

'N VERGELYKENDE VRUGMORFOGENETIESE STUDIE VAN
MACADAMIA INTEGRIFOLIA (MAIDEN & BETCHE) EN
FAUREA SPECIOSA (WELW.) (PROTEACEAE).

deur

ANDREAS JOSEPHUS JOUBERT

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

D.Sc. (Agric)

in die Fakulteit Landbouwetenskappe
Departement Tuinboukunde
Universiteit van Pretoria

Oktober 1986

Promotor: Prof. dr. L.C. Holtzhausen
Mede-promotor: Prof. dr. P.J. Robbertse
Eksterne eksaminators: Dr. R.L. Impey
Dr. T.K. Haulik

- Ter naqedaqtenis aan
my ouers -

INHOUD

HOOFSTUK 1	INLEIDING	1
HOOFSTUK 2	ONTOGENIE VAN DIE BLOEIWYSE EN BLOMME VAN <u>Macadamia integrifolia</u> EN <u>Faurea speciosa</u>	10
HOOFSTUK 3	MIKROSPOROGENESE EN MIKROGAMETOGENESE VAN <u>Macadamia integrifolia</u> EN <u>Faurea</u> <u>speciosa</u>	29
HOOFSTUK 4	MEGASPOROGENESE EN MEGAGAMETOGENESE VAN <u>Macadamia integrifolia</u> EN <u>Faurea</u> <u>speciosa</u>	55
HOOFSTUK 5	EMBRIOGENIE VAN <u>Macadamia integrifolia</u> EN <u>Faurea speciosa</u>	74
HOOFSTUK 6	DIE SAADHUID EN PERIKARP VAN <u>Macadamia</u> <u>integrifolia</u> EN <u>Faurea speciosa</u>	96
HOOFSTUK 7	VRUGGROEI VAN <u>Macadamia integrifolia</u> ...	118
HOOFSTUK 8	GEVOLGTREKKINGS	138
	OPSOMMING	155
	SUMMARY	158
	DANKBETUIGINGS	161

HOOFSTUK 1

INLEIDING

Die Proteaceae bestaan uit 60 genusse met 1 400 spesies (Haber, 1966) wat verspreid voorkom in Suid-Afrika, Maleia, Australië, Nieu-Seeland en sekere Suidsee-eilande (Phillips, 1951).

In Suid-Afrika word die Proteaceae verteenwoordiq deur minstens 14 genusse waarvan Brabeium, Orothamnus, Mimetes, Serruria, Leucadendron, Protea, Leucospermum en Faurea waarskynlik die bekendste is (Levyns, 1958). Verteenwoordigers van slegs drie van die genusse, nl. Protea, Leucospermum en Faurea, kom in Transvaal voor. Faurea is hoofsaaklik 'n tropiese genus en bestaan uit sowat 17 spesies (Levyns, 1958). F. saligna Harv., F. galpinii Phillips en F. spesioca Welw. kom in Transvaal voor en F. macnaughtonii Phillips se verspreiding is hoofsaaklik beperk tot die Knysna-omgewing. Die ander spesies kom in Sentraal-Afrika voor waarvan een, nl. F. forficuliflora Baker, ook in Madagaskar aangetref word (Levyns, 1958; Rourke, 1974).

In Australië is Macadamia die bekendste en belangrikste genus van die Proteaceae, aangesien die twee spesies M. tetraphylla L.A.S. Johnson en M. integrifolia Maiden & Betche vrugte dra wat kommersieel verwerk en bemark word as makadamianeute. Die verspreidingsgebied van die genus strek verder tot Nieu-Caledonië, Sentraal-Celebes en Madagaskar

waar M. alticola Capuron voorkom (Rourke, 1974).

Dit is opvallend dat alhoewel die Proteaceae in Suid-Afrika en Australië deur baie genusse verteenwoordig word geen enkele genus van die een vasteland op die ander een aangetref word nie. Die verband tussen die Proteaceae van Suid-Afrika en Australië word bespreek deur Rourke (1971) en hy wys op die verwantskap tussen Macadamia en Brabeium stellatifolium L. en meld dat die voorkoms van Macadamia op Madagaskar die gaping vernou tussen Brabeium en die verwante genusse van die Stille Oseaan-gebied. Hy meld verder dat dit daarom baie aanloklik is om die teorie van die Drywende Kontinente in diè geval toe te pas om die patroon te verklaar. Die voorkoms van F. forficuliflora en M. alticola op Madagaskar versterk dus die gedagte dat die eiland die skakel tussen Suid-Afrika en Australië vorm. Die genera Faurea en Macadamia bied bygevolg interessante moontlikhede vir 'n vergelykende morfo-genetiese studie om die verwantskappe te bepaal. So 'n vergelykende studie is nog nie voorheen onderneem nie.

M. integrifolia is reeds 'n gevestigde landbougewas en word dus beskou as die belangrikste verteenwoordiger van die genus Macadamia. In 1882 is saad M. integrifolia vanaf Australië na Hawaii geneem en geplant. Gedurende die daaropvolgende jare is baie bome aangeplant en die kommersiële waarde van die vrugte het onder die aandag van landboukundiges gekom. Verdere aanplantings is gevestig met die doel om vrugte te produseer vir verwerking en bemarking. Vanaf 1938

is geënte bome aangeplant en in 1947 is kultivars met goeie tuinboukundige eienskappe deur die Hawaii Agricultural Experiment Station geselekteer en vir kommersiële aanplanting vrygestel (Hamilton & Fukunaga, 1959). Daarna het die belangstelling wêreldwyd toegeneem en kommersiële aanplantings in Australië, Kalifornië, Zimbabwe, Malawi en Suid-Afrika het gevolg asook later in Sentraal- en Suid-Amerika, Israel en Nieu-Seeland.

Dit is nie bekend wanneer die eerste makadamiabome in Suid-Afrika aangeplant is nie, maar in 1915 was daar reeds 'n boom in die Durbanse Munisipale Botaniese Tuin (Wood, 1915). Die boom was toe reeds in drag en ongeveer agt jaar oud (C. Kent, Durban, persoonlike mededeling). By die Navorsingsinstituut vir Sitrus en Subtropiese Vrugte (NISSV), Nelspruit, is die eerste bome aangeplant van saad wat in 1931 ingevoer is (Joubert & Thomas, 1963). Een van dië oorspronklike bome groei nou en lewer jaarliks 'n oes.

In 1963 is by die NISSV met 'n navorsingsprogram begin en aandaag is geskenk aan die tuinboukundige probleme wat gepaard gegaan het met die vestiging van dië nuwe landbougewas in Suid-Afrika. Groot sukses is behaal en die bedryf is tans goed gevestig in die subtropiese gebiede van die land (Joubert, 1972). In Transvaal is kommersiële boorde aangeplant in die Soutpansberggebied, Tzaneen-omgewing, Nelspruit-Witrivier asook in die Barberton-, Komatipoort- en Rustenburg-gebiede. In Natal kom boorde voor in die Pietermaritzburg- en Port Shepstone- omgewings.

In 1985 was die produksie van verwerkte neute reeds 250 ton ter waarde van R2-miljoen. 'n Styging in die produksie word in die vooruitsig gestel (Joubert, 1986).

Die aanvanklike vestigingsprobleme van die gewas is opgelos en dit is noodsaaklik dat verdere aandag nou geskenk word aan die reprodktiewe stadium van die boom wat bestaan uit die ontwikkelingsprosesse van die blomknop, blom en vrug, wat in noue verwantskap 'n eenheid vorm en bepalend is vir vrugvorming. Hierdie kennis is noodsaaklik vir toekomstige veredelingswerk en die manipulasie van alle tuinboukundige insette ten einde vrugval te verminder en opbrengs, vrug-grootte en-kwaliteit te verhoog.

Verskillende aspekte van die blom en vrugontwikkeling van M. integrifolia is reeds in ander lande ondersoek. Die eerste gepubliseerde werk is diè van Francis (1928) wat 'n anatomiese studie gemaak het van die vrug. Kausik (1938) het ondersoek ingestel na die morfologie en anatomie van die blom en vrug, terwyl Hartung & Storey (1939) die anatomie van die volwasse blom en vrug beskryf. Hartung & Storey (1939) beskryf die vrug van Macadamia as 'n kokervrug en kritiseer Francis (1928) wat dit as 'n steenvrug beskou. Hartung & Storey (1939) meld verder dat die saad in die spreektaal bekend staan as 'n neut en die naam is so ingeburger dat dit waarskynlik nooit anders genoem sal word

nie. In hierdie proefskrif sal die naam makadamianeut dan ook gebruik word wanneer verwys word na die kommersiële, eetbare saad van die boom. Die artikels van Kausik (1938) en Hartung & Storey (1939) is onderskeidelik op 6 Junie 1938 en 9 Desember 1938 ingelewer vir publikasie, gevolglik was die outeurs onbewus van mekaar se resultate en geen onderlinge kruisverwysing is gedoen nie. Hulle interpretasie van die selwandvorming in die endosperm na bevrugting verskil. Hartung & Storey (1939) verskil ook van Francis (1928) in hulle beskrywing van die integumente. Hierdie verskille en onduidelikhede sal dus uitgeklaar moet word.

Venkata Rao (1971) verklaar dat die embryo-ontwikkeling by die Proteaceae merkwaardig eenvormig is en hy klassifiseer die embryo as die Penaea-variasie van die Asterad-tipe. So wel Sedgley (1981) as Strohschen (1985) maak melding van die voorkoms van 'n suspensor, maar klassifiseer nie die embryo-tipe nie en beskryf ook nie die embryo-ontwikkeling volledig nie. Dië aspek vereis derhalwe verdere opklaring. Sedgley (1981) het die vroeë stadium van vrugontwikkeling ondersoek om die stadium van vroeë vruqval nader te definieer. Moncur, Stephenson & Trochoulis (1985) het blomdifferentiasie in verskillende lokaliteite in Australië ondersoek en bevind dat lae wintertemperature blomontwikkeling strem. Strohschen (1985) het 'n vergelykende anatomiese ondersoek van M. integrifolia, Hicksbeachia pinnatifolia F. Muell en Persoonia pinifolia SM. gedoen en wys op die eienskappe wat ooreenstem en verskil met betrekking tot die

embrio, integumente, vrugontwikkeling en die volwasse vrug.

Uit die resultate van die verskillende navorsers van Australië, Kalifornië en Hawaii blyk dit verder dat verskille bestaan ten opsigte van die tydsverloop van die verskillende ontwikkelingsstadiums, nl. blomdifferentiasie, blom, vrugval en vrugontwikkeling. Radspinner (1971) en Jones (1957) meld onderskeidelik dat die vrugontwikkelingsperiode oor 7 maande en 215 dae strek terwyl Strohschen (1985) bevind het dat die vrugontwikkelingsperiode oor 10 maande strek.

Om hierdie reeds bekende resultate sinvol te orden, die oënskynlike teenstrydighede oor die ontwikkeling van die embrio, endosperm en testa te beantwoord en in verband te bring met die tydsverloop van die reprodktiewe groeisyklus van die makadama in Suid-Afrika is besluit om 'n volledige morfoogenetiese studie van die blom en vrug van M. integrifolia te onderneem. Die ondersoek is verder uitgebrei deur terselfdertyd 'n studie te maak van een van die inheemse spesies van die Proteaceae. Vir die vergelykende studie is die genus Faurea gekies omdat die genera Macadamia en Faurea 'n moontlike skakel vorm tussen die Proteaceae van Suid-Afrika en Australië en sekere verwantskappe dus mag bestaan. Daar is besluit om F. speciosa te kies omdat dit as sierboom in parke en huistuine nog onderbenut is en ook aangesien die boom in hulle natuurlike omgewing in die Nelspruitdistrik voorkom waar baie makadamiaboorde aangeplant is. F. speciosa is een van die spesies wat nie deur Jordaan

(1944) bestudeer is nie en geqewens aanqaande die morfologie en anatomie daarvan kan bygevolq 'n belangrike aanvulling wees tot die kennis van ons inheemse Proteaceae in die algemeen.

Die doel van hierdie studie is dus tweelediq - eerstens om die ontwikkeling van die blom en vruq van M. integrifolia onder Suid-Afrikaanse toestande vollediq te beskryf en tweedens, om te bepaal watter verwantskappe en verskille daar bestaan tussen M. integrifolia en F. speciosa as verteenwoordigers van die Proteaceae van Australië en Suid-Afrika onderskeidelik.

VERWYSINGS

- FRANCIS, W.D., 1928. The anatomy of the Australian bush nut (Macadamia ternifolia). Proc. Roy. Soc. Qld., 39, 43-53.
- HABER, J.M., 1966. Comparative anatomy and morphology of the flowers and inflorescences of the Proteaceae. III. Some African taxa. Phytomorph., 16, 490-527.
- HAMILTON, R.A. & FUKUNAGA, E.T., 1959. Growing macadamia nuts in Hawaii. Hawaii Agric. Exp. Sta. Bull. 121.
- HARTUNG, M.E. & STOREY, W.B., 1939. The development of the fruit of Macadamia ternifolia. J. Agric. Res., 59, 397-406.

- JONES, W.W., 1957. Oil characteristics and oil production in the macadamia. Calif. Mac. Soc. Yrbk., 3, 39-40.
- JORDAAN, P.G., 1944. Die morfologie van die saadknop van die Suid-Afrikaanse Proteaceae. Ongepubliseerde D.Sc. proefskrif. Univ. van Stellenbosch.
- JOUBERT, A.J. & THOMAS, D. des. S., 1963. Die makadamia neutboom - 'n interessante nuweling. Boerd. S.A., 38, 11, 46-47.
- JOUBERT, A.J., 1972. Die makadamianeut. Bladskrif 80, Dept. Landbou, Pretoria.
- JOUBERT, A.J. 1986. Die produksie van papajas, pekan- en makadamianeute in Suid-Afrika. Lanvokon '86, SALU, Pretoria.
- KAUSIK, S.B., 1938. Studies in the Proteaceae. Floral anatomy and morphology of Macadamia ternifolia. F. Muell. Proc. Ind. Acad. Sci., B.8, 45-62.
- KENT, C., 1970. Persoonlike mededeling. Durban.
- LEVYNS, M., 1958. The phytoqeoqraphy of the members of Proteaceae in Africa. J. S. Afr. Bot., 24, 1-9.
- MONCUR, M.W., STEPHENSON, R.A. & TROCHOULIAS, T., 1985. Floral development of Macadamia integrifolia Maiden & Betche under Australian conditions. Scient. Hort., 27, 87-96.
- PHILLIPS, E.P., 1951. The genera of South African flowering plants. Bot. Survey Memoir, 25, Dept. Agric. Pretoria.

- RADSPINNER, A.L., 1971. A study of variability in Macadamia integrifolia. Ongepubliseerde Ph.D. proefskrif. Univ. van Hawaii, Honolulu.
- ROURKE, J.P., 1971. Van Riebeeck's wild almond - odd man out of the South African Proteaceae. Veld & Flora, 3, 53-55.
- ROURKE, J.P., 1974. Persoonlike briefwisseling.
- SEDGLEY, M., 1981. Early development of the macadamia ovary. Austr. J. Bot., 29, 185-193.
- STROHSCHEN, B., 1985. Vergleichende morphologische und anatomische untersuchungen zur Fruchtentwicklung von drei vertretern der familie der Proteacea: Macadamia integrifolia F. Muell. Hicksbeachia pinnatifolia F. Muell. und Persoonia pinifolia SM. Dr. troph. tesis. Rheinischen Friedrich - Wilhems Universität, Bonn.
- VENKATA RAO, C., 1971. Proteaceae. Bot. Monograph, 6, CSIR, New Delhi.
- WOOD, J.M., 1915. List of trees, shrubs and a selection of herbaceous plants growing in the Durban Municipal Botanic Gardens with a few remarks on each. Durban: Bennet & Davis.

HOOFSTUK 2

ONTOGENIE VAN DIE BLOEIWYSE EN BLOMME VAN Macadamia integrifolia EN Faurea speciosa

INLEIDING

Macadamia integrifolia Maiden & Betche is 'n immergroen boom afkomstig van Australië. Dit word wêreldwyd in rypvrye gebiede aangeplant vir die vrugte wat verwerk en as makadamianeute bemark word. Vir maksimale vrugdrag is dit noodsaaklik dat die verbouingspraktyke soos besproeiing, bemesting en snoei op die regte tydstip toegepas word. Kennis van die tyd en periode van blomdifferentiasie en -ontwikkeling is 'n vereiste vir die korrekte toepassing van dië verskillende praktyke. Blomdifferentiasie van M. integrifolia is deur Moncur, Stephenson & Trochoulas (1985) in Australië ondersoek en hulle meld dat die periode vanaf blomaanleg ("flower initiation") tot volblom tussen 137 en 153 dae wissel, na gelang van die kultivar en lokaliteit. Volgens hulle induseer lae temperature tussen 11° en 15°C gedurende blomdifferentiasie 'n rusperiode wat van 50 tot 96 dae kan wissel. Uit hierdie bevindings blyk dit dus dat die periode van blomdifferentiasie onder verskillende klimaatsomstandighede kan wissel en daarom sal die resultate van Australië nie direk van toepassing wees op makadamiabome wat in Suid-Afrika aangeplant is nie.

Die bloeiwyse van M. integrifolia is 'n tros en die tweeslaagtige aktinomorfiese blomme kom in pare voor op 'n lang bloeias. Volgens Venkata Rao (1971) is die aanwesigheid van tweeslaagtige aktinomorfiese blomme en 'n eenvoudige stempel kenmerkende primitiewe eienskappe by Macadamia. Volgens Haber (1966) en Rourke (1973) word Faurea as die mees primitiewe genus van die Proteaceae in Suid-Afrika beskou, aangesien die bloeiwyse 'n aar en die blomme tweeslaagtig is en net een blom in elke skutblaaroksel voorkom. Geen gegewens is beskikbaar oor die blomdifferentiasie by F. speciosa Welw. nie en inligting daaroor sal dus 'n bydrae wees tot ons kennis van die genus Faurea asook die Proteaceae in die algemeen.

Hierdie studie is onderneem om die periode van differentiasie asook die anatomiese veranderinge van die blom en bloeiwyse van M. integrifolia onder Suid-Afrikaanse toestande te ondersoek. Die gegewens is noodsaaklik, sodat die landboukundige verbouingspraktyke daarvolgens aangepas kan word. Die studie is verder uitgebrei om die blomdifferentiasie van F. speciosa in te sluit met die doel om die verwantskappe van die blomdifferentiasie tussen M. integrifolia en F. speciosa te bepaal.

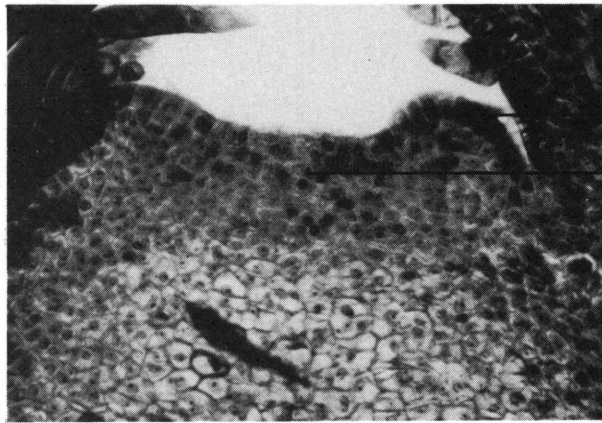
MATERIAAL EN METODE

Vir hierdie ondersoek is vier 10-jaar-oue bome van M. integrifolia, kultivar Keauhou, by die NISSV, Nelspruit gekies asook vier volwasse bome van F. speciosa in die Nelspruitdistrik.

Die materiaal is in FAA gefikseer en daarna opeenvolgend met 50%, 70%, 85%, 97%, en 100% tersiêre butielalkohol gedehidreer (Johansen, 1940). Daarna is die materiaal soos volg met was met 'n smeltpunt van 61°C geïnfiltreer: Die was is oor die tersiêre butielalkohol gegiet en in 'n oond by 61°C geplaas en elke 15 minute versigtig geroer. Na vier ure is die helfte van die was-alkoholoplossing vervang met suiwer was. Die handeling is viermaal herhaal waarna die materiaal oornag in suiwer was oorgeplaas en die volgende dag in blokkies gegiet is. Seriesneë van 10-12 μ m-dikte is met 'n roteermikrotoom gesny. Haupt is as kleefmiddel en 4% Formalien is as vloeimiddel gebruik (Johansen, 1940). Die standaard Safranien-kleurvaste groen kleurproses, soos volledig deur Johansen (1940) beskryf, is gevolg.

RESULTATE

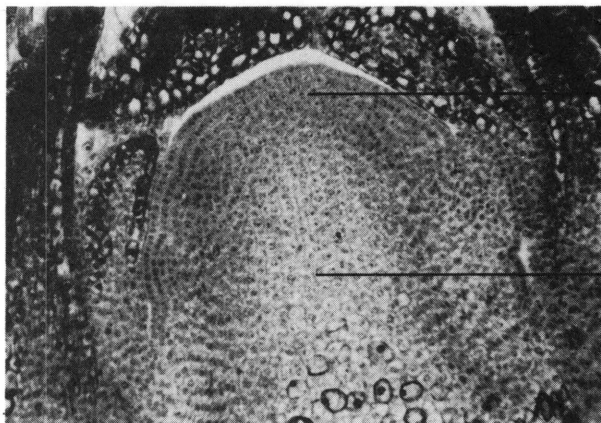
By M. integrifolia is gevind dat die reprodktiewe knoppe uit rustende okselknoppe van een jaar en ouer differensieer terwyl die reprodktiewe knoppe van F. speciosa uit sowel terminale as okselknoppe differensieer. Dit is nie bekend watter faktore die vegetatiewe knop van M. integrifolia sti-



Blaarprimordium

Promeristeem

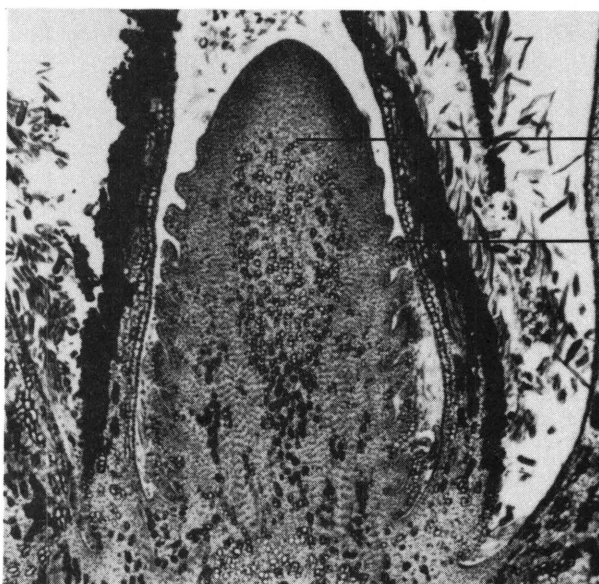
FIG. 2.1 Lengtesnee deur die vegetatiewe groeipunt van *M. integrifolia*. x 240 Ii



Sentrale moederselone

Ribmeristeem

FIG. 2.2 Lengtesnee deur die reproductiewe groeipunt van *F. speciosa*. Bloeiasprimordium begin differensieer. x 160 F.F1.B.1c



Bloeiasprimordium

Skutblaar

FIG. 2.3 Lengtesnee deur die verlengende bloeiasprimordium van *F. speciosa*. x 50 F.F1.B.3d

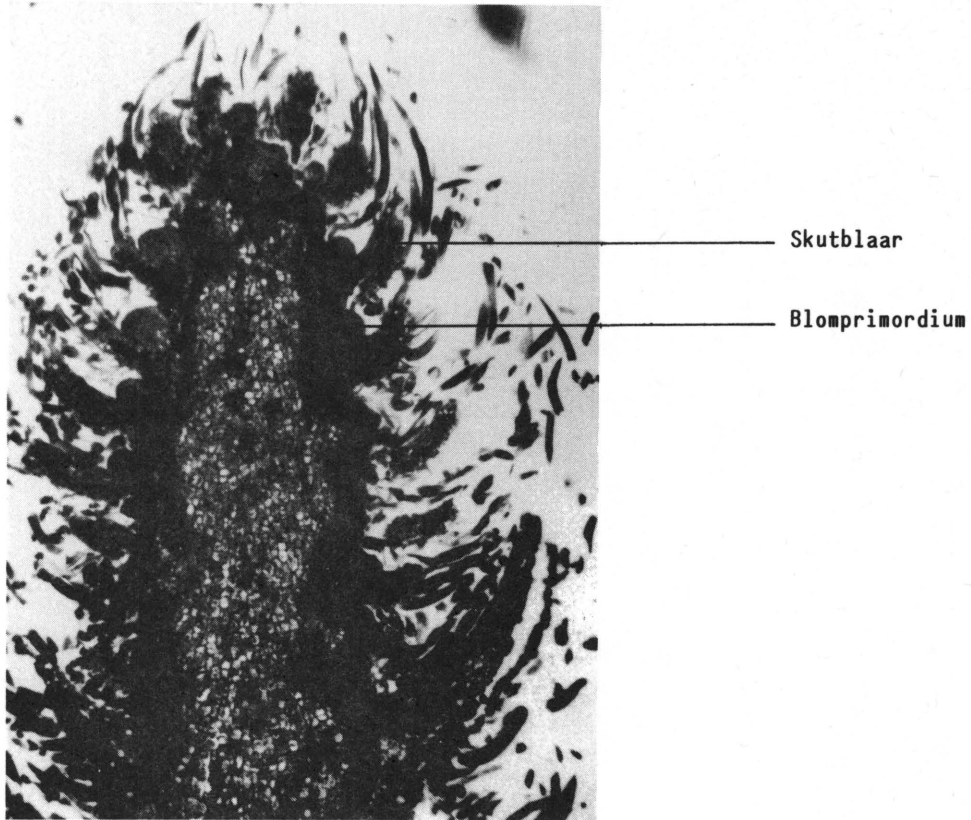


FIG. 2.4 Lengtesnee deur die bloeiasprimordium van M. integrifolia. x 60 M.F1.B.9a

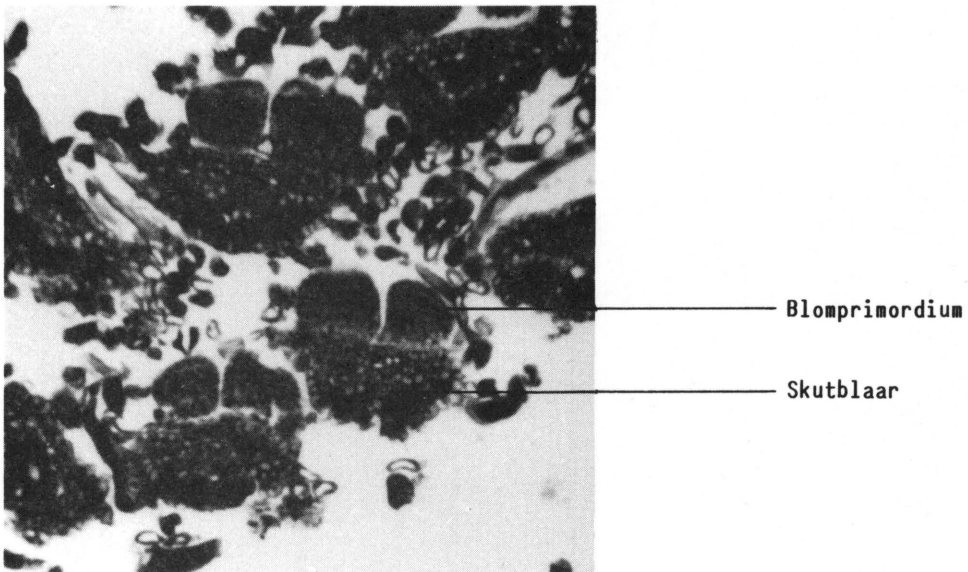
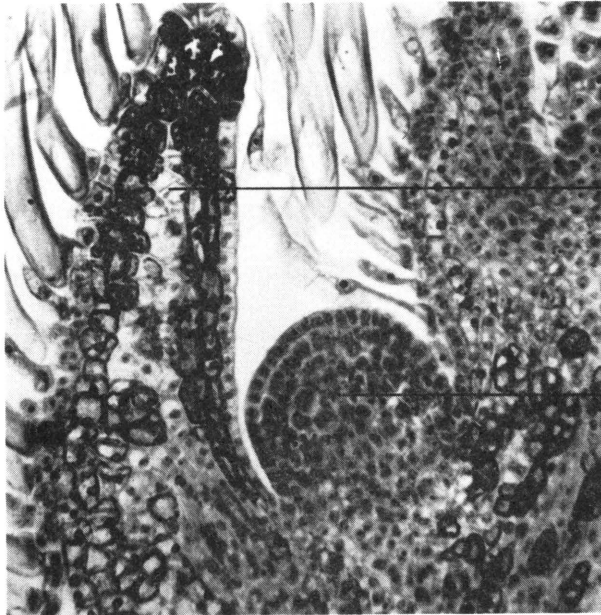


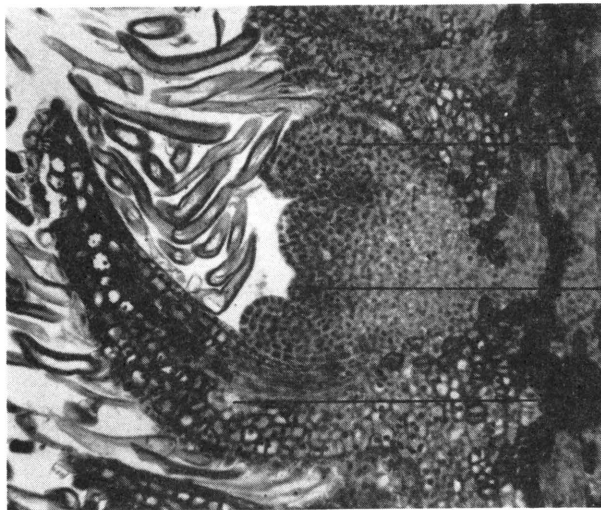
FIG. 2.5 Lengtesnee van die blomprimordiums by M. integrifolia. Twee blomprimordiums per skutblaar is aanwesig. x 120 M.F1.S.2a



Skutblaar

Blomprimordium

FIG. 2.6 Lengtesnee deur die blomprimordium van *F. speciosa*.
x 200 F.F1S.1h

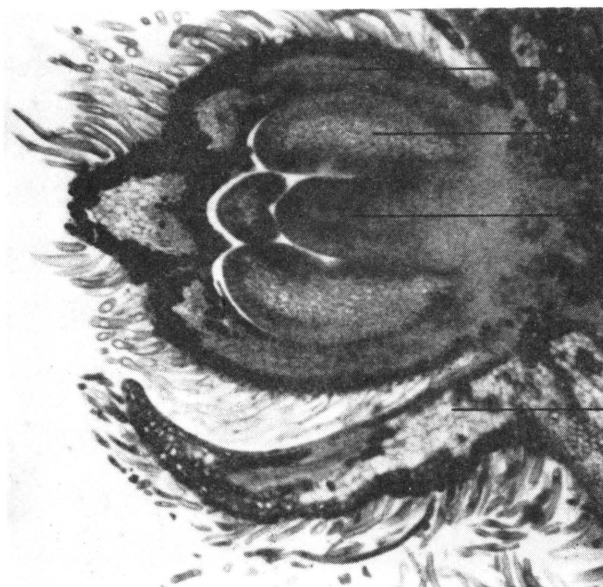


Periantprimordium

Meeldraadprimordium

Skutblaar

FIG. 2.7 Lengtesnee deur die blomprimordium van *F. speciosa*.
Periant- en meeldraadprimordiums begin differensieer.
x 110 F.F1.S.2e



Periant

Meeldraad

Vrugblaar

Skutblaar

FIG. 2.8 Lengtesnee deur die blomprimordium van *F. speciosa* nadat die vrugblaar begin differensieer het.
x 80 F.F1.S.5p

muleer om reprodutief te word nie (Moncur, et al., 1985) en by F. speciosa is dit eweneens onbekend. Die differensiasie van die bloeiasprimordium, blomprimordium en die blomblaarprimordiums van M. integrifolia en F. speciosa volg dieselfde ontwikkelingspatroon en word dus gesamentlik beskryf.

Blomdifferentiasie

By M. integrifolia en F. speciosa is die apikale koepel van die rustende okselknop klein en bestaan dit uit donker kleurende meristematische selle (Fig.2.1). Met die aanvang van blomdifferentiasie verhoog die meristematische aktiwiteit tussen die ribmeristeeem en sentrale moederselsone en versprei periferaal terwyl die ribmeristeeselle begin verleng om sodoende 'n bloeiasprimordium te vorm (Fig.2.2). Op die verlengende bloeiasprimordium differensieer die skutblaarprimordiums die eerste (Fig.2.3). By M. integrifolia verskyn twee blomprimordiums in die oksel van elke skutblaarprimordium (Fig.2.4 en Fig.2.5), terwyl by F. speciosa net een blomprimordium in elke skutblaarprimordium ontwikkel (Fig.2.6).

By sowel M. integrifolia as F. speciosa is elke blomprimordium aanvanklik koepelvormig en bestaan dit uit meristematische selle (Fig.2.6 en Fig.2.9). Gedurende die periode van aktiewe seldeling verbreed die primordium en plat af waarna die periantprimordiums as vier randstandige uitstulpinge verskyn en in die oksel van elke periantprimordium vorm 'n uitstulping wat deur verdere seldeling oorspronk gee aan 'n meeldraad (Fig.2.7).

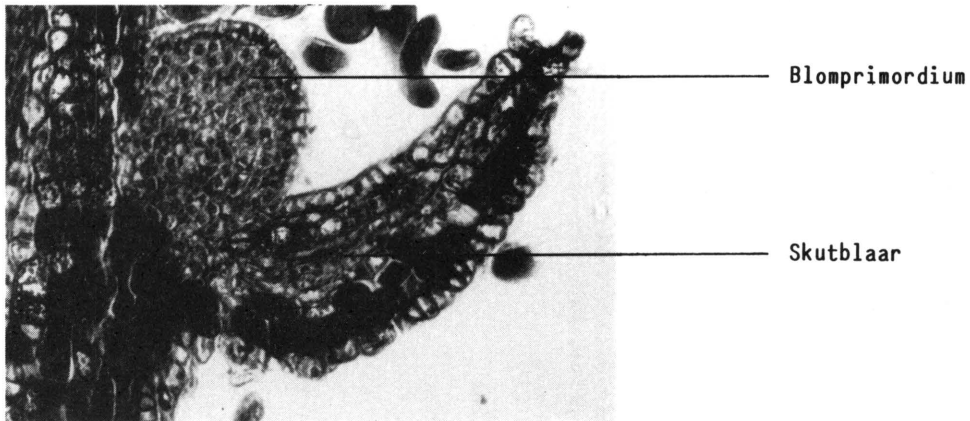


FIG. 2.9 Lengesnee deur die blomprimordium van M. integrifolia. x 220 M.F1.S.2a

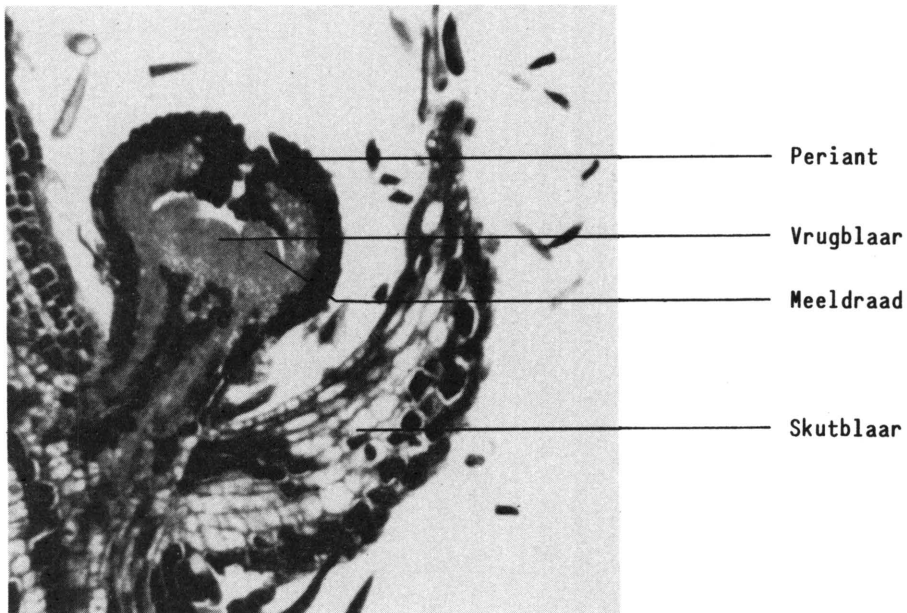


FIG. 2.10 Lengesnee deur die blomprimordium van M. integrifolia toon die periant-, meeldraad- en vrugblaarprimordiums. x 140 M.F1.S.10c

Die apikale deel van die blomprimordium differensieer in 'n enkele vrugblaarprimordium wat in 'n bostandige vrugbeginsel ontwikkel (Fig.2.8 en Fig.2.10). Daarna vind seldeling en verdere groei plaas om die volwasse blom te vorm. By sowel M. integrifolia as F. speciosa is die differensiasie van die bloeiasprimordium gedurende die eerste week van Julie 1968 waargeneem. Die tydsverloop van differensiasie van die bloeiasprimordium tot volblom is by M. integrifolia en F. speciosa ongeveer sewe tot agt weke. Volblom van M. integrifolia is aangeteken op 16 September 1968 en by F. speciosa op 9 September 1968.

