

'N MORFOLOGIESE ONDERSOEK VAN
TYLOSEMA ESCULENTUM (BURCH.) SCHREIBER EN
TYLOSEMA FASSOGLENSE (SCHWEINF.) TORRE & HILLC.
IN SUIDELIKE AFRIKA

deur

LOURENS ABRAHAM COETZER

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

DOCTOR SCIENTIAE

in die Fakulteit Wis- en Natuurkunde
(Departement Plantkunde)

Universiteit van Pretoria

Pretoria

Promotor : Prof. dr. P.J. Robbertse
Mede-Promotor : Prof. dr. N. Grobbelaar

Desember 1982

INHOUDSOPGAWE

HOOFSTUK 1

INLEIDING

INLEIDING	-----	1
-----------	-------	---

HOOFSTUK 2

MATERIAAL EN METODEDES

2.1	<u>MATERIAAL</u> -----	4
2.2	<u>METODES</u> -----	5
2.2.1	ORGANOGRAFIESE ONDERSOEK -----	5
2.2.2	TRANSMISSIE-ELEKTRONMIKROSKOPIESE (TEM-) ONDERSOEK -----	7
2.2.3	LIGMIKROSKOPIESE ONDERSOEK -----	7
2.2.4	AFTAS-ELEKTRONMIKROSKOPIESE (SEM-) ONDERSOEK -----	8
2.2.5	ONDERSOEK NA MIKROSPOROGENESE -----	9
2.2.6	FLUORESSSENSIEMIKROSKOPIE -----	10

HOOFSTUK 3

TAKSONOMIESE POSISIE, VERSPREIDING EN ORGANOGRAFIE VAN DIE SUID-AFRIKAANSE TYLOSEMA-SOORTE

3.1	<u>TAKSONOMIESE POSISIE EN VERSPREIDING</u> -----	12
3.2	<u>ORGANOGRAFIE</u> -----	15
3.2.1	BOGRONDSE STINGELS -----	15
3.2.2	KNOLLE -----	17
3.2.3	BLOEIWYSES -----	18

3.2.4	BLOMME -----	20
3.2.4.1	<u>Algemeen</u> -----	20
3.2.4.2	<u>Hipantium</u> -----	21
3.2.4.3	<u>Kelk</u> -----	21
3.2.4.4	<u>Kroon</u> -----	22
3.2.4.5	<u>Andresium</u> -----	22
3.2.4.6	<u>Ginesium</u> -----	27

HOOFSTUK 4

MORFOGENESE VAN DIE STAMPER EN SAADKNOP

4.1	<u>INLEIDING</u> -----	30
4.2	<u>GINESIUMONTOGENIE</u> -----	30
4.3	<u>SAADKNOPMORFOLOGIE EN SAADKNOPONTOGENIE</u> --	31
4.3.1	ALGEMENE SAADKNOPKENMERKE EN GROEI VAN DIE SAADKNOPPRIMORDIUMS -----	31
4.3.2	BOU EN ONTWIKKELING VAN DIE INTEGUMEN= TE -----	32
4.3.3	BOU EN ONTWIKKELING VAN DIE NUSELLUS --	34
4.3.4	VAATWEEFSELVOORSIENING AAN DIE SAADKNOP= PE -----	37
4.4	<u>MEGASPOROGENESE</u> -----	37

HOOFSTUK 5

MORFOGENESE VAN DIE ANDRESIUM EN MIKROSPOROGENESE

5.1	<u>INLEIDING</u> -----	42
5.2	<u>ANDRESIUMONTOGENIE</u> -----	42
5.2.1	HELMKNOP -----	43

5.2.1.1	<u>Algemeen</u> -----	43
5.2.1.2	<u>Helmknopepidermis</u> -----	44
5.2.1.3	<u>Hipodermale wandlae</u> -----	45
	(i) Tapetum -----	46
	(ii) Middellae -----	48
	(iii) Endotekium -----	49
5.3	<u>MIKROSPOROGENESE</u> -----	51
5.3.1	ONTOGENIE EN ANATOMIE VAN DIE MIKROSPOR=	
	MOEDERSELLE -----	51
5.3.2	MEIOSE VAN DIE MIKROSPOORMOEDERSELLE --	51

HOOFSTUK 6

STUIFMEELMORFOLOGIE

6.1	<u>INLEIDING</u> -----	57
6.2	<u>UITWENDIGE BOU</u> -----	57
6.3	<u>ULTRASTRUKTUUR VAN DIE SPORODERM</u> -----	59
6.4	<u>BESPREKING</u> -----	62

HOOFSTUK 7

ANATOMIE EN ULTRASTRUKTUUR VAN DIE STEMPEL, STYL EN STUIFMEELBUISE

7.1	<u>INLEIDING</u> -----	64
7.2	<u>ANATOMIE EN ULTRASTRUKTUUR VAN DIE STEM=</u>	
	<u>PEL</u> -----	64
7.3	<u>ANATOMIE EN ULTRASTRUKTUUR VAN DIE STYL</u> --	68
7.4	<u>ULTRASTRUKTUUR VAN DIE STUIFMEELBUISE</u> ---	72
7.5	<u>BESPREKING</u> -----	74

HOOFSTUK 8

BEVRUGTING EN EMBRIOGENESE

8.1	<u>INLEIDING</u>	-----	77
8.2	<u>BEVRUGTING</u>	-----	77
8.3	<u>ANATOMIE EN ONTSTAAN VAN DIE ENDOSPERM</u>	--	78
8.4	<u>EMBRIOGENIE</u>	-----	80
8.5	<u>BESPREKING</u>	-----	86

HOOFSTUK 9

SAADMORFOLOGIE

9.1	<u>INLEIDING</u>	-----	88
9.2	<u>ORGANOGRAFIE</u>	-----	88
9.3	<u>ANATOMIE VAN DIE TESTA</u>	-----	89
9.3.1	<u>EPIDERMIS</u>	-----	89
9.3.2	<u>MESOFIL</u>	-----	92
9.4	<u>VAATWEEFSEL</u>	-----	92
9.5	<u>ENDOSPERM</u>	-----	93
9.6	<u>BESPREKING</u>	-----	93

HOOFSTUK 10

	<u>SAMEVATTENDE BESPREKING</u>	-----	95
	<u>OPSOMMING</u>	-----	101
	<u>SUMMARY</u>	-----	103
	<u>DANKBETUIGINGS</u>	-----	105
	<u>CURRICULUM VITAE</u>	-----	107
	<u>BYLAAG I: FIGURE</u>	-----	109
	<u>LITERATUURVERWYSINGS</u>	-----	224

HOOFSTUK 1

INLEIDING

Volgens Wolfe en Kipps (1959), Allen en Allen (1981) en Ratchie et al. (1979) is die peulplante (Fabales) naas die grasse (Poaceae) ekonomies gesproke die belangrikste groep plante wat deur die mens gebruik word. Lawrence (1951) sluit hierby aan as hy verklaar dat die peulplante ekonomies een van die belangrikste planttaksons van alle blomplantfamilies is.

Uit die aard van die saak en soos blyk uit bogenoemde outeurs se literatuurlyste bestaan daar 'n enorme hoeveelheid literatuur oor die peulplantgroep. Indien die literatuur egter van nader beskou word, blyk dit baie gou dat die grootste gedeelte van die literatuur oor die Fabaceae en in 'n mindere mate die Mimosaceae handel en dat daar relatief min oor die Caesalpiniaceae bekend is.

Alhoewel die Caesalpiniaceae reeds sedert 1814 bekend is toe Robert Brown die takson Caesalpineae beskryf het (Brown, 1814), het hierdie familie relatief min navorsingsaandag gekry. 'n Moontlike rede hiervoor is die feit dat die Caesalpiniaceae 'n pantropiese familie is wat eers tydens versamelekspedisies wat na die tropiese en subtropiese gebiede onderneem is, onder die aandag van veral Europese plantkundiges gekom het. Daarteenoor kom die Fabaceae meer in die gematigde tot koue gebiede voor en is lank reeds ekonomies 'n baie belangrike familie in hierdie gebiede (Allen et al., 1964).

Daar bestaan dus 'n gebrek aan morfologiese kennis aangaande die Caesalpiniaceae oor die algemeen en die genus Tylosema (Schweinf.) Torre & Hillcoat in die besonder. Bepaalde kwaliteitskenmerke van die genus Tylosema is lank reeds bekend want Burchell het in 1824 al op die potensieel ekonomiese belangrikheid van een verteenwoor=

diger van hierdie takson gewys. Die kwaliteite wat hy beklemtoon het en wat tans vir beide ondersoekte soorte geld, is ondermeer dat die genus Tylosema goed in droë gebiede aard en ondergronds 'n knol vorm wat saam met die sade deur die inheemse bevolking van veral die Kalahari benut word (Burchell, 1824).

Namate die potensiële ekonomiese belangrikheid van die betrokke soorte bekend geword het, het die belangstelling in hulle toegeneem. Kwaliteite wat veral aandag trek is ondermeer dat die proteïenkonsentrasie van die Tylosema-sade goed met dié van sojabone (Glycine max) vergelyk en dat hul olie-konsentrasie bykans twee keer soveel as dié van sojabone en bykans net soveel as dié van grond-bonesaad (Arachis hypogaea) is (Bray, 1921; en Wehmeyer et al., 1969).

Die stimulus vir die groter belangstelling in die genus Tylosema was veral die verslag van die Amerikaanse Nasionale Navorsingsraad oor relatief onbekende maar potensieel ekonomies belangrike tropiese peulplantsoorte (Ratchie, 1979), wat ondermeer oor soorte van die genus Tylosema handel. Talle navrae is ná vrystelling van die verslag van verskillende persone en instansies ontvang oor veral die verbouing van die Tylosema-soorte, maar hierdie kennis is nog nie beskikbaar nie. Al die navrae het een sentrale gedagte beklemtoon, naamlik dat daar 'n geweldige toename in die voedselbehoefte van die groeiende wêreldbevolking is. Dit het gevolglik noodsaaklik geword om droër gebiede vir voedselproduksie te benut en dat daar op plantsoorte wat by droë toestande aangepas is, gekonsentreer moet word.

Voordat enige behoorlike navorsing oor die verbouing van 'n plantsoort gedoen kan word, is dit wenslik om te weet hoe dit voortplant en hoe vinnig dit voortplant en daarom is 'n embriologiese studie van groot belang.

Met bogenoemde feite in gedagte is hierdie morfologiese ondersoek van die Suid-Afrikaanse verteenwoordigers van die genus Tylosema (Schweinf.) Torre & Hillcoat onderneem.

Die ondersoek behels hoofsaaklik 'n embriologiese studie wat, volgens Johansen (1950), Maheshwari (1950) en Davis (1966) nie net 'n studie van die embriogenese behels nie, maar in sy wyer betekenis ook ander aspekte soos blomontogenie en mikro- en megasporogenese insluit. Die taksonomiese geskiedenis en morfologie van die volwasse plant en saad is volledigheidshalwe bygevoeg.

HOOFSTUK 2

MATERIAAL EN METODEDES

2.1 MATERIAAL

Die blomme van die twee Suid-Afrikaanse soorte van die genus Tylosema, naamlik T. esculentum (Burch.) Schreiber en T. fassoglense (Schweinf.) Torre & Hillcoat is distilies en die versamelde materiaal is op grond van die stamperlengtes in vier groepe verdeel. Aan elke groep is 'n simbool toegeken. Die simbole wat gebruik is, is soos volg:

- (i) Te.ls: T. esculentum-materiaal met langstamperblomme;
- (ii) Te.ks: T. esculentum-materiaal met kortstamperblomme;
- (iii) Tf.ls: T. fassoglense-materiaal met langstamperblomme; en
- (iv) Tf.ks: T. fassoglense-materiaal met kortstamperblomme.

Hierdie simbole sal deurgaans in die teks gebruik word en daar sal na 'n groep, byvoorbeeld die Te.ls-groep of die langstampergroep van T. esculentum verwys word wanneer bogenoemde indeling bedoel word. Alternatiewelik sal die terme soorte of taksons gebruik word wanneer oor die algemeen na die twee Suid-Afrikaanse spesies van die genus Tylosema verwys word.

Alle ondersoekte materiaal is naby Groblersdal, Nelspruit, Potchefstroom, Potgietersrus of Pretoria, in gebiede waar die twee taksons natuurlik voorkom, versamel. Daar is gepoog om sover moontlik by alle

lokaliteite knolle, peule en blomknoppe van verskillende ouderdomme, volwasse blomme en ryp saad te versamel. Met uitsondering van die Suidwes-Afrika-lokaliteite waar slegs herbariummateriaal versamel is, is by elke ander lokaliteit vyf plante elk van die lang- sowel as die kortstampervorm volledig besaam. Behalwe die saad wat gedurende Mei en Junie versamel is, is alle materiaal vanaf November tot Februarie versamel. In die meeste gevalle is spesifieke plante genoem en is materiaal dan telkens van dieselfde plant versamel.

Die herbariumeksemplare word in die HGWJ Schweickerdt-herbarium (PRU) aan die Universiteit van Pretoria en sommige duplikate daarvan in die Nasionale Herbarium (PRE) van die Navorsingsinstituut vir Plantkunde gehuisves terwyl die gefikseerde materiaal en preparate in die Margaretha Mes-Instituut vir Saadnavorsing aan die Universiteit van Pretoria bewaar word.

2.2 METODES

2.2.1 ORGANOGRAFIESE ONDERSOEK

Vir die organografiese ondersoek van die twee takson is die materiaal meesal in FAA (formaldehyd-etielalkohol-asynsuur) (Johansen, 1940) of in Carnoy (Darlington en La Cour, 1962) gefikseer terwyl vars materiaal ook vir bepaalde ondersoeke gebruik is.

Die organografiese ondersoek het die volgende behels: Stampers, fertiele meeldrade en staminodiums is uit volwasse blomme gedissekteer. Die lengtes van die ginfore, vrugbeginsels en style is gemeet asook die lengtes van die helmrade en helmknoppe. Die gegewens oor die staminodiums is ge-

bruik om die variasie in grootte, vorm en rangskikking van die staminodiams in die blomme te beskryf. Foto's is deurgaans geneem om die organografiese kenmerke te illustreer.

Sommige van die versamelde saad is gekiem en die kiemplante is óf in glasbuisse met 'n binnedeursnee van 100 mm en 600 mm lank of in sandge vulde bakke van 500 mm diep geplant sodat die hoofwortelgroei in die glasbuisse en die knolontwikkeling in die bakke gevolg kon word. Die knolle is telkens ná 'n groeiperiode wat vanaf ongeveer Oktober tot Maart gestrek het, uit die sand in die bakke gehaal om hulle massas te bepaal en om hulle te fotografeer. Sommige van hierdie knolle is vir latere organografiese ondersoek in FAA gefikseer.

Vir die bepaling van die hoofwortel se lengtegroei, is die glasbuisse met swart papier uitgevoer vóór dit met vermikuliet gevul is, en die kiemende saad só geplaas dat die wortels tussen die papier en die glas langs kon groei en daaglik gemeet kon word. Die glasbuisse is aan die buitekant met swart, ondeursigtige plastiek toegemaak en in 20 mm diep petribakkies geplaas.

Die kiemplante is in 'n glashuis gekweek waarvan die dag- en nagtemperatuur onderskeidelik op 27°C en 21°C konstant gehou is. Hoagland (1944) se volledige voedingsoplossing is een keer per week aan al die kiemplante toegedien. Tussendeur is die plante met kraanwater klam gehou.

Vir die bepaling van die posisie van die selverlengingstreek en die relatiewe groeitempo van sommige kiemplante se hoofwortels, is dwarsstrepe, beginnende by die wortelbasis, met In-diese ink 1 mm van mekaar op die wortel getrek en

in serie genommer. Soos die wortels gegroei het en van hierdie strepe as gevolg van selverdeling en selverlenging verder as 2 mm van mekaar geskuif het, is bykomende strepe ongeveer 1 mm van mekaar en van die bestaande strepe op die ongemerkte wortel dele getrek en ook akropetaal in serie, volgende op die vorige meting se hoogste getal, genommer. Die gegewens wat op hierdie wyse verkry is, is in 'n wortelgroei diagram saamgevat (Figuur 12).

2.2.2 TRANSMISSIE-ELEKTRONMIKROSKOPIESE (TEM-) ONDERSOEK

Vir die TEM-ondersoek is helmknoppe en stampers uit vars blomknoppe van verskillende ouderdomme gedissekteer en in 6% glutaaraldehyd in 'n 0,05 mol. dm^{-3} natriumkalkodilaatbuffer van pH 7,4 gefikseer terwyl 'n 2% OsO_4 -oplossing in dieselfde buffer vir die nafiksering van die materiaal gebruik is (O'Brien & McCully, 1981). Die materiaal is daarna met etanol en 1,2-propileenoksied gedehidreer en volgens die metode van Spurr (1969) in hars ingebed.

Die sneë is met behulp van glasmesse op 'n Reichert Om U3 ultramikrotoom gesny en met 5% waterige uranielaasetaat en daarna met loodsitraat volgens Reynolds (1963) gekleur. 'n Philips EM 301 deurstraal-elektronmikroskoop is vir die bestudering en fotografering van die sneë gebruik.

2.2.3 LIGMIKROSKOPIESE ONDERSOEK

Vir die ligmikroskopiese ondersoek is helmknoppe, style, vrugbeginsels en saadknoppe uit blomknoppe van verskillende ouderdomme gedissekteer. Ná fiksering in glutaaraldehyd en dehidrering in 'n alkoholreeks, is die materiaal in glikolmetakrilaat

(GMA) ingebed (Feder en O'Brien, 1968) en oornag in 'n oond by 35°C gedeeltelik gepolimeriseer. Daarna is die temperatuur vir 'n verdere 12 uur na 50°C verhoog sodat die GMA volledig kon polimeriseer.

Van hierdie materiaal is sneë van ongeveer 2 mikrometer dik met behulp van glasmesse op 'n Reichert Om U3 ultramikrotoom gemaak. Die sneë is met toluïdienblou en perjodiumsuur-Schiff (PAS)-reagens gekleur (Feder en O'Brien, 1968).

Om sneë van groter gedeeltes van die materiaal te bekom, is van die FAA-materiaal óf in tersiêre butielalkohol (TBA) gedehidreer (Sass, 1966), in Paraplastwas ingebed (Johansen, 1940) en met 'n draaimikrotoom gesny óf met behulp van 'n vriesmikrotoom gesny en in gliserien gemonteer. Die draaimikrotoomsneë van ongeveer 10 mikrometer dik is onderskeidelik met toluïdienblou volgens Feder en O'Brien (1968) óf safranien en kleurvaste groen óf bismarkbruin gekleur, terwyl die vriesmikrotoomsneë ongekleur bestudeer is.

2.2.4 AFTAS-ELEKTRONMIKROSKOPIESE (SEM-) ONDERSOEK

Vir die SEM-ondersoek is die materiaal met behulp van 'n Balzers Union-vertrooiingsapparaat met 'n goudlagie van ongeveer 30 nm dik bedamp. 'n Philips SEM 501 elektronmikroskoop is vir die bestudering en fotografering van die materiaal gebruik. Om vergelykbare resultate te kry, is alle foto's sover moontlik by 'n vergroting van 2500 x of 10 000 x geneem.

Die ondersoekte materiaal is soos volg voorberei:

- (i) Helmknoppe en stampers is ná fiksering

in glutaaraldehyd en dehidrering in etanol, verder in iso-amielasetaat gedehidreer, in 'n kritiekepunddroër gedroog en met 'n lagie goud bedamp.

- (ii) Vars helmknoppe sowel as helmknoppe wat vooraf in FAA gefikseer is, is volgens Erdtman (1952) se metode soos aangepas deur Coetzee en Van der Schijff (1979), geasetoliseer, in 'n desikkator gedroog en met 'n lagie goud bedamp. Vir die bestudering van die pollenkit is vars, ongeasetoliseerde stuifmeel gebruik.
- (iii) Die stuifmeel van minstens 20 helmknoppe per lokaliteit is volgens die metode van Steven en Webster (1975) in 'n asetonreeks (asetoonkonsentrasie van 30% tot 50%) gedehidreer, vir 1 minuut lank ultrasonies gereinig en verder in 'n etanolreeks (etanolkonsentrasie van 50% tot 100%) gedehidreer. Daarna is die materiaal vir 1 uur lank in isoamielasetaat geplaas, met behulp van 'n kritiekepunddroër gedroog en met 'n goudlagie bedamp. Bogenoemde stuifmeelondersoeke is vyf keer vir elke plantgroep herhaal.
- (iv) Stukke testa is van beide taksons se ryp saad verkry en direk met 'n lagie goud bedamp. Die stukkies testa is verteenwoordigend van oor die hele saadoppervlak geneem. Foto's is van die binne- en buitevlakke sowel as van die breekplekke van die stukke testa geneem.

2.2.5 ONDERSOEK NA MIKROSPOROGENESE

Die ondersoek na mikrosporogenese by die twee tak-

sons is op jong bloeiwyses wat in Carnoy se fikseermiddel gefikseer is, uitgevoer. Dit is minstens vyf keer vir elkeen van die plantgroepe herhaal. Die helmknoppe is uit jong blomknoppe van variërende groottes gedissekteer en papdrukke is volgens die resep van Haskell en Wills (1968) soos aangepas deur Van der Schijff en Robbertse (1976), gemaak.

Die papdrukke is met behulp van 'n Reichert Univar ligmikroskoop bestudeer om die verskillende meiosestadiums uit te ken en te fotografeer. Die gegewens is in ordeningstabelle weergegee waar die blomgrootte, tyd van die dag waarop materiaal versamel is, en die bepaalde meiose-stadium vergelyk word. Hierdie deel van die ondersoek is met 'n anatomiese ondersoek van die jong en volwasse helmknoppe aangevul.

2.2.6 FLUORESSENSIEMIKROSKOPIE

Vir die fluoressensiewerk wat gedoen is om die verloop van die stuifmeelbuis in die ginesium te volg, was dit eers nodig om die materiaal te verhelder. Die metode van Von Teichman en Robbertse (1982) is grootliks gevolg deur die gefikseerde materiaal eers vir enkele minute in 70% etanol te verhit, vervolgens in gedistilleerde water te spoel en daarna in 8 mol.dm⁻³ KOH by 60°C vir ongeveer een uur lank te hou, totdat die materiaal helder is. Vars materiaal is direk in die 8 mol.dm⁻³ KOH geplaas en verhelder. Dit was nie nodig om die materiaal volgens die metode van Von Teichman en Robbertse (1982) eers nog in bleikmiddel (Javel) en Herr se ophelderingsvloeistof te plaas nie. Die materiaal het voldoende in die KOH verhelder.

Na verheldering is die ginesiums in $0,067 \text{ mol.dm}^{-3}$ fosfaatbuffer by pH 8,5 gespoel, in 0,1% anilienblou-oplossing oorlangs oopgedissekteer en in dieselfde anilienblou-oplossing gemonteer (Kho en Baër, 1971). Die preparate is oornag in die donker gelaat voor dit met behulp van 'n Reichert Universal-mikroskoop, wat vir fluoressensiewerk toegerus is, bestudeer is. Kontrolemateriaal, wat nie in anilienblou-oplossing oopgedissekteer of gemonteer is nie, is ook bestudeer om die mate van outofluoressensie by veral die sklerenchimatiese weefsel vas te stel, ten einde dit nie met die anilienblou-geïnduseerde fluoressensie van die stuifmeelbuis te verwar nie.

HOOFSTUK 3

TAKSONOMIESE POSISIE, VERSPREIDING EN ORGANOGRAFIE VAN DIE
SUID-AFRIKAANSE TYLOSEMA-SOORTE

3.1 TAKSONOMIESE POSISIE EN VERSPREIDING

Die genus Tylosema (Schweinf.) Torre en Hillcoat ressorteer onder die familie Caesalpinaceae van die orde Fabales (Takhtajan, 1969). Binne die Caesalpinaceae ressorteer die genus Tylosema saam met die genusse Adenolobus (Harv. ex Benth. & Hook. f.) Torre en Hillcoat, Bauhinia L. en Piliostigma Hochst. onder die tribus Cerceae Bronn (Brenan, 1967). Vroeër was die tribusnaam Bauhinieae Benth. meer bekend en algemeen in gebruik (De Wit, 1956). Brenan (1967) wys daarop dat Bronn reeds in 1822 die naam Cerceae vir hierdie tribus gebruik het en dat die naam Bauhinieae, wat eers in 1840 deur Bentham in gebruik geneem is, gevolglik ongeldig is. Heywood (1971) volg Brenan in die gebruik van die tribusnaam Cerceae Bronn. In hierdie studie word ook voorkeur verleen aan die tribusnaam Cerceae Bronn.

Die genus Tylosema is naverwant aan die genus Bauhinia L. waaronder dit ook vroeër geressorteer het (Coetzer en Ross, 1977). Dit verskil egter van die genus Bauhinia ten opsigte van ondermeer die aantal fertiele meeldrade per blom, die aantal saadknoppe per vrugbeginsel, die bou van die veksillum en die habitus (kyk Tabel 1).

TABEL 1: DIE BELANGRIKSTE VERSKILLE TUSSEN DIE GENUSSE BAUHINIA L. EN TYLOSEMA (SCHWEINF.) TORRE EN HILLCOAT

	<u>BAUHINIA</u>	<u>TYLOSEMA</u>
Aantal fertiele meel- drade per blom	3 tot 10	2
Aantal saadknoppe per vrugbeginsel	10 tot 20; sel- de minder as 10 en dan nooit minder as 8 nie	2 tot 3; selde 4
Habitus	meerjarige struik tot bo- me; soms klim- mend oor 'n stut	geofiete met eenjarige bo- grondse ranke en hegranke
Veksillum	verskil selde van die ander kroonblare en dan slegs ten opsigte van kleur	verskil opval- lend in vorm en grootte van die ander kroonbla- re

Die naam Tylosema beteken knopperige kroonblare (Gr. tylos - knop; Eng. semaphyl - kroonblaar) en is reeds in 1868 deur Schweinfurt aan 'n seksie van die genus Bauhinia toegeken (Taubert, 1894). In 1955 gee Torre en Hillcoat generiese status aan hierdie seksie onder die tribus Cerceae Bronn met destyds slegs een spesie naamlik T. fassoglensis (Torre en Hillcoat, 1955). Sedert 1976 is die naam na T. fassoglense gekorrigeer nadat Brummitt en Ross vasgestel het dat die geslag van die genusnaam Tylosema verkeerdelik as vroulik aanvaar is en die vroulike epiteton fassoglensis daarby gebruik is. Die geslag van die genusnaam is egter onsydig en daarom moes die epiteton na fassoglense verander (Brummitt en Ross, 1976).

T. fassoglense (Schweinf.) Torre en Hillcoat word as die tipespesie van die genus Tylosema beskou (Coetzer en Ross, 1977). In 1960 volg Schreiber met die naamkombinasie T. esculentum (= Bauhinia esculenta) vir 'n bestaande takson (Schreiber, 1960) en in 1967 publiseer Brenan twee nuwe naamkombinasies, naamlik T. argentea (= Bauhinia argentea) en T. humifusa (= Bauhinia humifusa) ook vir twee bestaande taksons van die genus Bauhinia, om al die soorte van die genus Tylosema by mekaar te plaas.

Die genus Tylosema, wat tans uit vier spesies bestaan, is endemies vir Afrika en suid van die Kune=nerivier kom slegs twee spesies voor wat albei ook in Transvaal aangetref word. 'n Samevatting van die soorte en hulle verspreiding is soos volg:

T. argentea (Chiov.) Brenan (1967) kom in Somalië, Ethiopië en Kenia voor.

T. esculentum (Burch.) Schreiber (1960) is tot suidelike Afrika beperk en kom in Botswana, Suidwes-

Afrika, Noordoos-Kaap, Wes-Transvaal en Sentraal-Transvaal digby Pretoria (Figuur 1) voor.

T. fassoglense (Schweinf.) Torre & Hillcoat (1955) geniet die wydste verspreiding van die vier soorte en kom van die Soedan af suidwaarts tot in Angola en die noordelike deel van Suidwes-Afrika, die Transvaalse Laeveld, Swaziland en Kwazulu (Figuur 1) voor.

T. humifusa (Pichisermolli en Roti-Michelozzi) Brennan (1967) kom slegs in Ethiopië en Kenia voor.

3.2 ORGANOGRAFIE

3.2.1 BOGRONDSE STINGELS

Die twee ondersoekte taksons is albei meerjarige geofiete met klimmende of kruipende bogrondse ranke (Figure 2 en 3). Hierdie ranke sterf jaarliks af wanneer die plante gedurende die droë maande vanaf Mei tot September 'n rusperiode beleef. Teen die einde van Oktober met die aanbreek van die reënseisoen, groei nuwe ranke uit en vervang dié van die vorige groeiseisoen (Figure 4, 5 en 13).

Die ranke groei, soos wat vir baie rankers bekend is, aanvanklik relatief vinnig. Gedurende hierdie groeifase hou die tempo van selverdeling en selverlenging by die blare nie tred met dié van die stingel nie en is die blare vir 'n afstand agter die stingelgroeipunt nog klein en onvolwasse. Veral by T. esculentum vertoon die jong ranke aanvanklik kaal as gevolg van die onontwikkelde blare (Figuur 5).

Die ranke groei modulêr en elke moduul bestaan opeenvolgend uit 'n vegetatiewe en 'n generatiewe fase.

Die module is hapaksanties aangesien elkeen in 'n bloeiwyse eindig (Hallé et al., 1978) en die hele rank is dan 'n lineêre simpodium. Om dus aanhoudende aksiale groei van 'n rank te behou word die terminale meristeem van 'n moduul wat in 'n jong bloeiwyse eindig, sydelings deur die uitgroei van 'n okselknop verplaas wat aan 'n volgende moduul oorsprong gee (Figuur 6).

Die modulêre stingelgroei van die Tylosema-ranke kan volgens Chamberlain se poliaksiale groeimodel (Hallé et al., 1978) skematies voorgestel word (Figuur 8). Dit verskil egter van Chamberlain se model daarin dat die module nie ortotropies nie, maar diageotropies groei en dat die eerste moduul nie monokoulië is nie en veral by T. esculentum aan baie systingels oorsprong gee.

Elke moduul gee na 'n bepaalde aantal nodusse aan 'n bloeiwyse oorsprong. Die aantal vegetatiewe nodusse waaruit die module bestaan, varieer baie van plant tot plant, naamlik vanaf 10 tot 18 vir die proksimale moduul en vanaf 6 tot 12 vir die daaropvolgende distale module. In die ondersoek is gevind dat die aantal nodusse per moduul min by 'n bepaalde plant varieer en dat hulle nagenoeg in die verhouding 3:2 by die proksimale en die distale module voorkom. Die systingels van 'n rank groei ook modulêr en stem wat die aantal nodusse betref, met die distale module van die hoofrank ooreen.

Die ranke se deursnee varieer vanaf 6 mm tot 12 mm en hulle groei tot 3 m lank. By T. esculentum groei systingels kort agter die stingelgroeiuitgang uit die okselknoppe uit (Figuur 7). By T. fassoglense vertak die ranke heelwat minder sodat minder systingels voorkom. Die jong stingels en groei=

punte van ouer stingels is kantig en met baksteenrooi hare bedek. Die anatomiese bou van die ranke is reeds ondersoek en beskryf (Coetzer et al., 1976).

3.2.2 KNOLLE

Al die ondersoekte soorte van die genus Tylosema is geofiete vanweë 'n ondergrondse knol (Figuur 9) wat by die soorte voorkom. Die grootte van die knolle varieer na gelang van hul ouderdom en kan in die uiterste gevalle tot 2,6 m lank en 0,9 m in deursnee word. Die tipe grond waarin 'n knol groei speel 'n rol in die grootte wat 'n knol kan bereik, asook die vorm daarvan. Veral in die dolomitiese gebied naby Pretoria waar T. esculentum natuurlik voorkom, neem die knolle eienaardige vorms aan waar hulle tussen die dolomietlae ingroei of in vlak grond op die dolomietlae voorkom.

Aan die bokant van die knolle groei die nuwe bo- grondse stingels jaarliks vanuit adventiefknoppe (Figuur 13). Veral by knolle van drie jaar en ouer is hierdie stingeldeel opvallend dunner as die res van die knol (Figuur 10) omdat dit minder sekondêre verdikking ondergaan het en skynbaar nie in dieselfde mate as die res van die knol bergingsweefsel bevat nie.

Die knolle ontwikkel uit beide die hipokotiel en hoofwortel van 'n kiemplant en is vroeg reeds by 'n kiemplant sigbaar (Figure 14, 15 en 16). Die hoofwortelgroei stem by die Tylosema-soorte met die tipe wortelgroei wat vir die meeste dikotiele plante bekend is (Salisbury en Ross, 1978), ooreen. Die hoofwortels van die kiemplant wat in die fitotron gekweek is, het nie 'n baie konstante

groeitempo gehandhaaf nie (Figuur 12).

Die lengtegroei van die kiemplante se hoofwortels het gedurende die eerste 25 dae na die kieming van die saad die hoogste tempo gehandhaaf. Uit die lengte van die kiemplantknolle wat in die veld uitgegrawe is, (Figuur 10) wil dit voorkom dat die lengtegroei van die hoofwortels onder veldtoestande waarskynlik stadiger plaasvind, maar dat die wortels reeds vroeg sekondêr verdik.

In die meeste gevalle kon geen prominente sywortels op die proksimale ongeveer 80 mm van die gekweekte kiemplante se jong hoofwortels waargeneem word nie (Figuur 15).

Die knolgroottes (Figuur 11) en knolmassas van die gekweekte plante het meer tussen die twee ondersoekte soorte as tussen lede van 'n soort gevarieer. Na ses maande se groei was die gemiddelde varsmassas van die knolle van die gekweekte plante soos volg:

T. esculentum : 30,96 g (+ 2,39 g)^a
T. fassoglense : 44,48 g (+ 5,11 g)
a = standaardafwyking.

Hierdie massas vergelyk nie gunstig met die gemiddelde waarde van 72 g per knol wat Keegan en Van Staden (1981) vir ses maande oue T. esculentum-knolle gerapporteer het nie. Hulle het egter nie gemeld onder watter omstandighede die T. esculentum-kiemplante gekweek is nie.

3.2.3 BLOEIWYSES

Die blomme van die ondersoekte soorte word in trosse gedra (Figuur 18) wat eindstandig op hapaksan-

tiese stingels voorkom (Figuur 6). Die blomperiodes van die twee taksons stem grootliks ooreen. T. esculentum blom vanaf Oktober tot Maart en T. fassoglense vanaf Oktober tot Februarie (selde tot Maart). Die blomperiode van beide soorte kan in drie fases verdeel word, naamlik twee hoë intensiteit blomfases wat deur 'n relatiewe kort, lae intensiteit blomfase van mekaar geskei word. Die twee hoof blomfases val saam met die groei van die module.

Die intensiteit van die modulêre groei van die ranke en die intensiteit van blomvorming is sterk gekorreleer en geen nuwe bloeiwyses ontstaan tydens die middelfase nie omdat die ontstaan van nuwe module tot die aktiewe groeifases beperk is. Die relatiewe onaktiewe groeifase val saam met die warmste deel van die somer en strek vanaf ongeveer die helfte van Desember tot die helfte van Januarie. Gedurende hierdie periode word die loofblare harder en verkleur na grysgroen. Dit is in 'n paar gevalle waargeneem dat die ranke wel in die middel van die somer bly groei het, veral gedurende nat en bewolkte periodes.

Teen die einde van Januarie begin die tweede aktiewe groeifase en bot al die ranke opnuut. Dit is veral nuwe systingels wat op hierdie stadium groei omdat die meeste ranke se terminale groei-punte teen dié tyd om 'n onverklaarbare rede gewoonlik dood is. Hierdie nuwe lote gee dan weer aan bloeiwyses oorsprong sodat daar jong bloeiwyses en peule gelyktydig op 'n plant voorkom.

Die groeipatroon gedurende die groeiseisoen staan moontlik onder fotoperiodiese beheer alhoewel hoë temperature en die aanwesigheid van jong ontwikkelende peule ook remmend op blomvorming mag op-

tree. Geeneen van hierdie aspekte is egter onder=soek nie.

Die getal blomme per tros is min of meer konstant vir 'n bepaalde plant, maar varieer tussen verskil= lende plante binne elke groep (Tabel 2).

TABEL 2: GEMIDDELDE AANTAL BLOMME PER TROS VAN ONDER= SKEIDELIK DIE LANG- EN KORTSTAMPERGROEPE VAN T. ESCULENTUM EN T. FASSOGLENSE.

Takson	Groep	Aantal blomme/ tros
<u>T. esculentum</u>	Te.ls	15,3 (+ 2,8) ^a
<u>T. esculentum</u>	Te.ks	14,9 (+ 3,4)
<u>T. fassoglense</u>	Tf.ls	15,3 (+ 2,9)
<u>T. fassoglense</u>	Tf.ks	16,1 (+ 2,6)

^a = standaardafwyking

Uit die gegewens in Tabel 2 blyk dit dat daar geen beduidende verskil in die aantal blomme per tros tussen die groepe van 'n takson of tussen die tak= sons onderling voorkom nie.

3.2.4 BLOMME

3.2.4.1 Algemeen

Die blomme van die genus Tylosema is, soos ti= pies vir die familie Caesalpiniaceae, pentasik= lies en pentameries met 'n eenvrugblarige gine= sium wat tot 'n peul ontwikkel (Figuur 17). Die blomme is distilies en daar kom by beide onder= soekte taksons twee morfologies verskillende blom=

tipes voor, naamlik 'n langstampertipe met kort helmdrade (Eng. - pin form) en 'n kortstamper=tipe met lang helmdrade (Eng. - thrum form). Verder is die blomme monosimmetries (sigomorfies) as gevolg van die stygende estivasie van die kroonblare, die teenwoordigheid van 'n vek-sillum en die rangskikking van die staminodiums wat nie ewe groot is nie.

3.2.4.2 Hipantium

'n Relatief kort, koppievormige hipantium, wat soos die blomsteel dig behaar is, kom by die blomme voor (Figure 20 en 21). Die ginesium is nie op die bodem van die hipantium ingeplant soos by die ander verteenwoordigers van die tribus Cerceae nie, maar is teen die binnewand daarvan aan die kant teenoor die twee vergroeide kelkblare (Figure 19 en 20) vir die volle lengte van die hipantium daarmee vergroei.

3.2.4.3 Kelk

Die kelkblare is blywend en min of meer lansetvormig met 'n breë proksimale deel (Figuur 20). By T. esculentum varieer die kelkblaargroottes van 8 tot 12 mm lank en 2 tot 3 mm breed op hul breedste deel, terwyl hulle by T. fassoglense van 10 tot 15 mm lank en 3 tot 4 mm breed is. Die verskil in die lengtes en breedtes van onderskeidelik die lang- en kortstampergroepe van die twee ondersoekte soorte, was statisties onbeduidend.

Die kelkblare is abaksiaal dig behaar en is klepgewys in die blomknop gerangskik. By die oop blomme is twee kelkblare vergroei en hulle kom aan die agterkant van die blom, dit wil sê naaste

aan die bloeias in die blomdiagram, voor (Figure 17 en 20). Kort na die blomme oopgegaan het, krom die kelkblare agteroor en weg van die kroonblare af.

3.2.4.4 Kroon

Die liggeel kroonblare is opvallend gekreukel en word afwisselend met die kelkblare gedra. Die veksillum dui die kant van die blom naaste aan die bloeias aan (Figure 17 en 24). Met die uitsondering van die kleiner veksillum, is die kroonblare bykans ewe groot en elkeen se lamina is omgekeer eiovormig tot sirkelvormig en vernou by sy aanhegting aan die petiool (Figuur 24). By T. esculentum is die volwasse kroonblare van 15 mm tot 25 mm lank en van 10 mm tot 14 mm breed terwyl hulle by T. fassoglense vanaf 20 mm tot 40 mm lank en 10 mm tot 30 mm breed is.

Die veksillum se vorm en grootte verskil opvallend van die ander kroonblare (Figure 22-24). Die distale lamina-gedeelte is smal en nagenoeg lansetvormig maar stem ten opsigte van kleur en tekstuur met die ander kroonblare ooreen. Die proksimale deel is verdik en verbreed en vertoon adaksiaal kanaalvormig (Figuur 22) met 'n breë deel waar dit op die hipantium gevestig is. Dit het geen tipiese petiolus nie en die kanaalvormige deel akkommodeer staminodium A9 wat teenaan die veksillum geleë is (Figure 17 en 23). Allen en Allen (1981) verwys na hierdie proksimale verdikte deel as "two basal callosities".

3.2.4.5 Andresium

Die andresium bestaan uit twee kranse van vyf meeldrade elk wat afwisselend met die kroonblare

voorkom (Figuur 17). By beide taksons is die andresium in so 'n mate gereduseer dat dit slegs uit twee fertiele meeldrade en agt staminodiums bestaan. Die hele buitenste krans is steriel met die twee fertiele meeldrade in die binneste krans aan die teenoorgestelde kant van die veksillum geleë (Figuur 17).

Die bou van die verskillende staminodiums is redelik konstant vir 'n bepaalde posisie in 'n blom by die kort- en langstampergroepe (Figure 25-27) maar hulle groottes varieer by die kort- en langstampertipes (kyk Tabel 3). Elke staminodium bestaan uit 'n helmdraad en 'n rudimentêre driehoekige tot langwerpige helmknop (Figuur 25) wat geen stuifmeel produseer nie. Die staminodiumlengtes in Tabel 3 is slegs die helmdraadlengtes.

TABEL 3: GEMIDDELDE LENGTES IN MM VAN ANDRESIUM- EN GINESIUMONDERDELE VAN T. ESCULENTUM EN T. FASSOGLENSE

	<u>T. ESCULENTUM</u>		<u>T. FASSOGLENSE</u>	
	Te.ls- groep	Te.ks- groep	Tf.ls- groep	Tf.ks- groep
Styl	3.4 (+ 0.15) ^a	1.8 (+ 0.22)	6.1 (+ 0.38)	3.6 (+ 0.85)
Vrugbeginsel	3.2 (+ 0.16)	3.1 (+ 0,48)	5.1 (+ 0.46)	4.1 (+ 0.48)
Ginofoor	4.2 (+ 0.44)	2.1 (+ 0.47)	8.0 (+ 1.06)	4.4 (+ 0.62)
Stamper	10.7 (+ 0.43)	6.9 (+ 0.98)	19.2 (+ 1.30)	12.0 (+ 1.44)
Helmdraad van A1	5.8 (+ 0.36)	6.9 (+ 0.33)	9.9 (+ 0.44)	11.1 (+ 0.29)
Helmdraad van A2	5.7 (+ 0.41)	7.4 (+ 0.36)	9.2 (+ 0.26)	11.2 (+ 0.33)
Helmdraad van A3	5.9 (+ 0.36)	6.9 (+ 0.33)	9.8 (+ 0.33)	11.1 (+ 0.26)
Helmdraad van A4	6.3 (+ 0.32)	6.4 (+ 0.32)	10.4 (+ 0.41)	10.7 (+ 0.35)
Helmdraad van A5	6.4 (+ 0.35)	6.4 (+ 0.31)	10.3 (+ 0.39)	10.8 (+ 0.38)
Helmdraad van A6	5.4 (+ 0.38)	12.0 (+ 0,45)	8.8 (+ 0.49)	14.5 (+ 0.48)
Helmdraad van A7	5.4 (+ 0.40)	12.1 (+ 0.42)	8.9 (+ 0.36)	14.6 (+ 0.48)
Helmdraad van A8	3.6 (+ 0.29)	3.9 (+ 0.37)	6.7 (+ 0.26)	9.0 (+ 0.26)
Helmdraad van A9	3.1 (+ 0.33)	3.3 (+ 0.24)	6.0 (+ 0.42)	8.1 (+ 0.29)
Helmdraad van A10	3.7 (+ 0.28)	4.0 (+ 0.36)	6.8 (+ 0.24)	9.1 (+ 0.28)
Helmknop van A6	3.8 (+ 0.46)	4.1 (+ 0.56)	4.6 (+ 0.48)	4.6 (+ 0.51)
Helmknop van A7	3.8 (+ 0.40)	4.2 (+ 0.5)	4.6 (+ 0.53)	4.5 (+ 0.57)

^a = standaardafwyking

Om die verskillende staminodiams eenvormig te vergelyk en die verwysing na verskillende staminodiams in die bespreking te vergemaklik, is al die onderdele van die andresium genommer soos in Figuur 17 aangedui. Die nommers is na aanleiding van die ontogenetiese volgorde van die lede van die andresium toegeken (kyk Hoofstuk 5).

Die staminodiams van T. esculentum in die buitenste andresiumkrans is elkeen oor sy abaksiale oppervlak behaar en kan maklik van dié van T. fassoglense onderskei word, wat abaksiaal feitlik haarloos is maar proksimaal dig behaar is (Figuur 25).

Uit die gegewens in Tabel 3 blyk dit dat die relatiewe gemiddelde lengtes van die verskillende staminodiams van die langstampertipe plante van albei spesies dieselfde patroon openbaar (kyk Tabel 4). Alhoewel die patroon verskil van die wat in die kortstampertipe blomme voorkom, vertoon die kortstampertipes van albei spesies ook dieselfde patroon (kyk Tabel 4).

TABEL 4: GROEPERING VAN DIE STAMINODIAMS VAN KORT- EN LANGSTAMPERBLOMME AAN DIE HAND VAN DIE STAMINODIUMLENGTES

Groep	Langste	2e langste	3e langste	4e langste	Kortste
Te.ls- en Tf.ls-	A4 en A5	A1 en A3	A2	A8 en A10	A9
Te.ks- en Tf.ks-	A2	A1 en A3	A4 en A5	A8 en A10	A9

Daar is ook 'n onderlinge gemeenskaplikheid tussen al vier die plantgroepe deurdat by al die groepe staminodiams A9 die kortste, A8 en A10 die vierde langste en A1 en A3 die tweede langste is. Die verskil tussen die lang- en die kortstampergroepe is dus net die omruiling van A2 met A4 en A5 as onderskeidelik die langste en die kortste staminodiams van die buitenste andresiumkrans. By die Te.ls- en Tf.ls-groepe is al die staminodiams van die buitenste krans selfs langer as die helmdrade van die fertiele meeldrade.

Daar is 'n merkbare ooreenkoms in grootte tussen die fertiele helmknoppe van onderskeidelik die kort- en die langstampergroepe van beide ondersoekte soorte (kyk Tabel 3). Die kenmerk distilie bring dus mee dat by die meeldrade slegs die helmdrade van die langstampergroepe minder verleng as dié van die kortstampergroepe en nie ook die helmknoppe nie.

Die fertiele helmknoppe van die ondersoekte Tylosema-blomme is elkeen dorsaal aan sy terminale helfte aan 'n helmdraad gevestig (Figure 27, 29 en 32). Geen gewrig kom by die aanhegtingsplek voor nie en dit bevestig die dorsifikse aard van die aanhegting. Die fertiele helmknoppe is almal tetrasporangiaat en open intrors met twee oorlangse splete wat met die ventrale groef tussen die mikrosporangiums van elke helmhok saamval (Figuur 30). Dit is eers met die mikroskopiese ondersoek van die jong helmknoppe bevestig (Figuur 79) op watter posisies hierdie splete gaan ontstaan (kyk Hoofstuk 5). Aan die dorsale kant van die helmknoppe is net twee breë helm-bindweefselhelftes sigbaar terwyl al vier stuifmeel-sakke aan die ventrale kant sigbaar is waar hulle saam terminaal in 'n lipvormige tuit eindig (Figuur 31).

3.2.4.6 Ginesium

Die ginesium ontwikkel tot 'n peul en al die onderdele is maklik onderskeibaar (Figuur 28). Vanweë die kenmerk distilie wat by beide ondersoekte taksons voorkom, kom twee stampertipes ten opsigte van lengte by elke takson voor. Die lengteverskille kan uit die gegewens van Tabel 3 verkry word. Daarvolgens blyk dit dat by T. esculentum die kort stampers ongeveer 63% so lank as die lang stampers is, terwyl by T. fassoglense die kort stampers ongeveer 68% so lank as die lang stampers is. Die variasie in ag genome, blyk dit dus dat by die ondersoekte Tylosema-soorte die stampers tussen 60% en 70% so lank as die lang stampers is. Die verskil in stamperlengte is veral die gevolg van die lengteverskil van die style en ginofore (Figuur 28 en Tabel 3). Soos dit met die helmknoppe die geval is, verskil die vrugbeginsels van elke takson se kort- en langstampergroepe ook nie so opvallend in lengte nie (kyk Tabel 3).

Die epidermisselle van die vrugbeginselwand is in oppervlakaansig feitlik isodiametries (Figuur 35) en varieer nie veel in grootte tussen die kort- en langstampergroepe nie. Die opvallendste verskil kom by die style voor waar die epidermisselle van die lang stampers (Figuur 34) heelwat langer as dié van die kort stampers is (Figuur 33). Heslop-Harrison et al. (1981) het 'n soortgelyke waarneming by die genus Primula gemaak waar die kenmerk distilie ook voorkom.

Die organografie van die onderskeie stampertipes stem baie ooreen. Alhoewel die stampers en veral die vrugbeginsels sydelings afgeplat is, is die style en ginofore verder weg van die vrugbe-

ginsels meer silindries en in die meeste gevalle krom (Figure 28, 38 en 39). Aan die ventrale kant van die vrugbeginsel en styl is 'n duidelike naat sigbaar waar die toegevoede vrugblaarrande met mekaar verenig het (Figuur 37). Nader aan die stempel is hierdie naat baie meer opvallend as naby die basis van die vrugbeginsel.

Die stampers is onbehaar behalwe op die stampersnaat waar daar in sommige gevalle relatief lang hare voorkom. Dit is veral die kort stampers wat hier dig behaar is (Figuur 39).

Dit style van veral die lang stampers is redelik reguit maar is terminaal gekrom (Figure 28 en 38) sodat die stempel in die rigting van die blom as gerig is. By die kort stampers neem die hele styl aan die kromming deel (Figuur 39). Die mate van kromming is egter nie konstant by enige van die twee stampersgroepe nie, want by sommige lang stampers is die kromming baie min sodat die stempel byna reguit vorentoe gerig is (Figuur 36).

Die stempels van albei ondersoekte taksons is tregtervormig (Figure 36 en 41) en die stempelrand het aan die een kant 'n keep in wat by die stampersnaat aansluit (Figuur 41). In die stadium tot voor antese is die rand van die stempel nog na binne gevou terwyl dit by die ryp stempels oopgevou is en die binne-oppervlak van die stempels ontbloot. By die kort stampers vou hierdie rande nie so ver oop soos by die lang stampers nie. Dit beïnvloed skynbaar die vorm van die stempels, want by die lang stampers is die stempelrand, soos van voor gesien, sirkelvormig, maar by die kort stampers is dit ovaal (Figuur 40).

Albei ondersoekte soorte het volgens die klassi-

fikasie van Heslop-Harrison en Shivanna (1977),
nat stempels (Figuur 42) en die sekresie is van
die stempelpapille (Figuur 43) in die stempels
afkomstig. Relatief lang papille kom by die
lang stampers voor teenoor die relatief korter
papille van die kort stampers. Die papilselle
is terminaal los van mekaar en is soos vingers
na die voor- en buitekant van die stempel gerig.
Die stempel- en stylanatomie, word in Hoofstuk 7
bespreek.

HOOFSTUK 4

MORFOGENESE VAN DIE STAMPER EN SAADKNOP

4.1 INLEIDING

Gedurende die afgelope dekade was daar 'n hernude belangstelling in bestuiwing en bevrugting by blomplante (Jensen, 1974) asook in die aard en oorsprong van die saadknopintegumente by hoërplante (Meeuse en Bouman, 1974). In die lig hiervan sou hierdie navorsing onvolledig wees sonder 'n deeglike ondersoek van die stamper en saadknop van die Tylosema-soorte.

4.2 GINESIUMONTOGENIE

Die ginesium van die ondersoekte Tylosema-soorte ontstaan lateraal vanuit die blom se apikale meristeem (Figuur 65) as 'n halfmaanvormige primordium en verskuif later na 'n terminale posisie as gevolg van die differensiële groei van die blomonderdele. Alhoewel die ginesium in die volwasse blom 'n min of meer terminale posisie beklee en skynbaar kouligeen is, bevestig die saadknoppe se vaatweefselvoorsiening en die ginesium se dorsiventrale vorm, sy appendikulêre aard (Eames, 1961). Hierdie kenmerke sal saam met die saadknopmorfologie bespreek word.

'n Ginesiumprimordium van beide Tylosema-soorte groei hoogs waarskynlik deur middel van 'n apikale meristeem asook 'n rand-meristeem by die punte van die halfmaanvormige primordium soos wat vir ander peulplantginesiums bekend is (Eames, 1961) en ontwikkel later in 'n gekondupliseerde silindriese struktuur. Alhoewel Eames (1961) ook beweer dat alle peulplantginesiums gedeeltelik ontogeneties en gedeeltelik kongenitaal toegroei, is by die ondersoekte soorte gevind dat die hegting van die vrugblaarrande slegs ontogene-

ties is en dat die hegting eers nadat die saadknop=primordiums ontstaan het, plaasvind. Waar die rande van die toegevoede vrugblaar mekaar ontmoet, die so=genaamde kontakarea, bly die epidermisse vir 'n rela=tief lang periode tydens die ontogenie onversmelt (Figuur 44).

Die versmelting vind mettertyd in 'n akropetale rig=ting plaas totdat slegs die tregtervormige stempel oop bly. Die adaksiale epidermis vorm die geleidings=weefsel van die hol styl.

Die ginesium bevat gewoonlik net twee saadknoppe (Figuur 50). In uitsonderlike gevalle kan drie of selfs vier saadknoppe per stamper voorkom.

4.3 SAADKNOPMORFOLOGIE EN SAADKNOPONTOGENIE

4.3.1 ALGEMENE SAADKNOPKENMERKE EN GROEI VAN DIE SAAD=KNOPPRIMORDIUMS

Die saadknoppe van die ondersoekte soorte is almal bitegmies en nagenoeg anatropies (Figuur 54) en is deur middel van 'n kort funikulus aan die plasenta geheg.

Die aanleg van die saadknopprimordiums is in 'n dwarsnee van die jong vrugbeginsel as 'n groepie embrionale epidermale en subepidermale selle in die plasentale gebied sigbaar, nog voor die vrugblaar=rande verenig het (Figuur 44). Die subepidermale selle ondergaan periklinale selverdelings en tesame met die antiklinale selverdelings van die protoder=misselle, gee dit aan 'n min of meer silindriese saadknopprimordium oorsprong (Figuur 45).

Die saadknopprimordiums groei aanvanklik as rela=tief kort en reguit uitgroeisels vanuit die pla=

senta (Figuur 45), waarna hulle akropetaal begin krom en die aanlegte van die integumente verskyn (Figuur 46). Dit gebeur sodra die saadknopprimordiums ongeveer 250 μm lank is en hierdie kromming is die gevolg van die oneweredige groei van die primordiale weefsels en lui die begin van die anatroopiese oriëntering van die saadknop in. Daar kan duidelik gesien word dat die epidermisselle van veral die integumente aan die funikulêre kant van die krom saadknop kleiner is as die epidermisselle aan die teenoorgestelde kant (Figuur 47).

4.3.2 BOU EN ONTWIKKELING VAN DIE INTEGUMENTE

Beide integumente ontstaan epidermaal vanuit 'n saadknopprimordium (Figuur 46) wanneer 'n kraag inisiaalselle vir elk van die twee integumente antiklinale selverdelings ondergaan. Geen subepidermale selle neem aan die ontstaan van die integumente deel nie. Hierdie kraag kan tot drie sellae breed wees, maar is meesal net twee sellae breed.

Met die uitgroei van die integumente, wat aanvanklik slegs as gevolg van antiklinale verdelings van die epidermisselle plaasvind, word die nusellusweefsel in die saadknopprimordium afgebaken (Figuur 47). Voor hierdie stadium kan daar nie tussen die nusellusweefsel en die funikulus-gedeelte van die primordium onderskei word nie.

Die binneste integument ontstaan vroeër as die buitenste integument, maar groei stadiger as laasgenoemde. Dit bring mee dat die nusellus van 'n relatief jong saadknop, op die stadium kort voordat meiose van die megaspoormoedersel plaasvind, slegs deur die buitenste integument volledig om-

hul word (Figuur 49). Die binneste integument hou aan met groei sodat albei integumente die nusellus van die volwasse saadknop bedek (Figuur 54). Alhoewel die integumente aanvanklik simmetries groei, kom die endostoom en eksostoom in die volwasse saadknop, vanweë die integumente se asimmetriese groei gedurende hulle laaste groeifase, nie met mekaar ooreen nie. Hieruit blyk verder dat albei integumente by die ondersoekte soorte tot die mikropilêre kanaal bydra (Figuur 55).

