleks gebou is nie. Verder is die diploiede te eensydig versprei en is nie verteenwoordigend van die verspreiding van die diploiede as n geheel nie. Die morfologiese bestudering van die verskillende diploiede ten einde n klassifikasiesleutel op te stel of die oorsprongsbevolkings te identifiseer, sal beter hanteer kan word deur n opgeleide plant-taksonoom. Dit sal egter gedoen moet word op n groot en verteenwoordigende monster van geïdentifiseerde diploiede en moontlike geslagtelike poliploiede, en sal dus noodwendig voorafgegaan moet word deur n groot hoeveelheid sitogenetiese evaluasiewerk. Verder is dit sterk aan te beveel dat dit gepaard gaan met n volledige sitogenetiese studie; onder andere die chromosoomorfologie en veral die meiotiese gedrag van alle moontlike eksperimentele hibriede

Uit die baie oppervlakkige morfologiese studies van hierdie ondersoek is daar wel aanduidings dat daar verskillende tipes onder die diploiede voorkom. Die van die Boland is moontlik een tipe -- alhoewel daar rede is om te vermoed dat daar verskillende tipes in die Boland voorkom. Die tipes van die Boland toon oor die algemeen goeie ooreenkoms met die van die Karoo en sekere dele van die Natalse middellande. n Ander tipe is waarskynlik die diploiede wat voorkom in die omgewing van Port Elizabeth en Oos Londen. Die van die verre noord-oostelike dele van die land en die wat voorkom in die sub-tropiese gebiede, mag verdere tipes verteenwoordig. Hierdie beoordeling word slegs gedoen op grond van die algemene uiterlike voorkoms van die versamelings. Die verkreë sitogenetiese verskille tussen die diploiede versamelings is te klein om van enige waarde te wees, terwyl n paar morfologiese eienskappe waarna wel in meer besonderhede gekyk is verwarrende en weersprekende resultate gee.

Volgens die werk van De Wet (1960) bestaan die diploiede uit slegs twee van die variëteite van

Gluckmann, en wel trachyspathea (in die natter dele van die oostelike en noordelike streke van die land) en imberbis (in die droër dele). Volgens Gluckmann self is slegs imberbis waarskynlik diploïed. Hulle studies dra dus nie veel by tot die identifikasie van die oorsprongsbevolkings nie. Volgens die klassifikasie van die skrywer bevat die diploïede al vier variëteite (Tabel 2).

n Volgende probleem wat dan sal voorkom, is die identifikasie van die poliploïede in terme van hulle moontlike ouers. As gevolg van die komplekse variasie patroon van die poliploïede sal dit n baie moeilike taak wees, en die vraag ontstaan of hierdie klassifikasie nie veel makliker met behulp van n numeriese-taksonomiese analise op n syferrekenaar gedoen sal kan word nie.

Die uiteindelijke opklaring van die filogenie en taksonomie van rooigras sal dus moet berus op n uitgebreide studie van n baie groot monster wat die verspreiding van rooigras (ook buite ons land se grense) deeglik dek. Hierby sal kunsmatige hibriede ingesluit moet word. So n stuk werk sal egter slegs deur n span van navorsers doeltreffend uitgevoer kan word. Die variasie by rooigras is te groot om ten volle geanaliseer te kan word in n enkele studie soos hierdie.

#### Hipoteses ter verklaring van die moontlike filogenie van Themeda triandra in Suid-Afrika

Twee moontlike hipoteses word tentatief voorgestel.

Die genus Themeda het waarskynlik sy oorsprong in die Ooste -- in die omgewing van Indië en/of Burma (Hayman 1960). Hierdie gebiede bevat die grootste variasie sover dit spesies betref. Hierdie gebiede

is ook volgens aanduidings (Hartley 1958; Harlan 1963) die oorsprongsentra van die tribus *Andropogoneae*, waaraan *Themeda* behoort.

Vanaf hierdie gebied het *Themeda* suidweswaarts deur die Arabiese skiereiland en suidooswaarts deur die Oos-Indiese Eilande versprei na Afrika en Australië onderskeidelik. Dit het Suid-Afrika waarskynlik in die vorm van *Themeda triandra* al met die ooskus langs binnegedring (alhoewel dit nie onmoontlik is dat die verspreiding ook met die noord-suid bergreekse langs in Afrika afgekom het nie). In Suid-Afrika het die diploiede wat die land binnegekome het, oor die hele suidelike Afrika versprei. (Dit is natuurlik nie onmoontlik dat die bevolkinge wat die land binnegekome het reeds 'n klompie poliploiede bevat het nie). Sikliese nat en droë omgewingskommelings het daarop die verspreiding van die verskillende bevolkinge opeenvolgend ingekrimp en weer uitgebrei. Waarskynlik het dit gepaardgegaan met die ontstaan van 'n poliploiedekompleks, in welke geval die poliploiede die gebiede binnegedring het wat blootgestel is deur die terugtrekking van die droogte siklus.

Hierdie proses, sowel as die noodgedwonge geografiese isolasie van bevolkinge, het tot gevolg gehad dat verskillende bevolkinge vir lang tydperke van mekaar geïsoleerd geraak het, met die gevolg dat 'n sekere mate van kariotiep divergensie plaasgevind het. Hierdie divergensie was moontlik nie van so 'n aard dat die meeste poliploiede wat na verbastering tussen sulke tipes ontstaan het, suiwer alloploiede was nie. In so 'n situasie sou 'n suiwer poliploiedekompleks nie maklik kon ontstaan nie -- hoofsaaklik as gevolg van 'n variërende mate van steriliteit. Die ideale uitweg sou dus apomiksie wees.

Die alternatiewe hipotese is dat die eerste poliploiede wel goeie alloploiede was, met die gevolg dat die spesies wel vroeër 'n suiwer alloploiede kompleks was, maar dat verbastering op 'n latere stadium

tussen poliploiede wat ook intussen ewolusionêr divergeer het, op die poliploiede vlak gelei het tot segmentele alloploëdie en 'n gevolglike mate van steriliteit. In so 'n geval sou die agamiese kompleks eers op 'n latere stadium uit die poliploied-kompleks ontwikkel het.

Soos bespreek is daar aanduidings dat T. triandra 'n ou poliploied-kompleks is, maar 'n jong agamiese kompleks. Die tweede hipotese klink op die oomblik meer aanvaarbaar.

Alhoewel die resultate en gevolgtrekkings wat met die studie verkry is, nie veel bygedra het tot die opklaring van die taksonomie en filogenie van rooigras nie, kon dit wel lei tot sekere belangrike riglyne vir verder toekomstige studie. Die belangrikste hiervan is seker die benadering van die kompleks vanaf sy oorsprongsbevolkings, asook die invloed van omgewingsfaktore op beide die morfologie sowel as die sitogenetika van Themeda triandra in die besonder en alle ander organismes in die algemeen. Slegs met die kennis kan resultate van hierdie aard na waarde geskat word.

---oOo---

## OPSOMMING

n Sitogenetiese studie is onderneem op 53 versamelings, oorspronklik vanaf verskillende lokaliteite, van Themeda triandra Forsk. verkry vanuit die rooigrasversameling op die Rietondale Navorsingstasie te Pretoria.

Die ondersoek is veral onderneem ten einde vas te stel of die sitogenetika van Themeda triandra nie kan bydra tot n beter begrip van die aard en grondliggende oorsake van die komplekse variasiepatroon wat daar by die gras voorkom nie.

Die studie is veral toegespits op chromosoomtelling, kiemsakontwikkeling en meiose in die mikrospoormoederselle van al die versamelings.

Van die 53 versamelings is 35.8% diploiede, 41.5% tetraploiede, 5.7% pentaploiede en 16.9% heksaploiede. Hierby is ingesluit 7 aneuploiede op die verskillende ploëdie-vlakke. B-chromosome kom by vier versamelings voor.

Die meiotiese gedrag van die verskillende versamelings varieer baie. By die diploiede is dit baie normaal, asook oor die algemeen by die tetraploiede en heksaploiede. n Aantal van die poliploiede versamelings is egter blykbaar heterosigoties vir resiproke translokasies, en drie versamelings vertoon parasentriese inversie-brûe.

Die kiemsakontwikkeling van die diploiede is geslagtelik en wel van die Polygonum tipe, maar n paar van die diploiede versamelings bevat n hoë persentasie saadknoppe met veelvoudige geslagtelike kiemsakke.

Die poliploiede is oor die algemeen fakultatiewe aposporiese apomikte, maar baie variasie kom voor. Twee van die tetraploiede is volkome geslagtelik.

Themeda triandra is blykbaar 'n jong, aktief ontwikkelende agamiese kompleks. Dit verklaar waarskynlik die diskontinue variasie wat daar in die natuur voorkom, sowel as die taksonomiese probleme wat daar by dié spesie bestaan.

Voorstelle word gemaak vir die verdere bestudering van die kompleks, veral met die oog op die taksonomie van die groep. Die identifisering en afbakening van die oorsprongsbevolkings van die kompleks sal baie daartoe bydra. Hierdie oorsprongsbevolkings is hoofsaaklik diploiede, maar sluit waarskynlik 'n paar geslagtelike tetraploiede in.

Hipoteses ter verklarings van die filogenie van die agamiese kompleks, Themeda triandra, in Suid-Afrika, word tentatief voorgestel.

---oOo---

### SUMMARY

A cytogenetical study was undertaken on 53 collections of Themeda triandra Forsk. originally from various localities, obtained from the Themeda collection at the Rietondale Research Station in Pretoria.

The main purpose for undertaking the study was to ascertain whether knowledge of the cytogenetics of Themeda triandra might not lead to a better understanding of the nature and underlying causes of the very complex variation pattern found in this grass.

Chromosome counts, observations on the embryo sac development and meiosis in the microspore mother cells of all the collections formed a major part of the work.

The collections were found to be comprised of 35.8% diploids, 41.5% tetraploids, 5.7% pentaploids and 16.9% hexaploids. These percentages included 7 aneuploids on the different levels of ploidy. B-chromosomes were found in four collections.

It was found that the nature of meiosis in the various collections varied considerably. Those observed in the diploids were normal while those in the tetraploids and hexaploids were also comparatively normal. A number of the polyploids however, were apparently heterozygotic for reciprocal translocations and three collections showed paracentric inversion bridges.

The diploids possess a normal sexual embryo sac development of the Polygonum type. A few diploids however, had multiple sexual embryo sacs in a high percentage of their ovules.

Generally the polyploids are facultative aposporic apomicts, but the different collections vary considerably in this respect. Two of the tetraploids are completely sexual.

It would appear that Themeda triandra is a young, actively developing agamic complex. This would explain the discontinuous variation that occurs in nature in this species as well as the consequent difficulties arising in its taxonomy.

A few suggestions are made as to what future studies of this species should be made, especially with regard to the taxonomy of this group. It is felt that this should primarily entail the identification of the pillars on which the complex has been built. These pillars were probably diploids although they might have contained a few sexual polyploids as well.

Hypotheses are put forward to explain the phylogeny of the agamic complex, Themeda triandra, in South Africa.

---oOo---

LITERATUURVERWYSINGS

- BASHAW, E.C., 1962 Apomixis and sexuality in Buffelsgrass. *Crop Sci.* 2:412-415.
- BEAMAN, J.H., 1961 The distribution and significance of apomixis in the Compositae. *Amer. J. Bot.* 48:544.
- BOGDAN, A.V., 1961 Breeding behaviour of Cenchrus ciliaris in Kenya. *E. Afr. Agric. For. J.* 26:241.
- BROWN, W.V., & W.H.P. EMERY, 1957a Apomixis in the Gramineae, Tribe Andropogoneae: Themeda triandra and Bothriochloa ischaemum. *Bot. Gaz.* 118:246-253.
- BROWN, W.V., & W.H.P. EMERY, 1957b Some South African apomictic grasses. *J. S. Afr. Bot.* 23:123-125.
- BROWN, W.V., & W.H.P. EMERY, 1958 Apomixis in the Gramineae: Panicoideae. *Amer. J. Bot.* 45:253-263.
- BURNHAM, C.R., 1962 Discussions in Cytogenetics. Burgess Publ. Co., Minneapolis.
- BURTON, G.W., & I. FORBES, 1960 The genetics and manipulation of obligate apomixis in Common Bahia Grass (Paspalum notatum Fugge). *Proc. 8th Internat. Grassland Congr.* 66-71.
- CARNAHAN, H.L., & H.D. HILL, 1961 Cytology and genetics of forage grasses. *Bot. Rev.* 27:1-162.
- CELARIER, R.P., 1956 Additional evidence for five as the basic chromosome number of the Andropogoneae. *Rhodora* 58:135-143.

- CELARIER, R.P., 1957a The cyto-geography of the Bothriochloa - ischaemum complex. II Chromosome behavior. Amer. J. Bot. 44:729-738.
- CELARIER, R.P., 1957b Elyonurus argenteus, a South African grass with five chromosome pairs. Bull. Torr. Bot. Club. 84:157-162.
- CELARIER, R.P., & J.R. HARLAN, 1956 Annual report of progress. Sect. 1. Plant breeding, seed production and technology. Oklahoma Agric. Exp. Sta., Stillwater.
- CELARIER, R.P., & K.L. MEHRA, 1958 Determination of poliploidy from herbarium specimens. Rhodora 60:89-97.
- CELARIER, R.P., & K.L. MEHRA, 1959 Desynapsis in the Andropogoneae. Phytion 12:131-138.
- CELARIER, R.P., & R.L. PALIWAL, 1957 Basic chromosome number of four in the subfamily Panicoideae of the Gramineae. Science 126:1247-1248.
- CLAUSEN, J., 1954 Partial apomixis as an equilibrium system in evolution. Caryologia (suppl.) 6:469-478.
- CLAUSEN, J., 1961 Introgression facilitated by apomixis in polyploid Poas. Euphytica 10:87-94.
- COOKE, H.B.S., 1964 The Pleistocene environment in South Africa. In: Ecological Studies in South Africa. 1-23. Edited by D.H.S. Davies. W. Junk, Den Haag.
- DARLINGTON, C.D., 1956 Chromosome Botany. George Allen & Unwin, London.
- DARLINGTON, C.D., 1958 Evolution of Genetic Systems. Oliver & Boyd, London.
- DARLINGTON, C.D., 1965 Cytology. Churchill, London.

- DARLINGTON, C.D., & L.F. LA COUR, 1960 The Handling of Chromosomes. George Allen & Unwin, London.
- DARLINGTON, C.D., & A.P. WYLIE, 1955 Chromosome Atlas of Flowering Plants. George Allen & Unwin, London.
- DE WET, J.M.J., 1960 Cyto-geography of Themeda triandra in South Africa. *Phyton* 15:37-42.
- DOBZHANSKY, T., 1951 Genetics and the Origin of Species. Columbia Univ. Press, New York.
- FISHER, W.D., E.C. BASHAW & E.C. HOLT, 1954 Evidence for apomixis in Pennisetum ciliare and Cenchrus setigerus. *Agron. J.* 46:401-404.
- GILDENHUYS, P.J., & K. BRIX, 1959 Apomixis in Pennisetum dubium. *S. Afr. J. Agric. Sci.* 2:231-245.
- GLUCKMANN, E., 1951 Cytotaxonomic studies in the species Themeda triandra Forsk. Ph.D. Proefschrift, Universiteit van die Witwatersrand.
- GOOSSENS, A.P., & J.J. THERON, 1934 An anatomical study of Themeda triandra Forsk. *S. Afr. J. Sci.* 31:254-278.
- GRAZI, F., M. UMAERUS & E. ÅKERBERG, 1961 Observations on the mode of reproduction and the embryology of Poa pratensis. *Hereditas* 47:489-541.
- GRUN, P., 1952 Effect of environment on chromosome pairing of some species and hybrids of Poa. *Amer. J. Bot.* 39:318-323.
- GUSTAFSSON, A., 1946 Apomixis in higher plants. I The mechanism of apomixis. *Lunds Univ. Arsskr. N.F. Avd. 2.* 42:1-66.
- GUSTAFSSON, A., 1947a Apomixis in higher plants. II The causal aspect of apomixis. *Lunds Univ. Arsskr. N.F. Avd. 2.* 43:71-178.