Blommorfologie: M. integrifolia

Die bloeiwyse is 'n tros en die bloeias kan tot 200 mm lank wees. Die differensiasie van die blomme op die bloeias is akropetaal, maar antese van die blomme kan akropetaal of basipetaal wees. In die oksel van elke skutblaar kom twee blomme voor. Die skutblaar is klein, vliesagtig en val vroegetydig af. Elke blom is aktinomorfies, ongeveer 14 mm lank en die lengte van die blomsteel is 3 tot 4 mm. Die blom bestaan uit vier klein periantblare waarvan die lengtesye ineensluit met randstandige papille (Fig.2.11). Die vier meeldrade staan teenoor die vier periantblare en is daarmee vergroei vir ongeveer tweederdes van hulle lengte. Die helmknop is vierhokkig en vergroei met die helmdraad. Die meeldraad eindig spitspunti. Die vrugbeginsel is bostandig en bestaan uit een vrugblaar. Die styl is 12 mm lank en requit. Die stempel is knuppelvormig. Tydens antese

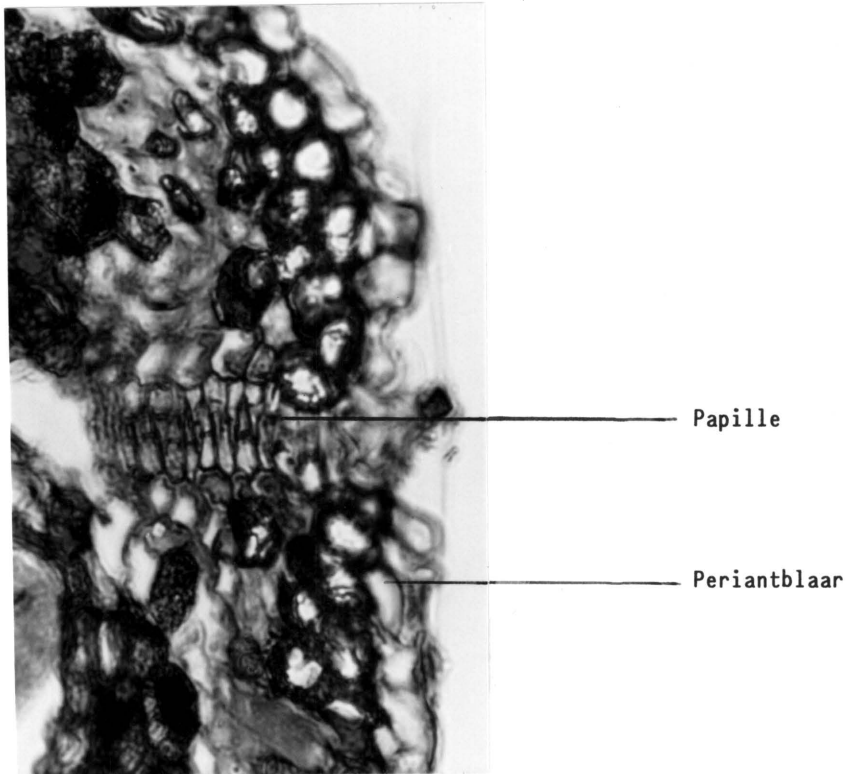


FIG. 2.11 Dwarsnee deur twee periantblare van *M. integrifolia* wat ineensluit met randstandige papille. x 450 M.He.6c

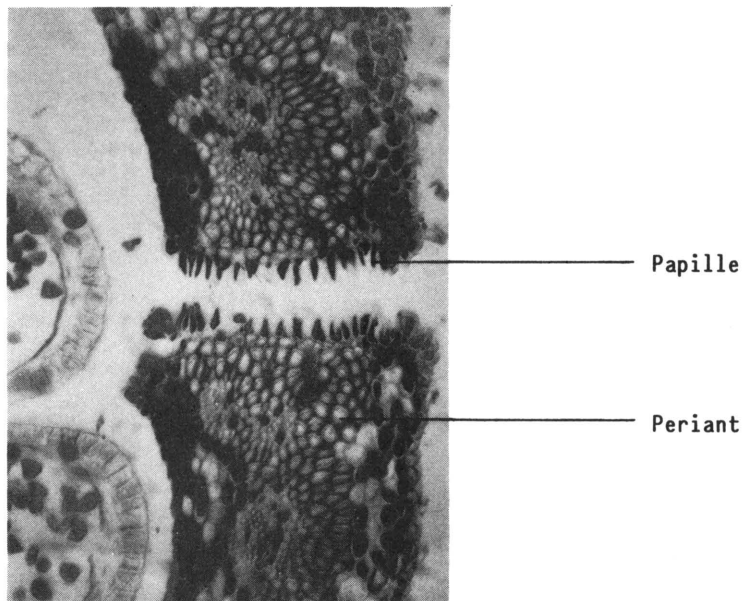


FIG. 2.12 Dwarsnee deur die periant van *F. speciosa* toon die randstandige papille van twee aangrensende periantblare. x 125 F.He.6c

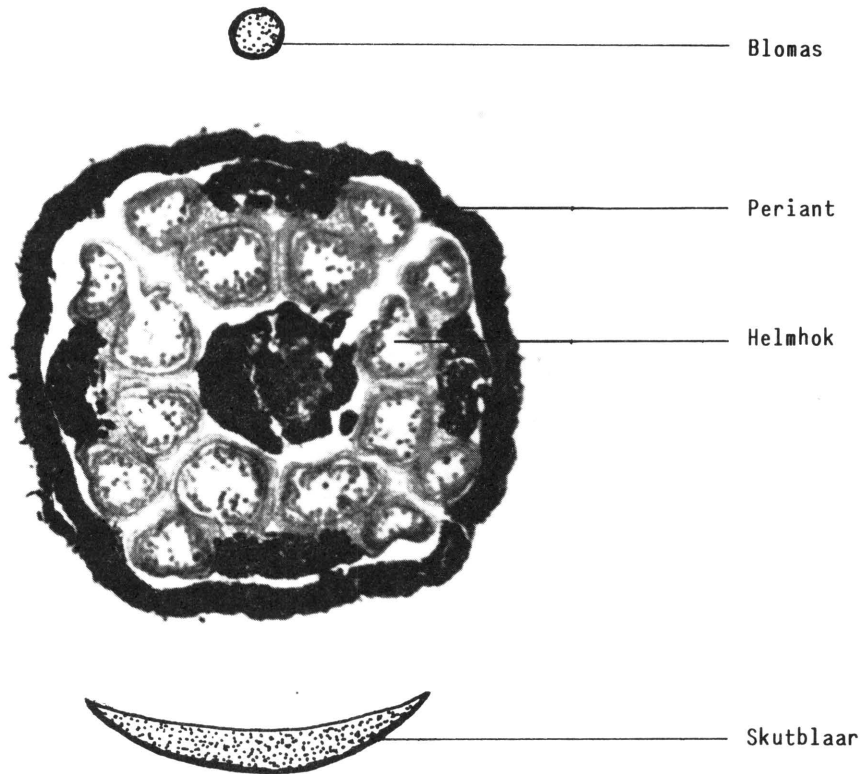


FIG. 2.13 Dwarssnee deur die blom van *M. integrifolia* toon die rangskikking van die periantblare en posisie van die skutblaar en blomas.
x 60 M.He.3d

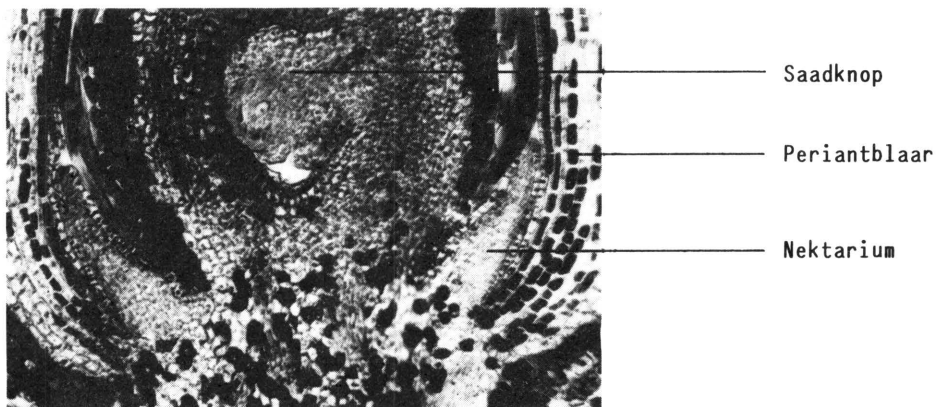


FIG. 2.14 Lengtesnee deur die blom van *M. integrifolia* toon die posisie van die nektarium aan.
x 120 MR.5c

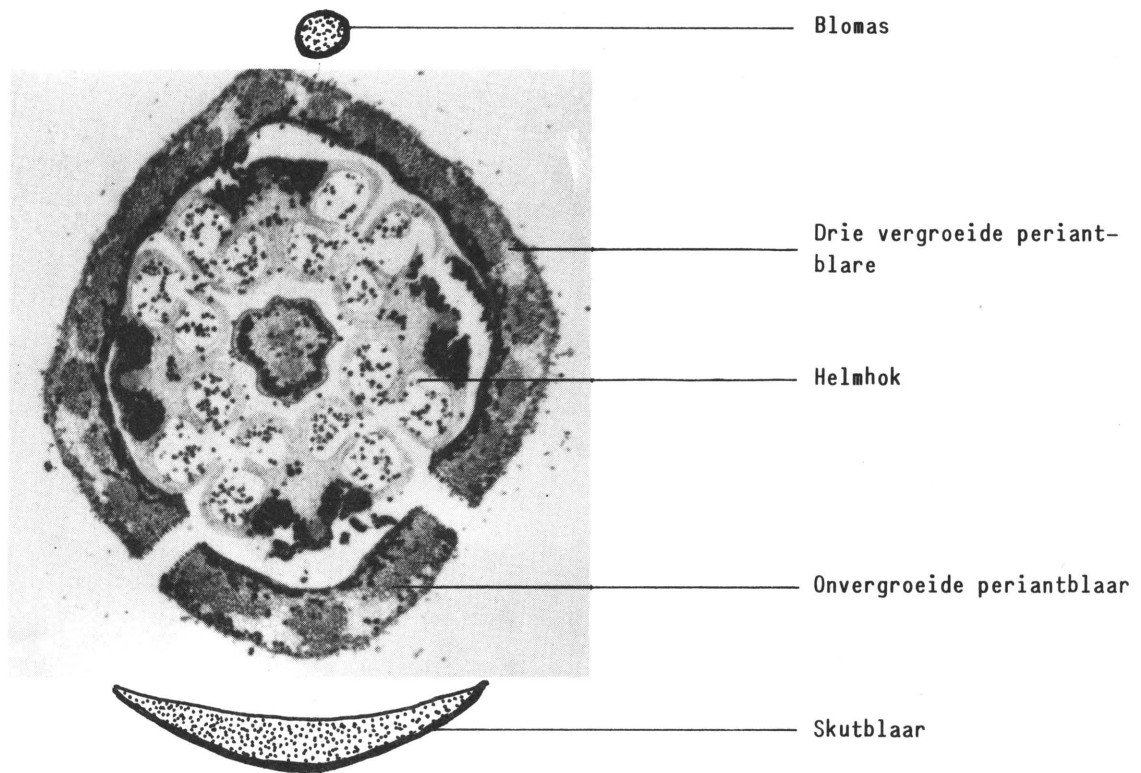


FIG. 2.15 Dwarssnee deur die blom van *F. speciosa* toon die rangskikking van die periantblare en die posisie van die skutblaar en die blomas. x 40 F.He.6c

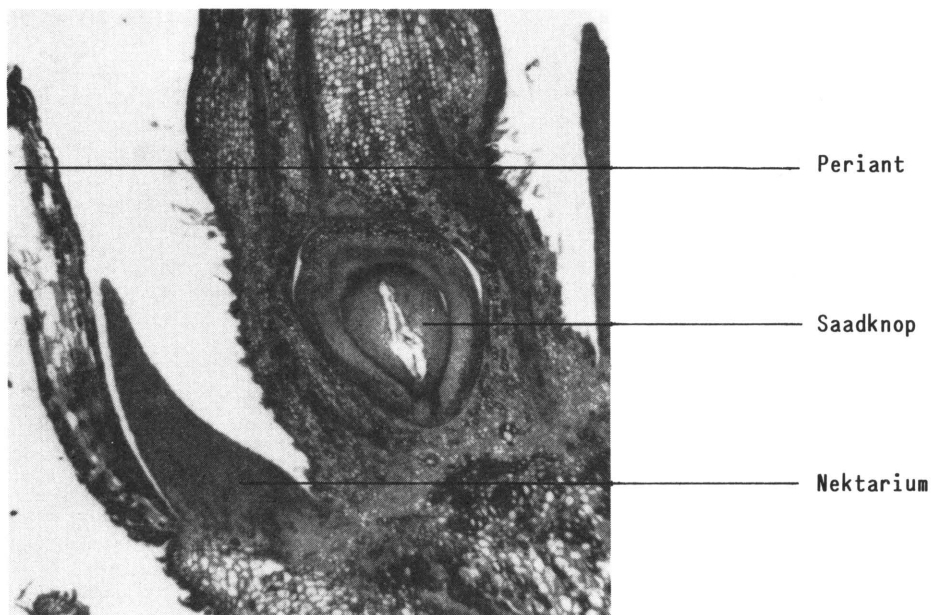


FIG. 2.16 Lengtesnee deur die blom van *F. speciosa* toon die posisie van die nektarium aan. x 35 FE.11b

open die periantbuis langs een spleet en die styl buig deur die opening. Namate die styl verder uitbuiq, skei die periantblare en vou oop om die stempel en meeldrade bloot te lê. Die rangskikking van die periant is antero-posterior (Fig 2.13). 'n Nektarium is aanwesiq (Fig 2.14).

Blommorfologie: F. speciosa

Die bloeiwyse is 'n aar en die bloeias kan tot 150 mm lank wees. Die differensiasie van die blomme op die bloeias is akropetaal, maar antese van die blomme kan akropetaal of basipetaal wees. In die oksel van elke skutblaar kom 'n enkele blom voor. Die skutblaar van die volwasse blom is rudimentêr en ongeveer 1 mm lank. Die blom van F. speciosa is sigomorfies, ongeveer 32 mm lank en sittend. Die blom bestaan uit vier klein periantblare, waarvan drie vergroei is en met randstandige papille ineensluit met die vierde periantblaar (Fig 2.12). Die vier meeldrade staan teenoor die vier periantblare en is daarmee vergroei vir ongeveer tweederdes van hulle lengte. Die helmknop is vierhokkiq en vergroei met die helmdraad. Die meeldraad eindiq spitspunti q. Die vruqbeginsel is bostandi q en bestaan uit een vruqblaar. Die styl is ongeveer 28 mm lank en requit terwyl die stempel knuppelvormiq is. Met antese open die periantbuis langs een spleet en die styl buig deur die opening. Namate die spleet basipetaal uitbrei, vou die periant lintvormiq oop en buig teruq om die styl bloot te lê. Die rangskikking van die periant is antero-posterior.(Fig

2.15). 'n Nektarium is aanwesiq. (Fig 2.16).

BESPREKING

Die ontogenie en morfologie van die bloeiwyses en blomme van M. integrifolia en F. speciosa is so opvallend ooreenstemmig dat dit dui op 'n noue verwantskap tussen die twee genusse wat onderskeidelik afkomstig is van Australië en Suid-Afrika. Albei spesies se bloeiwyses is enkelvoudig, onbepaald en die blomme kom voor op 'n onvertakte bloeias. Die belangrike verskille is dat die bloeiwyse van M. integrifolia 'n tros is met twee gesteelde blomme per skutblaar terwyl die bloeiwyse van F. speciosa 'n aar is met een sittende blom per skutblaar. Die blomme van M. integrifolia is aktinomorfies en die vier periantblare is onvergroeï terwyl die blom van F. speciosa sigomorfies is en drie van die vier periantblare vergroeï is.

Rourke (1973) beweer dat Faurea waarskynlik die primitiefste genus van die Proteaceae in Afrika verteenwoordig. Hy meld voorts dat die bloeiwyse van Faurea al die komponente bevat waarop die bloeiwyses van Protea, Leucospermum en Leucodendron gebaseer kan word. Venkata Rao (1971) bespreek die primitiewe en gevorderde eienskappe van die Proteaceae en dië wat betrekking het op die bloeiwyse en blom is die volgende:

Primitiewe eienskappe

Gevorderde eienskappe

Bloeiwyse 'n pluim

Vermindering van aantal
blomme per bloeiwyse

Blomme aktinomorfies, twee-
slaqtig en gesteeld

Blomme sigomorfies, een-
slaqtig en sittend

Periant kelkaqtig, onver-
groei en antero-posterior
gerangskik

Periant kroonblaaraqtig,
vergroei en diaagonaal

Meeldrade onvergroei met
periant en spitspuntiqtig

Meeldrade vergroei met
periant en nie spitspuntiqtig

Styl requit, stempel een-
voudiqtig en terminaal

Styl gekrom, stempel
lateraal en besit 'n
stuifmeelopvangapparaat

Nektarium afwesiq

Nektarium aanwesiq

Skutblare klein en vlies-
aqtig.

Skutblare kroonblaaraqtig.

Uit die resultate van hierdie studie blyk dit dus dat M. in-
tegrifolia en F. speciosa die volgende ooreenstemmende
primitiewe eienskappe besit: tweeslaqtige blomme, 'n kelkaq-
tige periant met 'n antero-posterior rangskikking, spits-

puntige meeldrade, 'n requit styl, 'n eenvoudige terminale stempel en klein vliesagtige skutblare. Hierdie resultaat versterk dus Rourke (1973) se bewering dat Faurea 'n primitiewe genus is. Macadamia is egter 'n primitiewer genus, aangesien die blomme aktinomorfies en gesteeld is en die periantblare onvergroeid is.

Die patroon van blomdifferensiasie by M. integrifolia en F. speciosa stem ooreen en toon geen afwykings of abnormaliteite nie. Differensiasie begin na die winter en vind plaas as 'n deurlopende periode van ongeveer agt weke (56 dae) tot volblom. Die term "blomdifferensiasie" word in hierdie studie gebruik om al die waarneembare anatomiese en morfologiese veranderinge gedurende blomontwikkeling te beskryf. Die term "blominisiasie" (blomaanleg) dui op die fisiologiese en biochemiese veranderinge wat aanleiding gee tot die waarneembare sito-histologiese veranderinge (differensiasie). Die terminologie verskil dus van die terminologie wat Moncur, et al. (1985) gebruik. In die studie van Moncur, et al. (1985) word vier fases in die blomontwikkeling van M. integrifolia onderskei, nl. knopinisiasie, rusperiode, verlening van die blomas en antese. In die resultate meld hulle dat die okselknop aanvanklik koepelvormig is, daarna verlen en die individuele blomprimordia inisieer. Dié stadium word beskou as die begin van die blomontwikkeling. Sodra die omgewingsfaktore gunstig is, verlen die blomas vinnig en blomdifferensiasie vind plaas. Volgens hulle beskrywing is die genoemde vier fases

nie duidelik gedefinieer nie en die afleiding wat gemaak word, is dat Fase I, nl. knopinisiasie, volgens die beskrywing ooreenstem met die verlenging van die okselknop en differensiasie van die blomprimordiums. 'n Rusperiode wat wissel van 50 tot 96 dae volg daarna. Na 'n temperatuurverhoging verlenq die blomprimordium gedurende Fase III vinniq en blomdifferensiasie vind plaas. Die lengte van Fase III is gemiddeld 62 dae.

In hierdie studie is geen rusperiode gedurende blomdifferensiasie waargeneem nie en die volle periode van blom- as- en blomdifferensiasie was 56 dae wat in noue ooreenstemming is met die 62 dae vir Fase III van Moncur, et al. (1985).

Uit hierdie blykbaar teenstrydige resultate kan afgelei word dat lae temperature gedurende blomdifferensiasie die ontwikkelingsproses strem en 'n rusperiode kan intree. Volgens Moncur, et al. (1985) begin blomdifferensie by gemiddelde minimum temperature tussen 11° en 15°C. Die rusperiode is egter nie 'n vereiste vir blomdifferensiasie nie en is nie die stimulus vir die bloeiasprimordium om te verlenq en in 'n bloeiwyse te differensieer nie. Tydens hierdie navorsing is by Nelspruit waargeneem dat buiteseisoen blomme gedurende Januarie en Februarie gevorm word wanneer lae temperature nie voorkom om 'n rusperiode te induseer nie. Lae temperature moet dus beskou word as 'n faktor wat stremming voor of tydens blomdifferensiasie kan induseer en

nie as 'n faktor wat vir rusbreking vereis word nie.

Die periode van aqt weke voor volblom waartydens blomdifferensiasie en- ontwikkeling plaasvind, is baie belangrik om in ag te neem met die toepassing van bemesting, besproeiing en snoei. Al die verbouingspraktyke moet vroegetydig so gereguleer word dat die boom voor en gedurende die volle periode van blomdifferensiasie, blomontwikkeling en volblom geen groeistremming ondergaan nie om te verseker dat die volle blompotensiaal van die boom benut word. Die omgewingsfaktore soos minimum en maksimum temperature asook die minimum relatiewe lugvochtigheid moet eweneens gedurende die periode van aqt weke voor volblom gemoniteer word om die moontlike skade van die stremmende faktore op die blompotensiaal te kan evalueer. Meer navorsing is nodig om die stremmende uitwerking van lae temperature voor en gedurende blomdifferensiasie te bepaal asook die werklike rus-induserende temperatuur. Dit is ook nog nie bekend watter faktore die vegetatiewe knop stimuleer om reprodktief te word nie.

VERWYSINGS

HABER, J.M., 1966. Comparative anatomy and morphology of the flowers and inflorescences of the Proteaceae. III. Some African taxa. Phytomorph., 16, 490-527.

- JOHANSEN, D.A., 1940. Plant microtechnique. New York: Mc Graw-Hill.
- MONCUR, M.W., STEPHENSON, R.A. & TROCHOULIAS, T., 1985. Floral development of Macadamia integrifolia Maiden & Betche under Australian conditions. Scient. Hort., 28, 87-96.
- ROURKE, J.R., 1973. Faurea, a possible ancestor of the Protea. Veld & Flora, 3, 28-29.
- VENKATA RAO, C., 1971. Proteaceae. Bot. Monograph, 6, CSIR, New Delhi.

HOOFSTUK 3

MIKROSPOROGENESE EN MIKROGAMETOGENESE VAN Macadamia integrifolia EN Faurea speciosa

INLEIDING

Macadamia integrifolia Maiden & Betche is in Suid-Afrika reeds 'n belangrike landbougewas en dit is noodsaaklik dat die bedryf nou verder gestimuleer en uitgebrei word met verbeterde kultivars wat 'n hoë produksie lewer. Kruisbestuiving is belangrik vir die teling van kultivars en om produksie te verhoog. Om 'n telingsprogram te beplan, is kennis van die ontwikkeling van die mikrosporangium, mikrospore, manlike gametofiet en manlike gamete 'n vereiste en daarom is die studie onderneem.

Mikrosporo-genese van Macadamia is deur Kausik (1938) beskryf en hy meld dat meiose van die mikrospoor-moedersel en die vorming van die mikrospore normaal verloop en dat die stuifmeelkorrel tetrahedries is. Volgens Urata (1954) en Venkata Rao (1971) is die stuifmeelkorrel driehoekig.

Mikrogametogenese is nie ondersoek nie en die bou van die stuifmeelkorrel is ook nog nie in besonderhede beskryf nie. Om dië rede is hierdie studie onderneem en uitgebrei om mikrosporo-genese en mikrogametogenese volledig onder Suid-Afrikaanse toestande te bestudeer en vas te stel of enige afwykings voorkom wat bestuivingsprobleme kan

meebring.

Uit 'n vergelykende studie van die blomdifferentiasie van M. integrifolia en F. speciosa Welw. het die noue verwantskap tussen die twee genusse duidelik geblyk (Hoofstuk 2). Mikrosporogenese en mikrogametogenese van F. speciosa is onbekend en daarom is hierdie studie uitgebrei na 'n vergelykende studie van die mikrosporogenese en mikrogametogenese van M. integrifolia en F. speciosa met die doel om 'n verdere bydrae te lewer tot ons kennis van Macadamia en Faurea in die besonder en die Proteaceae in die algemeen.

MATERIAAL EN METODE

Blomme van M. integrifolia en F. speciosa (kyk Hoofstuk 2) is voor volblom versamel en 12 uur lank in Carnoy se oplossing gefikseer (Brooks, Bradley & Anderson, 1950). Die materiaal is daarna in 70% alkohol by 4°C opgeberg.

Vir die studie van die mikrosporangium is permanente preparate voorberei. Na fiksering is die materiaal volgens die metode van Halfacre, Walton & Osborne (1957) met was geïmpregneer. 'n "Tissue Processor" wat geprogrammeer is op vieruurlikse oorskakelings is vir diè doel gebruik. Die materiaal is in wasblokkies met 'n smeltpunt van 61°C ingebed. Mikrotoomsneë van 10 tot 12 µm dikte is gemaak en met safranien en kleurvaste groen gekleur, soos volledi

deur Johansen (1940) beskryf.

Die preparate vir die bestudering van die meiotiese delings van die mikrospoormoedersel is volgens die papdruktegniek voorberei en met asetokarmyn gekleur (Brooks, et al., 1950).

Om te bepaal wanneer die generatiewe sel mitose ondergaan, om die twee manlike gamete te vorm, is die metode van Deepesh (1958) gevolg. 'n Petribakkie se bodem en deksel is met klam filtreerpapier uitgevoer. 'n Skoon voorwerpglasie is op die klam filtreerpapier in die petribakkie geplaas en stuifmeel is daarop gesprinkel. Op die klam filtreerpapier, langs die voorwerpglasie, is 50 tot 100 mg Acenaphthene uitgestrooi. Die petribakkie is daarna toegemaak en vir 48 uur by 20 tot 22°C gehou. Die voorwerpglasie met stuifmeel is daarna uitgehaal en die stuifmeel is met 'n druppel asetokarmyn gekleur, met 'n dekglasie toegegedek en mikroskopies ondersoek.

Vir die studie van stuifmeelontkieming is verskillende groeimediums van agar, sukrose en boorsuur voorberei. Een reeks oplossings is voorberei met 0,5% agar en sukrose teen konsentrasies van 0%, 5%, 10%, 12,5%, 15%, 17,5%, 20%, en 22,5%. 'n Ander reeks oplossings is voorberei met 0,5% agar, 0,03% boorsuur en sukrose teen dieselfde konsentrasies as die vorige reeks. Die oplossings is in horlosieglasies met 'n deursnee van 40 mm gegiet. Stuifmeel is versigtig oor die groeimediums gestrooi en 24 uur lank by 20 tot 22°C

geïnkubeer. Twee herhalings is gedoen. Nà die inkubering is die groeimediums mikroskopies ondersoek en tellings is gemaak van die aantal ontkiemde en rustende stuifmeelkorrels.

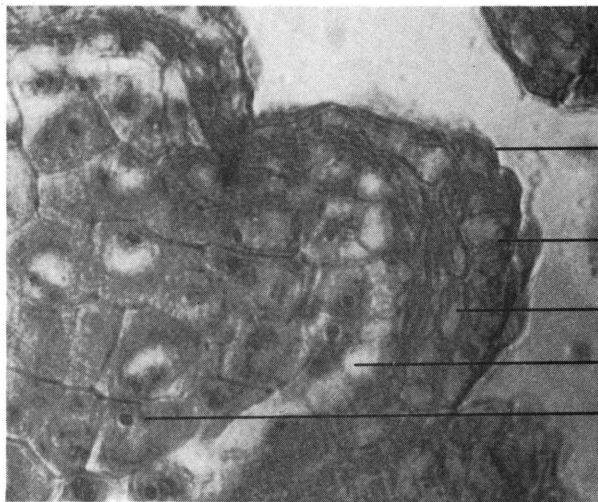
Vir die skandeerelektronmikroskoop (SEM)-ondersoek van die stuifmeelkorrel is helmknoppe voor antese versamel en versigtig op 'n mikroskoopplaatjie in gedistilleerde water stukkend gedruk. Daarna is dit in 2% Glutaaraldehyd in 'n 2,5% Natriumkrokodilaat-buffer by 4°C geplaas. Die papgedrukte helmknoppe is daarna vir 15 minute lank in 50%, 75%, 90%, 95% en 100% etanol gedehidreer volgens die metode van Muller & Jacks (1975). Die standaard metode van Cohen (1974) is gebruik om die materiaal te droog. Die materiaal is daarna met goud bedek by 10,67 Pa vakuüm, 25 milliampere vir 2 minute met 'n Joel Advanced Sputter Coater type E5100 (N.M. Grech, Nelspruit, persoonlike mededeling) en met 'n Hitachi S-450 skandeerelektronmikroskoop ondersoek.

RESULTATE

M. integrifolia

Mikrosporangium

Die ontwikkelende mikrosporangium bestaan uit 'n grondweefsel van meristematische selle wat asinkronies deel asook 'n enkele laag protodermis wat antiklinaal deel en oorspronk gee aan die epidermis van die mikrosporangium. Die hipodermale inisiaalselle deel periklinaal. Die buitenste derivate is die primêre pariëtale laag en gee oorspronk aan die wand-



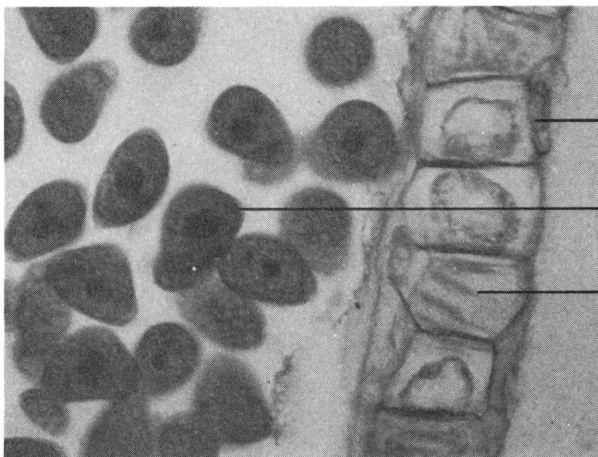
Epidermis
Endotekium
Middellae
Tapetum
Sporogeneewefsel

FIG. 3.1 Dwarssnee deur die mikrospor-
angium van *M. integrifolia*
toon die wandlae en sporogene-
weefsel. x 275 M.He.6c



Endotekium
Epidermis
Middellae en tapetum
Stuifmeeltetrade

FIG. 3.2 Dwarssnee deur die mikrospor-
angium van *M. integrifolia*
toon die degenerasie van die
middellae en tapetum. x 650
M.He.7b



Epidermis
Stuifmeelkorrel
Endotekium

FIG. 3.3 Dwarssnee deur die mikrospor-
angium van *M. integrifolia*
toon die wandverdikings van
die endotekium. x 580
MS.17.1b

lae en tapetum. Die sporogene selle is sentraal geleë (Fig. 3.1).

Epidermis

Namate die mikrosporangium vergroot, strek die epidermisselle, plat af en raak los van mekaar (Fig.3.2). In die volwasse mikrosporangium kon slegs enkele gedegenerende epidermisselle waargeneem word (Fig.3.3).

Endotekium

Gedurende die ontwikkeling van die mikrosporangium vergroot die hipodermale endotekium en bereik volwassenheid na meiose. Die volwasse selle toon duidelike radiale wandverdikkings (Fig.3.3). Stomiumselle is in die endotekium aanwesig waar dit die gemeenskaplike mikrosporangiumwand (tussenskot) ontmoet. In die tussenskot is 'n endotekium afwesig.

Middellae

Die middellae bestaan uit drie sellae. Namate die mikrosporangium vergroot, vind selstreking en radiale afplatting plaas, die selle raak los van mekaar en degenereer voordat meiose plaasvind (Fig.3.2).

Tapetum

Die tapetum word gevorm deur die binneste laag selle van pariëtale oorsprong. Die selle is sekreterend, eenkernig, groot en dunwandig met groot vakuole. Na meiose degenereer die tapetum en hulle is volledig geabsorbeer voordat die

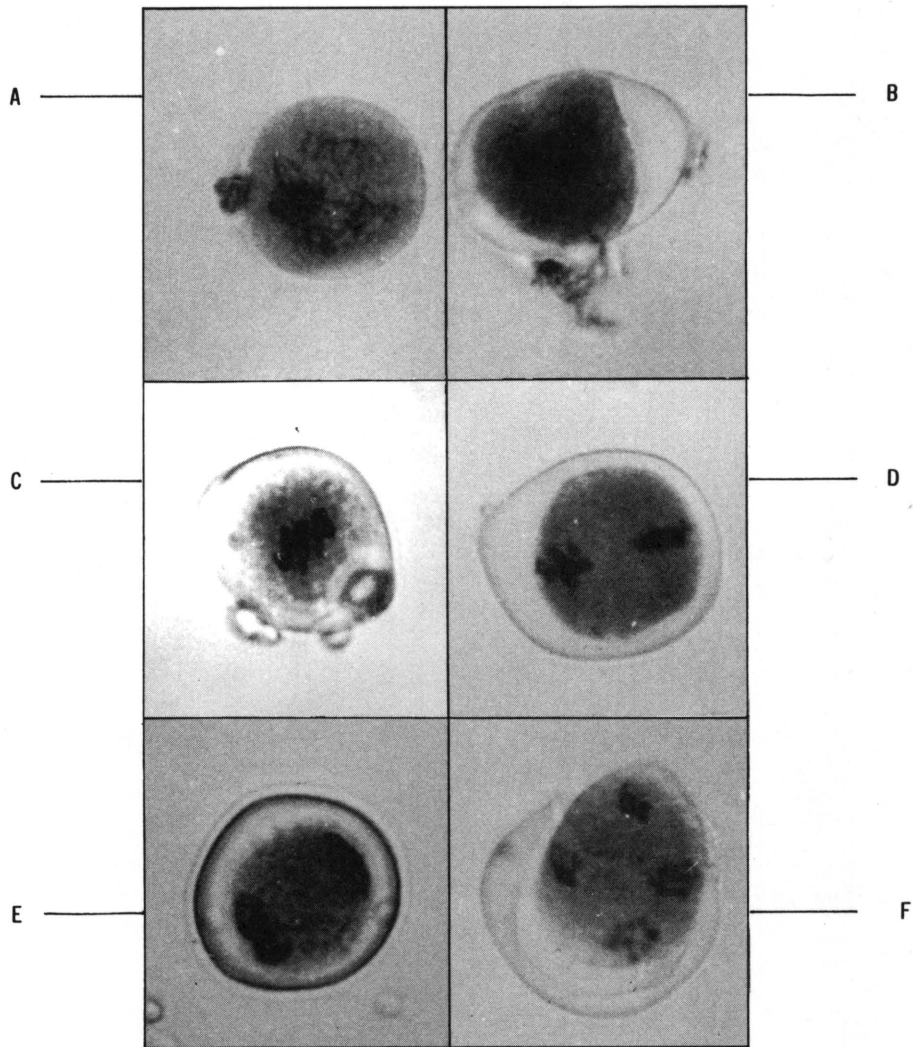


FIG. 3.4 Verskillende stadia van mikrosporogenese by M. integrifolia. x 1120

- A. Profase
- B. Metafase I
- C. Metafase I
- D. Telofase I
- E. Metafase II
- F. Telofase II

mikrosporangium oopbars (Fig.3.3).

Volwasse mikrosporangium

Die volwasse mikrosporangium is 180 tot 200 μm in deursnee. Met stuifmeelvrystelling bars die mikrosporangium by die stomium oop en daarna degenerereer die gemeenskaplike mikrosporangiumwand.

Mikrosporoqenese

Uit die sporogene weefsel van die mikrosporangium ontwikkel die mikrospoormoederselle wat meioties deel.

Gedurende profase verdwyn die kernmembraan en die chromosome is sigbaar as chromomere (Fig.3.4A). Die bivalente wat daarna vorm, word gedurende metafase I op die ekwatoriale vlak gerangskik (Fig.3.4B & 3.4C). Geen selwand word aan die einde van meiose I gevorm nie (Fig.3.4D). Gedurende metafase II versamel die chromosome op die ekwatoriale vlak (Fig.3.4E), daarna volg telofase II (Fig.3.4F) en die finale deling aan die einde van meiose II. Die selwande tussen die dogterselle vorm na meiose II om die tetrahedriese tetrade te vorm (Fig.3.2). Die mikrospre van elke tetrade wyk uitmekaar sodra die gemeenskaplike kallosewand oplos (Fig.3.3). Meiose van die mikrospoormoedersel is ongeveer twee weke voor volblom voltooi en val saam met die vorming van die megaspoormoedersel.