Die binneste integument, wat by die ondersoekte soorte twee tot drie sellae dik is, eindig in 'n kraag rondom die endostoom wat vier tot vyf sellae dik kan wees (Figuur 55). Die buitenste integument wat tot drie keer so dik as die binneste integument word, bestaan vir die grootste deel daarvan uit nege tot twaalf lae selle met 'n opvallende verdikking rondom die eksostoom, soortgelyk aan die kraag van die binneste integument (Figure 54 en 55). Die verdikking rondom die mikropilum is veral na die plasentale rand van die ginesium gekrom met die dunner deel teenaan die funikulus sodat die mikropilum in die rigting van die plasenta gerig word (Figure 54 en 55). Hierdie kenmerk bring saam met die gekromde nusellustuit mee dat die Tylosema-saadknoppe na 'n kampilotropiese saadknop neig, maar dit verskil van laasgenoemde deurdat die nusellus in die chalasale gebied nie aan die kromming deelneem nie. Daarom word die saadknoppe as obkampilotropies beskryf. By tipiese anatropiese saadknoppe met 'n groter mate van kromming, is daardie deel van die buitenste integument wat aan die funikulus grens, gewoonlik afwesig, maar by die ondersoekte soorte kom dit wel voor (Figure 54 en 55). Hierdie saadknoppe beklee dus, op grond van hul organografie alleen, 'n posisie tussen 'n anatropiese en 'n kampilotropiese saadknop.

Volgens Fahn (1975) en Maheswhari (1950) kan hierdie saadknoppe as hemi-anatropies geklassifiseer word, terwyl Lawrence (1951) hulle amfitropies noem. Davis (1966) meld dat by die familie Papilionaceae (ook bekend as die Fabaceae) beide amfitropiese en kampilotropiese saadknoppe voorkom. Die ondersoekte Tylosema-soorte met hul obkampilotropiese saadknoppe wyk dus nie af van die saadknopstipes van die ander peulplantsoorte nie.

4.3.3 BOU EN ONTWIKKELING VAN DIE NUSELLUS

'n Relatief groot en opvallende nusellus kom by die ondersoekte soorte voor (Figuur 54). Die saadknoppe is krassinusellêr (Maheswhari, 1950) want elke nusellus het 'n goed ontwikkelde pariëtale weefsel in die nusellustuit wat die megaspoormoedersel (Figuur 51) en op 'n later stadium die funksionele megaspoor, van die nusellusepidermis in die mikropilêre gebied skei. By T. esculentum kom in die meeste gevalle 'n pariëtale weefsel voor wat uit aksiale rye van 6 tot 8 selle bestaan (Figuur 51) teenoor die 2 tot 6 selle per ry by T. fassoglense (Figuur 56). By albei soorte is egter afwykings van hierdie getalle waargeneem.

Die primêre pariëtale sel gee by die saadknoppe van albei ondersoekte soorte aan 'n aksiale kolom van 4 rye nusellusselle oorsprong. Die primêre pariëtale sel ondergaan soms heel eerste 'n antiklinale verdeling. Elkeen van hierdie twee dogterselle verdeel daarna ook antiklinaal maar loodreg ten opsigte van die delingsvlak in die primêre pariëtale sel en die vier selle wat so ontstaan gee elkeen aan 'n ry pariëtale selle oorsprong wat, soos in Figuur 51 gesien kan word, vanaf die megaspoormoedersel in die rigting van die mikropilum strek. Soms verbreed die pariëtale kolom na aan die nusellusepi-

dermis tot vyf rye selle. In 'n mediane lengtesnee van hierdie pariëtale weefsel is dan slegs twee of drie aksiale rye selle sigbaar (Figuur 51). Die pariëtale weefsel van die nusellustuit bestaan dus uit selle wat van die primêre pariëtale sel asook uit aanliggende mikropilêre nussellusselle afkomstig is.

Die nusellusepidermis van veral T. fassoglense vorm soms in 'n geringe mate 'n nuselluskappie waar dit as gevolg van periklinale selverdelings, meerlagig is (Figuur 56). Hierdie nuselluskappie is egter nie so opvallend soos by ander plantsoorte (vergelyk Maheswhari, 1950) waar 'n nuselluskappie voorkom nie. Oor die res van die nusellus bestaan die epidermis uit 'n enkele laag radiaalgestrekte selle (Figure 56 en 57) en hierdie radiale gestrektheid kom konstant by die ondersoekte soorte voor. Die nusellusepidermis van T. esculentum verdeel in 'n veel geringer mate periklinaal in die mikropilêre gebied as by T. fassoglense en is soms, met die uitsondering van enkele selle wat periklinaal verdeel het, geheel eenlagig (Figuur 57). Die nusellusepidermisselle is egter altyd goed van die ander nusellusselle onderskeibaar vanweë hul donkerder gekleurde sitoplasma (Figure 56 en 57).

Nadat meiose van die megaspoormoedersel reeds voltooi is, vergroot die nusellus steeds deur selvermeerdering totdat die kiemsakontwikkeling afgehandel is. As gevolg van die ordelike wyse waarop die nusellusweefsel groei bestaan dit in die volwasse saadknop deels uit selle wat in duidelike radiale rye voorkom (Figure 56, 57 en 61). Aangesien die integumente vroeg reeds intiem teenaan die nusellus geleë is (Figure 50 en 51), moet hulle ook bly groei en vergroot om ruimte vir die groeiende nusellus te skep. Hierdie groei geskied veral vanweë antiklinale en ook periklinale

verdelings (Figure 51, 56 en 57). Laasgenoemde selverdelings kom veral by die buitenste integument voor (Figuur 51).

In vergelyking met plantsoorte met 'n gereduseerde nusellus, is die nusellusweefsel van die ondersekte saadknoppe relatief groot en dit dui op primitiefheid (Eames, 1961). Alhoewel geen metings gemaak is nie, vertoon die nusellusselle van die T. esculentum-saadknoppe meesal effens kleiner as die ooreenstemmende selle by die T. fassoglense-saadknoppe. Dit geld veral vir 'n deel van die nusellusweefsel wat aan die konvekkskant van die nusellustuit, distaal van die kiemsak geleë is en waar die selle aan die nusellusepidermis grens (Figure 56, 57 en 61).

By die volwasse saadknoppe kom in al die gevalle 'n bondel aksiaal geleë lang, dun parenchiemselle in die nusellus voor (Figuur 59) wat moontlik die funksie van 'n tipe geleidingsweefsel vir die vervoer van stowwe vanaf die chalasa na die kiemsak vervul. Hierdie bondels parenchiemselle is oor die algemeen meer opvallend by die saadknoppe van T. fassoglense (Figuur 59) as by die saadknoppe van T. esculentum (Figure 56 en 57).

Na bevrugting degenerereer die nusellusweefsel vanaf die kiemsak in die rigting van die chalasa (Figuur 58). Die degenerering van die vegetatiewe nusellusweefsel is net gedeeltelik, want teenaan die nusellusepidermis bly een of twee lae perifere selle oor (Figuur 155). Volgens Fahn (1975) word die materiaal wat van die gedegenerende nusellusweefsel afkomstig is, gewoonlik deur die ontwikkelende endosperm geabsorbeer, alhoewel dit by sekere saadsoorte in die vorm van 'n perisperm in die volwasse saad aanwesig is (Corner, 1976).

4.3.4 VAATWEEFSELVOORSIENING AAN DIE SAADKNOPPE

Die vaatweefselvoorsiening aan 'n saadknop is deur middel van 'n enkele vaatbondel in die funikulus wat by een van die ventrale vaatbondels van die ginesium (laterale vaatbondels volgens Foster en Gifford, 1974) aansluit (Figuur 60). Elke ventrale vaatbondel bedien net een van die twee saadknoppe. Indien meer as twee saadknoppe in 'n stamper voorkom, word hulle afwisselend vir soveel saadknoppe as wat voorkom, vanaf die twee ventrale vaatbondels van vaatweefsels voorsien.

Die vaatweefsel differensieer basipetaal maar eers op 'n relatief laat stadium, wanneer die kiemsak feitlik volwasse is, vanuit die saadknoppe en daarom is slegs die prokambiumselle in die jong saadknopfunikulusse sigbaar (Figuur 51). Die twee stringe trageale elemente wat in die funikulus differensieer, bestaan hoofsaaklik uit spiraaltragele wat in hul gedeeltelik uitgerekte voorkoms 'n aanduiding is dat die funikulus tydens differensiëring van die vaatweefsel nog effens kon verleng het.

Die vaatweefsel van 'n saadknop strek slegs vanaf die chalasa met die funikulus langs tot by die plasentale vaatbondel en geen vaatweefsel word aan die integumente voorsien nie (Figuur 60). Die vaatweefsel sluit in die chalasa van 'n volwasse saadknop by 'n tipe hipostase aan wat weer op sy beurt met die sentraalgeleë parenchimatiese bondel selle (Figuur 59) in verbinding is. Sodra 'n saadknop ná bevrugting verder vergroot, differensieer vaatweefsel in die antirafe-gebied.

4.4 MEGASPOROGENESE

Die megaspoormoedersel van elke ondersoekte saadknop

is van 'n argesporiummoedersel afkomstig wat een van 'n groep argesporiumselle is en hipodermaal in die saadknopprimordium geleë is (Figure 47 en 48). Geen enkel en duidelik herkenbare argesporiummoedersel, soos wat reeds vir baie plantsoorte beskryf is (Maheswhari, 1950) kon by enige van die ondersoekte soorte onderskei word nie, alhoewel dit soms so wou lyk. Rembert (1971) meld dat 'n meersellige argesporium by 40% van alle ondersoekte Caesalpiniaceae-soorte voorkom en gevolglik is 'n soortgelyke situasie by die Tylosema-soorte nie uniek nie.

Geen verdeling van 'n argesporiummoedersel om aan 'n megaspoormoedersel en 'n primêre pariëtale sel oorsprong te gee, is waargeneem nie. Al die ondersoekte materiaal was óf te jonk om hierdie verdeling te toon (Figuur 48) óf die megaspoormoedersel het reeds gedifferensieer en kon maklik van die pariëtale selle onderskei word (Figuur 49).

Die volwasse megaspoormoedersel is relatief groot, naamlik ongeveer 65 μm lank en ongeveer 15 μm breed, spilvormig en die nukleus kom in die mikropilêre helfte van die sel voor (Figure 52 en 53). Wanneer die saadknop ongeveer 6 dae* oud is en die nusellusweefsel nagenoeg 220 μm lank is, verdeel die megaspoormoedersel meioties om aan 'n aksiaalgeleë, lineêre megaspoortetrate oorsprong te gee (Figuur 53). Dit is skynbaar nie 'n konstante kenmerk vir soorte van die Caesalpiniaceae nie, want Pantulu (1945) het volgens Rembert (1969) 'n isobilaterale rangskikking en Rembert (1969) self 'n T-vormige megaspoortetrate vir soorte van hierdie familie gerapporteer.

Sitokinese van die megaspore vind gelyktydig plaas wanneer die selwande tussen die nukleusse gevorm

*Dag 0 is geneem waar die integumente differensieer.

word. Slegs die megaspoor naaste aan die chalasa vergroot spoedig ná meiose ten koste van die ander drie en ontwikkel, as die funksionele megaspoor, tot 'n Polygonum-tipe embriosak (volgens die klassifikasie van Maheswhari, 1950). Volgens Rembert (1969) is verskeie voorbeelde binne die Caesalpiniaceae bekend waar die derde megaspoor vanaf die mikropilum tot die funksionele megaspoor ontwikkel en tydens megagametogenese aan die embriosak oorsprong gee.

Op die stadium wanneer die megaspoormoedersel meioties verdeel, het die saadknop nog nie sy volwasse grootte bereik nie en groei die nusellus nog steeds groter, veral in die chalasale gebied. Dit bring mee dat waar die ry megaspore aanvanklik bykans halfpad tussen die mikropilum en die chalasa geleë was (Figuur 53), die kiemsak van 'n saadknop na aan die nusellustuit en relatief ver van die chalasa af voorkom (Figure 56 en 57).

Die volwasse kiemsakke van T. esculentum en T. fassoglense verskil van mekaar ten opsigte van grootte en vorm (Figure 63 en 64). Geen opvallende verskille kon tussen die kiemsakke van die kort- en langstampersoorde van onderskeidelik T. esculentum en T. fassoglense waargeneem word nie.

Die kiemsak van die T. esculentum-saadknoppe is oneweredig sferies tot bykans ovaal met die breedste deel, indien dit voorkom, nader aan die chalasa geleë. Die volwasse T. esculentum-saadknoppe is ongeveer 850 μm lank met die kiemsak ongeveer 120 μm lank en 90 μm breed wanneer dit vir bevrugting gereed is (Figuur 63).

Daarteenoor is die kiemsak van die T. fassoglense-saadknoppe spilvormig tot langwerpig met die breedste deel nader aan die mikropilum geleë (Figuur 64).

Die volwasse saadknop is ongeveer 900 μm lank wanneer dit gereed is vir bevrugting met die kiemsak ongeveer 165 μm lank en 50 μm breed.

Sover vasgestel kon word vind die tweede nukleusverdeling van die kiemsak gelyktydig by die twee dogternukleusse plaas. Die delingsvlak is by beide dogternukleusse loodreg ten opsigte van die kiemsakas. Dit is egter moeilik om die presiese posisie van die delingsvlakke van die derde nukleusverdeling vas te stel omdat die vier dogternukleusse by elke kiemsakpool so na aan mekaar lê dat daar geen verband tussen enige twee dogternukleusse by 'n pool afgelei kan word nie.

Tydens die ondersoek is geen materiaal gevind waarin die kiemsakke in die derde nukleusverdelingstadium verkeer het en wat sodoende moontlik lig op die probleem kon werp nie. Die materiaal het gewoonlik 'n stadium aan die einde van die derde nukleusverdeling verteenwoordig.

Ná die derde nukleusverdeling migreer die poolnukleusse spoedig nader na mekaar en kom vir die grootste deel van die kiemsak se lewensduur teenaan mekaar voor. Alhoewel die poolnukleusse van die T. esculentum-materiaal 'n sentrale posisie in die kiemsak aanneem (Figuur 63) en die T. fassoglense-poolnukleusse in die kiemsak naaste aan die konveksskant van die nusellus voorkom (Figuur 64), varieer die posisie van die poolnukleusse in 'n geringe mate by elk van die twee taksons en kan hulle selfs teenaan die antipodale selle voorkom. Die belangrike feit is egter dat die poolnukleusse vir 'n geruime tyd afsonderlik herkenbaar is. Wanneer hulle naby die eierapparaat geleë is, strek daar altyd een of meer sitoplasmastringe vanaf die poolnukleusse na die eierapparaat (Figuur 62).

Die antipodale selle differensieer spoedig ná die derde nukleusverdeling, met ondermeer die vorming van selwande, en kom teenaan die proksimale pool van die kiemsak voor (Figure 57, 61, 63 en 64). Die kiemsak van die T. fassoglense-saadknoppe het 'n uitgerekte tuit by die chalasale pool waarbinne die antipodale selle voorkom (Figuur 64). By die T. esculentum-kiemsakke degenerereer die antipodale selle relatief vroeg sodat daar in die meeste gevalle geen antipodale selle by 'n volwasse kiemsak, wat vir bevrugting gereed is, voorkom nie. Die antipodale selle van die T. fassoglense-kiemsakke is egter kort ná bevrugting van die eiersel nog in die baie smal chalasale pool sigbaar. Hierna degenerereer hulle saam met die nusellusselle in die rigting van die chalasa.

Die hulselle (sinergiede) en eiersel lê gewoonlik min of meer in 'n driehoek met die eiersel gewoonlik dieper in die kiemsak in, terwyl die hulselle met hul opvallende filiforme apparaat óf langs mekaar óf onder mekaar teenaan die kiemsakwand voorkom (Figure 63 en 64). Die filiforme apparaat is besonder opvallend omdat die wandinstulplings van die hulselle in daardie gebied besonder donker pers met toluïdienblou en die PAS-reagens kleur.

T. esculentum en T. fassoglense verskil opvallend van mekaar ten opsigte van die vorm en grootte van die hulselle. By T. esculentum is die hulselle redelik lank (ongeveer 50 μm) maar krom tot haakvormig, met die nukleus min of meer sentraal in die hulpsel geleë en die filiforme apparaat feitlik deurgaans goed ontwikkel en maklik waarneembaar (Figuur 63). By T. fassoglense is die hulselle bykans sferies en die filiforme apparaat soms nie baie goed ontwikkel nie (Figuur 64). Davis (1966) rapporteer ook krom (haakvormige) hulselle en 'n goed ontwikkelde filiforme apparaat vir die genus Cassia.

HOOFSTUK 5

MORFOGENESE VAN DIE ANDRESIUM EN MIKROSPOROGENESE

5.1 INLEIDING

Binne die Caesalpiniaceae kom 'n variasie ten opsigte van die aantal fertiele meeldrade per blom voor. Dit word goed deur verteenwoordigers van die tribus Cerceae geïllustreer waar die fertiele meeldrade vanaf twee per blom by die genus Tylosema tot tien per blom by soorte van die genus Bauhinia varieer. Die reduksie van die diplostemoniese andresium by die genus Tylosema raak dus beide kranse omdat die pentameriese blomme elk agt staminodiams het.

Die vraag wat tot hierdie deel van die ondersoek geleidelik het, was hoe vroeg daar reeds, ontogeneties gesproke, 'n aanduiding is van welke andresiumdele tot fertiele en welke tot steriele meeldrade gaan ontwikkel, asook hoe mikrosporogenese plaasvind.

5.2 ANDRESIUMONTOGENIE

Die twee andresiumkranse ontstaan spiraalgewys as primordiale knoppies rondom die blomgroeipunt (Figuur 65). Die primordiums van die buitenste kranse ontstaan, soos verwag kan word, vroeër en is daarom van meet af aan groter as dié van die binneste kranse, maar daar is op hierdie vroeë stadium van ontwikkeling geen aanduiding van watter fertiel en watter steriel gaan wees nie. Selfs teen die derde dag na die laaste primordium (A10) ontstaan het, kon die twee fertielles nog nie morfologies onderskei word nie alhoewel hulle posisies bekend is (Figuur 66). Dag 0 word geneem as die dag waarop A10 se primordium verskyn het.

Die eerste tekens van organografiese differensiëring

by die meeldraadprimordiums, is wanneer elkeen terminaal 'n klein, driehoekige struktuur, wat later tot die helmknop gaan ontwikkel, verkry (Figuur 67). Teen ongeveer die vyfde dag ná dag 0 kan die twee toekomstige fertiele meeldrade morfologies van die res onderskei word op grond van die vorm en grootte van hul helmknoppe (Figuur 68). Hul tetrasporangiate aard is reeds vanaf ongeveer dag sewe herkenbaar (Figuur 69).

Onwederedige groei kom skynbaar van meet af aan by die twee kranse en by lede van 'n andresiumkrans voor omdat daar reeds vroeg lengteverskille by hulle waargeneem kan word (Figure 68 en 70). Hierdie vroeë verskille in die groottes van die andresiumonderdele (Figure 68 en 70) word tot in die volwasse blom gehandhaaf (Figure 26-29).

Tot en met antese kan daar nie 'n beduidende lengteverskil tussen die fertiele meeldrade van onderskeidelik die kort- en langstampergroepe aangedui word nie, maar tydens antese vind 'n vinnige verlenging van die kortstamperblomme se helmdrade plaas en vertoon veral die fertielles dan meer opvallend as dié van die langstamperblomme.

5.2.1 HELMKNOP

5.2.1.1 Algemeen

Albei die ondersoekte soorte het tetrasporangiate helmknoppe met dorsaal 'n breë, parenchimatiese helmbindweefsel (Figuur 75). Slegs 'n enkele vaatbondel, soos by die helmdraad, kom in elke helmknop voor en dit strek aksiaal in die helmbindweefsel langs (Figuur 75). Al vier sporangiums (stuifmeelsakkies) is langs mekaar aan die ventrale kant van die helmknop op die

selfde periklinale vlak om die blomas geleë (Figure 30 en 75), omdat die twee sporangiums wat by die meeste blomplantsoorte as die dorsale sporangiums bekend staan, deur die relatief breë helmbindweefsel verplaas is tot 'n posisie weerskante van die twee ventrale sporangiums.

5.2.1.2 Helmknopepidermis

Die protodermiselle van 'n helmknopprimordium verdeel voortdurend slegs antiklinaal om met die groeiende helmknop tred te hou. Die epidermis is deurgaans uniseriaal en parenchimaties en is by die volwasse helmknop met 'n dun kutikula bedek (Figuur 85). Stomas kom ylverspreid op die helmbindweefsel, wat 'n oorblyfsel van die gereduseerde sporofil is, voor (Figuur 80). Geen stomas is in die epidermis van die sporangiums waargeneem nie (Figuur 82).

Die epidermis van die sporangiums is by albei ondersoekte soorte blywend en waarneembaar tot in die stadium wanneer die stuifmeel vrygestel word (Figuur 86).

Die epidermisselle van die ontwikkelende helmknop is, soos in 'n dwarsnee gesien, vierkantig (Figuur 75), maar verander later op sommige plekke na baksteenvormig. In oppervlakaansig vertoon die epidermisselle egter oneweredig en bult na buite uit (Figure 80 en 82). Tussen twee stuifmeelsakkies van 'n teka, waar die oorlangse spleet gaan ontstaan, is die epidermisselle opvallend kleiner as die ander epidermisselle (Figuur 79).

By die volwasse helmknoppe word die epidermisselle platter as gevolg van die ontwikkeling

en vergroting van die endotekiumselle en ook as gevolg van die moontlike trekspanning wat kort voor die verskyning van die twee oorlangse spleete in die epidermis ontstaan. Ná die helmhokke geopen het, vertoon die epidermisselle onewere= dig in vorm en grootte (Figuur 86).

5.2.1.3 Hipodermale wandlae

By die meeste jong helmknoppe wat ondersoek is, kon daar hipodermaal 'n laag vierkantige selle, naamlik die primêre pariëtale laag, onderskei word wat 'n groep onreëlmatige selle, die primêre sporogene selle, gedeeltelik omsluit (Figuur 72). Hierdie hipodermale laag het vanweë periklinale selverdeling vanuit 'n vroeëre hipodermaal geleë laag inisiaalselle naamlik die argespo= riuminisiale ontstaan (Figuur 71) soos wat tipies vir die meeste Dicotyledones-soorte is (Esau, 1977). Die primêre pariëtale laag verdeel in 'n beperkte mate antiklinaal wanneer dit saam met die epidermis groei en ook periklinaal om aan die twee sekondêre pariëtale sellae oorsprong te gee. Laasgenoemde twee sellae verdeel op hul= le beurt ook antiklinaal en periklinaal (Figuur 73) om vier hipodermale sellae te vorm wat tussen die epidermis en die groep primêre sporogene selle voorkom (Figuur 74). Die uiteinde van hierdie vier sellae is by die ondersoekte Tylosema-soorte gewoonlik soos volg:

- (i) die heel binneste van die vier sellae, wat direk aan die sporogene weefsel grens, differensieer in die tapetumweefsel (Figure 76 en 83);
- (ii) die middelste twee lae van die vier lae bly relatief dunwandig en verdeel weer een

of twee keer periklinaal en differensieer in die volwasse helmknop tot vier of vyf lae wat as die middellae bekend staan (Figuur 83); en

(iii) die heel buitenste laag, wat direk aan die binnekant van die epidermis voorkom, differensieer in die endotekium (Figure 79 en 86).

(i) Tapetum

Die eerste van die vier hipodermale wandlae wat begin differensieer is die tapetumweefsel. Die tapetum is die laag voeringselle van die mikrosporangiums en het 'n tweeledige oorsprong. Aan die ventrale kant van die helmknop ontstaan dit uit die primêre pariëtale laag en aan die dorsale kant van die helmknop uit gewysigde selle van die helmbindweefsel. Die tapetumweefsel kan vanweë hul donker gekleurde sitoplasma en sikliese rangskikking reeds vroeg van die sporogene weefsel en ander wandlae onderskei word (Figuur 76).

Die tapetumselle groei tot meer as vyf keer hul oorspronklike grootte wat 'n organelryke, chromatofiele sitoplasma met min vakuole bevat (Figuur 91). Kort voor die tapetum se voedende funksie begin, kom kariokinese algemeen in die hele weefsel voor. Vroeër is gemeen dat die nukleusse van die tapetumselle op hierdie stadium endomitoties verdeel (Meyer, 1925) maar Maheswhari (1950) het vasgestel dat dit normale mitose is. Die meeste tapetumselle is in hul volwasse stadium radiaal verleng en multinukleêr, maar soms volg sitokinese na die kariokinese sodat die tapetumweefsel op party plekke meerlagig (ge-

woonlik net tweelagig) is (Figuur 76).

By albei ondersoekte soorte kom 'n sekretende tapetum voor wat óf 'n direkte óf 'n indirekte voedingsfunksie het, want alle voedingstowwe wat die sporogene weefsel bereik moet óf van buite die tapetumselle na die binnekant van die mikrosporangium beweeg óf dit moet deur die tapetumselle self geproduseer en vrygestel word. Die bou van die tapetumselle stem baie met dié van tipiese sekreetweefsel, soos deur Echlin (1971) beskryf is, ooreen. Selfs onder lae mikroskopiese vergroting kan hul donkerder sitoplasma maklik van die ander selle se sitoplasma onderskei word (Figuur 76), maar dit is eers onder hoë vergroting waar die komplekse organisasie van die tapetumsitoplasma duidelik blyk.

Die tapetumselwande is van die vroegste stadium af besonder dun in vergelyking met die ander hipodermale selle se wande (Figuur 91). Verder het die jong tapetumselle 'n redelik homogeen-korrelrige sitoplasma met opvallende nukleusse wat skynbaar groter is as dié van die ander wandelae (Figuur 83).

Wanneer meiose van die mikrospoormoederselle 'n aanvang neem, word die sitoplasma van die tapetumselle met vesikels gevul wat periferaal uitwyk en begin die endoplasmiese retikulum (ER) ook meer sigbaar word (Figuur 90). Die sitoplasma vertoon elektrondig vanweë die teenwoordigheid van groot getalle ribosome, diktiosome, growwe ER, mitochondrions en plastiede (Figure 90 en 91).

Die mikrospoor-tetrade-stadium dui min of meer die periode aan waartydens die tapetumselle op die

kruin van hul differensiasie verkeer voordat hulle, moontlik vanweë outolise, begin degenerer. Tot op daardie stadium is baie vesikels reeds vrygestel en is dit opvallend dat die tapetumselle vroeg reeds van mekaar (Figuur 93) en ook van die middellaagselle aangrensend daaraan, begin loskom (Figuur 92) en groot inter- sowel as intrasellulêre ruimtes ontstaan. Selfs die gemeenskaplike selwande tussen die tapetumselle kan op hierdie stadium baie gekartel voorkom (Figuur 93).

Die endoplasmiese retikulum, diktiosome en plastiede is voortdurend eweredig in die tapetumsitoplasma versprei met die ER ongekartel in teenstelling met 'n opvallend gekrulde ER soos wat vir die tapetumweefsel van Beta vulgaris bekend is (Hoefert, 1969).

Kort voor vrystelling van die stuifmeel lyk die tapetumselle baie leeg as gevolg van talle vakuole en is geen organelle meer in die tapetumselle sigbaar nie (Figuur 94). Kort hierna disintegreer die tapetum en middellae grootliks en word hierdie selle se reste in die tekale holtes vrygestel (Figuur 81). Echlin (1971) het sommige tapetumorganelle in die vloeistof van die tekale holtes van die genus Heleborus herken, maar by die ondersoekte Tylosema-soorte kon geen organelle in dieselfde holtes waargeneem word nie.

(ii) Middellae

By beide ondersoekte Tylosema-soorte kom in die meeste gevalle vier tot vyf parenchimatiese middellae voor (Figuur 83). In die jong stadium het die selle van die middellae 'n korrelrige sitoplasma en besonder min organelle met dubbel

en gepaarde membrane, soos wat tipies vir onvolwasse selle is (Robards, 1970).

Die selle van die middellae produseer ook vesikels wat soos dié van die tapetumselle vertoon. Aanvanklik kom die vesikels verspreid in die selle se sitoplasma voor, maar later versamel hulle teenaan die binneste tangensiale selwande (Figuur 95). Op sommige plekke verenig die eenheidsmembran van 'n vesikel met die plasmalemma sodat 'n lomasoom ontstaan wat die indruk van eksositose skep (Figuur 96).

Soms beland kleiner vesikels tussen die plasmalemma en die selwand (Figuur 97). Die vesikels, wat hoogs waarskynlik boumateriaal vir die stuifmeelsporoderm bevat (Heslop-Harrison, 1971), se inhoud diffundeer waarskynlik deur die selwand om in die intersellulêre ruimtes te versamel vanwaar dit die sekreterende tapetum kan bereik. Die aanvang van outolise van die tapetumselle en selle van die middellae val saam met die vrystelling van die mikrospore uit die kallosewande. Die eerste tekens hiervan is wanneer die organelle van beide selsoorte begin degenerereer en hul sitoplasma "leeg" vertoon (Figuur 94). Selfs die selwande begin degenerereer en dit word gevolg deur die vrystelling van groter seldele in die vloeistofge vulde tekale holtes (Figuur 81). Sodra die stuifmeel vir vrystelling gereed is en die tekas open, is min van die tapetum en middellae nog aan die binnekant van die endotekium waarneembaar (Figure 84 en 86).

(iii) Endotekium

Die endotekium word herken aan die opvallende sekondêre wandverdikkings wat op die radiale, dwars-

en binneste tangensiale wande voorkom (Figure 81 en 84). By albei ondersoekte soorte is die verdikkings in die vorm van relatief smal riwwe wat radiaal op die radiale en dwarswande verloop (Figure 84 en 86-89) en aksiaal op die binneste tangensiale wande, indien dit daar sou voorkom. Die wandverdikkings van die binneste tangensiale wande is nie so opvallend soos dié op die radiale en dwarswande nie omdat hulle in 'n meer eweredige laag oor die hele selwand verdik is en nie in riwwe nie (Figure 87 en 89). Die buitenste tangensiale wande is onverdik. Dit word vermoed dat die sekondêre wandverdikkings meesal uit sellulose en lignien bestaan soos wat reeds vir die Anthophyta bekend is (Esau, 1977).

By 'n jong helmknop vertoon die endotekiumlaag net so parenchimaties soos die ander wandlae en kan slegs op grond van sy posisie teenaan die epidermis, van die ander wandlae onderskei word (Figure 76 en 83). Die endotekiumselle bly vir 'n geruime tyd parenchimaties en differensieer eers nadat die mikrosporositete die tetradestadium van meiose bereik het (Figuur 77). Die eerste teken van hierdie differensieëring is wanneer die endotekiumselle radiaal begin verleng (Figuur 81) en die epidermisselle platter word. Tydens die aanvang van endotekiumdifferensiasie behoort die tapetumselle reeds maksimaal gedifferensieer te wees.

Die endotekium kom slegs aan die ventrale en laterale kante van die mikrosporangiums voor (Figuur 78) en strek nie rondom die mikrosporangiums soos die tapetum nie. In die groewe tussen die mikrosporangiums is die endotekiumselle ook klein soos die epidermisselle in daardie posisies (Figuur 79) en ontwikkel geen sekondêre wandverdikkings nie.

Wanneer die endotekium begin uitdroog, ontstaan daar, waarskynlik op sy swakste plekke, 'n oorlangse spleet in elk van die twee laterale helmknopgroewe waardeur die stuifmeel ontsnap.

5.3 MIKROSPOROGENESE

5.3.1 ONTOGENIE EN ANATOMIE VAN DIE MIKROSPORMOEDERSELLE

Die primêre sporogene selle kan kort ná hulle uit die argesporiumselle ontstaan het, slegs vanweë hul posisie, en nie hul bou nie, in die jong helmknop van die primêre pariëtale laag onderskei word (Figuur 72). Die primêre sporogene selle vergroot baie vinniger as die selle van die omringende wandlae (Figuur 73) en ondergaan ook mitotiese selverdelings. Die selverdelings vind in alle vlakke plaas en is nie net tot die periklinale en anti-klinale vlakke, soos die wandlae, beperk nie. Dit is omdat die mikrosporosiete van die Tylosema-soorte as 'n sentraal geleë groep selle in die sporangiums voorkom en nie net as 'n enkele laag soos by ander plantsoorte byvoorbeeld Gossypium arboretum (Esau, 1977) nie. Die primêre sporogene weefsel differensieer dus nie direk in mikrospormoederselle nie.

Die sporogene weefsel differensieer in relatief groot, isodiametriese mikrospormoederselle (mikrosporosiete) met opvallend groot nukleusse in vergelyking met die nukleusse van die omringende weefsel (Figuur 76) en dit val saam met die differensiering van die tapetumselle. Kort voor meiose plaasvind, is die mikrospormoederselle heelwat groter as enige van die ander selteipes in die helmknop en dus maklik onderskeibaar (Figuur 76).

5.3.2 MEIOSE VAN DIE MIKROSPORMOEDERSELLE

Tydens hierdie ondersoek is helmknoppe van variëren-

de ouderdomme vir mikrosporogenese van die Tylosema-soorte ondersoek. Aanvanklik is die materiaal slegs tussen 10h00 en 12h00 versamel omdat dit algemeen bekend is dat mikrosporogenese by die meeste verteenwoordigers van die Anthophyta gedurende hierdie tyd plaasvind (Van der Schijff en Robbertse, 1976). Geen kariokinese van die mikrospoormoedersel nukleusse is egter gevind nie en die ondersoek is uitgebrei na materiaal wat op ander tye van die dag versamel is. Daar is toe vasgestel dat mikrosporogeniese kariokinese by die ondersoekte Tylosema-soorte tussen 19h00 en 22h00 plaasvind. Dit verskil baie opvallend van wat vir die meeste ander blomplantsoorte bekend is.

Hoewel mikrosporogenese teoreties enige tyd van die dag behoort te kan plaasvind, is geen ander blomplantsoort uit die literatuur teëgekomp waar mikrosporogenese tussen 19h00 en 22h00 plaasvind nie. Dit wil voorkom asof die Tylosema-soorte ewolusie nêr by die relatief hoë temperatuur waarby hulle blom aangepas het deurdat mikrosporogenese tydens 'n bepaalde koel tyd van 'n 24 uur periode plaasvind en daardeur die moontlike bevordering van onder andere mutasies deur hoë temperature vryspring. Stebbins (1967) bevestig die bevordering van mutasies deur relatief hoë temperature. Om uitsluitel oor bogenoemde sienswyse te kry, sal meer plantsoorte van warm gebiede in hierdie verband sitogeneties bestudeer moet word.

Ongeag die feit dat die twee ondersoekte soorte van die genus Tylosema nie in die veld naby mekaar voorkom nie (kyk verspreidingskaart by Figuur 1), het albei groepe van onderskeidelik T. esculentum en T. fassoglense nagenoeg dieselfde patroon gevolg ten opsigte van die tyd van die dag wanneer kariokinese van die mikrosporosiëte plaasvind as

ook die tydsverloop vir die afhandeling van kariokiniese (Figure 98 en 99).

Omdat die mikrospoormoederselle 'n bepaalde mate van volwassenheid moet bereik voordat meiose kan plaasvind, is hierdie mate van volwassenheid met die blomknopgrootte (lengte in mm) en die tyd van die dag gekorreleer (Figure 98 en 99). Die meiosestadium waarin 'n bepaalde helmknop se mikrosporosiete verkeer, kan dus met redelike sekerheid voorspel word deur te let op die lengte van daardie blomknop en die tyd waarop dit versamel word.

Die voorbereidende stappe van die meiose-proses, naamlik die gebeure tydens die G_2 -stadium van interfase en selfs vroeë profase I, mag tot so lank as twee dae duur voordat kariokinese in die mikrosporosiete plaasvind (Stebbins, 1967). Die rede hiervoor is dat 'n bepaalde dag-/naglengtewisseling, wat van plantsoort tot plantsoort sal verskil, aanvanklik verlang word om die meiose-proses in die volwasse mikrosporosiete te inisieer (Stebbins, 1967). Die meiose-proses vorder dan net tot by een van die stadiums van profase I, gewoonlik diploteen, waar dit vir 'n korter of langer tyd gereed lê tot wanneer 'n bepaalde temperatuur (vir die meeste plantsoorte skynbaar 'n dagtemperatuur) die meiose-proses verder laat verloop en dit voltooi word (Stebbins, 1967).

Vir sommige taksonomiese oorwegings is dit soms belangrik om te weet by watter stadium daar aan die begin van meiose vertoef word (Sato, 1942). Hierdie kenmerk is egter nie by die Tylosema-soorte ondersoek nie en in die gegewens van Figure 98 en 99 word daar ook nie tussen 'n vroeë en 'n laat profase by profase I onderskei nie. Dit val ook buite die doel van hierdie verslag om aan te dui hoe lank profase I reeds voor metafase I 'n aanvang neem.

Vir hierdie deel van die ondersoek was dit belangrik om die volgende gegewens te bekom:

- (i) op watter stadium van die blomontogenie en hoe laat gedurende die meiose-proses kariokinese plaasvind;
- (ii) hoe snel kariokinese en sitokinese afgehandel word;
- (iii) of die twee sitokinese-stappe van meiose gelyktydig of opeenvolgend plaasvind;
- (iv) watter tipe mikrospoorrangskikking tydens die tetra-de-stadium voorkom; en
- (v) hoe die kort- en langstampergroepe binne 'n soort, en die ondersoekte Tylosema-soorte onderling, van mekaar ten opsigte van bogenoemde kenmerke verskil.

Volgens die ordeningsdiagramme van die meiose-gegewens (Figure 98 en 99) blyk dit dat die groepe binne 'n spesie grootliks met mekaar ooreenstem ten opsigte van die tyd van die dag wanneer kariokinese plaasvind, terwyl dit tussen die spesies ietwat verskil. Vir die genus Tylosema as sodanig, is dit egter baie kenmerkend en hoogs-betekenisvol.

By die T. esculentum-groepe vind kariokinese vanaf ongeveer 20h15 tot 22h00 plaas, terwyl dit by die T. fassoglense-groepe vanaf ongeveer 19h30 tot 21h00 plaasvind. Die verskil hier kan moontlik aan die koeler en vogtiger toestande waaronder T. fassoglense natuurlik groei, toegeskryf word wat meebring dat kariokinese by T. fassoglense effens vroeër begin en vroeër as by T. esculentum voltooi word.

By beide soorte word kariokinese van die mikrosporo-
siete egter binne 'n kort tydsbestek afgehandel.
Dit word dan deur sitokinese gevolg wanneer 'n duide-
like wand, moontlik 'n kallosewand (Heslop-Harrison,
1971) gelyktydig rondom elke lid van 'n tetrade ge-
vorm word. Hierdie wande is dunner as die oorspronk-
like wand wat elke mikrosporosiet tydens meiose om-
hul het (Figuur 100). Geen selplaat of enige aan-
duiding van 'n selwand is by die diadestadium sig-
baar nie (Figuur 100 F) en dit bevestig die gelykty-
dige sitokinese wat by die ondersoekte soorte voor-
kom.

Die rangskikking van die mikropore gedurende die
tetradestadium is by al die ondersoekte materiaal
tetraëdries (Figure 77 en 100 L). Wanneer die
mikrospooritetrade stukkend gedruk word soos byvoor-
beeld tydens die maak van 'n papdrukpreparaat, bly 'n
dik buitenste kallosewand oor waarin hierdie posi-
sie van die mikropore duidelik sigbaar is (Figuur
100 L).

Kort voor die vrystelling van die mikropore word
die oorspronklike kallosewand van die mikrosporo-
siete dunner (Figuur 100 M) en verdwyn later om so
die mikropore in die tekale holte vry te laat.
Volgens Esau (1977) is by sekere ander plantsoorte
gevind dat die afbreek van die kallosewand deur
die inwerking van die ensiem kallase geskied.

By die ondersoekte Tylosema-soorte is al die meiose-
stadiums waargeneem, maar soms is die identifisering
van 'n stadium deur die besonder klein chromosome
bemoeilik of is 'n stadium so snel afgehandel, by-
voorbeeld anafase I en anafase II, dat dit nie mak-
lik bepaal kon word nie. Stebbins (1967) beweer
dat die besonder klein chromosome 'n bekende en er-
kende kenmerk van rankplante is en dat dit 'n ewolu-

sionêre aanpassing van die rankplante is by die meganiese beperking van 'n relatief klein ekwatoriale vlak waarop die chromosome in die relatief lang pro-meristeemselle tydens metafase moet rangskik. Verder beweer Stebbins (1967), en dit word deur die resultate van Van der Walt et al. (1970) onderskraag, dat klein chromosome by plante 'n ewolusionêre aanpassing by warm toestande is teenoor die relatief groot chromosome wat by plante van koeler en koue streke voorkom.

HOOFSTUK 6

STUIFMEELMORFOLOGIE

6.1 INLEIDING

Die bestudering van stuifmeeleksien bring kenmerke na vore wat toepassing vind in dissiplines soos plantsitologie, plantbiochemie en veral die taksonomie van blomplante. Hierdie kenmerke is van groot belang in die taksonomie van blomplante omdat dit meesal baie konstante kenmerke is. Verskeie navorsers het al gepoog om op grond van die stuifmeelkenmerke, tussen planttaksons te onderskei soos ondermeer Schmitz (1973), Coetzee en Van der Schijff (1979) en andere soos blyk uit hierdie outeurs se literatuurlyste. So kan hierdie kenmerke ook by die genus Tylosema gebruik word om die soorte van mekaar te onderskei.

As gevolg van die verskeidenheid terme vir dieselfde begrippe wat in stuifmeelmorfologie gebruik word (Stanley en Linskens, 1974) is besluit om vir sover dit hierdie verslag aangaan, te volstaan by die terminologie van Erdtman (1956) soos aangepas deur Heslop-Harrison (1971).

6.2 UITWENDIGE BOU

Die stuifmeel van die ondersoekte Tylosema-soorte is monaad en apolêr. Volgens die vormklasse van Erdtman (1956) is hierdie stuifmeel prolaat omdat hul P/E-waardes tussen 1,3 en 2,0 geleë is. Die P/E-waarde van T. esculentum is 1,41 en vir T. fassoglense is dit 1,56 waar P en E onderskeidelik die lengte van die poolas en ekwatoriale as van 'n volwasse stuifmeelkorrel verteenwoordig. Die langste

polêre as wat teengekom is, was $45 \mu\text{m}$ en die kortste as $33 \mu\text{m}$, terwyl die langste en kortste ekwatoriale asse onderskeidelik 30 en $17 \mu\text{m}$ was.

Die gemiddelde lengtes wat waargeneem is, is soos volg:

T. esculentum : $P = 37,5 \mu\text{m}$ en $E = 26,6 \mu\text{m}$
(Figuur 101);

T. fassoglense : $P = 42,2 \mu\text{m}$ en $E = 27,0 \mu\text{m}$
(Figuur 102).

Die grootte-indeks, bereken volgens die formule $\sqrt{P \times E}$ (Tseng en Ting, 1964) waar bogenoemde gemiddelde lengtes van P en E geneem is, verskil slegs in 'n geringe mate by die twee ondersoekte soorte. Die grootte-indeks van T. esculentum is $31,58$ en dié van T. fassoglense is $33,75$. Alhoewel die grootte-indeks veral by die stuifmeelondersoek van 'n relatief groot aantal plantsoorte as 'n moontlike onderskeidende kenmerk gebruik kan word, is dit nie onvanpas by die ondersoekte Tylosema-soorte nie. Hier blyk dit dat T. fassoglense wat deurgaans die grootste ten opsigte van die blomonderdele en bloeiwyses is (kyk Hoofstuk 3), ook die grootste stuifmeel het.

Die ambitus van die Tylosema-stuifmeel is tri-aperturaat, en die stuifmeelkorrels as sodanig trikolpuraat (Figuur 103). Die drie kolpiums is eweredig gespaseer en sluit ekwatoriaal drie min of meer ewegroot mesokolpiums in (Figuur 103). Die apokolpiums is duidelik afgebaken en slegs in uitsonderlike gevalle, waar die kolpiums by 'n pool anastomoseer, kom geen apokolpiums voor nie en is die stuifmeel sinkolpuraat.

Die vorm en grootte van die kolpiums is taksonomies

van waarde by die genus Tylosema. By T. fassoglense is die kolpiums ietwat vlakker en, volgens die lengte van P, in verhouding korter as by T. esculentum. Dit bring mee dat die apokolpiums by T. esculentum kleiner, meer gepunt en nie so plat is as dié by T. fassoglense nie (Figuur 103).

6.3 ULTRASTRUKTUUR VAN DIE SPORODERM

Die wand van die stuifmeelkorrels bestaan uit 'n intien en 'n eksien wat in die meeste gevalle by volwasse stuifmeel duidelik van mekaar onderskei kan word. Die eksien by die Tylosema-soorte bestaan uit 'n duidelike seksien (ekteksien sensu Faegri en Iversen, 1964) wat saamgestel is uit 'n dik tektum en 'n minder dik laag waar die bakulums en lumnas voorkom, en die neksien wat uit 'n minder opvallende neksien I en opvallend breë neksien II bestaan. Die intien is by jong stuifmeelkorrels baie dun of selfs afwesig en ontstaan op 'n later stadium as die eksien. Dit kan dan nie by jong stuifmeelkorrels waargeneem word nie (Figuur 104).

Kort nadat die mikrospore uit die tetraede vrygelaat word, bestaan hul eksien slegs uit 'n primeksien en kom die probakulums in die primeksien voor as meer elektron-digte dele wat op die meeste plekke terminaal verenig het om die tektum te vorm (Figuur 104). Voor die vrylating van die mikrospore verenig die probakulums op sommige plekke ook proksimaal om die neksien I, ook bekend as die voetlaag, te vorm.

Na vrylating uit die tetraede vergroot die mikrospore aansienlik. Heslop-Harrison (1971) rapporteer vir die genus Lilium 'n vergroting van 2,8 maal binne 24 uur na die tetraede opgebreek het. Hierdie vergroting het tot gevolg dat die primeksien dunner en yler word. Die seksien verkry verdere sporopollenien en

die probakulums verdik sodat die sellulose-materiaal van die primeksien in die holtes tussen die probakulums vasgevang word (Figuur 104).

Sommige verslae (Rowley, 1963) wys daarop dat die eksien nie reeds vanaf die vroegste stadiums uit 'n homogene laag digte sporopollenien bestaan nie, maar dat dit aanvanklik uit bandvormige lagies van ongeveer 5 nm dik kan bestaan. Later konsolideer hierdie bande of lagies. Die konsolidering van die neksien II by die poriums vind egter laaste plaas. 'n Soortgelyke ontwikkeling is hier waargeneem (Figuur 105).

Soos in dwarsnee gesien, is die tektum van die volwasse stuifmeelkorrels breër as die bakulumlaag plus die neksien I (Figuur 106). Omdat die bakulums gedurende die periode tussen vrylating uit die tetraëde en antese aansienlik verdik as gevolg van die neerlegging van sporopollenien daarop, verklein meeste van die lumnas en vertoon die bakulums ook meesal oneweredig en nie meer pilaar- of staafvormig nie (Figure 106 en 107). Die bakulums kom eweredig verspreid in die seksien voor en is nie in een of ander bepaalde orde gerangskik nie. Die distale en proksimale verdikking van die bakulums, wat die tektum en neksien I tot gevolg het, is nie sodanig dat aaneenlopende lae ontstaan nie want op sekere plekke kom openinge in beide die tektum en neksien I voor en is met die lumnas in verbinding (Figuur 107). Hierdie openinge kom redelik reëlmatig verspreid op die mesokolpiums voor, maar is afwesig op die apokolpiums (Figuur 103).

Om die presiese oppervlakskulptuur van die eksien te bestudeer, is dit vooraf nodig om alle addisionele materiaal wat daarop mag voorkom, met behulp van die asetolise-proses van Erdtman (1952) te verwyder.

Die seksienpatroon van die sporoderm by die genus Tylosema is pertektaat omdat dit redelik glad en sonder prominente uitsteeksels is. Onder relatief lae vergroting van ongeveer 1 000X vertoon die tektum 'n gelykmatige oneweredigheid met fyn holtes. By 10 000X en hoër vergroting egter vertoon die tektum van veral T. esculentum-stuifmeel baie meer oneweredig en vol porieë (Figure 108 en 109). Die seksienpatroon is vir die genus Tylosema taksonomies van waarde omdat daar 'n konstante verskil in patroon tussen die stuifmeel van T. esculentum en T. fassoglense is (Figure 108 en 109).

Die tektum by T. fassoglense is taamlik homogeen verenig en vorm 'n relatief gladde oppervlak met reëlmatig verspreide porieë terwyl die tektum van T. esculentum meer oneweredig is met 'n verskeidenheid groottes porieë en langwerpige openinge (Figure 108 en 109). Die volwasse stuifmeelkorrels is bedek met 'n eweredige laag tapetale afval, bekend as die pollenkit, wat meesal dien as 'n sement wat die korrels aan mekaar heg en gevolglik help by die bestuiwing van entomofiliese blomme (Hesse, 1979). Volgens Heslop-Harrison (1971) bestaan daar geen twyfel nie dat hierdie pollenkit by sommige stuifmeelsoorte 'n draer van belangrike stowwe is.

Opvallend by die genus Tylosema is die besonder dik neksien II wat aan die intien grens. By die kolpiums, uitgesonderd die poriums, word die seksien grootliks onderbreek terwyl slegs die neksien II deurlopend voorkom (Figuur 107). By die porium in 'n kolpium word die hele eksien egter onderbreek en stulp die intien gedeeltelik na buite uit (Figuur 110). Lamellas, afkomstig van die endoplasmiese retikulum (ER), met sporopollenien, kan buite die intien waargeneem word (Figuur 110). Volgens Stanley en Linskens (1974) noem Saad (1963) hierdie los

gelamelleerde laag die medien.

Alhoewel die neksien II (endeksien sensu Faegri en Iversen, 1964) ook uit 'n tipe sporopollenien bestaan (Heslop-Harrison, 1971), vertoon dit by volwasseheid elektronmikroskopies anders as die seksien en kan dit dus in die meeste gevalle maklik van die seksien onderskei word (Figure 106, 107 en 110). Die vermoede bestaan dat die neksien II uit sporopollenien met 'n chemies-verskillende samestelling as dié van die seksien bestaan (Brooks en Shaw, 1977). Die materiaal van die neksien II kom skynbaar vanuit die mikrospoor self en dit akkumuleer deur die apposisie van lamellas aan die binnekant van die neksien I (Figuur 111). Soms kan die lamellas, voordat die sporopollenien gekonsolideer het, binne die neksien II (Figuur 105) of selfs aan sy buite-oppervlak waargeneem word (Figuur 112). Op sommige plekke word die neksien II ook dikker as die res van die eksien, veral naby die poriums (Figuur 110).

Die intien ontstaan eers nadat al die sporopollenien neergelê is (Stanley en Linskens, 1974). Diktiosome is baie nou betrokke by die groei van die intien en kom redelik volop in die sitoplasma van jong stuifmeelkorrels voor (Figuur 104). By die Tylosema-soorte bereik die intien oor die grootste gedeelte van die oppervlakte van die stuifmeelkorrel 'n dikte van ongeveer helfte die dikte van die neksien II (Figuur 106) behalwe by die poriums waar dit opvallend breër word. Hier onderbreek dit die neksien en die grootste deel van die seksien, en stulp na buite uit (Figuur 110).

6.4 BESPREKING

Alhoewel die mikrospore en baie jong stuifmeel van die Tylosema-soorte min, indien enige, taksonomies

waardevolle kenmerke bied, kan T. esculentum en T. fassoglense maklik van mekaar onderskei word op grond van die seksienpatrone van die volwasse geasetoliseerde stuifmeel. Die seksienpatroon van die sporoderm is in albei gevalle pertektaat omdat die tektum 'n bykans gladde buite-oppervlak het sonder prominente uitsteeksels. Die pollenkit wat as 'n herkenbare lagie op die tektum voorkom, vul ook die openinge in die tektum en is taai en blywend. 'n Opvallend breë neksien II kom by die Tylosema-soorte voor en dit word slegs by die porium onderbreek waar die intien na buite uitstulp.

HOOFSTUK 7

ANATOMIE EN ULTRASTRUKTUUR VAN DIE STEMPEL, STYL EN STUIFMEELBUISE

7.1 INLEIDING

Die morfologie van die blomplantstempel en spesifiek die anatomie en werking van die ontvanklike areas op stempels, wat vandag die aandag van so baie plantkundiges geniet, is reeds in die vorige eeu deur verskeie navorsers bestudeer (Raspail, 1824; Hartig, 1842; Capus, 1878 en Burck, 1902). Hierdie belangstelling het later getaan want soos uit die literatuur blyk het die aandag vir die grootste deel van hierdie eeu hoofsaaklik op die stempel- en stylkenmerke wat met die taksonomie en bestuiwingsbiologie verband hou, beperk gebly (Heslop-Harrison en Shivanna, 1977). Tans val die aandag weer op die stempel- en stylmorfologie, maar met die klem op hulle rol by gametofitiese en sporofitiese onverenigbaarheidsisteme (GSI en SSI). Volgens Heslop-Harrison (1975) was dit juis die bestudering van die fisiologie van die onverenigbaarheidsisteme wat weer die aandag van plantkundiges op die morfologie en spesifiek die ultrastruktuur van die stempel en styl gevestig het.

Die meeste ondersoeke van hierdie aard op peulplante word op verteenwoordigers van die Fabaceae uitgevoer en geen geval is uit die literatuur bekend waar die ultrastruktuur van die stempel en styl van 'n verteenwoordiger van die Caesalpinaceae ondersoek is nie.

7.2 ANATOMIE EN ULTRASTRUKTUUR VAN DIE STEMPEL

Heslop-Harrison en Shivanna (1977) het 'n stempelklas-

sifikasiesisteen beskryf waarin daar tussen nat en droë stempels onderskei word. Hierdie klassifikasie is op vroeëre werk gebaseer (Heslop-Harrison, 1975). 'n Kenmerk wat volgens hierdie stempelklassifikasie met nat en droë stempels geassosieer word, is ondermeer die aan- of afwesigheid van papilselle en indien laasgenoemde voorkom, word tussen een- en meersellige papille onderskei.

Die stempels van albei ondersoekte Tylosema-soorte is tregtervormig (kyk Hoofstuk 3) en volgens die stempelklassifikasie van Heslop-Harrison en Shivanana (1977) ressorteer hulle oënskynlik onder groep III van die nat tipe waar 'n sigbare sekreet op die ontvanklike stempels voorkom. Die blomme van die Tylosema-soorte wat ondersoek is, is protandries en daarom is die stempels kort ná antese nog droog. Die sekreet op die ontvanklike stempels verskyn gewoonlik eers 'n dag ná antese; soms eers die tweede dag ná antese.

Die stempels van beide ondersoekte soorte het 'n laag eensellige papille wat die tregtervormige stempelholte uitvoer (Figure 43 en 113-115). Die papille is aksiaal verleng met hulle apikale punte los van mekaar (Figure 113 en 115) en ook dunner as aan die proksimale kant.

Op grond van hul ultrastruktuur kan twee tipes papilselle onderskei word. Tipe A (Figure 121 en 122) kom in 'n smal gebied aan die binnerand van die tregtervormige stempel voor en besit relatief dik selwande met 'n opvallende kutikula wat met 'n proteïenlagie ('n "pellicle" volgens Mattsson et al., 1974) bedek is. Die proteïenagtige geaardheid van die elektrondigte lagie oor die kutikula is met behulp van amido-swart B (Bullock et al., 1980) asook broomfenolblou (Mazia et al., 1953) aangetoon (kyk inlas

by Figuur 121). Hierdie tipe papilsel stem ooreen met dié wat by droë stempels voorkom (Heslop-Harrison en Shivanna, 1977).

'n Tweede tipe papilsel (tipe B) met dunner selwande sonder 'n proteïenlagie oor die kutikula (Figure 117-119) kom dieper in die stempel voor. Hierdie papilselle is opvallend sekreterend en stem ooreen met dié tipe wat Heslop-Harrison en Shivanna (1977) vir nat stempeltipes beskryf het. As gevolg van die twee soorte papilselle wat in die tregtervormige stempels van die ondersoekte Tylosema-soorte voorkom, kan die stempels nie as tipies "nat" of "droog" beskryf word nie en verteenwoordig daarom waarskynlik 'n afsonderlike tipe wat nog nie voorheen beskryf is nie. Omdat daar egter 'n sigbare sekreet op die stempels voorkom, sal voorlopig, totdat hierdie saak deeglik ondersoek is, na nat stempels by die Tylosema-soorte verwys word.