- GUSTAFSSON, A., 1947b Apomixis in higher plants. III  
Biotype and species formation. Lunds Univ.  
Arsskr. N.F. Avd. 2, 43:183-370.
- HARLAN, J.R., 1963 Two kinds of gene centers in  
*Bothriochloinae*. Amer. Nat. 97:91-98.
- HARLAN, J.R., M. BROOKS, D.S. BORGAONKAR & J.M.J.  
DE WET, 1964 Nature and inheritance of apomixis  
in *Bothriochloa* and *Dichanthium*. Bot. Gaz.  
125:41-46.
- HARLAN, J.R., & J.M.J. DE WET, 1963 The role of apo-  
mixis in the evolution of the *Bothriochloa*-  
*Dichanthium* complex. Crop Sci. 3:314-316.
- HARTLEY, W., 1958 Studies on the origin, evolution  
and distribution of the Gramineae. I Tribe  
*Andropogoneae*. Austr. J. Bot. 6:116-128.
- HAYMAN, D.L., 1960 The distribution and cytology of  
the chromosome races of *Themeda australis* in  
Southern Australia. Austr. J. Bot. 8:58-68.
- HESLOP-HARRISON, J., 1959 Apomixis, environment and  
adaptation. IX Inter. Bot. Congr., Montreal.  
891-895.
- JOHANSEN, D.A., 1940 Plant Microtechnique. McGraw-  
Hill, New York.
- KNOX, R.B., 1967 Apomixis: Seasonal and population  
differences in a grass. Science 157:325-326.
- KNOX, R.B., & J. HESLOP-HARRISON, 1963 Experimental  
control of aposporous apomixis in a grass of  
the *Andropogoneae*. Bot. Notiser 116:127-141.
- LIEBENBERG, H., 1961 Apomiksie by *Eragrostis* en  
*Themeda*. M.Sc.-Landbou Verhandeling, Univer-  
siteit van Stellenbosch.

- LIEBENBERG, H., & R. DE V. PIENAAR, 1962 Apomiksie by Eragrostis en Themeda. Verrigtinge van die 2de Kongres van die Suid-Afrikaanse Genetiese Vereniging 150-153.
- MAHESHWARI, P., 1939 Recent advances in microtechnique. II The paraffin method. Cytologia 10:251-281.
- MAHESHWARI, P., 1950 An Introduction to the Embryology of the Angiosperms. McGraw-Hill, New York.
- MAYR, E., 1965 Animal Species and Evolution. Belknap Press, Univ. Harvard, Cambridge, Mass.
- MEREDITH, D., 1955 Grasses and Pastures of South Africa. Central News Agency, South Africa, Johannesburg.
- MOSS, J.P., 1966 The adaptive significance of B-chromosomes in rye. In: Chromosomes Today. 15-23. Edited by C.D. Darlington & K.R. Lewis. Oliver & Boyd, London.
- MÜNTZING, A., 1940 Further studies on apomixis and sexuality in Poa. Hereditas 26:115-190.
- MÜNTZING, A., 1966 Some recent data on accessory chromosomes in Secale and Poa. In: Chromosomes Today. 7-14. Edited by C.D. Darlington & K.R. Lewis. Oliver & Boyd, London.
- NYGREN, A., 1954 Apomixis in the Angiosperms II. Bot. Rev. 20:577-649.
- PIENAAR, R. DE V., 1955a The chromosome numbers of some South African and introduced Gramineae. In: Grasses and Pastures of South Africa. 551-570. Edited by D. Meredith. Central News Agency, South Africa, Johannesburg.

- PIENAAR, R. DE V., 1955b Combinations and variations of techniques for improved chromosome studies in the Gramineae. *J. S. Afr. Bot.* 21:1-8.
- POWERS, L., 1945 Fertilization without reduction in Guayule (Parthenium argentatum Gray) and a hypothesis as to the evolution of apomixis and polyploidy. *Genetics* 30:323-346.
- REUSCH, J.D.H., 1961 The relationship between reproductive factors and seed set in Paspalum dilatatum. *S. Afr. J. Agric. Sci.* 4:513-530.
- SNYDER, L.A., 1961 Asyndesis and meiotic non-reduction in microsporogenesis of apomictic Paspalum secans. *Cytologia* 28:50-61.
- STEBBINS, G.L., 1940 The significance of polyploidy in plant evolution. *Amer. Nat.* 74:54-56.
- STEBBINS, G.L., 1941 Apomixis in the Angiosperms. *Bot. Rev.* 7:507-542.
- STEBBINS, G.L., 1945 The cytological analysis of species hybrids. *Bot. Rev.* 11:463-486.
- STEBBINS, G.L., 1949 The evolutionary significance of natural and artificial polyploids in the family Gramineae. *Proc. 8th Int. Congr. Genet.* 461-485.
- STEBBINS, G.L., 1950 Variation and Evolution in Plants. Columbia Univ. Press, New York.
- STEBBINS, G.L., 1956 Cytogenetics and the evolution of the grass family. *Amer. J. Bot.* 43: 890-905.
- STEBBINS, G.L., J.I. VALENCIA & R.M. VALENCIA, 1946 Artificial and natural hybrids in the Gramineae, Tribe Hordeae. I Elymus, Sitanion and Agropyron. *Amer. J. Bot.* 38:338-351.

- STREETMAN, L.J., 1963    Reproduction of the Lovegrasses,  
the genus *Eragrostis*.    *Wrightia* 3:41-60.
- SWANSON, C.P., 1958    Cytology and Cytogenetics.  
MacMillan, London.
- TURESSON, G., 1922    The genotypical response of the  
plant species to the habitat.    *Hereditas*  
3:311-350.
- TURESSON, G., 1925    The plant species in relation to  
habitat and climate.    *Hereditas* 6:147-236.
- TURESSON, G., 1930    The selective effect of climate  
upon the plant species.    *Hereditas* 14:99-152.
- VAN ZINDEREN-BAKKER, E.M., 1964    Pollen analysis and  
its contribution to the palaeoecology of the  
Pleistocene in Southern Africa.    In: Ecologi-  
cal Studies in South Africa. 24-31. Edited  
by D.H.S. Davies.    W. Junk, Den Haag.
- VED BRAT, S., 1965    Genetic systems in *Allium*. II  
Sex differences in meiosis.    In: Chromosomes  
Today. 31-40. Edited by C.D. Darlington &  
K.R. Lewis.    Oliver & Boyd, London.
- WARMKE, H.E., 1952    Apomixis in grasses, with special  
reference to *Panicum maximum*.    Proc. 6th Int.  
Grassland Cong. 1:209-215.
- WARMKE, H.E., 1954    Apomixis in *Panicum maximum*.  
*Amer. J. Bot.* 41:5-10.

---oOo---

TABEL 1 - Oorsprong van 53 versamelings van Themeda triandra

Versamel Nommer	Distrik	Lokaliteit
2	Worcester	18 myl wes van Worcester op Du Toits-Kloof pad
4	Robertson	55 myl S.O van Worcester op Bonnievale pad
7A	Malmesbury	6 myl noord van Malmesbury op Piquetberg pad
10	Malmesbury	17 myl suid van Porterville op Gouda pad
11	Kaapstad	Teen hange van Tafelberg naby Kabelstasie
13	Somerset-Wes	27 myl suid-oos van Stellenbosch op pad na Sir Lawry's pas
18	Mosselbaai	15½ myl wes van Mosselbaai op Riversdal pad
19	George	Outeniqua Navorsingstasie
21	Stutterheim	St. John's-drif, 14 myl oos van Dohne
24	Bedford	4 myl oos van Bedford op Adelaide pad
28A	Alexandria	25 myl suid van Grahamstad op plaas „Vendo"
29	Bathurst	Bathurst Navorsingstasie
31	Peddie	3 myl noord-oos van Peddie op Berlin pad
32	Oos-Londen	29 myl oos van Oos-Londen op Peddie pad
34	Barkley-oos	2 myl wes van Berkly-Oos op Queenstown pad
37	Lady Grey	3 myl wes van Lady Grey op Jamestown pad
38	Pietermaritzburg	Ukulinga Navorsingstasie
40	Zululand (?)	Geen verdere informasie beskikbaar

TABEL 1 (Vervolg) - Oorsprong van 53 versamelings van Themeda triandra

Versamel Nommer	Distrik	Lokaliteit
45	Pietermaritzburg	8 myl oos van Howick op Nasionale pad
46A	Estcourt	Estcourt Navorsingstasie
54	Bergville	Bospad („Organ Pipers" pas) „Cathedral Peak"
60	Bergville	Mont-aux-Sources
64	Middelburg (K.P.)	Grootfontein Navorsingstasie
65	Middelburg (K.P.)	Grootfontein Navorsingstasie
70	Cradock	Bo-op Swaershoekpas tussen Cradock en Somerset-Oos
72	Graaff-Reinet	10 myl noord-oos van Graaff-Reinet op Roodehoogte pad
73	Colesberg	13 myl noord-noord-oos van Colesberg op Philipolis pad
75	Woodhouse	Bo-op Penboekpas tussen Aliwal-Noord en Queenstown
76A	Stellenbosch	Welgevallen Navorsingstasie
77	Brits	3 myl van Kosmos-Hartbeespoort dam
78	Ermelo	Athole Navorsingstasie
80	Rustenburg	26 myl wes van Rustenburg op Swartruggens pad
81	Reddersburg	36 myl suid-oos-oos van Bloemfontein
82	Mafeteng	1 myl oos van Lesutu-grens op Mafeteng pad
84	Zastron	2 myl noord-wes van Zastron op Rouxville pad
85	Aliwal-Noord	2 myl suid-wes van Aliwal-Noord

TABEL 1 (Vervolg) - Oorsprong van 53 versamelings van Themeda triandra

Versamel Nommer	Distrik	Lokaliteit
86	Bloemfontein	Glen Navorsingstasie
88	Fauresmith	Besterspruit Sub-stasie - 7 myl suid van Petrusberg
90	Barkly-Wes	Koopmansfontein Navorsingstasie
91	Christiana	Vaalharts Navorsingstasie
96	Kroonstad	Net onder dam in Valschrivier
97	Weenen	5 myl noord-oos van Weenen op Tugela Estates pad
98	Weenen	8 myl noord-oos van Weenen op Tugela Estates pad
99BL	Magut (Zululand)	Magut, Noord-Zululand
99GR	Magut (Zululand)	Magut, Noord-Zululand
103	Nelspruit	5 myl van Nelspruit op Kaapsehoop pad
A131	Condover	Condover Zululand
246	Richardsbaai	Geen verdere informasie beskikbaar
261	Piet Retief	Langs rivier tussen Piet Retief en Pongola
63/67	Naboomspruit	Tussen Crecy en Naboomspruit
63/71	Naboomspruit	5 myl noord-wes van Naboomspruit
65/9	Sabie	150 tree onder Mac-Mac-valle, bo-op kloofrand
Pta.	Pretoria	Rietondale Navorsingstasie (Ver van kwekery)

TABEL 2 - Kort beskrywing van die 53 versamelings wat bestudeer is

Versamel nommer	2n	Blomkaffie Lengte (mm)	Blomkaffie Harigheid	Gesteelde Blompakkie harigheid	Blaar harigheid	Blaar Breedte (mm)	Plant kleur	Planthoogte (cm)	Groeiwyse	Hoogte bo seespieël (vt)	Reënval (mm)	Variëteit
2	20	10.8	+	-	B+	8.2	Gr	90	A	2000	850	TR?
4	21	6.2	+	-	B+	5.0	BlGr	60	A	400	250	TR?
7A	20	13.8	+	-	B+	6.4	LGr	90	D	140	447	BR
10	21	15.4	-	-	-	5.0	Gr	60	D	520	375	BR
11	20	13.2	-	-	-	6.4	LGr	90	A	1000	900	BR
13	20	12.2	+	-	-	4.8	Gr	50	C	350	1125	HI?
18	20+4B	9.0	+	-	B+	6.0	Gr	40	C	610	375	BR?
19	20	9.2	+	+	+	7.6	BlGr	45	D	620	259	BR
21	42	11.6	+	-	B+	5.4	BlGr	50	A	2740	432	IM
24	20+6B	8.8	+	-	-	6.0	Gr	40	A	2500	550	IM
28A	20	8.8	+	+	+	6.8	Bl	30	C	950	635	IM
29	20	10.2	+	+	+	5.4	BlGr	75	C	772	700	BR?
31	20	8.6	+	-	B+	4.2	BlGr	40	C	500	450	IM
32	40	9.4	+	+	+	5.2	Bl	30	C	200	750	IM?
34	40	10.8	+	-	B+	3.4	Gr	50	A	6000	700	IM
37	40	10.0	-	-	-	11.0	LGr	90	B	5351	760	TR

TABEL 2 (Vervolg) - Kort beskrywing van die 53 versamelings wat bestudeer is

Versamel Nommer	2n	Blomkaffie Lengte (mm)	Blomkaffie Harigheid	Gesteelde Blompakkie harigheid	Blaar harigheid	Blaar Breedte (mm)	Plant Kleur	Planthoogte (cm)	Groeiwyse	Hoogte bo seespieël (vt)	Reënval (mm)	Variëteit
38	40	10.6	+	-	+	6.4	BlGr	50	D	2230	660	TR?
40	40	10.0	-	-	-	13.4	Gr	90	B	2230	660	TR
45	60	12.4	+	-	B+	8.2	BlGr	30	D	3200	1000	TR
46A	40	13.2	-	-	+	6.0	Bl	60	A	3800	711	BR
54	40	13.8	+	-	+	6.4	Bl	65	D	6100	1425	HI
60	20+4B	11.6	+	-	-	4.2	Bl	45	D	6000	1525	IM
64	40	12.6	-	-	B+	5.0	Gr	65	D	4200	305	BR
65	20	9.2	-	-	B+	3.8	LGr	55	D	4200	330	BR?
70	21	9.6	+	-	B+	5.2	BlGr	40	D	5500	477	IM
72	40	12.6	-	-	B+	6.2	BlGr	90	D	2500	305	BR
73	40	16.4	-	-	B+	5.0	BlGr	70	D	4200	508	BR
75	40	11.6	+	-	B+	3.8	Gr	55	D	6051	600	IM
76A	20	10.6	+	-	B+	7.6	BlGr	90	A	400	760	TR?
77	60	12.8	+	+	-	7.8	BlGr	135	A	4000	700	HI
78	50	14.2	+	+	-	7.4	Bl	100	A	4800	890	HI
80	60	13.6	+	+	B+	9.6	BlGr	75	D	4600	590	HI

TABEL 2 (Vervolg) - Kort beskrywing van die 53 versamelings wat bestudeer is

Versamel Nommer	2n	Blomkaffie Lengte (mm)	Blomkaffie Harigheid	Gesteelde Blompakkie harigheid	Blaar harigheid	Blaar Breedte (mm)	Plant Kleur	Planthoogte (cm)	Groeiwyse	Hoogte bo seespieël (vt)	Reënval (mm)	Variëteit
81	60	12.4	+	+	B+	6.0	BlGr	90	D	4540	508	HI?
82	59	12.0	+	+	B+	6.8	BlGr	50	D	5000	686	HI?
84	50	11.8	+	+	+	5.0	BlGr	75	A	5300	687	BR
85	60	11.4	+	+	B+	6.8	Gr	90	D	4450	452	HI
86	40	12.8	+	-	-	6.8	Gr	120	A	4400	508	TR?
88	40	12.4	+	-	B+	5.6	Gr	70	D	4160	394	HI
90	40	12.8	-	-	B+	6.6	BlGr	90	A	4000	356	BR
91	20	12.2	-	-	-	4.8	Bl	120	A	3000	400	BR
96	60	11.2	+	+	-	7.0	BlGr	90	D	4480	605	BR
97	40	8.4	-	-	-	9.8	Gr	120	B	2900	590	TR
98	40	11.4	-	-	B+	9.8	LGr	200	B	2900	590	TR
99BL	50	9.8	+	-	B+	6.8	Bl	90	B	2000	600	TR
99GR	40	10.6	+	-	B+	7.6	Gr	90	B	2000	600	TR
103	40	11.0	+	-	-	9.0	Gr	120	B	2450	764	TR
A131	42	12.0	+	-	-	4.4	Gr	75	D	2000	600	IM
246	20	7.0	+	-	-	7.0	LGr	95	B	400	600	TR

TABEL 2 (Vervolg) - Kort beskrywing van die 53 versamelings wat bestudeer is

Versamel Nommer	2n	Blomkaffie Lengte (mm)	Blomkaffie Harigheid	Gesteelde Blompakkie harigheid	Blaar harigheid	Blaar Breedte (mm)	Plant Kleur	Planthoogte (cm)	Groeiwyse	Hoogte bo seespieël (vt)	Reënval (mm)	Variëteit
261	40	9.2	+	-	-	8.6	Gr	115	B	4000	400	TR
63/67	23	12.6	-	-	+	5.6	LGr	130	A	3800	600	BR
63/71	60	12.6	-	-	-	6.8	Gr	120	A	3800	600	BR
65/9	40+4B	10.0	+	-	B+	5.8	Gr	87	A	2500	800	IM
Pta.	60	15.2	+	+	B+	6.2	BlGr	80	D	4000	700	HI

Verklaring van Simbole:

+	=	harig	Gr	=	Groen
-	=	geen hare	Bl	=	Blou
B+	=	slegs hare by basis van blaar	BlGr	=	Blou-groen
A,B,C,D,	=	sien teks (bl 10) vir beskrywing	LGr	=	Liggroen
TR	=	variëteit Trachyspathea			
BR	=	variëteit Burchellii			
IM	=	variëteit Imberbis			
HI	=	variëteit Hispida			

TABEL 3 - Sleutel vir die indeling van Themeda triandra in variëteite (volgens Gluckmann 1951)

	Imberbis	Trachyspathia	Burchellii		Hispidia	
Plant hoogte	30 - 45 cm.	90-150 cm.	45 - 90 cm.		45 - 90 cm.	
Gesteelde blommetjies (Harigheid)	Harig of glad	Glad	Harig	Glad	Harig	Glad
Kelkkaffielengte	8 - 12 mm. Indien langer, dan spiesvormig	< 12 mm.	< 12 mm.	13-15 mm.	11-15 mm.	13 - 15mm. Spies- vormig
Kelkkaffie (Harigheid)	Harig	Harig of Glad	Harig	Glad	Harig	
Blaad Breedte	3 - 4 mm.	6 - 9 mm.	4 - 6 mm.		4 - 6 mm.	
Posisie van Blare	Fyn en baie blare, dig en hoog op die bloeiwyses	Min basaal, oop los pol, hoog op teen bloeiwyse	Baie basaal		Blare meestal basaal	

Uit die Tabel kan gesien word dat dit moeilik sal wees om met behulp van die sleutel te onderskei tussen Burchellii en Hispidia.