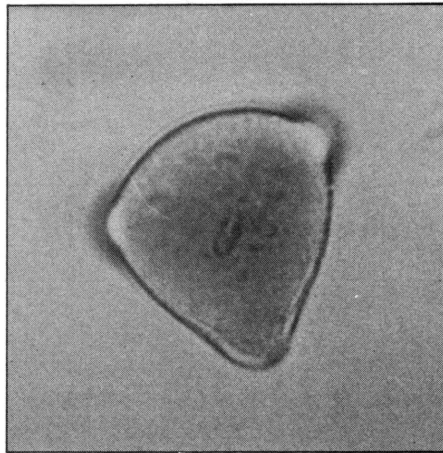


FIG. 3.5 Stuifmeelkorrel van M. integrifolia toon die metafase-stadium van die generatiewe sel. x 1300

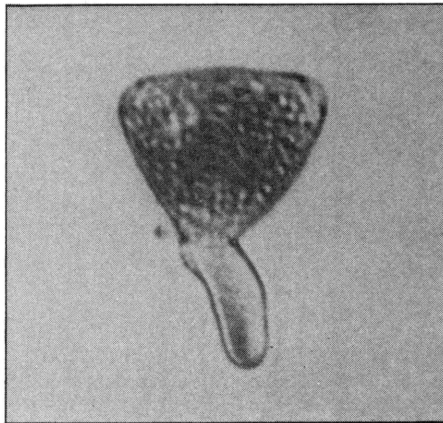


FIG. 3.6 Ontkiemende stuifmeelkorrel van M. integrifolia. x 1000

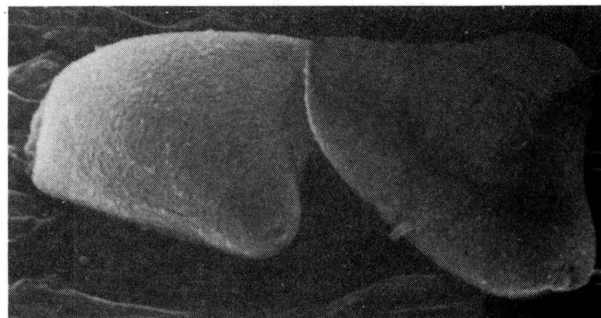


FIG. 3.7 SEM - foto van die stuifmeelkorrel van M. integrifolia. x 2000

Mikrogametogenese

Nadat die mikrospore gevorm is, vind mitose plaas wat oorspronk gee aan 'n klein wandstandige generatiewe sel en 'n groot, sentraal geleë vegetatiewe sel met duidelike vakoules. Albei selle is sitoplasmaryk en stuifmeelkorrels word dus in die tweesel-stadium vrygestel (Fig.3.3).

Die mitotiese deling van die generatiewe sel begin in die stuifmeelkorrel voordat dit ontkiem en die stuifmeelbuis gevorm word. Die metafase-stadium is in die stuifmeelkorrel waargeneem voordat die stuifmeelbuis gevorm het (Fig.3.5). Dit ontkiemende stuifmeelkorrel word in Fig.3.6 aangetoon. Die resultate met stuifmeelontkieming word later verstrekk en met F. speciosa vergelyk.

Morfologie van die stuifmeelkorrel

Die volwasse stuifmeelkorrel is tri-anquul-aperturaat. Die opening is 'n porieë-tipe en volgens grootte ($E=25 \mu\text{m}$; $P=15 \mu\text{m}$) kan die stuifmeelkorrel in die minuta-groep ingedeel word (Fahn, 1982). Die oppervlak van die stuifmeelkorrel is relatief glad (tektaat) en die seksien toon geen kenmerkende skulptuur nie (Fig.3.7).

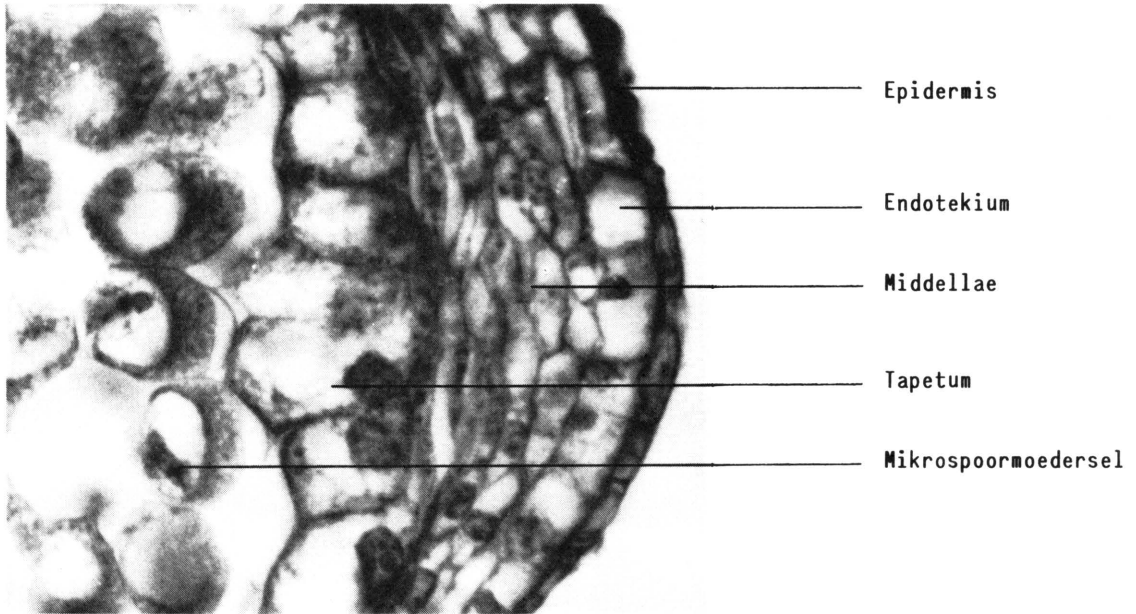


FIG. 3.8 Dwarssnee van die mikrosporangium van F. speciosa toon die wandlae en mikrospoormoederselle. x 1000 FI.2c

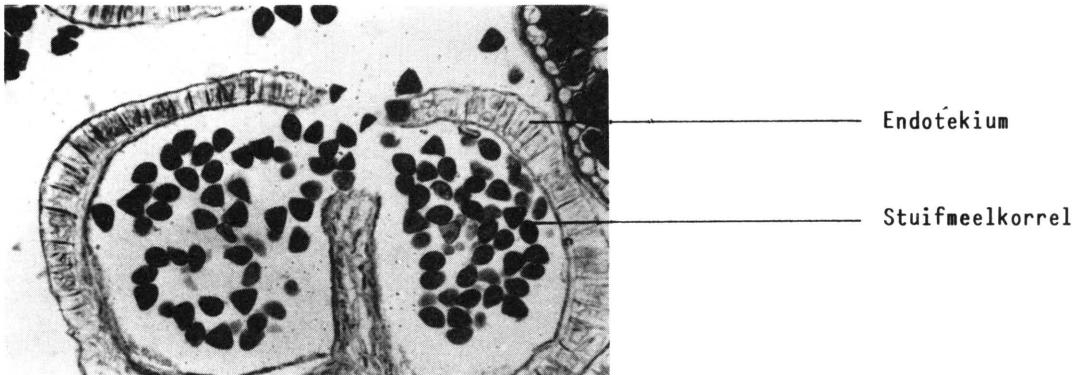


FIG. 3.9 Dwarssnee van die mikrosporangium van F. speciosa tydens stuifmeelvystelling. x 150 F.He.6f

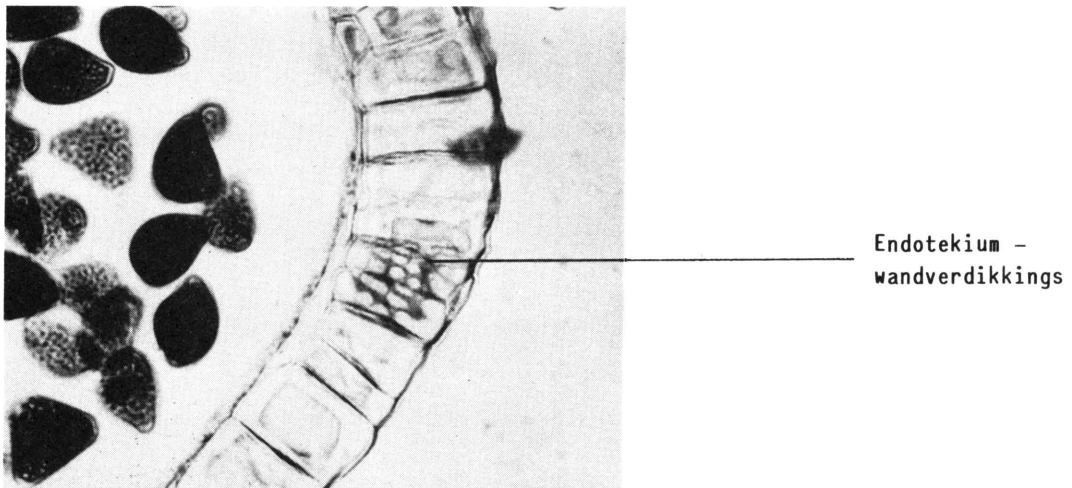


FIG. 3.10 Dwarssnee van die mikrosporangium van F. speciosa toon die radiale verdikkings van die endotekiumwand. x 500 F.He.6f

F. speciosa

Mikrosporangium

Die grondweefsel van die ontwikkelende mikrosporangium van F. speciosa bestaan, net soos by M. integrifolia, uit meristematieuse selle. Die protodermis deel antiklinaal en gee oorsprong aan die epidermis van die mikrosporangium. Die hipodermale selle deel periklinaal. Die buitenste derivate is die primêre pariëtale laag en gee oorsprong aan die endotekium, middellae en tapetum. Die sporogone selle is sentraal geleë (Fig.3.8).

Epidermis

Gedurende die ontwikkeling van die mikrosporangium degenereer die epidermis (Fig.3.9).

Endotekium

Namate die mikrosporangium ontwikkel, vergroot die endotekium en op die radiale wande ontwikkel veselaagtige verdikkings (Fig.3.10). Stomiumselle kom voor waar die endotekium die gemeenskaplike mikrosporangiumwand (tussenskot) ontmoet (Fig.3.9).

Middellae

Drie middellae kom voor en degenereer ook namate die mikrosporangium vergroot (Fig.3.9).

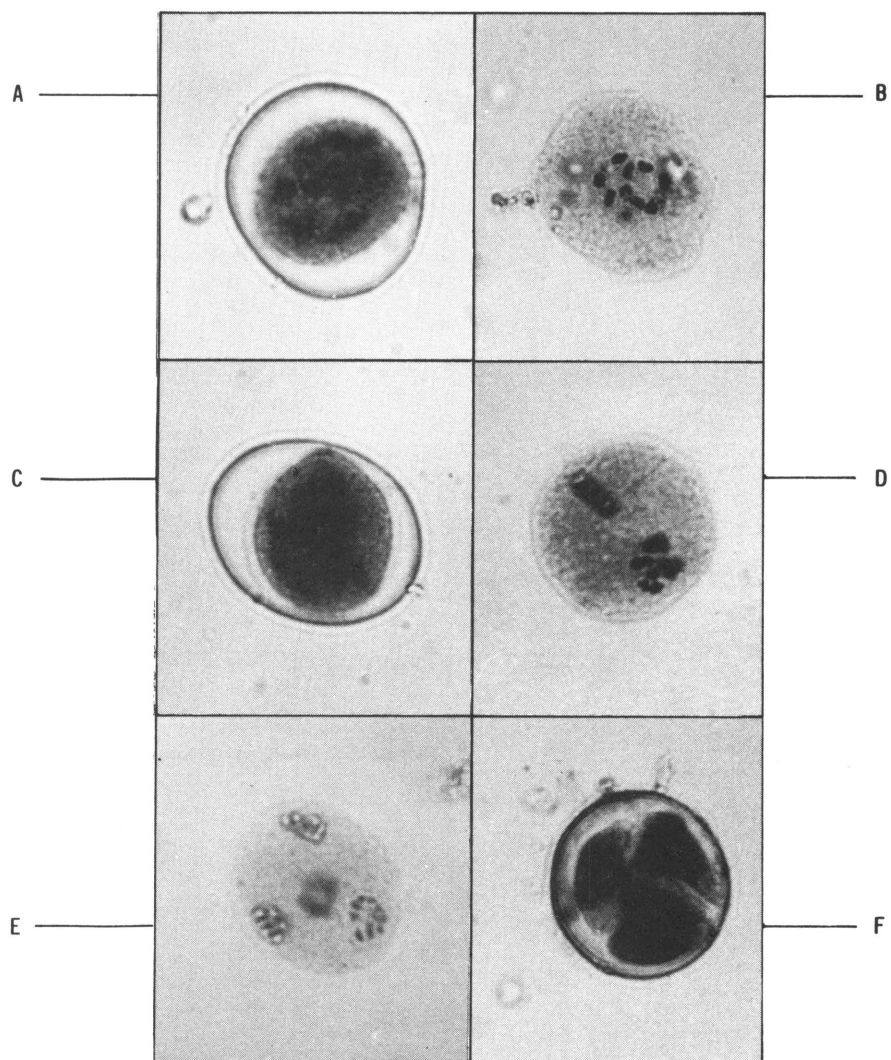


FIG. 3.11 Verskillende stadia van mikrosporogenese by F. speciosa. x 875

- A. Profase
- B. Metafase I
- C. Metafase I
- D. Metafase II
- E. Telofase II
- F. Mikrospoortetrad

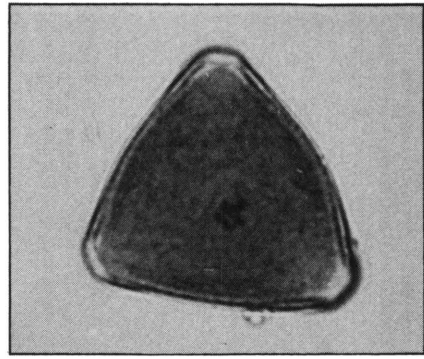


FIG. 3.12 Stuijmeelkorrel van F. speciosa toon die metafase-stadium van die generatiewe sel. x 1400

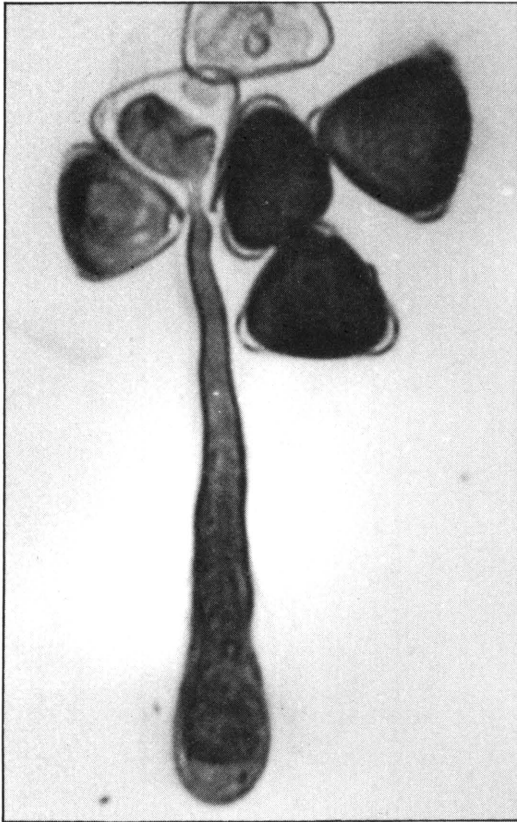


FIG. 3.13 Ontkiemende stuijmeelkorrel van F. speciosa. x 1000

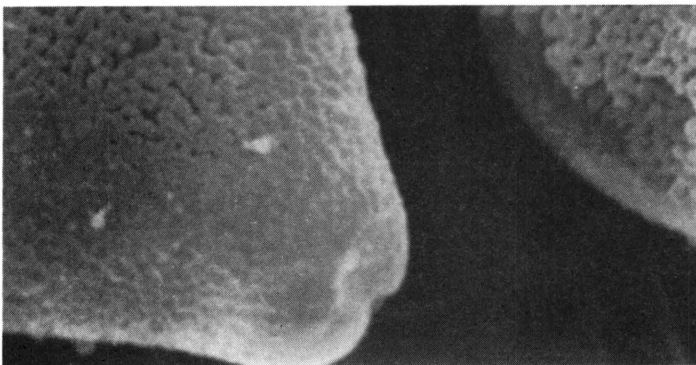


FIG. 3.14 SEM-foto van die stuijmeelkorrel van F. speciosa x 4000

Tapetum

Die selle van die tapetum is sekreterend, eenkernig, groot en dunwandig met groot vakuole (Fig.3.8). Die tapetum is volledig geabsorbeer wanneer die stuifmeel vrygestel word (Fig.3.9).

Volwasse mikrosporangium

Die volwasse mikrosporangium is 180 tot 230 μm in deursnee.

Mikrosporoqenese

Die mikrospoormoederselle ontwikkel uit die sporogone weefsel en deel meioties. Die verskillende fases van meiose word in Fig.3.11 A-F aangetoon. Die mikrospoor-tetrade is tetrahedries (Fig.3.11F) en die deling val saam met die vorming van die megaspoormoedersel.

Chromosoomtellings is gedurende metafase I gedoen en daar is gevind dat $n = 12$ (Fig.3.11B).

Mikroqametoqenese

Die mikrospore van elke tetrade wyk uitmekaar en na mitose word 'n generatiewe en 'n vegetatiewe sel gevorm. Die mitotiese deling van die generatiewe sel vind in die stuifmeelkorrel plaas (Fig.3.12). Die twee manlike gamete word dus gevorm voordat die stuifmeelkorrel ontkiem en die stuifmeelbuis gevorm word. Die ontkiemende stuifmeelkorrel word aan-

getoon in Fig.3.13.

Morfologie van die Stuifmeelkorrel

Die volwasse stuifmeelkorrel is klein ($E = 20 \mu\text{m}$; $P = 12 \mu\text{m}$) en volgens Erdtman se groepering (Fahn, 1982) kan dit in die minuta-groep ingedeel word. Die stuifmeelkorrel is tri-angul-aperturaat met klein poriums op elke hoek (Fig.3.14). Die seksien toon geen besondere uitstulpinge nie en die oppervlak is tektaat, maar word in 'n polêre rigting geleidelik rektikulaat

Stuifmeelontkieming by *M. integrifolia* en *F. speciosa*

Die ontkieming van die stuifmeel van *M. integrifolia* en *F. speciosa* is op verskillende groeimediums in twee proewe ondersoek. Die resultate word in Tabel 3.1 en Tabel 3.2 aangegee.

Tabel 3.1

Persentasie ontkieming van die stuifmeel van M. integrifolia en F. speciosa op 'n 0,5% - Aqar-medium en verskillende sukrosekonsentrasies.

Sukrosekonsentrasie %	Persentasie ontkiemde stuifmeel- korrels	
	<u>M. integrifolia</u>	<u>F. speciosa</u>
0	3	0
5	5,7	0
10	12,3	0
12,5	11,3	0
15	15,3	0
17,5	21,7	0
20	16,7	0
22,5	14,3	0

Tabel 3.2

Persentasie ontkieming van die stuifmeel van M. integrifolia en F. speciosa op 'n 0,5% - Aqar-en 0,03% - boorsuurmedium met verskillende sukrosekonsentrasies.

Sukrosekonsentrasie %	Persentasie ontkiemde stuifmeel- korrels	
	<u>M. integrifolia</u>	<u>F. speciosa</u>
0	37	0
5	34	0
10	33	1
12,5	51	4
15	61	6
17,5	63	5
20	60	8
25	47	2

Die stuifmeel van M. integrifolia het op die Aqar/sukrose medium maklik ontkiem. Die beste ontkieming was 21,7% by 'n konsentrasie van 17,5% sukrose (Tabel 3.1). In die tweede proef (Tabel 3.2) met die byvoeging van 0,3% boorsuur was die ontkieming baie hoër. Die beste ontkieming (63%) is ook by 'n sukrosekonsentrasie van 17,5% verkry.

Die stuifmeel van F. speciosa het nie op die groeimediums van aqar en sukrose ontkiem nie (Tabel 3.1). Met die byvoeging van 0,03% boorsuur is wel ontkieming verkry, maar baie laer as by M. integrifolia. Die beste ontkieming was 8% by 'n sukrosekonsentrasie van 20% (Tabel 3.2).

BESPREKING

Die bou van die mikrosporangium by M. integrifolia en F. speciosa toon 'n noue ooreenstemming wat betref die ontwikkeling van die epidermis, wandlae en die sporogeeneweefsel. Die radiale wandverdikkings van die endotekium asook die sekreterende tapetum is volgens Venkata Rao (1971) kenmerkend van die meeste Proteaceae en bevestig Kausik (1938) se resultate ten opsigte van M. integrifolia. Die tapetumselle is by albei spesies eenkernig en waarskynlik vind endomitose in die selle plaas. Volgens Maheshwari (1950) se beskrywing van endomitose deel die chromosome, maar nie die kern nie, wat dan tetraploïd is. In teenstelling hiermee word tweekernige tapetumselle gevorm deurdat mitose plaasvind sonder dat 'n selwand gevorm word. Volgens Venkata Rao

(1971) is die tapetumselle by die Proteaceae meesal tweekernig alhoewel eenkernige tapetumselle ook by Brabeium stellatifolium L. waargeneem is. In diè opsig is daar dus 'n ooreenstemming tussen F. speciosa en B. stellatifolium van Suid-Afrika en M. integrifolia van Australië.

Die ooreenkoms tussen M. integrifolia en F. speciosa strek ook verder in soverre die mikrospoortetradetrahedries is, die stuifmeelkorrels volgens die indeling van Fahn (1982) in die minuta groep val en driehoekig is. Volgens Venkata Rao (1971) is die driehoekige stuifmeelkorrel die algemeenste by die Proteaceae en waarskynlik die basiese vorm waarvan die sferiese tipe afgelei is.

Die deling van die generatiewe sel is nog nie voorheen by M. integrifolia en F. speciosa beskryf nie. In hierdie studie is gevind dat die generatiewe sel by albei spesies begin deel voordat die stuifmeelbuis gevorm word. Dit is nie bekend hoe algemeen dit by die Proteaceae voorkom nie. Venkata Rao (1971) meld egter dat by Grevillea oleoides die stuifmeel in die tweesel-stadium vrygestel word en dat die generatiewe sel daarna in die pro-metafase-stadium ingaan en dat die deling in die stuifmeelbuis voltooi word. Maheshwari (1950) meld dat by verskillende genusse van die Angiospermae waar die stuifmeelkorrel in die tweekernstadium vrygestel word, die generatiewe sel dan reeds in die profase of pro-metafase is en dat die deling in die stuif-

meelbuis voltooi word, soos by Impatiens en Bulbine.

Die belangrikste verskil tussen M. integrifolia en F. speciosa is die chromosoomgetal wat by M. integrifolia bepaal is as $n = 14$ (Venkata Rao, 1971) en volgens die resultate van hierdie studie by F. speciosa bepaal is as $n = 12$. Volgens Venkata Rao (1971) toon die chromosoomgetal by die Proteaceae 'n groot variasie en wel in die volgende rangorde: $n=5,7,10,11,12,13,14$ en 15 . Die algemeenste getal is $n=14$. Die getal $n=12$ wat by die meeste Suid-Afrikaanse Proteaceae voorkom, is blykbaar afgelei deur die reduksie van twee chromosome. By die Suid-Afrikaanse Proteaceae kom $n=12$ voor by Leucospermum, Protea, Mimetes en Serruria (de Vos, 1943), Brabeium is die enigste Suid-Afrikaanse genus met $n=14$ en is die naaste verwant aan M. integrifolia van Australië. Volgens Venkata Rao (1971) is daar geen Australiese genus met $n=12$ nie. In aansluiting hiermee is dit ook opvallend dat geen enkele genus van die Proteaceae wat onderskeidelik in Suid-Afrika en Australië voorkom op albei Vastelande verteenwoordig is nie. Hieruit kan dus afgelei word dat die genusse van die twee Vastelande onafhanklik van mekaar ontwikkel het, maar wel onderlinge ooreenkomste toon, soos reeds bespreek.

By M. integrifolia en F. speciosa is die mikrospoortetradereeds gevorm wanneer die megaspoormoedersel begin ont-

wikkel. Die ontwikkeling van die stuifmeelkorrel is dus nie gekoppel aan die ontwikkeling van die embriosak nie. Die vereistes vir die normale ontwikkeling van albei stadiums moet dus in ag geneem word met die toepassing van landboukundige verbouingspraktyke by Macadamia. Die werklike klimaat- en voedingsvereistes vir die normale ontwikkeling van die stuifmeel en embriosak is aspekte wat nog navorsing vereis.

Mikrosporogenese en mikrogametogenese van Macadamia toon onder Suid-Afrikaanse toestande geen afwykings of abnormaliteite nie en 'n telingsprogram kan dus hiervolgens beplan word.

Die bou van die blom van Macadamia en Faurea is sodanig dat selfbestuiwing kan plaasvind indien die blom protandries is en die helmhok oopgaan en die stuifmeel op die stempel vrystel voordat of terwyl die periantblare skei. Volgens Sedgley, Blesing & Vithanage (1985) is die stempel van M. integrifolia twee dae na antese ten volle ontvanklik en die stuifmeel ontkiem eers dan. Hulle meld dat selonverenigbaarheid voorkom, aangesien stuifmeelbuisgroeï in die boonste deel van die styl geïnhibeer word. Hulle noem die moontlikheid dat die buitenste geleidingsweefsel van die styl verantwoordelik kan wees vir die afskeiding van die proteïne wat 'n rol speel in die onverenigbaarheidsreaksie. Dit is volgens Sedgley, et al. (1985) verder moontlik dat die proteïne verbind met die komplementêre sukrosekomponent

op die punt van die stuifmeelbuis. Dit mag die apikale groei van die stuifmeelbuis versteur en tot gevolg hê dat dit bars.

Kruisbestuiwing deur insekte blyk nie 'n effektiewe bestuiwingsmetode te wees nie, aangesien die stuifmeelkorrels redelik glad is met geen besondere skulptuur nie en dus nie maklik aan insekte kan vasheg nie. Die styl is lank en reë uit en insekte wat die blom vir die nektar besoek, sal die stempel nie direk aanraak nie, maar wel toevallig wanneer dit van een blom na 'n ander beweeg. Volgens Urata (1954) is heuningbye die belangrikste bestuiwer-insekte, maar hy gee geen besonderhede oor die aktiwiteit, effektiwiteit of populasie van bye wat kruisbestuiwing betekenisvol verhoog nie. Die stempel is klein, wat beteken dat wind nie 'n belangrike bestuiwingsfaktor is nie. Verdere navorsing is noodsaaklik om die bestuiwingseffektiwiteit en gevolglike vrugset by Macadamia te verhoog. In so 'n studie moet aandag geskenk word aan die mate van diqoqamie, selfonvereniqbaarheid en stuifmeelsteriliteit wat by verskillende kultivars kan voorkom asook watter insekte die effektiwefste bestuiwers mag wees vir kruisbestuiwing in 'n spesifieke omgewing. Die aktiwiteit, effektiwiteit en populasie van heuningbye en ander bestuiwer-insekte moet gemoniteer word.

In 'n studie met die in vitro -ontkieming van Macadamia-stuifmeel het Urata (1954) bevind dat stuifmeel van M. ternifolia bevredigend op 'n agarmedium met 20% sukrose ont-

kiem. Ongelukkig gee hy nie verdere besonderhede wat vergelyk kan word met die resultate van hierdie ondersoek nie. Wat F. speciosa betref, is geen besonderhede bekend oor die ontkieming van stuifmeel wat met hierdie resultate vergelyk kan word nie.

Die persentasie stuifmeelontkieming in vitro is egter nie 'n aanduiding van die gehalte van die stuifmeel nie. In 'n studie van in vitro-ontkieming van mangostuifmeel het de Wet & Robbertse (1986) aangedui dat die ontkiemingspersentasie, kiemkrag en kleuring van stuifmeel gekorreleer moet word om 'n betroubare waardebeoordeling te doen. Dit sal ook by Macadamia en Faurea gedoen moet word om tot 'n finale gevolgtrekking te kom oor die gehalte van die stuifmeel.

Die verhoging van die stuifmeelontkieming by M. integrifolia en die suksesvolle ontkieming van die stuifmeel by F. speciosa deur die toevoeging van boorsuur is in ooreenstemming met die resultate van ander navorsers wat reeds bewys het dat boor noodsaaklik is vir die ontkieming van stuifmeel van verskillende plantsoorte (O'Kelley, 1957; Johri & Vasil, 1961; Jos & Maqoon, 1972). Dit is ook in hierdie studie gevind, soos reeds aangetoon by ander plantsoorte, dat boor ook die lengtegroei van die stuifmeelbuis bevorder en in hoë mate voorkom dat die stuifmeelbuis bars (Johri & Vasil, 1961). Die rol van boor by stuifmeelontkieming is nog nie duidelik omlin nie, maar blykbaar verbind boor in die plantselle met suiker om 'n ioniseerbare

suiker-boraat-kompleks te vorm wat makliker geabsorbeer en vervoer kan word (Gauch & Duqqar, 1953). Vasil (1960) meen dat boor onder andere by die sintese van pektiese verbindings betrokke is terwyl O'Kelley (1957) gevind het dat boor die opname van sukrose deur die stuifmeel verhoog. Die invloed van boor op die proteïne/sukrose-verbinding wat 'n rol mag speel in die onverenigbaarheidsreaksie is nie bekend nie. Batjer & Thompson (1949) het aangetoon dat bespuiting met boorsuur gedurende die blomperiode van pere 'n beter vrugset tot gevolg gehad het en Gauch & Duqqar (1953) meld dat blomme en vrugte aborteer en afval by plante met 'n boorgebrek. Daar bestaan dus 'n moontlikheid dat bevrugting en vrugset by M. integrifolia en F. speciosa deur bespuiting met boor bevorder kan word en is 'n aspek wat ondersoek behoort te word.

VERWYSINGS

- BATJER, L.P. & THOMPSON, A.H., 1949. Effect of boric acid sprays applied during bloom upon fruit set of pears. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 53, 141-142.
- BROOKS, R.M., BRADLEY, M.V. & ANDERSON, T.I., 1950. Plant microtechnique manual. Univ. Calif. Davis.
- COHEN, A.L., 1974. Critical point drying. In: M.A. Hayat (ed) Principles and techniques of scanning electron microscopy. 1, 44-112, New York: Van Nostrand Reinhold & Co.

- DEEPESH, N. De., 1958. Pollen tube mitosis without culture medium: Metaphase arrest by Acenaphthene. Stain Techn., 33, 57-58.
- DE VOS, M.P., 1943. Cytological studies in genera of the Proteaceae. S. Afr. J. Sci., 40, 113-122.
- DE WET, E & ROBBERTSE, P.J., 1986. A preliminary study of the pollen of Manqifera indica L. cv. Haden in South Africa. S. Afr. J. Plant Soil., 3, 87-89.
- FAHN, A., 1982. Plant Anatomy, 3rd ed. New York: Pergamon Press.
- GAUCH, H.C. & DUGGAR, W.M., 1953. The role of boron in the translocation of sucrose. Pl. Phys., 28, 457-66.
- GRECH, N.M., 1986. Persoonlike mededeling. Nelspruit.
- HALFACRE, R.G., WALTON, A.M. & OSBORNE, J.C., 1967. A rapid method for preparation of plant material for paraffin embedding. Hort. Sci., 2, 116.
- JOHANSEN, D.A., 1940. Plant microtechnique. New York: Mc Graw-Hill.
- JOHRI, B.M. & VASIL, I.K., 1961. Physiology of pollen. Bot. Rev., 27, 325-381.
- JOS, J.S. & MAGOON, M.L., 1972. Studies on pollen germination in Dioscorea. Ind. J. Hort., 29, 86-92.
- KAUSIK, S.B., 1938. Studies in the Proteaceae. Floral anatomy and morphology of Macadamia ternifolia F. Muell. Proc. Ind. Acad. Sci., B, 8, 45-62.
- MAHESHWARI, P., 1950. An introduction to the embryology of Angiosperms. New York: Mc Graw-Hill.

- MULLER, L.L. & JACKS, T.J., 1975. Rapid chemical dehydration of samples for electron microscopic examinations. J. Histochem. Cytochem., 23, 107-110.
- O'KELLEY, J.C., 1957. Boron effects on growth, oxygen uptake and sugar absorption by germinating pollen. Amer. J. Bot., 44, 239-244.
- SEDGLEY, M., BLESING, M.A. & VITHANAGE, H.I.M.V., 1985. A developmental study of the structure and pollen receptivity of the Macadamia pistil in relation to protandry and self-incompatibility. Bot. Gaz., 146, 6-14.
- URATA, U., 1954. Pollination requirements of macadamia. Hawaii Agr. Exp. Sta. Bull. 22.
- VASIL, I.K., 1960. Studies on pollen germination of certain Cucurbitaceae. Amer. J. Bot., 47, 239-247.
- VENKATA RAO, C., 1971. Proteaceae. Bot. Monograph, 6, CSIR New Delhi.

HOOFSTUK 4

MEGASPOROGENESE EN MEGAGAMETOGENESE VAN Macadamia integrifolia EN Faurea speciosa

INLEIDING

In die vrugtebedryf is die vrugproduksie van 'n boom die primêre faktor wat bepaal of die vrugsoort ekonomies verbou kan word. Vrugvorming hang ten nouste saam met die ontwikkeling van die embriosak, bestuiwing en bevrugting en enige abnormaliteite gedurende enige van diè stadiums sal onder andere blom- en vrugval induseer en dus vrugproduksie benadeel. 'n Studie van die ontwikkelingsstadiums van die embriosak is derhalwe van kardinale belang vir enige vrugtebedryf.

Die ontwikkeling van die embriosak by Macadamia is reeds deur Kausik (1938), Hartung & Storey (1939), Venkata Rao (1971) en Sedgley (1981) as 'n aqtkernige, monosporiese Polygonum-tipe embriosak beskryf.

Hierdie studie van megasporogenese en megagametogenese van Macadamia integrifolia Maiden & Betche is onderneem om die ontwikkelingspatroon en -tyd onder Suid-Afrikaanse toestande vas te stel en om volledigheidshalwe aan te sluit by die studies van blomooqdifferensiasie en embryo-ontwikkeling wat ook onderneem is.

Die ontwikkeling van die embriosak by die Suid-Afrikaanse Proteaceae is deur Jordaan (1944) ondersoek. Hy kom tot die gevolgtrekking dat die embriosak by verskillende genusse van die Proteaceae min eienskappe besit wat kenmerkend is vir een of 'n groep genusse. In sy studie van Faurea macnaughtonii Phillips het hy gevind dat die vruqbeginsel een hemitropiese saadknop besit. In die volwasse saadknop is die deursnee van die buite-integument twee tot ses sellae, die binne-integument ongeveer 10 sellae en 'n hipostase kom voor. Hy het nie die ontwikkeling van die embriosak beskryf nie, aangesien hy in baie saadknoppe geen embriosak kon vind nie. Daar is aanduidings van 'n driesellige eierapparaat, maar geen antipodale selle is waargeneem nie.

In aansluiting by die werk van Jordaan (1944) is hierdie studie van die megasporogenese en megagametogenese by F. speciosa Welw. onderneem om die beskikbare inligting oor die embriosak-ontwikkeling by die Suid-Afrikaanse Proteaceae uit te brei.

MATERIAAL EN METODE

Blomme van M. integrifolia en F. speciosa is weekliks voor en gedurende volblom versamel en in FAA gefikseer (Johansen, 1940). Hierna is die materiaal gedissekteer om die blomblare, hare en die vruqbeginselwand gedeeltelik te verwyder, waarna dit in alkohol gedehidreer en in was ingebed is. Die volledige besonderhede oor die metode wat gevolg is, is in

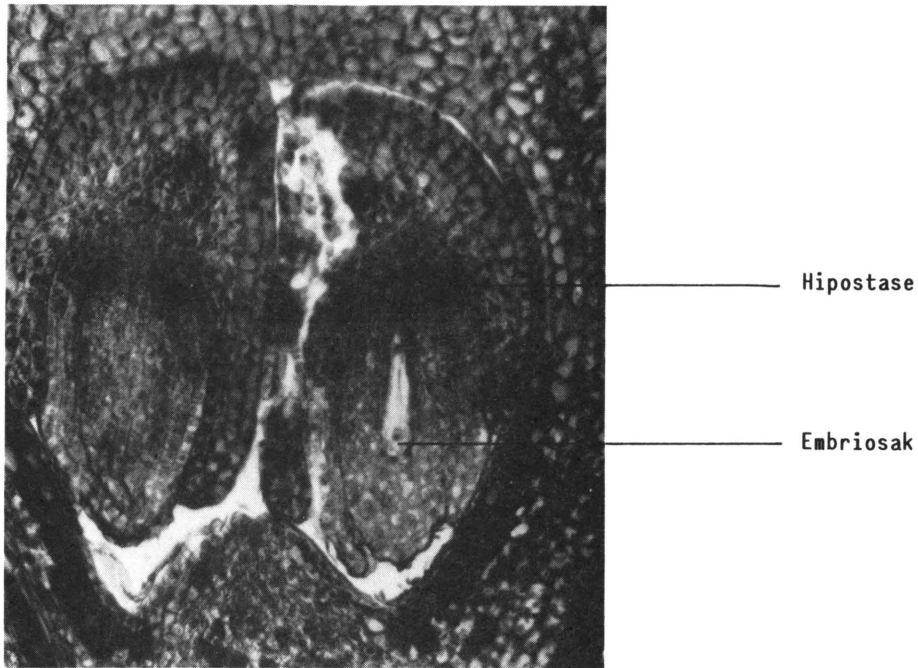


FIG. 4.1 Lengtesnee van die vrugbeginsel van *M. integrifolia* toon twee hangende atrope saadknoppe. x 180 MR.2c

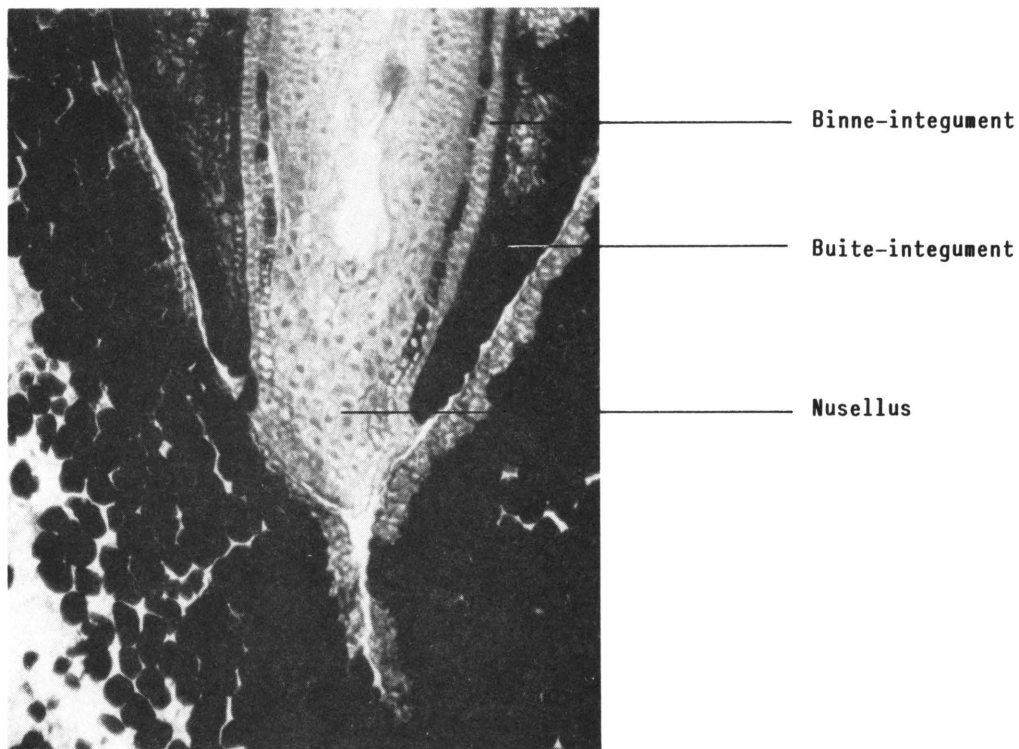


FIG. 4.2 Lengtesnee van die saadknop van *M. integrifolia* toon die binne- en buite-integumente. x 180 MAA.11

Hoofstuk 2 beskryf.