Die ultrastrukturele kenmerke van die volwasse, ontvanklike papille word in Figure 116 tot 122 aangetoon. 'n Relatief donker gekleurde sitoplasma met verspreidliggende vakuole en organelle kom by al hierdie selle voor. Die mitochondrions bevat redelik goed ontwikkelde kristas en die chloroplaste, met relatief min lamellas en granums (Figure 116 en 118), bevat selde styselkorrels. Die nukleus kom meesal in die proksimale deel van 'n papilsel voor en het deurgaans meer as twee nukleolusse (Figuur 117). Ongeveer twee dae na antese kom groter sentraalgeleë vakuole in die papilselle voor wat die grondplasma meesal tot 'n smal periferale gebied in die sel beperk waarin minder mitochondrions en chloroplaste as by jonger papilselle waargeneem word (Figuur 119).

Ongeveer vyf dae ná antese begin die stempels verdroog sodat hulle nie meer vir stuifmeel ontvanklik is nie en kan feitlik geen herkenbare organelle meer in die heel papilselle waargeneem word nie (Figuur 121). Die endoplasmiese retikulum, ribosome en diktiosome is die laaste organelle in die papilselle wat degenerereer (Figuur 122).

Die vrystelling van die stempelsekreet deur tipe B papilselle vind volgens 'n vaste patroon plaas. Aanvanklik word die buitenste gedeelte van die selwande oor die terminale helfte van die papilselle opvallend breër en begin dit verslym terwyl die binneste sellulose-laag ongeskonde bly (Figure 116-120). Die verslyming van die selwand gaan waarskynlik gepaard met 'n aktiewe uitskeiding van die stempelsekreet wat tussen die papilselle versamel (Figure 117 en 120). Die verslymde deel van die selwande vertoon soms 'n netwerk fyn draadjies waar dit teenaan die dieperliggende, onverslymde deel van die selwand grens, asof van die selwand-mikrofibrille daarin ronddryf (Figuur 121). Voor dit gebeur, vertoon die sekreet reeds 'n fyn reëlmatige draderigheid soos van geweldig baie mikrofibrille wat in bondels in die sekreet voorkom (Figure 119 en 120). Dit vertoon soos die kutikulêre lamellas wat Wattendorf en Holloway (1980, 1982) vir die kutikula van Agave americana beskryf het. Verder is niks hiervan uit die bestudeerde literatuur bekend nie.

Waar twee papille na aan mekaar geleë is, ontstaan soms saam met die stempelsekreet, 'n hoogs gelakuneerde gebied (Figuur 120) wat Heslop-Harrison en Heslop-Harrison (1980) 'n vesikelswerm noem. Mak=

simale ontwikkeling van hierdie vesikelswerms kom voor by style wat ongeveer drie dae ná antese gefikseer is. Volgens genoemde outeurs staan hierdie vesikelswerms in direkte verband met die vrystelling van die stempelsekreet en is hulle met een of meer lomasome in verbinding wat as die oorsprong van hierdie ekstrasellulêre vesikels beskou word. By die ondersoekte soorte is geen lomasome in die papilselle waargeneem nie, maar slegs in die parenchiemselle aangrensend aan die geleidingselle in die stylkanaal (Figuur 136).

Die stempelsekreet van 'n ontvanklike stempel is redelik maklik met die blote oog as 'n blink en helder vloeistofdruppel op die stempel sigbaar, maar met behulp van 'n mikroskoop vertoon dit wolkerig met ligter en donkerder dele en sferiese lakunas op sommige plekke (Figure 117-122).

Volgens Heslop-Harrison (1975) het verskeie outeurs die stempelsekreet van verskillende plantsoorte ontleed en gevind dat dit ondermeer vetsure (Martin, 1969), suikers (Konar en Linskens, 1966), fenoliese verbindings (Martin, 1970) en proteïene (Kroh, 1964 en Labarca et al., 1970) bevat terwyl die mukopolisakkariede (Labarca en Loewus, 1973) wat daarin voorkom, tot die viskositeit van die sekreet bydra. By die ondersoekte soorte is geen ontleding van die sekreetsamestelling gemaak nie.

7.3 ANATOMIE EN ULTRASTRUKTUUR VAN DIE STYL

Die styl van die ondersoekte Tylosema-soorte is hol met 'n stylkanaal (Figuur 123) wat vanaf die tregtervormige stempel tot in die vrughok verloop. Soos

in 'n lengtesnee van die styl gesien, vernou die styl basipetaal tot na aan die vrughok waar die kanaaldeursnee op sy breedste ongeveer so breed soos die deursnee van een van die omringende voeringselle is (Figuur 130).

Die waarneming van 'n hol styl is niks nuut nie want volgens Heslop-Harrison en Shivanna (1977) het Capus reeds in 1878 tussen plantsoorte met 'n soliede styl en soorte met 'n hol styl onderskei.

Die styl word aan die buitekant deur 'n uniseriale epidermis begrens wat met 'n relatiewe dun kutikula bedek is (Figure 125 en 126). Die epidermisselle vertoon radiaalgestrek in 'n dwarsnee (Figure 125 en 126) en aksiaal verleng in 'n oppervlakaansig (Figuur 34). Op sommige plekke kom stomas in die epidermis voor (Figuur 125) en veral in die gebied van die ventraalgeleë stampernaat is die epidermisselle minder radiaal-gestrek en kom 'n dikker buitenste tangensiale wand voor as by die ander epidermisselle (Figuur 127). Geen aanduiding van 'n kutikula wat iewers tussen die epidermisselle van die stampernaat instrek kon gevind word om die posisie waar die epidermis van die vrugblaarrande verenig het, aan te dui nie (Figuur 126).

By die ondersoekte materiaal kom twee morfologies verskillende tipes voeringselle in die stylkanaal voor, naamlik dikwandige en dunwandige selle (Figuur 124). Hierdie voeringselle is homolog aan die stempelpapilselle omdat beide soorte uit die adaksiale epidermis van die vrugblaar ontstaan het.

Uit die literatuur is verskillende terme vir hierdie voeringselle bekend. Esau (1977) verkies om deurgaans by die soliede en hol style van geleidingsweefsel te praat, terwyl Welk et al., (1965) na hierdie stylkanaalvoeringselle as stigmatofiedselle verwys omdat, volgens hom, hulle by Lilium regale en L. leucanthum morfologies met die stempelpapille ooreenstem. Rosen & Thomas (1970) verwys slegs na hierdie selle van Lilium longiflorum as kanaalselle en meld dat hulle opvallend van die stempelpapille verskil. Die kanaalselle sensu Rosen en Thomas (1970) het 'n prominente sekreterende sone aan die kanaalkant maar is baie dig teenaan mekaar geleë en verskil opvallend van dié seltipe wat by die Tylosema-soorte voorkom. In hierdie beskrywing sal slegs na die dunwandige voeringselle in die stylkanaal as geleidingselle verwys word.

Die twee soorte voeringselle kom by beide taksons vir die grootste deel van die stylkanaal saam voor met die dikwandige selle tot die dorsale kant van die stylkanaal beperk (Figuur 124). Die dikwandige selle is dig teen mekaar geleë met geen intersellulêre ruimtes nie en het groot vakuole wat 'n dun laagie periferaal geleë grondplasma begrens (Figure 124 en 128). Tot ongeveer halfpad tussen die stempel en die vrughok beslaan hulle een derde van die omtrek van die stylkanaal (Figuur 124) en het relatief min organelle in hulle sitoplasma. Verder proksimaal word hierdie selle al minder en kom die geleidingselle toenemend in hulle plek voor.

Aan die ventrale kant van die stylkanaal kom die dunwandige en losgepakte geleidingselle voor (Figuur 124) wat, veral in 'n lengtesnee gesien, baie aan die stempelpapille herinner (Figuur 129). Behalwe dat hierdie selle dunwandig is, word hulle met 'n relatief dun kutikula bedek en het elk 'n organelryke sitoplasma (Figuur 129). Halfpad tussen die stem-

pel en vrughok beslaan hulle ongeveer twee derdes van die stylkanaalvoering (Figuur 124), maar meer proksimaal in die styl voer hulle die hele stylkanaal uit (Figuur 130). Die stuifmeelbuis groei by albei ondersoekte Tylosema-soorte slegs aan die ventrale kant van die stylkanaal teenaan hierdie geleidingselle langs.

Die geleidingselle (Figure 129 en 131) produseer, net soos die stempelpapille, 'n ekstrasellulêre sekreet wat in die stylkanaal versamel (Figuur 131) en skynbaar as voedingsbron vir die groeiende stuifmeelbuis dien. Volgens 'n ondersoek van Heslop-Harrison en Heslop-Harrison (1981) na die kieming en kiemingsbehoefte van die stuifmeel van Secale cereale (rog) is gevind dat lewende, ten volle gehidreerde stuifmeel in staat is om die stuifmeelbuisgroeï vir ongeveer 500 μm te onderhou, waarna addisionele water en voedingstowwe van 'n buitebron vir die voortgesette stuifmeelbuisgroeï benodig word. By die ondersoekte Tylosema-soorte is die stuifmeelbuis, moontlik om bogenoemde rede, in noue kontak met die dunwandige geleidingselle waargeneem (Figure 137 tot 140).

Die vrystelling van die stylkanaalsekreet val saam met die vrystelling van die stempelsekreet en volg ook dieselfde patroon. Sodra die selwande van die geleidingselle aan hul buitevlakke begin verslym, versamel 'n sekreet tussen die selwande en die kutikula. Die kutikula fragmenteer kort ná die sekreet dit van die selwande begin verplaas het en die sekreet versamel daarna in die stylkanaal (Figure 131 en 132), terwyl die selwande van die geleidingselle vanaf die buitekant van die selle na binne verder verslym (Figuur 132).

Hierdie kenmerke geld vir die apikale een derde tot helfte van die stylkanaal waar 'n opvallende stylka-

kanaalsekreet geproduseer word. In die oorblywende proksimale deel van die stylkanaal is die ultrastrukturele veranderinge wat by die geleidingselle intree nie so opsigtelik nie. Die kutikula fragmenteer en kom van die selwande los (Figuur 133), maar laasgenoemde is baie minder opvallend verslym en behalwe dat die verslyming ook vanaf die buitekant van die selle na binne plaasvind, breek die selwandmateriaal in die vorm van dun lagies of stafies op (Figuur 134). Die sekreet wat in hierdie deel van die stylkanaal vrykom is baie meer elektrondeurlatend as die sekreet hoër op in die stylkanaal (Figure 133 en 134) en is nie met die standaard kleurreaksies maklik sigbaar nie.

Volgens Rosen (1971) het die stylkanaalsekreet 'n chemotaktiese funksie om die groei van die stuifmeelbuis te lei. Rosen (1971) het by die genus Lilium vasgestel dat die geleidingselle nie almal gelyktydig 'n stylkanaalsekreet produseer nie, maar dat hierdie verskynsel by die apikale deel van die styl begin en met tyd basipetaal uitbrei. In die parenchimatiese buurselle van die proksimale geleidingselle kom relatief baie lomasome voor (Figuur 136) en dit is opvallend dat hulle meesal in posisies na aan intersellulêre ruimtes geleë is; moontlik vir die makliker verspreiding van hul inhoud na die stylkanaal en/of die geleidingselle.

7.4 ULTRASTRUKTUUR VAN DIE STUIFMEELBUISE

Soos reeds verduidelik is, groei die stuifmeelbuis by al die ondersoekte Tylosema-soorte in die stylkanaal teenaan die ventrale binnewand langs (Figuur 135). Hulle groei meesal in noue assosiasie met die losgepakte geleidingselle (Figuur 137) maar kom ook in die intersellulêre ruimtes tussen die geleidingselle onderling en tussen die geleidingselle en hulle

buurselle voor (Figure 138 en 139). In die meeste ondersoekte style waarin stuifmeelbuis voorgekom het, was 'n kutikula nie meer in die onmiddellike omgewing van die geleidingselle waarneembaar nie (Figuur 137), maar waar fragmente van die kutikula saam met die stuifmeelbuis voorgekom het, het die stuifmeelbuis in die sekreet-gebied tussen die selwand van die geleidingsel en die kutikula langs voorgekom (Figuur 140).

Die stuifmeelbuis verskil in die hoeveelheid kallosemateriaal wat by elkeen aan die binnekant van die stuifmeelbuisplasmalemma voorkom. Dit is bekend dat groter hoeveelhede kallose in die vorm van kalloseproppe (Figuur 135) op sekere posisies in die buis waarneembaar is en dat die proppe die buis heeltemal kan afseel. Sulke kalloseproppe kan selfs perforasies in die stuifmeelbuisplasmalemma herstel (Stanley, 1971).

'n Groot aantal stuifmeelbuis is in styldwarssneë waargeneem in welke gevalle die buis nie sirkelvormig vertoon nie, maar oneweredig afgeplat is (Figure 137, 140 en 141). In die meeste van hierdie gevalle is min of geen sitoplasma in die buis onderskeibaar nie en omgewe die stuifmeelbuisplasmalemma slegs 'n dun laag kallose. Dit is bekend (Jensen, 1974) dat die sitoplasma wat 'n ent agter die groei-punt van die stuifmeelbuis deur kalloseproppe van die ander sitoplasma in die buis afgeseël word, gaandeweg degenerereer. Dit kan ook dan moontlik vir die leë voorkoms van die ouer stuifmeelbuis (Figuur 141), by die Tylosema-soorte verantwoordelik wees. Op ander posisies in die stuifmeelbuis is 'n dun sitoplasmastring aan die binnekant van die kalloselaag sigbaar (Figure 138 en 139) en van al die organelle is veral mitochondrions op hierdie plekke baie opsigtelik (Figuur 139). Vanweë die baie kronkels

van die stuifmeelbuis in die stylkanaal (Figuur 135), kon slegs kort gedeeltes daarvan op 'n keer in 'n lengtesnee raakgesny en bestudeer word (Figuur 142).

Waar die stuifmeelbuis dig teenaan 'n geleidingsel voorkom het die selwand van so 'n geleidingsel in sommige gevalle oneweredig met 'n fyn onreëlmatigheid, soos uitgroeiings, na buite vertoon (Figure 143 en 144). Dit is die teenoorgestelde van wat tipies vir die plasmalemmas en selwande van oordragselle in klierweefsel is waar die plasmalemma-uitgroeiings in die sel in strek. Gunning en Pate (1974) noem hierdie tipe oneweredigheid 'n selwand-membraan-apparaat wat kenmerkend vir klierselle is en wat oplossings deur middel van passiewe diffusie of deur aktiewe prosesse oor relatief kort afstande transporteer. Die onreëlmatige uitgroeiings funksioneer skynbaar op die beginsel van hoe groter die oppervlakte van 'n skeidingslaag, hoe groter sal die totale beweging daardeur wees (Gunning en Pate, 1969).

Hieruit kan afgelei word dat die stuifmeelbuis moontlik hul voedingstowwe nie net vanuit die stylkanaalsekreet absorbeer nie, maar dit ook op sommige plekke direk van die geleidingselle af ontvang waar die stuifmeelbuis in noue kontak daarmee is.

7.5 BESPREKING

Volgens Heslop-Harrison en Shivanna (1977) kom daar 'n hoë mate van konstantheid ten opsigte van die stempeltipe binne die meeste taksons voor. Die kenmerke "nat" stempels en stempelpapille van die genus Tylosema ondersteun hierdie bewering, veral omdat die Tylosema-soorte hiermee aansluit by wat reeds vir die peulplantsoorte bekend is. Al die verteenwoordigers van die peulplantfamilies wat Heslop-Harrison en Shivanna (1977) ondersoek het, het nat stempels en 'n Mimosa-soort is die enigste van hierdie groep waar

stempelpapille ontbreek. Dit is bekend dat, soos vir die ondersoekte Tylosema-soorte, nat stempels met protandriese blomme geassosieer word (Heslop-Harrison en Shivanna, 1977).

In teenstelling egter met wat Heslop-Harrison en Shivanna (1977) by heterostiliese plantsoorte wat protandries is gevind het, het beide die kort- en langstampergroepe van T. esculentum en T. fassoglense "nat" stempels met papille en is tydens die ondersoek geen afwyking hiervan gevind nie. Die "nat" stempels van die Tylosema-soorte moet egter meer deeglik na die presiese aard van hul natheid ondersoek word.

Aangesien nat stempels en binukleêre stuifmeel by 'n groot aantal plantfamilies met 'n gametofitiese onverenigbaarheidsstelsel (GSI) voorkom (Townsend, 1971 en Heslop-Harrison, 1975), kan daar verwag word dat 'n GSI ook by verteenwoordigers van die genus Tylosema voorkom. Ganders (1979) meen egter dat selfonverenigbaarheid (SI) by heterostiliese plantsoorte nie 'n homomorfiëse SI is nie maar 'n heteromorfiëse SI waar die morfologiese polimorfisme en die verenigbaarheidsstelsel van hierdie groepe as 'n enkele alleel van 'n sogenaamde supergeen oorgeerf word. Hy meen ook dat selfonverenigbaarheid in heterostiliese plantsoorte di-allelies is en sporofities gekontroleer word waar een van die allele heeltemal dominant in beide die stuifmeel en die styl is. Hierdie sake verdien aandag by die verteenwoordigers van die genus Tylosema.

Dit is nie duidelik hoe die verskillende onverenigbaarheidsstelsels in 'n ewolusionêre sin, verband met die filogenie van voortplanting by die hoërplante hou nie. Whitehouse (1950) postuleer dat die vroeë aanneming van SI as 'n kruisteelmeganisme 'n belang-

rike rol in die ewolusionêre sukses van die Antho=
phyta gespeel het. Volgens Brewbaker (1957) dui
die genetiese inligting van SI-studies op 'n groter
mate van diversiteit in die sisteme van uitgesterwe
blomplantsoorte as wat tot dusver vermoed is. Hes=
lop-Harrison (1975) sluit hierby aan en beweer dat
elk van die SI-sisteme wat tans bekend is, die voor=
punt van 'n baie lang ewolusionêre geskiedenis ver=
teenwoordig. Bateman (1956) en Ganders (1979) vind
dit egter moeilik om enige aanduiding te gee welke
sisteem die gevorderdste is, maar beweer dat die SI=
sisteme 'n polifiletiese oorsprong het omdat dit tot
sekere blomplantfamilies beperk is en omdat twee ver=
skillende erflikheidsisteme by beide distiliese en
tristiliese plantsoorte vasgestel is.

HOOFSTUK 8

BEVRUGTING EN EMBRIOGENESE

8.1 INLEIDING

Sedert Strasburger byna 'n eeu gelede in 1884 die eerste persoon was wat bevrugting by die Anthophyta beskryf het, is baie aangaande hierdie onderwerp nagevors en gepubliseer (Maheswhari, 1950 en Jensen, 1974), maar baie sake bly nog onbekend soos: Wat rig die groei van die stuifmeelbuis tot by die embriosak? Is die binnedring van een van die sinergiede lukraak of is daar 'n verklaring voor? Hoe beweeg die vrygestelde spermselle na onderskeidelik die eiersel en die nukleus van die sentrale sel? Die doel van hierdie hoofstuk is nie om te poog om vrae soos hierbo te beantwoord nie, maar om die situasie en die opeenvolging van gebeure te beskryf soos dit by die ondersoekte Tylosema-soorte voorkom.

8.2 BEVRUGTING

By Tylosema esculentum en Tylosema fassoglense is waargeneem dat die stuifmeelbuis die saadknop slegs by die mikropilum en die kiemsak by die mikropilêre pool binnedring, sogenaamd porogamies (Figuur 145). Alhoewel stuifmeelbuise nie by al die kiemsakke met sigote waargeneem is nie, is by geen geleentheid gevind dat meer as een stuifmeelbuis in die mikropilêre kanaal voorkom of 'n kiemsak binnegedring het nie. Steyn (1973) het gevind dat 'n tweede stuifmeelbuis soms in die mikropilêre kanaal van sommige plantsoorte kan voorkom. Gedeeltes van die stuifmeelbuise was selfs nog sigbaar waar die embryo reeds sy globulêre vorm aangeneem het (Figuur 158).

Geen sito- of kariogamie van die bevrugtingsreaksie

self is waargeneem nie; die ondersoekte materiaal was telkens in 'n stadium óf kort voor bevrugting óf kort daarna. Die sigoot heg kort ná bevrugting aan die kiemsakwand in die mikropilêre gebied vas (Figuur 149). Oor die vashegtingswyse sal later meer breedvoerig uitgewei word.

Geen afwykende kenmerke van die kiemsakonderdele is voor of ná bevrugting waargeneem wat enigsins daarop gedui het dat die opeenvolgende gebeure van die bevrugtingsproses by hierdie twee Tylosema-soorte verskil van wat Jensen (1974) as die normale gang van sake vir die meeste blomplantsoorte opgesom het nie.

By T. esculentum vertoon die sigoot soms effens langwerpige (Figuur 149) terwyl die sigoot van T. fassoglense deurgaans sferies is (Figuur 150). Die eerste verandering wat ná bevrugting by 'n saadknop intree is die nusellusweefsel wat vanaf die chalasale pool van die kiemsak begin degenerereer (Figuur 147) om uiteindelik 'n kiemsakholte in die nusellus daar te stel (Figure 147-153). Die holte brei tot bykans teenaan die nusellusepidermis uit waar daar in die meeste gevalle slegs een of twee perifere sellae aan die binnekant van die besonder opvallende nusellusepidermis oorbly (Figuur 155). Selfs in gevalle waar geen bevrugting plaasgevind het nie, het die nusellusweefsel na 'n ruk saam met die kiemsakinhoud begin degenerereer en 'n kleinerige kiemsakholte gevorm (Figuur 152).

Alhoewel die antipodale selle efemeries is en meestal kort voor bevrugting nie meer sigbaar is nie, kan hulle ook eers op hierdie stadium saam met die nuselluselle degenerereer.

8.3 ANATOMIE EN ONTSTAAN VAN DIE ENDOSPERM

Die endosperm van beide ondersoekte soorte is nukleêr

en kom gewoonlik in 'n relatief dun periferaal laag teenaan of na aan die nusellusreste voor (Figuur 155). In geen stadium van die ondersoekte embriogenese het 'n groot endospermassa in die kiemsakholte voorgekom nie. Dit het meesal by die nusellustuit naby die embrio in 'n dikker laag wat die nusellustuit gevul het, versamel (Figuur 154), terwyl die res van die kiemsakholte, met slegs 'n dun periferaal laag endospermweefsel, relatief leeg vertoon het. In 'n latere stadium van die ondersoek (kyk Hoofstuk 9) is gevind dat die nukleêre endosperm periferaal selwande ontwikkel soos wat vir sommige plantsoorte bekend is (Maheswhari, 1950).

Die eerste sigbare reaksie ná bevrugting is dat die sitoplasma van die sentrale sel rondom die primêre endospermnukleus vermeerder en goed gevakuoleerd raak (Figuur 146) voordat laasgenoemde begin verdeel. Hierdie verdeling vind spoedig ná bevrugting by T. esculentum plaas om nukleêre endosperm in die omgewing van die sigoot te vorm (Figuur 151). Die endosperm versamel aanvanklik rondom die sigoot en pro-embrio, waarna dit verder weg van die mikropilum periferaal in die kiemsakholte na die chalasa uitbrei (Figure 160 en 161). By die T. fassoglense-saadknoppe verdeel die endospermnukleus nie so spoedig nie, alhoewel daar ook meer sitoplasma van die sentrale sel rondom die primêre endospermnukleus versamel. Die nukleêre endosperm van die T. fassoglense-saadknoppe ontstaan op 'n later stadium ná bevrugting as by T. esculentum, maar ontwikkel op dieselfde wyse. By beide soorte bly die endosperm vir 'n relatief lang periode nukleêr voordat selwande tussen die endospermnukleusse ontstaan.

8.4 EMBRIOGENIE

Vir die beskrywing van die embriotipe en die benaming van die verskillende onderdele van die embryo's en pro-embryo's, is die terminologie en simbole volgens Johansen (1950) se beskrywings gebruik. Behalwe vir die verskil in die vorm van die sigoot en die verskil in die periode wat ná bevrugting by die ondersoekte soorte verloop voor endospermvorming n aanvang neem, stem T. esculentum en T. fassoglense heeltemal met mekaar ten opsigte van die tipe embryo en die embryo-ontwikkeling ooreen.

Die embryo's van albei ondersoekte soorte ressorteer onder die Asteraceae-tipe van Johansen (1950) se Penaea-variasie omdat:

- (i) geen suspensor by die embryo's voorkom nie;
- (ii) die apikale sel van die twee-sellige pro-embryo oorlangs verdeel; en
- (iii) beide die apikale sel en basale sel van die twee-sellige pro-embryo tot die embryo bydra.

Die sigoot verkeer vir ongeveer twee dae in 'n rustoestand en, afgesien van 'n toename in grootte, ondergaan dit geen selverdeling nie. Die eerste verdeling van die sigoot is dwars ten opsigte van die langas van die kiemsak om aan 'n terminale sel, ca, en 'n groter basale sel, cb, wat soms net so groot soos ca is, oorsprong te gee (Figuur 156).

Die ontstaan van die tweede selgenerasie, naamlik die selverdeling van ca en cb, vind gelyktydig plaas. Die basale sel, cb, verdeel dwars om aan 'n middel-sel, m, en 'n onderste sel, ci, oorsprong te gee wat aan die vashegtingsplek van die pro-embryo aan die kiemsakwand grens (Figuur 157).

Die nakomelinge van m en ci gee onderskeidelik aan die hipokotielstreek (phy + icc) en die wortel van die volwasse embrio (iec + co) oorsprong (Johansen, 1950). Die terminale sel, ca, verdeel oorlangs om twee ewe groot en langsmekaar liggende selle, a en b te vorm (Figuur 157). Die selle a en b asook hul nakomelinge staan saam as q bekend en gee aan die saadlobstreek (pco) en die stingelgroei punt (pvt) van die volwasse embrio oorsprong (Johansen, 1950).

Die selle van die tweede selgenerasie vorm dus 'n drie-lagige, T-vormige seltetradе bestaande uit twee langsmekaar liggende dogterselle, a en b, van die terminale sel, ca, in die boonste laag en twee ondermekaar liggende dogterselle, m en ci, van die basale sel, cb. Kyk Tabel 5 vir 'n opsomming hiervan.

Gedurende die vorming van die derde selgenerasie ondergaan al die selle van die pro-embrio selverdeling. Die dogterselle van ca naamlik a en b, verdeel elkeen oorlangs en min of meer loodreg op hulle eerste oorlangse skeidingswand om die kwadraatstadium te vorm (Figuur 166). Hierdie wande is meesal skuins en nie parallel aan die langas van die embrio nie.

Die dogterselle m en ci verdeel ook oorlangs en die pro-embrio wat op hierdie stadium breed-eiervormig begin vertoon, soos in lengtesnee gesien, bestaan dan uit agt selle wat in drie lae voorkom (Figuur 166 en Tabel 5).

Die derde selgenerasie stem dus met die tweede selgenerasie ten opsigte van die drie lae selle ooreen, maar dit bestaan uit twee keer soveel selle. By T. esculentum het een geval voorgekom waar ci nie tydens die derde selgenerasie verdeel het nie sodat die basaaldeel van die pro-embrio slegs uit drie selle bestaan het en by die volgende selgenerasie weer saam met die ander selle verdeel het om 'n basaaldeel

van ses selle te vorm. By die tipiese Asteraceae-embrio verdeel ci egter dwars om onderskeidelik die derde en vierde laag van die vierlagige pro-embrio te vorm (Johansen, 1950).

Die vierde selgenerasie van die Tylosema-embrio stem met die tipiese Asteraceae-embrio slegs daarin ooreen dat al agt selle van die derde selgenerasie oorlangs verdeel en sestien selle vorm. Die kwadrant q vergroot na 'n oktant terwyl m en ci beide nou uit vier selle bestaan (Figuur 166). Die pro-embrio bestaan dan nog steeds uit drie lae (kyk Tabel 5).

Na die vierde selgenerasie verdeel die nakomelinge van ca vinniger en meer dikwels as die nakomelinge van cb sodat die embrio topswaar begin vertoon (Figuur 161). Een van die dogterselle van ca, wat terminaal in die embrio geleë is, verdeel ongelyk deur middel van 'n skuins wand en daardeur ontstaan 'n min of meer driehoekige tot wigvormige epifise-inisiaalsel (Figure 160 en 166).

TABEL 5: DIE SELDELINGSPATROON VAN DIE SIGOOT VAN T. ESCULENTUM EN T. FASSOGLENSE TOT BY DIE VIERDE SELGENERASIE VAN DIE PRO-EMBRIO, MET DIE SIMBOLE WAT AAN DIE VERSKILLENDE SELLE EN SELGROEPE TOEGEKEN WORD

Sel=generasie	Dogterselle en hul nakomelinge	Aantal sel=lae waar=uit pro-em=brio be=staan
1e	sigoot \longrightarrow ca + cb	2
2e	ca \longrightarrow a + b (q) cb \longrightarrow m + ci	3
3e	q (2 selle) \longrightarrow q (4 selle) m \longrightarrow m (2 selle) ci \longrightarrow ci (2 selle)	3
4e	q (4 selle) \longrightarrow q (8 selle) (pco + pvt) m (2 selle) \longrightarrow m (4 selle) (phy + icc) ci (2 selle) \longrightarrow ci (4 selle) (iec + co)	3
<p>co = wortelmussiestreek icc = inisiale van stingel se sentrale silinder iec = inisiale van stingelkorteks pco = saadlobstreek phy = hipokotielstreek pvt = stingelgroei-punt van die volwasse embrio (alle simbole volgens Johansen, 1950)</p>		

'n Baie interessante aspek wat na vore gekom het, is die vashegting van die embrio aan die kiemsakwand. Sover as wat in die literatuur vasgestel kon word, word daar deurgaans slegs na die vashegting van die sigoot aan die kiemsakwand verwys, maar geen verdere detail word in hierdie verband genoem nie. Sommige outeurs soos Mercy et al. (1974) verwys nie eers na die vashegting van die embrio nie.

By die embrio's van die ondersoekte Tylosema-soorte kom 'n struktuur voor wat, vir die doel van hierdie beskrywing, die hegtingsgedeelte van die embrio genoem word. Steyn (1977) verwys na hierdie vashegtingsgedeelte as 'n nusellussuiltjie maar verduidelik niks verder aangaande die oorsprong, bou en funksie daarvan nie. Op 'n later stadium het Steyn (persoonlike kommunikasie) verduidelik dat die gedeelte van die nusellus waarna as 'n nusellussuiltjie verwys word (Steyn, 1977) nie saam met die ander nusellusweefsel van die nusellustuit degenerereer nie, maar later 'n suilvormige verbinding tussen die embrio en die nusellusepidermis daarstel. Geen ander verwysing na 'n soortgelyke struktuur is in die literatuur opgespoor nie.

Aangesien geen suspensor by die ondersoekte soorte voorkom nie, is aanvanklik gemeen dat nakomelinge van cb, wat teenaan die kiemsakwand geleë is, degenerereer en in 'n vashegtingsgedeelte verander. Dit blyk egter dat die vashegtingsgedeelte reeds vanaf die sigootstadium teenwoordig is (Figuur 148). Hierdie vashegtingsgedeelte kom by al die pro-embriostadiums voor (Figure 162 en 166) asook by verskeie vroeë embriostadiums (Figure 163 en 164). Die vashegtingsgedeelte kom nie altyd mediaan aan die proximale deel van die embrio voor nie en is soms die beste sigbaar wanneer die embrio skuins deurgesny word (Figure 162-164).

Die vraag wat onwillekeurig ontstaan is waar hier= die vashegtingsdeel vandaan kom. Daar word vermoed dat dit die onbeskadigde sinergied met sy opvallende filiforme apparaat is wat meewerk om die sigoot aan die kiemsakwand te heg. Die volgende redes gee aan= leiding tot die vermoede:

- (i) die vashegtingsdeel kom nie konstant in een posisie voor nie en dit strook met die feit dat die posisie van die oorblywende sinergied kan varieer;
- (ii) die eiersel is veral tydens bevrugting in noue assosiasie met beide sinergiede en kom meesal nie self teenaan die kiemsakwand voor nie; en
- (iii) aangesien geen suspensor by hierdie embryo's ontwikkel nie, en die funksie van die suspen= sor ondermeer houstoriaal is, kan 'n ander sel of selle moontlik hierdie funksie oorneem.

Die laag basaalselle van die embryo wat aan die vas= hegtingsgedeelte grens, toon duidelike wandinvouings (Figuur 165) soos wat algemeen vir deurlaatselle ("transfer cells") bekend is en dit strook met 'n deurlaatfunksie van die selle om voedingstowwe vanaf die vashegtingsgedeelte deur te laat. Pate en Gunning (1972) het selle met spesiale wandingroeings by 'n verskeidenheid plantsoorte waargeneem en ver= klaar dat dit in weefselsoorte ontwikkel soos by= voorbeeld in assosiasie met vaatweefsels, in klier= weefsel, in houstoriale weefsel en in of teenaan voortplantingsorgane van plante. Cass en Karas (1974) het soortgelyke invouings, wat hulle 'n fili= forme apparaat noem, in die basaalwandstruktuur van Plumbago zeylanica se eiersel gevind. Hierdie as= pek moet egter elektronmikroskopies by die Tylosema-

soorte ondersoek word vir 'n moontlike antwoord.

8.5 BESPREKING

Davis (1966) meld dat daar nog geen voorbeeld uit die literatuur bekend is waar die embriogenese van 'n verteenwoordiger van die Caesalpiniaceae beskryf is nie. Sy haal verskeie voorbeelde vir die Mimosaceae en die Fabaceae aan wat uit die literatuur bekend is (loc. cit.). Johansen het egter in 1950 al na die embriogenese van Caesalpinia mimosoides verwys en genoem dat dit met die embriogenese van Cercis siliquastrum ooreenstem. Laasgenoemde het Johansen (1950) onder die Mimosaceae geresorteer. Volgens Davis (1966), Johansen (1950) en Maheswhari (1950) kom daar by die Mimosaceae en die Fabaceae beide suspensorlose en suspensor-bevattende embrio's voor en vermoed hulle dat dit ook die geval by die Caesalpiniaceae is.

Alhoewel daar aan die begin van die bespreking van die Tylosema-embriogenese gemeld is dat die ondersoekte embrio's onder die Asteraceae-tipe van Johansen (1950) se Penaea-variasie ressorteer, is daar ook gedurende die bespreking genoem dat die Tylosema-embrio's in verskeie opsigte van hierdie tipe en die genoemde variasie verskil. Dit stem egter grootliks met die Asteraceae-tipe ooreen. Stephens (1909) noem in die bespreking van die Penaea-variasie dat beide ca en cb tydens die tweede selgenerasie oorlangs verdeel om 'n sferiese, vier-sellige pro-embrio te vorm. Die Tylosema-embrio stem dus net ten opsigte van die suspensorloosheid en die oorlangse verdeling van ca met hierdie variasie ooreen. Trouens dit is slegs die Penaea-variasie van die Asteraceae-tipe embrio wat vir 'n suspensorlose embrio voorsiening maak.

Esau (1977) beklemtoon dat die seskategoriestelsel van Johansen (1950) en Maheswhari (1950) met al die beskrywe variasies, wyd gekritiseer word omdat dit tot 'n baie komplekse stelsel, met baie variasies tot hierdie ses kategorieë, aanleiding gee. Daarom word daar allerweë gepoog om 'n eenvoudiger klassifikasiesistelsel daar te stel.

Mestre (1967) het 'n stelsel voorgestel waarin verandering na die selverdelingsvlak van ca weggelaat word en net die bydrae van onderskeidelik ca en cb tot die embrio as geheel in ag geneem word. Dit behels dus twee groepe, maar maak nie vir die Piperaceae-tipe voorsiening nie. Haccius (1971) het voorgestel dat hierdie klassifikasie na drie kategorieë uitgebrei word met die byvoeging van 'n kategorie waarin vir vertraagde en adventiewe embriogenese voorsiening gemaak word. Hiervolgens sal die Tylosema-embrio's in kategorie III, waar beide ca en cb tot die embrio bydra, gegroepeer word. Volgens Haccius (1971) sluit kategorie I dan die soorte met vertraagde embriogenese in, terwyl kategorie II Johansen (1950) se Onagraceae-, Solanaceae- en sommige Caryophyllaceae-tipes insluit en kategorie III die Asteraceae- en Chenopodiaceae-tipes insluit. Miskien sal hierdie eenvoudiger klassifikasiesistelsel meer algemeen onder plantembrioloë byval vind.

HOOFSTUK 9

SAADMORFOLOGIE

9.1 INLEIDING

Sade is, soos stuifmeel, generasies in die klein en vertoon ook hoogs stabiele kenmerke wat skynbaar nie maklik deur omgewingstoestande beïnvloed word nie. Die gebruikmaking van saadkenmerke in morfologiese beskrywings is reeds in 1926 deur Netolitzky as noodsaaklik beklemtoon. Corner (1976) beaam hierdie siening en beweer dat Netolitzky van mening was dat saadstruktuur, in plaas van die blomme, die basis van natuurlike klassifikasie van blomplante behoort te vorm. Hy erken egter dat die sade van menige families nog te onbekend is om hierdie ideaal te verwesenlik. Vanweë hul ekonomiese belangrikheid, is die peulplantsade baie bekend en kom baie tipiese kenmerke by hierdie saadsoorte voor (Corner, 1976). Die kenmerke van die ondersoekte Tylosema-saad stem grootliks met die beskrywings van die peulplantsade deur Corner (1976) ooreen, maar vertoon tog 'n paar unieke kenmerke.

9.2 ORGANOGRAFIE

Slegs twee sade word per peul geproduseer alhoewel in uitsonderlike gevalle tot vier sade per peul kan voorkom. Die sade is anatropies en simmetries (Corner, 1976), min of meer sirkelvormig (Figuur 168) en lateraal effens afgeplat (Figuur 167). Die funikulus is ongeveer 10 mm lank met twee afgeplatte arilluslobbe wat aan die saad vasgeheg is. Die twee bene van die U-vormige hilum (Figuur 167) is die littekens van die afgebreekte arilluslobbe en strek vanaf die ware hilum, waar die vaatweefsel die saad binnedring, vir ongeveer 5 mm

aan weerskante van die rafe in die rigting van die chalasa (Figuur 167). Die mikropilum kom aan die teenoorgestelde kant as die arilluslittekens van die ware hilum voor (Figuur 167) en word van laasgenoemde geskei deur 'n verhewe gedeelte van die testa wat Corner (1951) 'n lens noem.

Die saadoppervlak is redelik glad, baksteenrooi tot bruin met fyn groewe wat in 'n relatief growwe netvormige patroon oor die grootste deel van die saad voorkom (Figure 168, 170 en 171). Anders as wat oorspronklik vermoed is, is die retikulumpatroon wat op die testa voorkom nie van 'n ooreenstemmende patroon van die binne-oppervlakte van die perikarp afkomstig nie. By nagenoeg 25% van alle saad wat ondersoek is, word die retikulumpatroon baie beklemtoon vanweë verhewe areole wat deur die retikulumpatroon omsluit word. Regoor en tussen die groewe van die growwe retikulumpatroon kom fyn krake in die testa van 'n ryp saad voor wat 'n fyner retikulumpatroon vorm (Figure 170 en 171).

Die opvallendste verskil tussen die T. esculentum- en T. fassoglense-saad is dat laasgenoemde lateraal baie meer as eersgenoemde afgeplat is. Die saad van T. esculentum is soms feitlik sferies. By beide ondersoekte soorte varieer die saadmassa en saadgrootte baie en geen beduidende verskil kom ten opsigte van hierdie kenmerke tussen die twee soorte voor nie (kyk Tabel 6).

9.3 ANATOMIE VAN DIE TESTA

9.3.1 EPIDERMIS

Die sade van beide ondersoekte soorte is eksotesitaal (Corner, 1976) aangesien die buitenste epidermis van die buitenste integument in makrosklereïede

differensieer (Corner, 1951 en Cutter, 1978). Die makrosklereïede is radiaal verleng (Figuur 176), met 'n lengte-tot-breedteverhouding van 16 : 1, maar is min of meer heksagonaal soos in 'n dwars=snee gesien. 'n Liglyn (linea lucida volgens Corner, 1951) verdeel die makrosklereïede in proksimale en distale dele (Figure 172 en 173) en oor die grootste gedeelte van die saad is hierdie verdeling in min of meer gelyke helftes (Figure 172, 173 en 176). In die gebied rondom die hilum en die mikropilum verskuif die posisie van die liglyn nader aan die proksimale pool van die selle (Figuur 181). By onvolwasse makrosklereïede kom die eerste aanduiding van selwandverdikking in die liglyngebied voor (Figuur 176 B) en by die volwasse selle word die sellumen in die liglyngebied istmoidaal deur die selwandverdikking ingesnoer (Figuur 176).

In die rafe- en antirafegebied is die makrosklereïede korter as dié oor die laterale gedeeltes van die saad. Die kortste makrosklereïede kom oor die lensgebied voor (Figuur 181) en om een of ander rede dop hulle by die lens onder bepaalde toestande spontaan af (Figuur 169). Daar kom betekenisvolle lengteverskille voor tussen die makrosklereïede van ooreenstemmende plekke op die saad van onderskeidelik T. esculentum en T. fassoglense (kyk Tabel 6). Geen lengteverskil is egter aangeteken vir ooreenstemmende makrosklereïede van die kort- en langstampergroepe van 'n ondersoekte soort se saad nie.

TABEL 6: GEMIDDELDE SAADMASSA, SAADDEURSNEE OOR DIE BREEDSTE DEEL EN LENGTE VAN DIE MAKROSKLEREIEDE VAN T. ESCULENTUM EN T. FASSOGLENSE

	<u>T. esculentum</u>	<u>T. fassoglense</u>
Saaddeursnee in mm	19,2 (+ 3,1) ^a	21,7 (+ 4,2)
Saadmassa in g	2,85 (+ 1,6)	2,16 (+ 1,1)
Makrosklereïed-lengtes in µm	160,9 (+ 16,4)	205,3 (+ 9,5)

a = standaardafwykings

Die makrosklereïedlaag strek oor die hele saadopervlakte en word slegs in die hilumgebied, waar die funikulus vasheg (Figuur 180), onderbreek. Op hierdie plek verplaas die hipodermale mesofil-selle die makrosklereïedlaag en staan met 'n weefsel tipe van die arilluslobbe, soortgelyk aan die mesofil-selle, in verbinding (Figure 177 en 179). Corner (1951) verwys na hierdie onderbreking in die makrosklereïedlaag as 'n istmus (Figure 177 en 178).

Die middellamellas van die makrosklereïede verslym waarskynlik wanneer die sade geweek word, aangesien die selle vinnig uitswel en van die hipodermale weefsel losbreek. Die losgebreekte makrosklereïede word deur die relatief dik kutikula in groepe bymekaar gehou. Hierdie groepe vertoon speldekussingvormig (Figuur 176) en is by T. fassoglense relatief groot deurdat feitlik die hele areoolgedeelte tussen die krake van die fyner retikulumpatroon in een stuk afkom (Figuur 171). By T. esculentum is die groepe makrosklereïede wat op hierdie wyse losbreek, heelwat kleiner as dié by T. fassoglense.

'n Opvallende verskynsel wat nog vir geen ander peulplantsaad beskryf is nie, is dat die proksimale

dwarswande en gedeeltes van die radiale wande van die makrosklereïede tydens die losbreek van hierdie selle, aan die hipodermale weefsel bly vassit (Figure 172-175). Hierdie selreste vorm 'n netvormige patroon op die hipodermale selle (Figuur 174) maar dit ontbreek egter waar die krake voorkom (Figuur 175). Die sellumen van die makrosklereïede bevat 'n rooi-bruin pigment, waarskynlik tannien, waarmee dit ook tot die kleur van die saad bydra.

9.3.2 MESOFIL

Die saad van die ondersoekte Tylosema-soorte verskil ten opsigte van die mesofil selle baie duidelik van die ander peulplantsade (volgens die beskrywing van Corner, 1976) in die sin dat hier geen osteosklereïede hipodermaal voorkom nie. Die stervormige mesofil selle met hul tipiese uitsteeksels (Figure 184 en 185) strek tot teenaan die makrosklereïede (Figure 181-183). Teenoor die hilum is hierdie mesofil selle langwerpig, maar behou steeds die papilvormige uitsteeksels (Figure 177 en 179). Die mesofil maak die grootste deel uit van die relatief dik testa (Figure 181-183). Met die uitsondering van klein groepe mesofil selle hipodermaal, kom daar in die mesofil selle ook 'n rooi-bruin pigment voor wat die tipiese rooi-bruin kleur aan die Tylosema-saad gee.

9.4 VAATWEEFSEL

Die enkele vaatbondel dring vanaf die funikulus feitlik loodreg die hilum binne (Figure 179 en 180) waarna dit na aan die binnekant van die testa 'n elmboog vorm en terugkrom in die rigting van die chala sa. Anders as by die Bauhinia-soorte waar geen vaatweefsel in die antirafegebied voorkom nie (Cor=

ner, 1976), kom by die Tylosema-sade 'n antirafe-
vaatbondel voor wat vanaf die chalasa tot amper by
die mikropilum strek. Die rafe- en antirafe-
vaatbondel is lintvormig afgeplat en op sommige
plekke gesplete om twee of drie langsmekaar liggende
bondels te vorm (Figure 182 en 183).

Geen ander vertakking van die vaatweefsel is by die
Tylosema-saad waargeneem nie en geen vaatweefsel
kom elders in die saad voor as net in die rafe- en
antirafegebied nie.

9.5 ENDOSPERM

Slegs 'n relatief klein hoeveelheid endosperm kom
rondom die radikula in die volwasse saad voor waar
die radikula in 'n koniese holte in die testa lê (Figuur
186). By sommige ondersoekte saad strek 'n dun laag
endosperm, wat vanaf die radikula tot by die
chalasa al dunner word, oor die binne-oppervlak van
die testa langs en sluit die hele embryo in. Die
selle van die endosperm vertoon dikwandig met 'n
relatief klein sellumen (Figuur 186) en die endo-
sperm is by die dikste deel ongeveer 12 sellae
breed.

9.6 BESPREKING

Soos kenmerkend van alle ondersoekte peulplantsade
(Corner, 1976) is die Tylosema-saad ook eksotestaal
en dra die makrosklereïede by tot die hardskalig-
heid van die saad. Die afwesigheid van osteoskle-
reïede by hierdie hardskalige saad is egter 'n unieke
verskynsel.

Die verkrummeling van die makrosklereïedlaag sodra
die saad geweek word, is moontlik 'n aanpassing by
droë toestande want die slym tussen die makrosklere-

iede swel dan opvallend baie uit en versamel skynbaar op hierdie wyse 'n relatief groot hoeveelheid water rondom die saad. Die verkrummeling van die makrosklereïedlaag tydens saadweking, kom slegs by ouer sade voor wat eers ongeveer ses maande of langer ná vrystelling uit die peule, geweek word. Die enigste waarneembare morfologiese verskil tussen vars saad en dié wat vir ses maande of langer verder uitgedroog het, is die fyn krake binne die growwe retikulumpatroon wat in die testa van die ouer saad voorkom.

'n Eienaardigheid wat met die verkrummeling van die makrosklereïedlaag saamgaan, is dat die wande van hul proksimale gedeeltes afbreek en op die hipodermale mesofil selle agterbly. Niks hiervan is uit die bestudeerde literatuur bekend nie en dit verdien verdere aandag, veral omdat geen afsnoeringsgebied by die ongeskonde selle sigbaar is nie en die moontlike funksie hiervan onbekend is.

Die resultate van Wehmeyer et al. (1969) oor die olie- en proteïenkonsentrasie van die T. esculentum-saad is baie relevant en word hier kortliks na verwys. Dit blyk dat die T. esculentum-saad 'n oliekonsentrasie van 36-43% van die droësaadmassa het, terwyl die "meel" wat ná verwydering van die olie oorbly, 'n proteïenkonsentrasie van 52% het. Volgens Wehmeyer et al. (1969) is die proteïene van die Tylosema-saad ryk aan lisien (5%) maar het dit 'n tekort aan metionien (0,7%). Uit die besprekings van Wehmeyer et al. (1969) en die van Bray (1921), blyk dit dat veral saad van T. esculentum, wat ondersoek is, só goed met soja-bone (Glycine max) en grondbone (Arachis hypogaea) vergelyk, dat daar regverdiging bestaan vir 'n poging om die Tylosema-soorte as akkerbougewasse te veredel.

HOOFSTUK 10

SAMEVATTENDE BESPREKING

In die klassieke filogenetiese sisteme soos ondermeer dié van Engler (Melchior, 1964) word die Caesalpiniaceae tussen die Mimosaceae en die Fabaceae geplaas vanweë die Caesalpiniaceae se fenotipiese verwantskap met die meer primitiewe Mimosaceae aan die een kant en die meer gevorderde Fabaceae aan die ander kant. Kenmerke wat veral hier ter sprake kom, is die polisimmetriese blomme met 'n vergroeide kroon en 'n groot aantal meeldrade van die Mimosaceae teenoor die monosimmetriese blomme met 'n grootliks onvergroeide kroon en hoogstens tien meeldrade per blom van die Caesalpiniaceae en die Fabaceae. Hierdie standpunt is relatief onlangs deur Stebbins (1974) onderskryf. Rembert (1971) postuleer egter 'n kladistiese verwantskap tussen die Mimosaceae en die Fabaceae omdat hulle 'n gemeenskaplike filogenetiese lyn ten opsigte van hul megasporogenese-patroon deel, maar hy beskou die Caesalpiniaceae steeds meer gevorderd as die Mimosaceae.

Die relatiewe gevorderdheid van die Tylosema-soorte binne die Caesalpiniaceae word verder beklemtoon indien hulle groeiwyse, naamlik dat hulle rankers is, met die groeiwyse van die ander peulplantsoorte vergelyk word. Rankers kom selde by die Mimosaceae-soorte, wat veral bome is, voor, terwyl dit skaars onder Caesalpiniaceae-soorte en volop by die Fabaceae is. Die rankers van die Fabaceae is meesal eenjarig teenoor die meerjarige en daarom meer primitiewe Tylosema-soorte.

Die modulêre groei van die stingels soos deur Hallé et al. (1978) vir hul argitektoniese plantmodelle beskryf is, bied 'n nuwe siening van stingelgroei wat in die toekoms waarskynlik toenemend ondersteuning regverdig. Die Tylosema-soorte pas egter nie presies by enige van hier=

die modelle in nie; dit stem die meeste met Chamberlain se model ooreen. Die belangrikste verskilpunt is dat die Tylosema-ranke diageotropies groei met 'n ritmiese afwisseling tussen monopodiale en simpodiale groei. Ritmiese groei word egter geneties beheer alhoewel die tempo daarvan eksogeen beïnvloed kan word (Hallé et al., 1978).

Rembert (1971) beskryf twaalf verskillende megaspoorte=trade-patrone vir die peulplante en hiervolgens ressorteer die genus Tylosema onder groep III van die lineêre tetra-de-tipes waar die spoor naaste aan die chalasa die funksionele megaspoor is. Hiermee stem die ondersoekte Tylosema-soorte met die meeste Caesalpinaceae-soorte ooreen. Indien al die morfologiese kenmerke in ag geneem word, wil dit voorkom asof die Tylosema-soorte ewolusionêr verder as die meeste ander Caesalpinaceae-soorte ontwikkel het. Die belangrikste kenmerke van die Tylosema-soorte wat in hierdie verband geld, is ondermeer:

- (i) die andresium wat tot twee fertiele meeldrade en agt staminodiams gereduseer is;
- (ii) die aantal saadknoppe wat tot twee of drie per vrugbeginsel gereduseer is;
- (iii) heterostilie;
- (iv) ondergrondse knolle waardeur droë toestande oorleef kan word; en
- (v) bogrondse dele wat jaarliks tot by die grondvlak terugsterf.

Die kenmerk waarmee die Tylosema-soorte opvallend van die ander Caesalpinaceae-soorte en selfs van al die ander peulplante verskil, is distilie en daarmee saam die twee lengtes van die fertiele meeldrade. Die twee lang meeldrade van die kortstamperblomme en die lang stamper van die langstamperblomme, dien as landingsplek vir veral bye

en bevestig hiermee, saam met die geel kroonblare, die lemoenbloeiselgeur en die relatief groot hoeveelheid stuifmeel wat per helmknop geproduseer word, die melittofiliese aard van die Tylosema-blomme. Die kromming van die styl wat vir die posisie van die stempel verantwoordelik is, bevorder terselfdertyd sternotribale stuifmeeloordrag. Die Tylosema-blomme verskil egter van egte melittofiliese vlagblomme (Faegri en Van der Pijl, 1979) daarin dat die veksillum tot 'n onopvallende kroonblaar gereduseer is, geen karina wat as landingsplek vir die insekte dien voorkom nie, die blombou "oop" in plaas van half geslote is, twee saadknoppe in plaas van 'n groot aantal per vrugbeingsel geproduseer word en geen nektar of nektarstrepe voorkom nie.

Die saadknoppe van die Tylosema-soorte word onder tipe I, dit is die primitiefste, van Philipson (1977) se klassifikasiereeks geplaas aangesien hulle bitegmies en krassinusellêr is en in hierdie opsig met al die ander peulplantsoorte ooreenstem. Die relatiewe groot nusellus van die peulplantsaadknoppe, beklemtoon ook hul primitiefheid.

'n Kenmerk wat moontlik uniek vir die Caesalpinaceae is, is mikrosporogenese wat by die ondersoekte Tylosema-soorte tussen 20h00 en 23h00 voltooi word. Die mees voor die handliggende, maar miskien heeltemal foutiewe, verklaring hiervoor is dat dit 'n moontlike aanpassing by 'n droë en warm omgewing is om die nadelige invloed van hitte op mikrosporogenese te verminder.

Die stuifmeel van die Tylosema-soorte openbaar die basiese trikolporate bou wat deurgaans vir die Caesalpinaceae geld en is relatief konstant vir 'n soort. Geen morfologiese verskil kon tussen stuifmeel van 'n langstamperblom en dié van 'n kortstamperblom van 'n soort gevind word nie. Die teenwoordigheid van 'n pollenkit op die stuifmeeltekstum bevestig die plantsoort se aanpassing by insekbestui-

wing. Hierdie aanpassing dui op sigself al op 'n baie lang ewolusionêre ontwikkeling.

'n Onverklaarde kenmerk wat by die meeste Tylosema-plante waargeneem is, is dat hoogstens vier peule, maar gewoonlik net twee, per bloeiwyse ontwikkel en volwassenheid bereik. Dit is in weerwil van die feit dat daar gemiddeld meer as veertien blomme per tros by die ondersoekte soorte voorkom en ongeveer die helfte hiervan gelyktydig by 'n tros oop is en deur die bye besoek word. Hierdie saak vereis verdere aandag aangesien dit van ekonomiese belang mag wees om die saadproduksie van die plante te verhoog.

Die eksotestale saad van die Tylosema-soorte is tipies van peulplantsaad waar die meganiese laag in die buitenste epidermis van die buitenste integument voorkom. Hierdie kenmerk dui volgens Corner (1976) op relatiewe primitiefheid teenoor soorte met endotestale en selfs mesotestale saad. Binne die Fabales is daar egter 'n groter verwantskap tussen die Mimosaceae en die Caesalpinaceae as tussen enige van hierdie twee families en die Fabaceae. Die saadkenmerke wat die Mimosaceae en die Caesalpinaceae volgens Corner (1976) in gemeenhet, is:

- (i) simmetriese saad;
- (ii) 'n na-chalassale vaatbondel (antirafe) wat byna tot teenaan die mikropilum strek;
- (iii) 'n relatief klein en meesal sirkelvormige hilum; en
- (iv) 'n simmetriese embrio met 'n kort, dik en reguit radikula.

Hierteenoor is die belangrikste kenmerk op grond waarvan die Tylosema-saad van Mimosaceae- en Fabaceae-saad

verskil, die afwesigheid van hipodermale osteosklereëde by die Tylosema-saad waar die mesofiliselle tot teenaan die makrosklereëde strek. Corner (1976) meen egter dat die peulplante as 'n groep op grond van hulle saadmorfologie van alle ander plantgroepe verskil, moontlik ewolusionêr ook afsonderlik ontwikkel het, en dat daar geen gronde is, sover dit saadkenmerke betref, om verwantskappe tussen die Fabales en die Rosales te probeer aandui nie.