TABEL 4 Analise van die meioses van die 53 versamelings van *P. triandra*

Versamel Nommer	2n	Gem. Chiasma aantal			Gem. Metafase I Analise				Gem. aantal Anafase I Sloerders	Gem. aantal Anafase II Sloerders	% Chromosome gebind as:				% metafase met 04
		Diakinese	Metafase I	Per chro- mosoom- paar $\bar{x}$	II	I	III	IV			II	I	III	IV	
2	20	16.9	15.9+0.67	1.59	10.00			-	0.00	0.00	100.0	-	-	-	0
7A	20	15.6	14.1+0.42	1.41	10.00			-	0.00	0.00	100.0	-	-	-	0
11	20	16.1	14.2+0.44	1.42	10.00			-	0.00	0.00	100.0	-	-	-	0
13	20	-	14.0+0.44	1.40	10.00			-	0.00	0.00	100.0	-	-	-	0
18	20+4B	15.6	14.4+0.47	1.44	10.00			-	0.00	0.00	100.0	-	-	-	0
19	20	16.2	14.4+0.54	1.44	9.96	0.08			0.08	0.16	99.6	0.4	-	-	0
24	20+6B	16.8	14.4+0.42	1.44	10.00		-	-	0.00	0.00	100.0	-	-	-	0
28A	20	14.4	14.1+0.59	1.41	10.00	-	-	-	0.16	0.00	100.0	-	-	-	0
29	20	16.0	14.3+0.43	1.43	9.96	0.08	-	-	0.00	0.00	99.6	0.4	-	-	0
31	20	16.1	13.6+0.37	1.36	10.00	-	-	-	0.08	0.00	100.0	-	-	-	0
60	20+4B	15.7	13.9+0.52	1.39	10.00	-	-	-	0.00	0.00	100.0	-	-	-	0
65	20	16.0	14.1+0.39	1.41	9.96	0.08	-	-	0.00	0.04	99.6	0.4	-	-	0
76A	20	17.0	15.2+0.41	1.52	10.00	-	-	-	0.00	0.00	100.0	-	-	-	0
91	20	16.4	14.7+0.49	1.47	10.00	-	-	-	0.00	0.00	100.0	-	-	-	0
246	20	15.0	13.9+0.59	1.39	10.00	-	-	-	0.00	0.00	100.0	-	-	-	0

TABEL 4 (Vervolg) Analise van die meioses van die 53 versamelings van T. triandra

Versamel nommer	2n	Gem. Chiasma aantal			Gem. Metafase I Analise:				Gem. aantal Anafase I Sloorders	Gem. aantal Anafase II Sloorders	% Chromosome gebind as:				% Metafase I met 4
		Dia- kinese	Meta- fase I	Per chro- mosoom- paar $\bar{x}$	II	I	III	IV			II	I	III	IV	
4	21	15.0	12.7 $\pm$ 0.53	1.27	9.88	0.88	0.12	-	0.92	0.60	94.1	4.2	1.7	-	0
10	21	16.3	13.2 $\pm$ 0.50	1.32	10.00	1.00	-	-	0.68	0.00	95.2	4.8	-	-	0
70	21	15.3	12.4 $\pm$ 0.41	1.24	9.92	0.92	0.08	-	0.04	0.08	94.5	4.4	1.1	-	0
63/67	23	15.0	13.8 $\pm$ 0.47	1.25	10.48	1.00	0.28	0.04	1.08	0.44	91.	4.3	3.6	0.8	0
32	40	28.7	24.8 $\pm$ 0.73	1.24	18.20	0.90	0.80	0.12	0.40	0.16	90.8	2.3	5.7	1.2	8
34	40	28.6	24.8 $\pm$ 0.65	1.24	18.6	0.32	0.32	0.36	0.28	0.16	92.8	0.8	2.4	4.0	24
37	40	29.2	27.5 $\pm$ 0.70	1.37	16.5	0.28	0.28	1.50	0.24	0.84	82.4	0.7	2.1	14.8	68
38	40	30.4	27.1 $\pm$ 0.68	1.35	18.7	0.08	0.08	0.56	0.12	0.00	93.6	0.2	0.6	5.6	40
40	40	29.4	27.1 $\pm$ 0.90	1.35	17.9	0.44	0.20	0.80	0.52	0.08	89.4	1.1	1.5	8.0	36
46A	40	28.1	27.0 $\pm$ 0.88	1.35	17.2	0.36	0.28	1.08	0.48	0.00	86.2	0.9	2.1	10.8	64
54	40	27.5	24.9 $\pm$ 0.84	1.24	18.2	0.32	0.24	0.64	0.40	0.16	91.0	0.8	1.8	6.4	40
64	40	29.0	26.9 $\pm$ 0.77	1.34	16.0	0.24	0.24	1.40	0.44	0.24	83.6	0.6	1.8	14.0	72
72	40	29.4	25.0 $\pm$ 0.75	1.25	17.1	0.84	0.16	0.68	0.60	0.16	85.4	2.1	5.7	6.8	44
73	40	30.2	28.1 $\pm$ 1.00	1.40	16.5	0.40	0.40	1.36	0.32	0.00	82.4	1.0	3.0	13.6	68
75	40	25.2	24.0 $\pm$ 0.82	1.20	19.5	0.40	0.32	0.08	0.16	0.12	95.8	1.0	2.4	0.8	4
86	40	24.8	25.8 $\pm$ 0.75	1.29	16.6	0.36	0.36	1.36	0.32	0.52	82.8	0.9	2.7	13.6	68
88	40	26.6	25.3 $\pm$ 0.96	1.26	17.4	0.96	0.80	0.40	1.00	0.12	87.2	2.5	6.3	4.0	8
90	40	25.8	23.8 $\pm$ 0.64	1.19	18.8	0.36	0.28	0.28	0.56	0.20	94.2	0.9	2.1	2.8	20
97	40	27.8	24.4 $\pm$ 0.79	1.22	18.9	0.24	0.16	0.36	0.24	0.36	94.6	0.6	1.2	3.6	24
98	40	26.9	25.8 $\pm$ 0.79	1.29	16.5	0.60	0.60	1.16	0.72	0.36	82.4	1.5	4.5	11.6	60

TABEL 4 (Vervolg) Analise van die meioses van die 53 versamelings van T. triandra

Versamel nommer	2n	Gem. Chiasma aantal			Gem. Metafase I Analise				Gem. aantal Anafase I Sloorders	Gem. aantal Anafase II Sloorders	% Chromosome gebind as:				% metafase I met ④
		Dia- kinese	Meta- fase I	Per chro- mosoom- paar *	II	I	III	IV			II	I	III	IV	
99GR	40	26.8	22.7+0.75	1.13	18.8	1.12	0.40	0.04	0.72	0.84	93.8	2.8	3.0	0.4	0
103	40	26.0	24.6+0.74	1.23	17.9	1.24	0.52	0.32	1.52	0.44	89.8	3.1	3.9	3.2	16
261	40	28.8	26.3+0.70	1.31	18.7	0.28	0.28	0.36	0.32	0.12	93.6	0.7	2.1	3.6	16
65/9	40+4B	26.2	25.1+0.69	1.25	18.9	0.68	0.52	-	0.68	0.40	94.4	1.7	3.9	-	0
21	42	24.5	23.7+0.49	1.12	20.4	0.44	0.20	0.04	0.28	0.04	97.1	1.1	1.4	0.4	0
A131	42	28.0	24.8+0.85	1.18	20.0	1.52	0.08	0.04	1.24	0.60	95.4	3.6	0.6	0.4	4
78	50	29.4	27.5+0.69	-	17.0	6.28	2.76	0.36	5.36	2.08	68.0	12.6	16.6	2.9	8
84	50	33.0	27.0+0.96	-	16.5	7.64	2.68	0.32	6.32	4.20	66.1	15.3	16.1	2.6	20
99BL	50	27.0	26.3+1.30	-	17.8	8.80	1.84	0.04	8.56	4.97	71.0	17.6	11.0	0.3	0
82	59	38.5	33.7+0.72	1.16	27.4	1.36	0.84	0.08	1.36	0.44	92.9	2.3	4.3	0.5	0
45	60	38.9	36.6+1.10	1.22	20.0	4.00	3.40	1.48	4.20	2.50	66.8	6.73	16.80	9.38	24
							+0.04V					+0.33V			
77	60	41.8	36.9+0.80	1.23	28.2	1.20	0.56	0.16	1.72	0.56	94.1	2.0	2.8	1.1	12
80	60	40.5	35.1+0.75	1.17	29.2	0.52	0.28	0.08	0.76	0.20	97.2	0.8	1.4	0.5	8
81	60	40.5	35.0+0.71	1.16	27.3	1.36	0.96	0.28	2.10	1.40	91.1	2.3	4.8	1.9	18
85	60	38.4	34.4+0.63	1.14	27.6	2.08	0.88	-	1.68	2.68	92.1	3.5	4.4	-	0
96	60	40.9	35.0+0.77	1.16	28.7	1.04	0.48	0.04	1.40	0.12	95.6	1.7	2.4	0.3	0
63/71	60	41.1	35.8+0.98	1.19	27.1	1.36	1.12	0.28	1.36	1.36	90.3	2.3	5.6	1.9	24
Pta.	60	41.0	37.1+0.78	1.27	28.4	0.56	0.32	0.40	0.20	0.32	94.8	0.9	1.6	2.7	24

\* Die syfer is verkry deur die gemiddelde aantal metafase I chiasma te deel deur die maksimum aantal bivalente wat gevorm kan word.

TABEL 5 - Die frekwensie van die verskillende Metafase I paringskonfigurasies van die verskillende tetraploiede versamelings

Parings- konfigurasies Metafase I	% Metafase I mirkospoormoederselle van die tetraploiede versamelings wat aan die verskillende tipes paringskonfigurasies behoort																			% Versamelings waarin die tipe voorkom	Gemid. % voor- koms in alle tetraploiede	
	32	34	37	38	40	46A	54	64	72	73	75	86	88	90	97	98	99GR	103	261			65/9
20 <sub>II</sub>	40	40	12	56	44	16	40	16	16	12	64	8	32	52	60	4	36	20	56	56	100	34.0
19 <sub>II</sub> +2 <sub>I</sub>											4			4	4		20	20			25	2.6
18 <sub>II</sub> +1 <sub>I</sub> +1 <sub>III</sub>	24	24	4	4		8	12		32	12	24		20	24	4	20	32	16	16	28	85	15.2
18 <sub>II</sub> +1 <sub>IV</sub>	8	24	20	28	20	24	20	24	4	20	4	40	12	8	20	32	4	12	16		95	17.0
18 <sub>II</sub> +4 <sub>I</sub>																		4			5	0.2
17 <sub>II</sub> +3 <sub>I</sub> +1 <sub>III</sub>																				8	5	0.4
17 <sub>II</sub> +2 <sub>I</sub> +1 <sub>IV</sub>	4				4	4	4		4												25	1.0
17 <sub>II</sub> +6 <sub>I</sub>																	4				5	0.2
16 <sub>II</sub> +2 <sub>I</sub> +2 <sub>III</sub>	16				4	4							8		4			8		8	35	2.6
16 <sub>II</sub> +1 <sub>I</sub> +1 <sub>III</sub> +1 <sub>IV</sub>		8	20		4	12	12	12	16	8		20	8	4		4		12	8		70	7.4
16 <sub>II</sub> +2 <sub>IV</sub>		4	24	4	8	28	8	28	8	20		8		4	4	12					65	8.0

TABEL 5 (Vervolg) - Die frekwensie van die verskillende Metafase I paringskonfigurasies van die verskillende tetraploiede versamelings

Parings- konfigurasies Metafase I	% Metafase I mikrosporselle van die tetraploiede versamelings wat aan die verskillende tipes paringskonfigurasies behoort																			% Versamelings waarin die tipe voorkom	Gem. % voorkoms in alle tetraploiede	
	32	34	37	38	40	46A	54	64	72	73	75	86	88	90	97	98	99GR	103	261			65/9
15 <sub>II</sub> +4 <sub>I</sub> +2 <sub>III</sub>	4																4				10	0.4
15 <sub>II</sub> +3 <sub>I</sub> +1 <sub>III</sub> +1 <sub>IV</sub>																		8			5	0.4
14 <sub>II</sub> +3 <sub>I</sub> +3 <sub>III</sub>	4																				5	0.2
14 <sub>II</sub> +3 <sub>IV</sub>			16	4	8	4	4	8		8		8									45	3.2
14 <sub>II</sub> +2 <sub>I</sub> +2 <sub>III</sub> +1 <sub>IV</sub>									8	4	4		8								25	1.6
14 <sub>II</sub> +1 <sub>I</sub> +1 <sub>III</sub> +2 <sub>IV</sub>				4	4			12	4	12		12	4		4	8					45	3.2
14 <sub>II</sub> +5 <sub>I</sub> +1 <sub>III</sub> +1 <sub>IV</sub>					4								4								10	0.4
12 <sub>II</sub> +4 <sub>I</sub> +4 <sub>III</sub>													4								5	0.2
12 <sub>II</sub> +2 <sub>I</sub> +2 <sub>III</sub> +2 <sub>IV</sub>									4							4					10	0.4
12 <sub>II</sub> +1 <sub>I</sub> +1 <sub>III</sub> +3 <sub>IV</sub>			4									4				4			4		20	0.8
12 <sub>II</sub> +4 <sub>IV</sub>										4											5	0.2
Aantal verskillende soorte konfigurasies in elke versameling	7	5	7	6	9	8	7	6	9	9	5	7	9	6	7	10	6	8	5	4		

**TABEL 6** - Die frekwensie van verskillende Metafase I paringskonfigurasies van al die verskillende heksaploiede, behalwe versameling 45

Parings- konfigurasies Metafase I	% Metafase I mikrospoor- moederselle van die heksaploiede versamelings wat aan die verskillende tipes konfigurasies behoort							% Versamelings waarin die tipe voorkom	Gemid. % voor- koms in alle heksaploiede
	77	80	81	85	96	63/71	Pta		
30II	20	64	20	20	44	16	32	100	30.9
29II+2II	12	4		12	16	4	8	85	8.0
28II+1I+1III	32	16	16	16	20	24	20	100	20.6
28II+1IV	12	4	8			4	24	70	7.4
28II+4I	8	4	4		4			55	2.6
27II+3I+1III	4		8	28			4	55	6.2
27II+2I+1IV			4					15	0.6
26II+2I+2III	8	4	20	8	8	24	8	100	11.4
26II+1I+1III+1IV	4	4	12		4	12		70	5.1
26II+2IV							4	15	1.2
26II+5I+1III				4				15	0.6
25II+4I+2III				12	4	4		40	2.9
25II+3I+1III+1IV						4		15	0.6
24II+3I+3III			4					15	0.6
24II+2I+2III+1IV			4			8		30	1.7
Aantal verskillende soorte konfigurasies in elke versameling	8	7	10	7	7	9	7		

By die 25 selle van versameling 45 wat bestudeer is, is 20 verskillende paringskonfigurasies gevind en hulle word dus nie hier aangegee nie.