RESULTATE

M. integrifolia

Die blom van M. integrifolia besit 'n enkele vrugbeginsel en styl wat gevorm word deur 'n enkele vrugblaar en twee hangende, atropiese, bitegmiese, krassinusellêre saadknoppe bevat (Fig.4.1).

Integumente

Die twee integumente differensieer uit die onderste helfte van die saadknopprimordiums en tydens die megaspoormoederselstadium omsluit dit die grootste deel van die nusellusweefsel. Die binne-integument bestaan uit twee sellae terwyl die buite-integument korter is en uit drie tot vier sellae bestaan (Fig.4.2).

Gedurende meqagametogenese verlenq die integumente ewerediq met die verqroting van die nusellus en gevolglik word die nusellus nie volledig deur die integumente omsluit nie. Die buitenste integument bly steeds korter as die binne-integument. By die volwasse saadknop bestaan die binne-integument uit twee tot drie sellae terwyl die korter buite-integument uit vier sellae bestaan. Die mikropilum is 'n groot opening en is 'n endostoom, aangesien die buite-integument nie deelneem aan die vorming van die kanaal nie. (Fig.4.2). Sowel die buitenste integument as die chalasaselle bevat

tanniene en die binneste integument, daarenteen, is vry daarvan en is sitoplasmaryk.

Nusellus

Die nusellusweefsel is tydens megasporogenese vyf tot ses sellae in deursnee en vergroot deur periklinale seldeling. Aangesien die nusellusweefsel tussen die megaspoormoedersel en die nusellus-epidermis uit 'n aantal sellae bestaan, is die saadknop krassinusellêr. Gedurende die ontwikkeling van die embriosak degenerereer die nusellus in 'n sentrifugale rigting sodat in die saadknop, wat gereed is vir bevrugting, vier tot ses lae nusellusselle rondom die embriosak voorkom. Aan die mikropilêre kant is die blywende nusellusselle oor 'n breë front van vyf tot ses selle onbedek deur die binne-integument (Fig.4.2). 'n Hipostase met tannienbevattende selle kom voor waar die nusellus die chalasa ontmoet (Fig.4.1). Geen duidelike funikulus is onderskeibaar nie en die saadknop is sittend. Die funikulêre vaatweefsel strek slegs tot by die chalasa, waar dit eindig.

Megasporogenese

Die megaspoormoedersel kan duidelik onderskei word in die nusellusweefsel as gevolg van sy groter vorm, groot kern en digter sitoplasma. Die megaspoormoedersel ondergaan meiose en na die transversale deling word 'n liniêre tetraede van vier megaspore gevorm, waarna degenerasie van drie mikro-

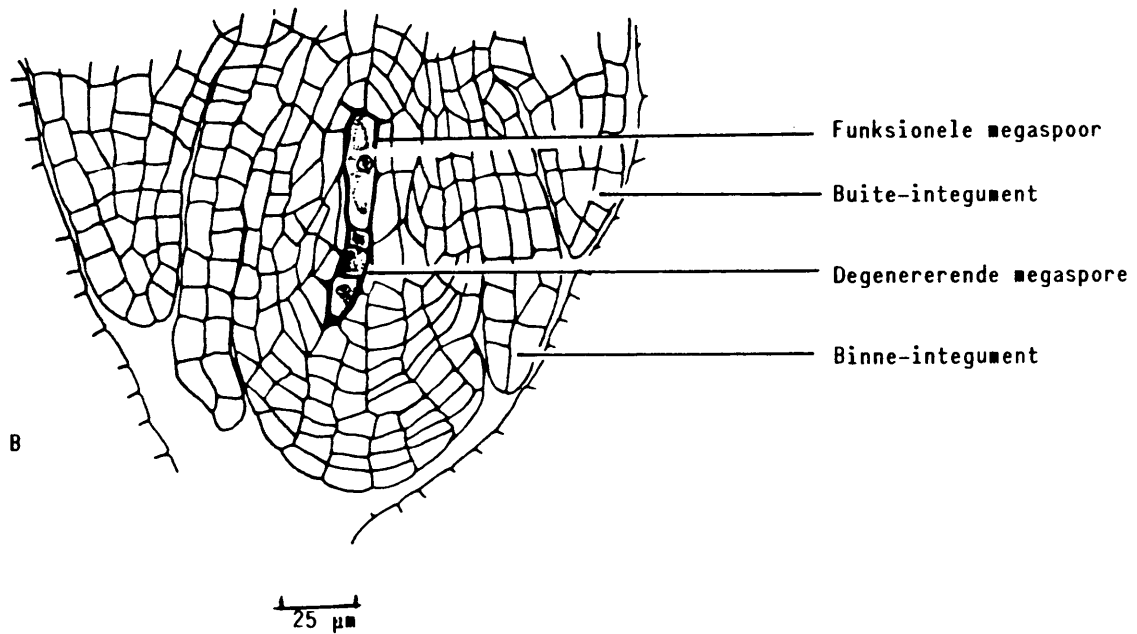
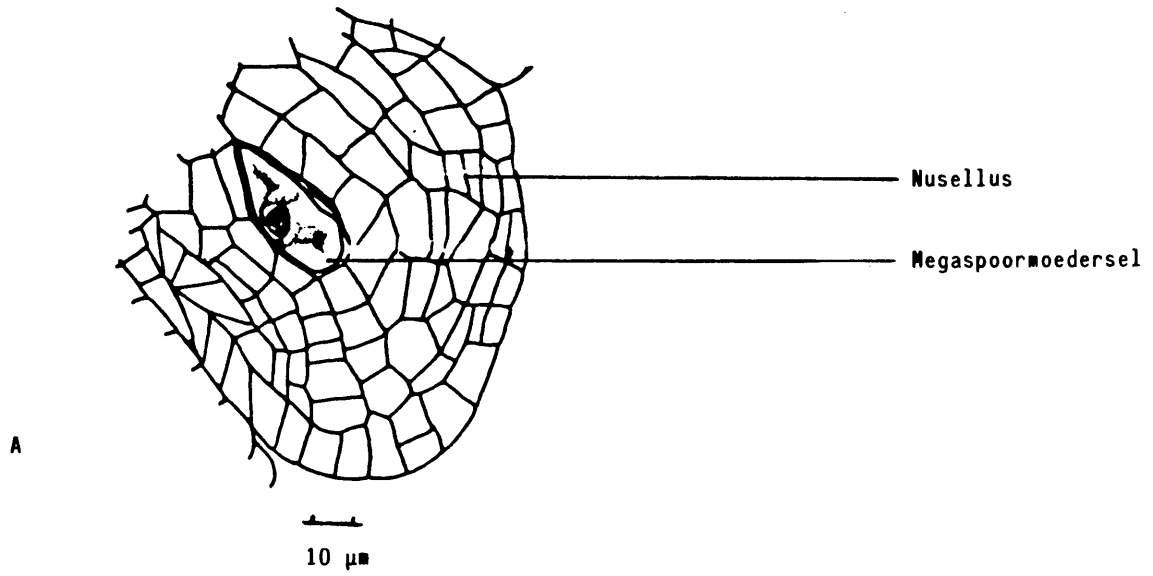


FIG. 4.3 Lengteseë deur die saadknop van *M. integrifolia* toon megasporogenese

A. Megasporangiummoedersel MR.6a

B. Megasporangiumtetraade, drie mikropilêre megaspore degenerereer MS.17.1b

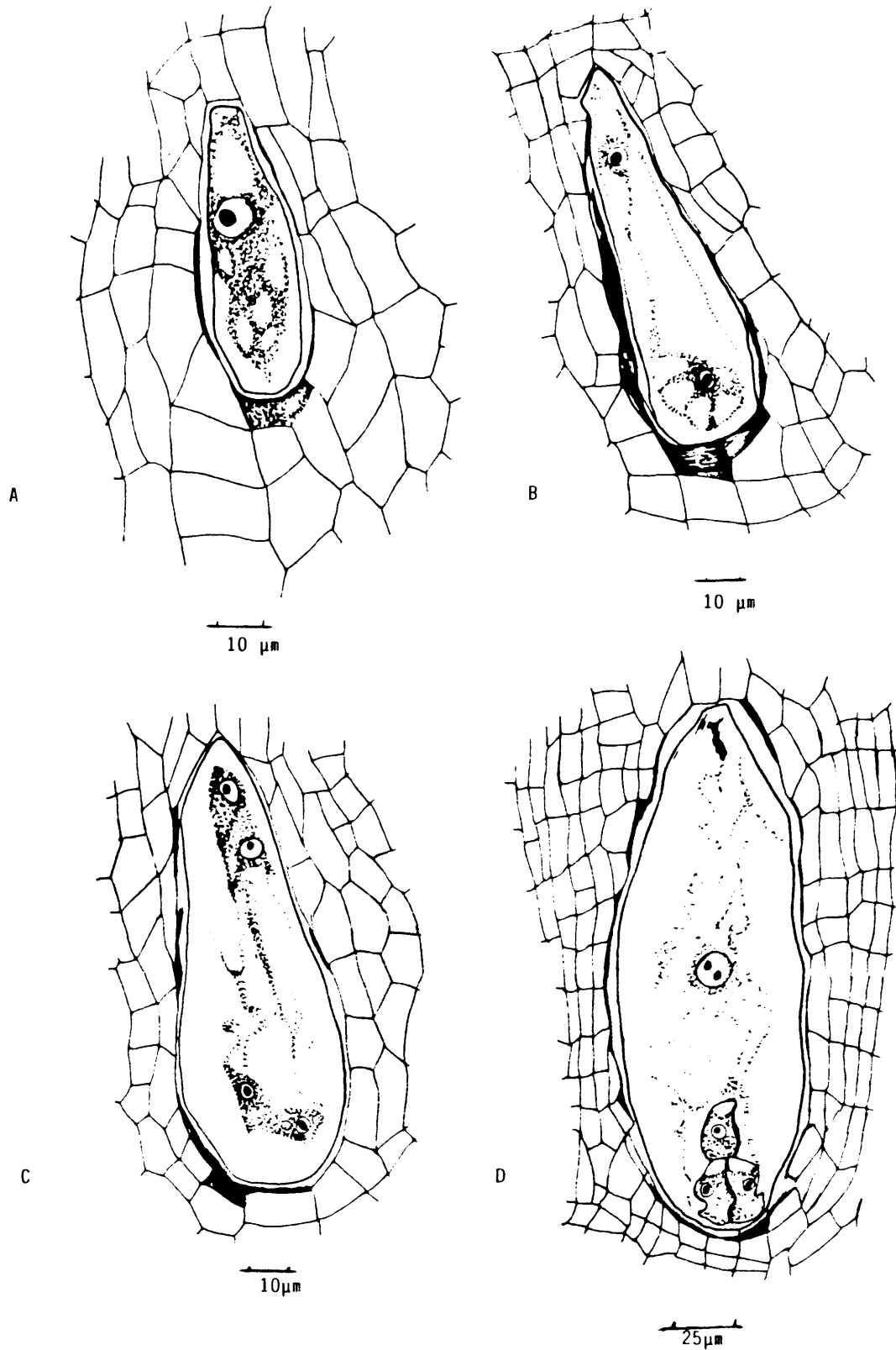


FIG. 4.4 Lentesneë deur die saadknop van *M. integrifolia* toon megagametogenese

- A. Vroulike gametofiet. MS.12b
- B. Tweekernige embriosak. MS.8a
- C. Vierkernige embriosak. MB.3a
- D. Volwasse embriosak. MDD.16

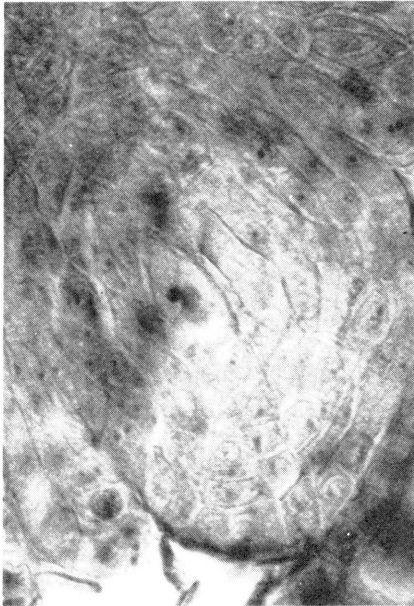


FIG. 4.5 Lengtesnee deur die saadknop van M. integrifolia toon die vroulike gametofiet. x 700 MR.6a

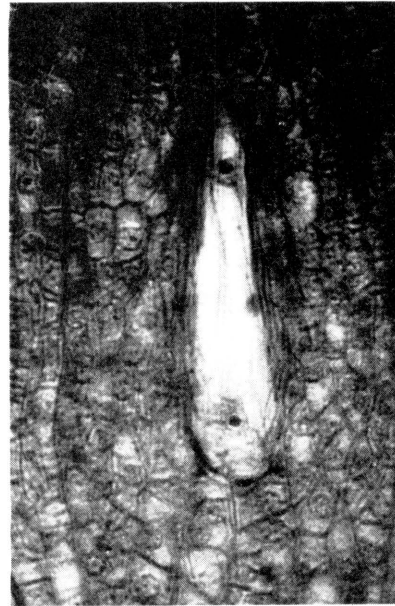


FIG. 4.6 Lengtesnee deur die saadknop van M. integrifolia toon die tweekernige embriosak. x 500 MT.2c



FIG. 4.7 Lengtesnee deur die saadknop van M. integrifolia toon die vierkernige embriosak. x 500 M.B3a

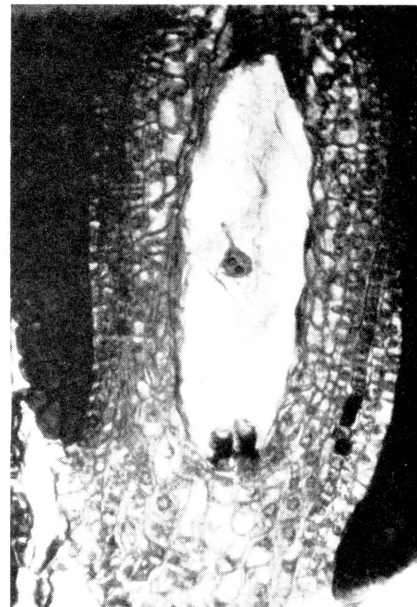


FIG. 4.8 Lengtesnee deur die volwasse embriosak van M. integrifolia. x 275 MDD.1b

pilêre meqaspore intree (Fig.4.3).

Megaqametogenese

Die meqaspoor aan die chalasa-kant bly funksioneel en vergroot namate die ander drie meqaspore degenerereer en uiteindelik heeltemal verdwyn (Fig.4.3B). Gedurende die groeiproses ontstaan vakuole in die sitoplasma van die funksionele meqaspoor. 'n Groot vakuole ontstaan aan die chalasa-kant van die kern terwyl 'n aantal kleiner vakoules aan die teenoorgestelde kant in die rigting van die mikropilum gevorm word (Fig.4.4.A). Die nusellusweefsel direk teenaan die embriosak degenerereer, die embriosak vergroot en word kegelvormig met die breë deel na die mikropilêre-kant en die spits deel na die chalasa-kant gerig, (Fig.4.4.A-D en Fig.4.6). Drie mitotiese delings volg en 'n aqtkernige, monosporiese Polygonum-tipe embriosak word gevorm (Fig.4.4 en 4.6 tot 4.8). Geen afwykings, abnormaliteite, reduksie of vermeerdering van die kerne is gedurende meqasporogenese of megaqametogenese waargeneem nie.

Volgens die versameldatums van die materiaal wat ondersoek is, is die tydsverloop 14 dae vanaf die aanvang van meqasporogenese totdat die volwasse embriosak gevorm word en die saadknop gereed is vir bevrugting. Meqasporogenese vind dus 14 dae voor volblom plaas.

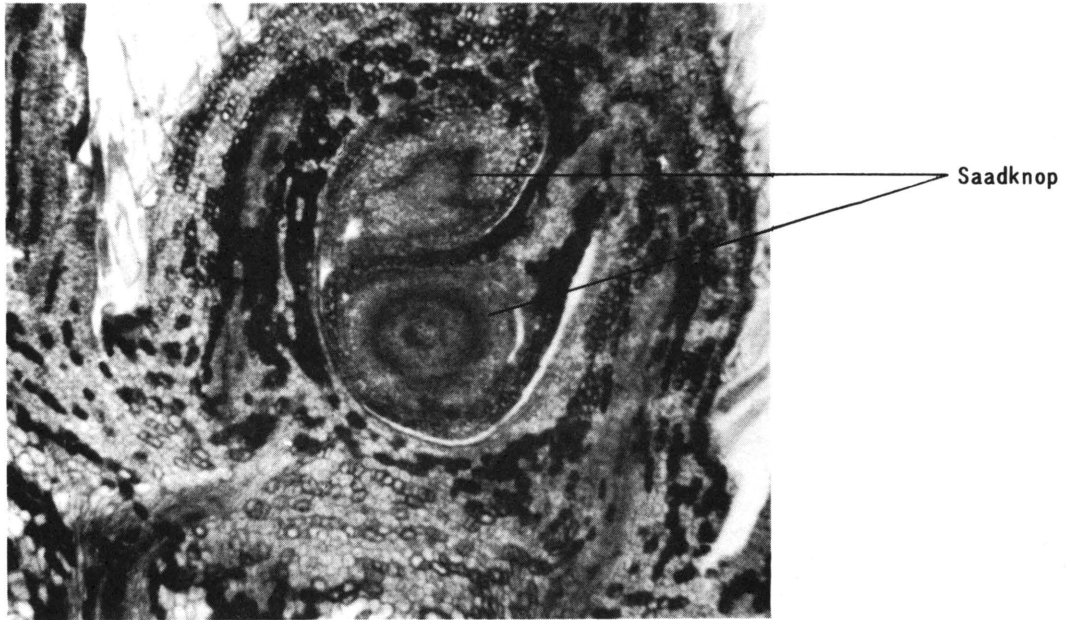


FIG. 4.9 Lengtesnee deur die vrugbeginsel van *F. speciosa* toon twee saadknoppe. x 80 FD.8a

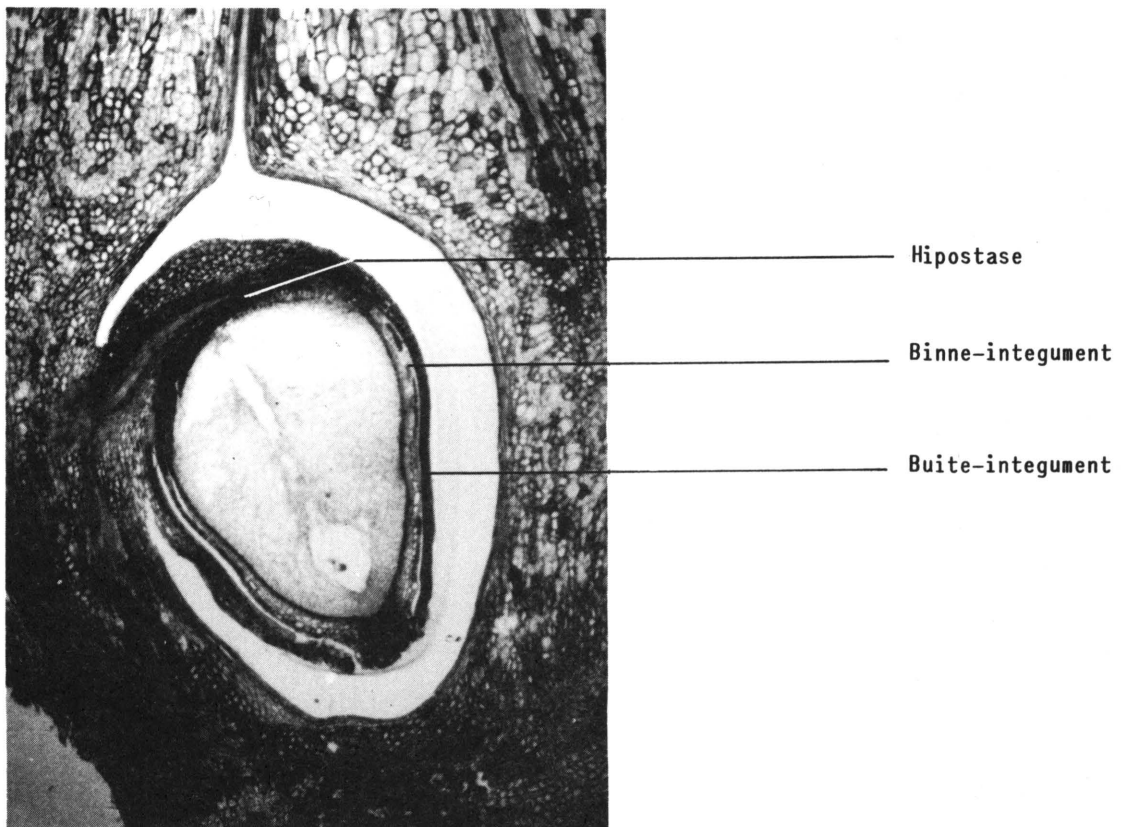


FIG. 4.10 Lengtesnee deur die vrugbeginsel van *F. speciosa* toon een hemitrope saadknop. x 500 FT.14c

F. speciosa

Die blom van F. speciosa besit 'n enkele vrugbeginsel en styl wat gevorm word deur een vrugblaar. Die vrugbeginsel bevat twee - maar meesal een - hemitropiese bitegmiese krassinusellêre saadknoppe (Fig.4.9 en 4.10).

Integumente

Die twee integumente is onvergroei en vry tot by die chalasa aan die basis van die nusellus. Wanneer die megaspoor-moedersel gevorm word, omsluit die binneste integument reeds die nusellus om die mikropielkanaal te vorm, maar die buite-integument is korter. Op diè tydstip is die binne-integument ongeveer 5 sellae in deursnee terwyl die buite-integument uit drie sellae bestaan (Fig.4.10).

Gedurende meqagametogenese verqroot die integumente vinniq deur seldeling en selverqroting. Na die eerste mitotiese deling, wanneer die embriosak twee kerne bevat, omsluit die buite-integument ook die nusellus. Terwyl die embriosak verqroot, verlenq die nusellus en die binne-integument verqroot aansienlik by die mikropilêre kant en vorm 'n verqrote topweefsel wat veroorsaak dat die buite-integument nie meer die binne-integument oordek nie (Fig.4.10).

In die volwasse saadknop is die binne-integument baie verqroot en bestaan dit uit ongeveer 10 sellae. Die buite-

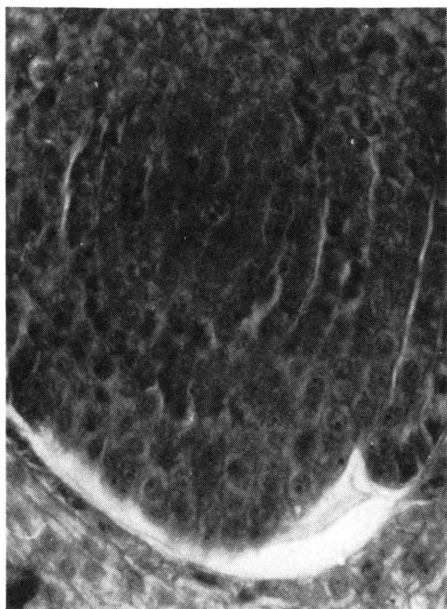


FIG. 4.11 Lengtesnee deur die saadknop van F. speciosa toon die megaspoormoedersel. x 350 FK.1c



FIG. 4.12 Lengtesnee deur die saadknop van F. speciosa toon die megaspoortetrate. x 650 FN15a



FIG. 4.13 Lengtesnee deur die saadknop van F. speciosa toon die ontwikkelende chalasale megaspoor. x 1000 FP.27b



FIG. 4.14 Lengtesnee deur die saadknop van F. speciosa toon die vroulike gametofiet. x 500 FJ.b2

integument is dun en ongeveer drie tot vyf sellae in deursnee.

Nusellus

Gedurende megasporogenese vergroot die nusellus deur periklinale delings en terselfderyd degenerereer die nusellusselle vanaf die embriosak in 'n sentrifugale rigting. Tussen die embriosak en nusellus-epidermis bly die nusellus ongeveer 12 tot 15 sellae in deursnee, maar by die mikropilêre kant verminder dit tot tussen ses en agt sellae in die volwasse saadknop. By die chalasa kom 'n hipostase met tannienbevattende selle in die nusellus voor (Fig.4.10). Die vaatbondel wat die saadknop binnedring, vertak in die chalasa teenaan die hipostase en strek tot by die oorgang van die chalasa en die binne-integument.

Megasporogenese

Die megaspoormoedersel is in die nusellusweefsel duidelik onderskeibaar as gevolg van sy groter vorm, duideliker waarneembare kern en digte sitoplasma (Fig.4.11). Na meiose word 'n liniêre tetraede gevorm (Fig.4.12). Die drie mikropilêre megaspore degenerereer terwyl die chalasale megaspoor vergroot, (Fig.4.13), funksioneel bly en oorsprong gee aan die vroulike gametofiet (Fig.4.14).

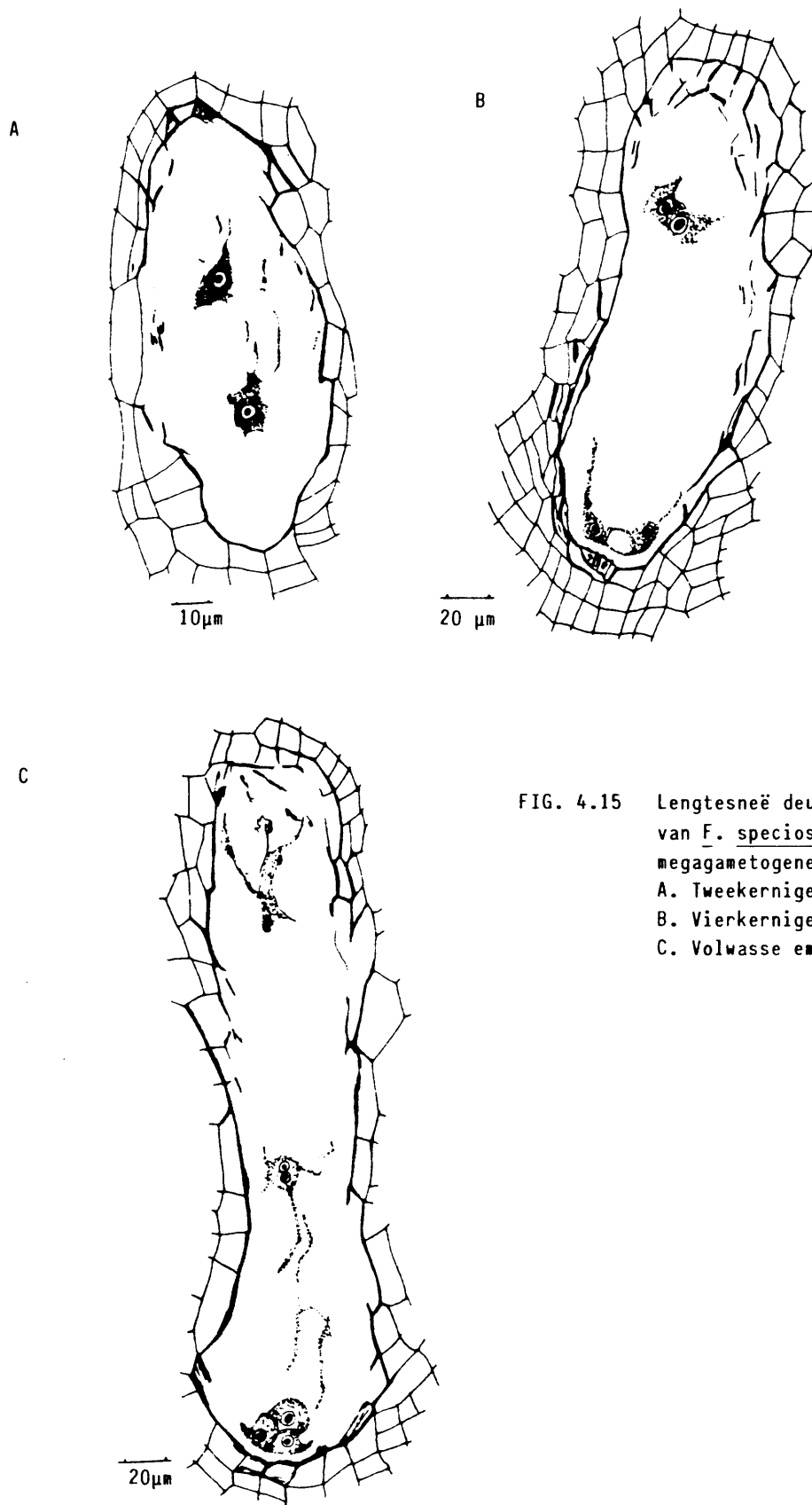


FIG. 4.15 Lengtesneë deur die saadknop van *F. speciosa* gedurende megagametogenese.
A. Tweekernige embriosak. FD.2a
B. Vierkernige embriosak. FE.4a
C. Volwasse embriosak. FS.16b

Megagametogenese

Die funksionele megaspoor vergroot waarna drie mitotiese delings volg om oorspronk te gee aan die volwasse aqtkernige, monosporiese Polygonum-tipe embriosak (Fig.4.15). Die driesellige eierapparaat is geleë in die mikropilêre deel teenaan die embriosakwand. Die eiersel lê diq teenaan die twee sinergiede wat elkeen 'n duidelike laterale induiking het en aan die selle die tipiese haak voorkoms gee.

Die twee poolkerne versmelt nie voor bevrugting nie en is baie naby die eiersel geleë in die breër deel van die embriosak. Die antipodeselle degenerer voor bevrugting en in die volwasse embriosak is tekens van die oorblyfsels daarvan te sien.

Geen afwykings van die ontwikkelingspatroon van die embriosak is opgemerk in die materiaal wat ondersoek is nie.

BESPREKING

Die voorkoms van twee atropiese saadknoppe in die vrugbeginsel van M. integrifolia is 'n eienskap wat reeds beskryf is deur Kausik (1938), Hartung & Storey (1939) en Sedgley (1981). Die vrugbeginsel van F. speciosa, daarenteen, bevat soms twee, maar meesal een hemitropiese saadknop. Haber (1966) het herbariummateriaal van F. speciosa ondersoek en

meld dat in een eksemplaar 'n volwasse en abortiewe saadknop in een vrugbeginsel gevind is. Die voorkoms van twee saadknoppe by F. speciosa dui op 'n verskil met F. macnaughtonii, waar Jordaan (1944) net een saadknop per vrugbeginsel gevind het. Hy meld dat Brabeium stellatifolium L. die enigste geslag van die Suid-Afrikaanse Proteaceae is wat twee saadknoppe in 'n enkele vrugbeginsel bevat. Die bevindings van hierdie studie toon dat dit nie die geval is nie en dat ook by F. speciosa twee saadknoppe per vrugbeginsel kan voorkom. Ten opsigte van diè eienskap is daar skynbaar 'n verband tussen Faurea en Brabeium van Suid-Afrika en Macadamia van Australië, waar daar ook twee saadknoppe per vrugbeginsel voorkom. Volgens Venkata Rao (1971) is die voorkoms van twee of meer saadknoppe by die Proteaceae 'n primitiewe eienskap.

Volgens Kausik (1938) gee 'n eensellige argespoor by M. ternifolia oorsprong aan 'n megaspoormoedersel en 'n pariëtale weefsel. Hy meld dat dit moeilik is om die argespoorsel uit te ken, maar dit is onderskeibaar as gevolg van die selle se mediane posisie in die nusellus en sy groot kern. Hy meld verder dat die verdeling van die argespoorsel in 'n primêre pariëtale sel en die megaspoormoedersel nie gevind kon word nie, maar dat dit afgelei kon word van die aanwezigheid van 'n groot massa pariëtale weefsel wat later die kenmerkende klieraagtige toppunt van die nusellus vorm. Syns insiens is die ontwikkeling van die megaspore en die vorming van die embriosak normaal, maar hy meld nie of 'n liniêre

tetrade gevorm word nie. Hy dui in Fig.37 van die ontwikkelende megaspoor nie die posisie van die drie degenererende megaspore aan nie en geen afleiding is dus moontlik oor die posisie en vorm van die tetrade nie. In hiërdie ondersoek is by sowel M. integrifolia as by F. speciosa geen argespoorsel opgemerk nie en die enigste sel in die nusellusweefsel wat van die ander onderskei kon word, was die megaspoormoedersel. Jordaan (1944) het by die Suid-Afrikaanse genusse van die Proteaceae wat hy ondersoek het geen argespoorsel waargeneem nie. Hy meld verder dat by al die spesies wat hy ondersoek het die megaspoormoedersel verdeel om 'n liniêre tetrade te vorm.

By F. speciosa kom twee intequmente voor wat reeds na die eerste mitotiese deling van die megaspoor die nusellus volledië omsluit. Die selle wat die endostoom omgrens, bevat tanniene, is baie groot en papilvormig en die papillae sluit inmekaar. Jordaan (1944) het by F. macnaughtonii ook selle met 'n gekleurde inhoud rondom die endostoom waarneem en hy noem dit 'n topweefsel. By M. integrifolia is 'n topweefsel afwesig, aangesien die intequmente nie die nusellus volledië omsluit nie.

By M. integrifolia en F. speciosa kom 'n hipostase voor en dit is ook deur Kausik (1938) by Macadamia beskryf terwyl Jordaan (1944) die weefsel by F. macnaughtonii as basaalweefsel aandui.

Die ontwikkeling van die embriosak by M. integrifolia en F. speciosa toon geen afwykings nie. Die megaspoormoedersel gee oorspronk aan 'n liniêre tetraede en die mikropilêre megaspoor verdeel om 'n tipiese monosporiese aqtkernige Polygonum-tipe embriosak te vorm. Die bou en grootte van die integumente verskil egter en dit is tipies van die groot variasie wat na bevrugting by die saadhuid van die verskillende genusse van die Proteaceae voorkom en dit word volledig in Hoofstuk 6 bespreek.

Die ontwikkelingsperiode van die embriosak van Macadamia is nog nie voorheen aangeteken nie. Dit is egter belangrik om die tydsverloop in aq te neem en in verband te bring met die faktore wat 'n skadelike of stremmende invloed kan hê op die ontwikkelende embriosak. Die kort periode van twee weke vanaf die deling van die megaspoormoedersel tot volblom is 'n voordeel, aangesien die sensitiewe periode wat deur stremming beïnvloed kan word dus redelik kort is.

M. integrifolia is van landboukundige belang en vir 'n volledige oorsig van die ontwikkelingspatroon van die vrug sluit die resultate van hierdie ondersoek aan by diê oor die blomooqdifferensiasie, embriogenie en vrugontwikkeling wat in die ander Hoofstukke bespreek word.

VERWYSINGS

- HABER, J.M., 1966. Comparative anatomy and morphology of flowers and inflorescences of the Proteaceae. III. Some African taxa. Phytomorph., 16, 490-527.
- HARTUNG, M.E. & STOREY, W.B., 1939. The development of the fruit of Macadamia ternifolia. J. Agric. Res., 59, 397-406.
- JOHANSEN, D.A., 1940. Plant microtechnique. New York: McGraw-Hill.
- JORDAAN, P.G., 1944. Die morfologie van die saadknop van die Suid-Afrikaanse Proteaceae. Ongepubliseerde D.Sc. proefskrif. Univ. van Stellenbosch.
- KAUSIK, S.B., 1938. Studies in the Proteaceae. Floral anatomy and morphology of Macadamia ternifolia F. Muell. Proc. Ind. Acad. Sci., B, 8, 45-62.
- SEDGLEY, M., 1981. Early development of the macadamia ovary. Austr. J. Bot., 29, 185-193.
- VENKATA RAO, C., 1971. Proteaceae. Bot. Monograph, 6, CSIR, New Delhi.

HOOFSTUK 5

EMBRIOGENIE VAN Macadamia integrifolia EN

Faurea speciosa

INLEIDING

Bevrugting en die daaropvolgende ontwikkeling van die embryo is bepalend vir vrugset en vruggroei en is dus 'n belangrike stadium gedurende die vruggroeiproses. Vir 'n studie van vrugset, vrugval en vrugontwikkeling moet embriogenie die basis vorm.