Vrae wat uit hierdie ondersoek na vore gekom het en wat verdere aandag verdien, is die volgende:

- (i) watter nut bied heterostilie aan die Tylosema-soorte en is hierdie die enigste peulplantsoort met die kenmerk distilie?
- (ii) watter tipe onverenigbaarheidsstelsel, indien enige, kom by die Tylosema-soorte voor en hoe funksioneer dit?
- (iii) verteenwoordig die ondersoekte Tylosema-stempels wel 'n stempeltipe wat 'n posisie tussen 'n tipiese nat en 'n tipiese droë stempel inneem?
- (iv) wat is die samestelling van die stempelsekreet en is dit dieselfde al dan nie as die stylkanaalsekreet?
- (v) hoe groei die stuifmeelbuis in die stylkanaal langs en hoe dring dit die kiemsak binne?
- (vi) wat is die aard en oorsprong van die hegtingsgedeelte by die Tylosema-embrio's en kom dit ook by ander suspensorlose embrio's voor?
- (vii) kom daar 'n rusperiode by die Tylosema-saad voor? en

(viii) wat is die kiemingsvereistes van die Tylosema-saad?

'n Saak wat landboukundige waarde behoort te hê is die veredelings van die Tylosema-soorte ten opsigte van die knol- en saadproduksie vir verbouing in relatief warm en droë gebiede. Aangesien die aanvraag na hierdie tipe inligting asook die voedseltekorte in sommige lande met 'n baie warm klimaat, so groot is, is dit nodig dat veredeling van die Tylosema-soorte hoë prioriteit behoort te geniet. Die versamelde inligting van hierdie proefskrif kan dan as basis en beginpunt dien vir so 'n veredelingsprojek waarvan die belangrikheid en omvang wêreldwyd kan uitkring.

'N MORFOLOGIESE ONDERSOEK VAN TYLOSEMA ESCULENTUM
(BURCH.) SCHREIBER EN TYLOSEMA FASSOGLENSE (SCHWEINF.)
TORRE & HILLC. IN SUIDELIKE AFRIKA

deur

LOURENS ABRAHAM COETZER

Promotor: Professor dr. P J Robbertse
Mede-promotor: Professor dr. N Grobbelaar
Departement: Plantkunde
Universiteit van Pretoria
Graad: Doctor Scientiae

OPSOMMING

Die genus Tylosema ressorteer onder die Caesalpiniaceae en sluit vier soorte in waarvan T. esculentum en T. fassoglense in Suid-Afrika voorkom. Hierdie twee soorte is meerjarige rankers met ondergrondse knolle. Die blomme is distilies en monosimmetries, besit elk net twee fertiele meeldrade en agt staminodiums en word in trosse op hapaksantiese lote gedra. Die blommorfologie, mikrosporogenese, megasporogenese, stuifmeelmorfologie, ultrastruktuur van die stempel en styl, embriogenese en saadmorfologie is ondersoek.

Die tetrasporangiate helmknoppe gee aan tetraëdriese mikrospoortetrades oorsprong waarin gelyktydige sitokinese plaasvind. Die sporogeniese kariokinese vind by beide soorte tussen 20h00 en 23h00 plaas. Die stuifmeel is konstant monaad, apolêr, trikolporaat en prolaat met 'n tektum wat fyn geperforeer is. T. esculentum en T. fassoglense se stuifmeel verskil ten opsigte van korrelgrootte en bou van die tektum.

Die stempels is almal van die nat tipe wat deur middel van hul eensellige stempelpapille wat die tregtervormige

stempel uitvoer, 'n sigbare sekreet produseer. Vanaf die stempel verloop 'n stylkanaal wat met twee tipes voering= selle uitvoer is, tot in die vrughok. Die stuifmeel= buise groei slegs teenaan die losgepakte, parenchimatiese geleidingselle van die stylkanaal langs. Hierdie gelei= dingselle produseer 'n sekreet wat die stylkanaal vul.

Daar kom meesal twee obkampilotropiese saadknoppe per vrugbeginsel voor en albei is bitegmies en krassinusellêr met 'n swenkende mikropilêre kanaal. Van die lineêre mega= spoortetrate is dit deurgaans die een naaste aan die cha= lasa wat tot 'n Polygonum-tipe embriosak ontwikkel. Die nusellusweefsel is relatief groot met 'n opvallende parië= tale weefsel in die nusellustuit.

Die sigoot ontwikkel tot 'n suspensorlose embryo wat die beste onder die Penaea-variasie van die Asteraceae-tipe embryo ressorteer. Die endosperm is nukleêr maar word nie volledig deur die embryo tydens ontwikkeling geab= sorbeer nie.

Die sade is rond, simmetries en anatroopies met 'n U-vormige hilum waar die funikulus met sy twee arillus= lobbe afgebreek het. 'n Sklerenchimatiese epidermislaag naamlik makrosklereïede eksotestaal verleen aan die sade hul hardskaligheid. Die mikropilum is teenaan die lens= gebied geleë waar korter makrosklereïede as elders voor= kom. Die pre- en post-chalasale vaatweefsel wat onder= skeidelik uit drie en twee vaatbondels bestaan, is ewe lank.

A MORPHOLOGICAL STUDY OF TYLOSEMA ESCULENTUM (BURCH.)
SCHREIBER AND TYLOSEMA FASSOGLENSE (SCHWEINF.) TORRE AND
HILLC. IN SOUTHERN AFRICA

by

LOURENS ABRAHAM COETZER

Promoter: Professor Dr. P J Robbertse
Co-Promoter: Professor Dr. N Grobbelaar
Department: Botany
University of Pretoria
Degree: Doctor Scientiae

SUMMARY

The genus Tylosema belongs to the Caesalpiniaceae and includes four species of which only T. esculentum and T. fassoglense occur in South Africa. The South African species are perennial creepers which produce tubers. The flowers which are distylous and zygomorphic, each contains two fertile stamens and eight staminodes. The flowers are borne in racemes on hapaxantic shoots. The morphology of the flowers, pollen and seed, the microsporogenesis, megasporogenesis, ultrastructure of the stigma and style, and the embryogenesis of the two species were investigated.

The tetrasporangiate anthers give rise to tetrahedral microspore tetrads by simultaneous cytokinesis. The sporogenic caryokinesis occurs between 20h00 and 23h00. The monad, apolar and tricolporate pollen has a perforated tectum and differs between T. esculentum and T. fassoglense with respect to the size and morphology of the grains.

The stigma is of the wet type containing a secretion produced by the unicellular stigmatic papillae lining the funnel-shaped stigma. A stylar canal occurs from the stigma to the ovary and is lined by two types of transmitting cells. The pollen tubes grow only alongside the parenchymatic transmitting cells which produce the stylar secretion.

Each ovary has mostly two obcampylotropous ovules which are bitegmic and crassinucellate with a zig-zag micropylar canal. Of the linear tetrad only the chalazal megaspore develops into a Polygonum type of embryo sac. The ovular nucellus is relatively big with a conspicuous parietal tissue in the nucellar spout.

The zygote develops into an embryo lacking a suspensor. The development of the embryo corresponds most closely with that of the Penaea variation of the Asterad type. The endosperm is nuclear, but is not completely absorbed by the developing embryo.

The seeds are circular, symmetrical and anatropous with a crescent shaped hilum representing the scar where the funicle and its two aril lobes have separated from the seed. Sclerenchymatous palisade cells occur exotestally. The micropyle occurs alongside the lens where the palisade cells are the shortest. The pre- and post-chalazal vascular tissues, comprising three and two vascular bundles respectively, are equal in length.

DANKBETUIGINGS

Hiermee word opregte dank betuig aan alle persone en instansies wat dit moontlik gemaak het om hierdie studie te kon voltooi. 'n Spesiale woord van dank word tot die volgende persone en instansies gerig:

Die Universiteit van Pretoria en die WNNR vir finansiële steun en fasiliteite deur hulle beskikbaar gestel;

Professor P J Robbertse as promotor en professor N Grobelaar as mede-promotor vir hulle leiding, ondersteuning en volgehoue aanmoediging;

Professor H P van der Schijff vir sy motivering en volgehoue belangstelling in hierdie projek en veral omdat hy hierdie onderwerp sterk aanbeveel het toe belangstelling elders heen geneig het;

Professor P J Zietsman, dekaan van die fakulteit Wetenskappe en Natuurkunde, vir sy belangstelling en aanmoediging;

Al die personeel van die departement Plantkunde wat op een of ander wyse 'n bydrae gelewer het of 'n bemoedigende woord gespreek het. In die besonder word dr W F Reyneke, dr J V van Greuning, mej I von Teichman, mnr C F van der Merwe en mnr S de Meillon bedank vir hul hulp met materiaalversameling, neem en prosessee van foto's of die verwerking van geewens;

Mevrou Marie van Wyk vir die tik van die proefskrif;

Mevrou René Nel vir die sketse wat sy gemaak het;

Frans en Irene Myburgh, Jan en Daleen Kornelius, Eugéne en Kosie Maré, oom At Koeleman, oom Gerhard en tannie Kotie Kotzé asook oom Jan en tannie Marietjie Potgieter vir hul belangstelling en vriendskap;

My skoonouers en ouers vir hul belangstelling en jarelange onderskraging tydens al my studies asook al

my ander familie wat op een of ander wyse my gereeld aangemoedig het;

My broer Jan en skoonsuster Elna vir hul hulp, raad en morele ondersteuning;

Christa, Almarie en Louis, aan wie ek hierdie werk opdra, vir hul onbaatsugtige liefde, geduld, opofferings, volgehoue vertrouwe dat hierdie studie suksesvol voltooi sal word en hulle gedurige onderskraging. Sonder 'n tuisfront sou hierdie projek nie kon slaag nie.

Bo alles - S O L I D E O G L O R I A

CURRICULUM VITAE

Lourens Abraham Coetzer is op 9 Oktober 1942 te Roodepoort gebore en ondergaan sy laerskoolopleiding te Roodepoort, Rustenburg en Blyvooruitzicht en sy hoërskoolopleiding aan die Carletonvillese Hoërskool waar hy in 1960 matriculeer. Hierna skryf hy deur die Potchefstroomse Onderwyserskollege by die Potchefstroomse Universiteit vir Christelike Hoër Onderwys vir die B.Sc.-graad in en behaal dit aan die einde van 1963 met Plantkunde en Higiëne as hoofvakke. In die daaropvolgende jaar behaal hy die B.Sc.(Hons)-graad in Plantkunde, ook aan die Potchefstroomse Universiteit vir Christelike Hoër Onderwys en in 1965 die Transvaalse Hoër Onderwysdiploma met spesialisering in atletiek en swem aan die Potchefstroomse Onderwyserskollege.

Na vyf jaar as biologie-onderwyser aan die Hoërskool Bergsig te Rustenburg, aanvaar hy in 1971 die pos van vak kundige beamppte in die Nasionale Herbarium van die Navorsingsinstituut vir Plantkunde, departement Landbouetegniese Dienste. Hier vorder hy tot hoof van die peulplantafdeling en word in 1972 na die departement Algemene Plantkunde aan die Universiteit van Pretoria gesekeundeer vir verdere studie. Hy behaal die M.Sc.-graad aan die begin van 1973 en word in dieselfde jaar as lektor in die departement Algemene Plantkunde aangestel waar hy sedertdien betrokke is by die onderrig van Biologie en Plantkunde by die voorgraadse groepe en Palinologie vir die honneursstudente.

Hy is outeur of mede-outeur van tien publikasies waaronder 'n handboek vir eerstejaar plantkundestudente.

Hy is assessorlid van die Suid-Afrikaanse Akademie vir Wetenskap en Kuns asook lid van die Suid-Afrikaanse Genootskap van Plantkundiges, A.E.T.F.A.T (Association pour l'Etude Taxonomique de la Flore d'Afrique Tropicale),

die Botaniese Vereniging van Suid-Afrika, die Boomvereniging van Suid-Afrika, Die Suid-Afrikaanse Elektronmikroskopiese Vereniging en die Rapportryerskorps van die Universiteit van Pretoria.

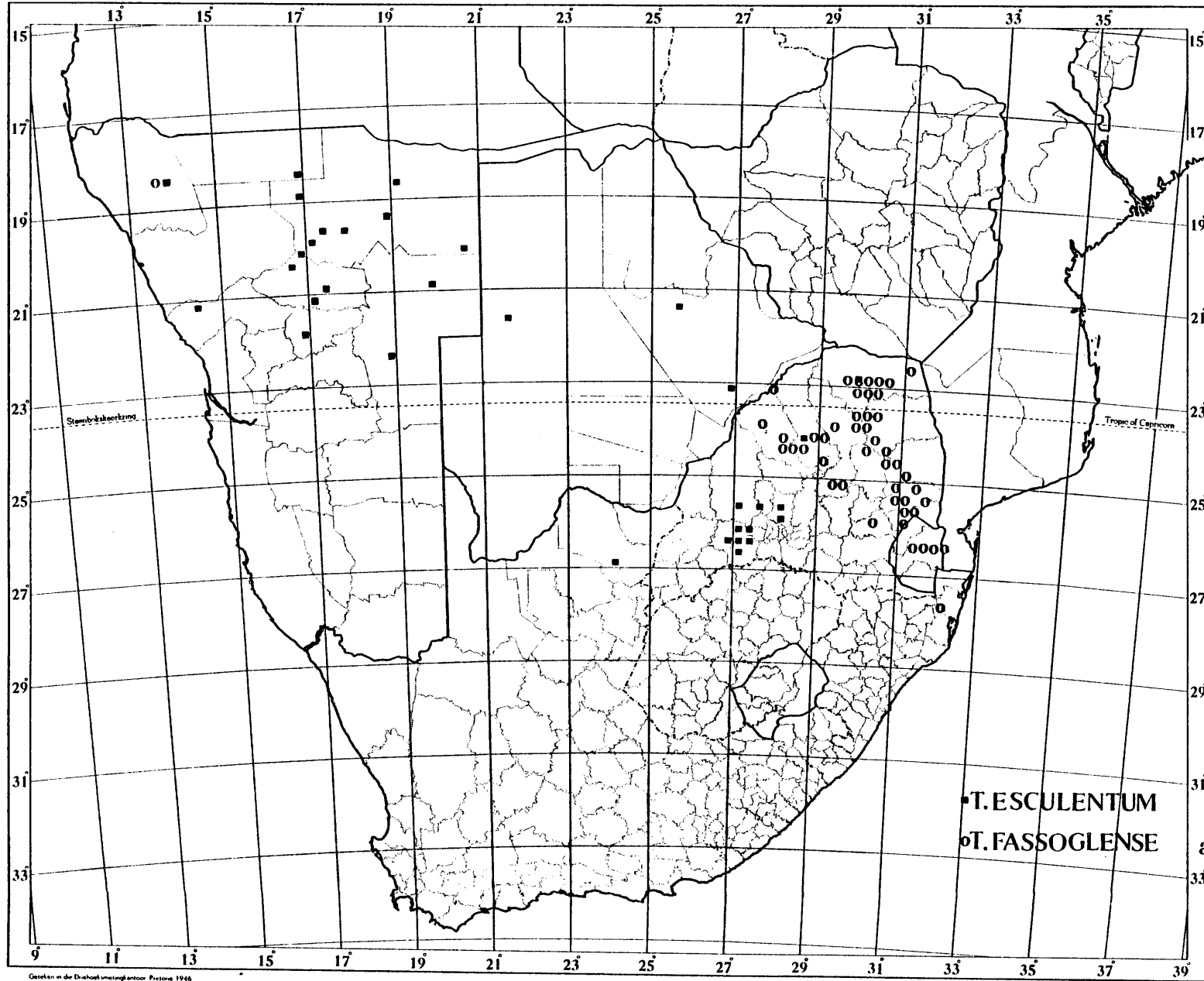
Op 31 Desember 1966 is hy met Christa nee Roets getroud en 'n dogter en seun is uit die huwelik gebore.

BYLAAG I: FIGURE

FIGUUR 1: Verspreidingskaart van T. esculentum en
T. fassoglense

SUID-AFRIKA

SOUTH AFRICA

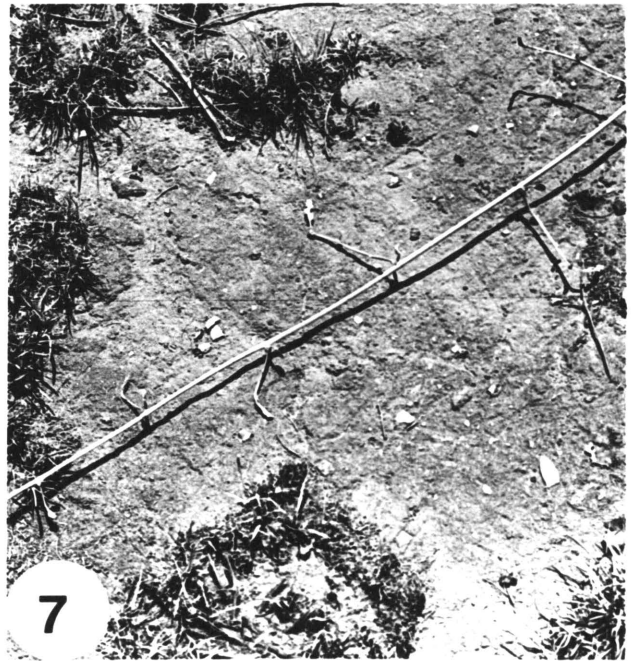
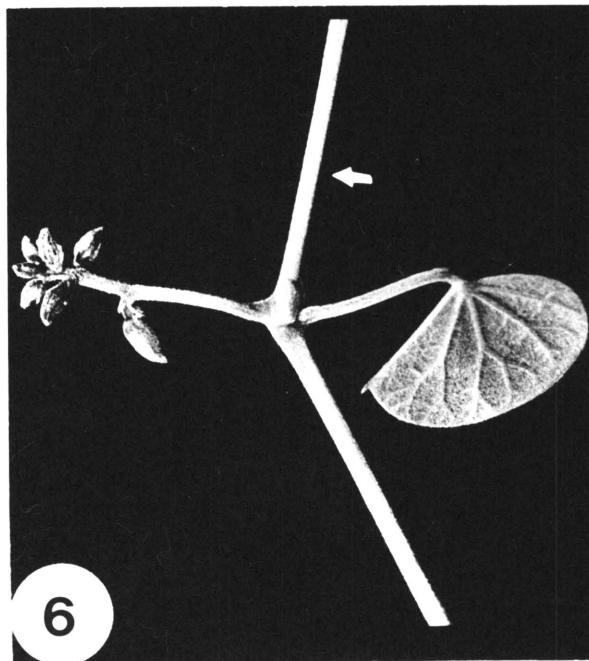
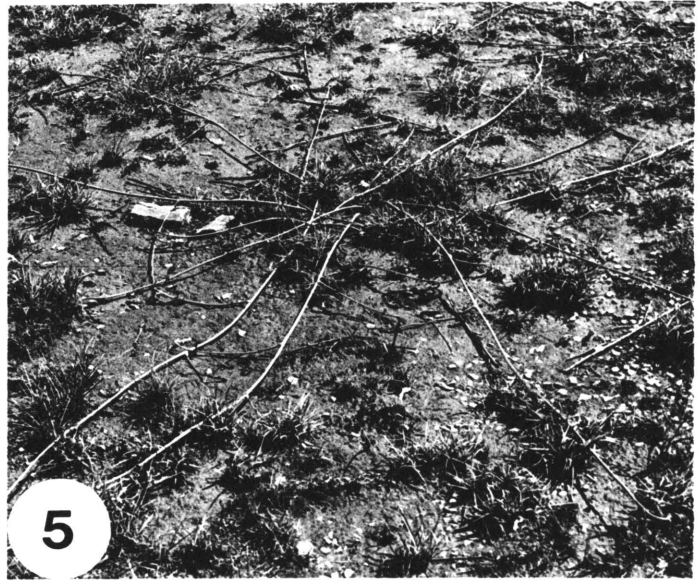
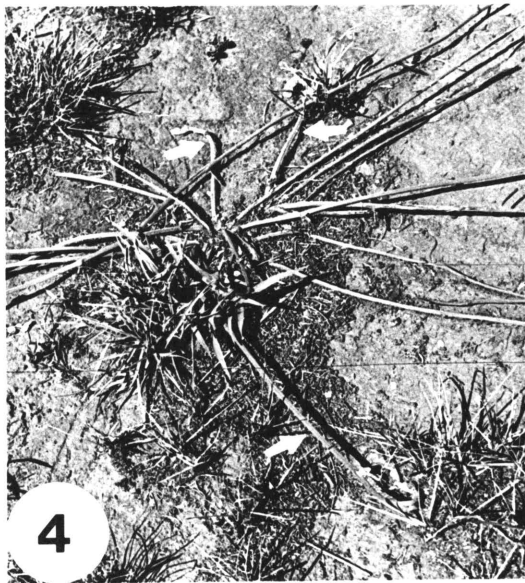


Geseteken in die Droofoortersingelantoor, Pretoria 1946
 Drawn in the Topographical Survey Office, Pretoria 1946
 Revised Wysings: 1950
 Minor Amendments 1950

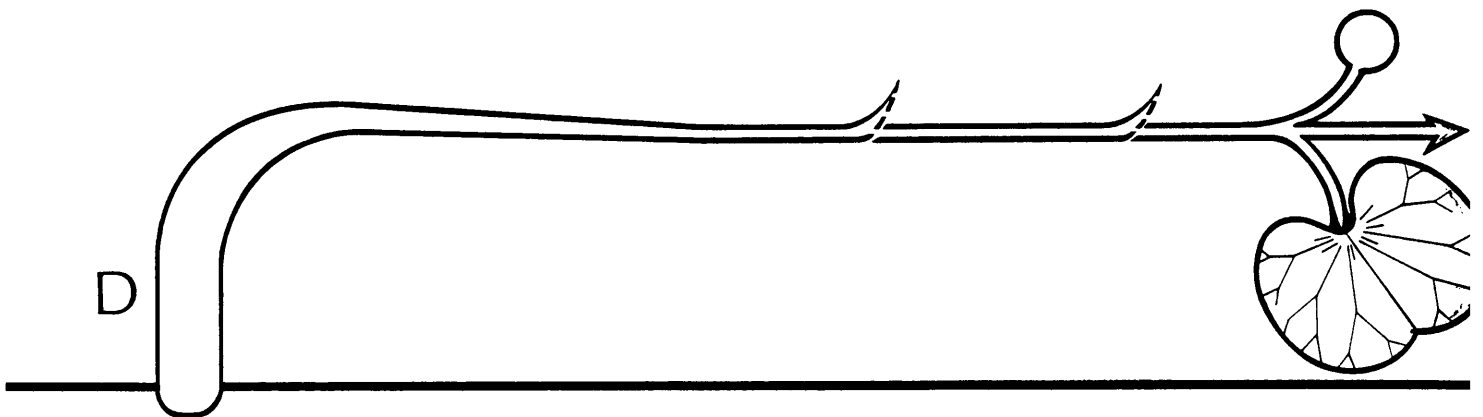
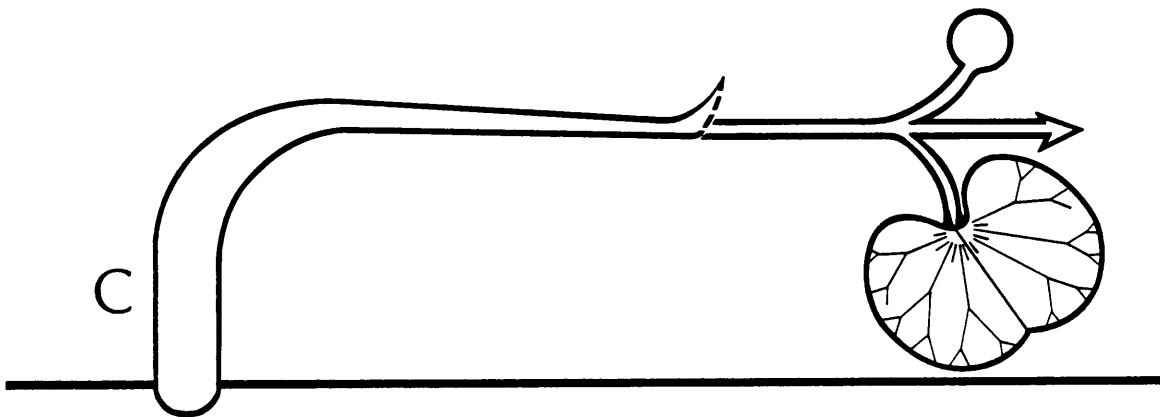
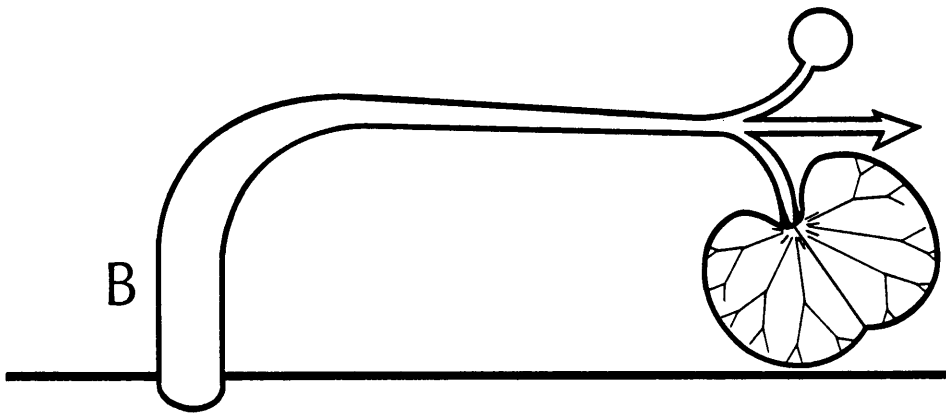
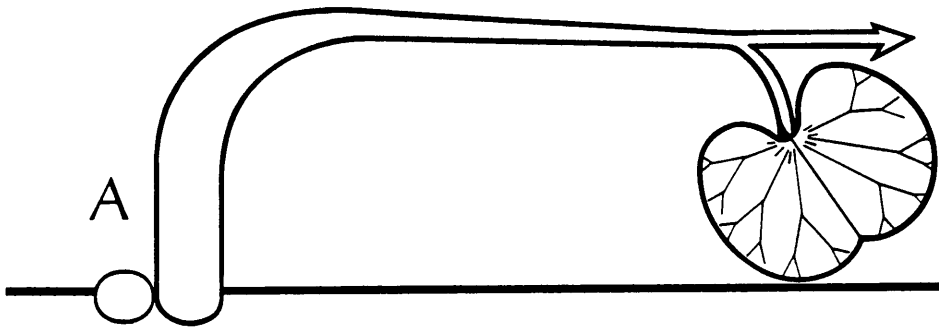
Myl 100 50 0 100 200 300 400 Miles
 Kilometer 100 50 0 100 200 300 400 500 600 Kilometres

Statistiek: Pretoria
 Government Printer, Pretoria

- FIGUUR 2: Habitus van T. esculentum
- FIGUUR 3: Habitus van T. fassoglense
- FIGUUR 4: Habitus van die vorige seisoen se ranke van T. esculentum wat afgesterf het en van die nuwe groeiseisoen se ranke (pyltjies). Let op die krom punte van die groeiende stingels
- FIGUUR 5: Habitus van jong ranke van T. esculentum waar die blare nog baie klein is en die ranke kaal vertoon.
- FIGUUR 6: 'n Jong bloeiwyse van T. fassoglense wat die terminale deel van 'n moduul verteenwoordig. Die okselknop sit die groei van die volgende moduul (pyltjie) voort en dit verplaas die bloeiwyse sydelings
- FIGUUR 7: Habitus van 'n rank van T. esculentum om die afwesigheid van hoofknopdominansie by 'n groeiende rank te toon. By elke moduul groei 'n systingel uit



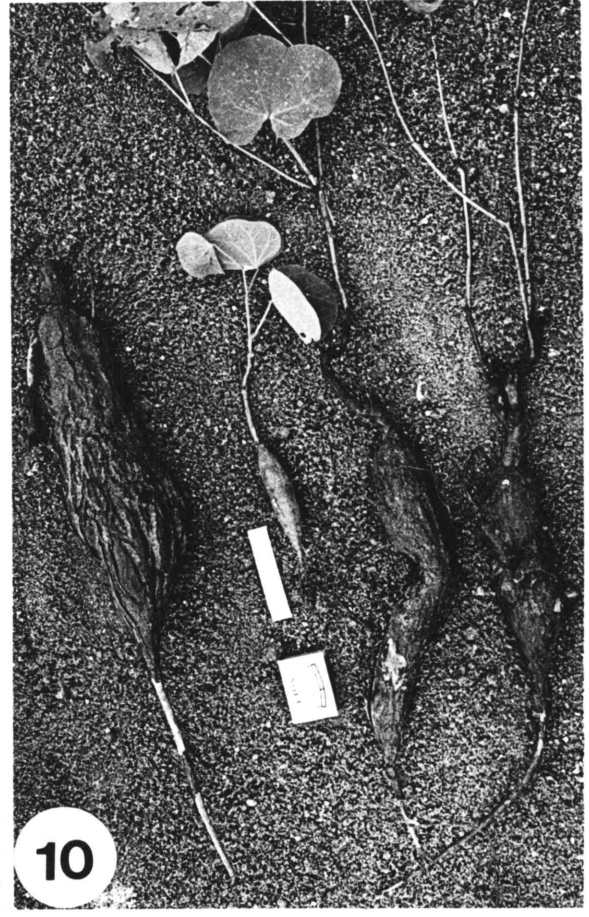
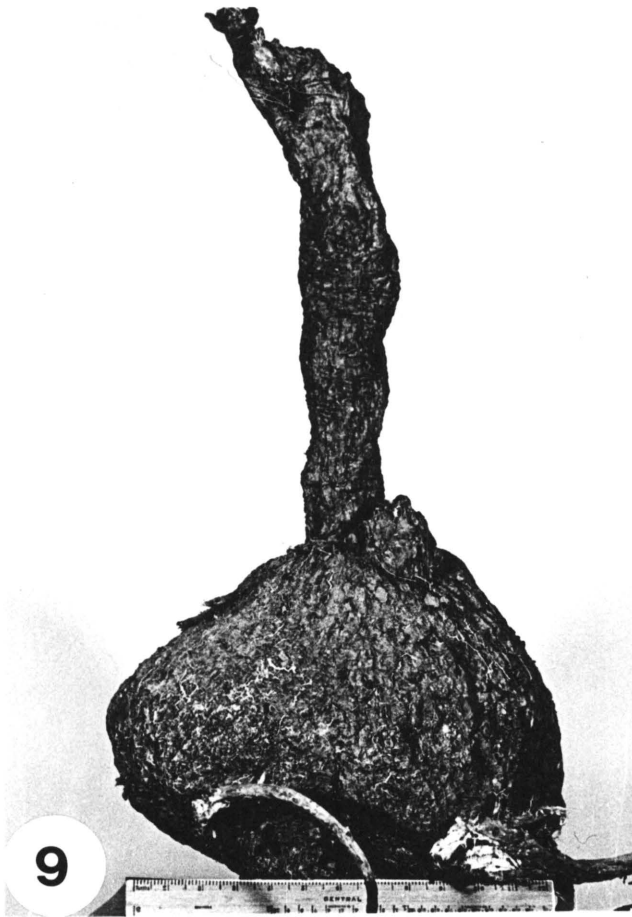
- FIGUUR 8: 'n Skematiese voorstelling van Chamberlain se groeimodel. Die okselknop wat aan 'n volgende moduul oorsprong gee word deur 'n pylpunt voorgestel en die moduul eindig in 'n bloeiwyse wat deur 'n sirkel met 'n steel voorgestel word. Ou bloeiwyses van meer proksimale module word deur 'n krom bloei=steel voorgestel.
- A - kiemplant waar die saad hipogeaal kiem;
 - B - eerste moduul (proksimale moduul);
 - C - eerste twee module (proksimale + een distale moduul);
 - D - eerste drie module (proksimale + twee distale module)



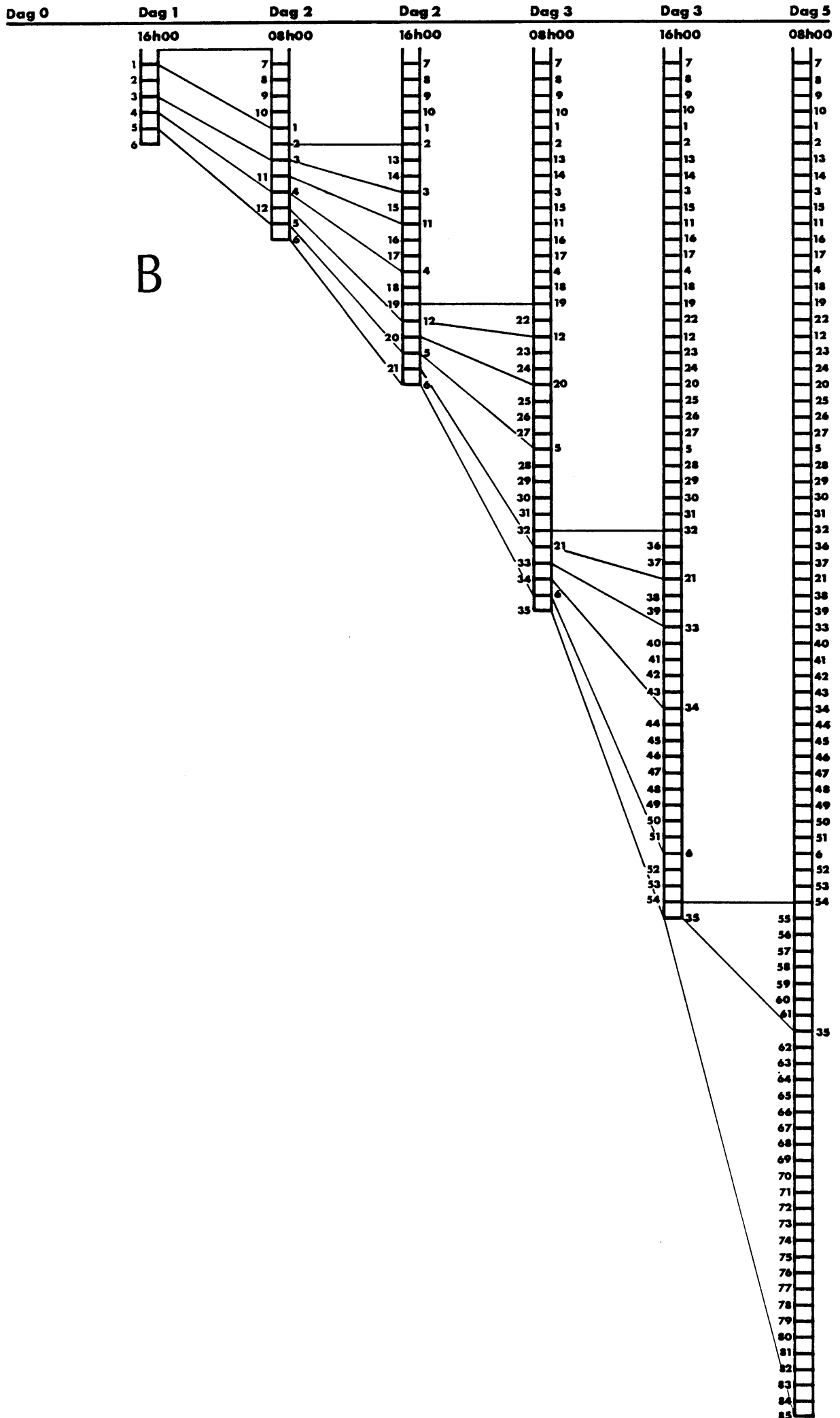
FIGUUR 9: 'n Knol van T. esculentum.

FIGUUR 10: 'n Knol van T. fassoglense.
Skaalmerker = 100 mm

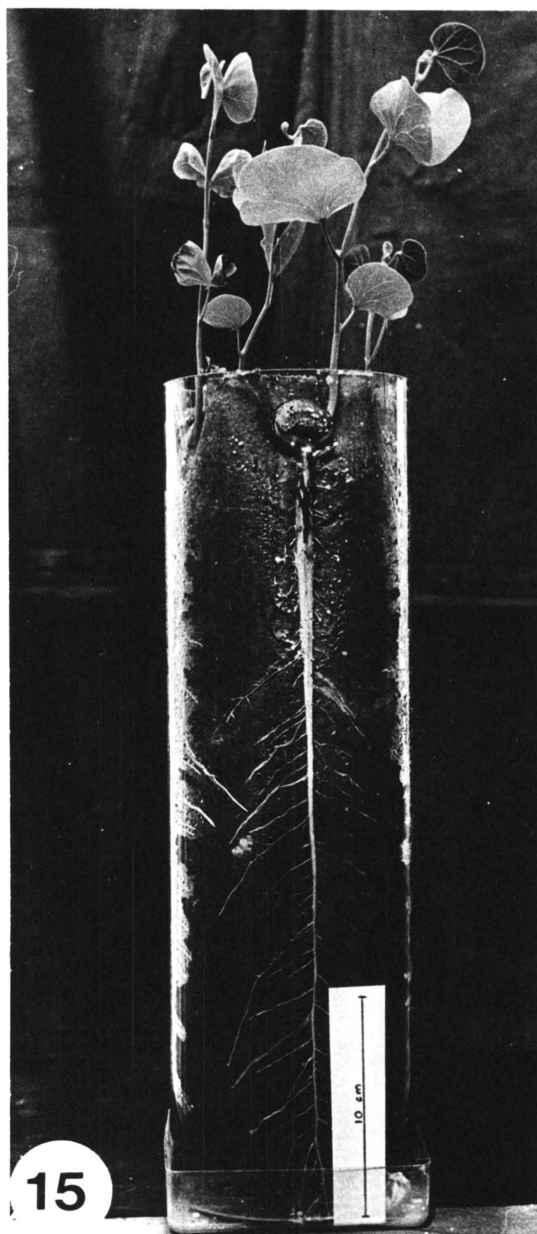
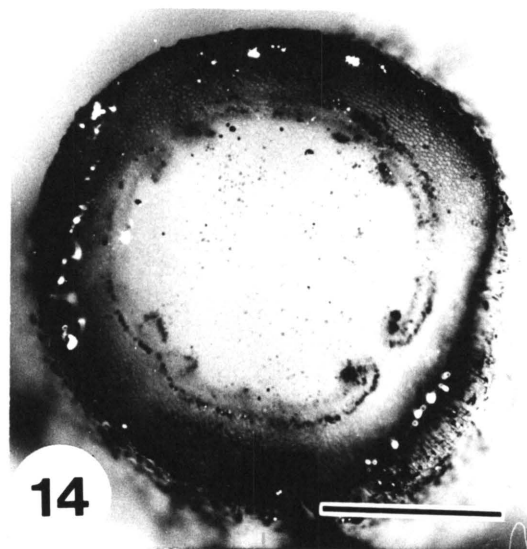
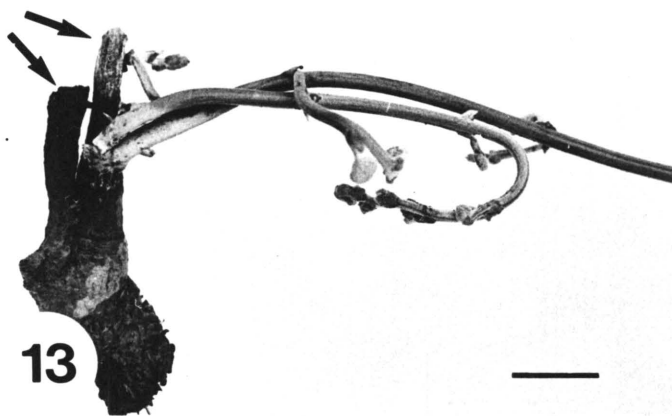
FIGUUR 11: Knolle van gekweekte plante van
T. esculentum.
Skaalmerker = 100 mm



FIGUUR 12: Wortelgroeidiagram van T. esculentum (B)
en T. fassoglense (A)

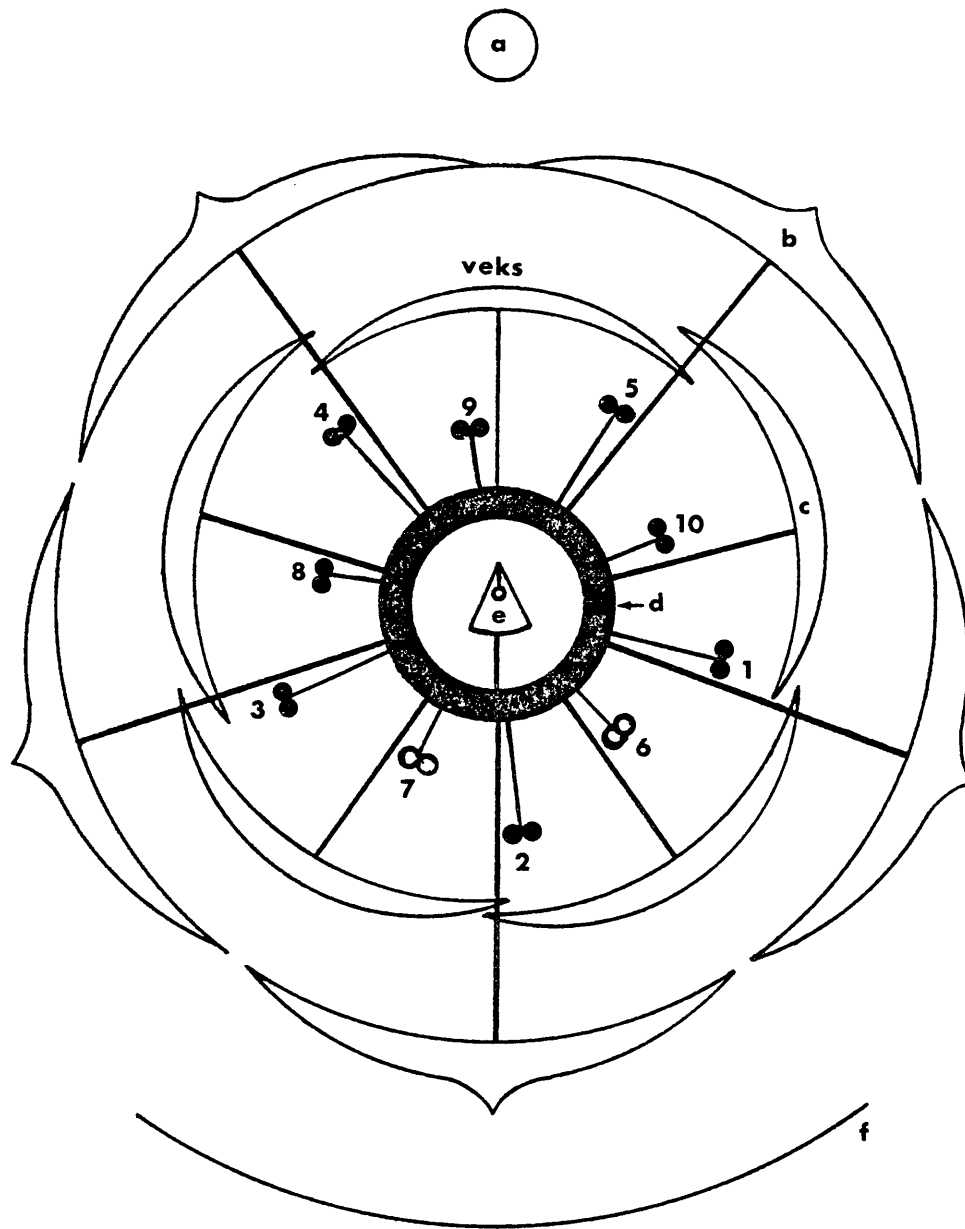


- FIGUUR 13: Terminale gedeelte van 'n knol van T.esculentum waaruit jong lote groei. Dooie punte van vorige jare se groei word deur pyltjies aangedui. Skaalmerker = 50 mm
- FIGUUR 14: Inwendige bou van die hipokotiel van 'n T. esculentum-kiemplant op die posisie soos deur die pyltjie in Figuur 16 aangedui, gesien om die anatomiese oorgang tussen die hipokotiel en die hoofwortel te toon. Skaalmerker = 2 mm
- FIGUUR 15: 'n Kiemplant van T. esculentum om 'n ontwikkelings stadium van die knol te toon. Beide hipokotiel en hoofwortel neem aan die knolvorming deel.
- FIGUUR 16: 'n Kiemplant van T. esculentum om die hipokotiel van naby te toon. Die pyltjie dui nagenoeg die posisie van die begin van die oorgangsgebied tussen die hipokotiel en die hoofwortel aan. Skaalmerker = 15 mm



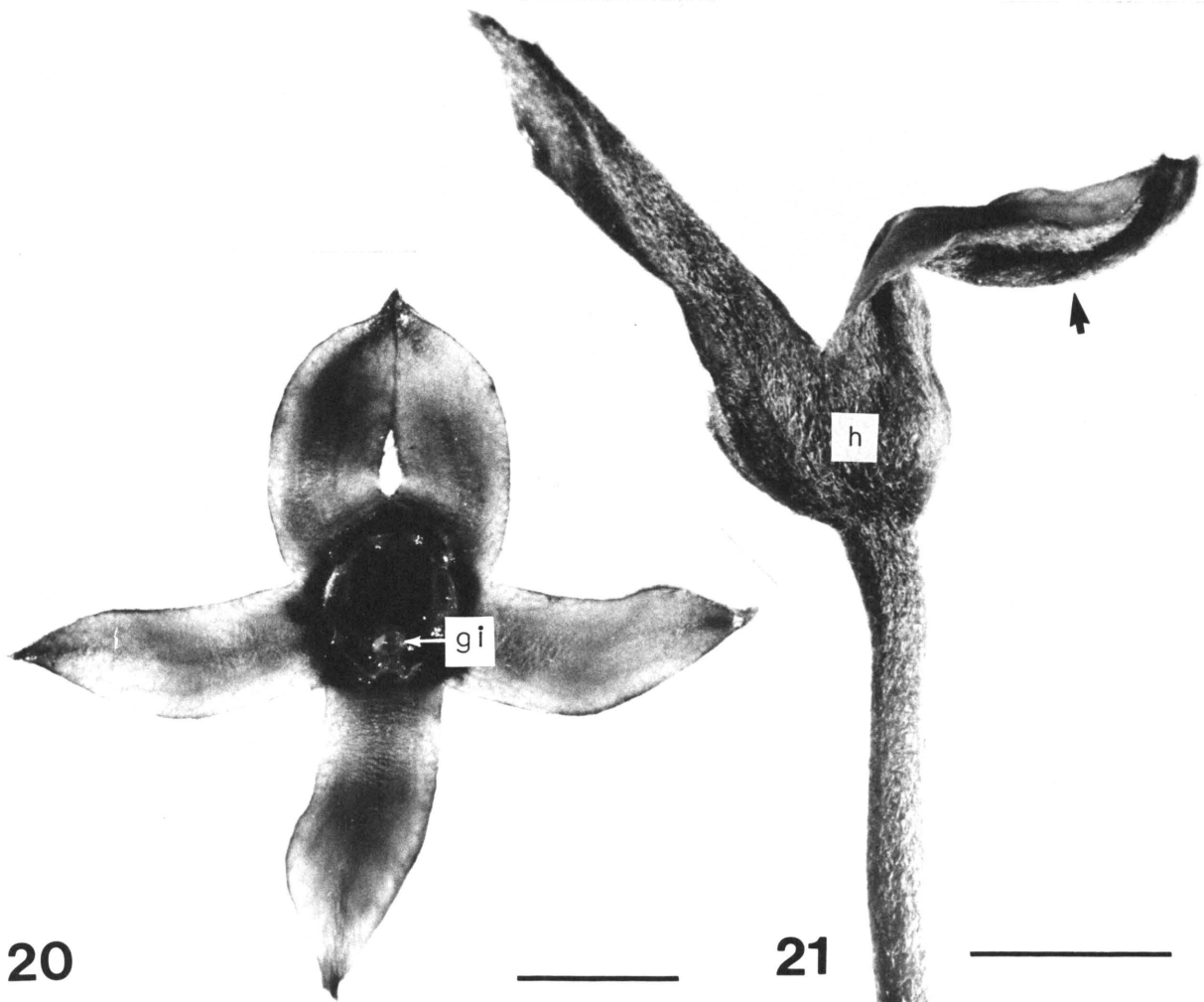
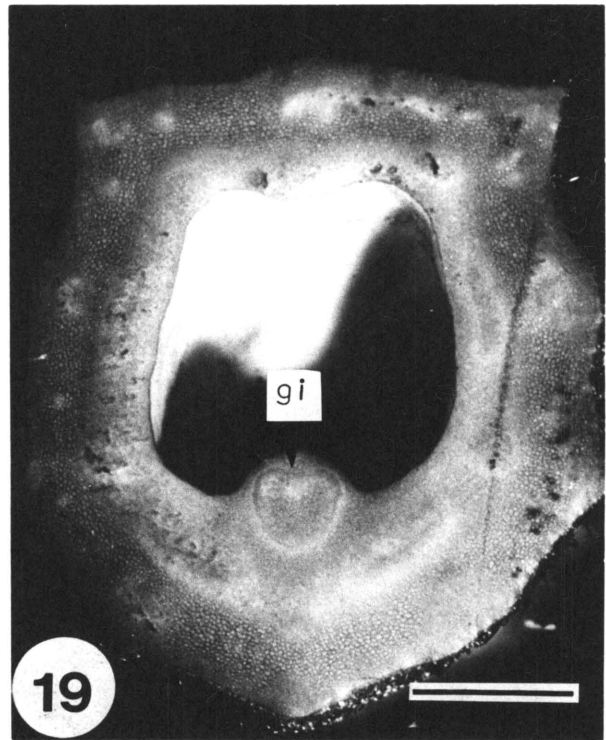
FIGUUR 17: 'n Blomdiagram en blomformule van 'n verteenwoordiger van die genus Tylosema. Die simbole is volgens die blomdiagramme en blomformules soos deur Reyneke et al. (1979) gebruik.