TABEL 7 - Die frekwensie van verskillende Metafase I paringskonfigurasies van die drie trisomiese versamelings

Paringskonfigurasies Metafase I	% van die verskil- lende tipes by die drie trisome		
	4	10	70
$10_{II} + 1_I$	88	100	92
$9_{II} + 1_{III}$	12		8

TABEL 8 - Die frekwensie van verskillende metafase I paringskonfigurasies van versamelings A131 en 21 ( $2n = 42$ )

Paringskonfigurasies Metafase I	% van die verskil- lende tipes by:-	
	21	A131
$21_{II}$	72	40
$20_{II} + 2_I$	8	32
$19_{II} + 1_I + 1_{III}$	8	8
$19_{II} + 1_{IV}$	4	
$19_{II} + 4_I$		16
$18_{II} + 3_I + 1_{III}$	4	
$17_{III} + 2_I + 2_{III}$	4	
$17_{II} + 4_I + 1_{IV}$		4

TABEL 9 - Die frekwensie van verskillende metafase I paringskonfigurasies van versameling 63/67 ( $2n = 23$ )

Paringskonfigurasies Metafase I	% van die verskillende tipes van versameling 63/67
$11_{II} + 1_I$	52
$10_{II} + 3_I$	16
$10_{II} + 1_{III}$	28
$9_{II} + 1_V$ (?)	4 (?)

(?) Hierdie analise mag foutief wees

TABEL 10 - Die frekwensies van die verskillende Metafase I paringskonfigurasies van versameling 82 ( $2n = 59$ )

Paringskonfigurasies Metafase I	% van die verskillende tipes van versameling 82
$29_{II} + 1_I$	32
$28_{II} + 1_{III}$	12
$28_{II} + 3_I$	8
$27_{II} + 2_I + 1_{III}$	24
$26_{II} + 1_I + 2_{III}$	12
$25_{II} + 3_I + 2_{III}$	4
$24_{II} + 2_I + 3_{III}$	4
$24_{II} + 1_{III} + 2_{IV}$	4

TABEL 11 - Analise van ongebonde chromosome van Metafase I en Anafase I

Versamel Nommer	2n	Gemiddelde monova- lente by Metafase I	Gemiddelde sloorders by Anafase I	% van verskillende aantalle ongebonde chromosome:													
				METAFASE I Monovalente							ANAFASE I Sloorders						
				0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	17
2	20	0.00	0.00	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7A	20	0.00	0.00	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	20	0.00	0.00	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	20	0.00	0.00	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	20+4B	0.00	0.00	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	20	0.08	0.08	96	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	20+6B	0.00	0.00	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28A	20	0.00	0.16	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29	20	0.08	0.00	96	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
31	20	0.00	0.08	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
60	20+4B	0.00	0.00	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
65	20	0.08	0.00	96	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
76A	20	0.00	0.00	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
91	20	0.00	0.00	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
246	20	0.00	0.00	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

TABEL 11 (Vervolg) - Analise van ongebonde chromosome van Metafase I en Anafase I

Versamel Nommer	2n	Gemiddelde monova- lente by Metafase I	Gemiddelde sloerders by Anafase I	% van verskillende aantalle ongebonde chromosome:													
				METAFASE I Monovalente ANAFASE I Sloerders													
				0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	17
4	21	0.88	0.92	$\frac{12}{8}$	$\frac{88}{99}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	21	1.00	0.68	$\frac{0}{32}$	$\frac{100}{68}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
70	21	0.92	0.04	$\frac{8}{96}$	$\frac{92}{4}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
63/67	23	1.00	1.08	$\frac{32}{32}$	$\frac{52}{48}$	0	$\frac{16}{20}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
32	40	0.90	0.40	$\frac{48}{80}$	$\frac{24}{8}$	$\frac{20}{4}$	$\frac{4}{8}$	$\frac{4}{0}$	0	( + 20% Inversie-brûe)						0	0
34	40	0.32	0.28	$\frac{68}{76}$	$\frac{32}{20}$	$\frac{0}{4}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
37	40	0.28	0.24	$\frac{72}{80}$	$\frac{28}{16}$	$\frac{0}{4}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
38	40	0.08	0.12	$\frac{92}{92}$	$\frac{8}{4}$	$\frac{0}{4}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
40	40	0.44	0.52	$\frac{80}{76}$	$\frac{8}{16}$	$\frac{8}{0}$	$\frac{0}{4}$	0	$\frac{4}{0}$	$\frac{0}{4}$	0	0	0	0	0	0	0
46A	40	0.36	0.48	$\frac{72}{64}$	$\frac{20}{24}$	$\frac{8}{12}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
54	40	0.32	0.40	$\frac{72}{72}$	$\frac{24}{24}$	$\frac{4}{0}$	0	$\frac{0}{4}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0
64	40	0.24	0.44	$\frac{76}{68}$	$\frac{24}{24}$	$\frac{0}{4}$	$\frac{0}{4}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
72	40	0.84	0.60	$\frac{32}{60}$	$\frac{52}{24}$	$\frac{16}{12}$	$\frac{0}{4}$	0	( + 40% Inversie-brûe)						0	0	0
73	40	0.40	0.32	$\frac{64}{72}$	$\frac{32}{24}$	$\frac{4}{4}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

TABEL 11 (Vervolg) - Analise van ongebonde chromosome van Metafase I en Anafase I

Versamel Nommer	2n	Gemiddelde monova- lente by Metafase I	Gemiddelde sloeders by Anafase I	% van verskillende aantalle ongebonde chromosome:													
				<u>METAFASE I Monovalente</u>													
				ANAFASE I Sloeders													
				0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	17
75	40	0.40	0.16	$\frac{68}{88}$	$\frac{24}{8}$	$\frac{8}{4}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
86	40	0.36	0.32	$\frac{64}{76}$	$\frac{36}{16}$	$\frac{0}{8}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
88	40	0.96	1.00	$\frac{44}{52}$	$\frac{32}{16}$	$\frac{16}{20}$	$\frac{0}{8}$	$\frac{4}{0}$	$\frac{4}{4}$	0	0	0	0	0	0	0	0
90	40	0.36	0.56	$\frac{68}{64}$	$\frac{28}{20}$	$\frac{4}{12}$	$\frac{0}{4}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
97	40	0.24	0.24	$\frac{84}{80}$	$\frac{8}{16}$	$\frac{8}{4}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
98	40	0.60	0.72	$\frac{52}{60}$	$\frac{36}{16}$	$\frac{12}{20}$	0	$\frac{0}{4}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0
99GR	40	1.12	0.72	$\frac{40}{56}$	$\frac{32}{28}$	$\frac{20}{8}$	$\frac{0}{4}$	$\frac{4}{4}$	0	$\frac{4}{0}$	0	0	0	0	0	0	0
103	40	1.24	1.52	$\frac{32}{28}$	$\frac{28}{24}$	$\frac{28}{28}$	$\frac{8}{12}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{0}{4}$	0	0	0	0	0	0	0	0
261	40	0.28	0.32	$\frac{72}{76}$	$\frac{28}{16}$	$\frac{0}{8}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
65/9	40+4B	0.68	0.68	$\frac{56}{72}$	$\frac{28}{8}$	$\frac{8}{4}$	$\frac{8}{12}$	$\frac{0}{4}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	42	0.44	0.28	$\frac{76}{76}$	$\frac{8}{20}$	$\frac{12}{4}$	$\frac{4}{0}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A131	42	1.52	1.24	$\frac{40}{44}$	$\frac{8}{16}$	$\frac{32}{24}$	$\frac{0}{4}$	$\frac{20}{12}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0

TABEL 11 (Vervolg) - Analise van ongebonde chromosome van Metafase I en Anafase I

Versamel Nommer	2n	Gemiddelde monova- lente by Metafase I	Gemiddelde sloeders by Anafase I	% van verskillende aantalle ongebonde chromosome:													
				METAFASE I Monovalente ANAFASE I Sloeders													
				0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	17
78	50	6.28	5.36	0	0	$\frac{4}{0}$	$\frac{0}{4}$	$\frac{8}{28}$	$\frac{20}{20}$	$\frac{24}{36}$	$\frac{20}{4}$	$\frac{12}{4}$	$\frac{8}{4}$	0	0	0	0
84	50	7.64	6.32	0	0	0	$\frac{0}{8}$	$\frac{4}{16}$	$\frac{4}{8}$	$\frac{8}{16}$	$\frac{28}{16}$	$\frac{24}{28}$	$\frac{28}{8}$	$\frac{4}{0}$	0	0	0
99BL	50	8.80	8.56	0	0	0	0	$\frac{0}{4}$	$\frac{0}{16}$	$\frac{4}{0}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{44}{20}$	$\frac{20}{24}$	$\frac{16}{24}$	$\frac{8}{4}$	$\frac{4}{0}$	$\frac{0}{4}$
82	59	1.36	1.38	$\frac{16}{16}$	$\frac{44}{56}$	$\frac{28}{16}$	$\frac{12}{4}$	$\frac{0}{4}$	$\frac{0}{4}$	0	0	0	0	0	0	0	0
45	60	4.00	4.20	0	$\frac{4}{12}$	$\frac{20}{12}$	$\frac{12}{8}$	$\frac{24}{16}$	$\frac{24}{28}$	$\frac{12}{16}$	$\frac{0}{4}$	$\frac{0}{4}$	$\frac{4}{0}$	+ 36% Inversie-brûe ]			
77	60	1.20	1.72	$\frac{32}{16}$	$\frac{36}{32}$	$\frac{20}{28}$	$\frac{4}{12}$	$\frac{8}{4}$	$\frac{0}{4}$	0	0	0	0	0	0	0	0
80	60	0.52	0.76	$\frac{68}{68}$	$\frac{20}{16}$	$\frac{8}{8}$	$\frac{0}{4}$	$\frac{4}{0}$	0	0	0	$\frac{0}{4}$	0	0	0	0	0
81	60	1.36	2.10	$\frac{28}{20}$	$\frac{28}{24}$	$\frac{28}{24}$	$\frac{12}{12}$	$\frac{4}{8}$	$\frac{0}{4}$	$\frac{0}{4}$	$\frac{0}{4}$	0	0	0	0	0	0
85	60	2.08	1.68	$\frac{20}{28}$	$\frac{16}{24}$	$\frac{20}{24}$	$\frac{28}{20}$	$\frac{12}{8}$	$\frac{4}{0}$	0	0	0	0	0	0	0	0
96	60	1.04	1.40	$\frac{44}{36}$	$\frac{24}{8}$	$\frac{24}{44}$	$\frac{0}{4}$	$\frac{8}{8}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0
63/71	60	1.36	1.36	$\frac{20}{36}$	$\frac{36}{24}$	$\frac{36}{28}$	$\frac{4}{0}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{0}{8}$	0	0	0	0	0	0	0	0
Pta.	60	0.56	0.20	$\frac{64}{84}$	$\frac{20}{12}$	$\frac{12}{4}$	$\frac{4}{0}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

TABEL 11 (Vervolg) - Analise van ongebonde chromosome van Metafase I en Anafase I

Versamel Nommer	2n	Gemiddelde monova- lente by Metafase I	Gemiddelde sloeders by Anafase I	% van verskillende aantalle ongebonde chromosome:													
				METAFASE I Monovalente ANAFASE I Sloeders													
				0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	17
78	50	6.28	5.36	0	0	$\frac{4}{0}$	$\frac{0}{4}$	$\frac{8}{28}$	$\frac{20}{20}$	$\frac{24}{36}$	$\frac{20}{4}$	$\frac{12}{4}$	$\frac{8}{4}$	0	0	0	0
84	50	7.64	6.32	0	0	0	$\frac{0}{8}$	$\frac{4}{16}$	$\frac{4}{8}$	$\frac{8}{16}$	$\frac{28}{16}$	$\frac{24}{28}$	$\frac{28}{8}$	$\frac{4}{0}$	0	0	0
99BL	50	8.80	8.56	0	0	0	0	$\frac{0}{4}$	$\frac{0}{16}$	$\frac{4}{0}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{44}{20}$	$\frac{20}{24}$	$\frac{16}{24}$	$\frac{8}{4}$	$\frac{4}{0}$	$\frac{0}{4}$
82	59	1.36	1.38	$\frac{16}{16}$	$\frac{44}{56}$	$\frac{28}{16}$	$\frac{12}{4}$	$\frac{0}{4}$	$\frac{0}{4}$	0	0	0	0	0	0	0	0
45	60	4.00	4.20	0	$\frac{4}{12}$	$\frac{20}{12}$	$\frac{12}{8}$	$\frac{24}{16}$	$\frac{24}{28}$	$\frac{12}{16}$	$\frac{0}{4}$	$\frac{0}{4}$	$\frac{4}{0}$	+ 36% Inversie-brûe ]			
77	60	1.20	1.72	$\frac{32}{16}$	$\frac{36}{32}$	$\frac{20}{28}$	$\frac{4}{12}$	$\frac{8}{4}$	$\frac{0}{4}$	0	0	0	0	0	0	0	0
80	60	0.52	0.76	$\frac{68}{68}$	$\frac{20}{16}$	$\frac{8}{8}$	$\frac{0}{4}$	$\frac{4}{0}$	0	0	0	$\frac{0}{4}$	0	0	0	0	0
81	60	1.36	2.10	$\frac{28}{20}$	$\frac{28}{24}$	$\frac{28}{24}$	$\frac{12}{12}$	$\frac{4}{8}$	$\frac{0}{4}$	$\frac{0}{4}$	$\frac{0}{4}$	0	0	0	0	0	0
85	60	2.08	1.68	$\frac{20}{28}$	$\frac{16}{24}$	$\frac{20}{24}$	$\frac{28}{20}$	$\frac{12}{8}$	$\frac{4}{0}$	0	0	0	0	0	0	0	0
96	60	1.04	1.40	$\frac{44}{36}$	$\frac{24}{8}$	$\frac{24}{44}$	$\frac{0}{4}$	$\frac{8}{8}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0
63/71	60	1.36	1.36	$\frac{20}{36}$	$\frac{36}{24}$	$\frac{36}{28}$	$\frac{4}{0}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{0}{8}$	0	0	0	0	0	0	0	0
Pta.	60	0.56	0.20	$\frac{64}{84}$	$\frac{20}{12}$	$\frac{12}{4}$	$\frac{4}{0}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

TABEL 12 - Die verhouding van % chromosome gebind as monovalente tot tetravalente, trivalente tot monovalente en die % mikrospoor moederselle wat 04 bevat by die tetraploiede, heksaploiede en hulle aneuploiede