Min inligting is bekend oor die ontwikkeling van die embryo van Macadamia integrifolia Maiden & Betche. Kausik (1938) maak melding van die deling van die sigoot om die tweesel stadium in die embriogenie te vorm en noem voorts dat hy nie die verdere delings kon bestudeer nie, aangesien die meeste saadknoppe na bevrugting gedegenerereer het. Sedgley (1981) meld dat die opeenvolgende delings plaasvind om 'n bolvormige embryo met 'n kort suspensor te vorm. Strohschen (1985) rapporteer ook die voorkoms van 'n tydelike, kort suspensor. Die ontwikkeling van die endosperm is deur Hartung & Storey (1939) beskryf en hulle het bevind dat dit ten aanvang vrykernig is en na aqt weke sellulêr word. Strohschen (1985) het gevind dat die endosperm na 12 weke sellulêr word. Volgens Kausik (1938) en Sedgley (1981) is dit slegs die endosperm in die boonste gedeelte van die embryosak wat sellulêr is terwyl die chalasale deel se endo-

sperm vrykerniq bly.

Dit blyk dus dat die inligting oor die ontwikkeling van die embrio en endosperm verskil en d  arom is hierdie studie onderneem.

Om 'n vollediger beeld van die embriogenie by die Proteaceae te verkry, is Faurea speciosa Welw. by die studie ingesluit, aangesien die embriogenie van die spesie nog onbekend is.

MATERIAAL EN METODE

Blomme en daarna vruqqies van M. integrifolia en F. speciosa is weekliks, vanaf volblom totdat die saadlobbe gedifferensieer het, versamel en in FAA gefikseer (Johansen, 1940).

Die vruqbeqinsels van M. integrifolia asook di  van F. speciosa het baie hare en die vruqbeqinselwand van laasgenoemde is hard. Alle blomme  n vruqte is dus na fiksering gedissekteer om die blomblare, hare en dele van die vruqbeqinselwand en vruqwand te verwyder.

Die materiaal is daarna vir mikroskopiese ondersoek voorberei, soos reeds in Hoofstuk 2 beskryf is.

In die studie van die differensiasie van die sigoot en ontwikkeling van die embrio is die klassifikasie van Johansen

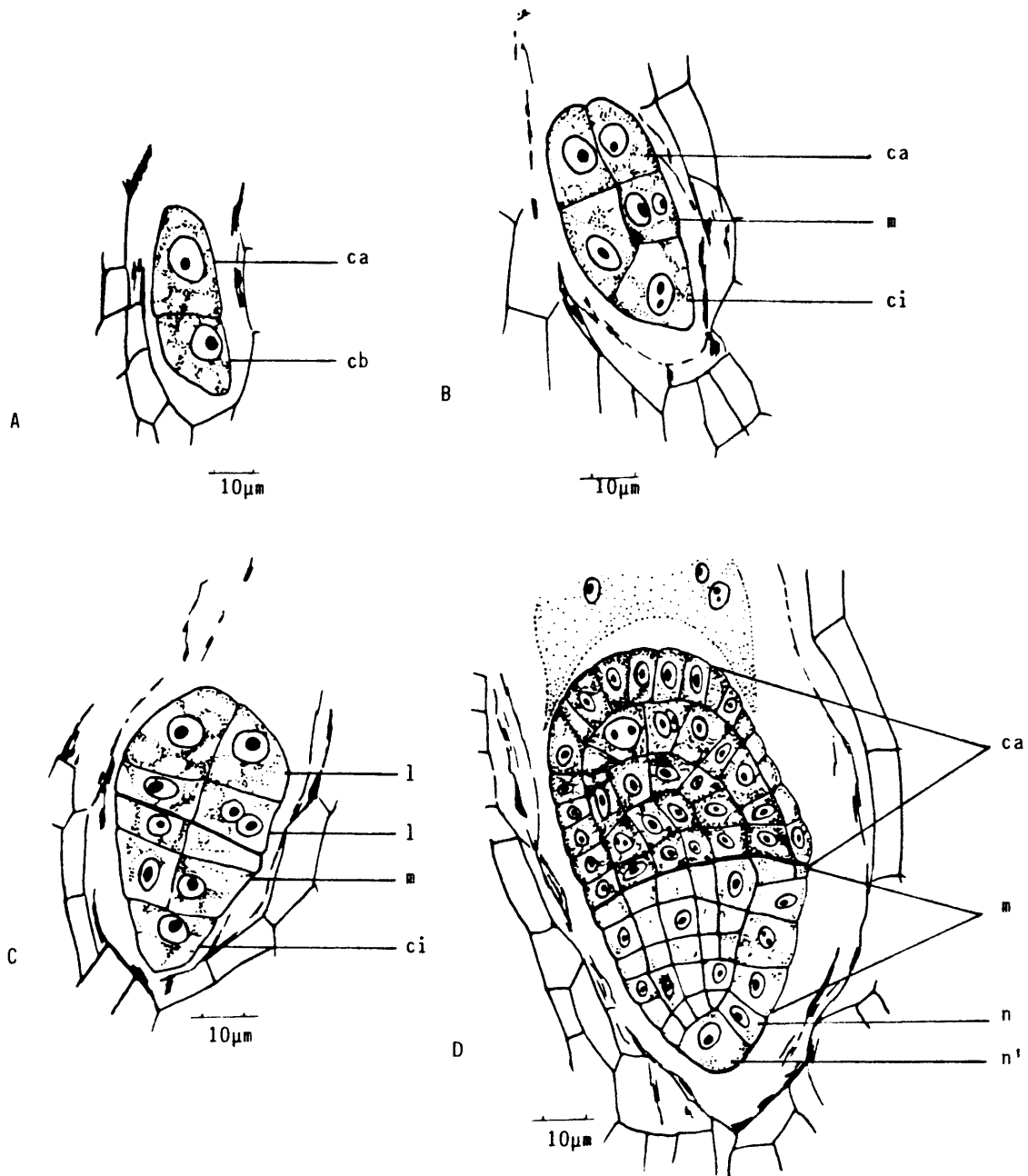


FIG. 5.1 Lengtesneë van die ontwikkelende embrio van M. integrifolia

A. Tweesel-stadium. MGG.17

B. Vyfsel-stadium. MAA.3b

C. Negesel-stadium. MGG.7a

D. Ontwikkelende embrio wat uit ongeveer 64 selle bestaan. MLL.6b

(1950) gevolg om die embrio-ontwikkeling te beskryf en die embrio-tipes te klassifiseer. Die datum waarop die volwasse embriosak waargeneem is, is as volblom geneem vir die berekening van die periode van vruggroei.

RESULTATE

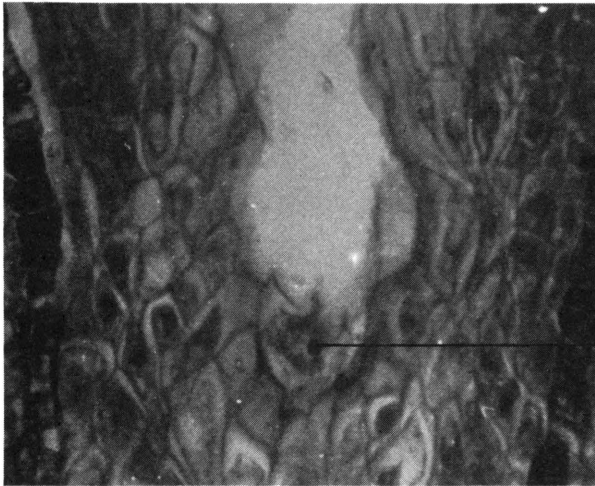
M. integrifolia

Embrio

In hierdie studie is die versmelting van die twee manlike gamete met onderskeidelik die eiersel en sekondêre embriosakkern nie waargeneem nie. In materiaal wat 'n week na die volblomstadium versamel is, kon die sigoot duidelik onderskei word aan sy grootte en posisie by die mikropilum (Fig. 5.2). Die sentraalgeleë primêre endospermkern het op dié tydstip reeds begin om die nukleêre endosperm te vorm.

Twee weke na volblom is die eerste transversale deling van die sigoot waargeneem, gevolg deur die vorming van 'n selwand om die eerste twee selle van die pro-embrio te vorm. Die sel naaste aan die mikropilum is die basale sel (cb) terwyl die teenoorgestelde sel die terminale sel (ca) is (Fig. 5.1A).

Die terminale sel van die pro-embrio ondergaan vervolgens 'n lengtedeling en twee naasmekaarliggende terminale selle (q) ontstaan. Die basale sel deel daarna presies op dieselfde wyse en 'n viersellige pro-embrio, bestaande uit twee reekse



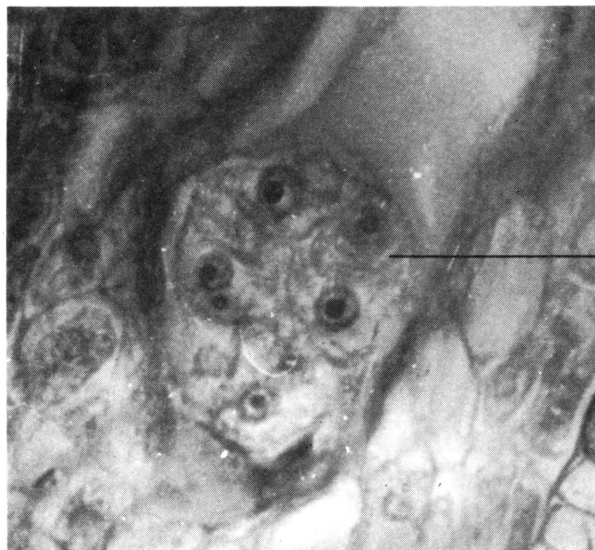
Sigoot

FIG. 5.2 Lengtesnee deur die saadknop van M. integrifolia toon die sigoot. x 500 MAA.11



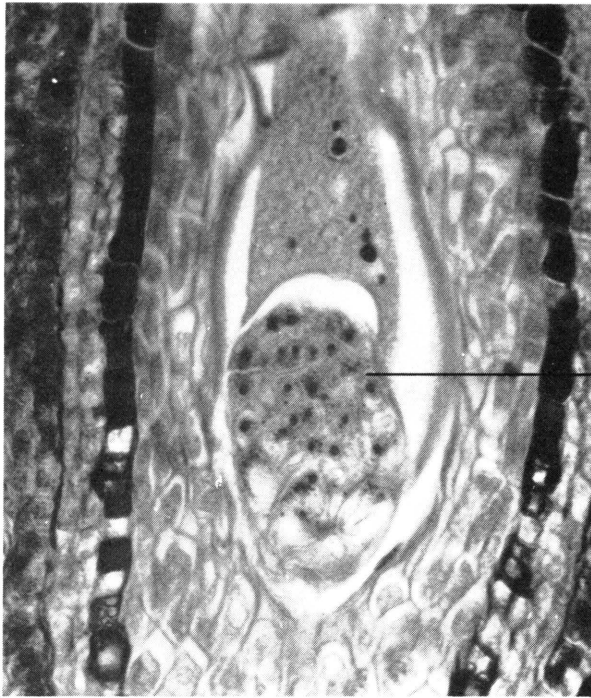
Embrio

FIG. 5.3 Lengtesnee van die vyfsel-pro-embrio van M. integrifolia. x 550 MAA.3b



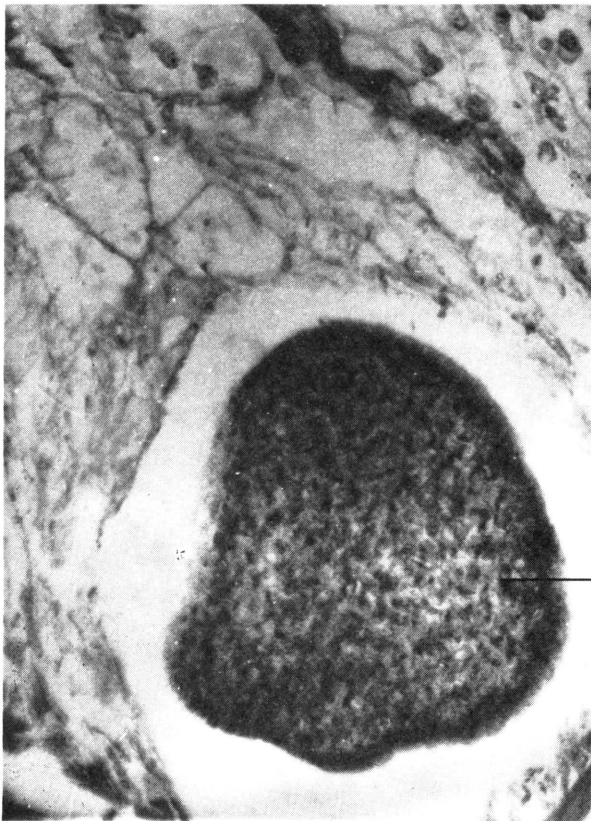
Embrio

FIG. 5.4 Lengtesnee van die negesel-pro-embrio van M. integrifolia x 800 MLL.6b



Embrio

FIG. 5.5 Lentesnee van die ontwikkelende embrio van M. integrifolia wat uit ongeveer 64 selle bestaan. x 400 MLL.4a



Embrio

FIG.5.6 Lentesnee van die ontwikkelende embrio van M. integrifolia. Differensiasie van die weefselstreke begin. x 175 MH.5a

van twee selle elk, word gevorm. Een van die twee basale selle deel met 'n skuinswand om die doqtersel (ci) te vorm, wat 'n sentrale posisie basaal van die doqterselle (m) inneem. Vervolgens deel die twee terminale selle (q) transversaal om die kwadrant stadium van die terminale sel (ca) te vorm. Die deling van die twee selle vind plaas as een proses met 'n moontlike klein tydverskil tussen die delingsprosesse. Die kwadrant bestaan uit twee reekse selle l en l' en verteenwoordig die saadlobstreek en die stingel-aanleg. Die middelste reeks selle (m) verteenwoordig die hipokotielstreek (Fig.5.1B en Fig.5.3). Die selle ondergaan verdere lengtedelings om 'n aantal doqterselle te vorm wat oorspronk gee aan die sentrale silinder van die stingel. Die onderste sel (ci) funksioneer as hipofise. Hierdie sel deel in die lengte en daarna volg transversale en lengtedelings om die doqterselle n en n' te vorm. Die doqterselle van ci gee oorspronk aan die wortel-weefsel en wortelmussie. 'n Suspensor ontbreek (Fig.5.1 en 5.4-6).

Volgens die ontwikkelingspatroon blyk dit dat die oorspronklike terminale sel (ca) en die basale sel (cb) eweveel bydra tot die ontwikkeling van die embrio en volgens Johansen (1950) se klassifikasie is dit 'n Asterad-tipe en wel die Penaea-variasie, aangesien geen suspensor aanwesig is nie.

Verdere delings vind in al die streke van die pro-embrio plaas en gedurende die latere stadiums is dit opmerklik dat

die selle van die terminale deel baie meer plasmaryk is as die selle van die basale helfte. Die terminale deel neem vinnig toe in breedte en die pro-embrio word dan kegelvormig.

Na die sestien-sel-stadium deel die terminale selle periklinaal. Die buitenste laag selle gee uiteindelik oorsprong aan die epidermis terwyl die hipodermale selle in twee meristeme ontwikkel om oorsprong te gee aan die twee saadlobbe. Die middelselle (m) deel ook periklinaal - die buitenste selle gee oorsprong aan die epidermis-aanleg en die binneste selle vervolgens aan die peribleem en die plerom. Die selreëse n en n' verdeel en gee oorsprong aan die wortelaanleg en wortelmussie. Na differensiasie en verdere ontwikkeling van die embrio vergroot die saadlobbe baie en vul uiteindelik die hele saadholte.

Die ontwikkeling van die embrio kan soos volg uiteengesit word -

Eerste sel-generasie:

Die pro-embrio bestaan uit twee selle

ca

cb.

Tweede sel-generasie:

Die pro-embrio bestaan uit vier selle in twee reëse van twee selle elk

ca

cb.

Derde sel-generasie:

Die pro-embrio bestaan uit aq t selle

ca = l en l'

cb = m en ci.

Vierde sel-generasie:

Die pro-embrio bestaan uit 16 selle

l en l' = saadlobstreek en stingelaanleg

m = hipokotielstreek

ci = n en n' = wortelweefsel en wortelmussie.

Die tydsverloop van die embrio se ontwikkeling is bereken volgens die mikrotoomsneë van gefikseerde materiaal wat op spesifieke datums versamel is. Die ontwikkelingspatroon word aangegee in Tabel 5.1

Tabel 5.1.

Ontwikkeling van die embrio van M. integrifolia vanaf volblom tot die hartstadium:

Datum	Ontwikkelingsstadium	Dae na vol- blom	Vrugdeursnee (mm)
16/9/68	Volblom	-	0,56
23/9/68	Siqoot	7	2,1
30/9/68	Twee-sel pro-embrio	14	2,3
7/10/68	64-sel pro-embrio	21	4,5
14/10/68	Embrio hartvormig		
	Endospermselle vorm	28	6,7

Endosperm

Na bevrugting deel die endospermkern om oorsprong te gee aan die endospermweefsel. Die opvolgende delings van die jong endosperm vind plaas sonder die vorming van selwande. Die endosperm is dus nukleêr. Die kerne kom verspreid voor in die embriosak, maar is meer gekonsentreerd in die mikropilêre deel naby die sigoot en die latere pro-embrio. Die deel van die embriosak het 'n besonder digte sitoplasma met 'n fyn korrelrige struktuur en baie vrye endospermkerne. In die rigting van die chalasa ontstaan gekronkelde sitoplasmastringe met verspreide kerne.

Namate die jong vruggie en pro-embrio groei, vergroot die embriosak en die endospermweefsel vermeerder. Op die tydstip wanneer die embrio uit ongeveer 64 selle bestaan, is die endosperm nog nukleêr. Sodra differensiasie van die embrio begin, word selwande tussen die kerne gevorm en endospermselle word gevorm.

Selwandvorming vind in die endosperm ongeveer vier weke na volblom plaas (Tabel 5.1). Die selle is groot, dunwandig met duidelike kerne, kernliqqaampies en groot vakuole.

Gedurende die ontwikkeling van die embrio en vergroting van die saadlobbe word die endosperm volledig verbruik. Die ryp saad is kiemwitloos en die saadlobbe vul die hele saadholte.

Nusellus

In die volwasse saadknop van M. integrifolia is ongeveer vier tot ses lae nusellusselle aanwesig. Na bevrugting en die aanvang van embryo- en endosperm-ontwikkeling vind aktiewe seldeling in die chalasale deel van die nusellus plaas. Die deel van die nusellus vergroot baie en die aktiefdelende selle is klein met duidelike kerne en 'n digte sitoplasma. Die nusellusselle in direkte kontak met die embryo en endosperm is groot en plasma-arm. Hierdie selle raak gereedelik los van mekaar, degenerereer en word geabsorbeer deur die ontwikkelende embryo. Namate die nusellus geabsorbeer word, word dit vanaf die chalasale kant aangevul deur die groot hoeveelheid selle wat gevorm word deur seldeling. Die nusellusselle van die mikropilêre deel vergroot, maar geen seldeling vind in die deel van die nusellus plaas nie. Die selle het groot vakuole en word nie gedurende die vroeë ontwikkeling van die embryo geabsorbeer nie (Fig.5.5).

Sodra die saadlobbe van die embryo begin differensieer, is die opname van die nusellus vinnig en die delingsaktiwiteit van die selle neem af. Wanneer die embryo volwassenheid bereik, is die nusellus volledig geabsorbeer.

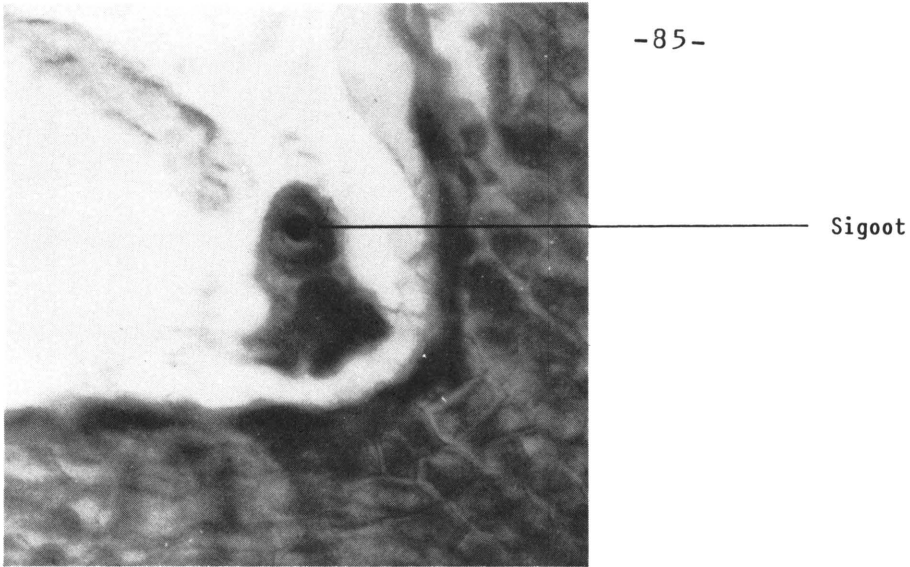


FIG. 5.7 Lengesnee deur die saadknop van F. speciosa toon die sigoot. x 675 FH.33

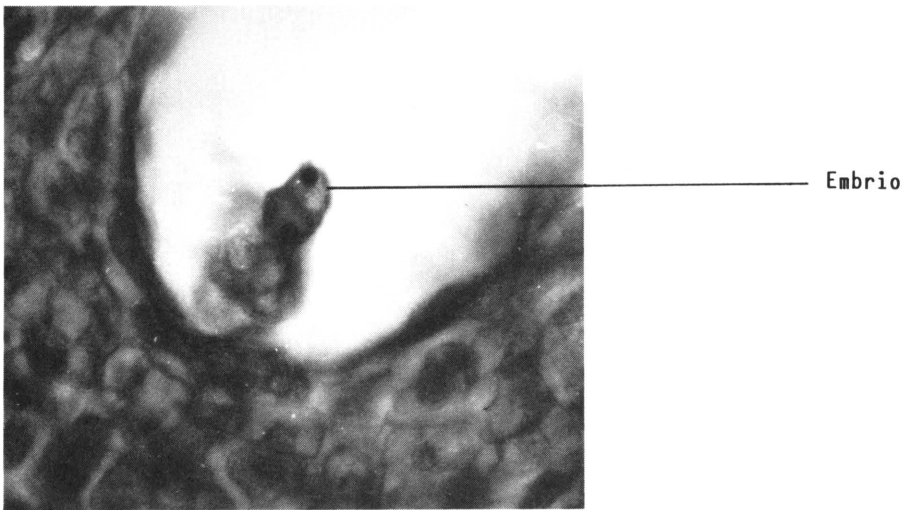


FIG. 5.8 Lengesnee deur die saadknop van F. speciosa toon die tweesel-pro-embrio. x 300 FH.33b

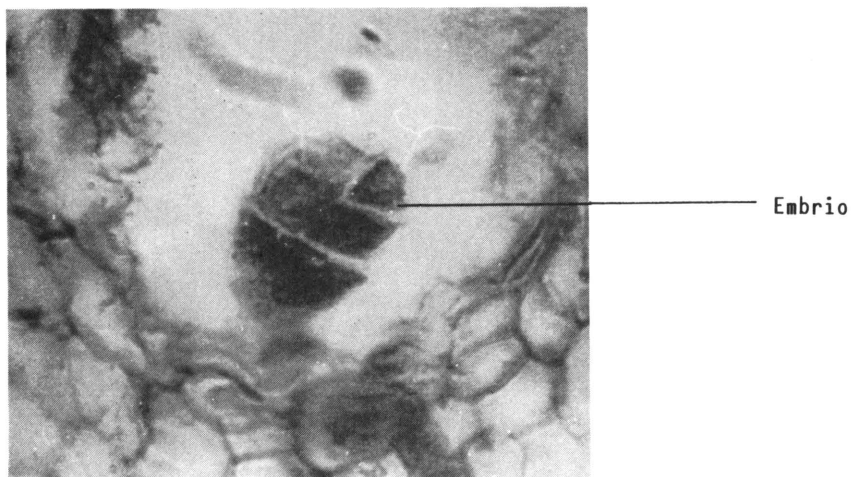


FIG. 5.9 Lengesnee deur die ontwikkelende embrio van F. speciosa toon die agtsel-stadium. x 375 FH.2d

F. speciosa

Embrio

By F. speciosa vind die delings van die sigoot en pro-embrio op dieselfde wyse plaas as die delings van die pro-embrio by M. integrifolia wat reeds volledig beskryf is (Fig.5.7 tot 5.9).

Die eerste deling van die sigoot is transversaal, waarna die terminale sel en basale sel lengtedelings ondergaan. Een van die basale selle deel verder om die onderste doqtersel te vorm. Verdere delings vind daarna in al die dele van die pro-embrio plaas om die verskillende embriostreke te vorm. Die terminale deel verteenwoordig die saadlobstreek terwyl die onderste sel oorsprong gee aan die wortelweefsel en wortelmussie. 'n Suspensor is afwesig. (Fig.5.9).

Volgens Johansen (1950) se klassifikasie is die embrio van F. speciosa ook 'n Asterad-tipe, Penaea-variasie.

Na aanleiding van die versameldatums van die materiaal wat ondersoek is, is die tydsverloop vanaf volblom tot bevrugting en daarna totdat die sigoot verdeel ongeveer twee weke.

Endosperm

Na bevrugting deel die endospermkern in die embriosak en gee oorsprong aan die nukleêre endosperm. Die deel van die endospermweefsel naby die embrio is besonder plasmaryk met 'n

fyn korrelrige struktuur en 'n groot konsentrasie van vrye kerne. In die lengte van die embriosak is duidelike gekronkelde sitoplasmastringe met verspreide kerne wat strek tot teenaan die nusellus by die chalasale deel van die embriosak.

In die endosperm word selwande later gevorm en gedurende die ontwikkeling van die embrio word die endosperm volledig verbruik. Die ontwikkelingspatroon is in ooreenstemming met diè van M. integrifolia.

Nusellus

In die volwasse saadknop is daar ses tot agt lae nusellusselle geleë tussen die embriosak en die nusellus-epidermis. Na bevrugting, terwyl die pro-embrio ontwikkel, deel die nusellusselle van die chalasale kant aktief en die weefsel vergroot vinnig. Hierdie selle is klein en plasmaryk in teenstelling met die res van die nusellusselle wat groot en plasma-arm is en groot vakuole besit. Die selle van die mikropilêre deel vergroot baie en die deel van die nusellusstulp uit in die rigting van die mikropilum. Die nusellusselle teenaan die embriosak vergroot uitermate, besit groot vakuole, raak los van mekaar en sommige "dryf" binne die embriosak rond voordat hulle finaal geabsorbeer word deur die ontwikkelende embrio. Namate die nusellusweefsel geabsorbeer word, vergroot die embriosak en strek uiteindelik tot by die chalasa waar die delingsaktiwiteit dan begin vermind. Die nusellus word uiteindelik volledig geabsorbeer

deur die ontwikkelende embrio en in die ryp saad kom geen nusellus voor nie.

BESPREKING

Embrio

In hierdie studie van M. integrifolia is gevind dat die sigoot ongeveer twee weke rustend bly. Die deling van die sigoot is waargeneem in materiaal wat twee weke na volblom versamel is. Dit is twee tot drie weke vroeër as wat Sedgley (1981) en Strohschen (1985) gevind het, naamlik dat die deling van die sigoot vier tot vyf weke na volblom plaasvind. In die studie deur Kausik (1938) meld hy net dat die sigoot lank neem om te verdeel maar hy gee geen aanduiding van die tydsverloop nie. Dië resultate dui daarop dat die sigoot 'n lang periode rustend kan bly. Die rusperiode kan moontlik geïnduseer wees deur stremmende lae of hoë temperature gedurende die periode van volblom en bevrugting. Aangesien die sigoot dus reeds twee weke na volblom verdeel en die embrio-ontwikkeling 'n aanvang neem, bestaan die moontlikheid dat 'n hoër persentasie vrugset onder gunstige groeitoestande verkry kan word in teenstelling met 'n vyfweke-rusperiode van die sigoot waartydens beskadiqing en sigoot-afsterwing mag plaasvind. Dit is derhalwe belangrik om die faktore te bestudeer wat die deling van die sigoot kan vertraag.

In hierdie ondersoek is by F. speciosa gevind dat die sigootdeling ook ongeveer twee weke na volblom plaasvind.

By M. integrifolia en F. speciosa is die deling van die sigoot transversaal, waarna die opeenvolgende delings plaasvind totdat die hele saadholte gevul en die embryo-ontwikkeling voltooi is. Sedgley (1981) en Strohschen (1985) het nie die seldelings van die pro-embrio beskryf nie en meld dat 'n bolvormige embryo met 'n suspensor gevorm word. In hierdie studie van die embryo van M. integrifolia is geen suspensor waargeneem nie en die embryo word as 'n Asterad-tipe (Penaea-variasie) geklassifiseer.

Volgens die embrioklassifikasie van Johansen (1950) is die embriotipes van sowel M. integrifolia as F. speciosa geklassifiseer as die Penaea-variasie van die Asterad-tipe. Venkata Rao (1971) verklaar dat die embryo-ontwikkeling by die Proteaceae merkwaardig eenvormig is en hy klassifiseer dit ook as die Penaea-variasie van die Asterad-tipe. Ongeukkig meld hy nie watter spesies ondersoek is nie, maar hy gee in sy Fig. 69 'n reeks tekeninge van die embryo-ontwikkeling van Bellendena montana. Die aanwesigheid van 'n suspensor volgens Sedgley (1981) en Strohschen (1985) word dus betwyfel, veral aangesien die vroeë ontwikkeling nie opgevolg is nie.

Endosperm

Uit hierdie studie het dit geblyk dat die endospermweefsel by sowel M. integrifolia as F. speciosa nukleêr is terwyl selwande ongeveer vier weke na volblom gevorm word.

Kausik (1938) het bevind dat die endospermweefsel by Macadamia in die mikropilêre deel sellulêr word, maar in die chalasale deel nukleêr bly. Volgens hom vorm die onderste deel van die embriosak uitstulpinge wat in die voedingweefsel van die nusellus en chalasa vertak en 'n "veriform appendage" vorm. Volgens Hartung & Storey (1939) is die endosperm van M. ternifolia gedurende die vroeë ontwikkelings stadium nukleêr, maar ongeveer aqt weke na bevrugting het selwande reeds gevorm en die sellulêre endosperm vul dan die grootste deel van die embriosak. Die outeurs maak glad nie melding van die "veriform appendage" wat Kausik (1938) beskryf nie en volgens hulle stelling kan alleen afgelei word dat die endospermweefsel volledig sellulêr is behalwe vir 'n klein deeltjie wat ongelukkig nie deur hulle gespesifiseer word nie.

Volgens Sedgley (1981) begin selwandvorming in die endosperm ongeveer vyf tot aqt weke na volblom en vind dit in die mikropilêre deel plaas. Ongelukkig het sy nie die embrio-ontwikkeling tot die hart stadium gevolg nie en haar gevolgtrekking is dus gebaseer op die vroeë ontwikkelingsperiode waartydens die endosperm nie volledig sellulêr is nie.

Alhoewel daar in die vroeë stadium van ontwikkeling by M. integrifolia en F. speciosa sprake is van nukleêre endospermstringe in die chalasale deel van die embriosak word die hele endospermweefsel sellulêr en geen "veriform appendage" is waargeneem gedurende hierdie ondersoek nie. Hierdie

bevinding stem volkome ooreen met Venkata Rao (1971) wat meld dat daar by Macadamia en Banksia 'n geringe haustoriumaktiwiteit in die distale deel is, maar uiteindelik word die hele endosperm sellulêr.

In 'n studie van Suid-Afrikaanse Proteaceae kom Jordaan (1944) tot die slotsom dat by al die inheemse Proteaceae die ontwikkelende endosperm 'n stadium deurgaan waarin dit uit 'n sellulêre gedeelte in die mikropilêre deel van die embriosak en 'n nukleêre deel in die antipodale deel van die embriosak bestaan. By die meeste soorte word sellulêre endosperm ook in die antipodale deel gevorm. Hy het bevind dat daar in 'n groot deel van die embriosak van Brabeium stellatifolium L. nooit sellulêre endosperm gevorm word nie en by die spesie is ook gevind dat die antipodedeel van die embriosak vertak is. Hy het egter bevind dat by geen Suid-Afrikaanse soort die asellulêre aanhangsel gedurende die ontwikkeling gekronkeld is nie.

Die bevindings in hierdie studie van die endosperm-ontwikkeling van M. integrifolia en F. speciosa verskil dus wesentlik van diè van Kausik (1938) en stem in hooftrekke ooreen met die bevindings van Jordaan (1944) t.o.v. die meeste Suid-Afrikaanse spesies van die Proteaceae en ook met die beskrywing van Venkata Rao (1971), Strohschen (1985) en Hartung en Storey (1939), wat meld dat die endosperm volledië sellulêr word by Macadamia.

Aangesien die endospermweefsel 'n voedingsmedium vir die ontwikkelende embrio is, is dit belangrik om daarop te wys dat dit in hierdie studie gevind is dat selwandvorming in die endosperm plaasvind wanneer die hartvormige embrioliqqaam gevorm word. Die snelle ontwikkelingsperiode van die endospermweefsel waartydens selwande gevorm word, stem dus ooreen met die periode van seldifferensiasie in die embrio waartydens die saadlobbe vergroot en die verskillende weefselstreke differensieer. Die embrio-ontwikkeling vind plaas ten koste van die endospermweefsel wat uiteindelik volledig deur die ontwikkelende embrio verbruik word.

In die volwasse saad van sowel M. integrifolia as F. speciosa is geen endosperm aanwesig nie.

Nusellus

In die volwasse saadknop van M. integrifolia is vier tot ses lae nusellusselle aanwesig terwyl die nusellus van F. speciosa groter is en uit ses tot agt sellae bestaan. By albei is gevind dat die nusellusweefsel in die chalasale deel na bevrugting baie vergroot en as perisperm gedurende die ontwikkeling van die embrio funksioneer. Seldeling vind aktief in diè deel plaas terwyl die nusellusselle teenaan die embriosak degenerereer namate die embriosak vergroot. Kausik (1938) het dieselfde gevind in sy studie van M.

integrifolia terwyl Jordaan (1944) meld dat seldeling na bevrugting in die nusellus by B. stellatifolium, Protea en ander spesies plaasvind.

By M. integrifolia en F. speciosa vind geen seldeling in die mikropilêre deel van die nusellus plaas nie, maar slegs selvergroting. Die nusellus van F. speciosa vergroot uitermate en stulp uit in die rigting van die mikropilum in teenstelling met M. integrifolia waar die vergroting van die nusellusselle minder is.

Namate die embriosak by albei spesies vergroot en die embrio ontwikkel, verminder die seldelingsaktiwiteit in die chalasale deel van die nusellus geleidelik en dit word uiteindelik volledig geabsorbeer.

Venkata Rao (1971) meld ook dat die nusellus by die genusse van die subfamilie Proteoideae eers laat gedurende die ontwikkeling van die embrio geabsorbeer word.

In die volwasse saad van sowel M. integrifolia as F. speciosa is geen perisperm aanwesig nie.

Die eerste vier weke na volblom is krities vir die ontwikkeling van die embrio by M. integrifolia. Aangesien daar volgens ander outeurs 'n verskil in die ontwikkelingsperiode, bestaan, is dit noodsaaklik dat omgewingsfaktore gedurende vrugset en embrio-ontwikkeling gemoniteer word om

enige stremming in die embrio-ontwikkelingsperiode te identifiseer om met embrio-afsterwing en vrugontwikkeling te korreleer.

VERWYSINGS

- HARTUNG, M.E. & STOREY, W.B., 1939. The development of the fruit of Macadamia ternifolia. J. Agric. Res., 59, 397-406.
- JOHANSEN, D.A., 1940. Plant microtechnique. New York: McGraw-Hill.
- JOHANSEN, D.A., 1950. Plant embryology. Embryology of the Spermatophyta. Waltham: Cronica Botanica.
- JORDAAN, P.G., 1944. Die morfologie van die saadknop van die Suid-Afrikaanse Proteaceae. Ongepubliseerde D.Sc. proefskrif. Univ. van Stellenbosch.
- KAUSIK, S.B., 1938. Studies in the Proteaceae. Floral anatomy and morphology of Macadamia ternifolia F. Muell. Proc. Ind. Acad. Sci., B, 8, 45-62.
- SEDGLEY, M., 1981. Early development of the macadamia ovary. Austr. J. Bot., 29, 185-193.
- STROHSCHEN, B., 1985. Vergleichende morphologische und anatomische untersuchungen zur Fruchtentwicklung von drei vertretern der familie der Proteaceae: Macadamia integrifolia F. Muell. Hicksbeachia pinnatifolia F. Muell. und Persoonia pinifolia SM. Dr. troph. tesis, Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität, Bonn.

VENKATA RAO, C., 1971. Proteaceae. Bot. Monograph, 6, CSIR,
New Delhi..