1 tot 5 - buitenste andresiumkrans
6 tot 10 - binneste andresiumkrans
a - bloeias
b - kelkblaar
c - kroonblaar
d - hipantium
e - ginesium
f - hipsofil
veks - veksillum



↓ ♂
 ♀ [K(2)+3 Kr5 A10-8] G1

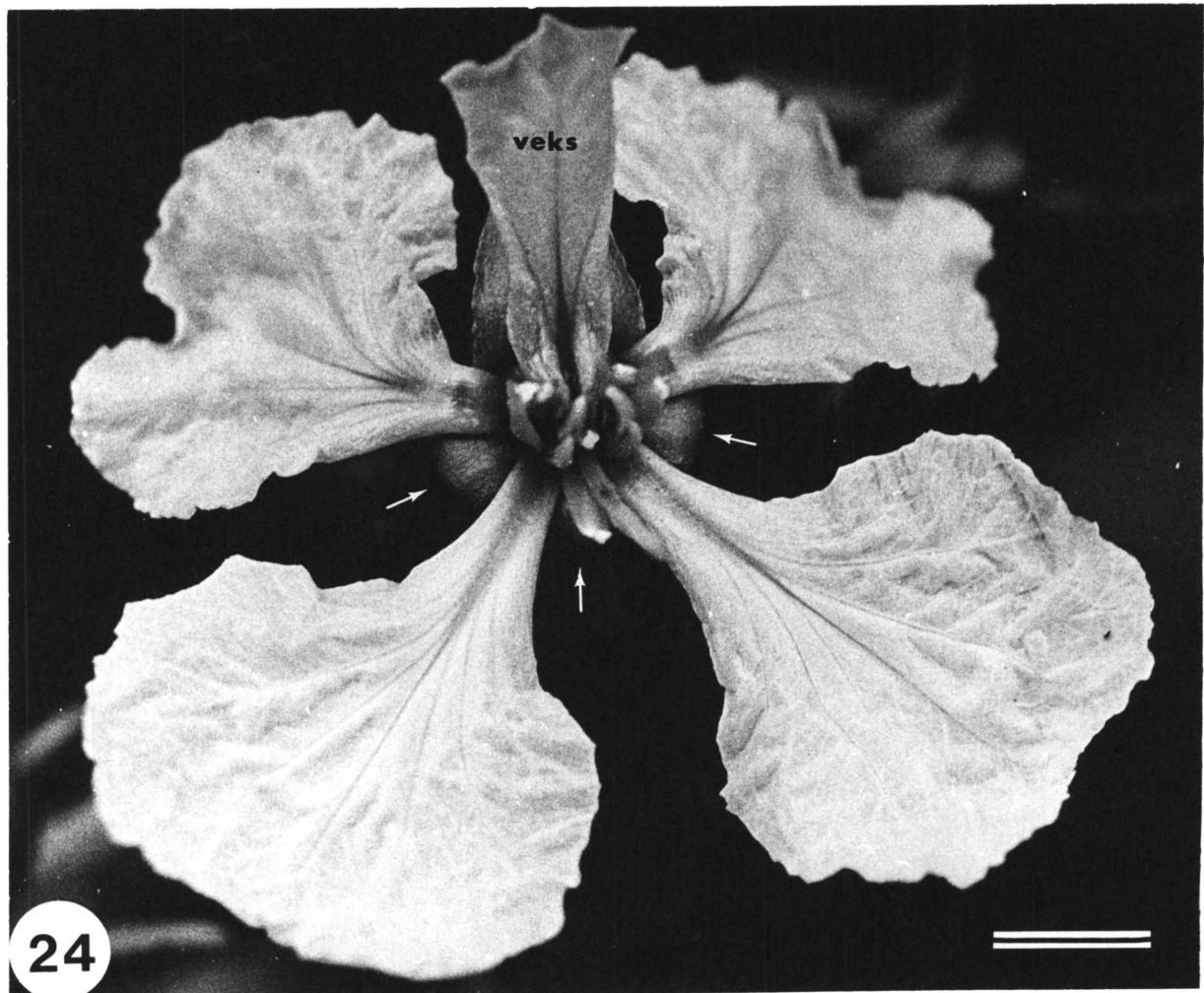
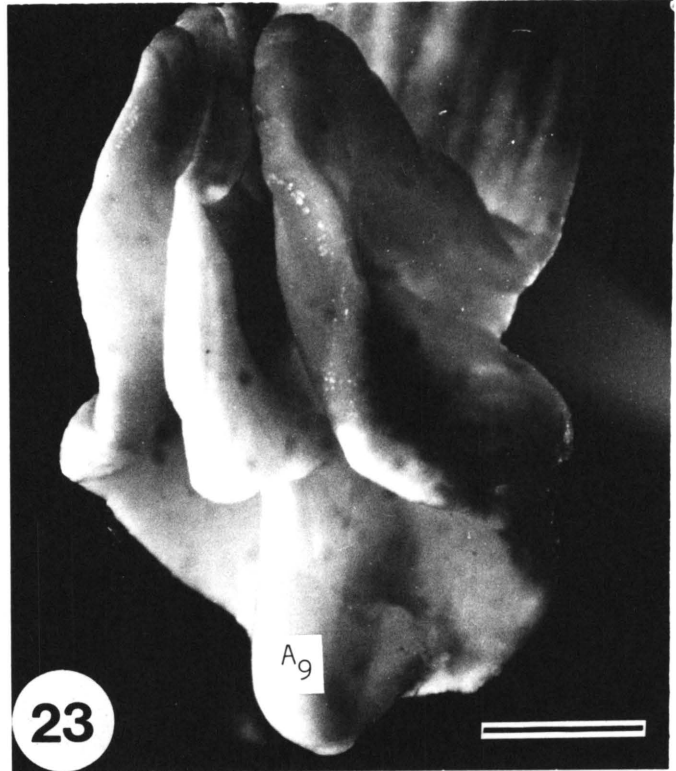
- FIGUUR 18: 'n Tros (raseem) van T. esculentum.
- FIGUUR 19: 'n Hipantium van T. fassoglense soos in dwars=snee gesien om die vashegtingsposisie van die ginofoor (gi) aan te toon.
Skaalmerker = 2 mm
- FIGUUR 20: Die kelkblare van 'n blom van T. esculentum.
Die twee vergroeide kelkblare kom teenoor die veksillum voor.
gi - vashegtingsposisie van ginofoor
Skaalmerker = 4 mm
- FIGUUR 21: 'n Koppievormige hipantium (h) van T. fassoglense soos van die kant gesien. Die twee vergroeide kelkblare (pyltjie) buig eerste agteroor ná antese.
Skaalmerker = 4 mm



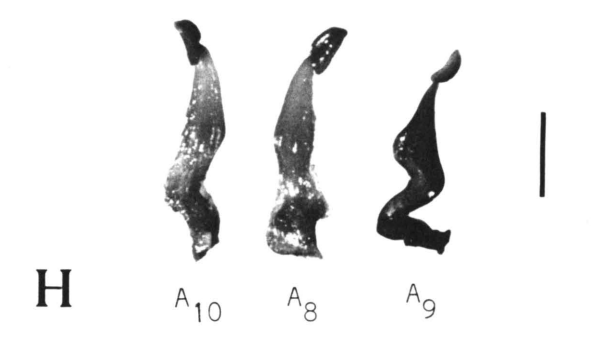
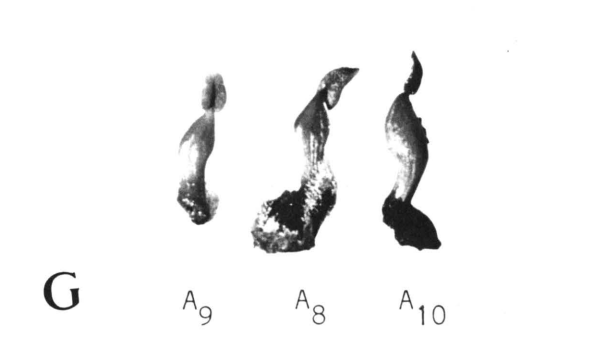
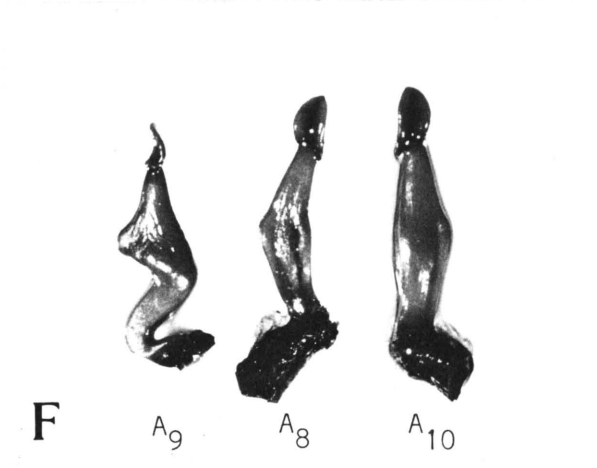
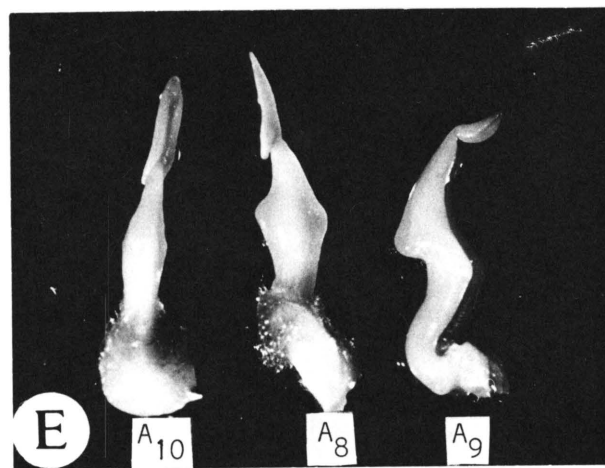
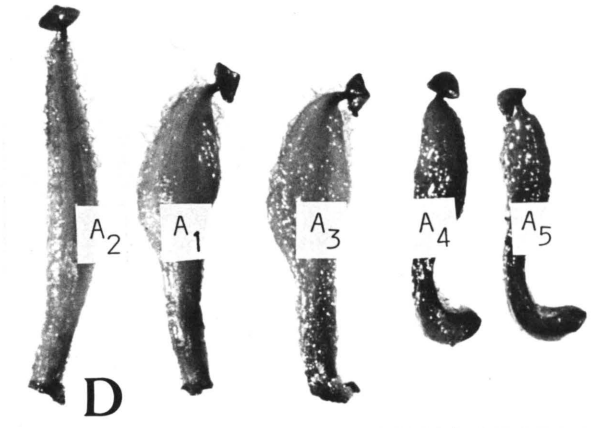
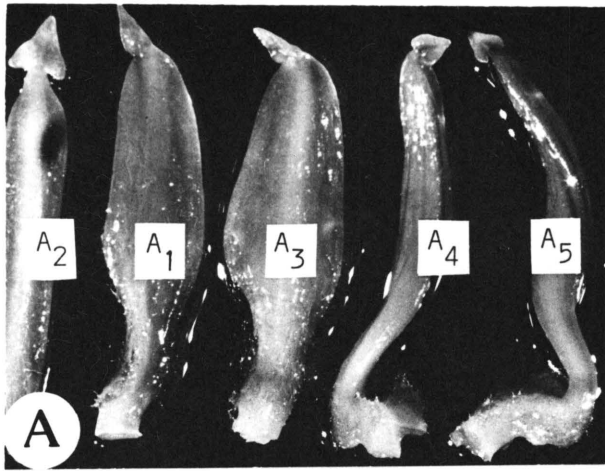
FIGUUR 22: 'n Volledige veksillum, in ventrale aansig, van 'n T. esculentum-blom om die bou daarvan te toon. Skaalmerker = 2 mm

FIGUUR 23: Die proksimale deel van 'n veksillum van 'n T. fassoglense-blom met staminodium A9 in die ventrale groef daarvan. Skaalmerker = 1 mm

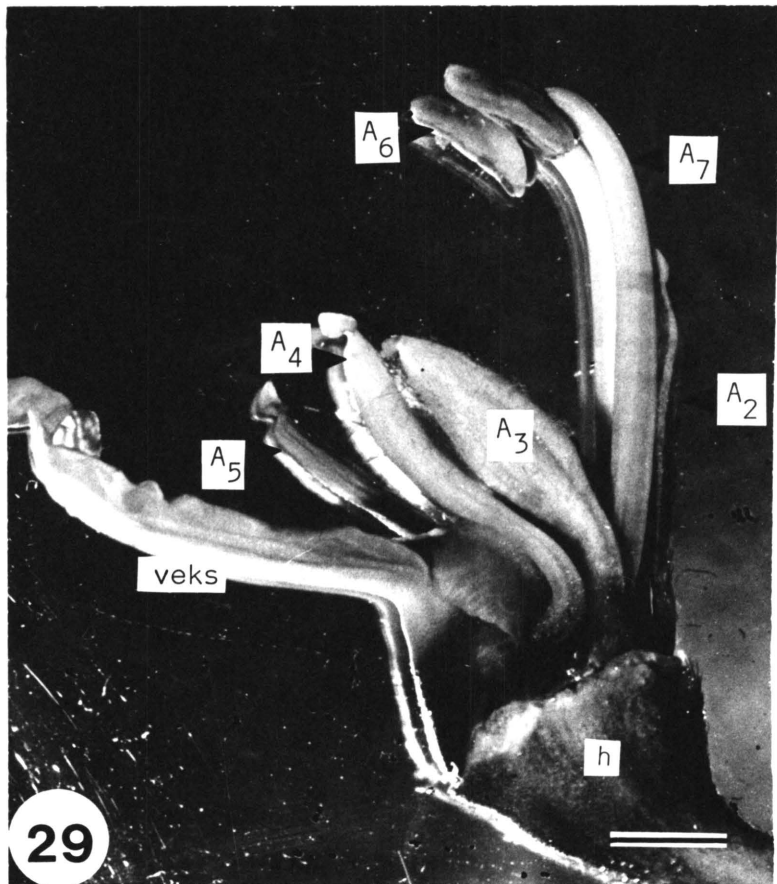
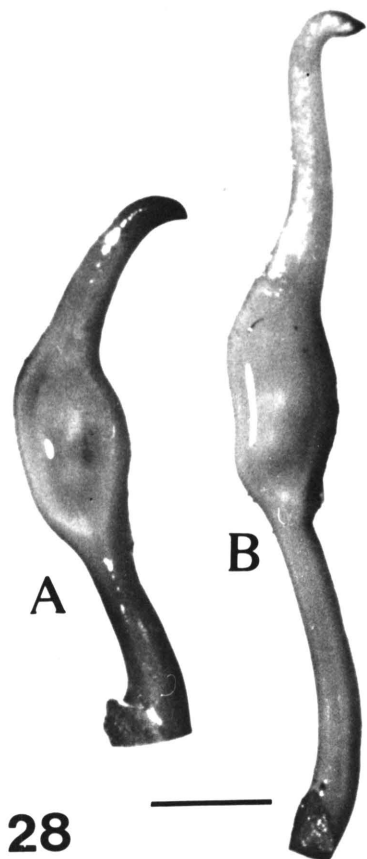
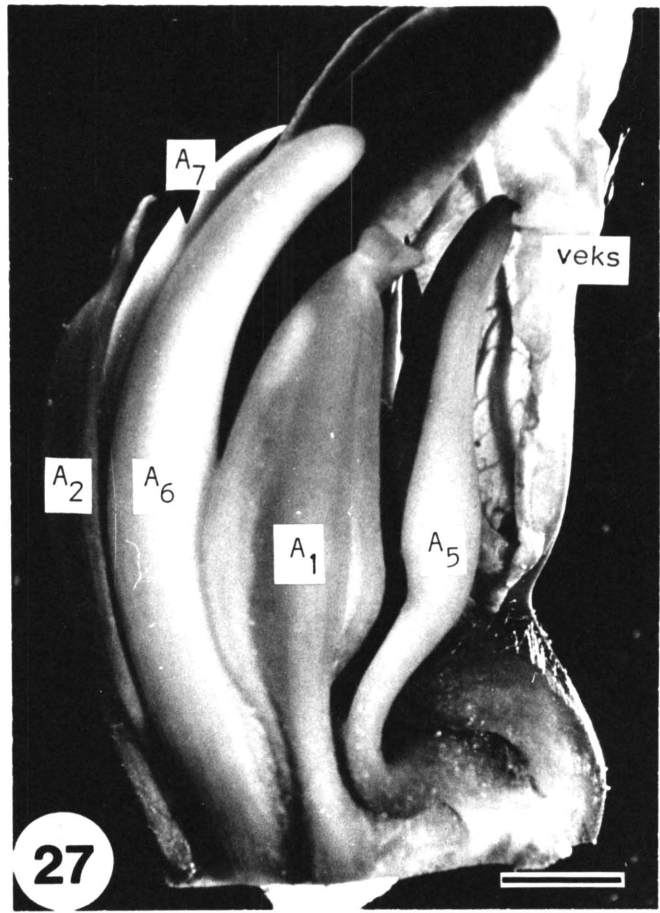
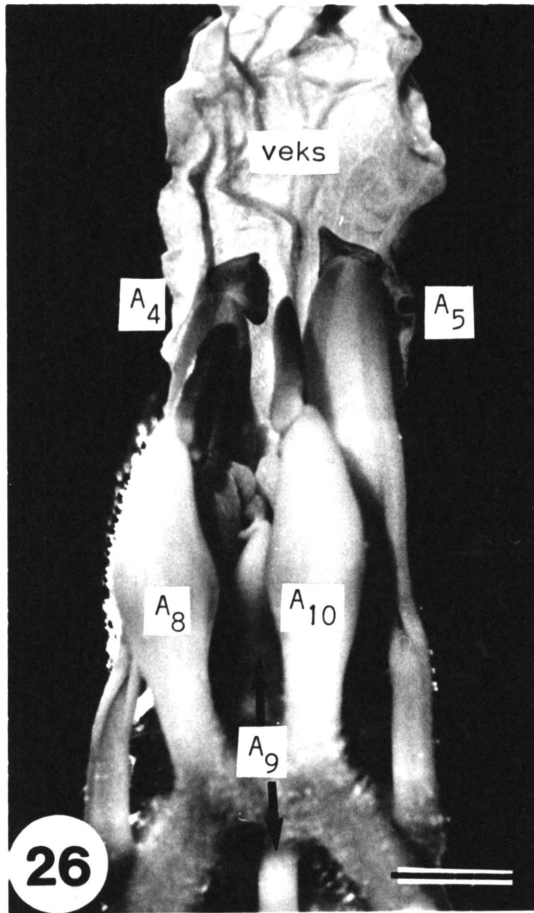
FIGUUR 24: 'n Blom van T. fassoglense om veral die uitbeelding van die kroonkrans te toon. Die pyltjies dui die drie onvergroeide kelkblare aan.
veks - veksillum
Skaalmerker = 4 mm



FIGUUR 25: Staminodiams van T. esculentum en
 T. fassoglense
 A tot D - buitenste andresiumkrans
 E tot H - binneste andresiumkrans
 A en E - Tf.ls-groep
 B en F - Tf.ks-groep
 C en G - Te.ls-groep
 D en H - Te.ks-groep
 Skaalmerker = 1,5 mm



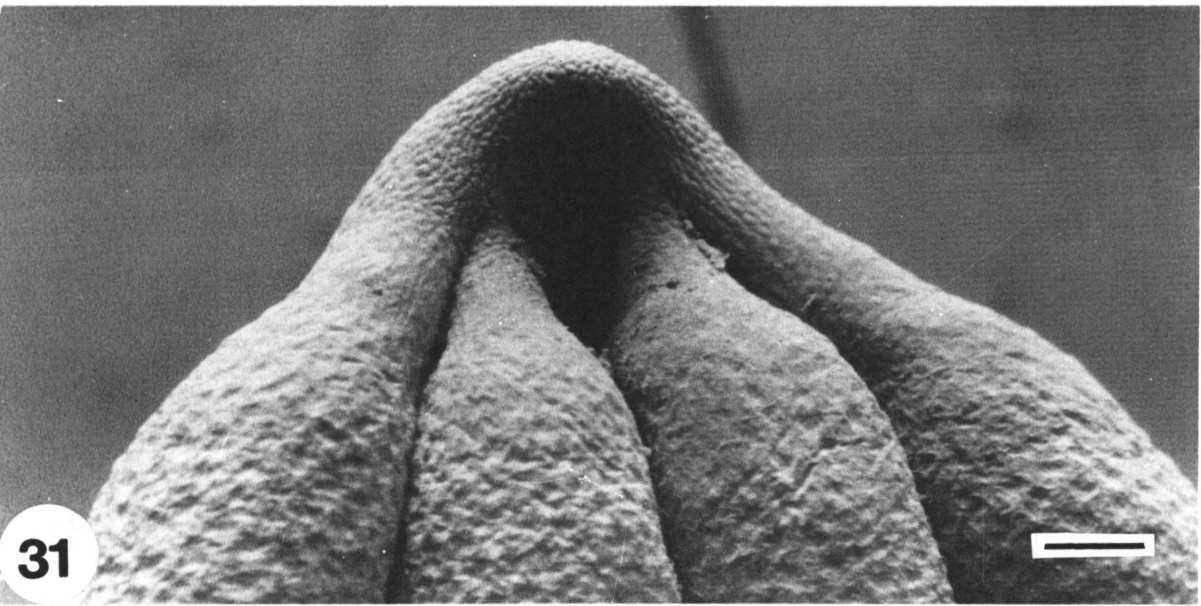
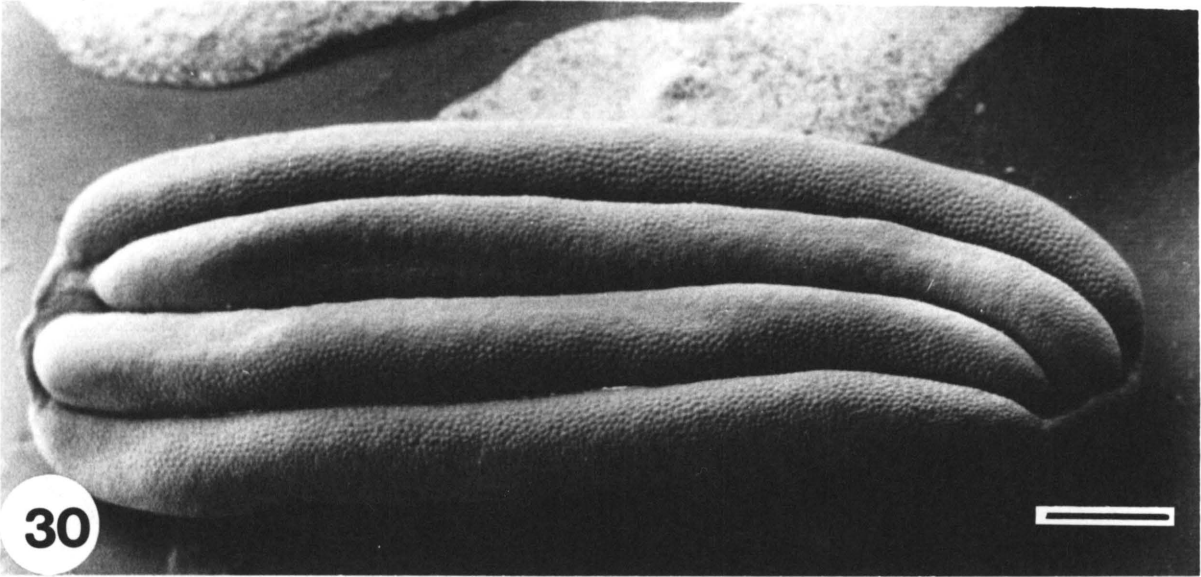
- FIGUUR 26: Onderdele van 'n T. esculentum-blom.
A4, A5, A8, A9 en A10 - staminodiums
veks - veksillum
Skaalmerker = 1 mm
- FIGUUR 27: Onderdele van 'n T. fassoglense-blom
in laterale aansig.
A1, A2 en A5 - staminodiums
A6 en A7 - fertiele meeldrade
veks - veksillum
Skaalmerker = 1 mm
- FIGUUR 28: 'n Kort stamper (A) en 'n lang stamper (B)
uit volwasse (oop) blomme van
T. fassoglense.
Skaalmerker = 1 mm
- FIGUUR 29: 'n Oop blom van T. esculentum, kort ná an=
tese, waarvan die kelk geheel en die kroon
gedeeltelik verwyder is om die relatiewe
grootte en posisie van die andresiumonder=
dele te toon.
A2 - A 5 - staminodiums
A6 en A7 - fertiele meeldrade
h - hipantium
veks - veksillum
Skaalmerker = 2 mm



FIGUUR 30: 'n Helmknop van 'n T. esculentum-blom in ventrale aansig.
Skaalmerker = 0,5 mm

FIGUUR 31: Die distale punt van 'n helmknop van 'n T. esculentum-blom in ventrale aansig.
Skaalmerker = 100 μ m

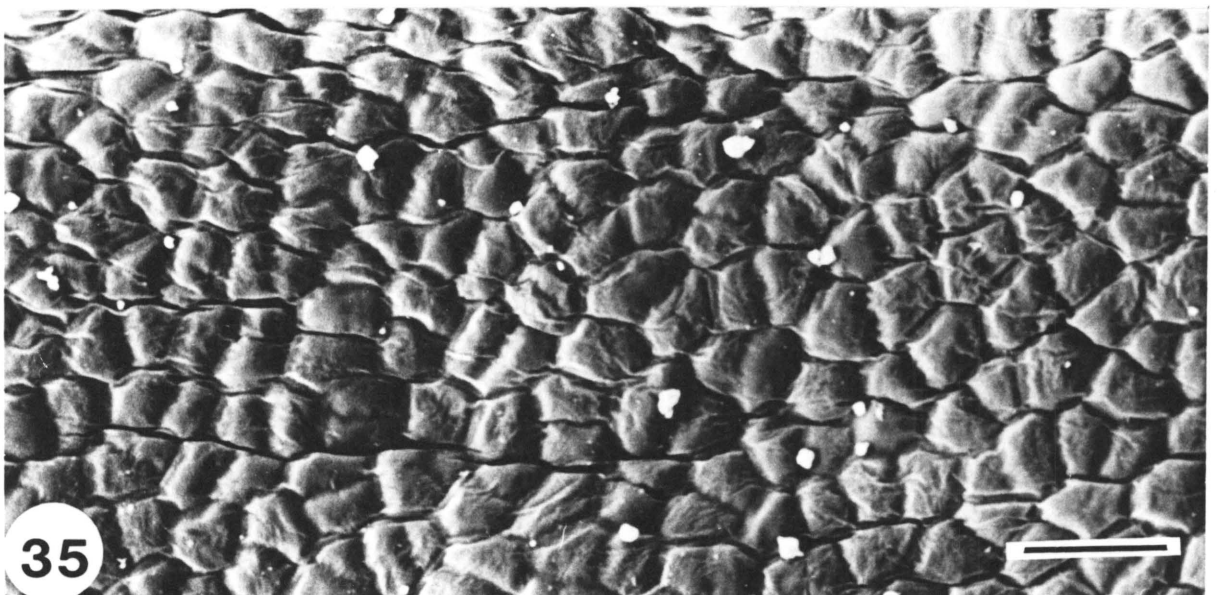
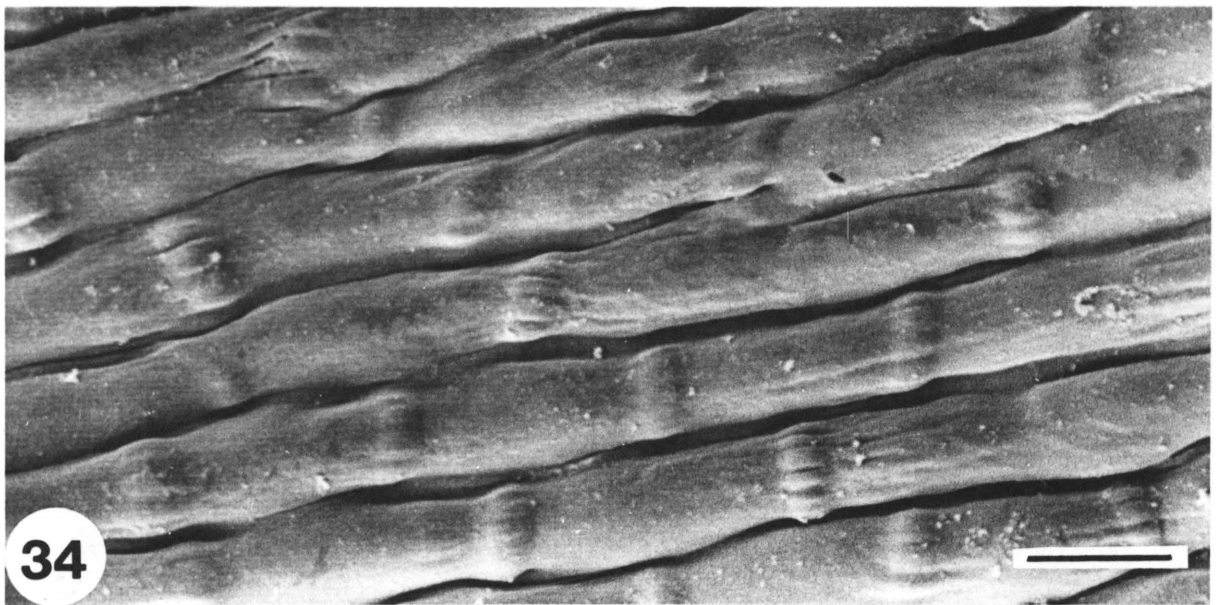
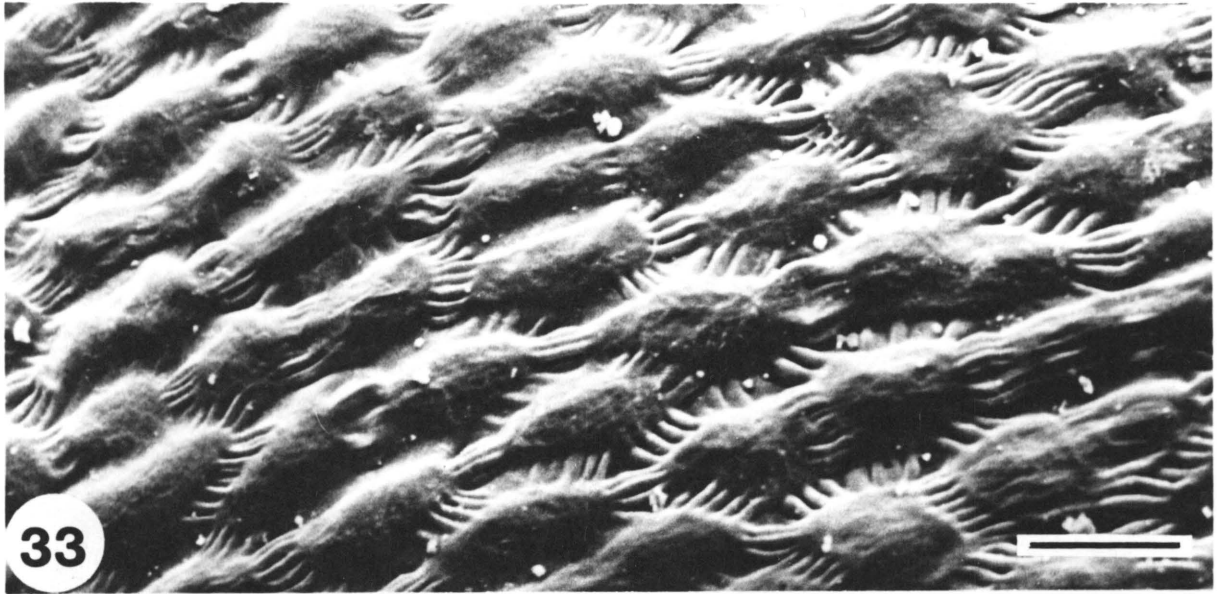
FIGUUR 32: 'n Helmknop van 'n T. esculentum-blom in dorsale aansig om ondermeer die litteken waar die helmdraad afgebreek het, te toon.
Skaalmerker = 500 μ m



FIGUUR 33: Epidermisselle van 'n T. fassoglense-styl, kortstamper-tipe, soos in 'n oppervlakaan=sig gesien.
Skaalmerker = 20 μm

FIGUUR 34: Epidermisselle van 'n T. esculentum-styl, langstamper-tipe, soos in 'n oppervlakaan=sig gesien.
Skaalmerker = 20 μm

FIGUUR 35: Epidermisselle van 'n T. fassoglense-vrug=beginnel, kortstamper-tipe, soos in 'n oppervlakaansig gesien.
Skaalmerker = 20 μm

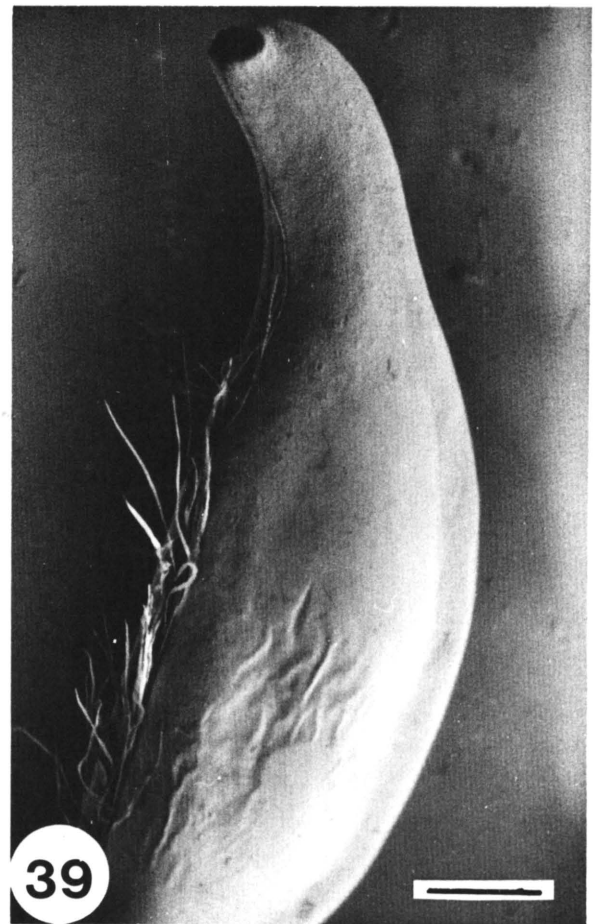
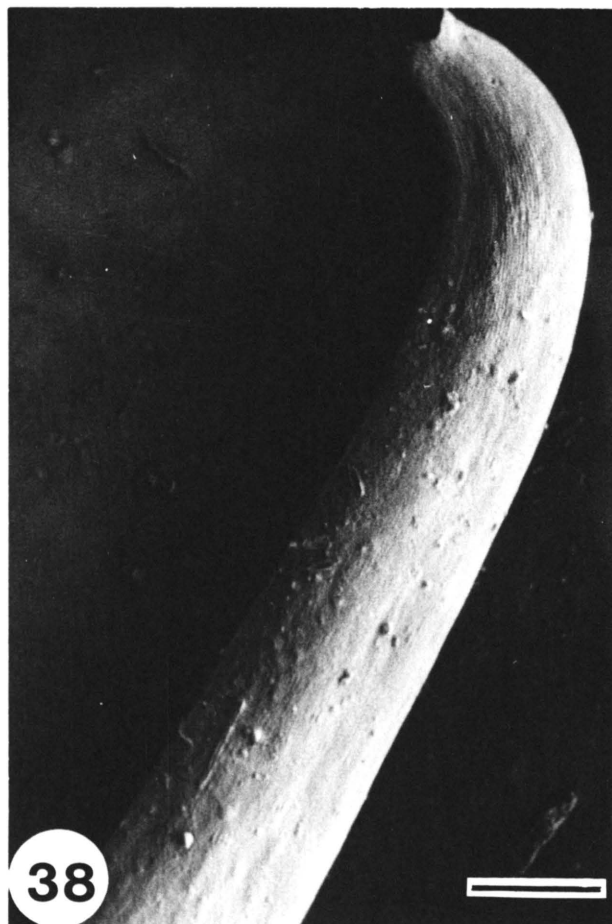
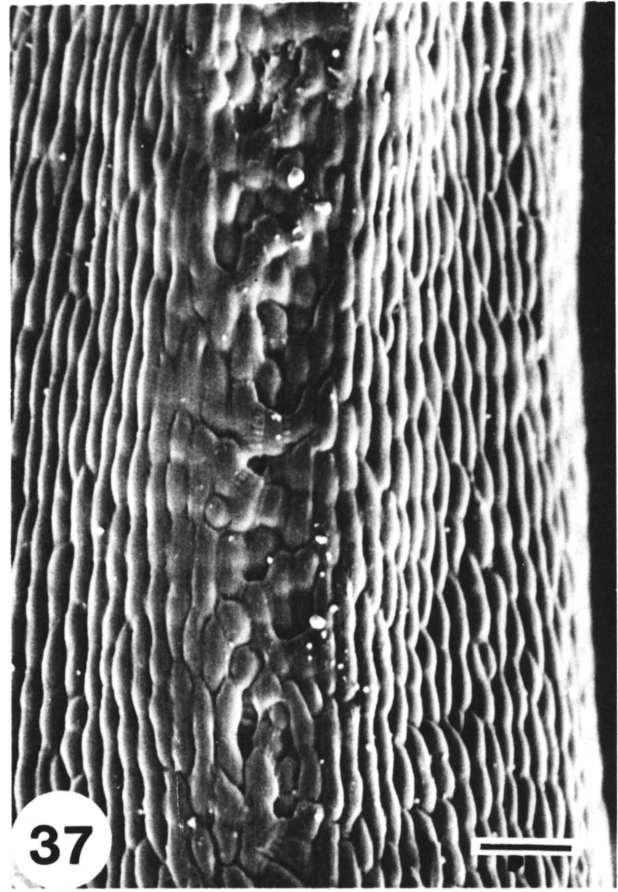
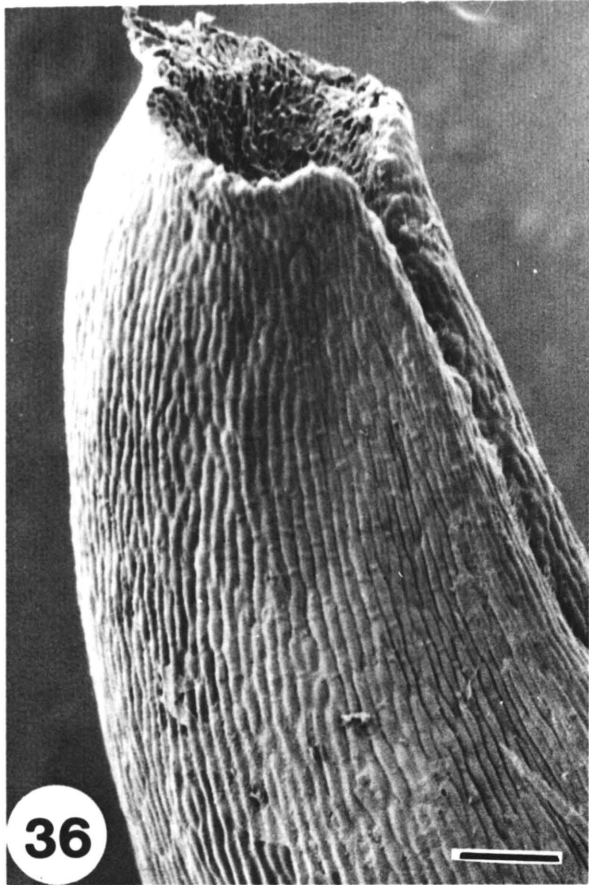


FIGUUR 36: 'n Stempel en styl van 'n T. esculentum-blom om die stampernaat te toon waar dit by die stempel aansluit.
Skaalmerker = 100 μm

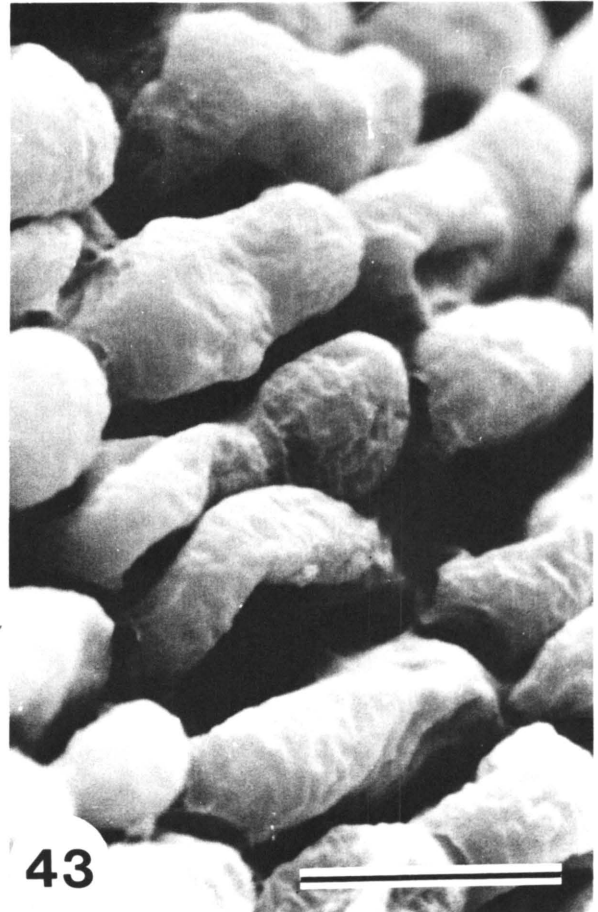
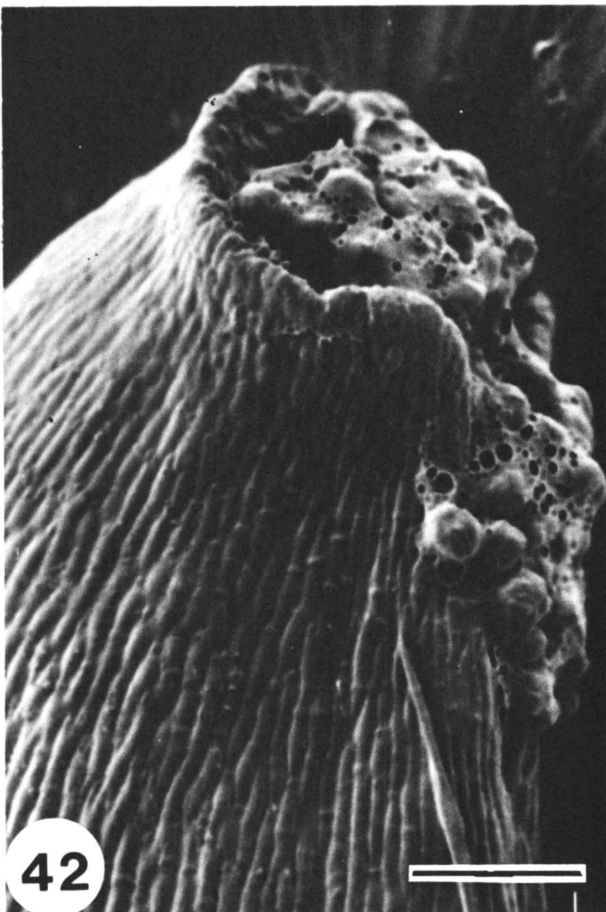
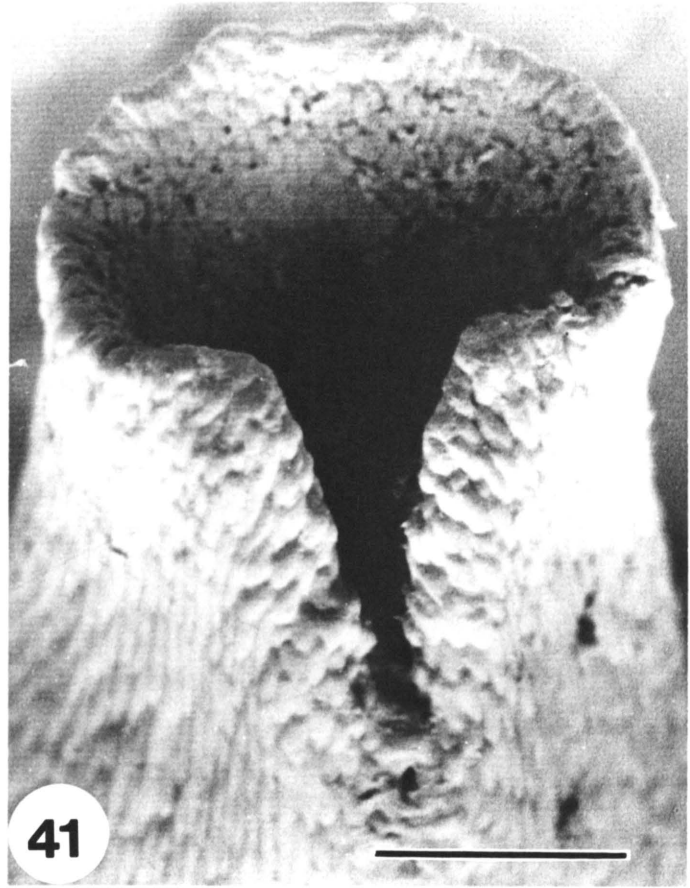
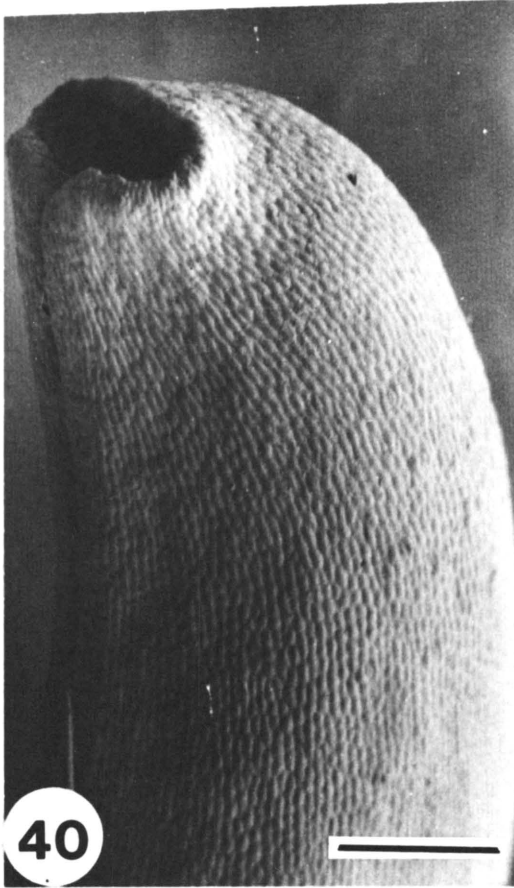
FIGUUR 37: 'n Styl van 'n T. esculentum-blom om die stampernaat te toon waar dit naby die vrugbe-
ginsel voorkom.
Skaalmerker = 100 μm

FIGUUR 38: 'n Styl van 'n T. esculentum-blom van die lang-
stampertipe.
Skaalmerker = 500 μm

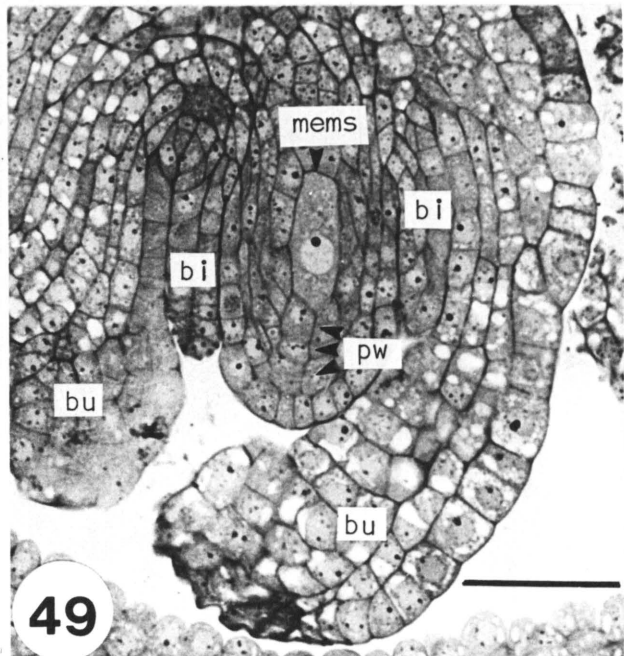
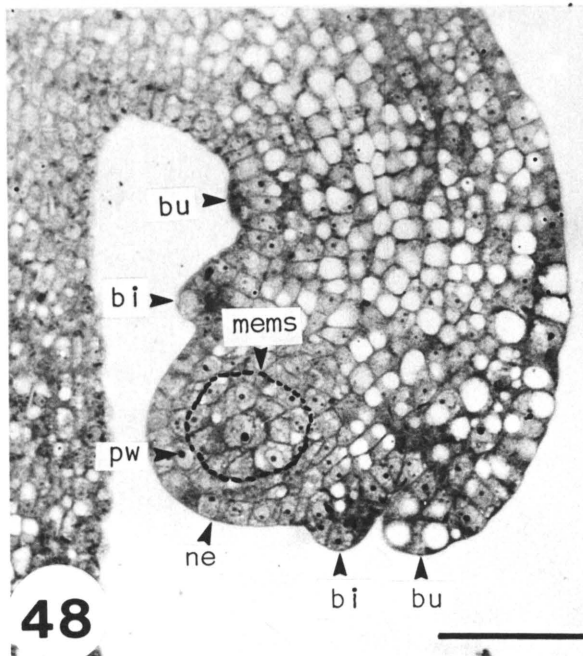
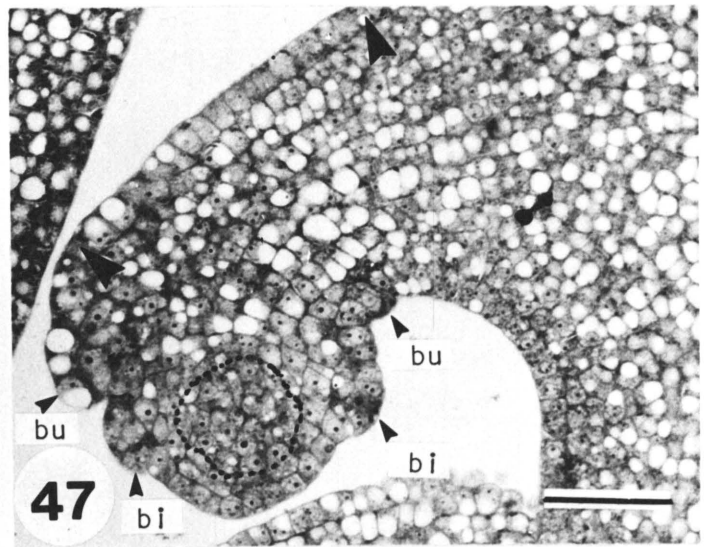
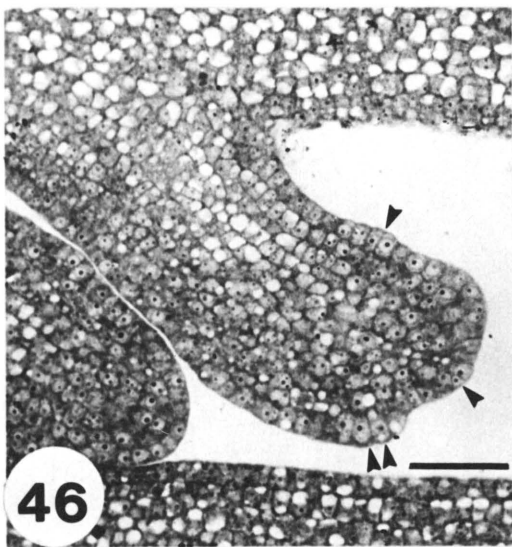
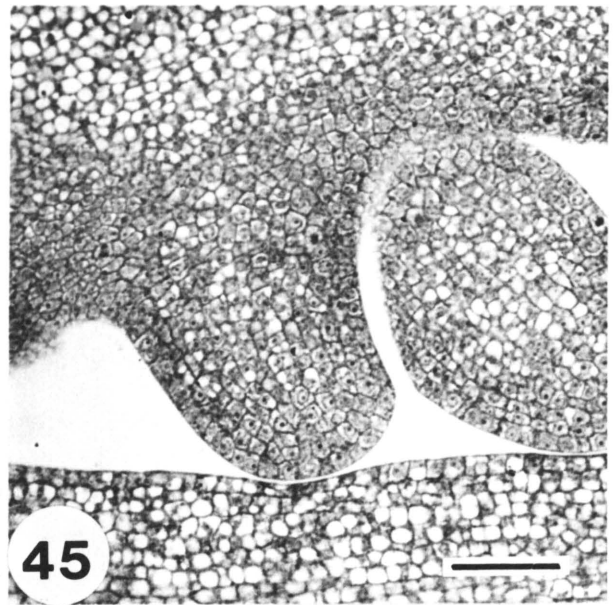
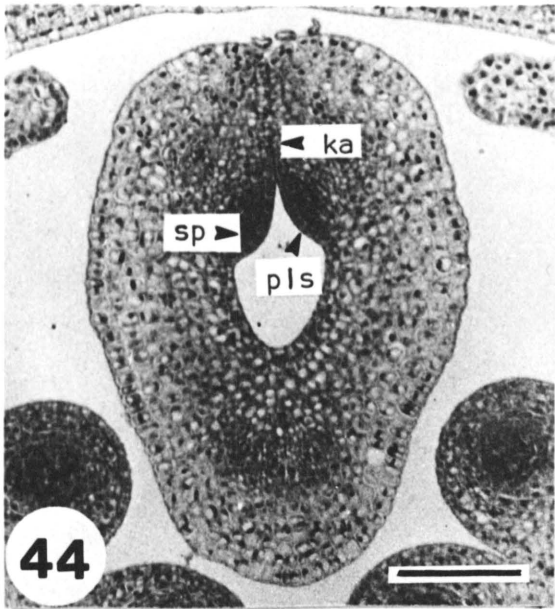
FIGUUR 39: 'n Ginesium van 'n T. esculentum-blom van die kortstamper tipe om die mate van kromming van die styl en die hare op die stampernaat te toon.
Skaalmerker = 500 μm



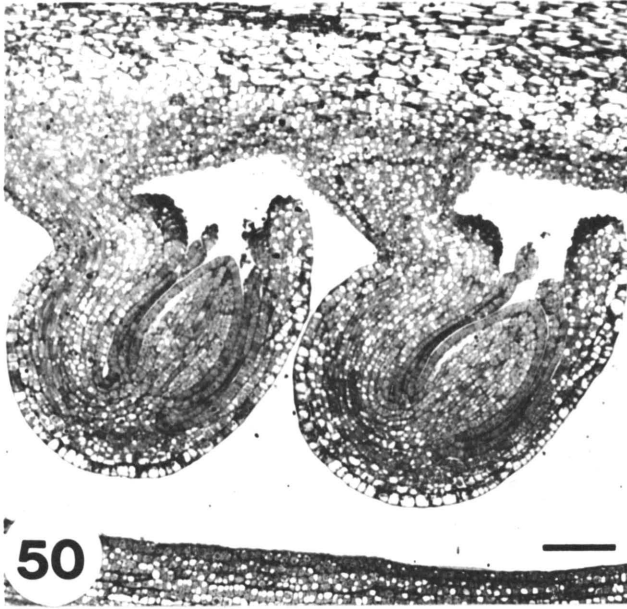
- FIGUUR 40: Die stempel van 'n kortstampertipe-blom van T. fassoglense.
Skaalmerker = 200 μm
- FIGUUR 41: Die stempel van 'n langstampertipe-blom van T. fassoglense.
Skaalmerker = 100 μm
- FIGUUR 42: 'n Nat stempel van T. esculentum waar be-
stuiwing reeds plaasgevind het.
Skaalmerker = 100 μm
- FIGUUR 43: Stempelpapille van 'n kortstampertipe-blom van T. esculentum.
Skaalmerker = 10 μm



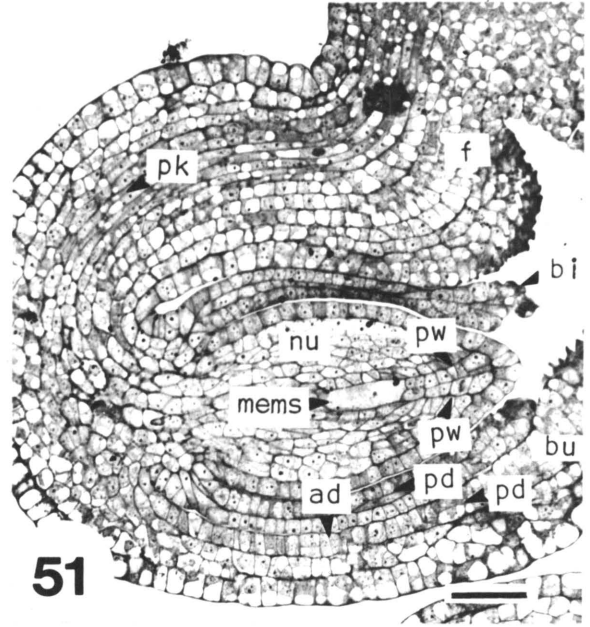
- FIGUUR 44: 'n Jong vrugbeginsel van T. fassoglense, in 'n dwarsnee, om die plasentalyste (pls) en die aanleg van die saadknopprimordiums (sp) te toon.
ka - kontakarea
Skaalmerker = 50 μ m
- FIGUUR 45: Saadknopprimordiums van T. fassoglense in 'n lengtesnee.
Skaalmerker = 50 μ m
- FIGUUR 46: 'n Saadknopprimordium van T. esculentum in lengtesnee, om die aanleg van die binneste integument (enkel pyltjies) en van die buitenste integument (dubbel pyltjies) te toon.
Skaalmerker = 50 μ m
- FIGUUR 47: 'n Saadknopprimordium van T. esculentum, in lengtesnee, om min of meer die afbakening van die funikulus (tussen die twee pyltjies) en die nusellusweefsel aan te toon.
bi - aanleg van binneste integument
bu - aanleg van buitenste integument
Skaalmerker = 50 μ m
- FIGUUR 48: 'n Jong saadknop van T. fassoglense, in lengtesnee, om die "groep" megaspoormoederselle (mems), pariëtale selle (pw) en epidermisselle (ne) te toon.
bi - aanleg van binneste integument
bu - aanleg van buitenste integument
Skaalmerker = 50 μ m
- FIGUUR 49: 'n Jong saadknop van T. fassoglense, in lengtesnee, om die korter binneste integument (bi) en groter buitenste integument (bu) te toon.
mems - megaspoormoedersel
pw - pariëtale selle
Skaalmerker = 50 μ m



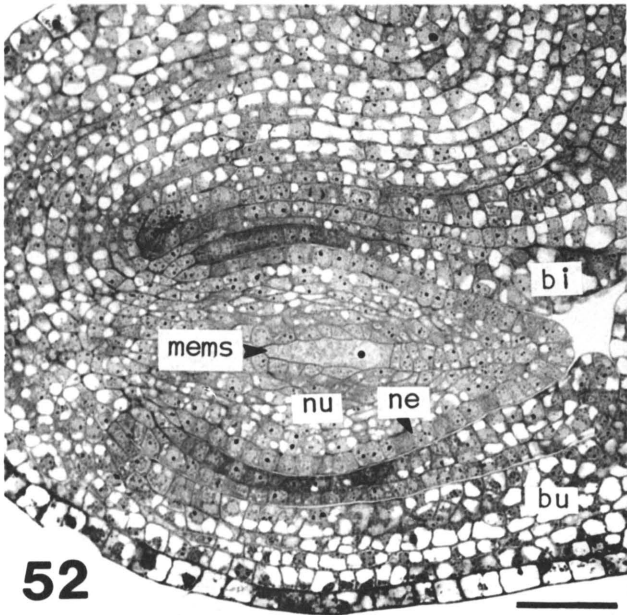
- FIGUUR 50: 'n Vrugbeginsel van T. esculentum, in lengtesnee, om die posisie van die twee saadknoppe te toon.
Skaalmerker = 100 μm
- FIGUUR 51: 'n Jong saadknop van T. esculentum, in lengtesnee, om die pariëtale weefsel (pw) afkomstig van die primêre pariëtale sel en die megaspoor=moedersel (mems) te toon.
ad - antiklinale deling
bi - binneste integument
bu - buitenste integument
f - funikulus
nu - nusellus
pd - periklinale deling
pk - prokambiumselle
Skaalmerker = 50 μm
- FIGUUR 52: 'n Saadknop van T. fassoglense, in lengtesnee, om die volwasse megaspoormoedersel (mems) kort voor meiose te toon.
bi - binneste integument
bu - buitenste integument
ne - nusellusepidermis
nu - nusellusweefsel
Skaalmerker = 50 μm
- FIGUUR 53: 'n Saadknop van T. fassoglense, in lengtesnee, om die lineêr gerangskikte megaspore te toon. Die funksionele megaspoor (fms) is opvallend groot teenoor die degenererende megaspore (dms) waarvan slegs twee in hierdie snee sigbaar is.
Skaalmerker = 50 μm
- FIGUUR 54: 'n Saadknop van T. fassoglense, in lengtesnee, om die binneste integument (bi), buitenste integument (bu), mikropilum (mi), funikulus (f), megaspore (me) en nusellus (nu) te toon.
Skaalmerker = 50 μm
- FIGUUR 55: 'n Saadknop van T. esculentum, in lengtesnee, om die swenkend verlopende mikropilêre kanaal (mi) en die eksostoomkraag (ekr) te toon.
bi - binneste integument
bu - buitenste integument
f - funikulus
nu - nusellus
nt - nusellustuit
Skaalmerker = 50 μm