Versamel Nommer	2n	% selle met 04	$\frac{I}{IV}$	$\frac{III}{I}$
32	40	8	1.9167	2.4783
34	40	24	0.2000	3.0000
37	40	68	0.0473	3.0000
38	40	40	0.0357	3.0000
40	40	36	1.1375	1.3636
46A	40	64	0.0833	2.3333
54	40	40	0.1250	2.2500
64	40	72	0.0428	3.0000
72	40	44	0.3088	2.7143
73	40	68	0.0735	3.0000
75	40	4	1.2500	2.4000
86	40	68	0.0662	3.0000
88	40	8	0.6250	2.5200
90	40	20	0.3214	2.3333
97	40	24	0.1666	2.0000
98	40	60	0.1293	3.0000
99GR	40	0	7.0000	1.0714
103	40	16	0.9687	1.2581
261	40	16	0.1944	3.0000
65/9	40	0	-	2.2941
21	42	0	2.7631	1.3619
A131	42	4	9.5263	0.1574
82	59	8	4.3611	1.3184
45	60	24	0.7213	2.4960
77	60	12	1.8691	1.4000
80	60	8	1.6424	1.6087
81	60	18	1.2144	2.1150
85	60	0	-	1.2677
96	60	0	6.4073	1.3872
63/71	60	24	1.2138	2.4672
Pta.	60	24	0.3476	1.7200

TABEL 13 - Paringskonfigurasies van die 4 B-chromosome van versameling 65/9 ( $2n = 40 + 4B$ ) tydens Metafase I

Paringstipes	% mikrospoormoederselle met die verskillende paringstipes
$4_I$	24
$2_{II}$	20
$1_{II} + 2_I$	44
$1_{III} + 1_I$	12

TABEL 14 - Analise van die Kiemsakontwikkelings van die 53 versamelings

Versamel Nommer	2n	% Stuifmeel steriliteit	% saadknoppe met geslagtelike kiemsakke	% Saadknoppe met :							Aantal blomme gesny	Aantal Blomme geskik vir analise		
				Met een geslagtelike kiemsak	Met twee geslagtelike kiemsakke	Met meer as twee geslag- kiemsakke	1 - 2 Apomiktiese kiemsakke	3+ Apomiktiese kiemsakke	1 Geslagte- like en 1 Apomiktiese kiemsakke	Wyd ver- spreide Apo. kiemsakke			Opeenge- hoopde Apo. kiemsakke	Adventiewe Embrionie
2	20	12.7	100.0	79.0	21.0	-	-	-	-	-	-	-	27	19
4	21	39.4	100.0	100.0	-	-	-	-	-	-	-	-	30	27
7A	20	13.1	100.0	100.0	-	-	-	-	-	-	-	-	15	11
10	21	13.3	100.0	81.8	18.2	-	-	-	-	-	-	-	19	11
11	20	7.9	100.0	93.4	6.6	-	-	-	-	-	-	-	15	15
13	20	6.1	92.8	92.8	-	-	7.2	-	-	-	-	-	19	14
18	20+4B	7.4	100.0	-	100.0	-	-	-	-	-	-	-	35	14
19	20	32.7	100.0	100.0	-	-	-	-	-	-	-	-	15	2
21	42	6.9	7.1	3.5	-	-	7.1	85.8	3.5	80	20	-	30	28
24	20+6B	15.0	100.0	100.0	-	-	-	-	-	-	-	-	30	23
28A	20	3.5	100.0	100.0	-	-	-	-	-	-	-	-	15	15
29	20	11.0	100.0	5.0	10.0	85.0	-	-	-	-	-	-	25	20
31	20	23.1	100.0	100.0	-	-	-	-	-	-	-	-	18	17
32	40	39.8	100.0	100.0	-	-	-	-	-	-	-	-	28	21

TABEL 14 (Vervolg) - Analise van die Kiemsakontwikkelings van die 53 versamelings

Versamel Nommer	2n	% Stuifmeel steriliteit	% Saadknoppe met geslagtelike kiemsakke	% Saadknoppe met :									Aantal blomme gesny	Aantal blomme geskik vir analise
				Met een geslagtelike kiemsak	Met twee geslagtelike kiemsakke	Met meer as twee geslag- telike kiemsakke	1 - 2. Apomiktiese kiemsakke	3+ Apomiktiese kiemsakke	1 Geslagte- like en 1 Apomiktiese kiemsakke	Wyd ver- spreide Apo. kiemsakke	Opeenge- hoopde Apo. kiemsakke	Adventiewe Embrionie		
34	40	28.0	100.0	100.0	-	-	-	-	-	-	-	-	30	19
37	40	26.8	7.0	7.0	-	-	20.0	80.0	-	80	20	-	100	80
38	40	15.9	61.1	61.0	-	-	-	39.0	-	-	-	-	37	18
40	40	21.0	4.2	-	-	-	18.2	81.8	4.2	90	10	4.2	30	24
45	60	28.6	35.0	25.0	-	-	10.0	55.0	10.0	10	90	-	30	20
46A	40	24.9	45.8	4.2	-	-	33.3	20.8	41.7	50	50	(?)	30	24
54	40	10.5	8.3	-	-	-	4.2	87.5	8.3	100	-	(?)	30	24
60	20+4B	16.9	100.0	100.0	-	-	-	-	-	-	-	-	15	12
64	40	51.5	30.0	30.0	-	-	30.0	40.0	-	90	10	-	27	20
65	20	18.1	100.0	100.0	-	-	-	-	-	-	-	-	100	80
70	21	10.6	100.0	100.0	10.0	70.0	-	-	-	-	-	-	27	20
72	40	16.6	5.6	5.6	-	-	5.6	88.9	-	20	80	-	28	18
73	40	31.1	7.1	7.1	-	-	28.5	63.8	-	10	90	-	30	14
75	40	42.9	100.0	78.3	-	-	-	-	21.7	-	100	-	30	23

TABEL 14 (Vervolg) - Analise van die Kiemsakontwikkelings van die 55 versamelings

Versamel Nommer	2n	% Stuifmeel steriliteit	% Saadknoppe met geslagtelike kiemsakke	% Saadknoppe met :							Aantal blomme gesny	Aantal blomme geskik vir analise		
				Met een geslagtelike kiemsak	Met twee geslagtelike kiemsakke	Met meer as twee geslag- kiemsakke	1 - 2 Apomiktiese kiemsakke	3+ Apomiktiese kiemsakke	1 Geslagte- like en 1 Apomiktiese kiemsak	Wyd ver- spreide Apo. kiemsakke			Opeenge- hoopde Apo. kiemsakke	Adventiewe Embrionie
76A	20	11.1	100.0	100.0	-	-	-	-	-	-	-	-	17	15
77	60	47.6	0.0	-	-	-	-	-	100.0	-	30	70	40	17
78	50	29.0	4.3	-	-	-	4.3	91.3	4.3	100	-	-	31	23
80	60	40.0	4.3	4.3	-	-	34.8	60.7	-	70	30	-	33	23
81	60	10.0	0.0	-	-	-	11.5	88.5	-	60	40	-	30	26
82	59	16.9	12.0	4.0	-	-	4.0	84.0	8.0	50	50	8.0	30	25
84	50	25.6	0.0	-	-	-	4.0	96.0	-	20	80	-	30	25
85	60	29.6	11.1	11.1	-	-	29.6	59.2	-	80	20	-	29	27
86	40	83.1	4.0	4.0	-	-	73.3	20.0	-	30	70	-	30	15
88	40	20.0	4.3	-	-	-	34.8	60.9	4.3	30	70	(?)	30	23
90	40	27.3	3.6	-	-	-	10.7	85.7	3.6	90	10	-	30	28
91	20	7.9	100.0	100.0	-	-	-	-	-	-	-	-	30	16
96	60	28.4	0.0	-	-	-	4.5	95.5	-	50	50	-	30	22
97	40	20.0	37.5	-	-	-	6.3	56.3	37.5	20	80	(?)	28	16

TABEL 14 (vervolg) - Analise van die Kiemsakontwikkelings van die 53 versamelings

Versamel Nommer	2n	% Stuifmeel steriliteit	% Saadknoppe met geslagtelike kiemsakke	% Saadknoppe met :								Aantal blomme gesny	Aantal blomme geskik vir analise		
				Met een geslagtelike kiemsak	Met twee geslagtelike kiemsakke	Met meer as twee geslag- kiemsakke	1 - 2 Apomiktiese kiemsakke	3 + Apomiktiese kiemsakke	1 Geslagte- like en 1 Apomiktiese kiemsak	Wyd ver- spreide Apo. kiemsakke	Opeenge- hoopde Apo. kiemsakke			Adventiewe Embrionie	
98	40	21.2	25.0	4.2	-	-	-	-	75.0	20.8	90	10	-	29	24
99GR	40	20.3	0.0	-	-	-	11.5	88.5	-	-	20	80	(?)	30	26
99BL	50	41.1	0.0	-	-	-	8.0	92.0	-	-	90	10	-	27	25
103	40	47.6	0.0	-	-	-	14.8	85.2	-	-	40	60	-	33	27
A131	42	24.6	28.6	17.9	-	-	32.1	39.3	10.7	-	-	100	(?)	31	28
246	20	23.8	100.0	100.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30	23
261	40	9.5	85.0	35.0	-	-	10.0	5.0	50.0	-	-	-	-	32	20
63/67	23	31.3	100.0	90.5	9.5	-	-	-	-	-	-	-	-	29	21
63/71	60	11.1	0.0	-	-	-	37.5	62.5	-	-	70	30	-	30	24
65/9	40+4B	18.7	19.0	19.0	-	-	57.1	23.8	-	-	20	80	-	30	21
Pta.	60	5.7	8.7	-	-	-	39.1	52.2	8.7	-	90	10	-	27	23

(?) By hierdie versamelings is elk een moontlike geval van adventiewe embrionie gevind.  
 Die interpretasie mag egter verkeerd wees.

TABEL 15 - Huidmondjie- en stuifmeelkorrelgroottes (met betroubaarheids intervalle), asook stuifmeelsteriliteit van die 53 versamelings

Versamel Nommer	2n	Huidmondjie- grootte in oogstukeen- hede	Stuifmeel- korrelgrootte in oogstuk- eenhede	% Steriele stuifmeel en datum van bepaling					
				% Steriel	Datum	% Steriel	Datum	% Steriel (van snitte)	Datum
2	20	9.6 <sub>±</sub> 0.32	14.6 <sub>±</sub> 0.37	12.7	30/8/66	11.8	29/3/63		
4	21	9.3 <sub>±</sub> 0.32	12.9 <sub>±</sub> 0.28	39.4	30/8/66	31.1	23/2/63		
7A	20	10.6 <sub>±</sub> 0.36	15.0 <sub>±</sub> 0.30	13.1	4/10/66				
10	21	8.8 <sub>±</sub> 0.25	15.0 <sub>±</sub> 0.37	13.3	20/10/66			32.2	21/10/66
11	20	9.5 <sub>±</sub> 0.37	14.4 <sub>±</sub> 0.31	7.9	28/9/66			4.2	2/10/66
13	20	8.9 <sub>±</sub> 0.28	14.2 <sub>±</sub> 0.34	6.1	20/10/66				
18	20+4B	8.9 <sub>±</sub> 0.40	13.6 <sub>±</sub> 0.37	7.4	4/10/66				
19	20	9.1 <sub>±</sub> 0.26	16.2 <sub>±</sub> 0.33	32.7	9/10/67				
21	42	9.9 <sub>±</sub> 0.32	15.6 <sub>±</sub> 0.35	6.9	21/9/66				
24	20+6B	9.2 <sub>±</sub> 0.40	13.5 <sub>±</sub> 0.48	15.0	26/8/66	7.0	16/3/63		
28A	20	8.0 <sub>±</sub> 0.19	15.4 <sub>±</sub> 0.33	3.5	9/10/67			3.1	26/9/67
29	20	10.4 <sub>±</sub> 0.28	15.3 <sub>±</sub> 0.32	11.0	9/10/67	6.0	30/3/63	5.2	26/9/67
31	20	8.8 <sub>±</sub> 0.31	15.5 <sub>±</sub> 0.33	23.1	24/11/67			22.0	13/11/67

TABEL 15 (Vervolg) - Huidmondjie- en stuifmeelkorrelgroottes (met betroubaarheidsintervalle), asook stuifmeelsteriliteit van die 53 versamelings

Versamel Nommer	2n	Huidmondjie- grootte in oogstukeen- hede	Stuifmeel- korrelgrootte in oogstuk- eenhede	% Steriele stuifmeel en datum van bepaling					
				% Steriel	Datum	% Steriel	Datum	% Steriel (van snitte)	Datum
32	40	10.0+0.33	16.7+0.33	39.8	21/9/66	18.8	?	60.9	15/6/66
34	40	8.2+0.32	15.9+0.37	28.0	24/11/67				
37	40	10.3+0.35	17.5+0.28	26.8	14/9/66	22.2	5/2/63		
38	40	12.2+0.37	15.7+0.26	15.9	24/10/66				
40	40	9.6+0.75	16.1+0.35	21.0	21/9/66	31.0	6/2/63		
45	60	15.1+0.50	17.0+0.39	28.6	26/8/66			33.0	20/6/66
46A	40	11.2+0.28	17.1+0.37	24.9	21/9/66			12.2	22/11/62
54	40	10.0+0.35	16.5+0.40	10.5	30/8/66			14.6	28/11/62
60	20	8.1+0.30	13.9+0.25	16.9	24/10/66			14.3	21/10/66
64	40	11.3+0.35	17.1+0.63	51.5	21/9/66	46.2	5/2/63	57.0	20/11/62
65	20	9.0+0.32	14.4+0.33	18.1	14/9/66	8.1	5/2/63		
70	21	9.6+0.37	13.2+0.33	10.6	26/8/66				
72	40	12.9+0.48	19.5+0.45	16.6	26/8/66	15.6	25/2/63	23.8	24/2/66

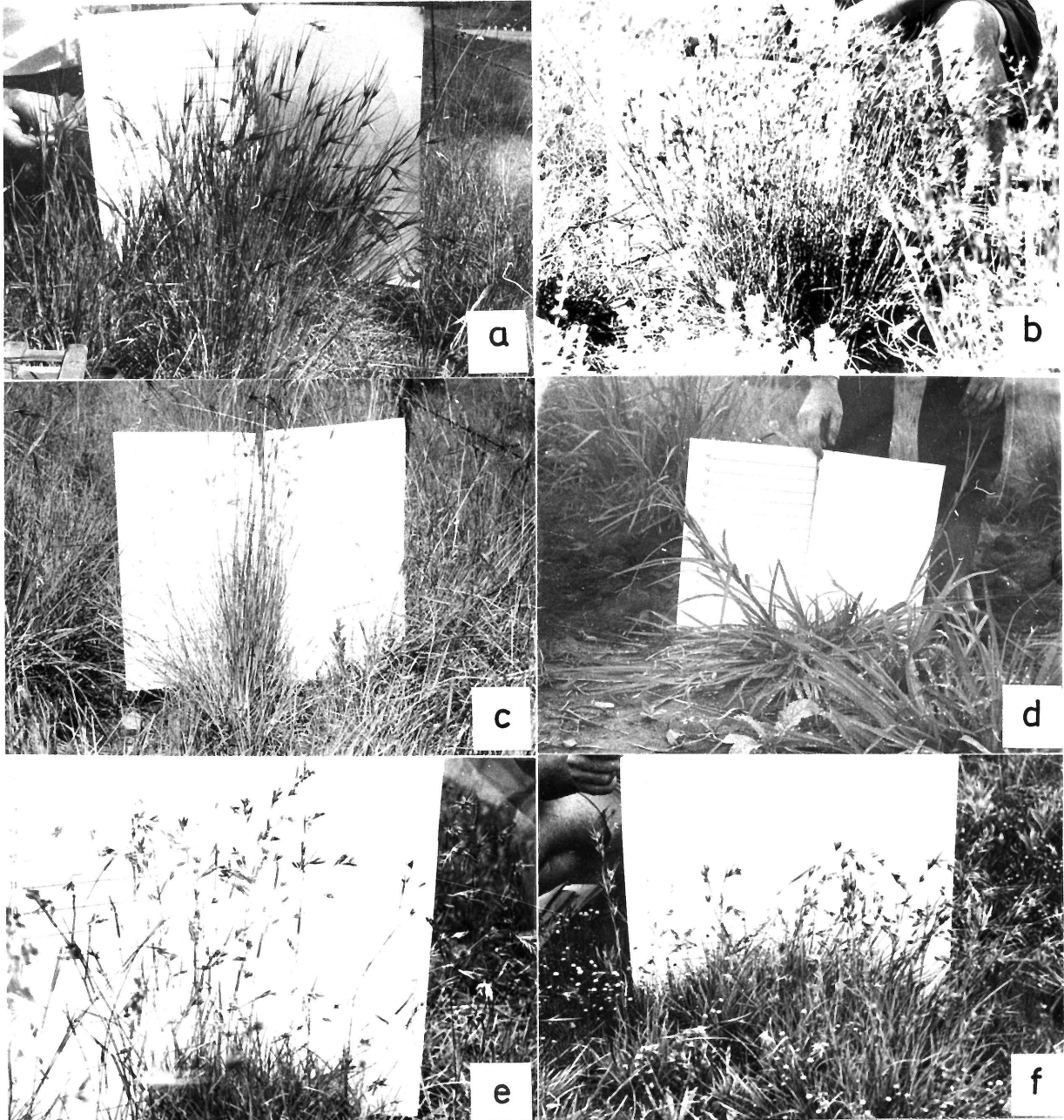
TABEL 15 (Vervolg) - Huidmondjie- en stuifmeelkorrelgroottes (met betroubaarheidsintervalle), asook stuifmeelsteriliteit van die 53 versamelings