HOOFSTUK 6

DIE SAADHUID EN PERIKARP VAN Macadamia integrifolia EN Faurea speciosa

INLEIDING

Die vrug van Macadamia is reeds deur verskillende navorsers beskryf. Engler (1888) en Bailey (1914) beskryf dit as 'n steenvrug. Volgens die beskrywing van Francis (1928) bestaan die harde dop van die saad gesamentlik uit 'n testa en tegmen wat onderskeidelik die buitenste en binneste integument is. Volgens Kausik (1938) vorm die dun en platgedrukte binneste integument tesame met die buitenste sellae van die nusellus en oorblyfsels van die endosperm 'n dun saamgeperste laag wat met die harde saadhuid versmelt om 'n wit-blink binnelaag te vorm. Die ontwikkeling van die vrug is deur Hartung & Storey (1939) opgevolg en hulle kom tot die slotsom dat dit 'n kokervrug is met 'n enkele saad wat 'n saadhuid besit wat van die buitenste integument ontwikkel het. Venkata Rao (1971) klassifiseer die vrug as 'n neut wat oorgaan tot 'n kokervrug. Strohschen (1985) verwys na die ontogenie van die vrugwand en kom tot die gevolgtrekking dat die perikarp uit 'n dun eksokarp en goed ontwikkelde mesokarp bestaan.

Om die verskillende botsende en uiteenlopende menings op te klaar, is hierdie studie van die ontwikkeling van die saadhuid en perikarp van Macadamia integrifolia Maiden &

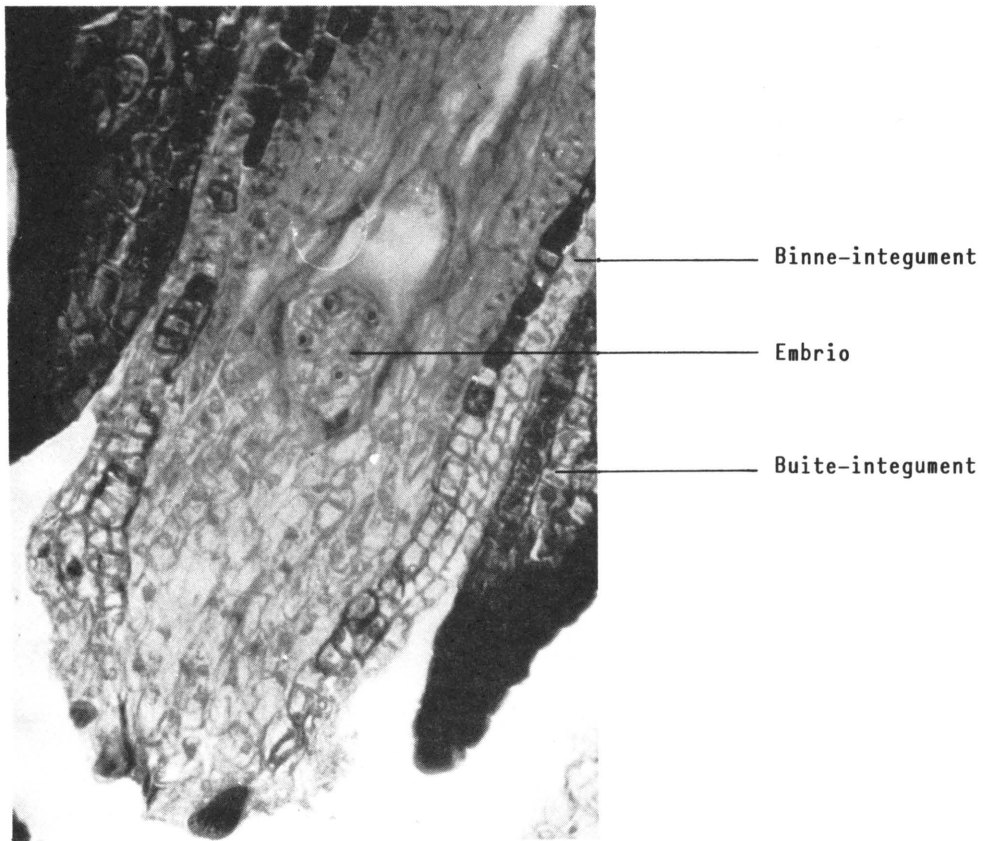


FIG. 6.1 Lengtesnee deur die jong vruggie van *M. integrifolia* toon die binne- en buite-integument. x 300 MGG.7a

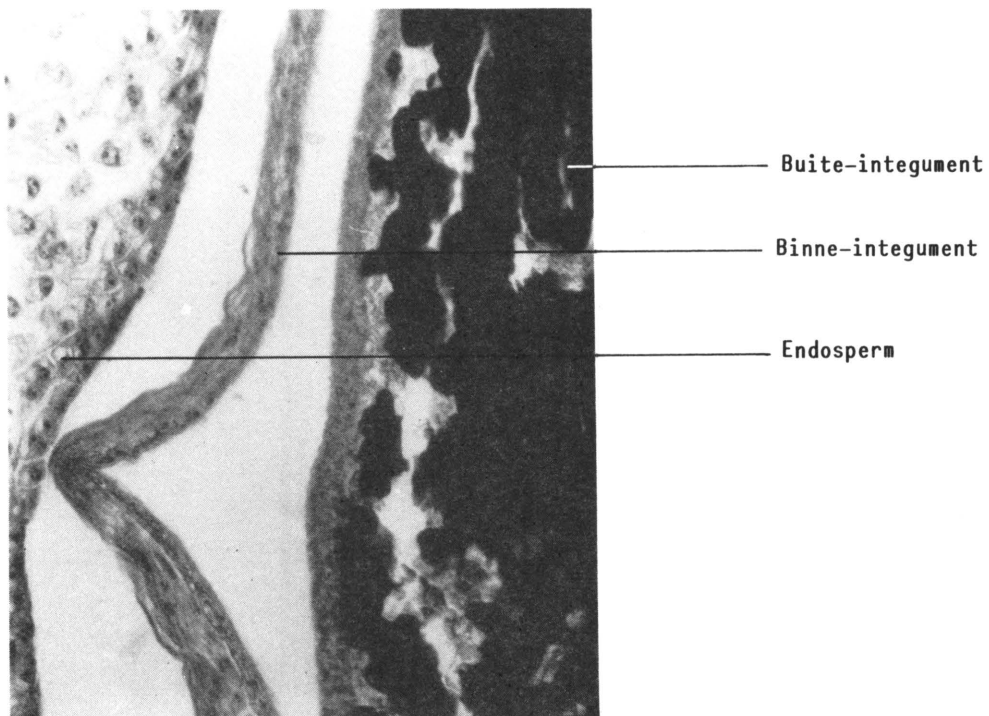


FIG. 6.2 Lengtesnee deur die vrug van *M. integrifolia* toon die binne-integument wat degenerereer. x 175 MH.5b

Betche onderneem.

Faurea is 'n naverwante inheemse genus van Macadamia en geen inligting van die saadhuid en perikarp van Faurea speciosa Welw. is bekend nie. 'n Vergelykende studie is vervolgens onderneem om meer inligting in te win oor die verwantskap tussen M. integrifolia en F. speciosa en die saadhuid en vrugwand by die Proteaceae in die algemeen.

MATERIAAL EN METODEDE

Vrugte van M. integrifolia en F. speciosa is weekliks vanaf vrugset tot vrugrypwording versamel, in FAA gefikseer en vir die mikroskopiese ondersoek voorberei, soos in Hoofstuk 2 beskryf.

RESULTATE

M. integrifolia

Binne-integument

Direk na bevrugting vergroot die nusellus asook die binne-integument, maar dit omsluit nie die nusellus nie. Die integument is twee tot drie sellae breed, waarvan die binneste laag epidermale selle 'n donkerder selinhoud het en dus maklik onderskeibaar is van die nusellusselle wat dig teenaan geleë is (Fig.6.1). Die twee buitense sellae is dunwandig en plasmalyk. Radiale seldeling vind aktief plaas

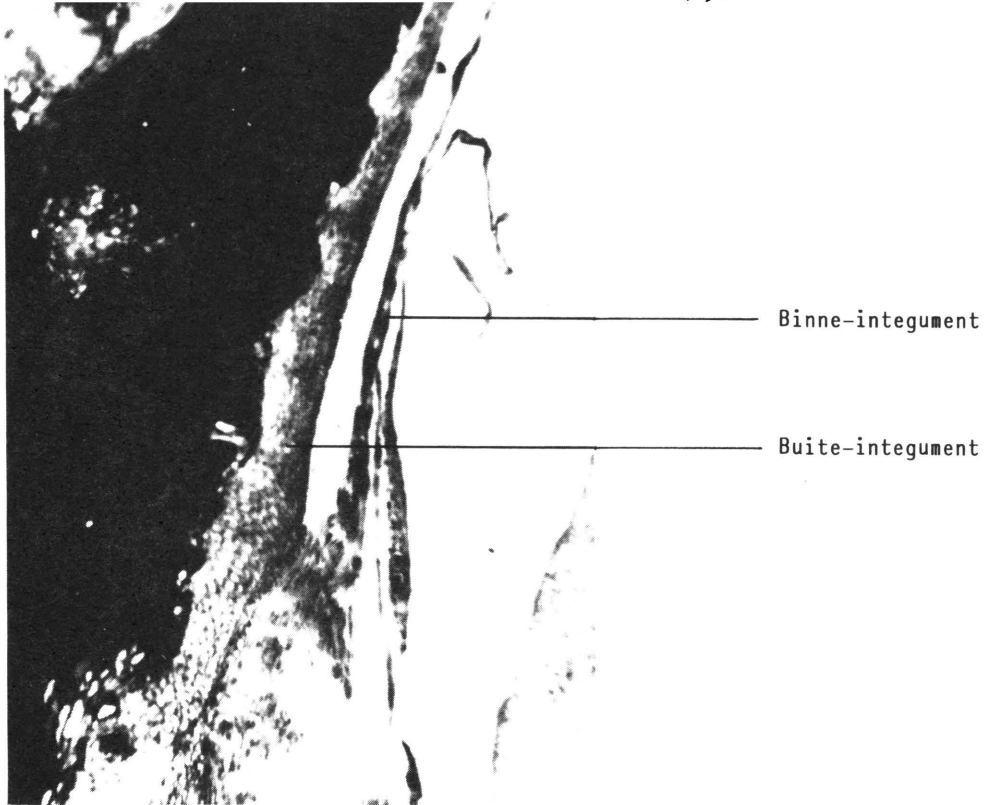


FIG. 6.3 Lengesnee van die vrug van *M. integrifolia*.
Binne-integument strukturloos. x 100
MJ.1a

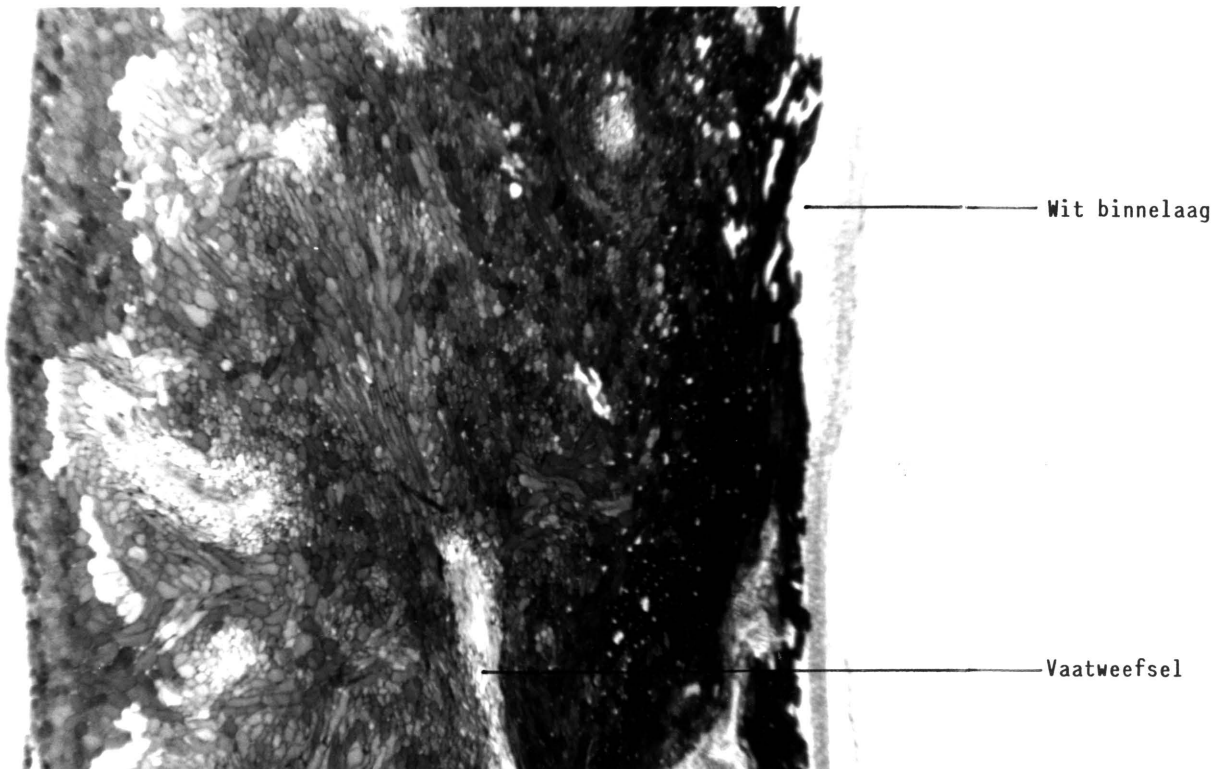


FIG. 6.4 Lengesnee van die saadhuid van *M. integrifolia* toon die vaatweefsel en wit
binnelaag. x 60 MJ.1b

in die chalasale deel van die integument terwyl selverlenging in die mikropilêre deel plaasvind. Die integument bly drie sellae in deursnee en verleng namate die nusellus, embriosak en embrio vergroot tot in die stadium wanneer die embrio uit ongeveer 64 selle bestaan, drie weke na volblom. Op hierdie tydstip is die embriosak so groot dat die nusellus sy stewigheid verloor en inkrimp. Die binne-integument volg die nusellus en trek weg van die buite-integument, seldeling staak, vakuole ontstaan in die selle en die radiale wande, veral diè van die middelste laag, word saamgedruk. Sodra die endosperm sellulêr word, degenereer die nusellus vinnig en die selle van die binneste integument verswak verder (Fig.6.2). Wanneer die embrio die hartstadium bereik, is die drie sellae van die binne-integument nog onderskeibaar by die chalasa-kant, maar die selle is klein en radiaal saamgedruk. By die mikropilêre kant is die integumentselle moeilik onderskeibaar van die dun laagie nusellus wat dan nog aanwesig is. Die selle van die integument en nusellus is dan tangensiaal verleng en geskeur. Namate die saadlobbe vergroot, degenereer die nusellus, endosperm en die binneste integument. (Fig.6.3). Sodra die saadlobbe die hele saadhole vul, is die binneste integument gedegeereer tot 'n perkamentaagtige vlies wat struktuurloos saamgedruk is tussen die buitenste integument en die saadlobbe. In die ryp saad is die binneste integument geheel en al gedegeereer.

Buitenste intequment = Testa

Na bevrugting vind seldeling in die buitenste intequment plaas en dit verlenq tesame met die vergrotende nusellus. Wanneer die eerste seldelings in die pro-embrio begin, is die saadhuid reeds 14 tot 20 sellae breed en verdere seldeling vind plaas. Die buitenste epidermisselle en groepies van die interne selle bevat tanniene. Chalasale vaatweefsel begin reeds in hierdie vroeë stadium in die deel van die testa naaste aan die chalasa inqroei. (Fig.6.4).

Sodra die embrio ongeveer die hartstadium bereik het, deel die selle van die binne-epidermis periklinaal totdat ongeveer ses tot aqt sellae gevorm is. Die selle is dunwandig met 'n fyn korrelrige selinhoud en is duidelik volgens vorm en selinhoud van die res van die saadhuidselle onderskeibaar. Die selle strek vanaf die chalasa, waar die saadhuid ontstaan, oor die hele binnevlak daarvan tot by die mikropilum waar die selle die oorspronklike oop mikropielkanaal opvul. Hierdie binneste sellae vorm die wit gedeelte aan die binnekant van die saadhuid. Die volwasse saadhuid is ongeveer 50 sellae in deursnee en bestaan uit vaatweefsel vanaf die chalasa, vesels, steenselle, tannienhoudende selle en die wit binnelaag van ses tot aqt sellae. Die meqaniese weefsel van die testa word deur die interne (mesofiel) sellae gevorm en volgens die terminologie van Corner (1976) is dit dus 'n mesotesta.

Chalasa

Na bevrugting ver groot die chalasa deur seldeling en vorm 'n komvormige basis vir die endosperm en embrio. Die binneste laag selle van die ver grote chalasa en hipostase bevat tanniene en vertoon donkerbruin. In die volwasse saad word ongeveer die helfte van die saadhuid deur die ver grote chalasa gevorm.

Volwasse saadhuid

Die saad van M. integrifolia ontwikkel uit 'n atrope saadknop en die volwasse saadhuid is unitegmies. Dit word deur die houtagtige mesotesta en ver grote chalasa gevorm wat elkeen ongeveer eweveel bydra tot die vorming van die saadhuid. Volgens die klassifikasie van Corner (1976) is dit 'n ortotrofe saad, maar dit neig na 'n pachychalasa saad, aangesien die chalasale vaatbundels in die testa, wat verhout, ingroei. Die saadhuid is ongeveer 3mm in deursnee.

Perikarp

Die vrugbeginselwand van die volwasse blom van M. integrifolia bestaan uit 14 tot 15 lae ongedifferensieerde parenchimatiese selle en die radiale deursnee van die vrugbeginselwand is ongeveer 150 μm . Na bevrugting ontwikkel die weefsel en vorm die perikarp van die vrug.

Seldeling begin onmiddellik na bevrugting en na sewe dae is die weefsel se radiale deursnee reeds 600 μm en bestaan dit uit 45 sellae. Op hierdie tydstip is al die selle nog parenchimaties, maar die aanvang van differensiasie van weefselstreke en vaatweefsel kon reeds waargeneem word

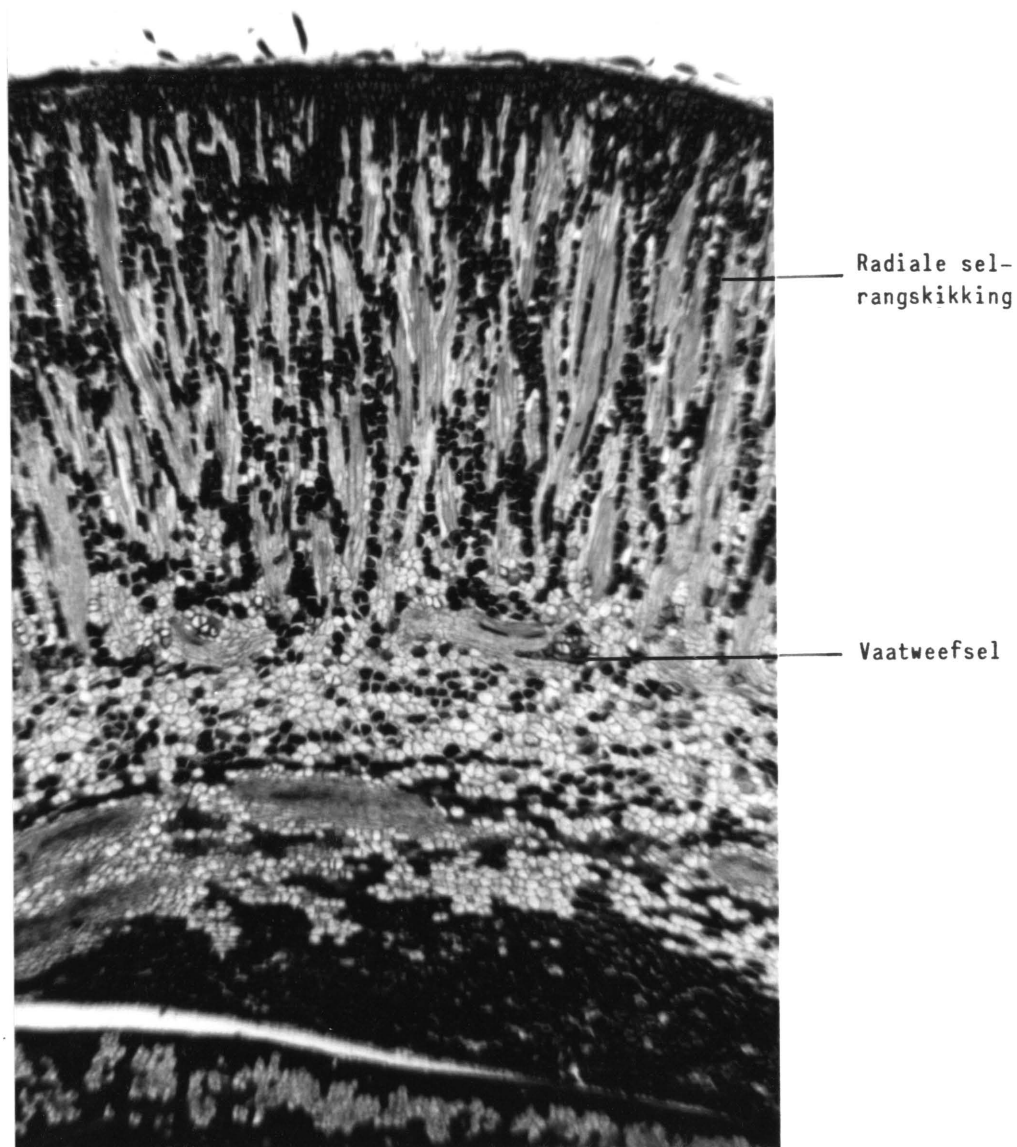


FIG. 6.5 Lengtesnee van die perikarp van *M. integrifolia*. x 60
MG.5b

(Fig.6.5). Die binne- en buite-epidermisselle van die vruq-beginselwand deel hoofsaaklik periklinaal en dra min by tot die vorming van die perikarp. Die sellae naaste aan die oppervlak van die perikarp toon duidelike periklinale seldeling en radiale selverlenging. Hierdie buitenste laag kan volgens die radiale selrangskikking onderskei word van die middelste laag, waar die selrangskikking asimmetries is. In die middeldeel differensieer vaatweefsel en die vaatbondels se rangskikking is tangensiaal en vertak radiaal na die buitenste laag. Die binneste ongeveer 15 sellae van die perikarp vorm 'n duidelike onderskeibare laag wat uit tannienbevattende parenchimatiese selle bestaan wat geen verdere differensiasie ondergaan nie. Op hierdie tydstep, ongeveer 14 dae na volblom, bestaan elkeen van die perikarpstreke uit ongeveer 15 sellae. Die verdere ontwikkeling in die perikarp is veral gekenmerk deur aktiewe seldeling in al drie lae, die verdere differensiasie van die vaatweefsel en die radiale verlenging van die buitenste sellae van die perikarp (Fig.6.5).

In materiaal wat vier weke na volblom versamel is, vind seldeling nie meer aktief plaas nie. Intersellulêre ruimtes is waargeneem tussen die parenchieselle wat dui op die einde van die seldelingsperiode in die perikarp. Die differensiasie van die vaatweefsel duur egter voort en die vaatbondels vergroot.

Nadat seldeling in die perikarp gestaak het, vergroot al die

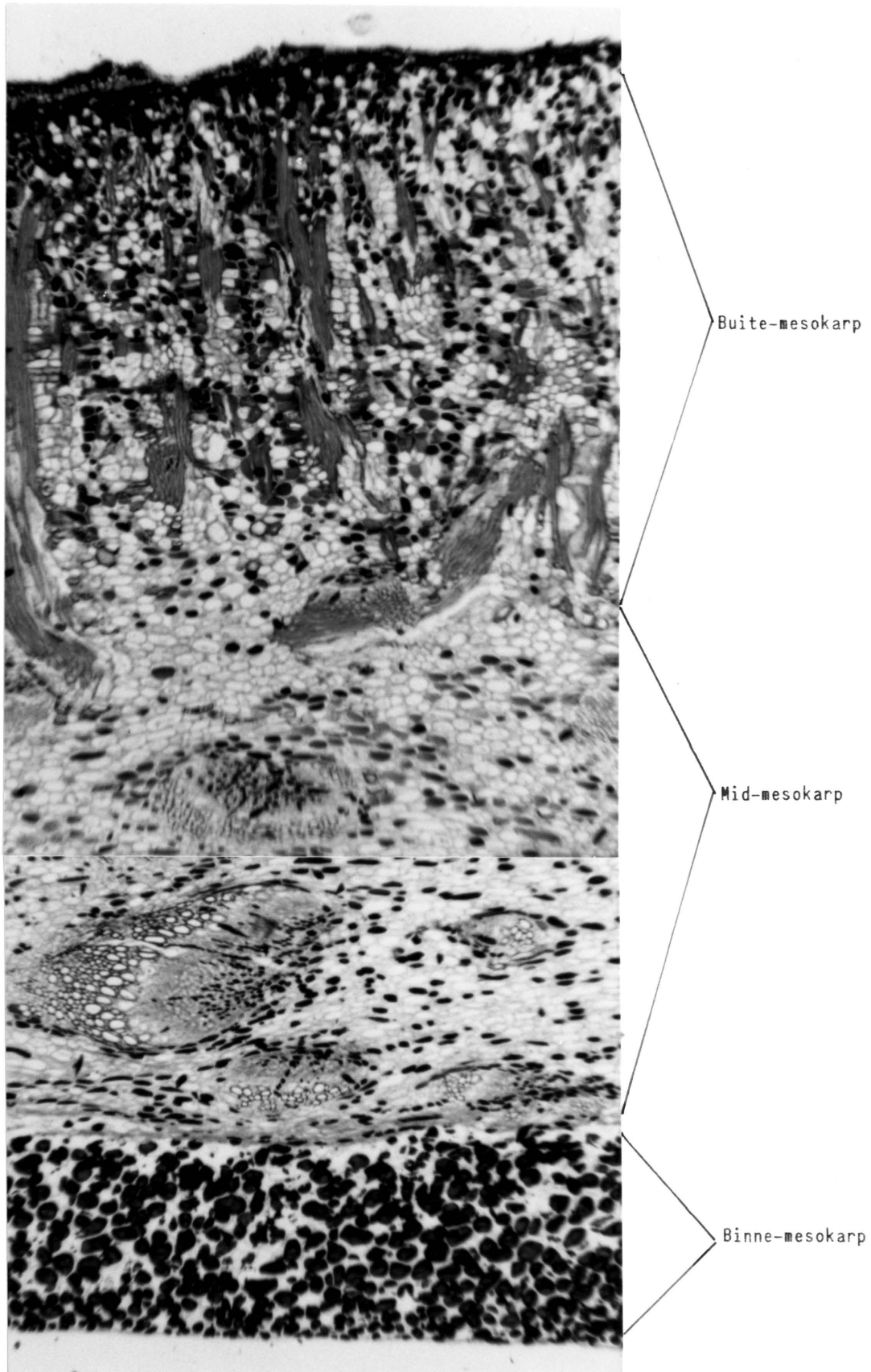


FIG. 6.6 Lengtesnee van die volwasse perikarp van *M. integrifolia*
x 60 MSJ.15b

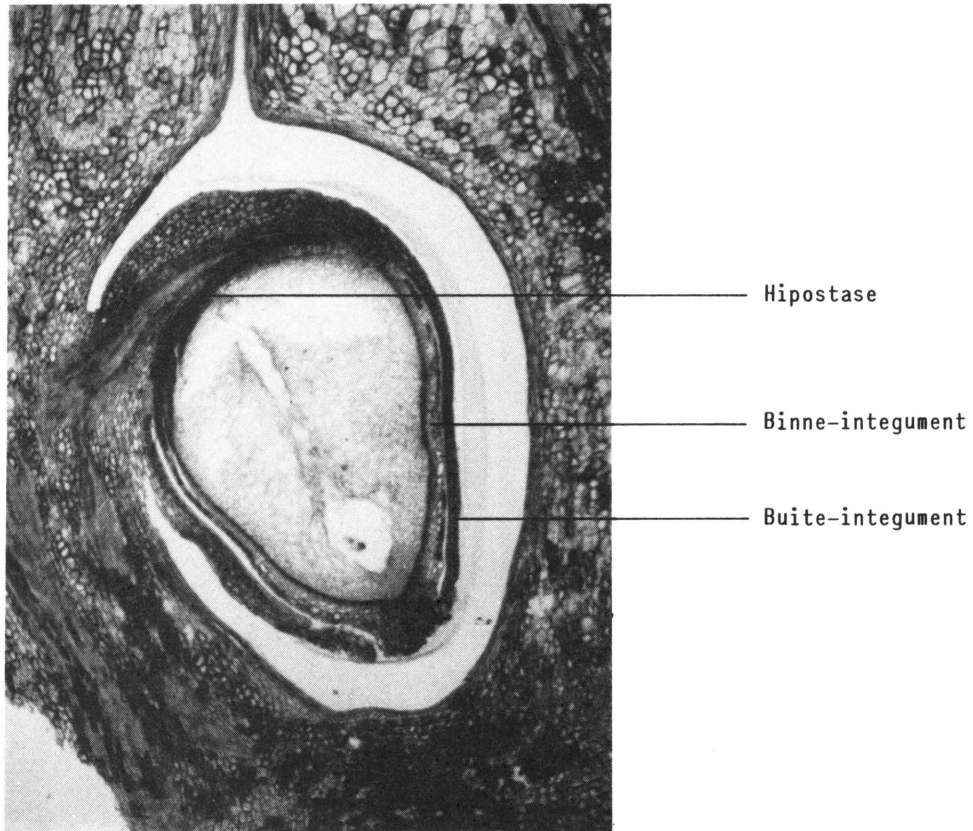


FIG. 6.7 Lengtesnee van die volwasse saadknop van *F. speciosa*. x 450 FK.1c

selle en veral die vaatbondels totdat dit na 17 weke volwasse is, waarna die vruq begin ryp word en die perikarp oopbars op die ventrale naat. Op diè tydstop bestaan die binnelaaq uit 15 tot 17 lae dunwandige tannien-bevattende parenchimatiese selle. Die middellaaq is ongeveer 35 tot 40 selle in deursnee en bestaan hoofsaaklik uit parenchimatiese selle, waarvan sommige tannien bevat. In diè deel vertak die vaatweefsel tangensiaal. Die buitelaaq is ongeveer 45 sellae in deursnee en bestaan ook uit parenchimatiese selle, waarvan sommige tannien bevat. Die vaatbondels in diè laaq is, soos reeds beskrywe, radiaal gerangskik. Die perikarp word aan die buitevlak afgesluit deur 'n laaq epidermisselle waarin huidmondjies voorkom (Fig.6.6). Die volwasse perikarp is 5mm in deursnee.

F. speciosa

Binne-integument - Tegmen

In die volwasse saadknop bestaan die binne-integument uit aqt tot tien sellae (Fig.6.7). Na bevrugting vind antiklinale seldeling in die chalasale deel van die binneste integument plaas en deur selvergroting verlenq die integument tesame met die vergrotende nusellus om die tegmen te vorm wat uit aqt tot tien sellae bestaan. Op die tydstop wanneer die pro-embrio uit ongeveer aqt selle bestaan, staak seldeling in die tegmen, waarna selvergroting plaasvind.

Buitenste integument - Testa

Die buitenste integument ontwikkel min na bevrugting. Ten aanvang vind antiklinale seldeling plaas en die selle vergroot tesame met die vergrotende nusellus. Die weefsel bly beperk tot twee of drie sellae in deursnee (Fig.6.7).

Sodra degenerasie van die nusellus gedurende embrio-ontwikkeling versnel, staak seldeling in die testa en namate die embrio en saadlobbe vergroot, strek die selle tangensiaal, word radiaal saamgedruk en verloor hulle struktuur.

Volwasse saad huid

Die saad huid van F. speciosa is bitegmies en bestaan uit 'n vliesagtige tegmen en testa. Volgens die klassifikasie van Corner (1976) is dit dus 'n ongedifferensieerde saad huid wat volgens hom gewoonlik voorkom by nie-oopspringende vrugte. F. speciosa is dus 'n tipiese voorbeeld van 'n nie-oopspringende vrug met 'n ongedifferensieerde saad huid.

Perikarp

Die vrugbeginselwand van die volwasse blom van F. speciosa is 300 μm in deursnee en bestaan uit 18 tot 20 lae dunwandige parenchiemselle. Na bevrugting ontwikkel dit deur seldeling en selvergroting om die perikarp van die vrug te

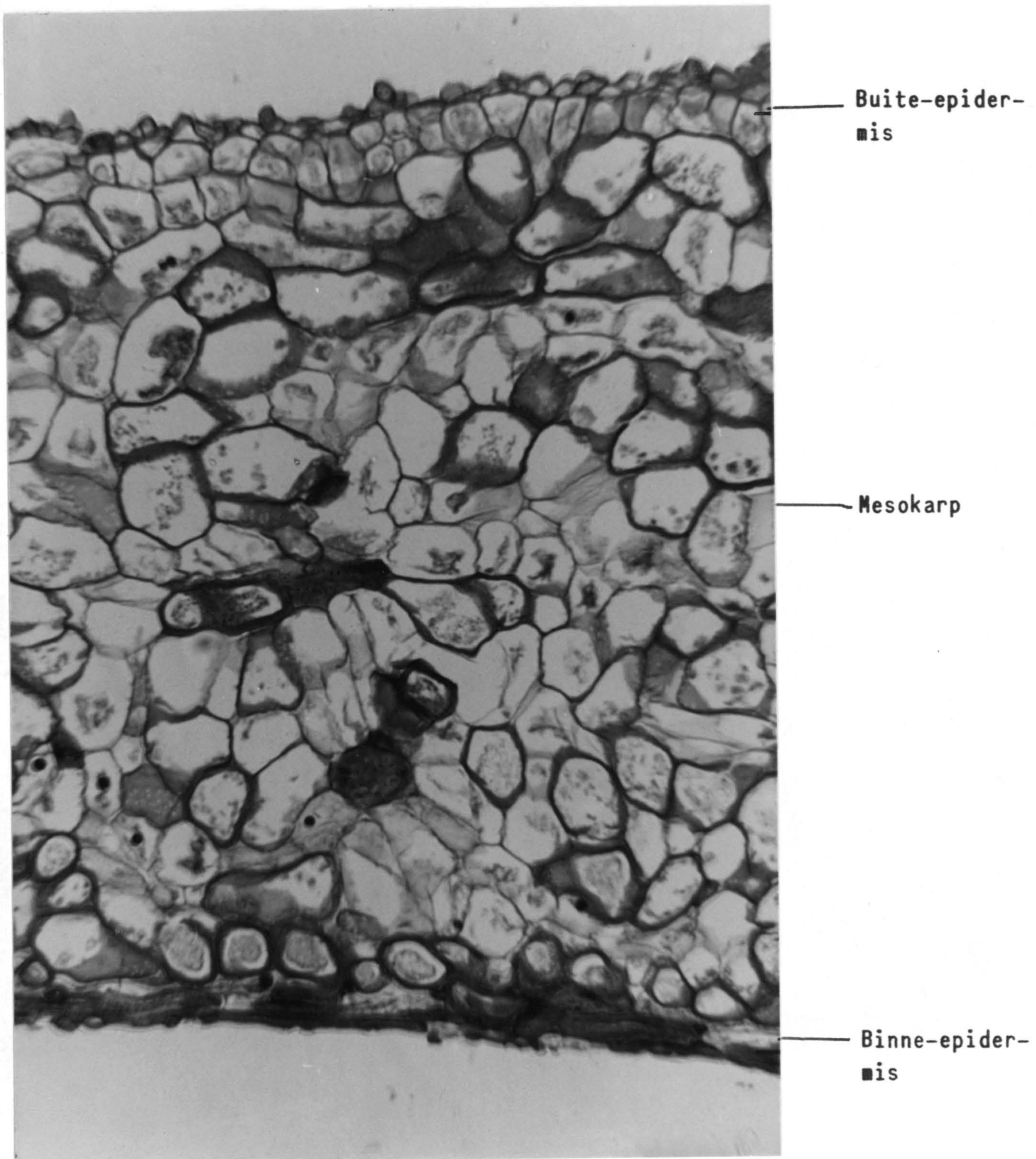


FIG. 6.8 Lengtesnee van die perikarp van *F. speciosa*. x 100
FX. 20f

vorm. In die perikarp vind seldeling hoofsaaklik antikliaal plaas en daar is gevind dat die aantal radiale sellae gedurende die ontwikkeling van die perikarp nie vermeerder nie. Volgens seltellings van lengtesneë het dit geblyk dat die perikarp op verskillende ontwikkelingsstadia en tydens volwassenheid opgebou is uit 18 tot 20 sellae (Fig.6.8).

Ongeveer 10 dae na bevrugting staak seldeling in die perikarp, waarna intersellulêre ruimtes tussen die selle waarneembaar word en selvergroting en selfdifferensiasie voortgaan. Die vaatweefsel wat in die perikarp differensieer, vertak tangensiaal en in die xileem is spiraalvate en stippelvate waargeneem. Sklereïde word ook gevorm en kom verspreid voor in die perikarp. Die volwasse perikarp is 1,0 tot 1,2 mm in deursnee, droog en bars nie oop wanneer die vrug ryp word nie.