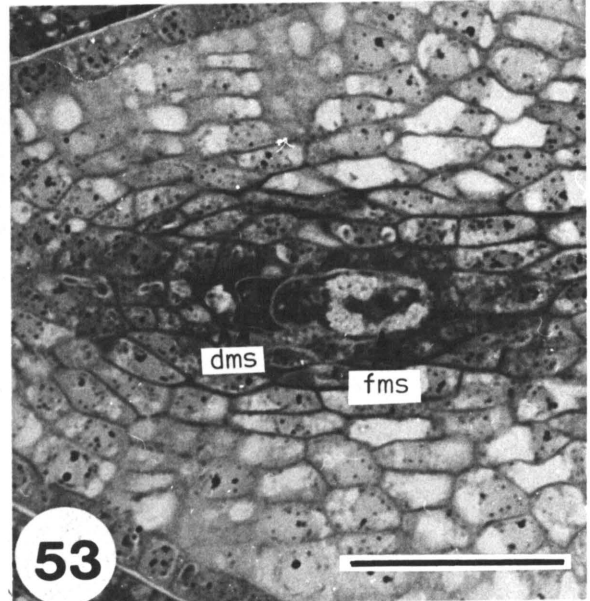
50



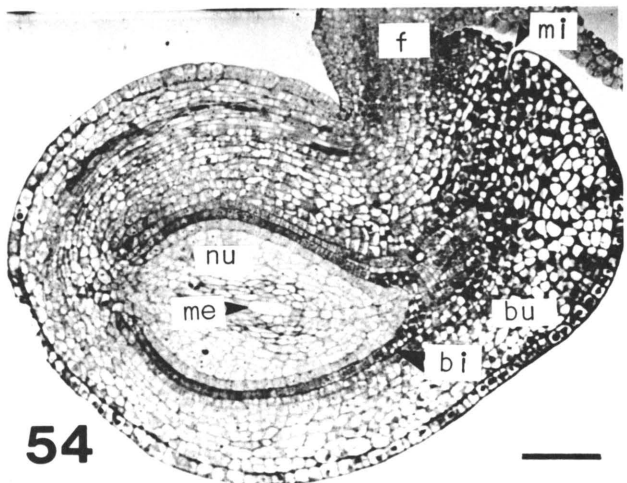
51



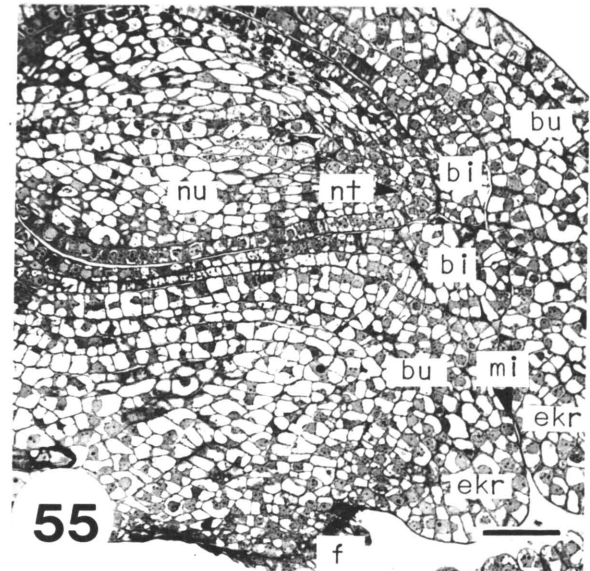
52



53



54



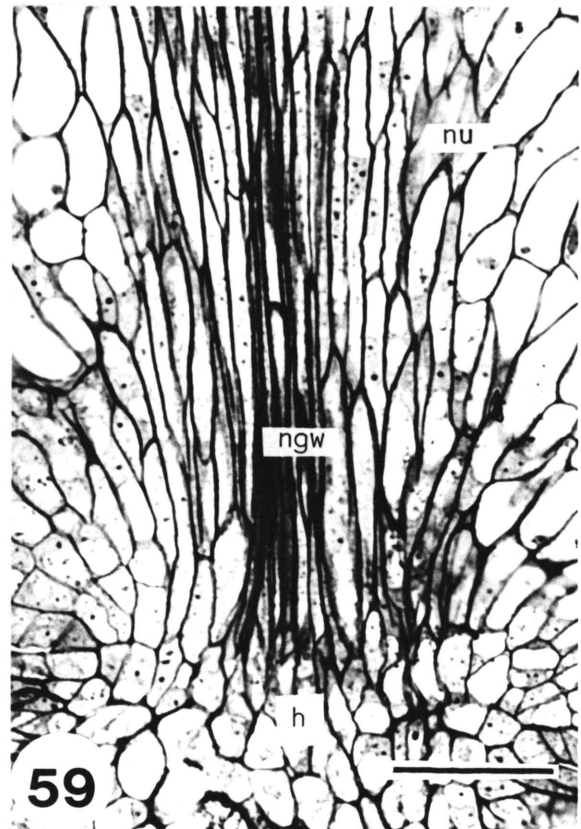
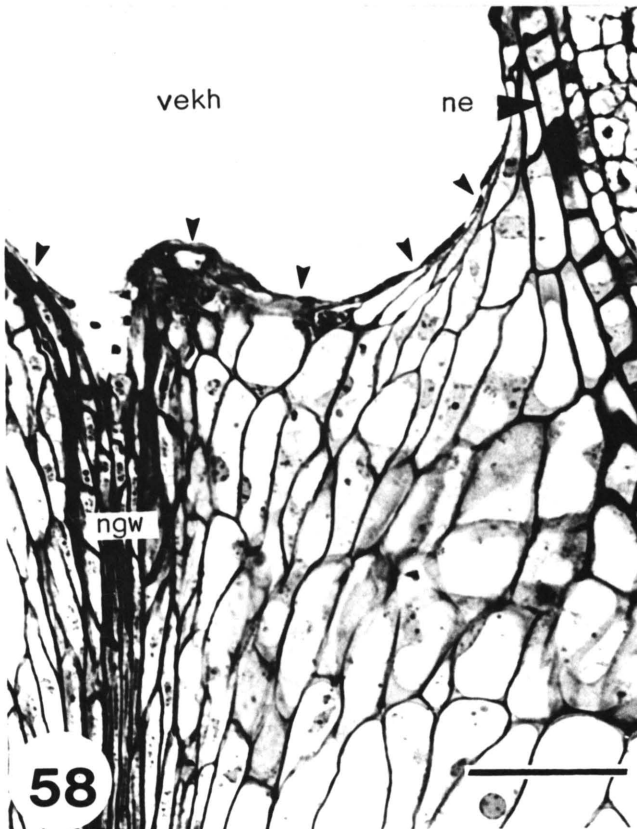
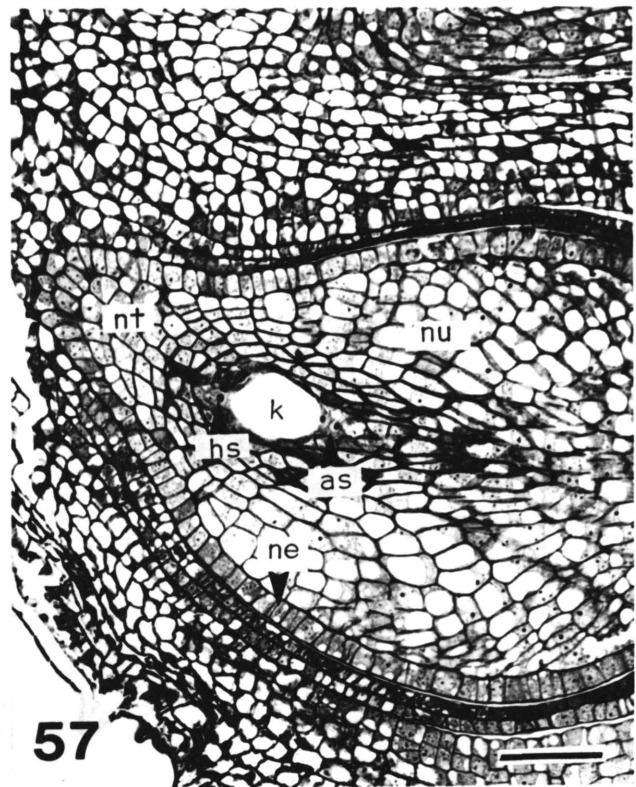
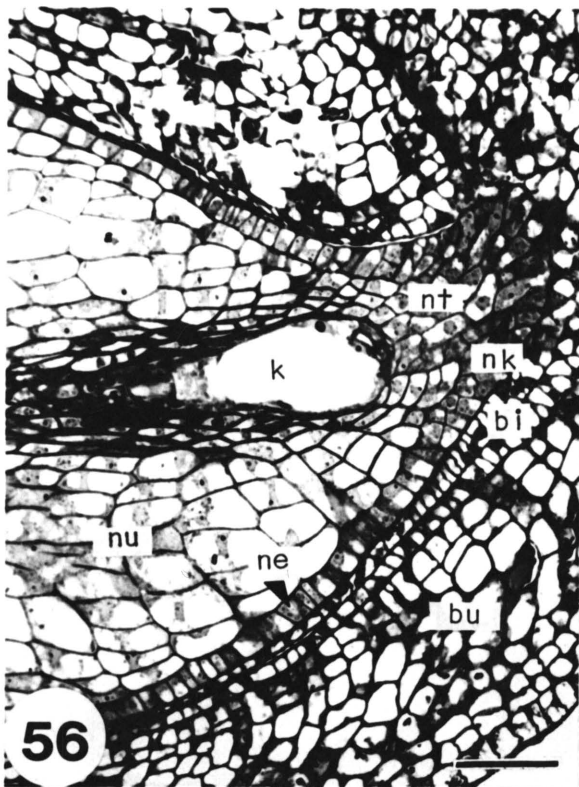
55

FIGUUR 56: 'n Volwasse saadknop van T. fassoglense, in lengtesnee, om die nusellustuit (nt), nuselluskappie (nk) en die kiemsak (k) te toon.
bi - binneste integument
bu - buitenste integument
ne - nusellusepidermis
nu - nusellus
Skaalmerker = 50 µm

FIGUUR 57: 'n Volwasse saadknop van T. esculentum, in lengtesnee, om die nusellustuit (nt), nusellusepidermis (ne) en kiemsak (k) te toon.
as - antipodale selle
hs - hulpsel
nu - nusellus
Skaalmerker = 50 µm

FIGUUR 58: 'n Saadknop van T. fassoglense, na bevrugting, in lengtesnee, om die degenerering van die nusellusweefsel te toon (pyltjies).
ne - nusellusepidermis
ngw - nusellusgeleidingsweefsel
vekh - vergrotende kiemsakholte
Skaalmerker = 50 µm

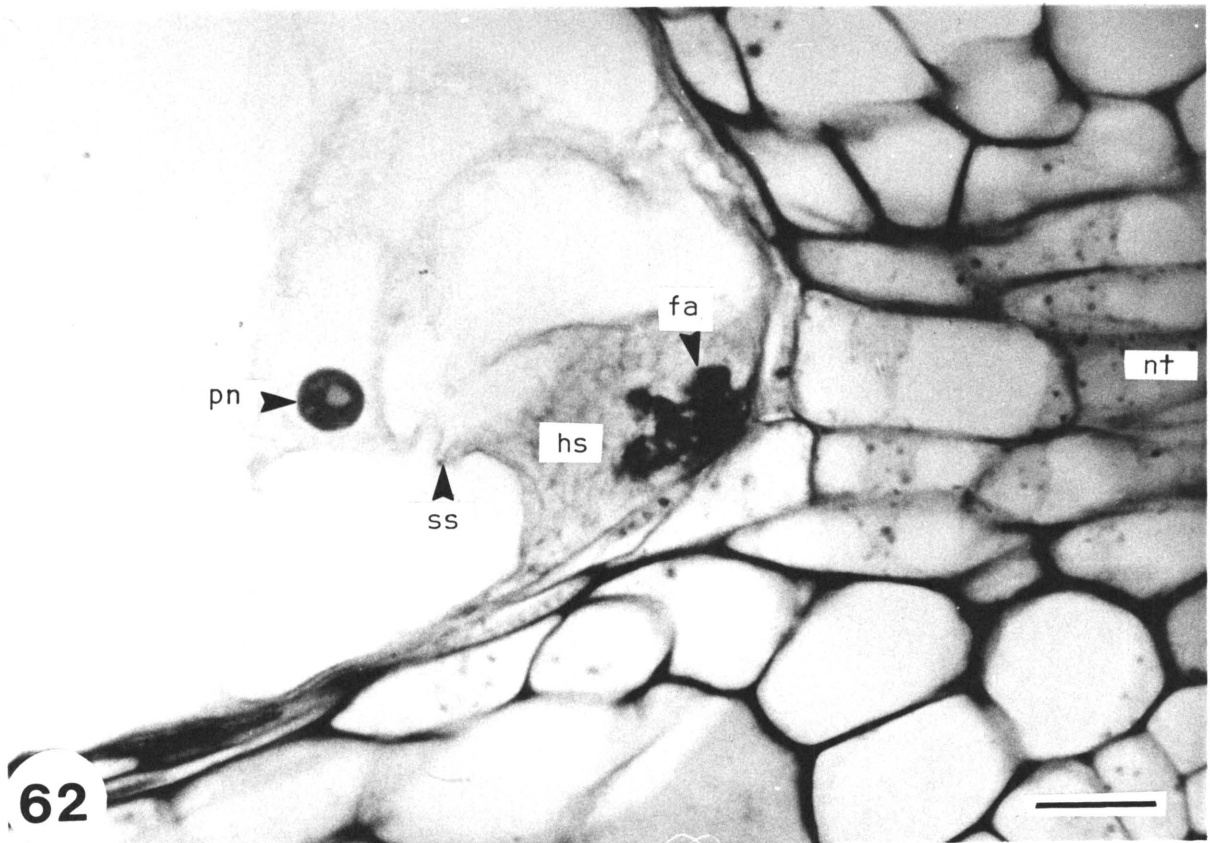
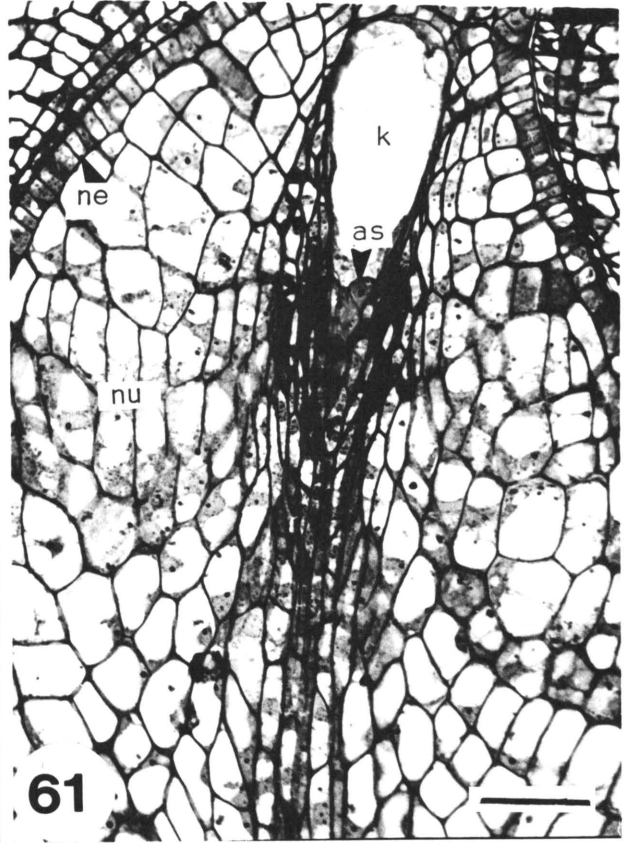
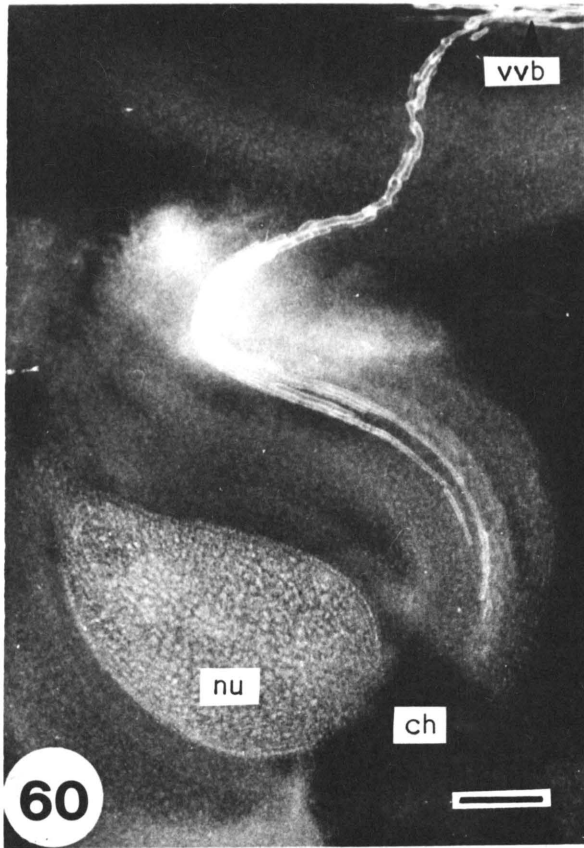
FIGUUR 59: Geleidingsweefsel (ngw) in die nusellus van 'n T. fassoglense-saadknop, in lengtesnee, waar dit in die chalasale gebied by die hipostase (h) aansluit.
nu - nusellusweefsel
Skaalmerker = 50 µm



FIGUUR 60: 'n T. fassoglense-saadknop soos met behulp van fluoressensiemikroskopie gesien om die verloop van die saadknopvaatweefsel vanaf die ventrale vaatbondel (vvb) tot by die chala= lasa (ch) aan te toon.
nu - nusellus
Skaalmerker = 100 μm

FIGUUR 61: 'n Volwasse T. fassoglense - saadknop, in lengtesnee, om die naastenby radiaal verlopen= de selrye van die nusellus (nu), die kiemsak (k) met antipodale selle (as) en die nusel= lusepidermis (ne) te toon.
Skaalmerker = 50 μm

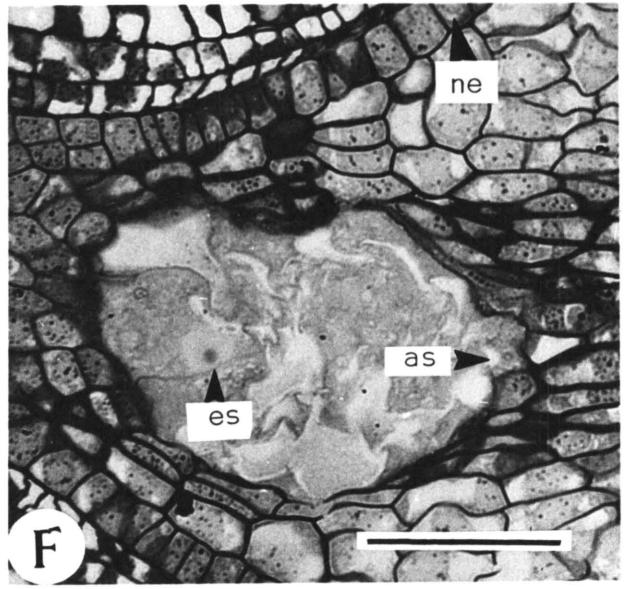
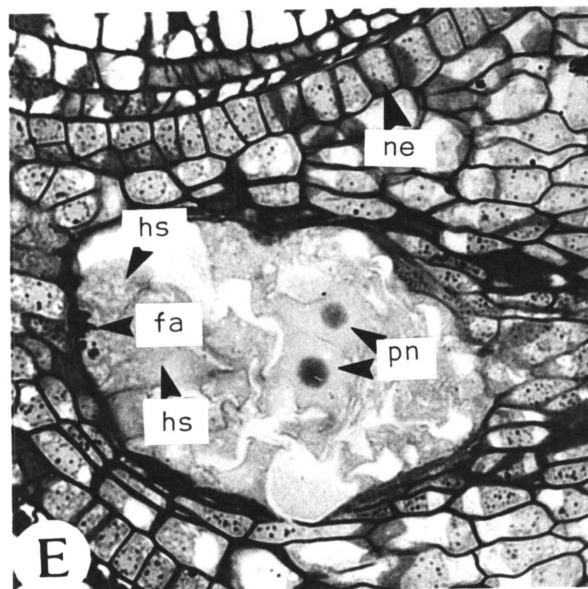
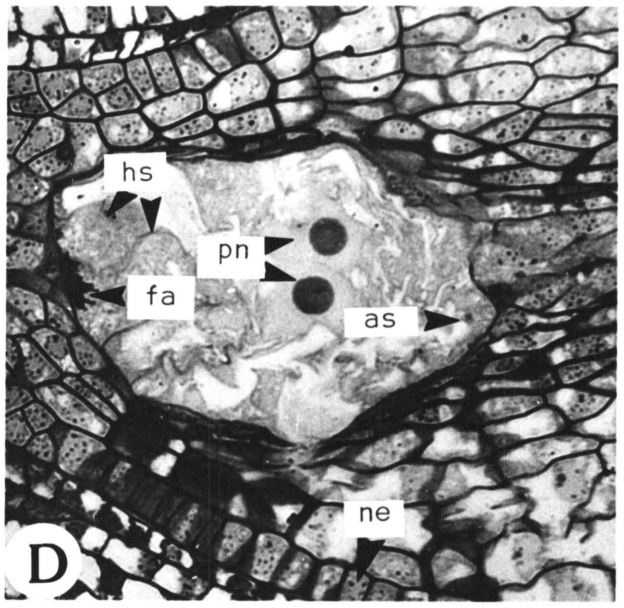
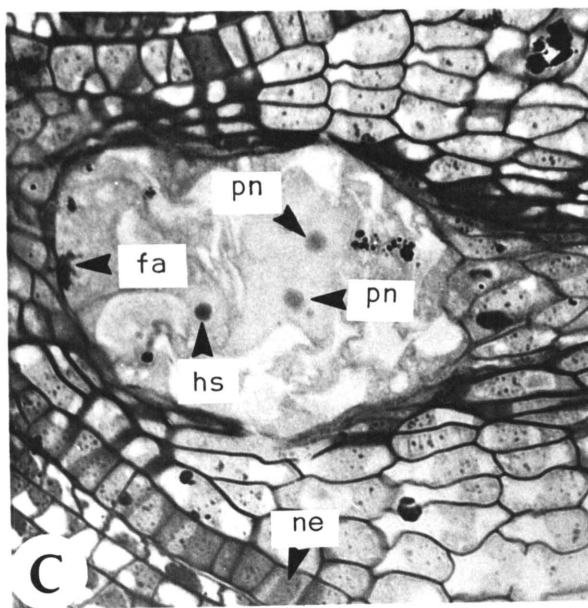
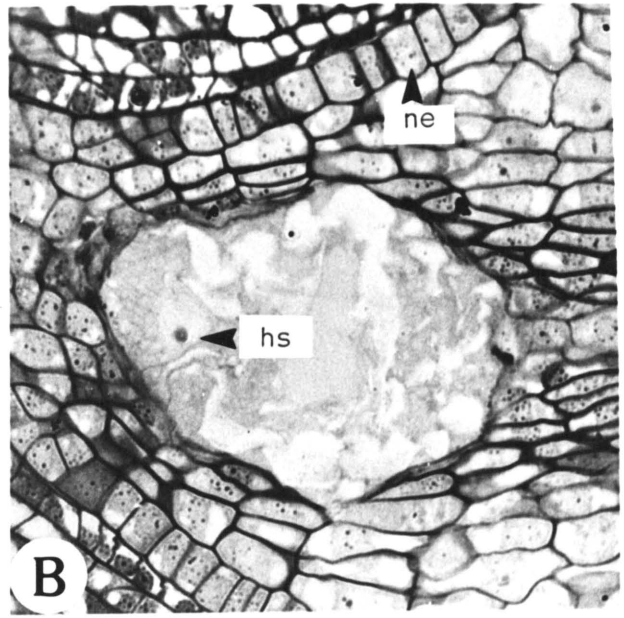
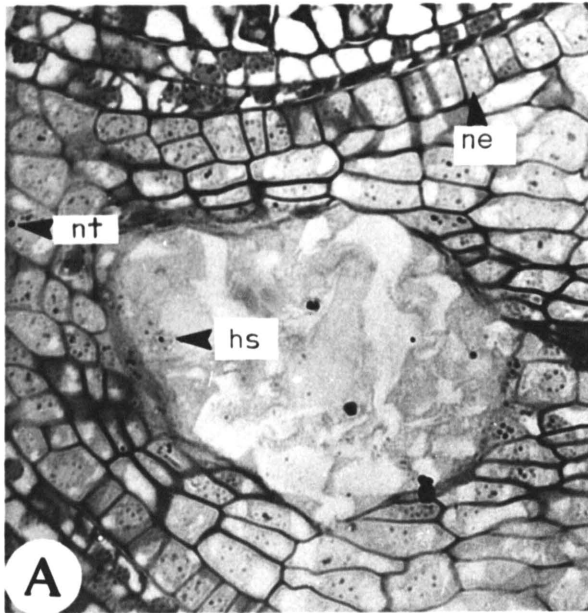
FIGUUR 62: Deel van 'n T. fassoglense-saadknop se kiem= sak, in lengtesnee, om die ligging van die een poolnukleus (pn) en 'n hulpsel (hs) met sy filiforme apparaat (fa) te toon.
nt - nusellustuitweefsel
ss - sitoplasmastring
Skaalmerker = 10 μm



FIGUUR 63: 'n Opeenvolgende kiemsakreeks van seriesneë van 'n T. esculentum-saadknop, om die vorm, ligging en onderdele van die kiemsak te toon.

- as - antipodale selle
- es - eiersel
- fa - filiforme apparaat
- hs - hulpseel
- ne - nusellusepidermis
- nt - nusellustuitweefsel
- pn - poolnukleusse

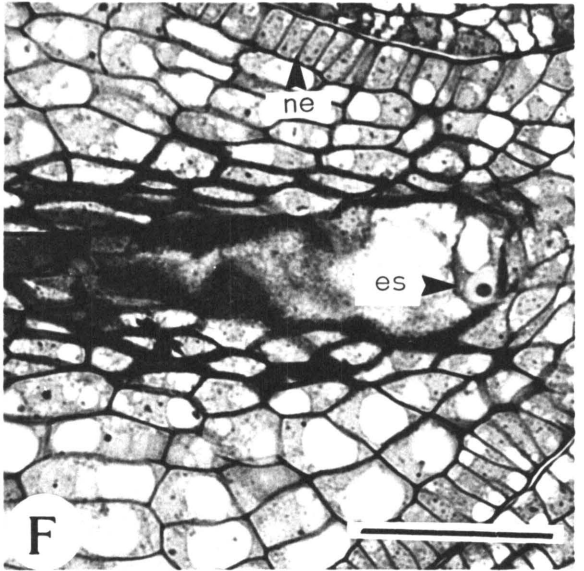
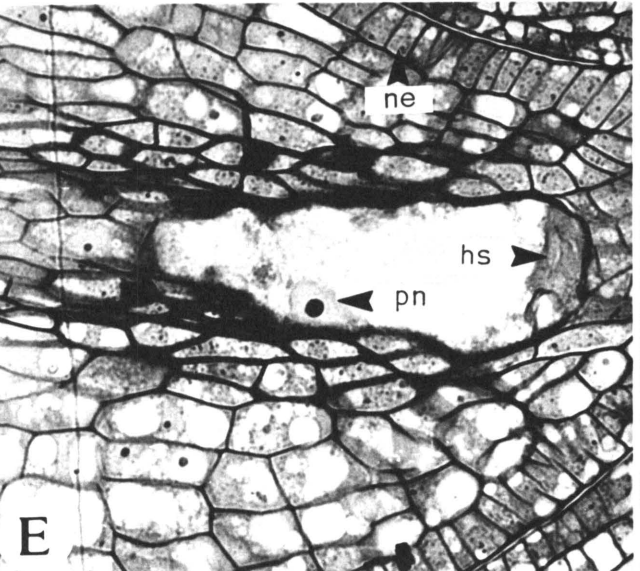
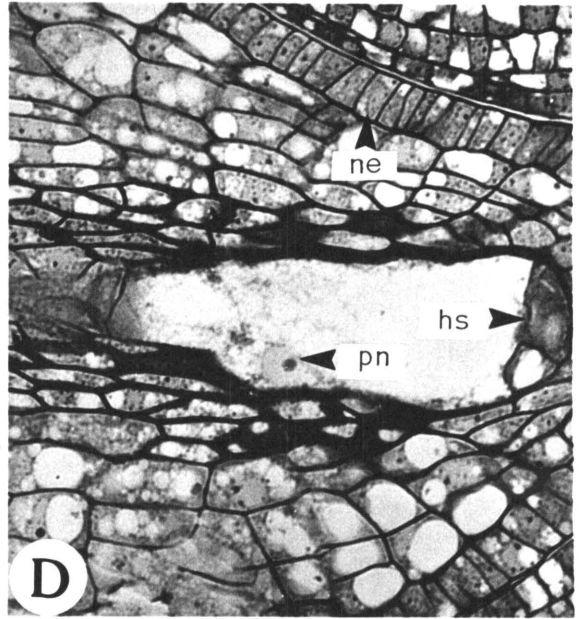
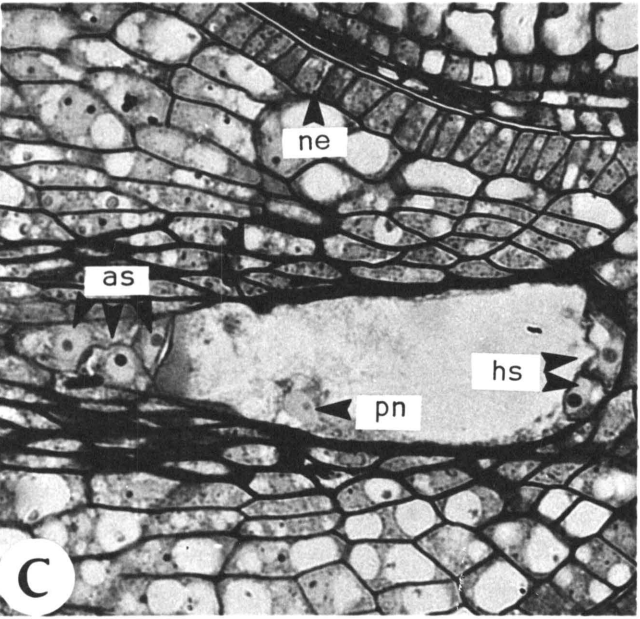
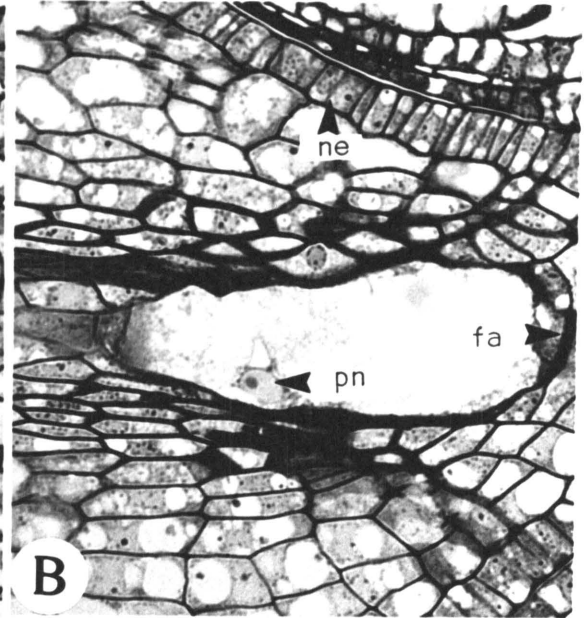
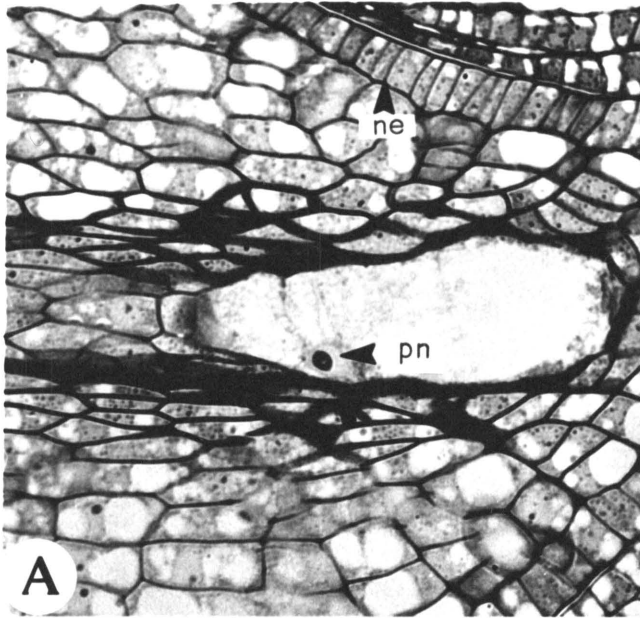
Skaalmerker = 50 μ m



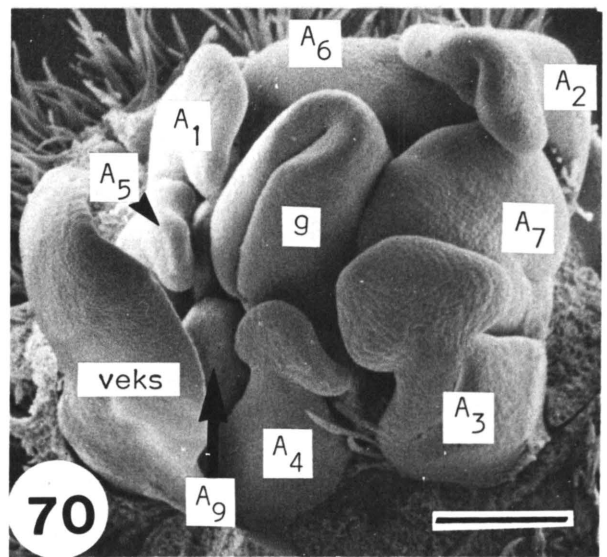
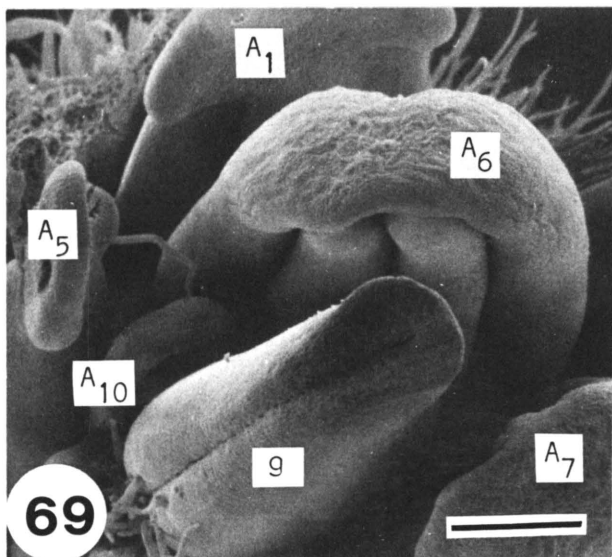
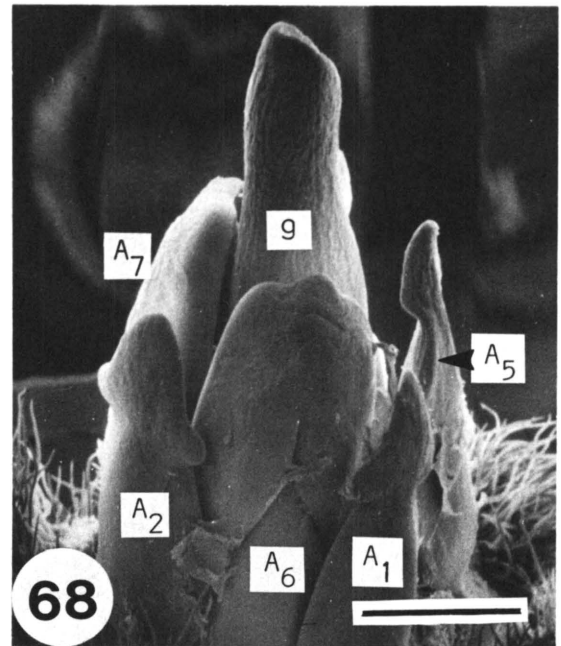
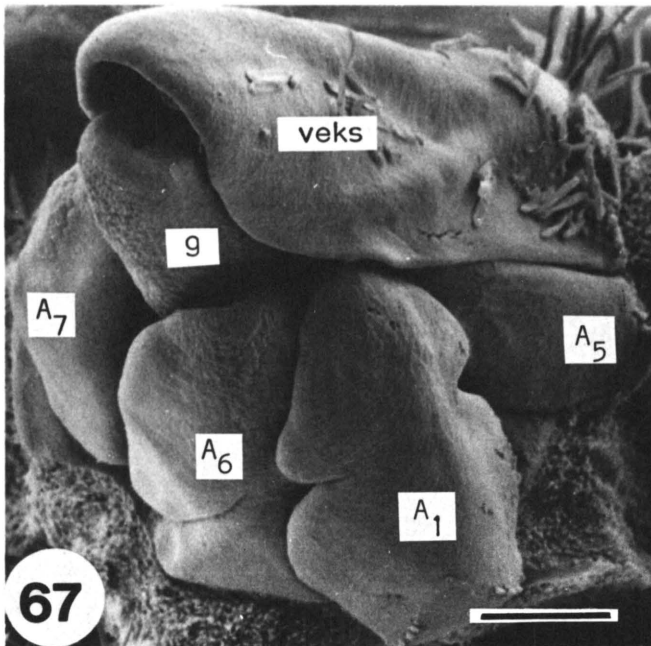
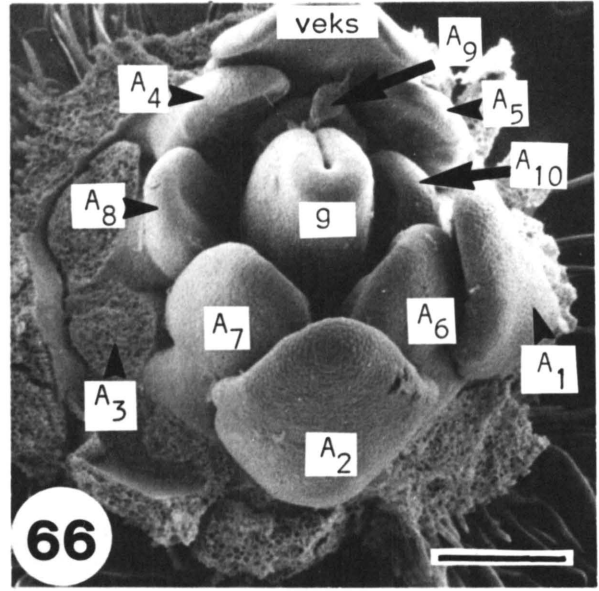
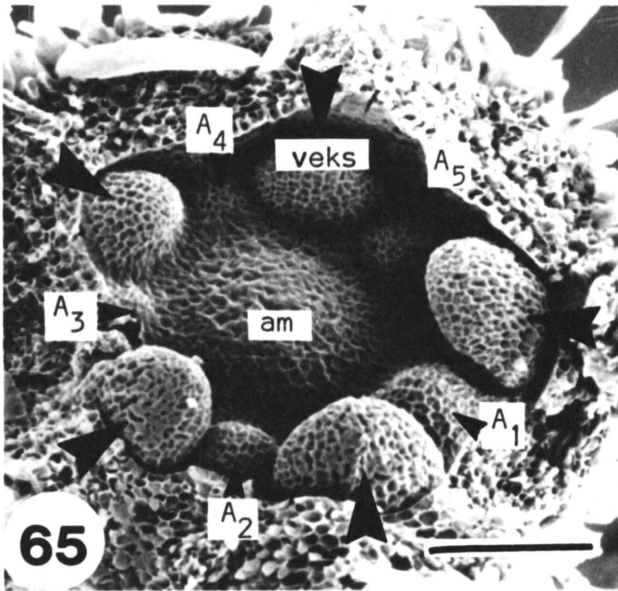
FIGUUR 64: 'n Opeenvolgende kiemsakreeks van seriesneë van 'n T. fassoglense-saadknop om die vorm, ligging en onderdele van die kiemsak te toon.

- as - antipodale selle
- es - eiersel
- fa - filiforme apparaat
- hs - hulpseel
- ne - nusepidermis
- pn - poolnukleusse

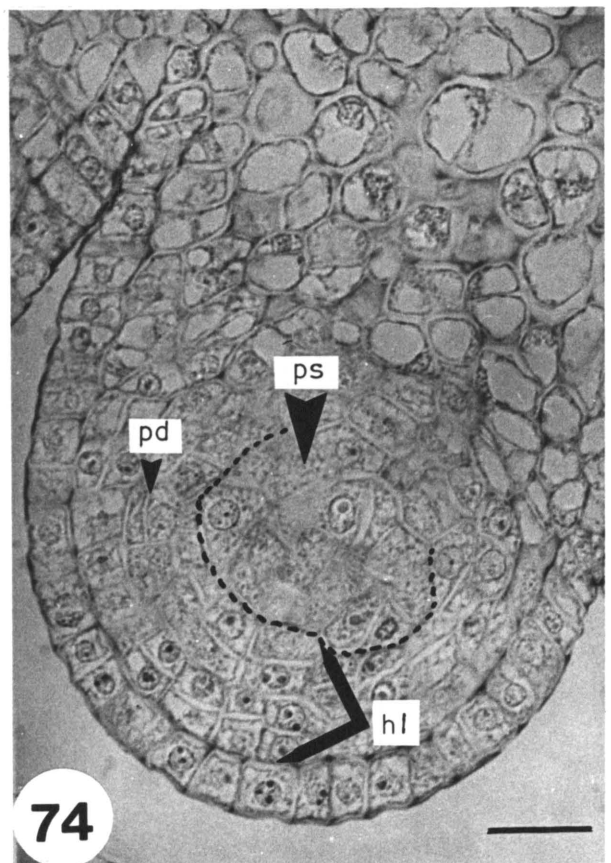
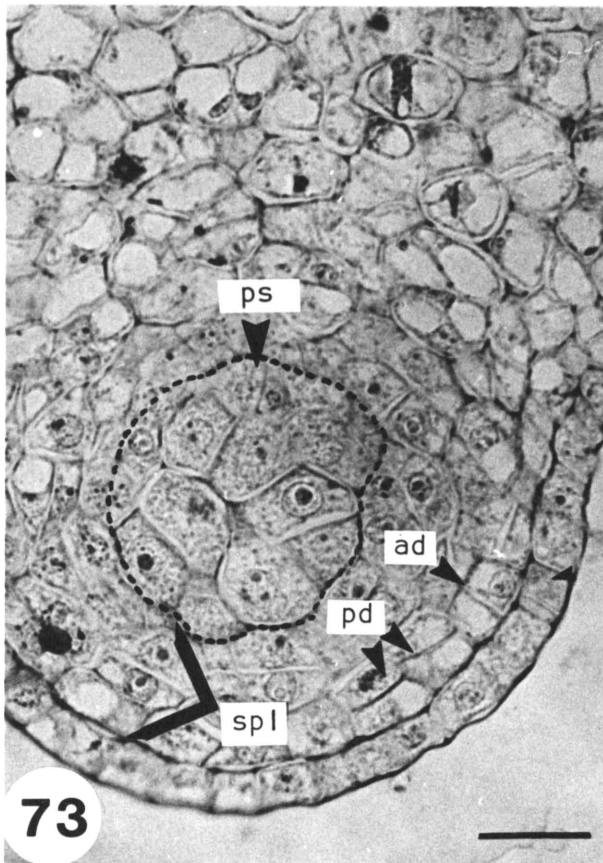
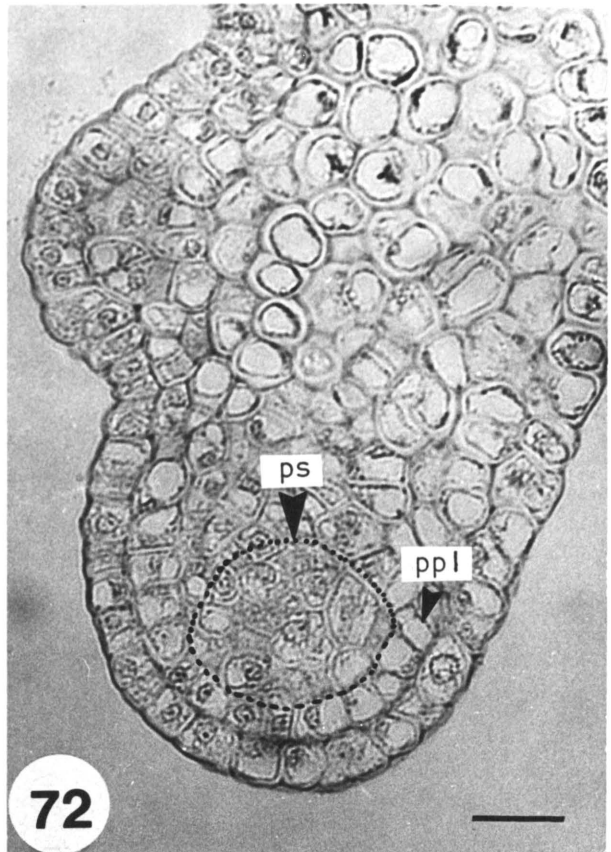
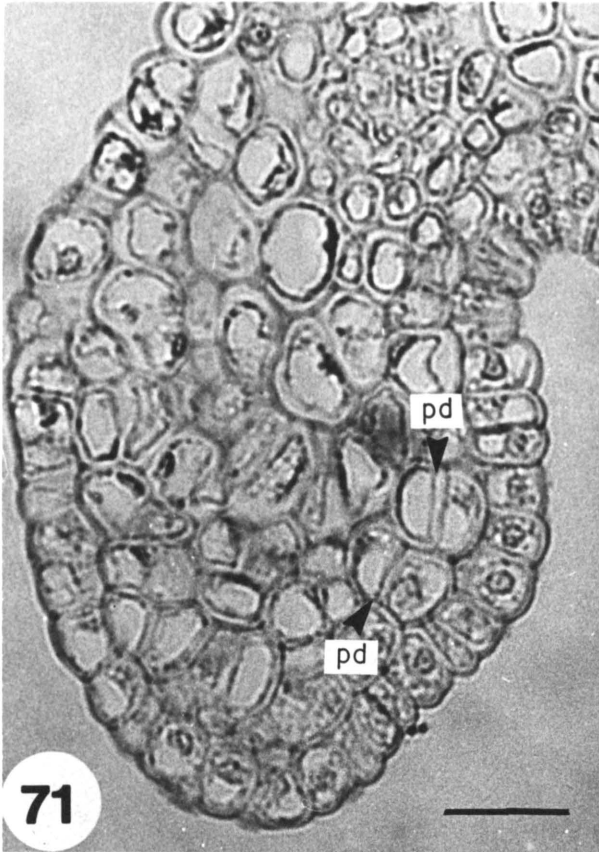
Skaalmerker = 50 μ m



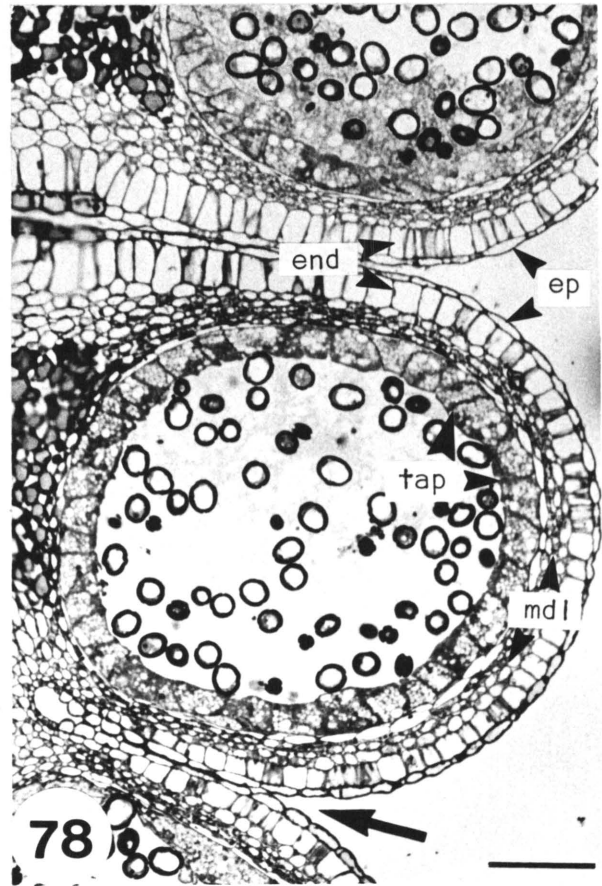
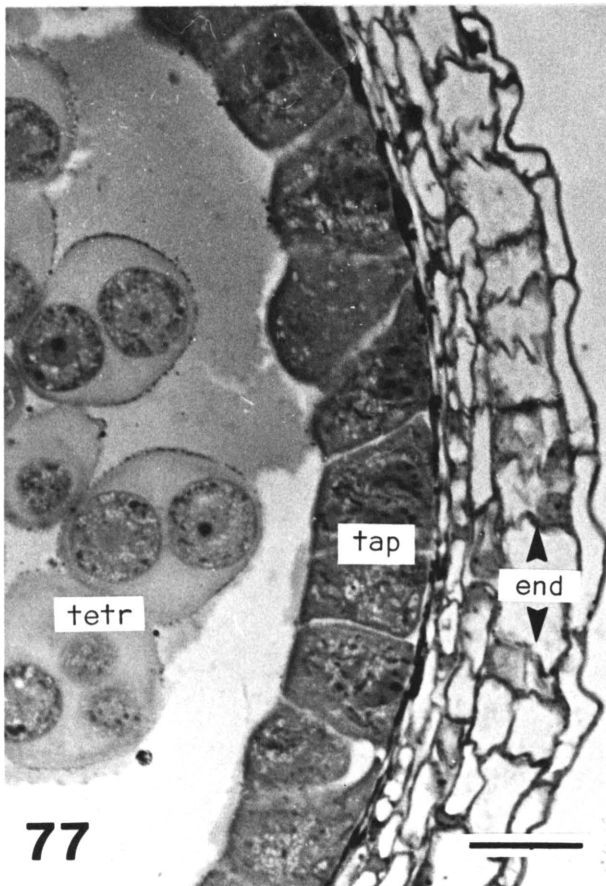
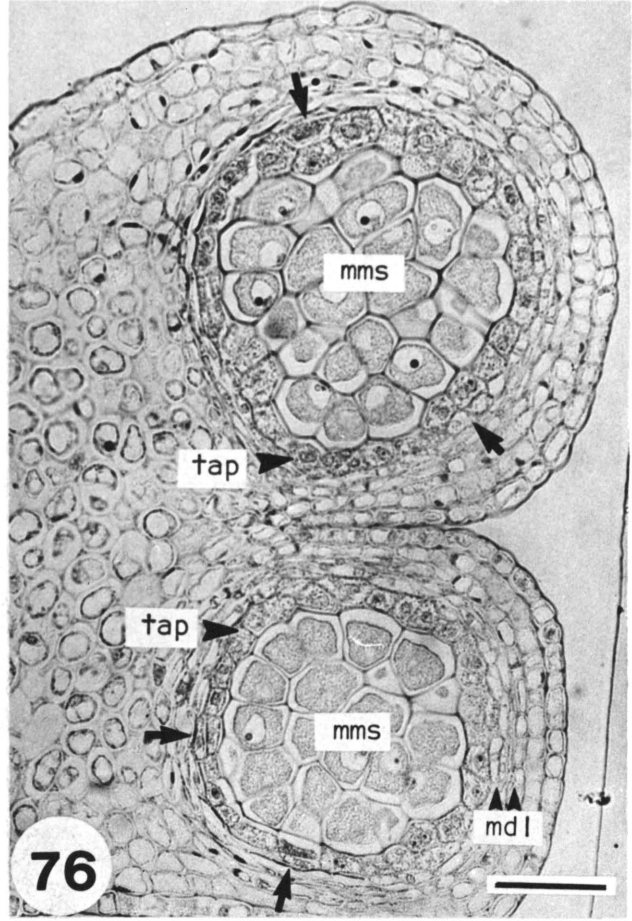
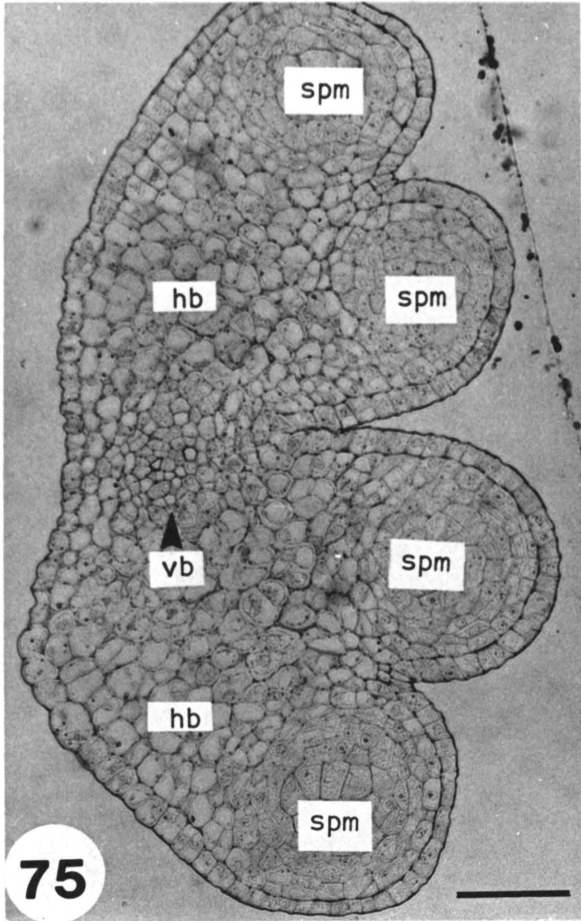
- FIGUUR 65: 'n Jong blomknop van T. esculentum waarvan die kelkblare weggedissekteer is om die kroonblaarprimordiums (pyltjies) en die meeldraadprimordiums van die buitenste andresiumkrans te toon.
A1 tot A5 - meeldraadprimordiums
am - apikale meristeem van blom
veks - veksillum
Skaalmerker = 100 μm
- FIGUUR 66: 'n Jong blomknop van T. esculentum waarvan, op die veksillum (veks) na, al die kelk- en kroonblare weggedissekteer is om die andresiumonderdele (A1-A10) asook die genesium (g) te toon.
A1 tot A5 - buitenste andresiumkrans
A6 tot A10 - binneste andresiumkrans
veks - veksillum
A6 en A7 is die primordiums van die twee fertiele meeldrade
Skaalmerker = 200 μm
- FIGUUR 67: 'n Jong blomknop van T. fassoglense, maar ietwat ouer as die blomknop in Figuur 66, waarvan op die veksillum (veks) na, al die kelk- en kroonblare weggedissekteer is, om die andresium en genesium (g) te toon. Die jong helmknoppe van A1 en A6 is maklik herkenbaar.
Skaalmerker = 200 μm
- FIGUUR 68: Die andresium en genesium (g) van 'n jong T. esculentum-blomknop
A1 tot A5 - buitenste andresiumkrans
A6 en A7 - primordiums van die fertiele meeldrade
Skaalmerker = 500 μm
- FIGUUR 69: Ginesium (g) en andresium (A1 tot A10) van 'n jong T. fassoglense-blomknop. Let op die ventrale vlak van A6 waar die vier sporangiums reeds sigbaar is.
Skaalmerker = 200 μm
- FIGUUR 70: 'n Jong blomknop van T. fassoglense (kortstampertipe) om die ligging en bou van die veksillum (veks), genesium (g) en andresium te toon.
A1 tot A5 - buitenste andresiumkrans
A6 tot A10 - binneste andresiumkrans
Skaalmerker = 200 μm