Versamel Nommer	2n	Huidmondjie- grootte in oogstukeen- hede	Stuifmeel- korrelgrootte in oogstuk- eenhede	% Steriele stuifmeel en datum van bepaling					
				% Steriel	Datum	% Steriel	Datum	% Steriel (van snitte)	Datum
73	40	11.6 $\pm$ 0.37	17.3 $\pm$ 0.59	31.1	26/8/66	22.5	7/2/63		
75	40	8.6 $\pm$ 0.46	15.8 $\pm$ 0.33	42.9	4/10/66			13.8	23/11/66
76A	20	8.6 $\pm$ 0.32	15.0 $\pm$ 0.19	11.1	24/11/66			32.9	25/11/66
77	60	13.0 $\pm$ 0.28	16.5 $\pm$ 0.39	47.6	20/10/66	40.8	5/2/63		
78	50	9.5 $\pm$ 0.30	16.3 $\pm$ 0.46	29.0	4/10/66	23.7	7/2/63		
80	60	11.3 $\pm$ 0.41	16.2 $\pm$ 0.42	40.0	10/1/67	21.9	5/2/63		
81	60	13.0 $\pm$ 0.49	15.5 $\pm$ 0.38	10.0	24/11/66			6.6	8/2/67
82	59	10.5 $\pm$ 0.33	16.8 $\pm$ 0.25	16.9	20/10/66	7.6	16/3/63		
84	50	10.0 $\pm$ 0.23	15.9 $\pm$ 0.21	25.6	20/10/66	12.4	6/2/63	27.5	3/5/66
85	60	9.9 $\pm$ 0.41	17.0 $\pm$ 0.94	29.6	24/11/66				
86	40	9.8 $\pm$ 0.32	15.4 $\pm$ 0.41	83.1	21/9/66	29.4	7/2/63		
88	40	10.2 $\pm$ 0.26	16.3 $\pm$ 0.33	20.0	24/11/66	26.0	7/2/63		
90	40	11.2 $\pm$ 0.35	16.4 $\pm$ 0.33	27.3	30/3/67			34.8	8/2/67

TABEL 15 (Vervolg) - Huidmondjie- en stuifmeelkorrelgroottes (met betroubaarheidsintervalle), asook stuifmeelsteriliteit van die 53 versamelings

Versamel Nommer	2n	Huidmondjie- grootte in oogstukeen- hede	Stuifmeel- korrelgrootte in oogstuk- eenhede	% Steriele stuifmeel en datum van bepaling					
				% Steriel	Datum	% Steriel	Datum	% Steriel (van snitte)	Datum
91	20	7.8 $\pm$ 0.23	14.5 $\pm$ 0.36	7.9	14/9/66	5.7	16/3/63		
96	60	10.9 $\pm$ 0.37	17.4 $\pm$ 0.35	28.4	4/10/66				
97	40	10.4 $\pm$ 0.21	17.3 $\pm$ 0.33	20.0	30/8/66				
98	40	10.1 $\pm$ 0.32	17.6 $\pm$ 0.28	21.2	4/10/66	30.2	2/3/63	42.1	16/2/66
99BL	50	11.4 $\pm$ 0.43	14.8 $\pm$ 0.37	41.1	30/8/66	16.5	21/2/63		
99GR	40	10.6 $\pm$ 0.41	15.4 $\pm$ 0.38	20.3	4/10/66	10.5	4/2/63		
103	40	10.4 $\pm$ 0.35	17.2 $\pm$ 0.46	47.6	20/10/66				
A131	42	9.3 $\pm$ 0.31	15.0 $\pm$ 0.32	24.6	28/9/66	21.4	7/2/63	20.0	28/9/66
246	20	9.2 $\pm$ 0.31	14.9 $\pm$ 0.33	23.8	30/3/67				
261	40	9.8 $\pm$ 0.37	16.1 $\pm$ 0.37	9.5	21/9/66				
63/67	23	9.0 $\pm$ 0.30	14.2 $\pm$ 0.33	31.3	30/3/67				
63/71	60	10.6 $\pm$ 0.35	15.8 $\pm$ 0.33	11.1	20/10/66				
65/9	40+4B	9.5 $\pm$ 0.33	15.7 $\pm$ 0.31	18.7	4/10/66			25.3	28/3/66
Pta.	60	12.5 $\pm$ 0.44	18.1 $\pm$ 0.28	5.7	10/1/67			13.2	4/1/67

PLAAT 1

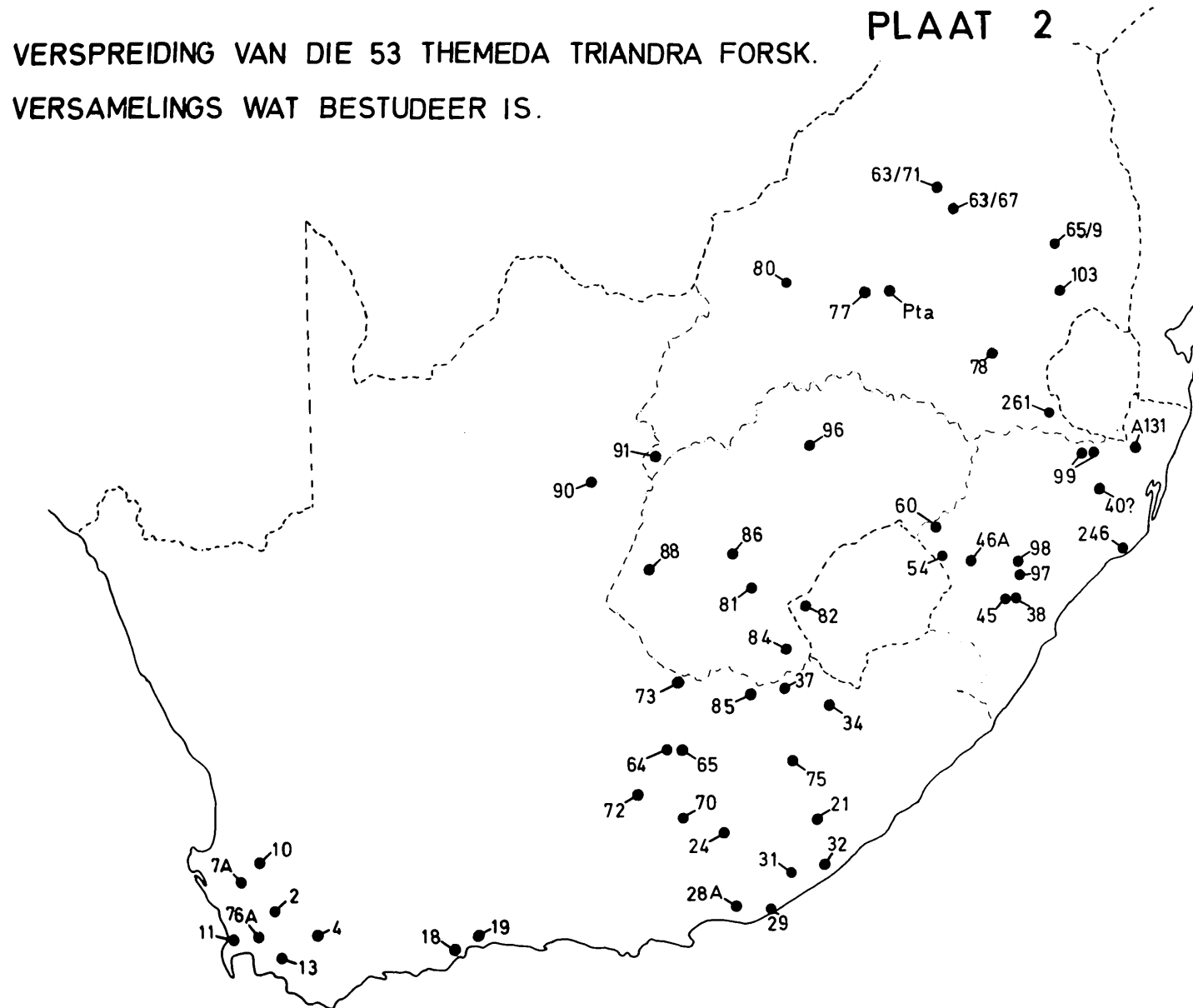


PLAAT 1

Foto's van Themeda triandra geneem deur mej. Williams tydens die versameling van die rooigrasversameling.

- (a) Versameling 34, tipies van die rooigrasse wat in die teks beskryf is as behorende tot Tipe A groeiwyse (bls.10).
- (b) Versameling 4, nog 'n tipiese voorbeeld van tipe A.
- (c) Versameling 46A. In die rooigraskwekery is die versameling geklassifiseer as behorende tot Tipe A groeiwyse, maar die foto daarvan in sy natuurlike omgewing is meer tipies die van Tipe D (Bls. 10).
- (d) Versameling 40, tipies van die groeiwyse beskryf as Tipe B in die teks (bls. 10).
- (e) Versameling 31, tipies van die groeiwyse beskryf as Tipe C (bls. 10).
- (f) Versameling 28A, tipies van die groeiwyse wat beskryf is as Tipe C. Die bloeiwyses in die geval is baie korter as die van versameling 31 (fig.e).

--- o0o ---



PLAAT 2

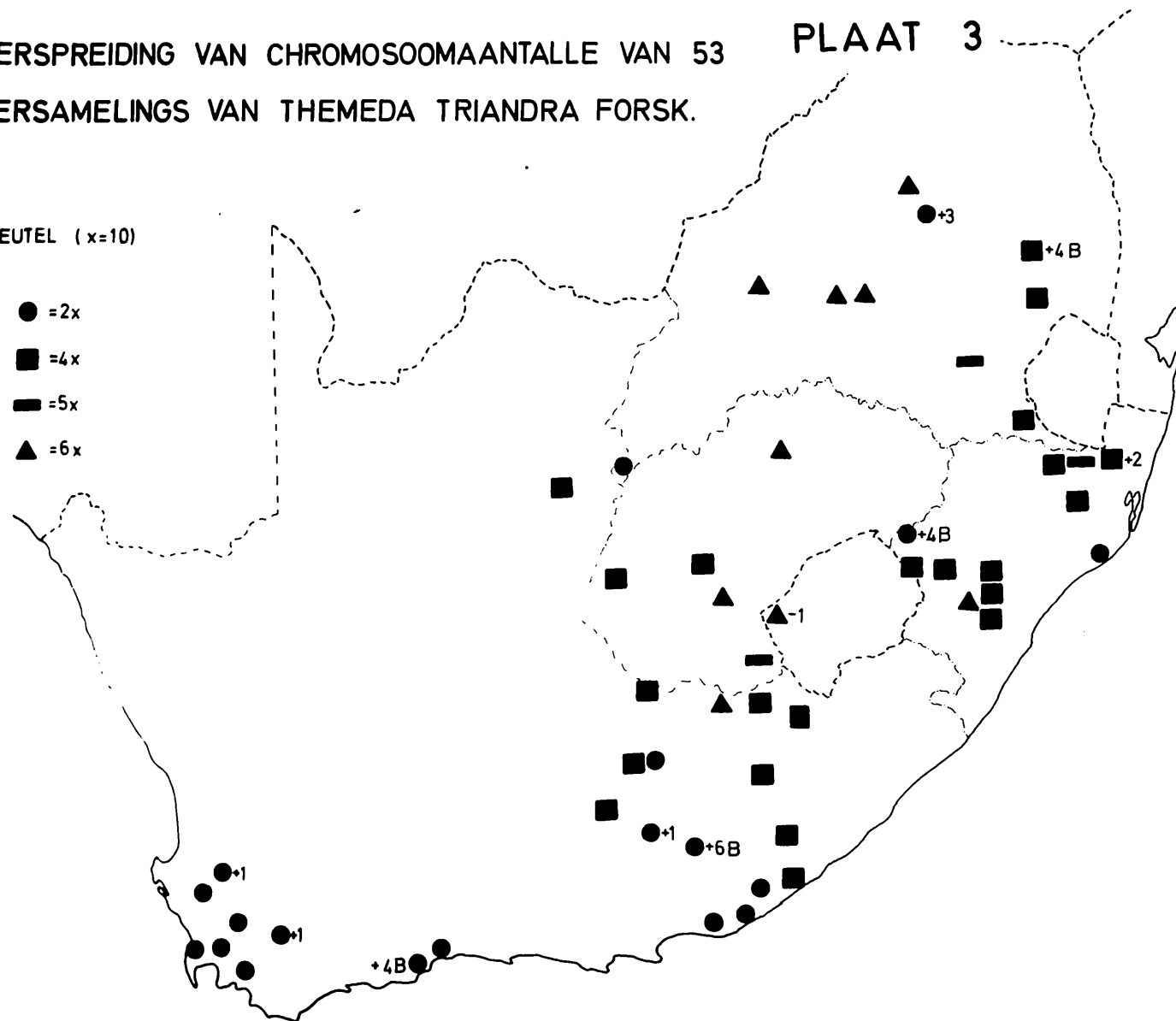
Kaart van Suid-Afrika om die verspreiding van  
die 53 versamelings van Themeda triandra aan  
te dui.

-- oOo --

VERSPREIDING VAN CHROMOSOOMAANTALLE VAN 53  
VERSAMELINGS VAN THEMEDA TRIANDRA FORSK. **PLAAT 3**

SLEUTEL (x=10)

- = 2x
- = 4x
- ▬ = 5x
- ▲ = 6x

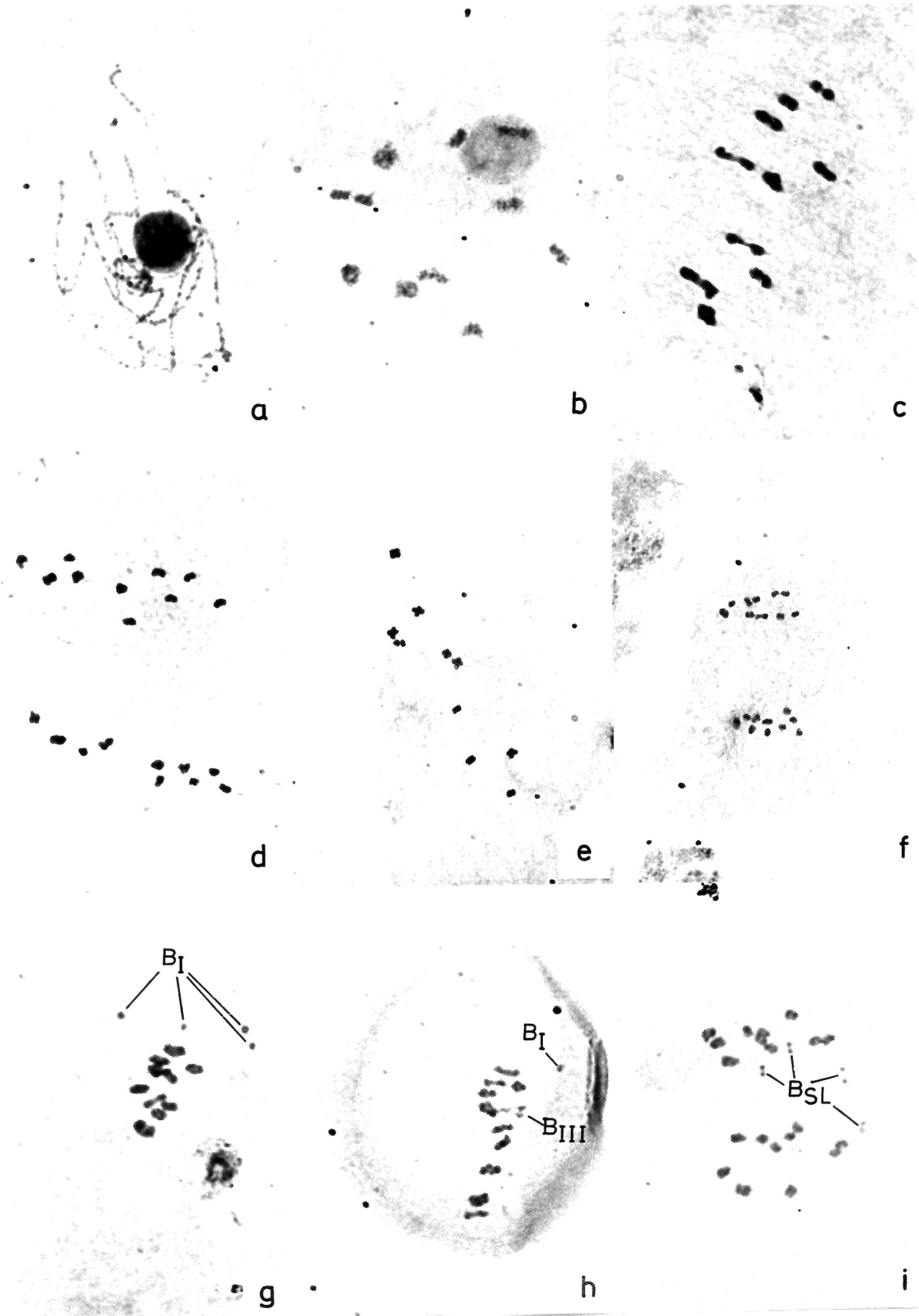


PLAAT 3

Kaart van Suid-Afrika waarop die verspreiding van die verskillende chromosoomaantalle van die 53 versamelings van Themeda triandra wat ondersoek is, aangedui word.