BESPREKING

Saadhuid

Die saadhuid van M. integrifolia is deur verskillende navorsers beskryf. Francis (1928) meld dat die saadhuid bestaan uit 'n testa en tegmen. Dië interpretasie van die saadhuid is deur Hartung & Storey (1939) weerlê en volgens hulle resultate asook dië van Kausik (1938) en Strohschen (1985) word die saadhuid deur die testa gevorm. Die belangrike deelname van die chalasa in die vorming van die

saadhuid is nie deur dië navorsers in ag geneem nie. Volgens die resultate van hierdie studie het dit geblyk dat die chalasa interkalêr groei en dat die chalasale vaatbundel in die testa ingroei. Aangesien die chalasa dus 'n belangrike bydrae lewer in die vorming van die saadhuid kan die saad nie sonder meer as 'n testale saad geklassifiseer word nie. Aangesien die testa ongeveer die helfte van die uniteqmiese saadhuid vorm, sou dit meer korrek wees om die saad van M. integrifolia, wat deur 'n atrope saadknop gevorm is, te beskryf as 'n ortotrofe saad wat neig na 'n pachychalasangale saad. Hierdie klassifikasie verskil dus in 'n mate van Corner (1976), wat dit as 'n pachychalasangale saad klassifiseer. Hy meld egter dat dit moeilik was om tot 'n gevolgtrekking te kom met die min inligting wat hy tot sy beskikking gehad het. Indien die saad as ortotroof geklassifiseer word, skakel dit in by die indeling van Corner (1976) wat meld dat ortotrofe sade voorkom by die Proteaceae. Volgens die klassifikasie is Venkata Rao (1971) se gevolgtrekking foutief in soverre hy beweer dat die saadhuid van Macadamia nie homoloog is met die saadhuid van ander Proteaceae nie en dat dit 'n perichalasangale saad het. Volgens Corner (1976) se definisie vorm 'n perichalasangale saad van 'n anatrope saadknop en die binneste integument is met die buitenste integument verbind deur die vaatbundel wat soos 'n boog vanaf die funikulus tot by die mikropilum strek. By die atrope saadknop van M. integrifolia is dit nie so nie, aangesien die chalasa interkalêr in alle rigtings groei om 'n chalasale kom te vorm.

Met hierdie studie is gevind dat die binneste integument by M. integrifolia heeltemal degenereer. Hartung & Storey (1939) meld dat die binneste integument disintegreer, maar noem dan dat die embryo (saadlobbe) geneig is om effens aan die saadhuid vas te sit en dat dit moontlik gedeeltelik te wyte kan wees aan die teenwoordigheid van die oorblyfsels van die binneste integument. Kausik (1938) maak ook melding van die oorblyfsels van die binneste integument, maar verklaar dat die dun saamgeperste binneste integument asook 'n paar lae van die nusellus en die endosperm styf vasgedruk is en versmelt met die buitenste harde saadhuid om die gladde-blink binneste "voering" van die buitenste integument te vorm. Hierdie siening van Kausik (1938) oor die binneste wit laag van die saadhuid is egter foutief, want in hierdie studie is bevind dat die binneste laag van die saadhuid ontstaan uit die binneste epidermis van die testa wat herhaalde seldeling ondergaan. Die bevinding is in ooreenstemming met die resultate van Hartung & Storey (1939) en Strohschen (1985) en verkil dus van Kausik (1938) en Francis (1928) se verklaring.

Die ontwikkeling van die saadhuid by M. integrifolia en F. speciosa verskil geheel en al, aangesien die saadhuid by M. integrifolia uniegmies en houtagtig is terwyl dit by F. speciosa bitegmies en vliesagtig is. Die saadhuid van F. speciosa stem dus ooreen met die bevinding van Venkata Rao (1971) wat meld dat die saadhuid by die verkillende Proteaceae gewoonlik papieragtig is en nie dikwandige selle

besit nie. Volgens hom is Macadamia die enigste genus met 'n saadhuid wat 3 tot 4 mm in deursnee is.

Perikarp

Die perikarp van Macadamia is deur Francis (1928) asook Hartung & Storey (1939) beskryf en hulle onderskei twee dele, naamlik 'n buitenste eksokarp en 'n binneste endokarp. Strohschen (1985) verwys na die ontogenie van die perikarp en meld dat die binneste epidermisselle van die vrugwand nie verdeel om 'n endokarp te vorm nie. Die buitenste epidermis van die vrugwand vorm slegs 'n dun eksokarp terwyl die mesokarp die grootste deel van die perikarp uitmaak.

Volgens Esau (1977) kan die perikarp van 'n vrug in twee of drie duidelik onderskeibare lae gedifferensieer wees, nl. ekso-, meso- en endokarp. Hierdie terme kan gebruik word sonder om te verwys na die ontogenetiese oorsprong van die lae. Die eksokarp kan dus verwys na die epidermis of epidermis plus aangrensende weefsel. Sy meld dat navorsers selfs verskil oor die afbakening van die perikarplae in dieselfde vrugsoort.

Strohschen (1985) beskryf die perikarp ontogeneties korrek in soverre dit hoofsaaklik uit 'n mesokarp bestaan, aangesien die binne- en buite-epidermis van die vrugwand nie 'n wesentlike aandeel het aan die vorming van die perikarp

nie. Soos blyk uit die beskrywing van die mesokarp in hierdie studie en Strohschen (1985) se resultate is dit duidelik dat die mesokarp uit onderskeibare weefselstreke bestaan en dit is dan ook die rede waarom Francis (1928) en Hartung & Storey (1939) 'n eksokarp en endokarp onderskei en volgens Esau (1977) se algemene definisie is dit nie verkeerd nie. Om verdere verwarring uit te skakel, is dit nodig dat eenvormigheid ten opsigte van die beskrywing van die perikarplae verkry moet word. By Macadamia kan die mesokarp, volgens die vaatbondelrangskikking en die voorkoms van tannienhoudende parenchiemselle, in drie weefselstreke ingedeel word. Daar word voorgestel dat die dele beskryf word as buite-mesokarp, mid-mesokarp en binne-mesokarp. Dit sal verhoed dat die terme ekso-, meso- en endokarp volgens voorkeur en ontogeneties verkeerd, gebruik word.

By F. speciosa bestaan die perikarp ook hoofsaaklik uit 'n mesokarp, aangesien die buite- en binne-epidermis van die vrugwand nie 'n goed ontwikkelde, onderskeibare ekso- of endokarp vorm nie. In diè opsig stem die perikarp van M. integrifolia en F. speciosa ooreen, maar verskil in soverre die perikarp van Macadamia oorspronklik is en 5mm in deursnee is teenoor die perikarp van F. speciosa, wat nie oorspronklik is nie en 1 mm in deursnee is.

Vrugte word beskryf en geklassifiseer volgens die anatomiese bou en morfologiese eienskappe van die perikarp en saadhuid. By M. integrifolia bars die ryp vrug se perikarp oop

langs die ventrale naat van die enkele vrugblaar en die enkele saad word dan vrygestel. Volgens definisie is die vrug dus 'n kokervrug en dit is in ooreenstemming met die beskrywing van Francis (1928), Hartung & Storey (1939) en Strohschen (1985) wat die vrug ook as sodanig omskryf. Die vorige beskrywings van Engler (1888) en Bailey (1914) is dus foutief, soos verklaar deur Hartung & Storey (1939). In die klassifikasie van die vrugte van die Proteaceae meld Venkata Rao (1971) dat die vrug van Macadamia 'n neut is wat 'n oorqang toon na 'n kokervrug. Hy kom tot diè gevolgtrekking, aangesien nie alle Macadamia sp. se vrugte langs 'n naat oopbars nie. Volgens diè klassifikasie voltooi M. integrifolia dus die oorqang na 'n kokervrug.

Die vrug van F. speciosa is 'n droë, nie-oopspringende, eenhokkige, eensadige dopvrug. Venkata Rao (1971) klassifiseer ook die vrug van Faurea as 'n dopvrug.

In die gewone spreektaal staan die vrug en/of die saad van M. integrifolia bekend as 'n neut en diè term is so wêreldwyd landboukundig in gebruik dat dit sekerlik nooit anders genoem sal word nie. Dit word so aanvaar, maar dit is tog noodsaaklik dat die terme "vrug" en "saad" korrek gebruik word om enige verwarring in diè verband uit te skakel. Die terme word foutief gebruik, veral by die Proteaceae, soos blyk uit die werk van Brown & Van Staden (1973) oor die ontkieming van die saad van sekere

Suid-Afrikaanse Proteaceae. In diè artikel word verwys na die harde, houtagtige saadhuid van o.a. Leucadendron daphnoides, Protea compacta, P. barbiger en Leucospermum cordifolium. Die "harde, houtagtige saadhuid" waarna hulle verwys, is in werklikheid die vruqwand van die dopvruqte. Hierdie soort verwarrende terminologie lei tot meer verwarring en help nie om die probleem beter te verstaan nie. In diè opsig kan dit dus ter opsomming gestel word dat die "saad" van F. speciosa nie 'n saad is nie, maar 'n dopvruq en die makadamianeut is nie 'n neut nie, maar die die saad van 'n kokervruq.

VERWYSINGS

- BAILEY, L.H., 1914. The standard cyclopedia of Horticulture. I-III, New York: Macmillan.
- BROWN, N.A.C. & VAN STADEN, J., 1973. Studies on the regulation of seed germination in the South African Proteaceae. Agroplantae, 5, 111-116.
- CORNER, E.J.H., 1976. The seeds of Dicotyledons. I-II, Cambridge: Univ. Press.
- ENGLER, A., 1888. Proteaceae. In Engler, A. & Prantl, K., III. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Leipzig.
- ESAU, K., 1977. Anatomy of seed plants, 2nd. ed. New York: John Wiley & Sons.
- FRANCIS, W.D., 1928. The anatomy of the Australian bush nut (Macadamia ternifolia). Proc. Roy. Soc. Qld., 39, 45-53.

- HARTUNG, M.E., & STOREY, W.B., 1939. The development of the fruit of Macadamia ternifolia. J. Agric. Res., 59, 397-406.
- KAUSIK, S.B., 1938. Studies in the Proteaceae. Floral anatomy and morphology of Macadamia ternifolia F. Muell., Proc. Ind. Acad. Sci., B, 8, 45-62.
- STROHSCHEN, B., 1985. Vergleichende morphologische und anatomische untersuchungen zur Fruchtentwicklung von drei vertretern der familie der Proteaceae: Macadamia integrifolia F. Muell., Hicksbeachia pinnatifolia F. Muell. und Persoonia pinifolia SM. Dr. troph. tesis, Rheinischen Friedrich - Wilhelms Universität, Bonn.
- VENKATA RAO, C., 1971. Proteaceae. Bot. Monograph, 6, CSIR, New Delhi.

HOOFSTUK 7

VRUGGROEI VAN Macadamia integrifolia

INLEIDING

Macadamia integrifolia Maiden & Betche word wêreldwyd in tropiese en subtropiese gebiede aangeplant en is reeds 'n belangrike landbougewas in Hawaii, Australië en Suid-Afrika. Die ekonomiese belangrikheid van die bedryf is bevestig en landboukundig is dit noodsaaklik dat alle inligting ingewin moet word oor die groeipatroon van die vrug.

Verskillende navorsers het reeds aandaag geskenk aan aspekte soos bv. die groeifases van die vrug (Jones, 1957; Strohschen, 1985), die invloed van temperatuur op vruggroei (Allan, 1972) asook die olie-inhoud van die neut (Jones, 1957). Volgens Jones (1957) is die lengte van die vruggroeiperiode in Kalifornië 215 dae terwyl Radspinner (1971) dit in Hawaii op sewe maande stel en Strohschen (1985) dit aanqee as 10 maande in Sydney (Australië). Aangesien verskille in die lengte van die vruggroeiperiode gerapporteer is, is dit noodsaaklik om inligting oor die lengte van die vruggroeiperiode en die verqroting van die vrug en saad onder Suid-Afrikaanse toestande in te win en te korreleer met die morfo-genetiese veranderinge van die vrug.

Oesverliese wat jaarliks by vrugtebome voorkom, lei tot 'n verlaagde boerdery-inkomste wat in ernstige gevalle 'n bedryfsverlies kan beteken. Die algemeenste redes vir oesverliese is ongunstige klimaatsfaktore, siektes en insekbeskadiqing. Die afval van ontwikkelende vrugte is 'n baie belangrike bydraende faktor en is die eerste sigbare teken van 'n oesverlies. Diè periode van vruqval is by verskillende vrugtesoorte geïdentifiseer en kom so gereeld voor dat dit reeds algemeen bekend staan as die November-val.

Vruqval by M. integrifolia is deur Naqao & Sakai (1985) ondersoek en hulle het bevind dat die afspening van jong vruqqies deur etileen gestimuleer is. Strohschen (1985) het die blomme aan 'n bloeiwyse getel en vier weke na volblom 44,2% vruqqies getel en vyf weke na volblom slegs 29,9%. Sy meld dat 0,5 tot 1% blomme ontwikkel tot volwasse vrugte. Sedgley (1981) meld dat alle vruqqies wat vier tot vyf weke na volblom afgespeen het wel bevrug was en sommige het tekens getoon van embrio-afsterwing. Sy beweer dat vruqafspening 'n fisiologiese toestand is wat te wyte kan wees aan onvoldoende voorsiening van water en voedingstowwe aan die jong vruqqie.

'n Studie van vruqval en vruqqroei by Faurea speciosa Welw. in vergelyking met M. integrifolia was nie moontlik nie, aangesien geen tipiese vruqvalpatroon aangeteken kon word nie. Met gereelde inspeksies is waargeneem dat die blombare en meeldrade na volblom verdroog, maar nie dadelik afval

nie. Die verdroogde blomdele bly vassit tussen die hare en stewige style van die blomme. Gedurende en net na volblom is geen blomval opgemerk nie asook geen afval van onbevrugte vrugbeginsels nie. Volgens alle waarnemings vind geen tipiese vrugval gedurende die vruggroeiperiode plaas nie. Daar is egter opgemerk dat sekere bloeiwyses en vrugte gedurende en na volblom heeltemal verdroog en nie verder ontwikkel nie. Hierdie blomme en vruggies val slegs af wanneer dit gehanteer word. Dit is dus nie moontlik om 'n tipiese vrugvalpatroon te bepaal nie. 'n Moontlike oorsaak vir die afsterwing van 'n hele of 'n gedeelte van 'n bloeiwyse is ongunstige toestande, bv. droogte of veldbrande, gedurende blom en vrugset. Bome in huistuine wat beskerm en goed versorg is, toon min blom- of vrugafsterwing en die vrugset per bloeiwyse kan tot 90% wees.

Die vruggroeiperiode is relatief kort. Twee maande na volblom is die vruggies ryp en elke vrug is ongeveer 4 tot 5mm in deursnee met 'n massa van minder as 1g. Aangesien die vruggies so klein is, is geen vruggroeistudie gedoen nie.

Die doel van hierdie studie is dus om die vruggroei van M. integrifolia in aansluiting met die anatomie van die vrug te ondersoek en die groeifases van die vrug volledig te beskryf sodat die landboukundige verbouingspraktyke daarvolgens korrek toegepas en manipulasies met betrekking tot opbrengs, vruggrootte en -gehalte wetenskaplik gefundeer kan word. Verdere inligting oor vrugval is ingewin om die verband tussen vrugval en vruggroei beter te definieer. Hierdie studie van vrugval by M. integrifolia is derhalwe onderneem

om die kritieke stadium van vruqval onder Suid-Afrikaanse toestande te identifiseer en om die periode van vruqval te korreleer met die vruq se ontwikkelingspatroon.

MATERIAAL EN METODE

Vir hierdie studie is vier bome van M. integrifolia, kultivar Keauhou, by die NISSV, Nelspruit, gekies. Van 1966 tot 1970 is waarnemings gedoen en data versamel. Die gegewens van 1968 word aangeges as verteenwoordigend van dié tydperk. Bloeiwyses is gemerk en na twee weke is 20 vruqtrosse met altesaam 500 vruqte genommer en weekliks getel om die persentasie vruqval te bereken.

Die deursnee van elke vruq is weekliks met 'n skuifmikrometer gemeet en die gemiddelde vruqdeursnee is bereken. 'n Monster van 10 ongemerkte vruqte van presies dieselfde deursnee is daarna afgepluk en van diè verteenwoordigende vruqmonster is die vruqmassa bepaal asook die deursnee van die saad.

Die aantal vruqte wat weekliks gedurende die eerste nege weke na volblom gemeet is, het as gevolg van vruqval vermind, maar die aantal vruqte wat volwassenheid bereik het, was noqtans 66 en is as voldoende beskou om 'n verteenwoordigende resultaat te verkry. Die weeklikse vruqmetings is na 19 weke gestaak, aangesien die vruqdeursnee sedert 15 weke na volblom konstant gebly het op ongeveer 30mm. Die ryp vruqte is 31 weke na volblom geoes en weer gemeet op die

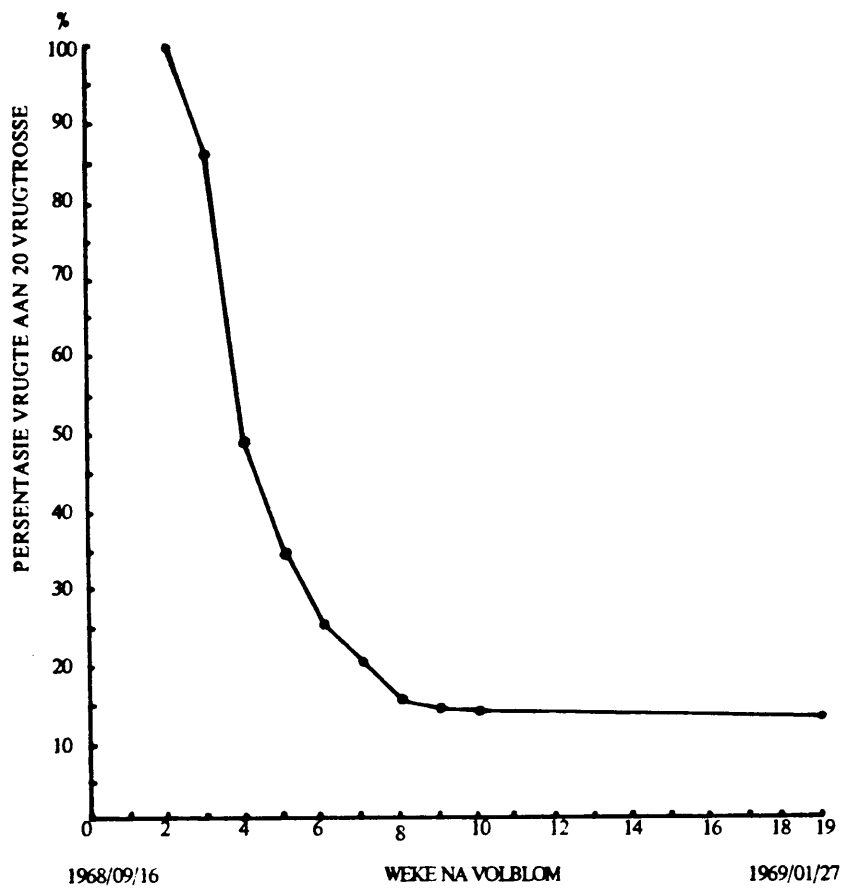


FIG. 7.1 Persentasie vrugte aan 20 vrugtrosse van *M. integrifolia* gedurende die eerste 19 weke na volblom

stadium toe die perikarp oopgebars het en die saad vrygestel is. Die weeklikse saaddeursneemeting is 14 weke na volblom gestaak, aangesien die saadhuid in diè stadium verhard het. Die saad is weer op die oesdatum gemeet.

RESULTATE

Na volblom verdroog die blombare en val af tesame met al die onbevrukte vrugbeqinsels. Ongeveer twee weke na volblom is die klein vruggies duidelik waarneembaar en het 'n deursnee van ongeveer 2 mm. Daar is gevind dat baie van die jong ontwikkelende vruggies daarna afval en wel hoofsaaklik oor 'n periode van ongeveer agt tot nege weke na volblom. In Fig.7.1 word die persentasie vrugte, volgens die weeklikse tellings, aan 20 gemerkte vrugtrosse aangegee.

Uit Fig.7.1 blyk dit dat 86,8% van die gemerkte vrugte uiteindelik afgeval het. Van hierdie persentasie het meer as die helfte tussen die tweede en vierde week na volblom afgeval. Die grootste persentasie vruqval vir 'n enkele week is aangeteken tussen die derde en vierde week na volblom toe 37% van die gemerkte vrugte afgeval het. Hierdie periode is vergelyk met die resultate van die studie oor **Embriogenie** wat in Hoofstuk 5 beskryf is. Hiervolgens blyk dit dat die vruqvalpiek saamval met die periode waartydens die 64-sel embrio verder verdeel, differensiasie van die embrio begin en selwandvorming in die endosperm plaasvind. Die vruqvalperiode strek tot ongeveer nege weke na volblom. Aan die

einde van dié periode is embryo-differensiasie voltooi, die endosperm en nusellus volledig verbruik en die saadlobbe vul die hele saadholte. Daarna vind slegs groei en vergrouting van die saad en vrug plaas. Volgens Fig. 7.1 blyk dit dat die vruqaantal vanaf die 9e tot die 19e week na volblom met slegs 1,6% verminder het, wat so min is dat dit buite rekening gelaat kan word vir die bepaling van die vruqvalperiode.

Die gemiddelde maandelikse maksimum en absolute maksimum temperature vir die periode September tot November 1968 is verkry (Anon, 1986) en word in Tabel 7.1 aangegee. Die tydperk strek van twee weke voor volblom tot 12 weke na volblom.

TABEL : 7.1 Gemiddelde en absolute temperature gedurende September tot November 1968, NISSV, Nelspruit

Maand	Gemiddelde maandelikse maksimum temperatuur °C	Absolute maksimum temperatuur °C
September	27,0	35,2
Oktober	28,9	39,7
November	25,8	36,2

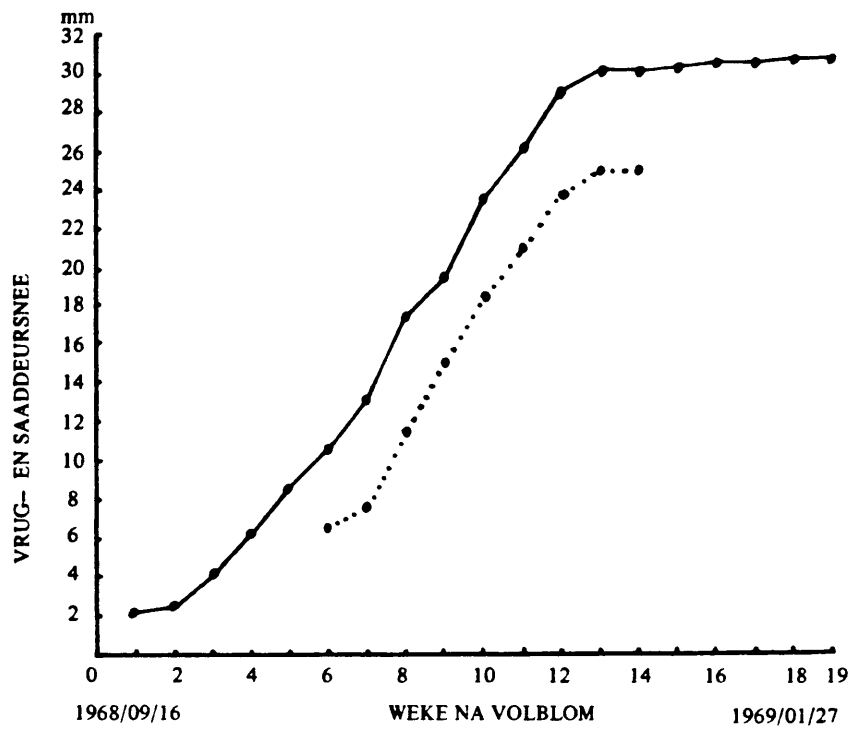


FIG. 7.2 Deursneemetinge in mm van die vrug (—) en saad (.....) van *M. integrifolia* gedurende die eerste 19 weke na volbloom

Hieruit blyk dit dat die hoogste gemiddelde en absolute maksimum temperature gedurende Oktober aangeteken is, dit is twee tot ses weke na volblom, waartydens 74,4% van die gemerkte vrugte volgens Fig.7.1 afgeval het.

Uit die resultate van die vrugdeursneemetinge (Fig.7.2) blyk dit dat die vruggroeiometing 'n sigmoidale groeikromme volg. Die totale lengte van die vruggroeiperiode is 31 weke. Die aanvanklike periode van stadië vruggroei duur sowat twee weke na volblom. Daarna volg 'n periode van 12 weke waartydens die vruggrootte vinnig toeneem totdat die saadhuid verhard en die saad volwasse is. Nadat die saadhuid verhard het, vergroot die vrug baie min vanaf 15 tot 31 weke na volblom, wanneer dit rypheid bereik. Die term "volwassenheid" word gebruik om 'n vrug te omskryf wat volgens deursneemetinge maksimale grootte bereik het en die term "rypheid" beskryf 'n vrug waarvan die perikarp oopgebars het.

Die groeikromme van die saad (Fig.7.2) volg dieselfde groeipatroon en 14 weke na volblom het die saadhuid verhard terwyl die saadgrootte konstant gebly het totdat die ryp saad 31 weke na volblom vrygestel is.

Die weeklikse meting van die vrugdeursnee vanaf volblom tot rypheid is vergelyk en in verband gebring met die morfo-genetiese veranderinge van die vrug wat in Hoofstuk 5 beskryf is. Hiervolgens het dit geblyk dat die belangrikste

anatomiese veranderinge gedurende die eerste 14 weke na volblom plaasvind.

Gedurende die eerste twee weke na volblom groei die vrug baie min. In materiaal wat twee weke na volblom versamel is, is die deling van die sigoot en die differensiasie van die vaatweefsel in die perikarp waargeneem. Gedurende die 12 weke van snelle groei wat daarna volg, vind die embriodelings plaas totdat die saadlobbe die maksimale grootte bereik het en die endosperm en nusellus volledig verbruik is. Seldeling en selvergroting vind in die testa en perikarp plaas en 14 weke na volblom is die saadhuid verhard en die saad en vrug het hulle maksimale grootte bereik. Die verdere ontwikkeling van die vrug vanaf die 14e tot die 31e week duur 17 weke en geen anatomiese veranderinge wat vruggroei beïnvloed, is gedurende dië periode waargeneem nie. Die fisiologiese en biochemiese veranderinge in die vrug is nie bepaal nie.

BESPREKING

Die vruggroeiperiode vanaf volblom totdat die vrug volwassenheid bereik, word deur Jones (1957), Radspinner (1971) en Strohschen (1985) as Stadium I van vruggroei beskryf. Die eerste periode van stadige vruggroei totdat die sigoot deel en snelle vruggroei begin, word egter nie deur hulle onderskei nie. Strohschen (1985) meld wel dat die sigoot ongeveer vyf weke rustend bly voordat dit begin deel.

Kausik (1938) verwys ook na die periode wat die sigoot rustend bly, maar noem net dat dit lank neem sonder vermelding van die tydsverloop. In hierdie studie (Hoofstuk 5) is gevind dat die sigoot rustend bly en twee weke na volblom verdeel, waarna vruggroei snel toeneem.

Volgens die resultate van hierdie studie duur dit 14 weke vanaf volblom totdat die vrug en saad volwasse grootte bereik. Dit stem ooreen met die resultate van Jones (1957) wat meld dat die saadhuid na 90 tot 111 dae verhard. Radspinner (1971) beskryf die eerste drie maande van vrugontwikkeling as die endospermontwikkelingsperiode, maar dië benaming van die periode is egter nie aanvaarbaar nie. Die endospermweefsel wat gevorm word, word gedurende dië periode volledig deur die ontwikkelende embrio geabsorbeer. Aan die einde van die drie-maande-periode is geen endosperm meer in die saad aanwesig nie en daar kan dus onmoontlik sprake wees van 'n endospermontwikkelingsperiode. Dit sou meer aanneemlik wees om dit te beskryf as die embrio-ontwikkelingsperiode of saad-ontwikkelingsperiode, want aan die einde van die periode is die saadhuid hard en die saad volwasse. Volgens Strohschen (1985) is die lengte van die periode 20 weke. Dit is ses weke langer as wat in hierdie studie gevind is en kan in 'n mate toegeskryf word aan die rusperiode van die sigoot wat drie weke langer is.

Gedurende die saadontwikkelingsperiode vind vrugval plaas en soos blyk uit Fig.7.1 het 51% van die gemerkte vrugte tussen

die tweede en die vierde week na volblom afgeval. Volgens die resultate wat in Hoofstuk 5 bespreek is, is dit die periode waartydens die vruggie van 2mm tot 6mm in deursnee vergroot, die pro-embrio tot die hartstadium ontwikkel en selwande in die endosperm begin vorm. Hierna, terwyl embrio-differensiasie plaasvind en die saadlobbe ontwikkel, val minder vrugte af, maar die vruqval duur wel voort totdat die saadlobbe die hele saadholte vul.

Strohschen (1985) het blomme getel en vier weke na volblom het sy 44,2% vruqqies getel en na vyf weke 29,9% vruqqies. Volgens haar resultate vind die grootste persentasie vruqval gedurende die eerste ses weke na volblom plaas, dit is gedurende die vroeë embrio-delings voordat selwande in die endosperm vorm. Alhoewel daar 'n tydsverskil is, stem haar resultate ooreen met die bevindings in hierdie studie. Die stadium wanneer die endospermselle vorm, blyk dus van kritiese belang te wees met betrekking tot vruqval.

Crane (1965) meld in die algemeen dat verskillende bewyse daarop dui dat vrugte wat afval dië is waarvan die saad afgesterf het. In hierdie studie van M. integrifolia is dan ook bevind dat embrio-afsterwing en vruqval plaasvind gedurende die vroeë embrio-delings en weefsel-differensiasie. Sodra die saadlobbe gevorm is, val die vrugte nie meer af nie, maar ontwikkel hulle normaal verder tot rypheid. Hierdie patroon van vruqval as gevolg van embrio-afsterwing gedurende die differensiasie van die embrio en die daarop-

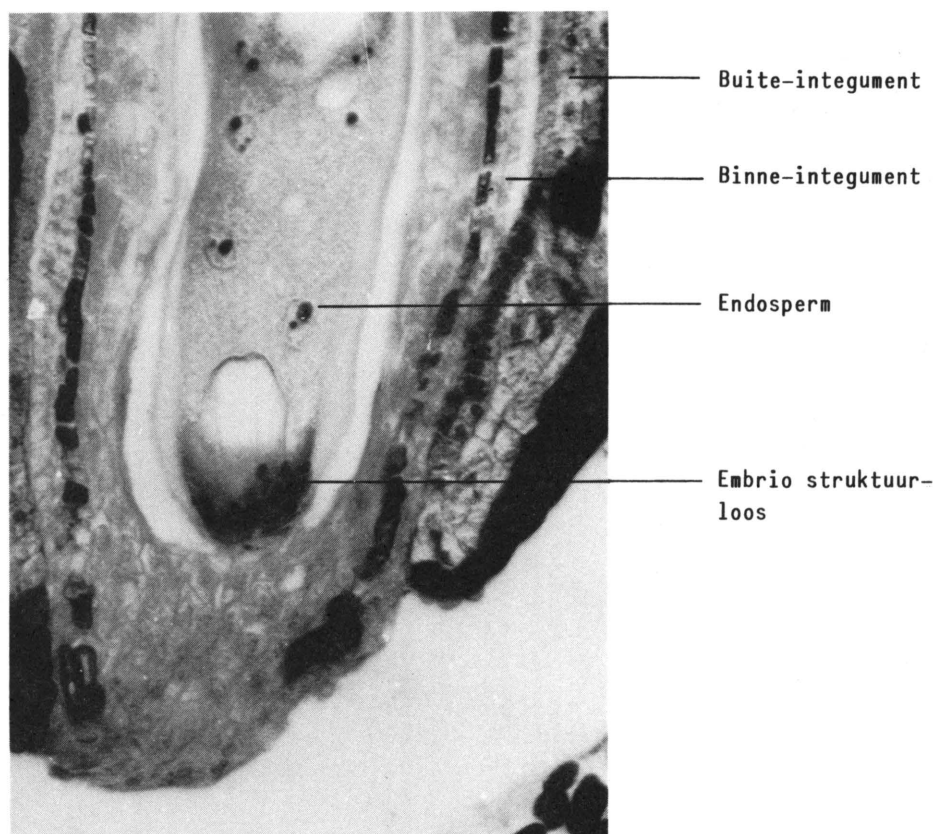


FIG. 7.3 Lengtesnee van 'n jong vruggie van *M. integrifolia* toon die embrio wat gedegeneer is. x 400 MLL.1b

volgende normale ontwikkeling van die vrug stem ooreen met die bevindings van Rodrigues & Srivastava (1964) by appelkoos, Singh & Arora (1965) by mango, Turril (1963) by appel, Joubert (1967) by lietsjie en Holtzhausen (1972) by sitrus. In teenstelling met diè opvatting beweer Sedgley (1981) dat degenerasie van die embryo nie die oorsaak is van vrugafspening nie, aangesien geen embryo-degenerasie in vrugte wat van die boom gepluk is, waargeneem is nie alhoewel sommige sekerlik sou afspeen. Volgens haar is vrugafspening 'n fisiologiese probleem wat te wyte kan wees aan 'n onvoldoende verspreiding van water en voedingstowwe aan die jong vruggie. In hierdie studie is wel bewyse gevind dat embryo-degenerasie plaasvind in vruggies wat versamel is voordat afspening plaasvind (Fig.7.3).

Die effek van groeireguleerders op vruqval by makadamia-vrugte is deur Naqao & Sakai (1985) ondersoek. Vrugte van 3,0 tot 6,5mm in deursnee is vier tot ses weke na volblom gemonster. Hulle het bevind dat afspening van die jong vrugte gestimuleer is deur etileen en geïnhibeer is deur ouksine. Hulle is van mening dat voortgesette navorsing nodig is om vrugte aan die boom te ontleed om te bepaal of vruqval deur etileen bevorder word en of ouksine dit inhibeer, alhoewel dit by ander vrugte bekend is dat vruqval voorafgegaan word deur etileenproduksie. Hulle meld verder dat by sitrus bewys is dat 2-4D vruqval inhibeer en meen dat 2-4D 'n soortgelyke uitwerking op makadamias kan hê. Die resultate van Naqao & Sakai (1985) word bevestig deur die

resultate van hierdie studie waar gevind is dat die vruqvalpiek vier weke na volblom voorkom by vruqte wat ongeveer 6,1mm in deursnee is. Die totale vruqvalperiode strek ongeveer nege weke (63 dae) en dit stem ooreen met die gegewens van Urata (1954) wat bevind het dat vruqval plaasvind oor 'n periode van 45 tot 60 dae na volblom.

Uit al die resultate is dit dus duidelik dat vruqval gedurende die eerste twee maande na volblom by makadamias voorkom. Daar word voorgestel dat vruqval nie as 'n normale boomreaksie aanvaar moet word nie, maar as 'n nadelige fisiologiese toestand wat 'n direkte oesverlies veroorsaak. Uit die anatomiese studie van die embrio, endosperm, integumente en perikarp (Hoofstukke 5 en 6) blyk dit dat die seldelingaktiwiteit baie hoog is gedurende die eerste vier weke van volblom. Na dië vroeë seldelingperiode vind slegs selvergroting plaas totdat finale vruqrypwording intree. Vruqafspening vind hoofsaaklik gedurende die aktiewe seldelingsperiode plaas en bereik 'n piek sodra weefsel-differensiasie in die embrio begin. Seldeling in al die vruqweefsels is onder hormoonbeheer en vereis baie energie want dit is die sensitiefste periode gedurende vruqgroei (Crane, 1969). Die hoë etileen- en lae ouksienvlakke wat vruqafspening volgens Naqao & Sakai (1985) stimuleer, kan veroorsaak word deur faktore wat groeistremming veroorsaak, seldelingtempo verlaag en die hormoonbalans versteur.

Die faktore wat in 'n boordsituasie groeistremming kan

veroorzaak, hou veral verband met temperatuur, voq en bemes-
ting. Verskillende navorsers het die invloed van
temperatuur en voeding ten opsigte van die algemene groei
van die boom afsonderlik bestudeer, maar nie in onderlinge
verband met mekaar en spesifiek ten opsigte van vruqval
nie. Wat temperatuur betref, het Allan & De Jager (1978)
die netto fotosintese van makadamiabome gemeet en gevind dat
fotosintese gedurende November maksimaal was by 'n
temperatuurspeling tussen 18°C en 25°C en by hoër
temperature 'n afname toon. Volgens die resultate wat in
Tabel 7.1 en Fig.7.1 aangetoon word, blyk dit dat die maksi-
mum temperature gedurende die vruqvalperiode - 16 September
tot 18 November 1968 - hoër was as die gestelde qunstige
25°C vir maksimale fotosintese. Die warm dae met absolute
maksimum temperature van 35° tot 39°C sou dus veral baie
nadelig wees en groei strem.

Volgens Koen, Du Plessis, Langeneqger, Smith & Smart (1976)
het die elemente stikstof, fosfor, magnesium, sink en yster
in makadamiablare gedurende die vruqqroeiperiode van Sep-
tember/Oktober tot en met Januarie verminder. Diè qegewens
behoort in verband gebring te word met Sedqley (1981) se be-
wering dat vruqval te wyte kan wees aan 'n tekort aan water
en voedingstowwe.

Dit is dus noodsaaklik dat die onderlinge interaksie van al
hierdie faktore ten opsigte van die hormoonbalans in die
jong vruqqie met betrekking tot vruqval bestudeer word.

Aandag moet geskenk word aan die uitskakeling van die skadelike faktore wat groeistremming en vruqval veroorsaak om sodoende 'n verhoogde vruqset en hoër opbrengs te verkry.

Die verdere ontwikkeling van die vruq vanaf volwassenheid tot rypheid word deur Radspinner (1971) as die olievormingsperiode (Stadium II) beskryf. 'n Vergelyking van die resultate van die navorsers in verskillende lande toon dat die lengte van die periode redelik konstant is en slegs tussen 120 dae en 140 dae wissel. Volgens die resultate van hierdie studie, wat gebaseer is op weeklikse monsterneming was die lengte van die periode in Suid-Afrika 17 weke (119 dae) in vergelyking met 4 maande (+-120 dae) in Hawaii (Radspinner, 1971), 125 dae in Kalifornië (Jones, 1957) en 20 weke (140 dae) in Australië (Strohschen, 1985).