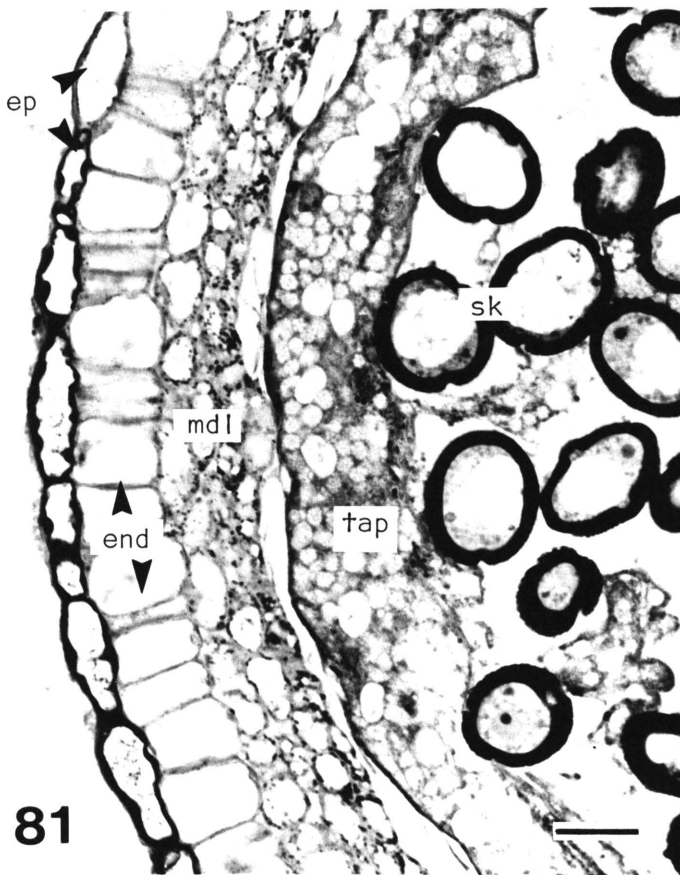
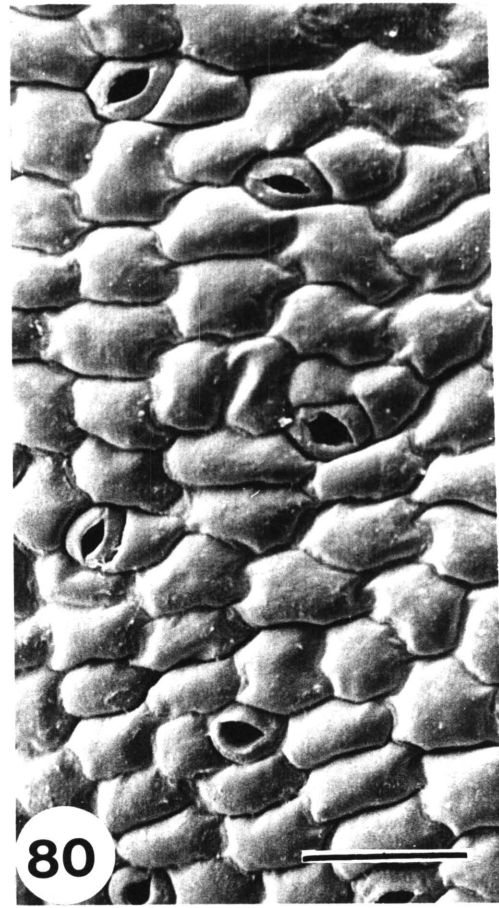
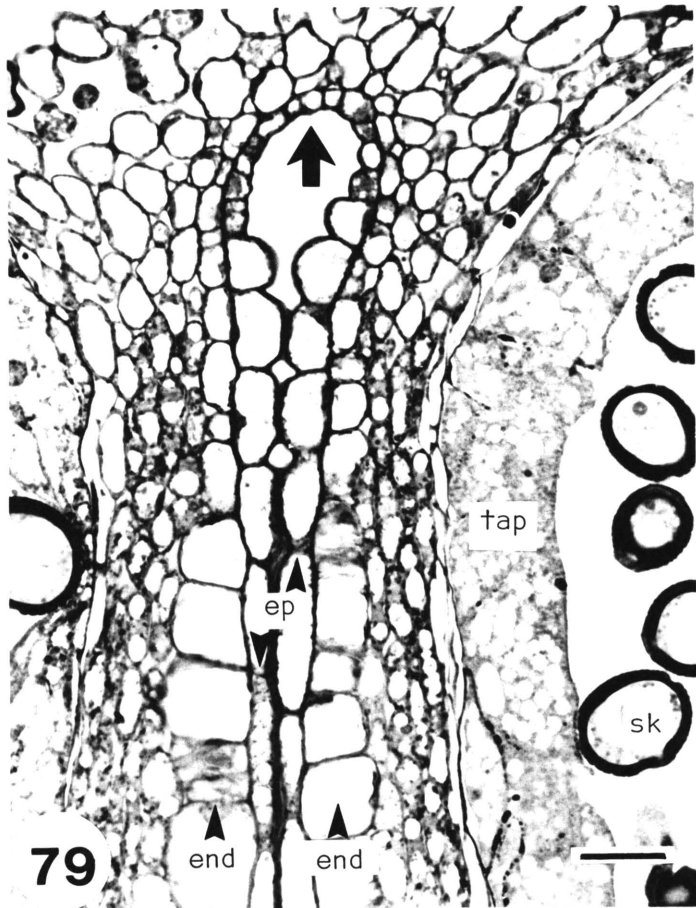
- FIGUUR 71: 'n Helmknopprimordium van T. esculentum, in dwarssnee, om die periklinale selverdelings (pd) van die hipodermale argesporiuminisiaal= laag aan te dui.
Skaalmerker = 20 μm
- FIGUUR 72: 'n Jong helmknop van T. esculentum, in dwarssnee, om die primêre pariëtale laag (ppl) en die primêre sporogene selle (ps) te toon.
Skaalmerker = 20 μm
- FIGUUR 73: 'n Helmknop van T. fassoglense, in dwarssnee, om die antiklinale (ad) en periklinale selverdeling (pd) van die sekondêre pariëtale lae (spl) te toon.
ps - primêre sporogene selle
Skaalmerker = 20 μm
- FIGUUR 74: 'n Helmknop van T. esculentum, in dwarssnee, om die vier hipodermale lae (hl), afkomstig vanaf die sekondêre pariëtale lae te toon.
pd - periklinale selverdeling
ps - primêre sporogene selle
Skaalmerker = 20 μm



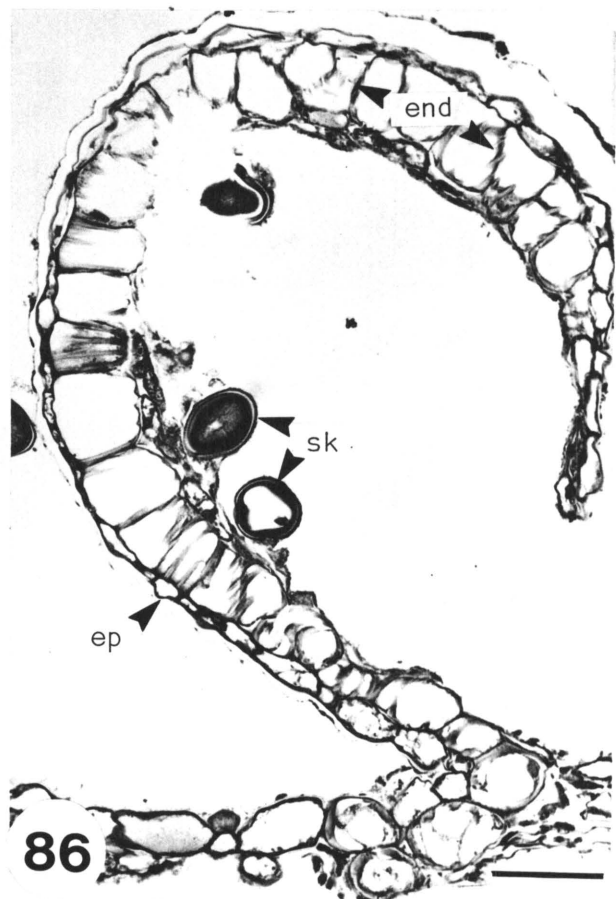
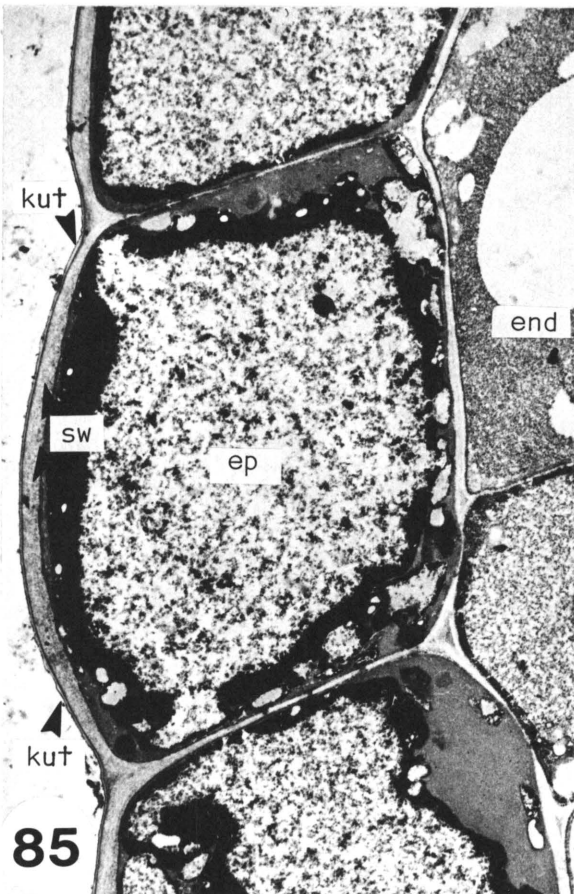
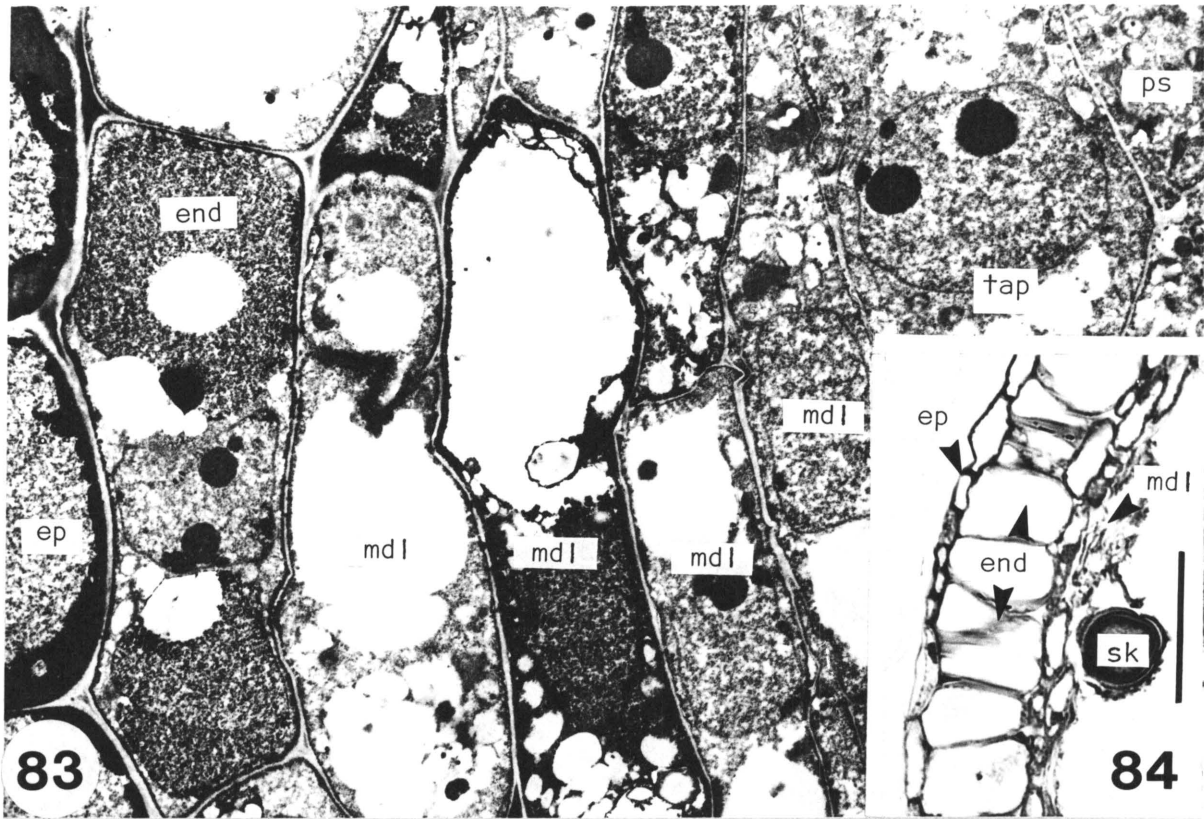
- FIGUUR 75: 'n Helmknop van T. esculentum, in dwarssnee, om die tetrasporangiate aard, ligging van die vier sporangiums (spm) en die enkele vaatbondel (vb) te toon.
hb - helmbindweefsel
Skaalmerker = 50 μ m
- FIGUUR 76: 'n Helmknop van T. esculentum, in dwarssnee, om die drie middellae (mdl) en die tapetum wat op sommige plekke tweelagig is (pyltjies) aan te dui.
mms - mikrospoormoederselle
tap - tapetumweefsel
Skaalmerker = 100 μ m
- FIGUUR 77: 'n Helmknop van T. esculentum, in dwarssnee, om die volwasse tapetumlaag (tap), die jong mikrospoortetradе (tetr) en die differensiërende endotekium (end) te toon.
Skaalmerker = 20 μ m
- FIGUUR 78: 'n Helmknop van T. fassoglense, in dwarssnee, om die opvallende endotekium (end), blywende epidermis (ep) en tapetumselle (tap) wat van die middellae (mdl) begin wegtrek, te toon. Pyltjie dui die ventrale groef tussen twee mikrosporangiums aan waar die oorlangse spleet in die helmknop gaan open.
Skaalmerker = 100 μ m



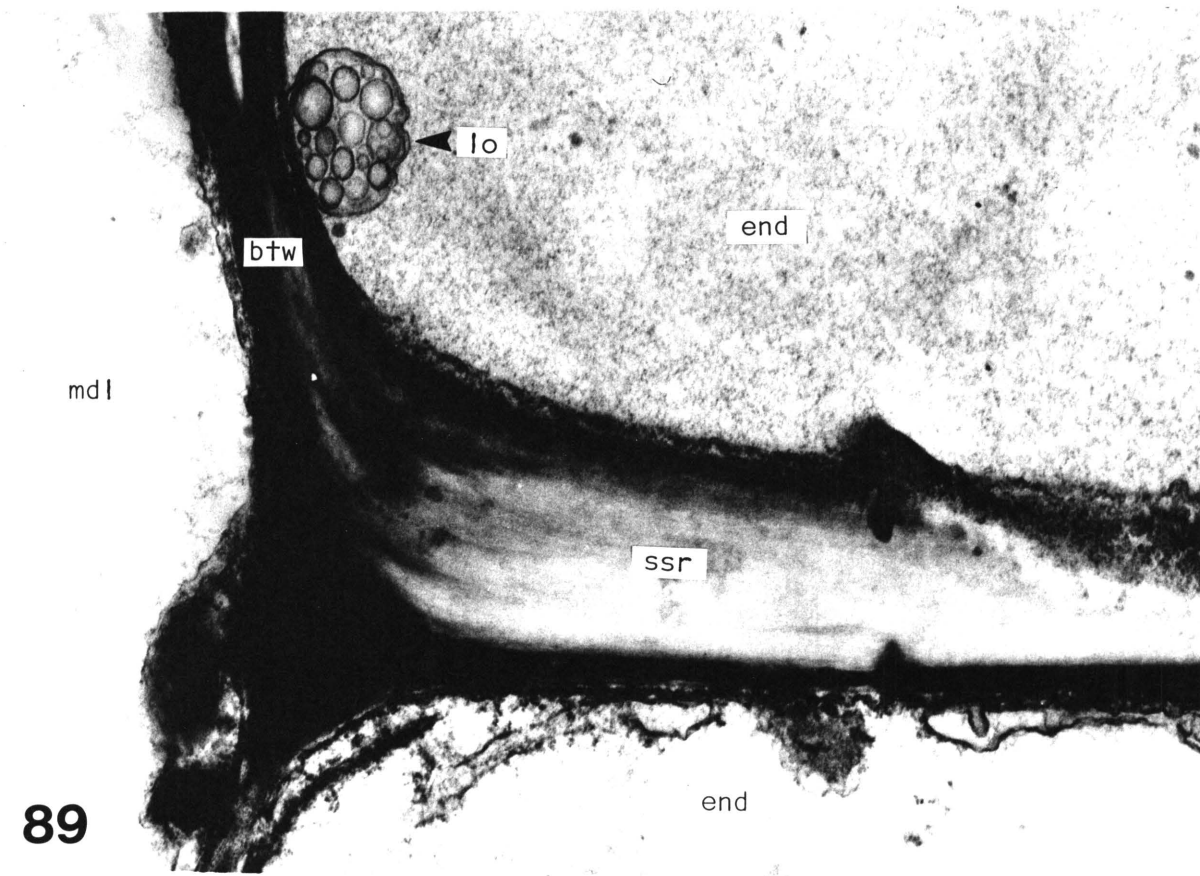
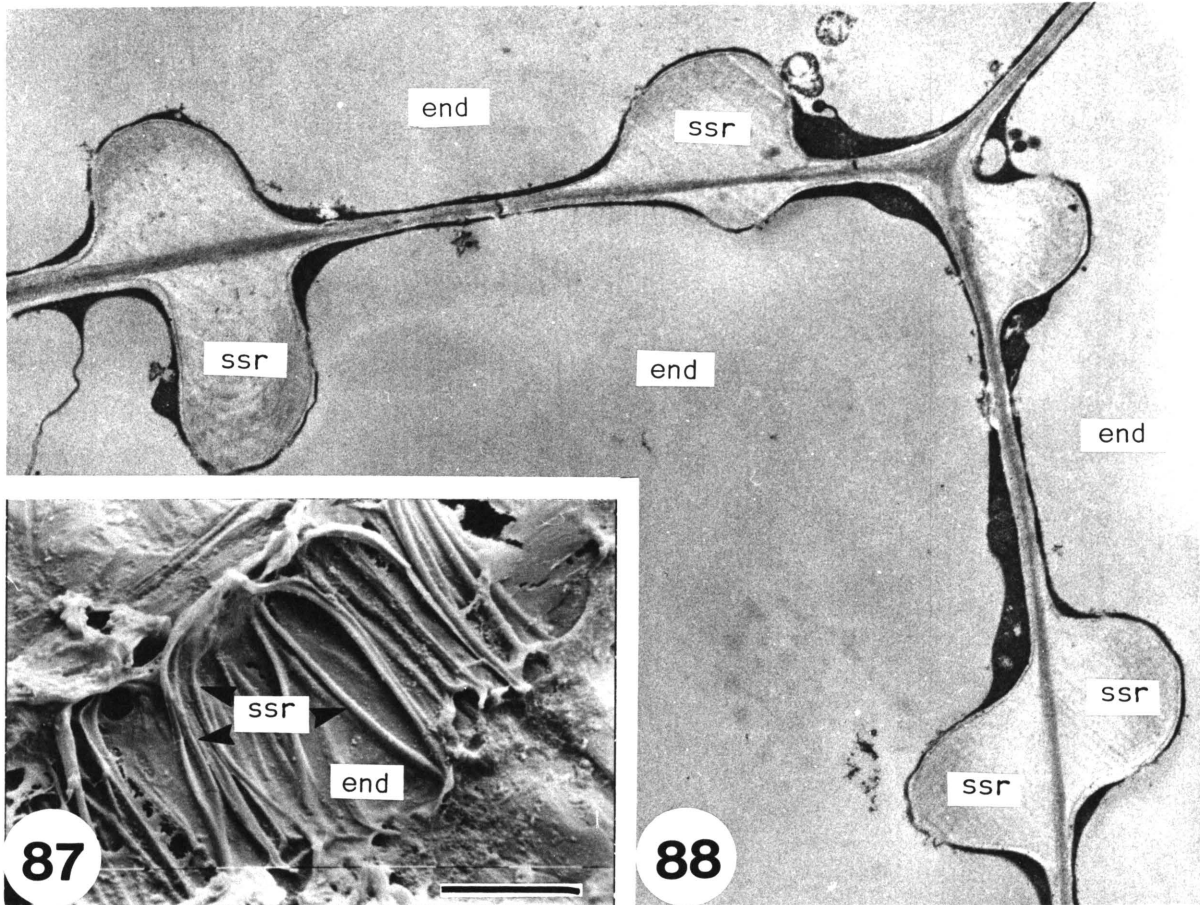
- FIGUUR 79: 'n Helmknop van T. esculentum, in dwarsnee, om die aaneenlopende epidermis (ep), die endotekium (end) en die tapetum (tap) te toon. Groot pyl dui posisie van die ventrale groef aan waar oorlangse spleet gaan ontstaan.
sk - stuifmeelkorrel
Skaalmerker = 20 μm
- FIGUUR 80: Helmbindweefselepidermiselle van T. fassoglense vóór stuifmeelvystelling.
Skaalmerker = 50 μm
- FIGUUR 81: 'n Helmknop van T. esculentum, in dwarsnee, om die degenererende tapetum (tap) te toon met stukke van die tapetum wat reeds op sommige plekke tussen die stuifmeelkorrels (sk) voorkom. Let op dat geen selwande meer tussen die tapetumselle waargeneem kan word nie.
end - endotekium
ep - epidermis
mdl - middellae
Skaalmerker = 20 μm
- FIGUUR 82: Sporangiumepidermiselle van 'n T. fassoglense-helmknop vóór stuifmeelvystelling.
Skaalmerker = 20 μm



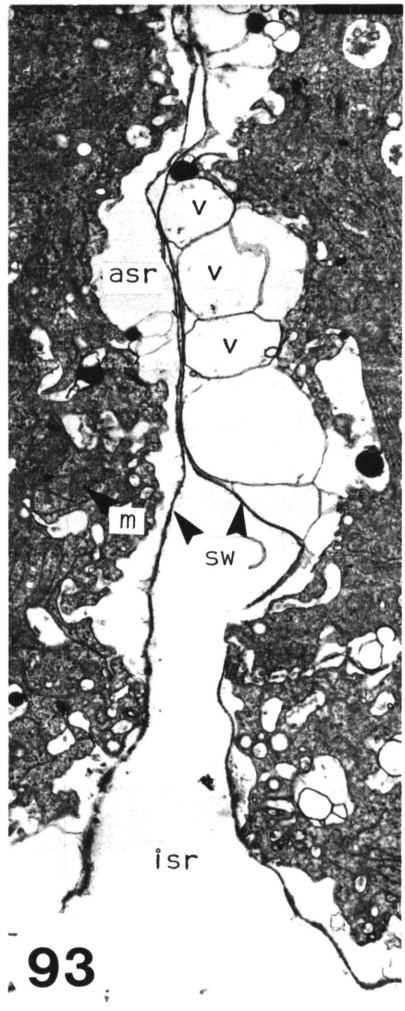
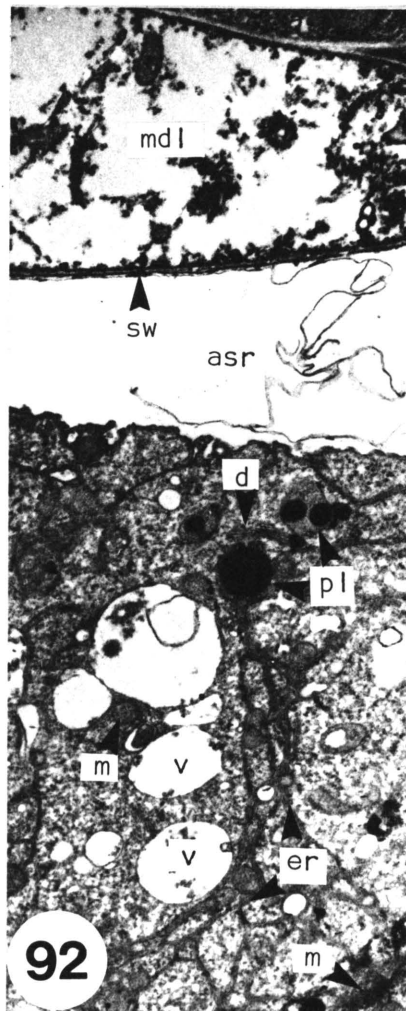
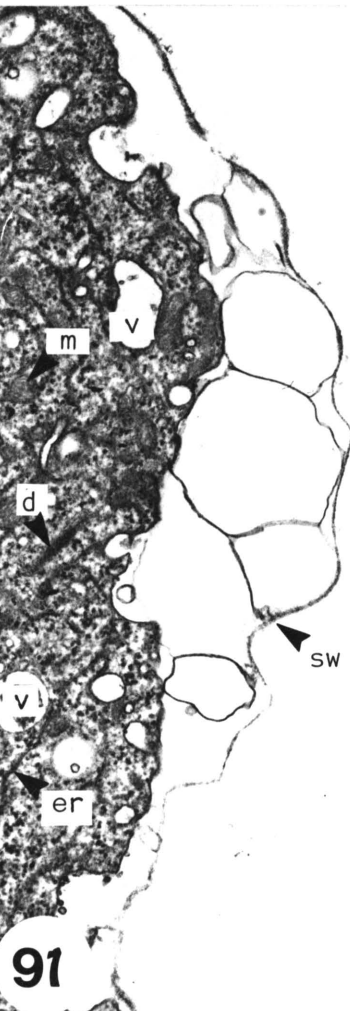
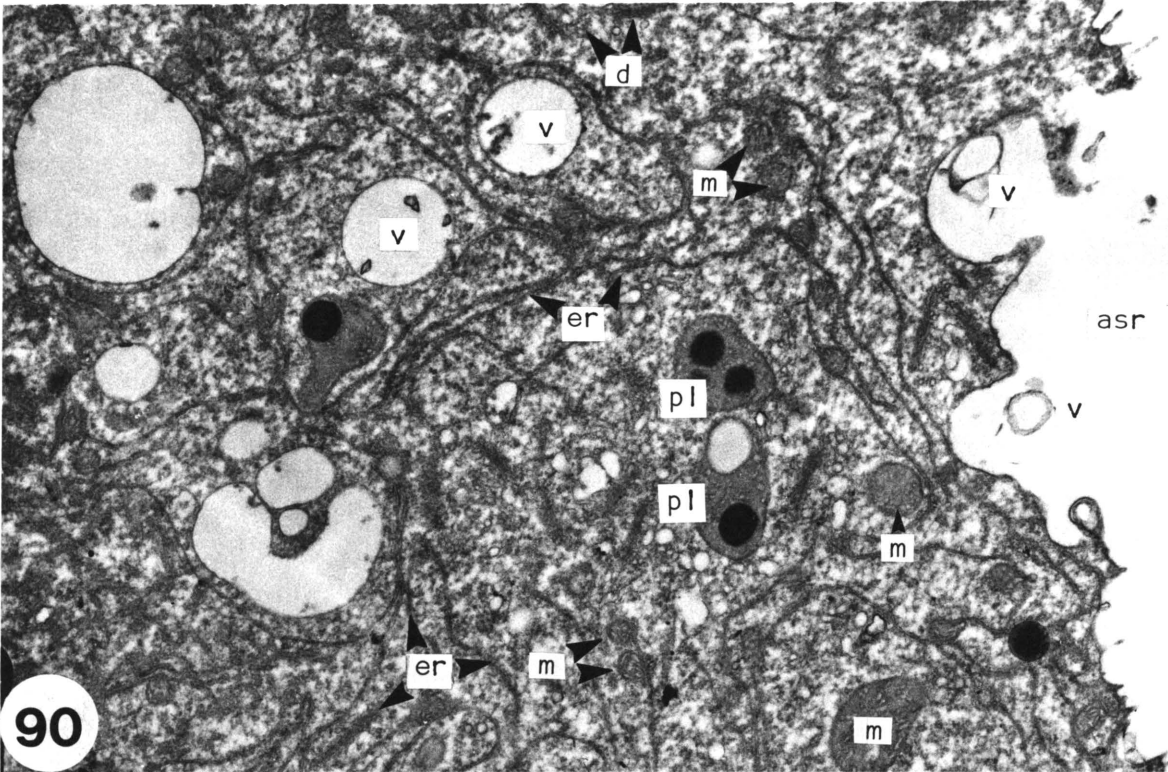
- FIGUUR 83: Helmknopwandlae van T. fassoglense, in dwars= snee, om die epidermis (ep), endotekium (end), middellae (mdl), tapetum (tap) en selle van die sporogene weefsel (ps) te toon.
X 3600
- FIGUUR 84: 'n Helmknopwand van T. fassoglense kort voor stuifmeelvrystelling om die volwasse endote= kium (end) en oorblyfsels van die tapetum en middellae (mdl) te toon.
ep - epidermis
sk - stuifmeelkorrel
Skaalmerker = 50 μ m
- FIGUUR 85: Epidermis-(ep) en ongedifferensieerde endote= kiumselle (end) van 'n T. fassoglense-helmknop om die dikker buitewand (sw) van die epidermis= selle en die relatief dun kutikula (kut) wat daarop voorkom, te toon.
X4300
- FIGUUR 86: Helmknopwandlae van T. fassoglense ná stuif= meelvrystelling om die blywende epidermis (ep) en die opvallende endotekium (end) te toon.
sk - stuifmeelkorrel
Skaalmerker = 50 μ m



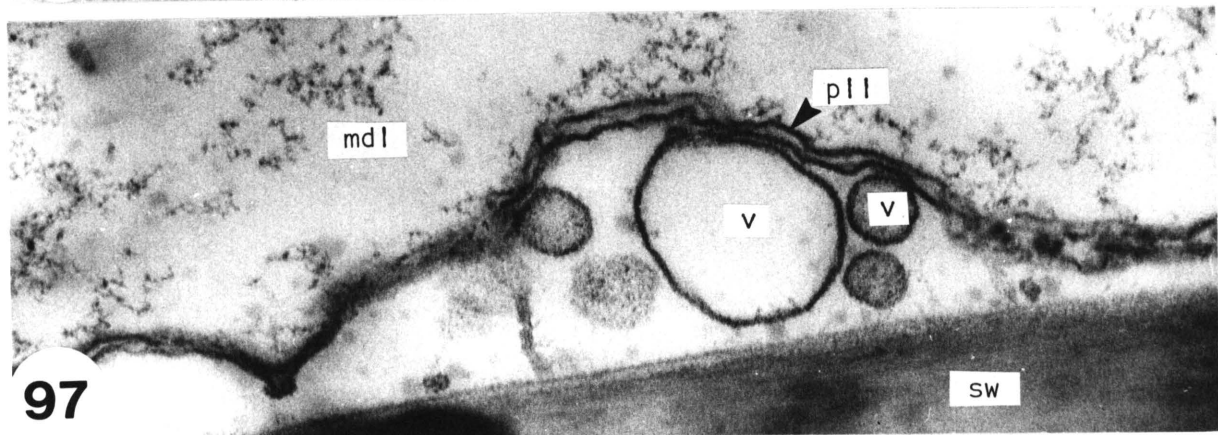
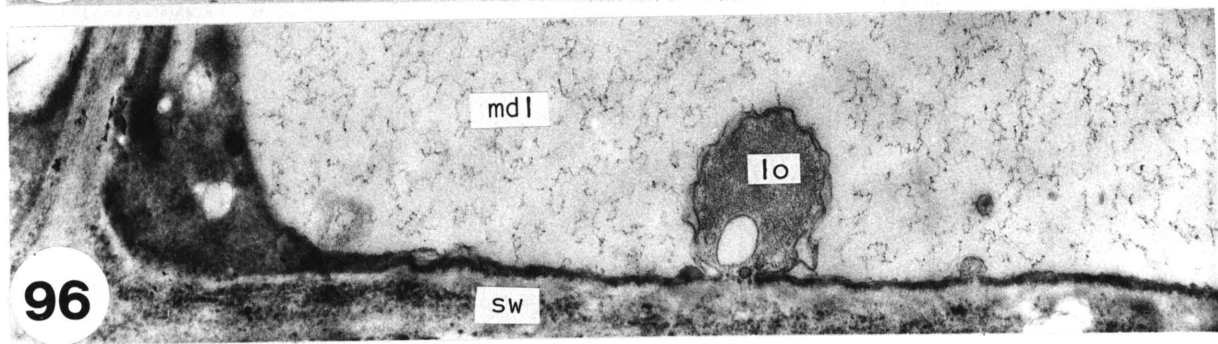
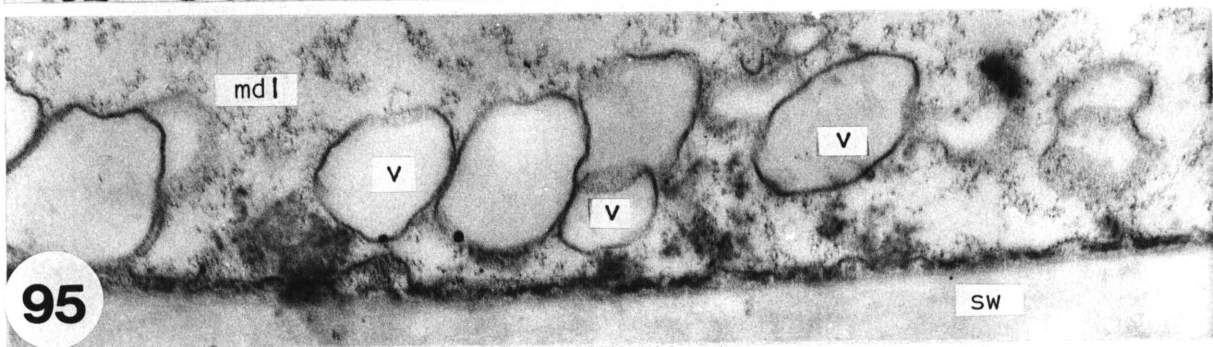
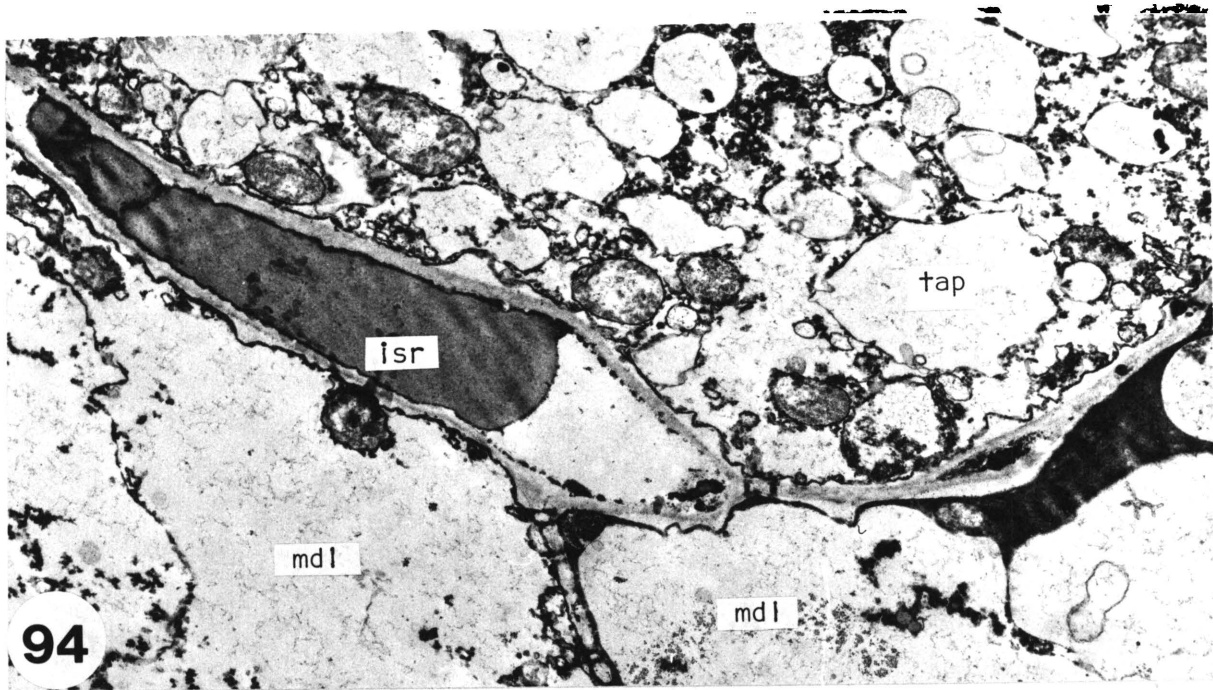
- FIGUUR 87: Endotekiumselle (end) van T. esculentum om die sekondêre selwandriwwe (ssr) op die radiale wande van die selle te toon.
Skaalmerker = 20 μm
- FIGUUR 88: Endotekiumselle (end) van T. fassoglense in tangensiale lengtesnee om die sekondêre selwandriwwe (ssr) te toon.
X4300
- FIGUUR 89: Twee aangrensende endotekiumselle (end) en 'n sel van die buitenste middellaag (mdl) van T. fassoglense om die sekondêre selwandrif (ssr) op die radiale wand en die relatief dunner selwandverdikking van die binneste tangensiale wand (btw) te toon.
lo - lomasoom
X9800



- FIGUUR 90: 'n Gedeelte van 'n tapetumsel van T. esculentum om die plastiede (pl), mitochon=
drions (m), diktiosome (d), endoplasmiese reti=
kulum (er) en vesikels (v) te toon. Die vry=
stelling van die vesikels is aan die buitevlak
van die sitoplasma sigbaar.
asr - intrasellulêre ruimte
X7500
- FIGUUR 91: 'n Gedeelte van 'n tapetumsel van T. esculentum
om die organelryke sitoplasma met endoplas=
miese retikulum (er), periferales vesikels (v)
en 'n opvallend dun selwand (sw) te toon.
d - diktiosoom
m - mitochondrion
X5900
- FIGUUR 92: 'n Tapetumsel van T. esculentum wat aan 'n mid=
dellaagsel (mdl) grens om die relatief groot
intrasellulêre ruimte (asr) te toon.
d - diktiosoom
er - endoplasmiese retikulum
m - mitochondrion
pl - plastied
sw - selwand
v - vesikel
X5900
- FIGUUR 93: Twee aangrensende tapetumselle van
T. fassoglense om die intersellulêre ruimte
(isr) wat tussen hulle ontstaan het, te toon.
asr - intrasellulêre ruimte
m - mitochondrion
sw - selwand
v - vesikel
X4300



- FIGUUR 94: 'n Tapetumsel (tap) met aangrensende middel=
laagselle (mdl) van T. fassoglense om die
gevorderde mate van outolise wat reeds by
die selle ingetree het, te toon.
isr - intersellulêre ruimte
X7500
- FIGUUR 95: 'n Middellaagsel van T. fassoglense om die
vesikels (v) wat teenaan die selwand (sw)
versamel, te toon. mdl - middellaagsel.
X22000
- FIGUUR 96: 'n Middellaagsel van T. fassoglense om 'n loma=
soom (lo) te toon waar dit teenaan die sel=
wand (sw) voorkom. mdl - middellaagsel.
X13000
- FIGUUR 97: 'n Middellaagsel (mdl) van T. fassoglense
om die vesikels (v) te toon wat tussen die
plasmalemma (pll) en die selwand (sw) voor=
kom.
X36000



FIGUUR 98: Ordeningsdiagramme van die meiose-gegevens van twee verteenwoordigers van T. fassoglense naamlik 'n langstampertipe (plant A) en 'n kortstampertipe (plant B) om aan te dui hoe laat kariokinese en sitokinese tydens meiose van die mikrosporosiëte plaasvind, die relatiewe tydsduur van elk en die grootte van 'n blomknop waar 'n bepaalde fase voorkom. Die syfers dui die blomknoplengtes in mm aan. Elke syfer verteenwoordig een meting (een blomknop) en 'n ry syfers onder mekaar, verteenwoordig blomknoppe van dieselfde tros wat op die aangeduide tyd versamel is.
m.m. selle - mikrospoormoederselle
st.korrels - stuifmeelkorrels

ouer st. korrels	10	10	9	9	10	10	9	9	8.5	9	10	9.5	9.5	10	9.5	9	9	10	
jong st. korrels	9	9	8	8.5	8.5	9		8	8.5	8.5	9	9		9	9.5	9	8.5	8	
ou tetrade	8.5		8		8	8.5	8	8	8	8.5	8.5	8	8.5	8	8.5	7	7	8	
jong tetrade																7	6.5	6.5	7
telofase II																7	7		
anafase II															7	7	6		
metafase II															7	7			
profase II															7	6.5			
diade															6.5	6.5			
telofase I															7	6.5			
anafase I															7.5	7	6.5		
metafase I															7.5	7	7	6.5	
profase I															7.5	7	7	6.5	
einde interfa=se	7.5	7.5	7	7.5	7	7.5	7	7.5	7	7					6.5				
kallosewand=vorming	7	7	7	6.5	6.5	6.5	7	7	6.5										
m.m.selle	6	6	6.5	5	6	6	6.5	6	5.5	6	6	5.5	5.5	6	5	5	5.5	6	

A

18h30 19h00 19h30 20h00 20h30 21h00 21h30 22h00 22h30

ouer st. korrels	9	10	10	9	9	10	10	9	9	9	9	10	10	10		9	9	9	10		
jong st. korrels	8.5		9	8.5		9	9	8.5	8.5		8	10	10		8.5	8	8	9	8	9	
ou tetrade	8	8.5	9	8	8	8.5	9	8	8	8	8	9		9	8.5						
jong tetrade											7						7	7	7	6.5	7
telofase II											7				8	7.5					
anafase II															8	7.5					
metafase II															7	8	7.5				
profase II															7	7					
diade															7	6					
telofase I															7						
anafase I															7	6	7	6			
metafase I															7	7	6	7	6		
profase I															6.5	6	7	6			
einde in=terfase															7	7	6	7	7	7	6.5
kallosewand=vorming	6	6	6.5	5.5	6	6.5	6														
m.m.selle	6	5.5	6	5	6	6	6	6	6	5	6	5	5.5	6	6	6	6	6	6	5.5	6

B

18h30 19h00 19h30 20h00 20h30 21h00 21h30 22h00 22h30 23h00

FIGUUR 99: Ordeningsdiagramme van die meiose-gegewens van twee verteenwoordigers van T. esculentum naamlik 'n langstampertipe (plant A) en 'n kortstampertipe (plant B) om aan te dui hoe laat kariokinese en sitokinese tydens meiose van die mikrosporositete plaasvind, die relatiewe tydsduur van elk en die grootte van 'n blomknop waar 'n bepaalde fase voorkom. Die syfers dui die blomknoplengtes in mm aan. Elke syfer verteenwoordig een meting (een blomknop) en 'n ry syfers onder mekaar verteenwoordig blomknoppe van dieselfde tros wat op die aangeduide tyd versamel is.
m.m. selle - mikrospoormoederselle
st. korrels - stuifmeelkorrels.

ouer st. korrels	13	13	14	12	12	12	12	12	13	12	14	14	12	12	13
jong st. korrels	13	13	13	12	12	12	11	12	11	12	13	13	12	12	12
ou tetraede	11	12	13	11	11	12	11	11	11	12	13	13	12	11	12
jong tetraede									10	10	11	9	10	10	11
telofase II									10			10	9		
anafase II												10	9		
metafase II									10	9					
profase II									10	10	9				
diade									10						
telofase I							10	10	9						
anafase I							9	10	9						
metafase I						10	9	10							
profase I						10		9	9	9					
einde interfase	9	9	9	9	10	9	9								
kallosewandvorming	9	9	9	9	10	9									
m.m.selle	9	8	8	8	9	8	9	9	8	9	9	8	9	9	9
	18h30	19h00	19h30	20h00	20h30	21h00	21h30	22h00							

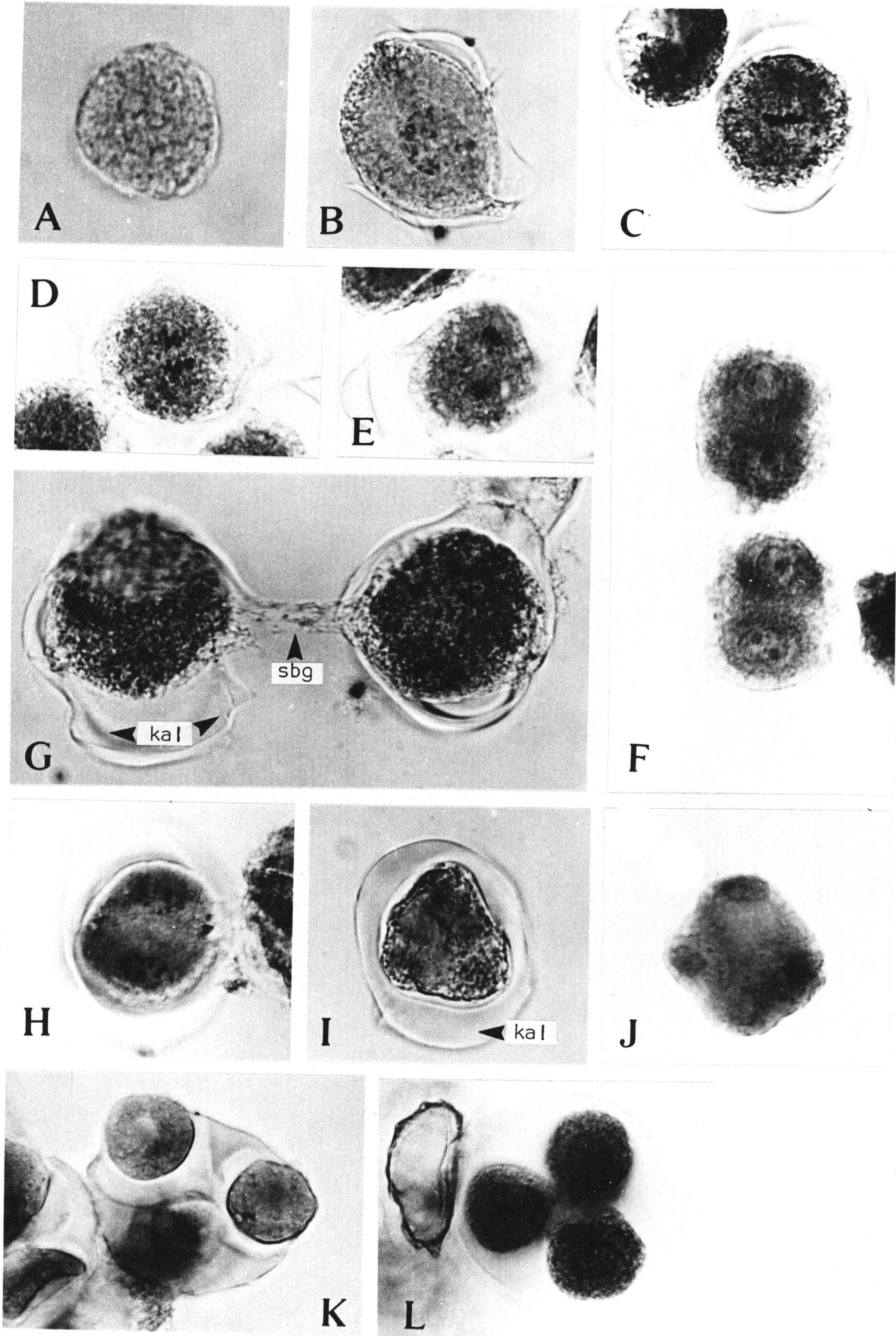
A

ouer st. korrels	10	10	10	11	11	10	11	11	11	11	11	10	10	10	11
jong st. korrels	10	10	10	11	11	10	11	11	9	11	9	10	10	10	10
ou tetraede	9	10	9	10	10	9	10	10	9	11	9	9	9	10	10
jong tetraede							9	9	8	9	9	8	8	9	9
telofase II							9	9	8	8	8	8	8		
anafase II									8	8					
metafase II									9						
profase II						8			8						
diade						8			8						
telofase I								8	8						
anafase I						8		8							
metafase I						8			7						
profase I						8		7	7						
einde interfase	8	8	8	8	7	7									
kallosewandvorming	8	8	8	8	7	7									
m.m.selle	7	7	6	7	6	6	6	6	7	7	7	7	6	7	8
	18h30	19h00	19h30	20h00	20h30	21h00	21h30	22h00							

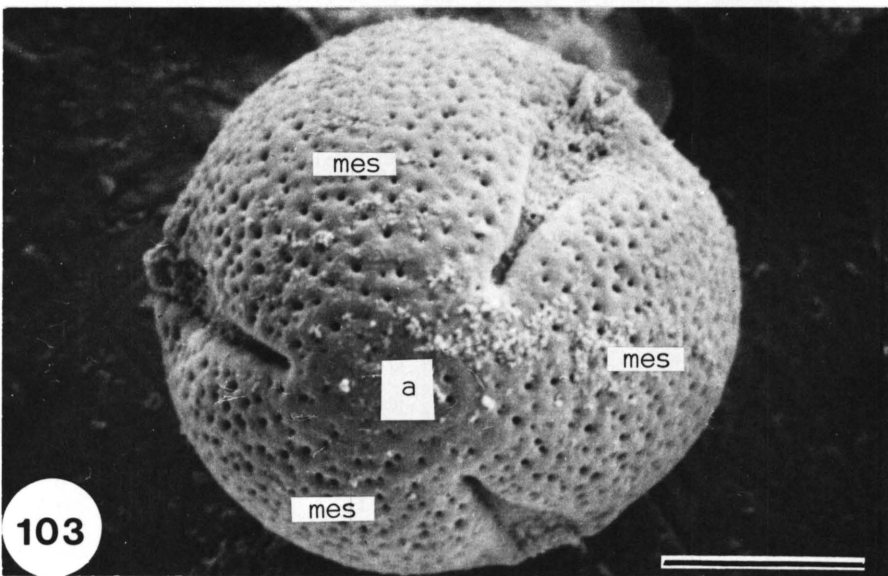
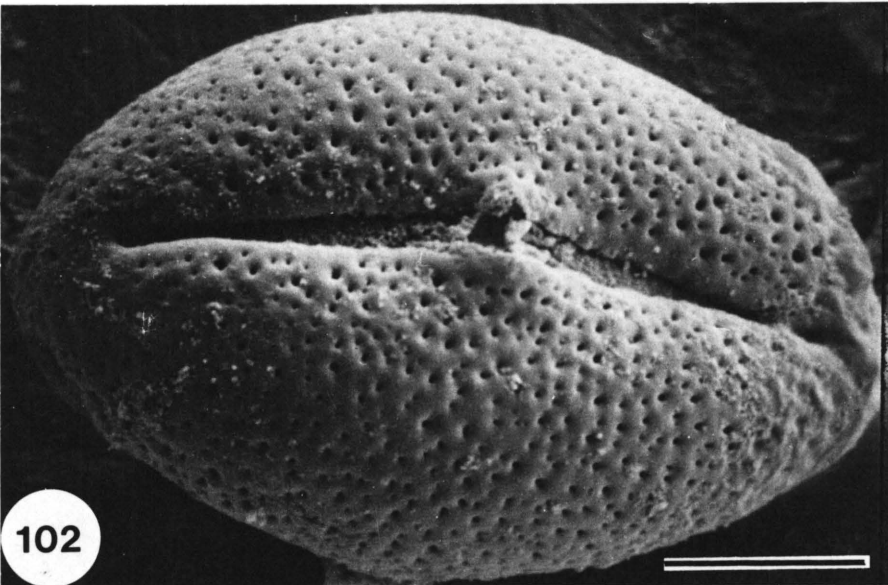
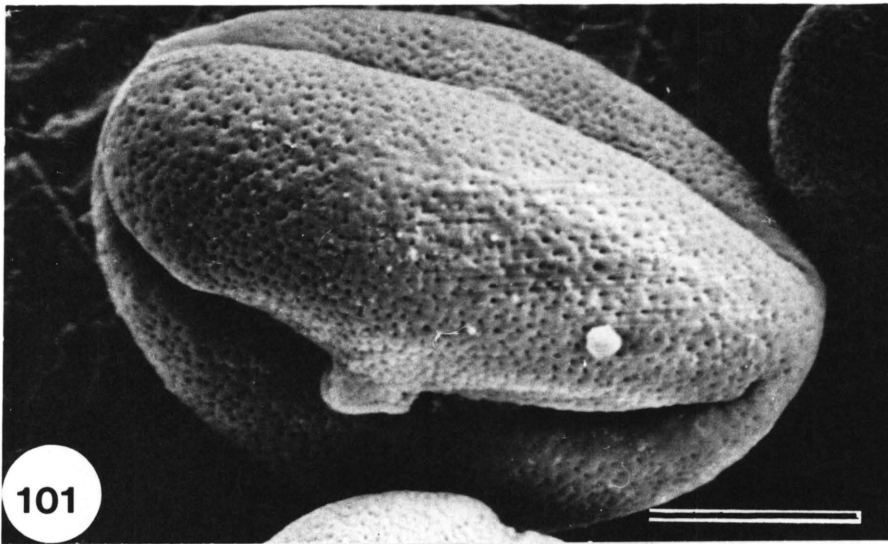
B

FIGUUR 100: Meiose-stadiums van mikrosporosiete van T. esculentum

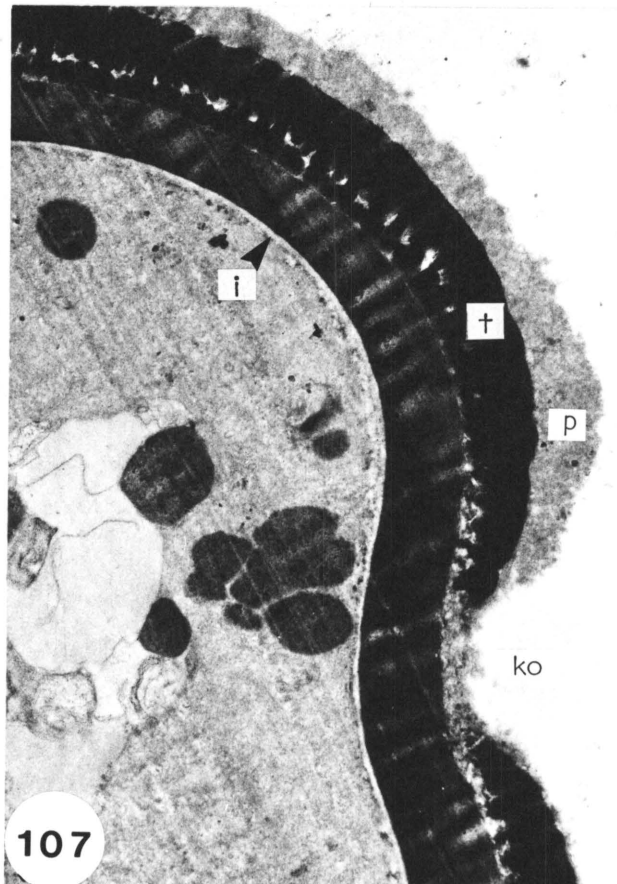
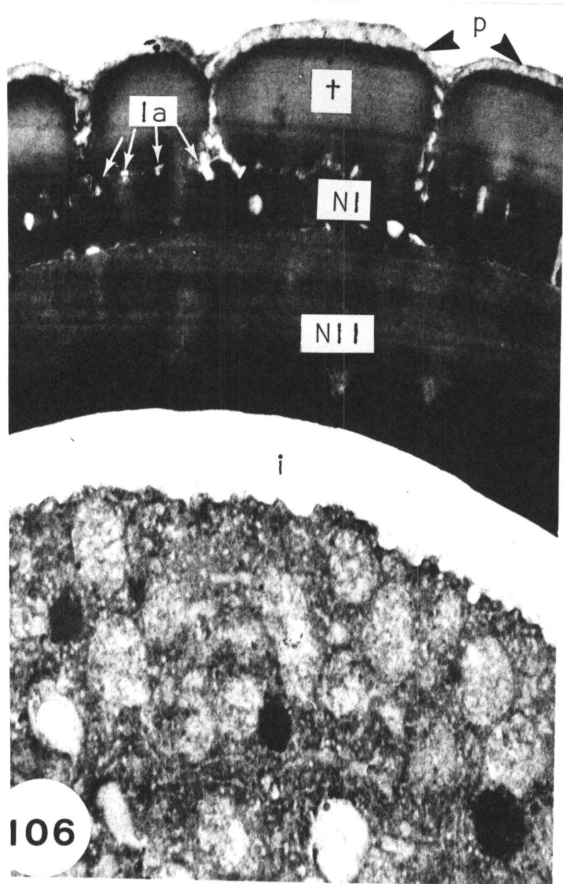
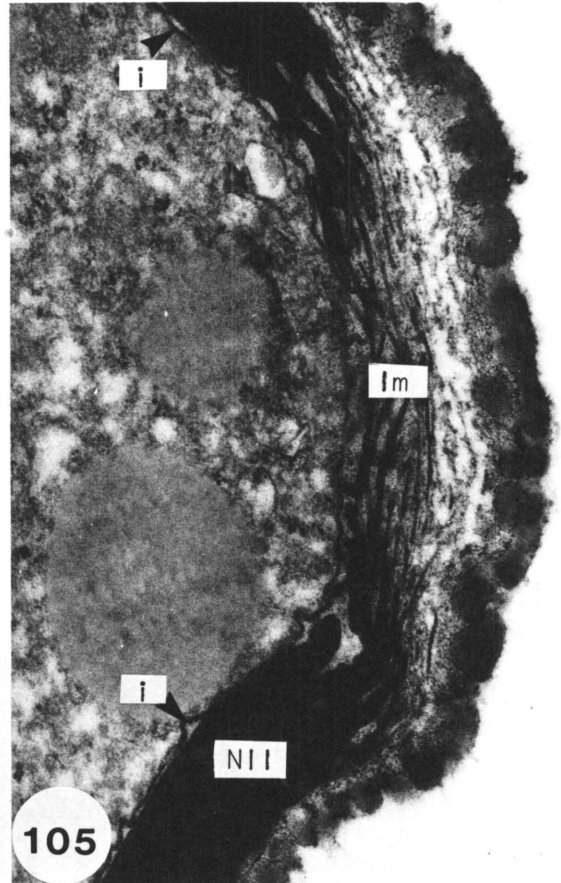
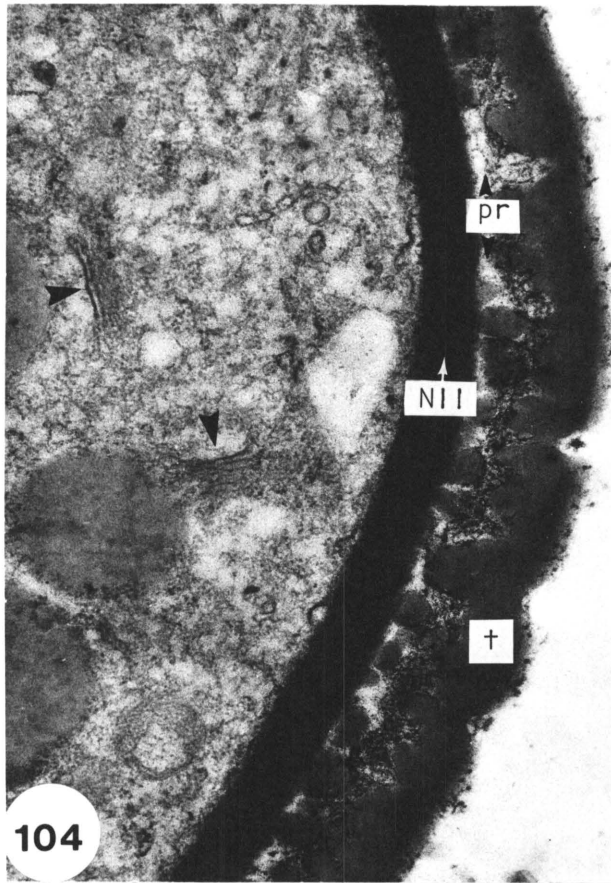
- A - Interfase
 - B - Profase I
 - C - Metafase I
 - D - Anafase I
 - E - Telofase I
 - F - Diadestadium
 - G - Profase II
 - H - Metafase II
 - I - Telofase II (vroeg)
 - J - Telofase II (laat)
 - K - Mikrospoortetrade
 - L - Mikrospoortetrade kort voor vrystelling van die mikrospore
- kal - kallosewand
sbg - sitoplasmabrug
Skaalmerker = 20 μ m