-- oOo --

PLAAT 4



PLAAT 4

MEIOSE IN DIE MIKROSPORMOEDERSELLE

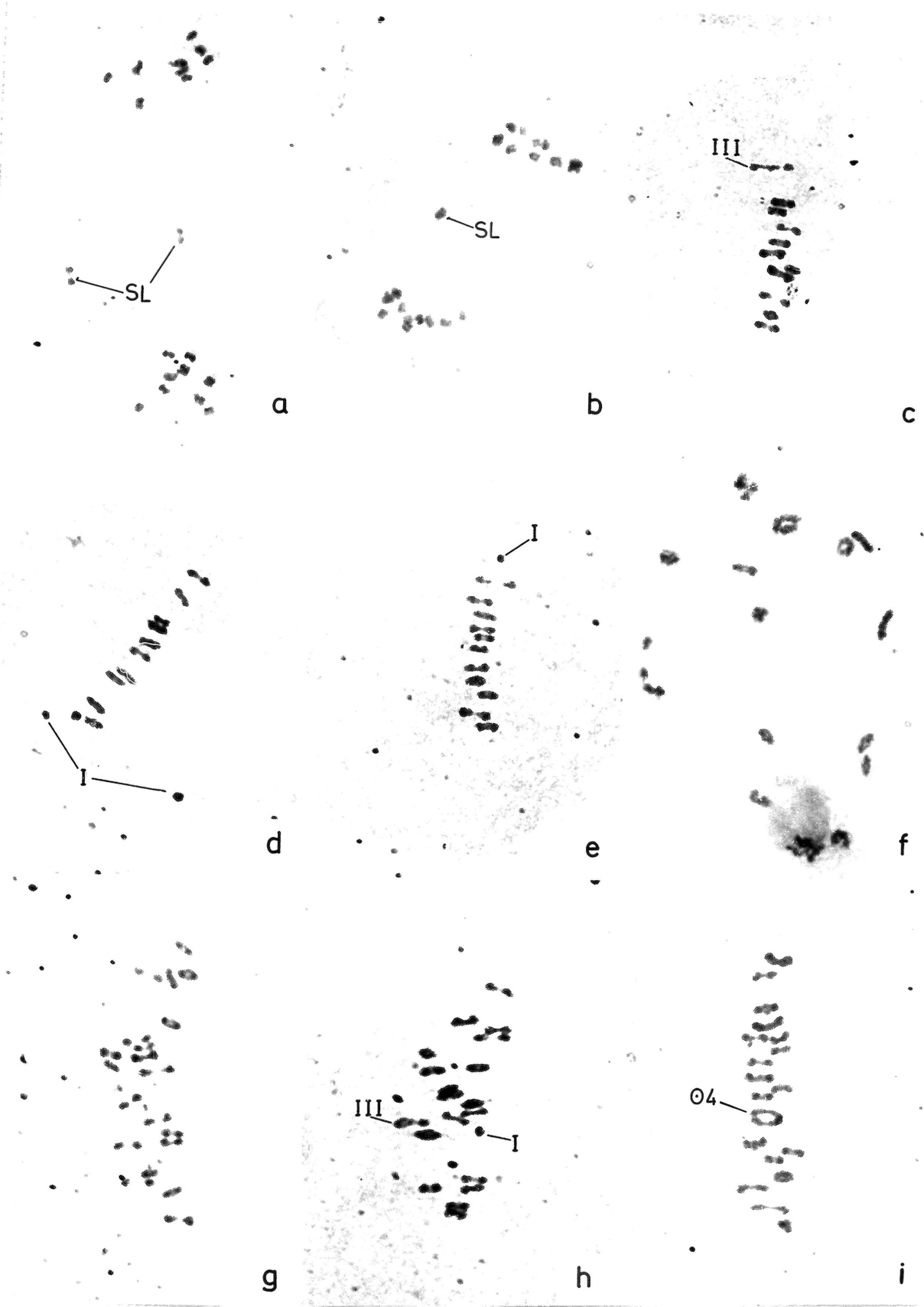
- (a) Pachiteen ( $2n=2x$ ,  $x=10$ ), versameling 28A.
- (b) Diakinese ( $2n=2x$ ), versameling 31.
- (c) Metafase I ( $2n=2x$ ), versameling 31.  $10_{II}$ .
- (d) Anafase I ( $2n=2x$ ), versameling 28A.  $10+10$   
chromosome by elke pool.
- (e) Metafase II ( $2n=2x$ ), versameling 31.
- (f) Anafase II ( $2n=2x$ ), versameling 31.
- (g) Metafase I ( $2n=2x+4B$ ), versameling 60.  
 $10_{II}^A + 4_I^B$ .
- (h) Metafase I ( $2n=2x+4B$ ), versameling 18.  
 $10_{II}^A + 1_{III}^B + 1_I^B$ .
- (i) Anafase I ( $2n=2x+4B$ ), versameling 60.  
 $10 + 10 + 4B$  (SL). Let op dat die 4 B-chromosome wat sloer, besig is om te deel.

B = B-chromosoom  
SL = Sloerder  
I = Monovalent  
II = Bivalent  
III = Trivalent

Alle vergrotings is 1200 x (ongeveer)

-- oOo --

PLAAT 5



PLAAT 5

MEIOSE IN DIE MIKROSPORMOEDERSELLE

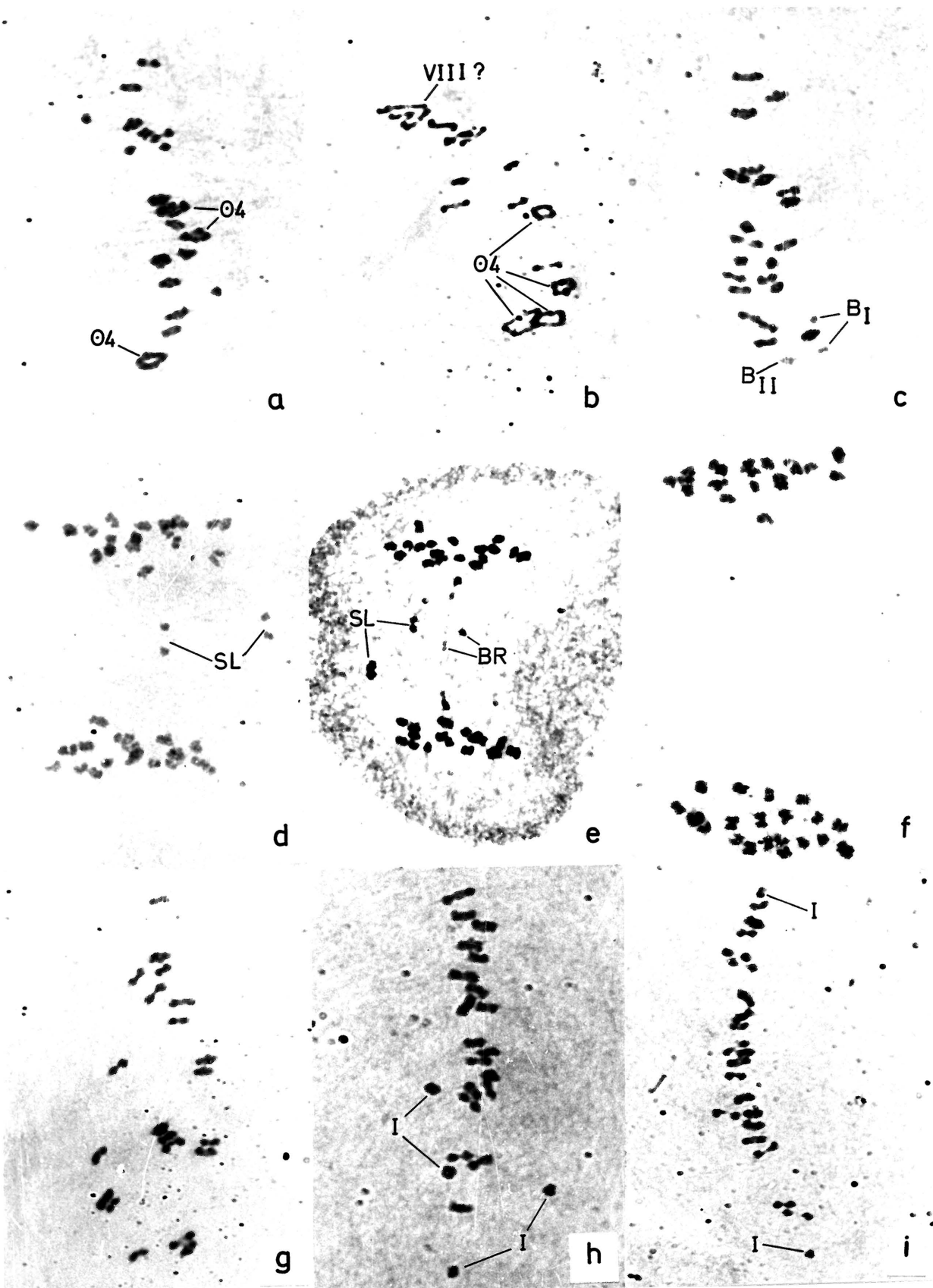
- (a) Anafase I ( $2n=2x$ ), versameling 28A.  $9+9+2$  SL.  
'n Voorbeeld van een homoloë paar chromosome wat nie gepaar het tydens meioses nie.
- (b) Anafase I ( $2n=2x+1$ ), versameling 10.  $10+10+1$  SL.
- (c) Metafase I ( $2n=2x+3$ ), versameling 63/67.  $10_{II}+1_{III}$ .
- (d) Metafase I ( $2n=2x+3$ ), versameling 63/67.  $10_{II}+3_I$ .
- (e) Metafase I ( $2n=2x+3$ ), versameling 63/67.  $11_{II}+1_I$ .
- (f) Diakinese ( $2n=4x$ ), versameling 46A.
- (g) Metafase I ( $2n=4x$ ), versameling 75.  $20_{II}$ .
- (h) Metafase I ( $2n=4x$ ), versameling 88.  $18_{II}+1_{III}+1_I$ .
- (i) Metafase I ( $2n=4x$ ), versameling 90.  $18_{II}+1_{IV}$ .  
'n Mooi voorbeeld van 'n  $\Theta 4$  kwadrivalent, alhoewel versameling 90 waarskynlik nie 'n heterosigotiese translokasie bevat nie.

SL = Sloerder  
I = Monovalent  
II = Bivalent  
III = Trivalent  
IV = Kwadrivalent  
 $\Theta 4$  = Ring van vier

Alle vergrotings is 1,200 x (ongeveer).

--- oOo ---

PLAAT 6



PLAAT 6

MEIOSE IN DIE MIKROSPORMOEDERSELLE

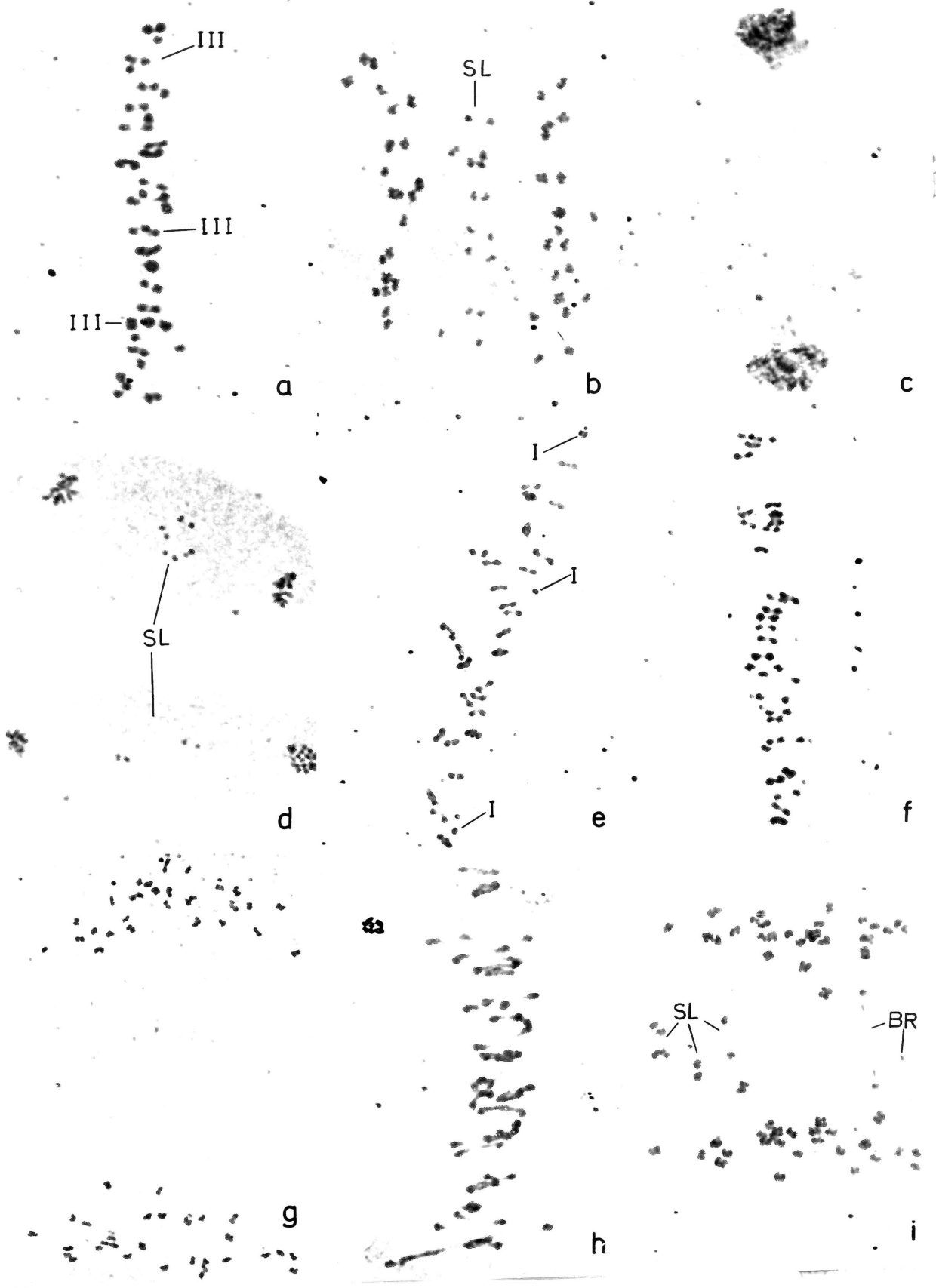
- (a) Metafase I ( $2n=4x$ ), versameling 46A. 2 of 3 04.
- (b) Metafase I ( $2n=4x$ ), versameling 73. 4 04 +1<sub>VIII</sub>(?).
- (c) Metafase I ( $2n=4x+4B$ ), versameling 65/9.  
(19<sub>II</sub>+2<sub>I</sub>)A + (1<sub>II</sub>+2<sub>I</sub>)B.
- (d) Anafase I ( $2n=4x$ ), versameling 103. 19+19+2 SL.
- (e) Anafase I ( $2n=4x$ ); versameling 72. 19+19+1 SL+1 BR.
- (f) Anafase I ( $2n=4x$ ), versameling 72. 20+20 (geen SL).
- (g) Metafase I ( $2n=4x+2$ ), versameling A131. 21<sub>II</sub>.
- (h) Metafase I ( $2n=4x+2$ ), versameling A131, 19<sub>II</sub>+4<sub>I</sub>  
(Let op dat die monovalente verskil in grootte).
- (i) Metafase I ( $2n=4x+2$ ), versameling A131, 20<sub>II</sub>+2<sub>I</sub>.