Geen anatomiese veranderinge wat vruqgroei beïnvloed of vruqval induseer is gedurende die periode waargeneem nie. Die fisiologiese en biochemiese veranderinge van die vruq is nie ondersoek nie. Volgens Jones (1957) vind daar hoofsaaklik chemiese veranderinge in die saadlobbe gedurende Stadium II plaas wat bepalend is vir die olie-inhoud en dus die kwaliteit van die neut. Die faktore wat reeds genoem is wat groeistremming veroorsaak, nl. ongunstige hoë of lae temperature, lae relatiewe luqvoqtigheid en 'n wanbalans of tekorte in die voedingstatus van die boom mag ook 'n invloed hê op die olievorming en gevolglike kwaliteit van die neut.

Soos reeds gemeld, is die periode van volblom tot vruqrypwording deur Radspinner (1971) in twee stadia ingedeel. So 'n indeling is gerieflik om die veranderinge wat gedurende vruqgroei plaasvind, te beskryf. Uit hierdie studie het dit geblyk dat dit belangrik is om ook die rusperiode van die sigoot te identifiseer omdat dit die periode aandui waartydens bevrugting en vruqset plaasvind voordat die sigoot deel en die vruq vinniq in grootte begin toeneem. Soos reeds bespreek, kan die lengte van die periode tussen twee en vyf weke wissel. Die identifisering van die periode sal dit moontlik maak om enige afwykings in die lengte van die periode en die aanvanklike vruqset te korreleer met ongunstige klimaat- of boordtoestande.

Die indeling van die volledige vruqgroeiperiode volgens 'n weeklikse tydskaal soos in hierdie studie, maak dit moontlik om die invloed van die verskillende faktore wat seldeling en selvergroting beïnvloed onderling en ten opsigte van elke vruqweefsel se spesifieke groeistadium te bestudeer en om die korrekte verbouingspraktyke vir maksimale vruqset en -groei te beplan en toe te pas.

VERWYSINGS

ANON., 1986. Klimaatsdata verskaf deur Navorsingsinstituut vir Grond en Besproeiing, Landbouweerkunde Afdeling, Nelspruit.

- ALLAN, P., 1972. The future for macadamia nuts. 2. Citrus Grower & Sub-tropical Fr. J., no 459, 17-21.
- ALLAN, P. & DE JAGER, J., 1978. Net photosynthesis in macadamia and pawpaw and the possible alleviation of heat stress. J. S. Afr. Soc. Crop. Prod., 7, 125-128.
- CRANE, J.C., 1965. The chemical induction of parthenocarpy in the Calimyrna fig and its physiological significance. Plant Phys., 40, 606-610.
- CRANE, J.C., 1969. The role of hormones in fruit set and development. Hort. Sci., 4, 108-111.
- HOLTZHAUSEN, L.C., 1972. 'n Morfoogenetiese en fenologiese studie van die blom en vrug van Citrus sinensis (L.) Osbeck. cultivar Valencia. Ongepubliseerde D.Sc (Agric) verhandeling. Univ.v.Pretoria, Pretoria.
- JONES, W.W., 1957. Oil characteristics and oil production in the macadamia. Calif. Mac. Soc. Yrbk., 3, 39-40.
- JOUBERT, A.J., 1967. Die bloei, embriosak-, embryo- en vrugontwikkeling van Litchi chinensis Sonn. cultivar HLH Mauritius. Ongepubliseerde M.Sc. tesis. Univ. v.d. Witwatersrand, Johannesburg.
- KAUSIK, S.B., 1938. Studies in the Proteaceae. Floral anatomy and morphology of Macadamia ternifolia. F. Muell. Proc. Ind. Acad. Sci., B.8, 45-62.
- KOEN, T.J., DU PLESSIS, S.F., LANGENEGGER, W., SMITH, B. & SMART, G., 1976. Variasie in blaarsamestelling van

- makadamiabome gedurende een seisoen. Citrus & Subtrop. Fr. J., no 513, 13-16.
- NAGAO, M.A. & SAKAI, W.S., 1985. Effects of growth regulators on abscission of young macadamia fruit. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 110, 654-657.
- RADSPINNER, A.L., 1971. A study of variability in macadamia. Ongepubliseerde Ph.D. thesis, Univ. of Hawaii, Honolulu.
- RODRIQUES, J & SRIVASTAVA, H.C., 1964. Role of growth substances in flowering, fruit set, development, maturity and storage behaviour of fruits. J. Scient. Ind. Res., 23, 237-244.
- SEDGLEY, M., 1981. Early development of the macadamia ovary. Austr. J. Bot., 29, 185-193.
- SINGH, R. & ARORA, K.S., 1965. Some factors affecting fruit drop in mango (Mangifera indica). Ind. J. Agric. Sci., 35, 196-205.
- STROHSCHEN, B., 1985. Vergleichende morphologische und anatomische untersuchungen zur Fruchtentwicklung von drei vertretern der familie der Proteaceae: Macadamia integrifolia F. Muell., Hicksbeachia pinnatifolia F. Muell. und Persoonia pinifolia SM. Dr. troph. tesis, Rheinischen Friedrich-Wilhelms Universität, Bonn.
- TURRIL, W.B., 1963. Vistas in Botany III, New York: Pergamon Press.
- URATA, U., 1954. Pollination requirements of macadamia. Hawaii Agric. Exp. Stat. Bull. 22.

HOOFSTUK 8

GEVOLGTREKKINGS

Met hierdie vergelykende studie van die blom-en vrug-ontogenie van M. integrifolia en F. speciosa is die belangrikste ooreenkomste en verskille tussen die twee spesies asook die blom- en vruggroei van M. integrifolia onder Suid-Afrikaanse toestande bepaal.

VERGELYKING TUSSEN M. integrifolia en F. speciosa

Hierdie studie is die eerste volledige ondersoek wat handel oor die blom-en vrugmorfogenese van F. speciosa. Die resultate kan in die toekoms gebruik word om F. speciosa met die ander Suid-Afrikaanse Proteaceae te vergelyk soortgelyk aan hierdie voltooide verwantskapstudie met M. integrifolia van Australië. Die resultate van die vergelyking tussen F. speciosa en M. integrifolia word opsommend in Tabel 8.1 saamgevat.

TABEL 8.1 SAMEVATTENDE VERGELYKING VAN DIE MORFOGENETIESE BLOM/EN VRUGEIENSKAPPE VAN M. INTEGRIFOLIA EN F. SPECIOSA

EIENSKAP	MACADAMIA INTEGRIFOLIA	FAUREA SPECIOSA
1. Groeiwyse	Boom	Boom
2. Bloeiwyse	Laterale tros Differensieer akropetaal Skutblaar tydelik	* Terminale of laterale aar Differensieer akropetaal Skutblaar tydelik
3. Blom	Aktinomorfies Tweeslagtig Gesteeld Twee blomme per skutblaar Skutblaar abortief	* Siqomorfies Tweeslagtig * Sittend * Een blom per skutblaar * Skutblaar rudimentêr
3.1 Periant	Vier blare, onverqroei Klein kelkaqtig Antero-posterior	* Vier blare, drie verqroei Klein kelkaqtig Antero-posterior
3.2 Meeldrade	Vier spitspuntiqtig Gedeeltelik verqroei met periant Helmknop verqroei met helmdraad Helmknop vierhokkiqtig	Vier spitspuntiqtig Gedeeltelik verqroei met periant Helmknop verqroei met helmdraad Helmknop vierhokkiqtig
3.3 Stuifmeel	Tetradate tetrahedries Stuifmeelkorrel klein, drie- hoekig Oppervlakte redelik glad Drie klein pore n=14	Tetradate tetrahedries Stuifmeelkorrel klein, drie- hoekig Oppervlakte redelik glad Drie klein pore * n=12
3.4 Vrugbeqinsel	Een vrugblaar Styl requit, 12mm lank Stempel enkelvoudiq, terminaal	Een vrugblaar * Styl requit, 28mm lank Stempel enkelvoudiq, terminaal
3.5 Nektarium	Nektarium aanwesiq	Nektarium aanwesiq
3.6 Saadknop	Twee per vrugbeqinsel Hangend atroop Sittend Twee intequmente Binne-intequment 2-3 sellae Buite-intequment 4 sellae Groot endostoom Hipostase aanwesiq	* Twee. meesal een per vrugbeqinsel * Sydelinqs aanqehq hemitroop Sittend Twee intequmente * Binne-intequment 10 sellae Buite-intequment 4 sellae * Klein endostoom met topweefsel Hipostase aanwesiq
3.7 Embriosak	Liniêre tetradate Aqtkerniq monospories Embriosak 200 µm lank	Liniêre tetradate * Aqtkerniq monospories * Embriosak 330 µm lank
4. Vruganatome		
4.1 Embrio	Asterad, Penaea-variasie Endosperm nukleêr Endosperm haustorium afwesiq	Asterad, Penaea-variasie Endosperm nukleêr Endosperm haustorium afwesiq
4.2 Saad	Embrio groot, 17mm deursnee Saad sonder perisperm	* Embrio klein, 2mm deursnee Saad sonder perisperm
4.3 Saadhuid	Uniteqmies Verhout, 3mm deursnee	* Biteqmies * Vliesagtig
4.4 Perikarp	Mesokarp, 5mm deursnee Mesokarplae kan onderskei word Droog, oopspringend	* Mesokarp, 1mm deursnee * Geen mesokarplae * Droog, nie-oopspringend
5. Vrugmorfologie	Kokervrug Versprei as saad	* Dopvrug * Versprei as vrug

* Dui verskille tussen M. integrifolia en F. speciosa aan

Verwantskap tussen M. integrifolia en F. speciosa

Uit Tabel 8.1 en die resultate wat in die vorige Hoofstukke volledig bespreek is, blyk dit dat M. integrifolia en F. speciosa 'n noue verwantskap ten opsigte van die volgende eienskappe toon: Albei is groot bome. Die blomme differensieer akropetaal en die blomme is tweeslagtig. Die skutblare van die bloeiwyse en blomme is tydelik, abortief of rudimentêr. Die periantblare is klein, kelkaagtig en die rangskikking is antero-posterior. Die meeldrade is spitspuntig en gedeeltelik vergroei met die periant. Die helmknop is vierhoekig en vergroei met die helmdraad. Die stuifmeeltetrade is tetrahedries en die stuifmeelkorrel is klein en driehoekig. Die vrugbeginsel bestaan uit een vrugblaar, die styl is requit en die stempel is enkelvoudig. By albei is 'n nektarium aanwesig. Die embriosak is 'n aatkernige monosporiese Polygonum-tipe. Die embryo is 'n Asterad-tipe, Penaea-variasie.

Volgens hierdie vergelyking en die beskikbare inligting (Jordaan, 1944; Venkata Rao, 1971) is 'n liniêre tetrade, 'n monosporiese embriosak en 'n Asterad-tipe embryo die algemeenste ooreenstemmende eienskappe by die Proteaceae.

Die groot aantal ooreenstemmende eienskappe tussen M. integrifolia en F. speciosa dui op 'n verwantskap tussen die Proteaceae van Australië en Suid-Afrika. Die genus Faurea is in diè opsig dus 'n belangrike noue skakel met die

Proteacea van Australië. Die Suid-Afrikaanse genus Brabeium, wat nie bestudeer is nie, maar waarna telkens in hierdie studie verwys is, vorm ook 'n skakel met Macadamia en aldus met die Proteaceae van Australië. Om hierdie verwantskapstudie aan te vul, sal dit wenslik wees om in voortgesette navorsing Brabeium stellatifolium L van Suid-Afrika te vergelyk met Macadamia alticola Capuron en Faurea forficuliflora Baker wat albei op Madagaskar voorkom.

Primitiewe eienskappe van M. integrifolia en F. speciosa

Volgens Venkata Rao (1971) se indeling van primitiewe eienskappe by die Proteaceae besit M. integrifolia en F. speciosa gesamentlik die volgende primitiewe eienskappe: 'n Boom-groeiwyse, die skutblaar van die bloeiwyse is tydelik, die blom is tweeslaagtig, die periantblare is kelkaagtig en die rangskikking is antero-posterior, die styl is reëquit en die stempel is enkelvoudig. By albei is 'n endosperm haustorium afwesig. Die stuifmeelkorrel is klein.

Uit 'n verdere vergelyking tussen Macadamia en Faurea blyk dit dat geen addisionele primitiewe eienskappe by F. speciosa voorkom nie terwyl die volgende bykomende primitiewe eienskappe by M. integrifolia aanwesig is: Twee blomme per skutblaar kom voor. Die blom is reëlmatig en gesteeld. Die periantblare is onvergroeï en die saadknop is hangend en atroop. Die volwasse embryo is groot en vlesig.

Die menings van Haber (1966) en Rourke (1973) dat Faurea 'n primitiewe genus van die Proteaceae is, word deur die resultate van hierdie studie verder gestaaf. Volledigheidshalwe behoort die morfoogenetiese blom- en vrugteienskappe van die ander Faurea sp. ook ondersoek te word om die status en verwantskap van Faurea met ander genusse van die Proteaceae, byvoorbeeld Brabeium, onderling volledig te kan vergelyk.

Verskille tussen M. integrifolia en F. speciosa

Uit Tabel 8.1 blyk ook die verskille tussen M. integrifolia en F. speciosa waarvan die belangrikste die chromosoomgetal en die bou van die saadhuid en perikarp is.

In hierdie studie is gevind dat die chromosoomgetal by F. speciosa $n=12$ is en ooreenstem met die meeste van die genusse van die Suid-Afrikaanse Proteaceae terwyl by M. integrifolia $n=14$. Die verskil bevestig die twee genusse se onafhanklike ontwikkeling op die vastelande van Afrika en Australië.

Die saadhuid van M. integrifolia is deur Kausik (1938), Hartung & Storey (1939) en Strohschen (1985) beskryf en as 'n testa geklassifiseer. Volgens die resultate van hierdie studie blyk dit dat die houtagtige unitegmiese saadhuid gesamentlik deur die testa en die chalasa gevorm word en dat die ortotrofe-saad dus nieq na 'n pachychalasaale saad.

In teenstelling hiermee is in hierdie studie gevind dat die bitegmiese saadheid van F. speciosa ongedifferensieer en vliesagtig is en dat die bydrae van die chalasa in die vorming van die saadheid minder as by M. integrifolia is.

Uit 'n vergelyking van diè resultate blyk dit dat 'n groot variasie in die bou van die saadheid by verskillende genusse van die Proteaceae voorkom. Die klassifikasie van die saadheid en sade van die Proteaceae deur Corner (1976) is nie volledig nie en navorsing behoort voortgesit te word om te bepaal in watter mate die chalasa deelneem aan die vorming van die saadheid by die ander Proteaceae. 'n Volledige en korrekte klassifikasie van die saadheid sal dan moontlik wees.

Die beskrywing van die perikarp van vrugte en die onderverdeling in 'n ekso-, meso- en endokarp word nie deur alle navorsers volgens die ontogenie van die weefselstreke beskryf nie, maar dit is meesal 'n gerieflikheidsindeling (Esau, 1977). In hierdie studie word voorgestel dat die perikarplae volgens die ontogenie van die weefselstreke beskryf word. By M. integrifolia vind geen differensiasie van die binne- en buite epidermisselle plaas nie en die perikarp bestaan dus hoofsaaklik uit 'n mesokarp. Aangesien dit moontlik is om volgens die selrangskikking verskillende mesokarplae te onderskei, word die volgende nuwe terminologie voorgestel: **buite-mesokarp**, **mid-mesokarp** en **binne-mesokarp**. Die terminologie kan ook gebruik word vir

die ekso- en endokarp, waar van toepassing by ander vrugtesoorte, om die perikarp ontogeneties korrek te beskryf.

Die perikarp van F. speciosa is ook 'n mesokarp, maar dit is nie in verskillende lae gedifferensieer nie, die droë perikarp is nie- oopspringend en die vrug is 'n dopvrug. In al die opsigte verskil dit dus van M. integrifolia waar 'n kokervrug met 'n groot saad voorkom en landboukundig kommersieel benut word. F. speciosa lewer geen eetbare vrug nie, maar die boom kan en behoort as 'n inheemse sierboom benut te word. In dië opsig lewer hierdie studie van F. speciosa bygevolg 'n bydrae tot ons kennis van die genus wat hopelik verdere navorsing sal stimuleer om ook die ander Faurea sp. te ondersoek. Aspekte wat in dië verband die aandag behoort te geniet, is die ontkieming van saad en die verspreiding en aanpasbaarheid van die bome in verskillende klimaatsgebiede.

WEKE	-8	-2	0	1	2	3	4	9	14	31
<u>BLOM</u>	Blomooq-differensiasie begin	Megaspoor-moedersel vorm Mikrospore gevorm	Volblom							
<u>EMBRIO</u>				Sigoot rustend	Sigoot rustend	64-sel embrio	Hartvormige embrio	Embrio differensiasie voltooi	Seedlobbe bereik maksimum grootte	Seedlobbe volwasse
<u>ENDOSPERM</u>				Endosperm nukleër			Endosperm selle vorm	Endosperm volledig verbruik		
<u>NUSELLUS</u>						Nusellus verloor stewigheid	Nusellus degenereer	Nusellus volledig verbruik		
<u>BINNE-INTEGUMENT</u>						Binne-integument seldeling eindig	Binne-integument degenereer	Binne-integument gedegeneraar		
<u>BUIITE-INTEGUMENT (TESTA)</u>					Buite-integument vaatweefsel differensieer	Buite-integument seldeling	Buite-integument seldeling in binne epidermis	Buite-integument selvergroting	Seedhuid verhout	Seedhuid volwasse
<u>PERIKARP</u>				Perikarp weefsel-differensiasie	Perikarp vaatweefsel en mesokarp onderskeibaar	Perikarp seldeling	Perikarp seldeling	Perikarp selvergroting	Perikarp maksimum grootte	Perikarp volwasse
<u>SAAD</u> Deursnee (mm)								15,1 mm	25,0 mm	25,0 mm
<u>VRUG</u> Deursnee (mm)				2,1 mm	2,5 mm	4,2 mm	6,1 mm	19,3 mm	30,2 mm	30,9 mm
Massa (g)						14% Vruqval	37% Vruqval	0,89 g Vruqval eindig	17,0 g Vruq maksimum grootte	19,3 g Vruq ryp
<u>ONTWIKKELINGSTADIUMS</u>	Blomdifferensiasie 8 weke/56 dae voor volblom		Volblom	Sigoot rustend Stadium I 2 weke/14 dae			Seedontwikkeling Stadium II 12 weke/84 dae			Rypwording Stadium III 17weke/119 dae

TABEL 8.2 SKEMATIESE VOORSTELLING VAN DIE WEEKLIKSE MORFOGENETIESE VERANDERINGE VAN DIE BLOM EN VRUG BY M. integrifolia

BLOM EN VRUGROEI VAN M. integrifolia

Blom- en vrugontogenese

Die ekonomiese belangrikheid van M. integrifolia het vereis dat 'n volledige studie van die blom en vrugroei onder Suid-Afrikaanse toestande onderneem is. 'n Opsomming van die resultate van die weeklikse morfoogenetiese veranderinge van die blom en vrug word in Tabel 8.2 aangegee. Die periode strek van agt weke voor volblom tot 31 weke na volblom en die veranderinge wat in die blom, embrio, endosperm, nusellus, integumente (saadhuid), perikarp, saad en vrug plaasvind, word onderling vergelyk. Uit Tabel 8.2 blyk die volgende: Blomdifferentiasie begin ongeveer agt weke voor volblom. Die mikrospore is gevorm wanneer die megaspoormoedersel twee weke voor volblom gevorm word. Gedurende die eerste twee weke na volblom is die sigoot rustend. Vanaf die tweede tot die vierde week na volblom is 'n kritiese periode, aangesien seldeling in verskillende weefselstreke gelyktydig 'n aanvang neem. Differentiasie van die embrio begin, endospermselle vorm en seldeling vind in die testa en perikarp plaas. Vrugval bereik gedurende die vierde week na volblom 'n hoogtepunt van 37%. Nege weke na volblom is seldeling in die vrugweefsels voltooi en vrugval wat daarmee gepaard gaan, eindig. Selvergroting vind daarna in die embrio, testa en perikarp plaas tot aan die einde van die 14e week na volblom

wanneer die vrug volwasse is. Vanaf die 14e week na volblom vergroot die vrug baie min en bereik rypheid 31 weke na volblom.

Hierdie resultate gee 'n volledige oorsig van die blom- en vrugontogenie van M. integrifolia onder Suid-Afrikaanse toestande. Navorsing kan voortgesit word om die faktore te bestudeer wat blomdifferentiasie strem en die vegetatiewe knop stimuleer om reprodktief te word. Meer inligting oor bestuiwing en self-onverenigbaarheid moet nog ingewin word.

Die getabuleerde gegewens (Tabel 8.2) is die eerste vergelykende tydskaalindeling van die ontwikkeling van die blom en vrug van M. integrifolia en dui die verband aan tussen al die ontwikkelingsstadiums en vrugweefsels vir maklike vertolking en vergelyking. Hierdie Tabel is van groot landboukundige belang, aangesien dit as basis kan dien vir die beplanning van al die verbouingspraktyke waarop manipulasies met betrekking tot opbrengs, vruggrootte en vrugkwaliteit wetenskaplik gefundeer kan word.

Die belangrikste afleidings en gevolgtrekkings uit hierdie studie word verderaan vollediger bespreek.

Stadiums van vruggroei

Die vruggroeiperiode van M. integrifolia is deur vorige navorsers in twee stadiums ingedeel (Jones, 1957; Radspinner,

1971 en Strohschen, 1985). Volgens hulle beskrywing strek Stadium I van volblom totdat die vrug en saad volwasse grootte bereik het. Uit die resultate van hierdie studie het dit geblyk dat dit wenslik is om die aanvanklike periode na volblom waartydens die siqoot rustend is, te onderskei van die periode waartydens die embrio differensieer en die saad en vrug tot volwasse grootte ontwikkel. Daar word dus voorgestel dat Stadium I van Radspinner (1971) onderverdeel word in Stadium I (siqoot rustend) en Stadium II (saadontwikkelingsperiode). Hierna volg Stadium III (rypwordingsperiode), wat ooreenstem met Stadium II van Radspinner (1971). Die voorgestelde indeling word in Tabel 8.3 vergelyk met die indeling van Jones (1957), Radspinner (1971) en Strohschen (1985).

Tabel 8.3 Lengte van die vruggroei stadiums van M. integrifolia volgens verskillende outeurs

<u>Outeur</u>	<u>Stadium I</u> siqoot rustend	<u>Stadium II</u> Saadontwik- keling	<u>Stadium III</u> Rypwording	<u>Totaal</u>
Joubert	2 weke	12 weke	17 weke	31 weke = 217 dae
	<u>Stadium I</u> Endospermontwikkeling		<u>Stadium II</u> Olievorming	
Jones (1957)	90 - 111 dae		125 dae	215 dae
Radspinner (1971)	3 maande		4 maande	7 maande ±210 dae
Strohschen (1985)	20 weke		20 weke	40 weke = 280 dae

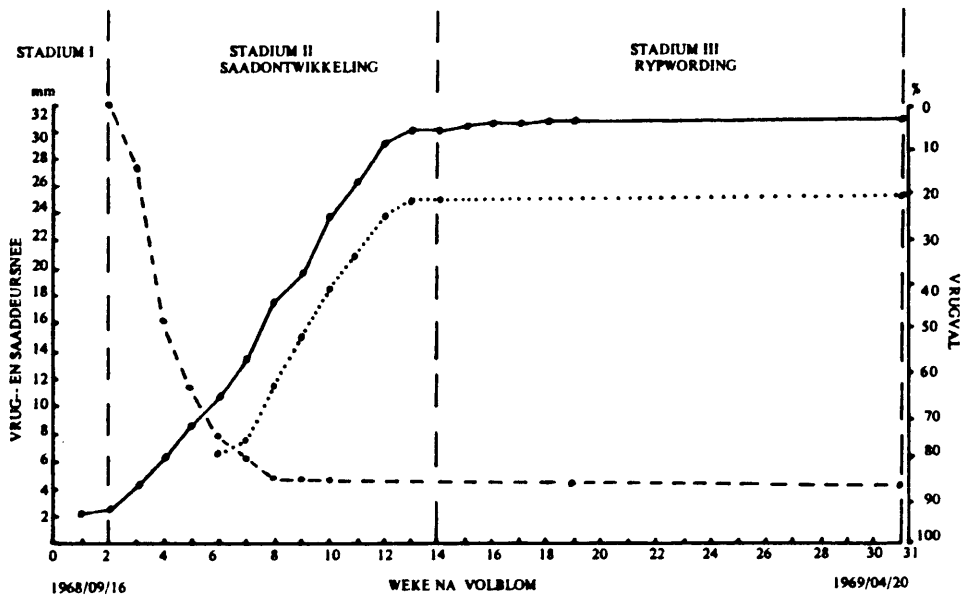


FIG. 8.1 Deursneemtings in mm. van die vrug (—) en saad (.....) asook die persentasie vrugval (-----) gedurende die 31 weke vruggroeiperiode van *M. integrifolia*. Die indeling van die vruggroeistadiums word ook aangedui

Die voorgestelde indeling is meer beskrywend en gee 'n verfynde indeling van die groeistadiums vir korrelering met die omgewingsfaktore wat 'n invloed daarop kan hê. Hierdie vruqgroeistadiums word vervolgens vergelyk met die periode van vruqval.

Vruqval

Die verband tussen die vruqgroeistadiums en vruqval word in Fig.8.1 aangedui deur die samevoeging van die vruqgroekromme en die persentasie vruqval gedurende die 31-weke-vruqgroeiperiode.

Uit Fig 8.1 blyk dit dat Stadiums I en II van vruqgroei bepalend is vir sowel die grootte van die vruq en saad as die grootte van die oes. Volgens die vruqval en vruqgroekrommes in aansluiting met die opgesomde resultaat in Tabel 8.2 blyk dit dat selfsterwing en gevolglike vruqval net plaasvind gedurende die seldelingsperiode en aanvanklike vruqgroei, gedurende die eerste nege weke na volblom, totdat die saad en vruq ongeveer 65% van hulle finale massa bereik het. Gedurende die periode is daar dus 'n kritiese balans tussen seldeling en selfsterwing wat in so 'n mate deur laasgenoemde oorheers word dat 86% van die vruqte na bevrugting afval en die potensiële oes gedurende die periode dus drasties verminder word. Die oesverlies is so groot dat toekomstige navorsing toegespits behoort te word om die probleem uit 'n plantfisiologiese, klimaatologiese en voedingsoopunt te ondersoek.

Vruggroei

Die invloed van die omgewingsfaktore (voq, voeding en temperatuur) wat gedurende Stadium II 'n stremmende invloed kan hê op vruggroei en vruqval kan induseer, is noq nie volledig bestudeer nie. Geen inligting is beskikbaar oor die nadelige invloed van stremmende, lae temperature op vruggroei nie. Volgens die resultate van Strohschen (1985) (Tabel 8.3) blyk dit dat die lengte van Stadium I ongeveer 40 dae langer en Stadium II 20 dae langer in Australië is as in Suid-Afrika, Hawaii en Kalifornië. Volgens Strohschen (1985) was die finale vruggrootte 29,5mm en dit verskil min met die vruqdeursnee van 31,0mm wat in hierdie studie gevind is. Dit is noodsaaklik dat klimaatsnorme vir die makadamiaboom vasgestel word.

Die nadelige invloed van lae grondvoq en relatiewe luqvoqtigheid in aansluiting by hoë temperature is noq nie ondersoek nie en behoort ook in die toekoms die aandag te geniet.

Wat die voedingstatus van die boom betref, is die resultate van Koen, Du Plessis, Langeneqger, Smith & Smart (1976) insiqgewend in dië opsig dat hulle bevind het dat konsentrasies van die elemente stikstof, fosfor, magnesium, sink en yster in jong makadamiablare van September/Oktober tot en met Januarie verminder. Daarna styq die konsentrasies van hierdie elemente weer. Dit wil dus voorkom of hierdie elemente gedurende Stadium II hoofsaaklik deur die vruq onttrek word vir vruggroei. Hiervan kan afgelei word dat die ele-

mente vroegetydig beskikbaar moet wees omdat 'n tekort van een of meer 'n nadelige, stremmende invloed op vrugset en vrugontwikkeling kan hê. Dië aspek vereis ook verdere navorsing.

Die chemiese veranderinge wat gedurende Stadium III plaasvind en 'n invloed het op die gehalte van die neut kan ook beïnvloed word deur die omgewingsfaktore soos vog, voeding en temperatuur en die invloed en interaksie van elkeen op neutgehalte moet ondersoek word.

In Tabel 8.2 word die resultate van die blom- en vruggroei oor 'n periode van 39 weke aangegee. Hierdie gegewens vorm die basis vir 'n voortgesette en meer uitgebreide fenologiese studie wat ook die vegetatiewe groeistuwings en wortelgroeisiklusse vir die volle 52 weke van 'n jaar moet insluit. Die bykomende inligting is belangrik vir die beplanning van snoeiproewe, plantstelsels, besproeiingskudeling en die toepassing van die korrekte bemestingspraktyke vir die verhoging van die produksie en die gehalte van makadamianeute in Suid-Afrika.

Ter afsluiting van hierdie studie is die finale gevolgtrekking dat verdere navorsing vereis word om die verwantskapstudie tussen die verskillende genusse van die Proteaceae uit te brei en om duidelikheid te verkry oor die klassifikasie van die saadhuid en perikarp by die Proteaceae. Faurea behoort verder nagevors te word om dit as 'n sierboom te

benut. By M. integrifolia moet 'n volledige fenologiese studie onderneem word en die invloed van temperatuur, vog en voeding op blomooqdifferensiasie, blom, bestuiwing, bevrugting, vrugset, vrugval, vruggroei en neutgehalte moet bestudeer word met die doel om die opbrengs en neutgehalte te verhoog.

VERWYSINGS

- CORNER, E.J.H., 1976. The seeds of Dicotyledons. I-II, Cambridge: Univ. Press.
- ESAU, K., 1977. Anatomy of seed plants, 2nd. ed. New York: John Wiley & Sons.
- HABER, J.M., 1966. Comparative anatomy and morphology of the flowers and inflorescences of the Proteaceae. III. Some African taxa. Phytomorph., 16, 490-527.
- HARTUNG, M.E. & STOREY, W.B., 1939. The development of the fruit of Macadamia ternifolia. J. Agric. Res., 59, 397-406.
- JONES, W.W., 1957. Oil characteristics and oil production in the macadamia. Calif. Mac. Soc. Yrbk. 3, 39-40.
- JORDAAN, P.G., 1944. Die morfologie van die saadknop van die Suid-Afrikaanse Proteaceae. Ongepubliseerde D.Sc. proefskrif. Univ. van Stellenbosch.
- KAUSIK, S.B., 1938. Studies in the Proteaceae. Floral anatomy and morphology of Macadamia ternifolia F. Muell., Proc. Ind. Acad. Sci., B, 8, 45-62.

- KOEN, T.J., DU PLESSIS, S.F., LANGENEGGER, W., SMITH, B. & SMART, G., 1976. Variasie in blaarsamestelling van makadamiabome gedurende een seisoen. Citrus & Subtr. Fruit J., No 513, 13-16.
- RADSPINNER, A.L., 1971. A study of variability in Macadamia integrifolia. Ongepubliseerde Ph.D. tesis. Univ. Hawaii.
- ROURKE, J.P., 1973. Faurea, a possible ancestor of the protea? Veld & Flora, 3, 28-29.
- STROHSCHEN, B., 1985. Vergleichende morphologische und anatomische untersuchungen zur Fruchtentwicklung von drei vertretern der familie der Proteaceae: Macadamia integrifolia F. Muell., Hicksbeachia pinnatifolia F. Muell. und Persoonia pinifolia SM. Dr. troph. tesis. Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität. Bonn.
- VENKATA RAO, C., 1971. Proteaceae. Bot. Monograph, 6, CSIR, New Delhi.

OPSOMMING

'N VERGELYKENDE VRUGMORFOGENETIESE STUDIE VAN Macadamia
integrifolia (MAIDEN & BETCHE) EN Faurea speciosa (WELW.)
(PROTEACEAE)

deur

A. J. JOUBERT

Hierdie studie is die eerste volledige ondersoek van die blom- en vrugmorfofenese van Faurea speciosa en die eerste vergelykende studie tussen F. speciosa en Macadamia integrifolia. Sekere aspekte van die blom- en vruganatomie van M. integrifolia is in die buiteland bestudeer, maar geen studie van die blom en vruggroei onder Suid-Afrikaanse toestande is voorheen onderneem nie.

Volgens die morfologiese en anatomiese eienskappe van die blomme is sowel Faurea as Macadamia primitiewe genusse van die Proteaceae, maar vergelykenderwys besit Macadamia 'n groter aantal primitiewe eienskappe as Faurea.

Die noue verwantskap tussen die twee spesies blyk uit die ooreenstemmende eienskappe ten opsigte van die differensiasie van die blomme, die bou van die meeldrade, stuifmeelkorrel, styl, embriosak en embrio.

Die chromosoomgetal van F. speciosa is, soos by die meeste ander Suid-Afrikaanse Proteaceae, $n=12$ terwyl by M. integrifolia $n=14$ is.

By M. integrifolia kom twee hangende atropiese saadknoppe voor terwyl by F. speciosa twee hemitropiese saadknoppe voorkom, maar meesal net een.

Die embrio is by albei spesies 'n Penaea-variasie van die Asterad-tipe.

Die unitegmiese saadhuid van M. integrifolia word deur die testa en chalasa gevorm en die saad neig dus na 'n pachychalasale saad. By F. speciosa is die bitegmiese saadhuid vliesagtig.

Die vrug van M. integrifolia is 'n kokervrug en dié van F. speciosa 'n dopvrug.

Vrugval vind by M. integrifolia gedurende die eerste nege weke na volblom plaas.

By M. integrifolia is die periode van blomooqdifferensiasie, blom, vruggroei, vrugval en vrugrypwording onder Suid-Afrikaanse toestande volgens 'n tydskaal ingedeel. Die vruggroeiperiode strek oor 31 weke en word in drie stadiums ingedeel. Gedurende Stadium I, wat twee weke duur, is die sigoot rustend. Stadium II is die saadontwikkelingsperiode

en strek oor 12 weke. Stadium III is die rywordingsperiode en duur 17 weke.

Verdere navorsing is noodsaaklik om die interaksie van temperatuur, vog en voeding op blom en vruggroei te bepaal met die doel om die produksie en neutgehalte by Macadamia te verhoog.

SUMMARY

A COMPARATIVE MORPHOGENETIC STUDY OF Macadamia
integrifolia (MAIDEN & BETCHE) AND Faurea speciosa (WELW.)
(PROTEACEAE)

by

A. J. JOUBERT

This study is the first investigation of the flower and fruit morphogenesis of Faurea speciosa and the first comparative study of F. speciosa and Macadamia integrifolia. Certain aspects of flower and fruit anatomy of M. integrifolia have been studied in other parts of the world but no investigation of the flower and fruit growth under South African conditions has been undertaken before.

The morphological and anatomical characteristics of Faurea and Macadamia indicate that they are primitive genera of the Proteaceae. Macadamia however exhibits more primitive characteristics than Faurea.

The close relationship between the two species is demonstrated by the common characteristics as regards flower differentiation, structure of the stamen, style, embryo sac and embryo.

The chromosome number of F. speciosa is $n=12$, like most other South African members of the Proteaceae, but in M. integrifolia $n=14$.

The ovary of M. integrifolia contains two pendulous atropous ovules, whilst in F. speciosa there are occasionally two, but usually only a single hemitropous ovule.

In both species the embryo is a Panaea variation of the Asterad type.

The unitegmic seed coat of M. integrifolia is formed by the testa and chalaza, thus tending towards a pachychalazal seed. In F. speciosa the bitegmic seed coat is papery.

The fruit of M. integrifolia is a follicle whilst that of F. speciosa is an achene.

Fruit abscission in M. integrifolia occurs during the first nine weeks following full flowering.

In M. integrifolia the period of flower bud differentiation, flowering, fruit growth, fruit abscission and ripening under South African conditions were divided up according to a time scale. Fruit development occurs over 31 weeks and the period is divided into three stages. During Stage I, which lasts for two weeks, the zygote remains in rest. Stage II is the period of seed development and extends over 12

weeks. Stage III is the fruit ripening period and lasts for 17 weeks.

Further research should be undertaken to study the effects of temperature, moisture and nutrition on flowering and fruit growth in an effort to improve yields and nut quality of M. integrifolia.

DANKBETUIGINGS

- Graag wil ek die Bestuur van die Departement van Landbou en Watervoorsiening bedank vir die goedkeuring om die resultate van hierdie studie as 'n proefskrif voor te lê.
- Teenoor dr. J.H. Terblanche, Direkteur van die Navorsingsinstituut vir Sitrus en Subtropiese Vrugte, Nelspruit wil ek 'n besondere woord van dank uitspreek vir sy positiewe aanmoediging en persoonlike belangstelling in die voltooiing van hierdie studie.
- Aan prof. L.C. Holtzhausen wil ek my dank betuig vir die baie geleenthede waartydens ons vakkundige probleme kon bespreek en sonder wie se leiding die afhandeling van hierdie werk nie moontlik sou gewees het nie.
- Aan prof. P.J. Robbertse wil ek dankie sê vir sy positiewe kommentaar en voorstelle tydens die afhandeling van die werkstuk.
- Aan my kollegas wat op die een of ander wyse hulp verleen het met die versameling en voorbereiding van die proefmateriaal en fotos wil ek dankie sê asook aan dr. F.C. Calitz vir die taalversorging en mev. H. Vermaak vir die tik van die manuskrip.
- Teenoor my vrou, Christine, saam met wie my goeie dae beter dae geword het, wil ek my laaste en finale woord van dank uitspreek.