A = A-chromosome  
B = B-chromosome  
I = Monovalente  
II = Bivalent  
VIII = Oktovalent  
SL = Sloerder  
BR = Inversiebrug met fragment

Alle vergrotings is 1,200 x (ongeveer)

-- oOo --

PLAAT 7



PLAAT 7

MEIOSE IN DIE MIKROSPORMOEDERSELLE

- (a) Metafase I ( $2n=5x$ ), versameling 84.  $\pm 8_{\text{I}}+2-3_{\text{III}}$ .
- (b) Anafase I ( $2n=5x$ ), versameling 84.  $\pm 8$  SL.
- (c) Telofase I ( $2n=5x$ ), versameling 84. Let op die uitstulpings van die kernmembrane na die kant van die ekwatoriaalplaat. Hierdie is waarskynlik die gedeelde sloorders wat ook intussen die pole bereik het.
- (d) Anafase II ( $2n=5x$ ), versameling 84. Die sloorders deel tydens anafase II weer. Let op dat daar nie ewe veel sloorders in die twee diades is nie.
- (e) Metafase I ( $2n=6x-1$ ), versameling 82.  $28_{\text{II}}+3_{\text{I}}$ .
- (f) Metafase I ( $2n=6x$ ), versameling 80.  $30_{\text{II}}$ .
- (g) Anafase I ( $2n=6x$ ), versameling 80.  $30+30$ , geen sloorders.
- (h) Metafase I ( $2n=6x$ ), versameling 45. Baie multi-valente.
- (i) Anafase I ( $2n=6x$ ), versameling 45. 4 SL + 1 BR.

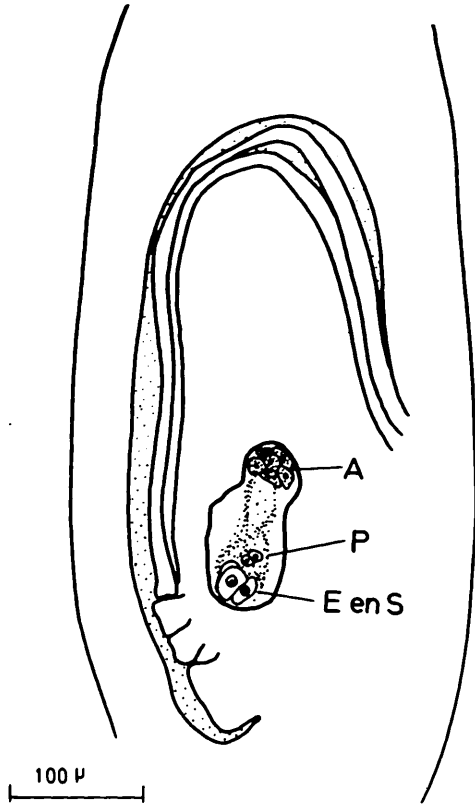
I = Monovalent  
II = Bivalent  
III = Trivalent  
SL = Sloerder  
BR = Inversiebrug met fragment

Vergrotings van figure a, b, c, d, g, en i; 1,200x (ongeveer)

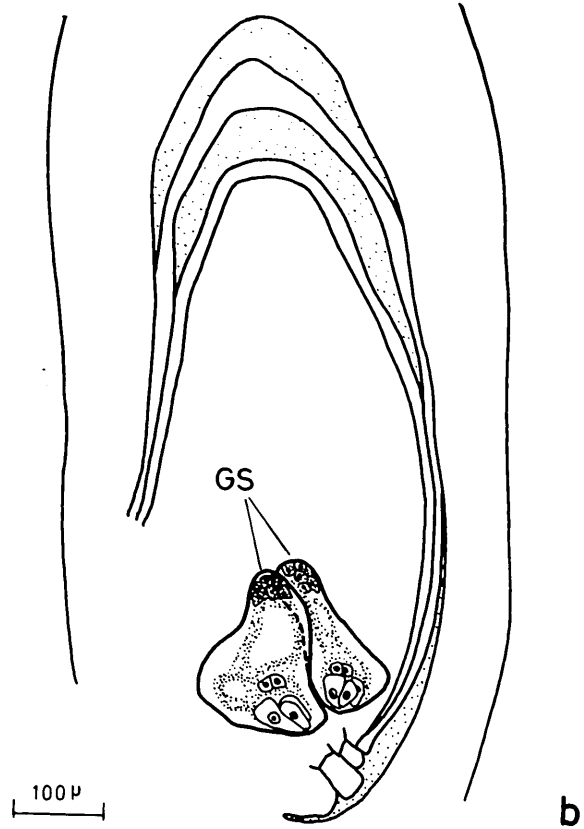
Vergrotings van figure e, f, en h 1000 x (ongeveer)

-- oOo --

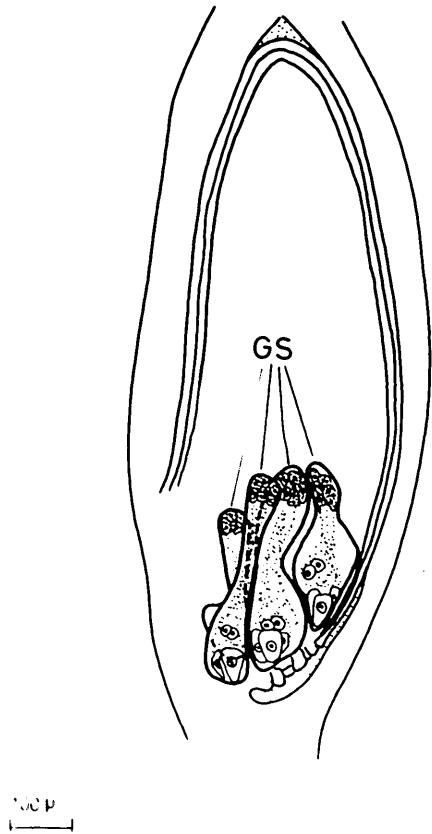
PLAAT 8



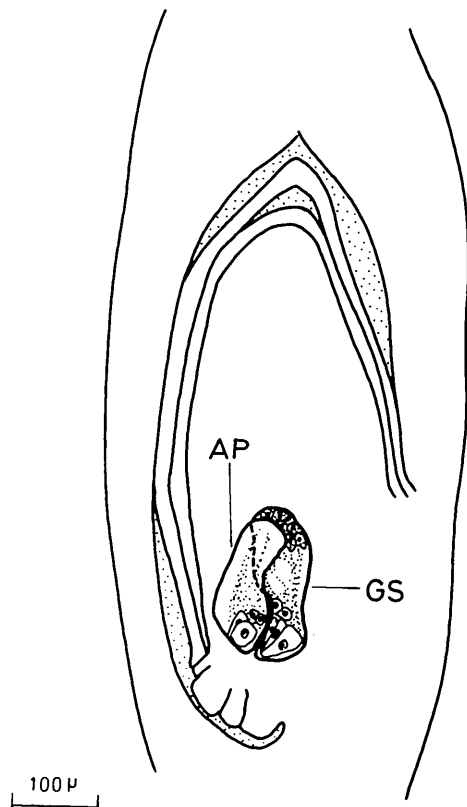
a



b



c



d

PLAAT 8

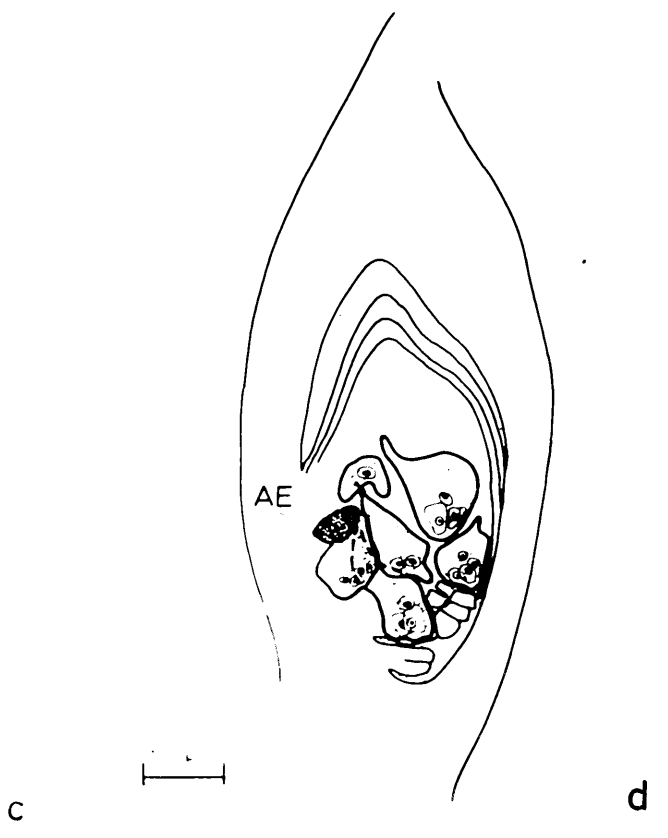
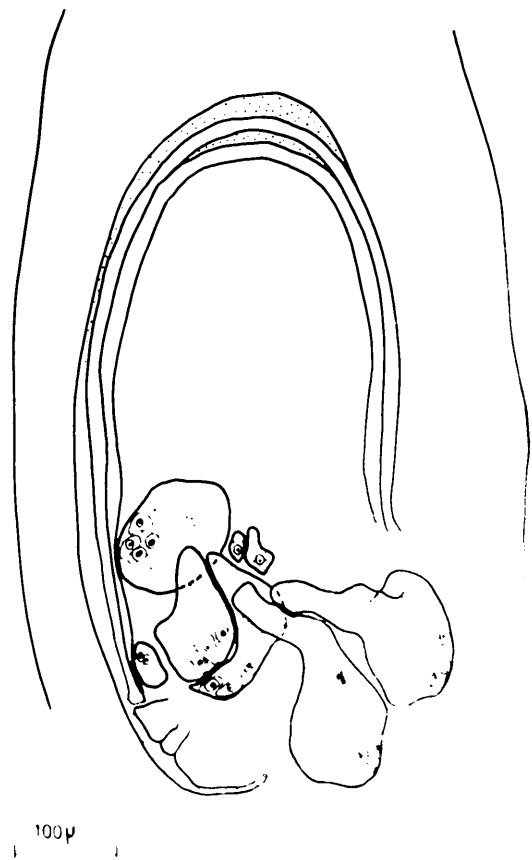
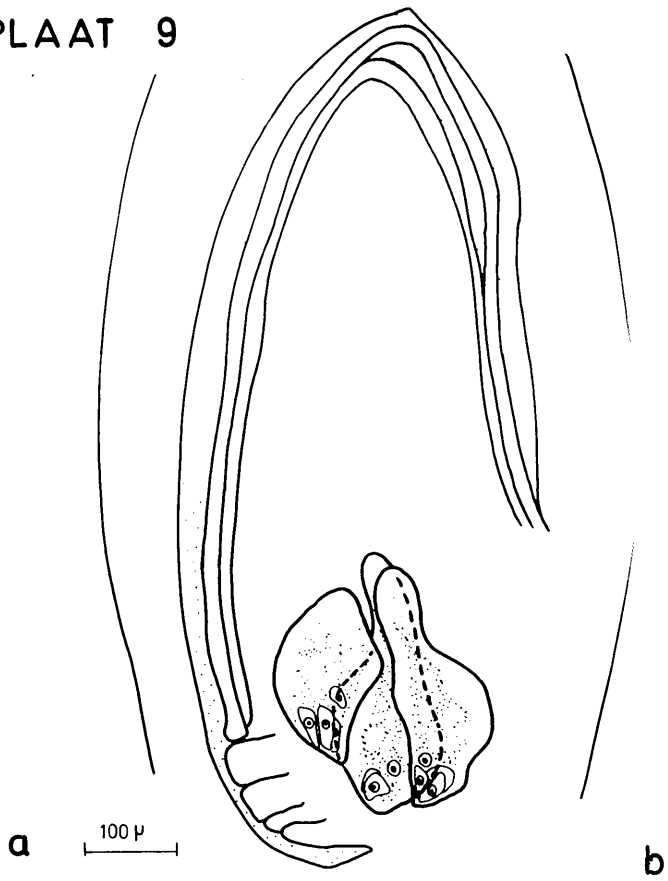
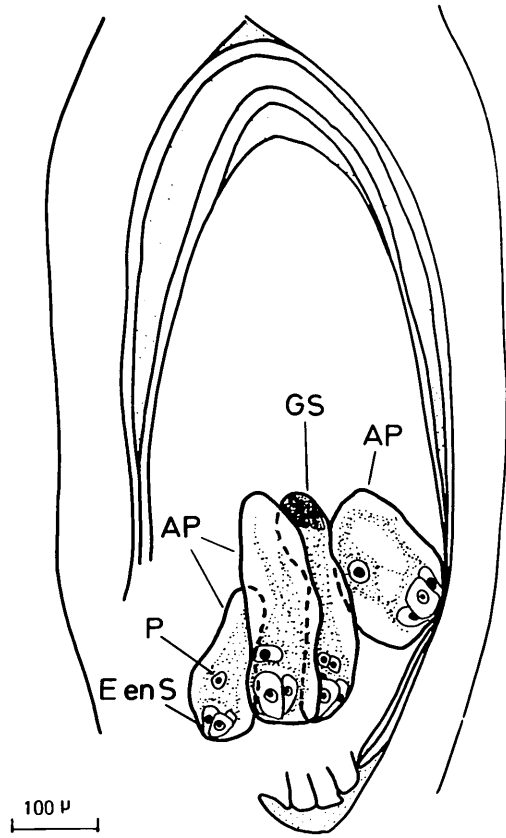
VERSKILLENDE SOORTE VAN APOMIKTIESE EN GESLAGTELIKE  
SAADKNOPPE

- (a) Saadknop met normale geslagtelike kiemsak.  
Versameling 246.
- (b) Saadknop met twee geslagtelike kiemsakke.  
Versameling 10.
- (c) Saadknop met vier geslagtelike kiemsakke.  
Versameling 29.
- (d) Saadknop met een geslagtelike en een apomiktiese  
kiemsak. Versameling 261.

E = Eisel  
S = Sinergied  
P = Poolkern  
A = Antipode  
GS = Geslagtelike kiemsak  
AP = Aposporiese kiemsak

--- oOo ---

PLAAT 9



PLAAT 9

VERSKILLENDE SOORTE VAN APOMIKTIESE EN GESLAGTELIKE  
SAADKNOPPE

- (a) Saadknop met een geslagtelike en drie apomiktiese kiemsakke. Versameling 98.
- (b) Saadknop met drie apomiktiese kiemsakke, op 'n hoop, by die mikropiel. Versameling 45.
- (c) Saadknop met agt apomiktiese kiemsakke van verskillende stadiums, versprei deur die nucellus en vrugwand. Versameling 78.
- (d) Saadknop met ses apomiktiese kiemsakke en een moontlike adventiewe embrio. Versameling 82.

E = Eisel  
S = Sinergied  
P = Poolkern  
A = Antipode  
GS = Geslagtelike kiemsak  
AP = Aposporiese kiemsak  
AE = Adventiewe embrio

----- oOo -----

Tik- en Afrolwerk:  
Mev. E.J. Reinach  
78-3996