- FIGUUR 101: 'n Stuiifmeelkorrel van T. esculentum om die vorm daarvan en die skulptuur van die eksien te toon.
Skaalmerker = 10 μ m
- FIGUUR 102: 'n Stuiifmeelkorrel van T. fassoglense om die vorm daarvan en die skulptuur van die eksien te toon.
Skaalmerker = 10 μ m
- FIGUUR 103: 'n Stuiifmeelkorrel van T. fassoglense soos van 'n poolkant gesien.
a - apokolpium
mes - mesokolpium
Skaalmerker = 10 μ m

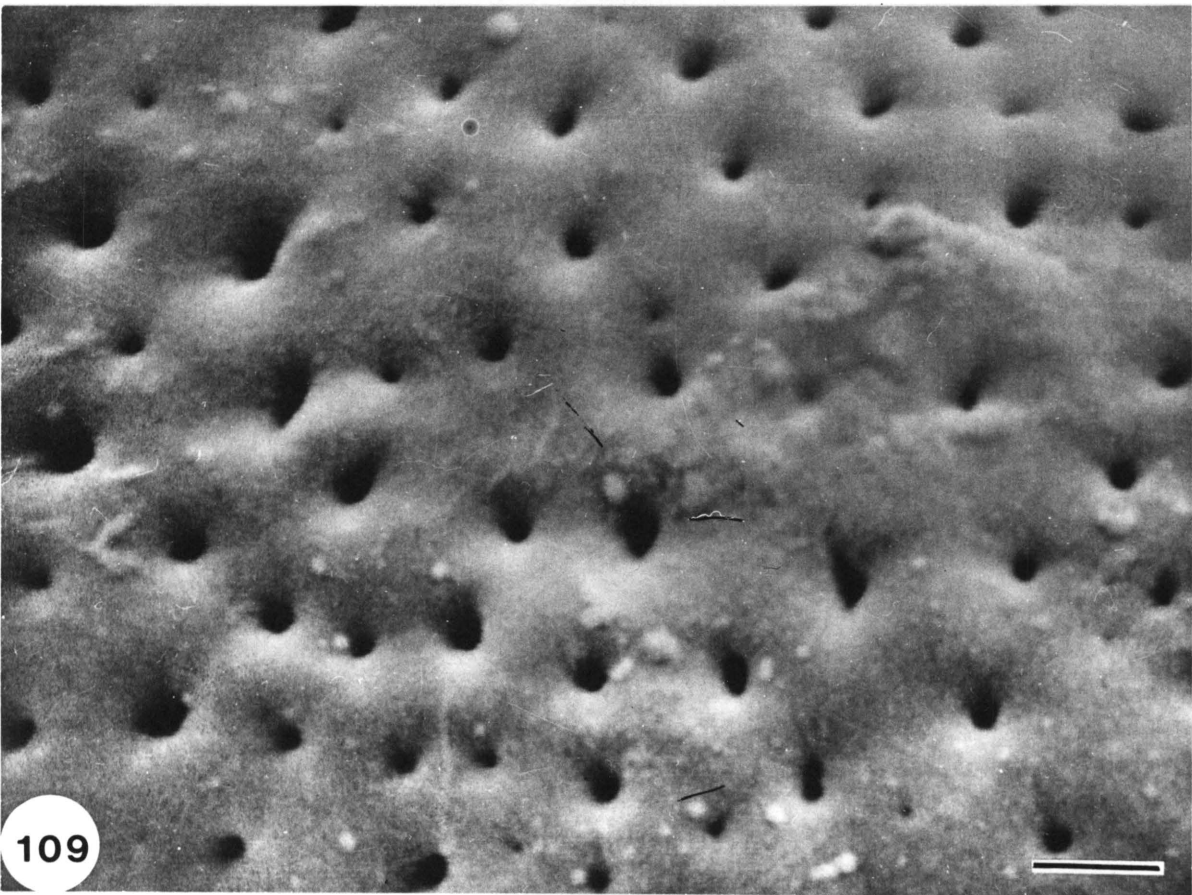
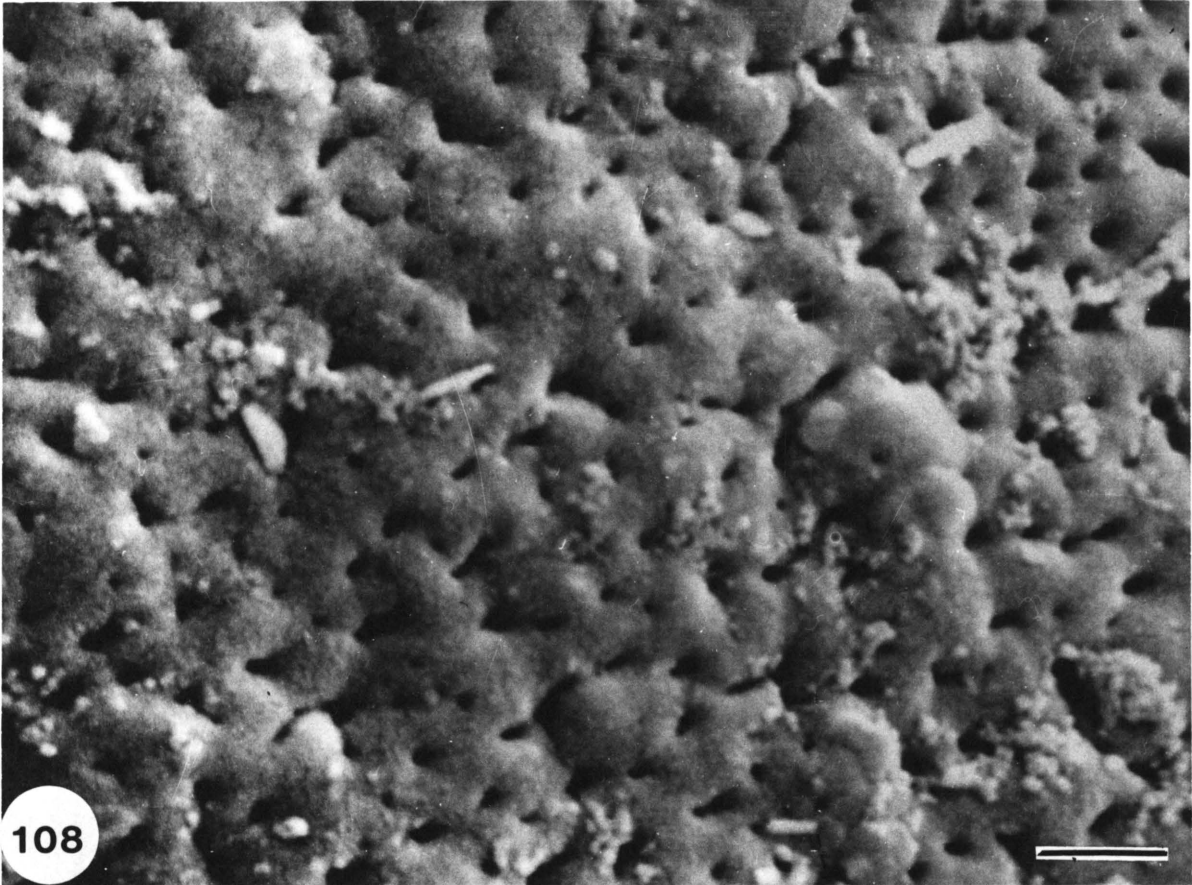


- FIGUUR 104: Deursnee van 'n onvolwasse stuifmeelkorrel van T. esculentum. Let op die afwesigheid van 'n duidelike laag pollenkit.
N_{II} - neksien II
pr - primeksien
t - tektum
pyltjies dui diktiosome aan.
X22000
- FIGUUR 105: Deursnee van 'n relatief jong stuifmeelkorrel van T. esculentum om die lamellas (lm) van die neksien II (N_{II}) in 'n poriumgebied te toon.
Let op die jong intien (i) wat begin verskyn.
X 18000
- FIGUUR 106: Deursnee van 'n volwasse stuifmeelkorrel van T. fassoglense om die onderdele van die sporoderm en die relatiewe diktes van die lae te toon. Let op die dik tektum (t) en die pollenkit (p) wat op die tektum en in die tektumka-naaltjies voorkom.
i - intien
la - lakunas
N_I - neksien I
N_{II} - neksien II
X 98000
- FIGUUR 107: 'n Bykans volwasse stuifmeelkorrel van T. fassoglense om 'n kolpium (ko) soos in dwarssnee gesien, te toon.
i - intien
p - pollenkit
t - tektum
X59000

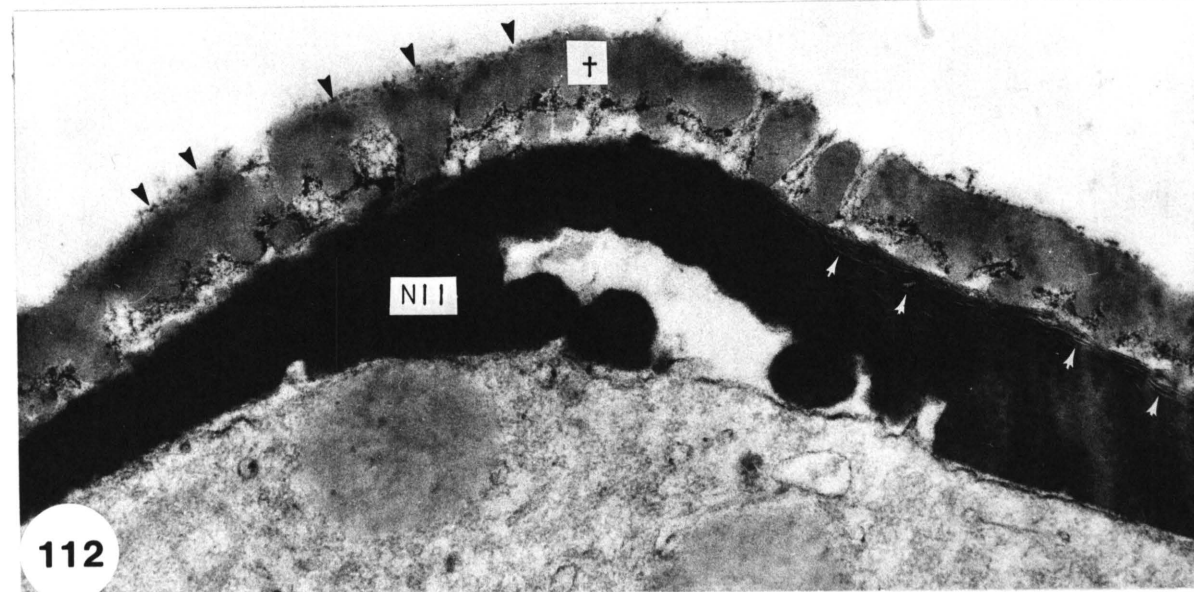
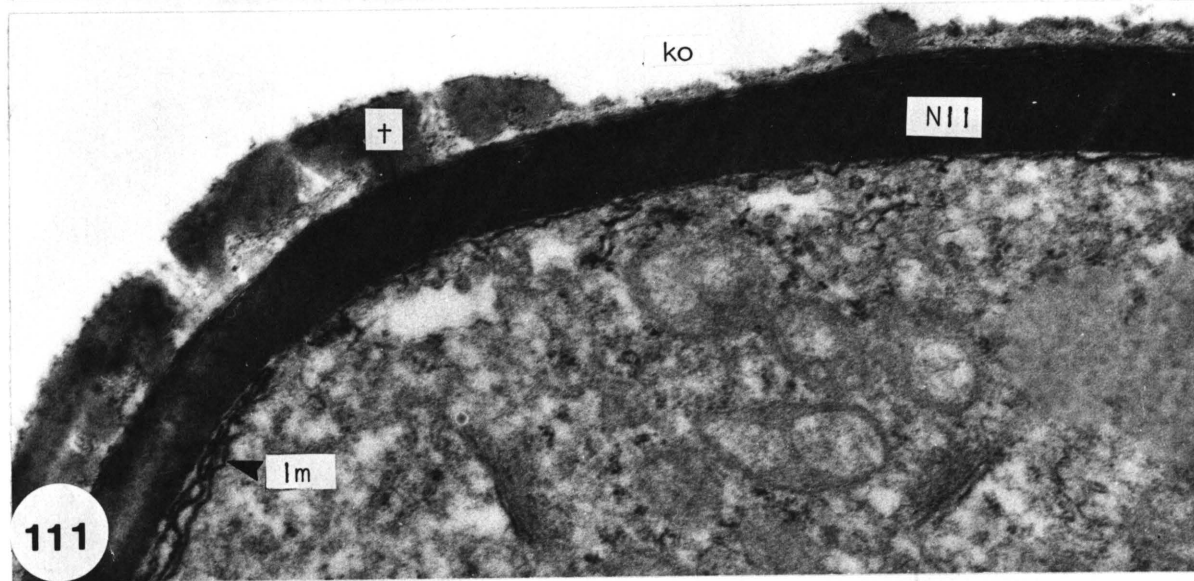
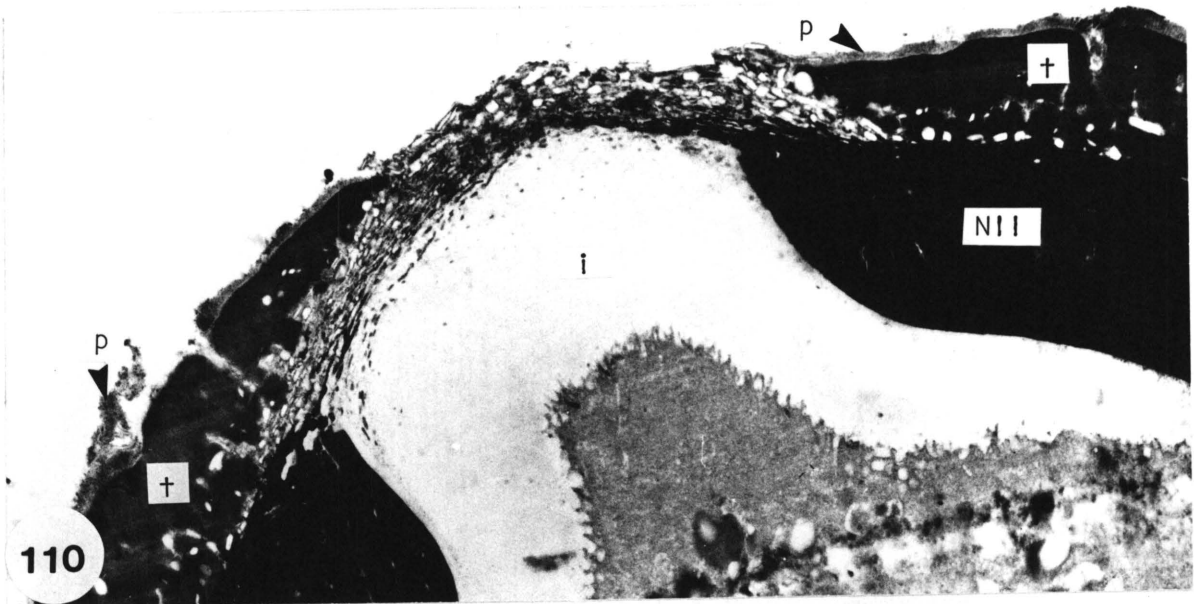


FIGUUR 108: Die oppervlakskulptuur van 'n T. esculentum
stuiifmeelkorrel.
Skaalmerker = 1 μ m

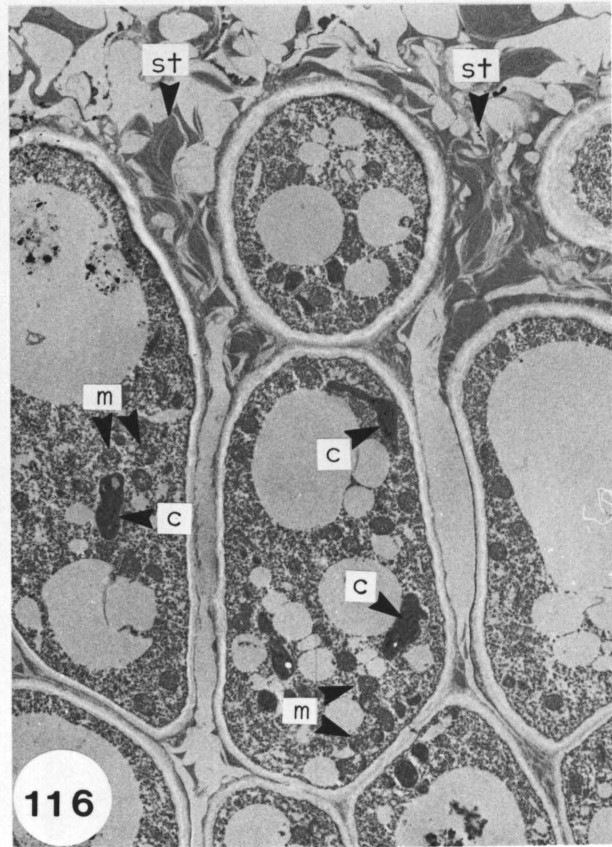
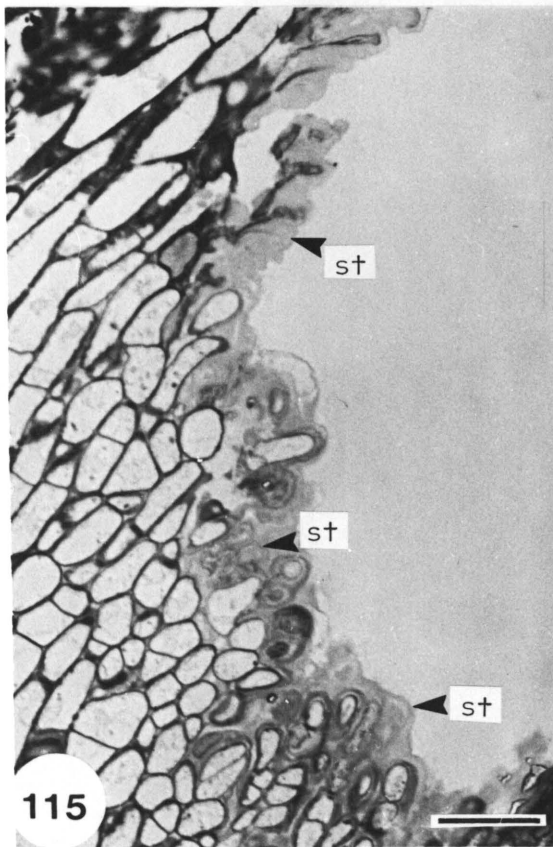
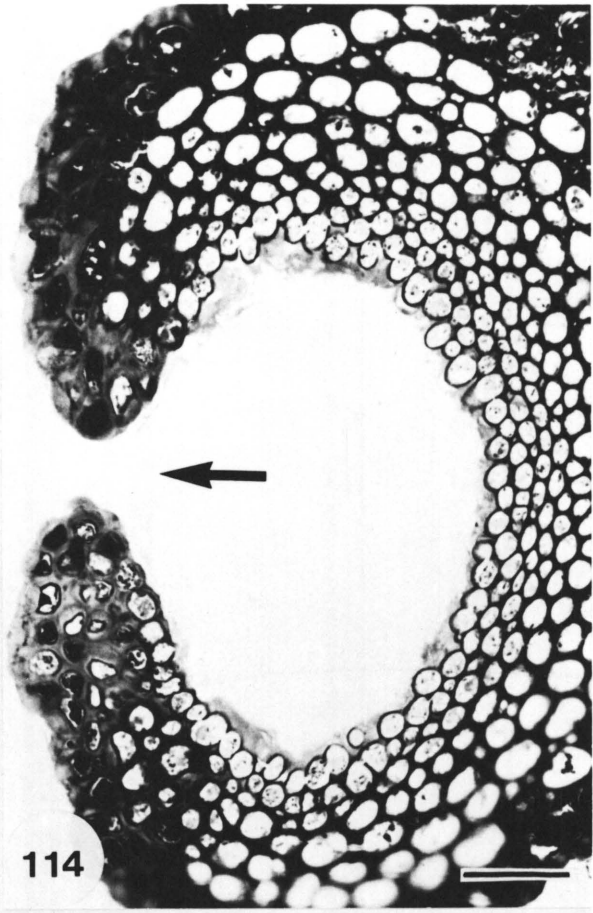
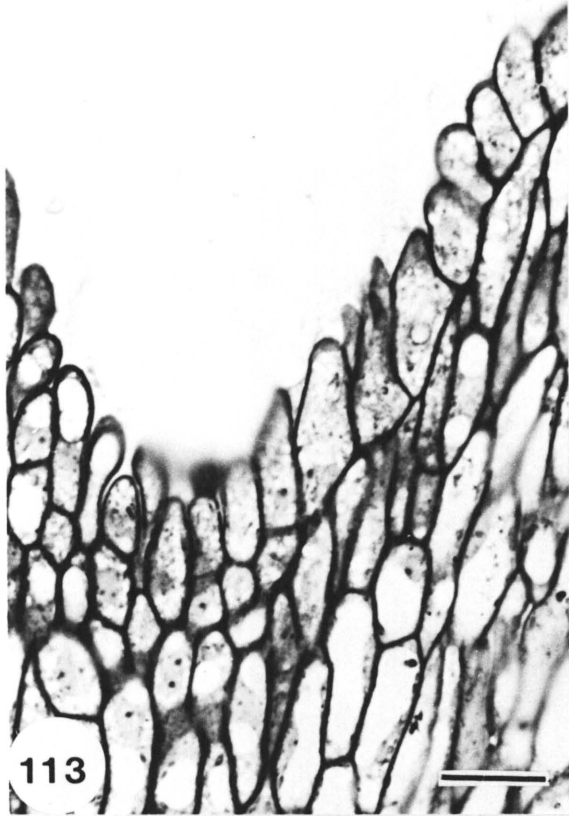
FIGUUR 109: Die oppervlakskulptuur van 'n T. fassoglense
stuiifmeelkorrel.
Skaalmerker = 1 μ m



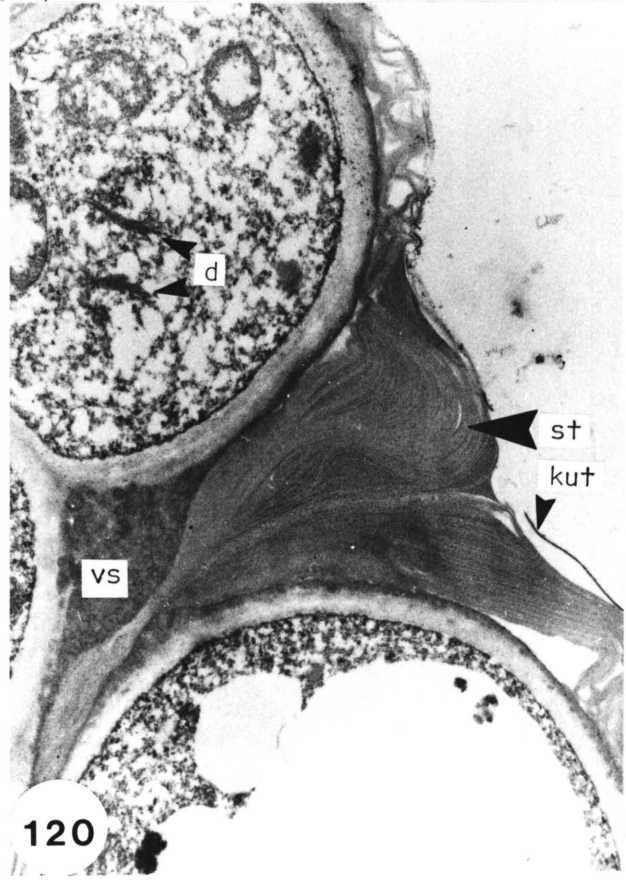
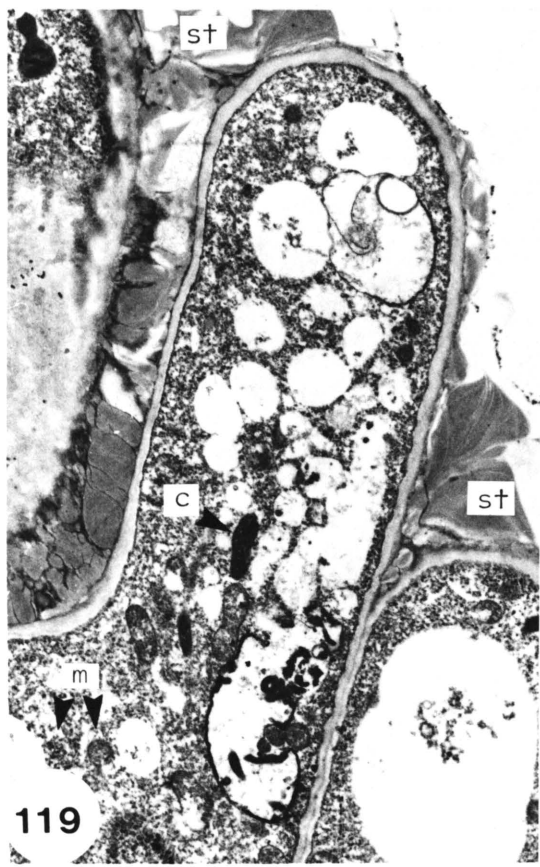
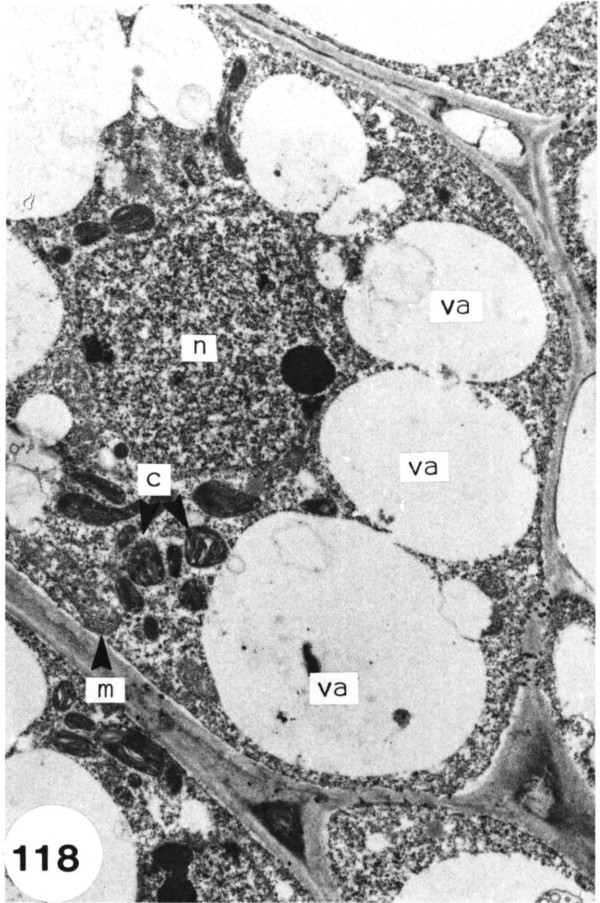
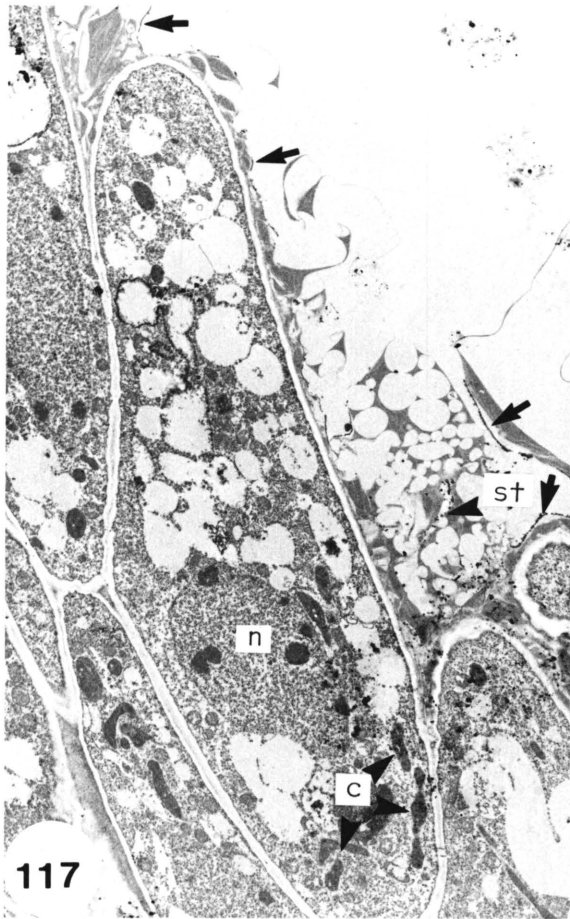
- FIGUUR 110: Deursnee van 'n T. fassoglense-stuifmeelkorrel om die bou van die sporoderm in 'n poriumgebied te toon.
i - intien
N_{II} - neksien II
p - pollenkit
t - tektum
X75000
- FIGUUR 111: Deursnee van 'n T. esculentum-stuifmeelkorrel om die sporopolleniendraende lamellas (lm) aan die binnekant van die neksien II (N_{II}) te toon.
ko - kolpiumgebied
t - tektum
X18000
- FIGUUR 112: Deursnee van 'n T. esculentum-stuifmeelkorrel om die finale stadium in die konsolidasie van die lamellas (wit pyltjies) in die neksien II (N_{II}) te toon.
Let op die fyn pollenkitdruppels (swart pylpunte) wat buite op die tektum (t) voorkom.
X18000



- FIGUUR 113: 'n Stempel van T. esculentum soos in lengtesnee gesien, om die laag voering= selle in die stempel te toon.
Skaalmerker = 20 μm .
- FIGUUR 114: 'n Stempel van T. esculentum soos in 'n dwarssnee gesien, om die laag voering= ringselle in die stempel te toon.
Die kraagopening (pyltjie) sluit verder proksimaal by die stylnaat aan.
Skaalmerker = 30 μm .
- FIGUUR 115: 'n Stempelgedeelte van T. esculentum, in lengtesnee, om die mate waarin die stempelsekreet (st) die papilselle bedek, te illustreer.
Skaalmerker = 20 μm
- FIGUUR 116: Papilselle van 'n T. esculentum-stempel, in lengtesnee, om die mitochondrions (m), chloroplaste (c) en stempelsekreet (st) te toon.
X2800



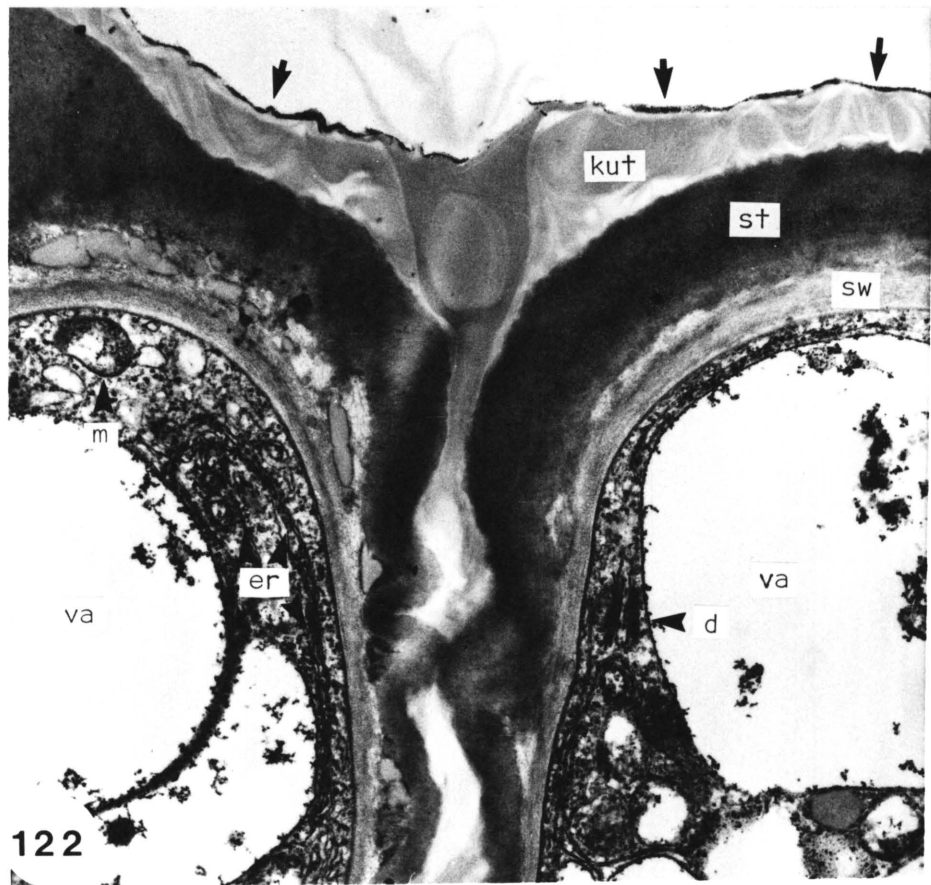
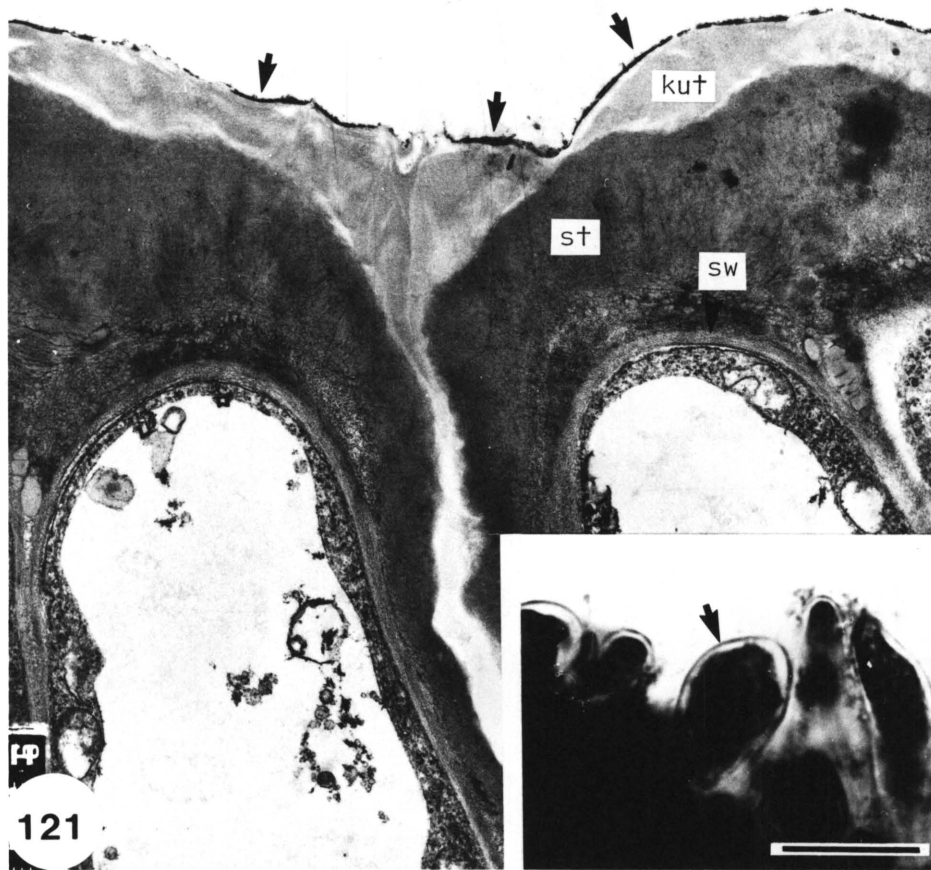
- FIGUUR 117: Stempelpapille (tipe B) van T. esculentum, in lengtesnee. Die nukleus (n) en meeste van die chloroplaste (c) kom basaal in die sel voor. Kutikulafragmente (pyltjies) en die stempelsekreet (st) is buite die selle sigbaar.
X2800
- FIGUUR 118: 'n Stempelpapil van T. fassoglense, in lengtesnee, om die chloroplaste (c), mitochondrions (m) en vakuole (va) te toon. Die nukleus (n) kom basaal in die papilsel voor.
X4300
- FIGUUR 119: Stempelpapille van T. esculentum, in lengtesnee, ongeveer drie dae na antese. Die mitochondrions (m) en chloroplaste (c) is minder as by jonger papilselle. Kutikulafragmente is skaars buite die stempelsekreet (st) sigbaar.
X4300
- FIGUUR 120: 'n Gedeelte van twee stempelpapille van T. esculentum om 'n vesikelswerm (vs) en die stempelsekreet (st) met 'n fyn gestrepte, lipiedagtige tekstuur tussen die papilselle te illustreer.
d - diktiosome
kut - kutikula
X9800



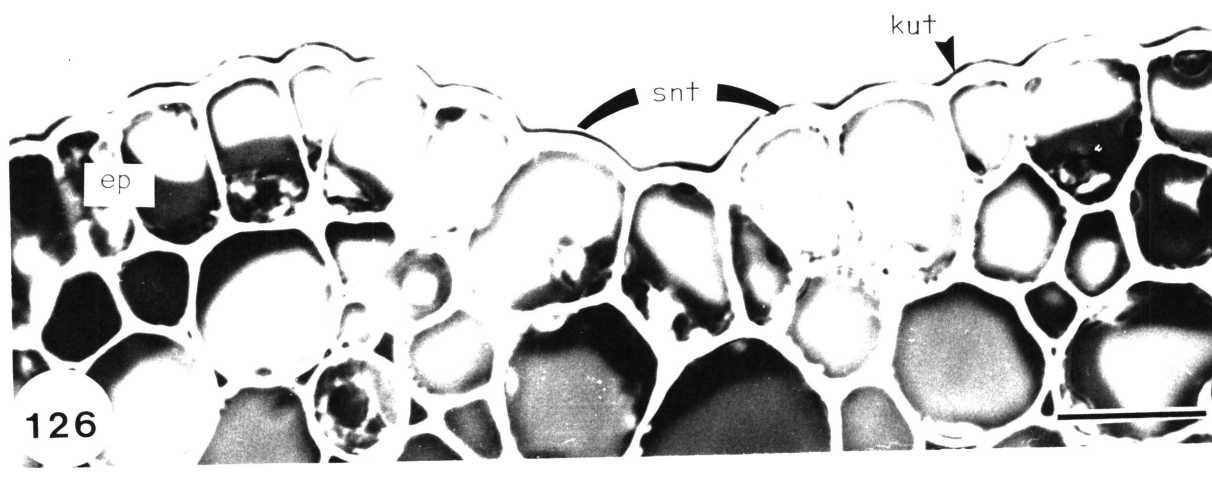
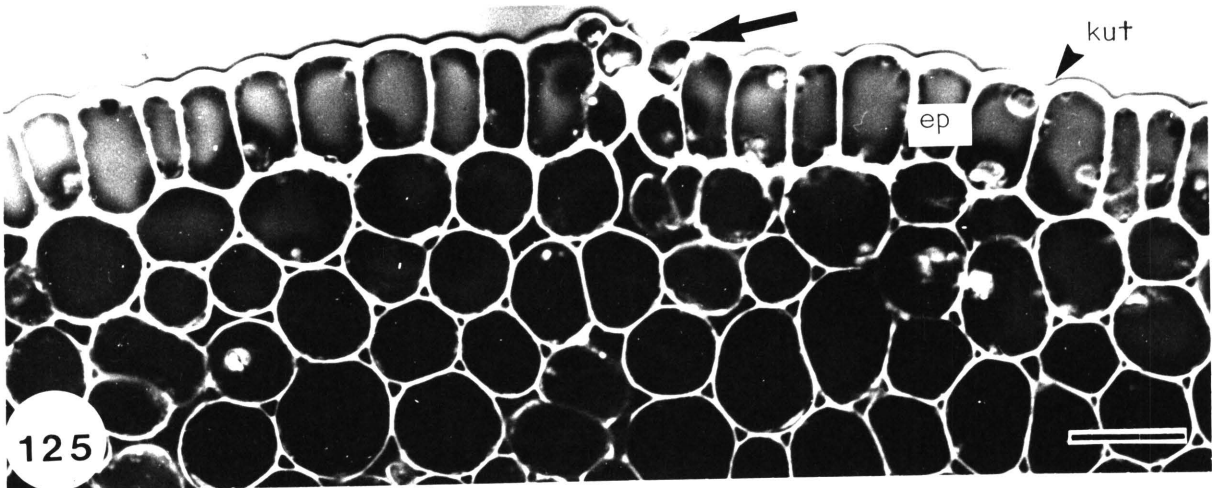
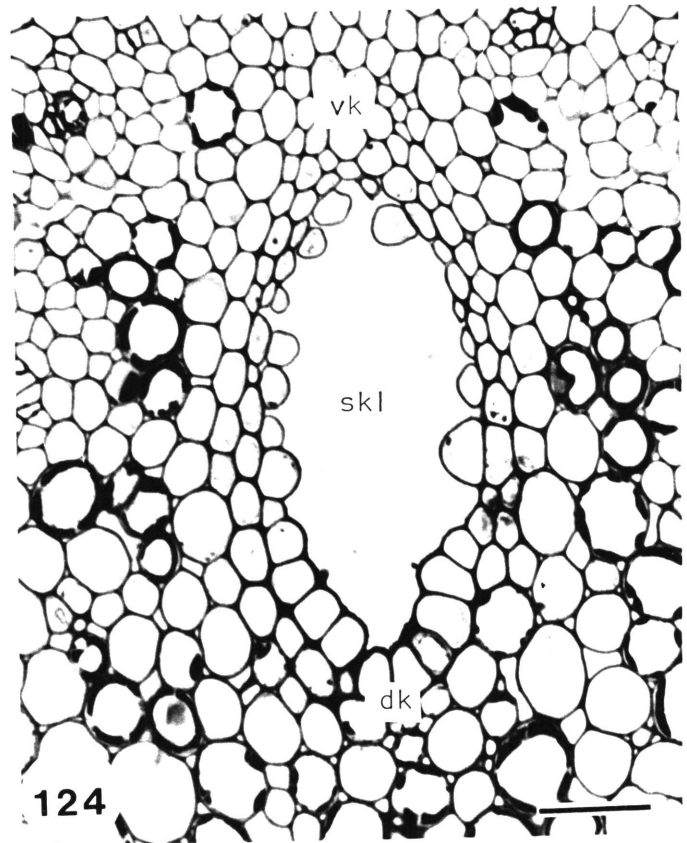
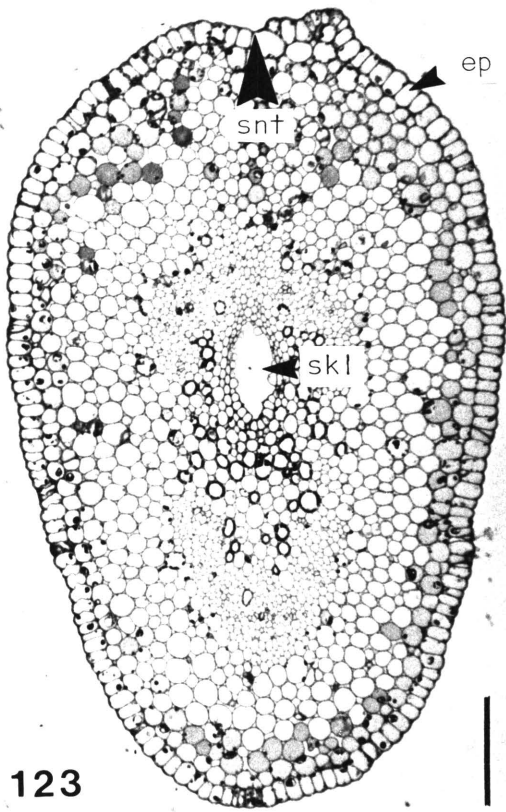
FIGUUR 121: Stempelpapille (tipe A) van T. fassoglense in lengtesnee. Die papille kom na aan die stempelrand voor en min organelle is nog in die sitoplasma sigbaar. Die grens tussen die selwand (sw) en die stempelsekreet (st) is nie duidelik nie, maar die kutikula (kut) met die proteïen-agtige lagie (pyle) aan die buitekant van die sel is maklik onderskeibaar.
X7500

Inlas: Stempelpapilselle van T. esculentum toon 'n positiewe reaksie (pyltjie) vir proteïene buite die selwande, na kleuring met broom-fenolblou.

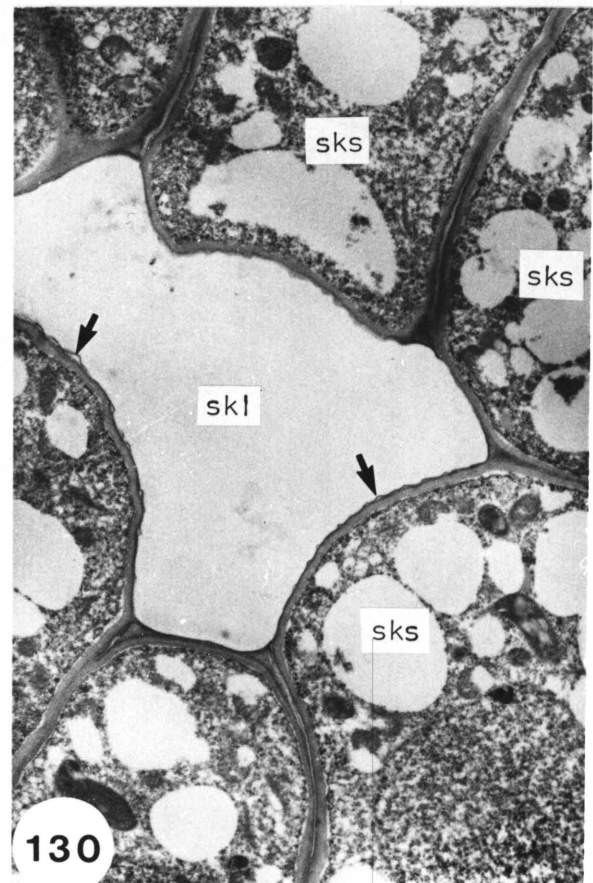
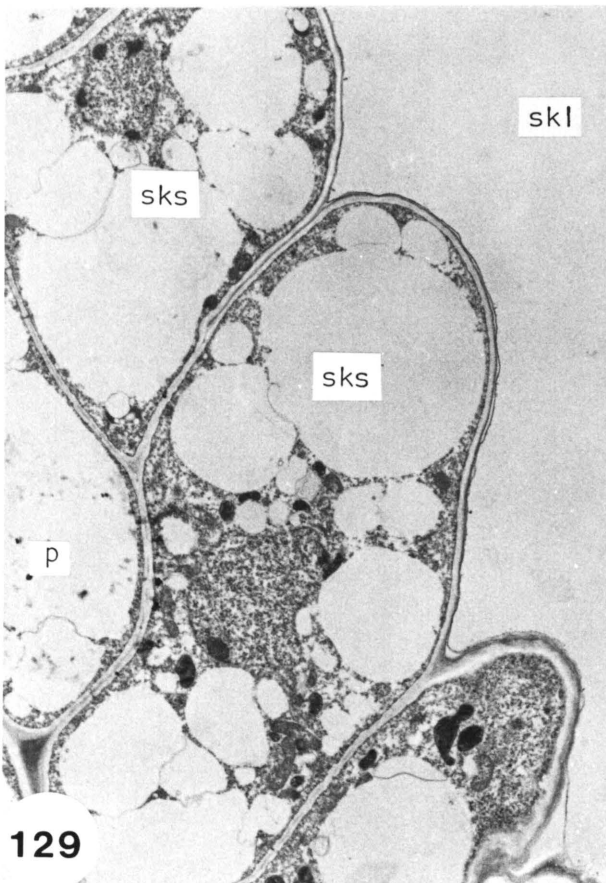
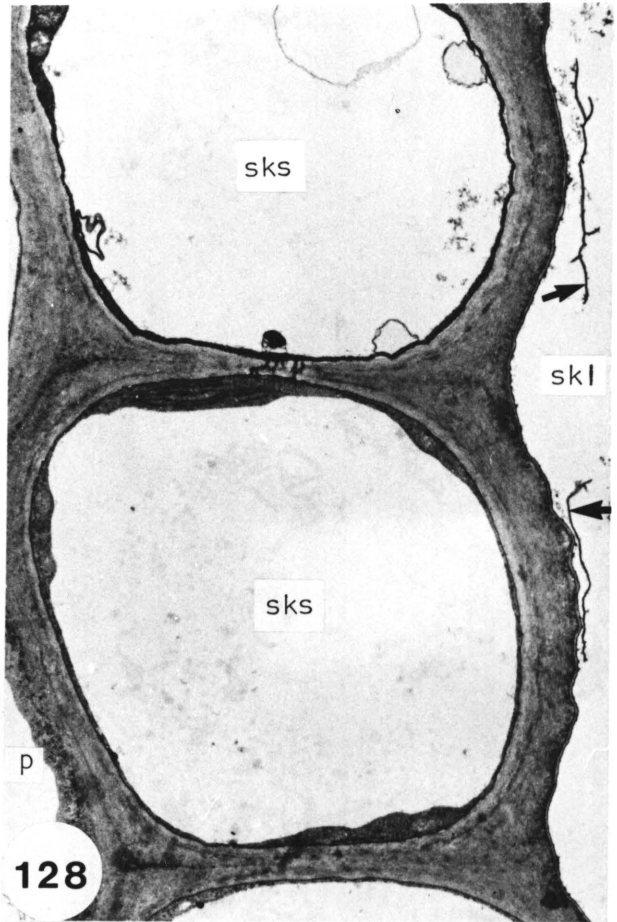
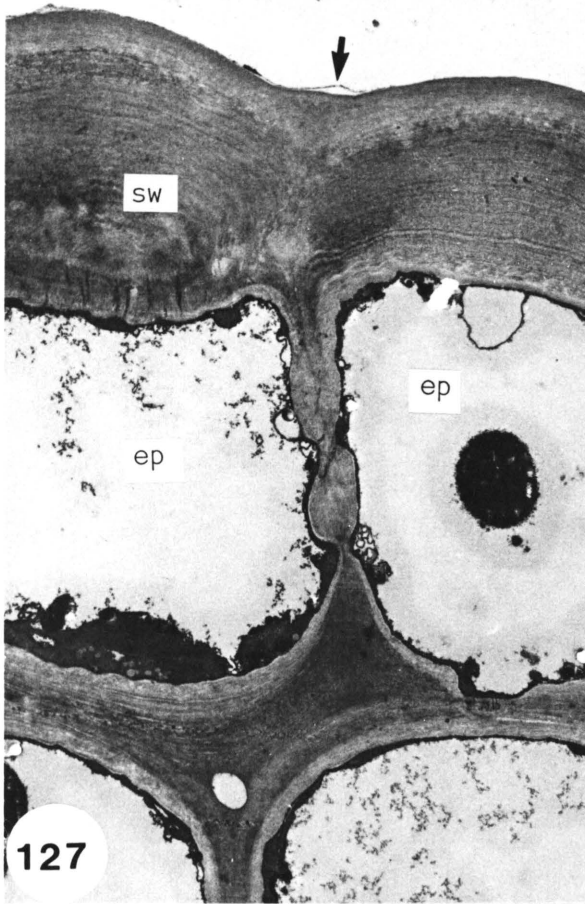
FIGUUR 122: Gedeeltes van twee stempelpapille (tipe A) van T. esculentum in 'n lengtesnee om die stempelsekreet (st), gefragmenteerde proteïenlagie (pyltjies) en oorblywende selorganelle soos mitochondrions (m) en diktiosome (d) te toon. Let op die onaktiewe diktiosome en die moeilik onderskeibare selwande (sw), veral aan die buitekant van die sel.
er - endoplasmiese retikulum
kut - kutikula
va - vakuole
X7500



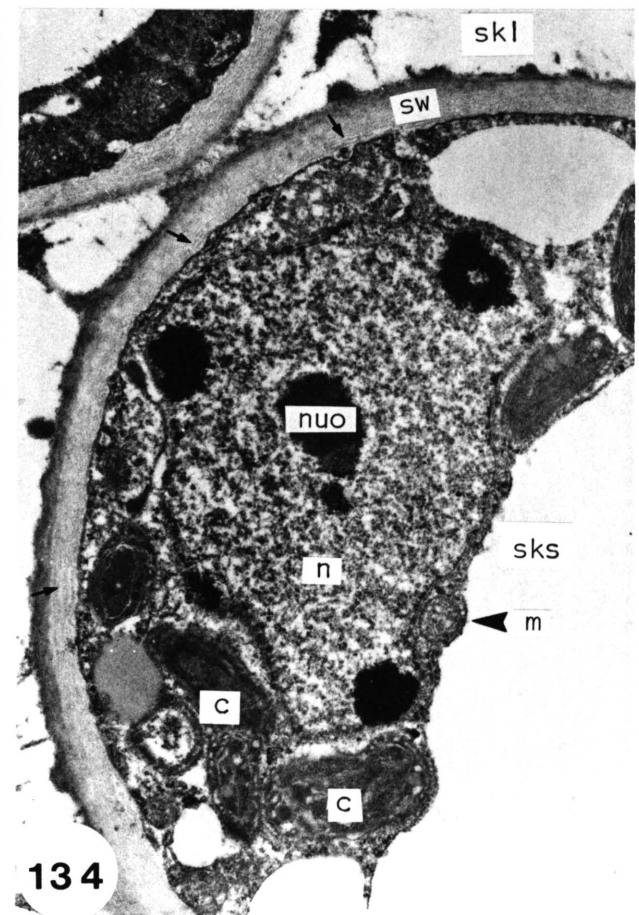
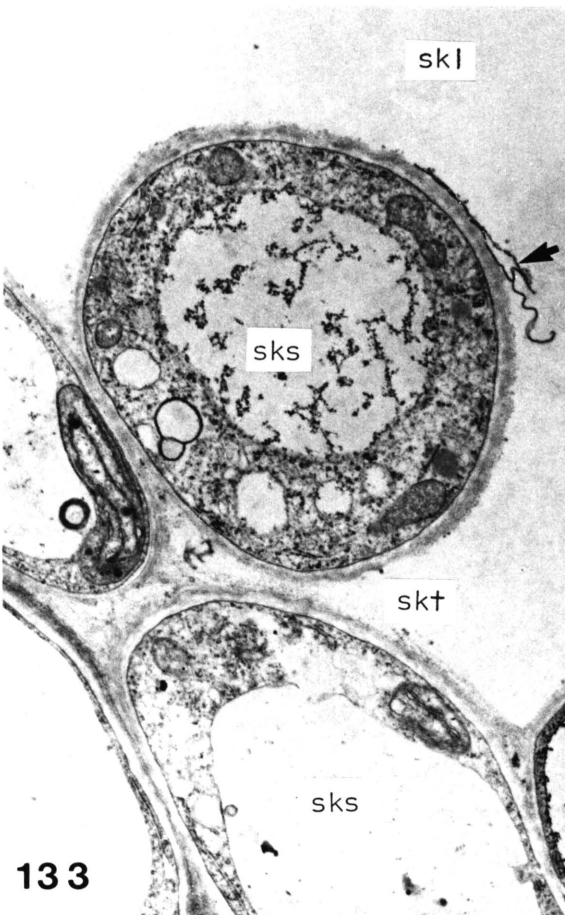
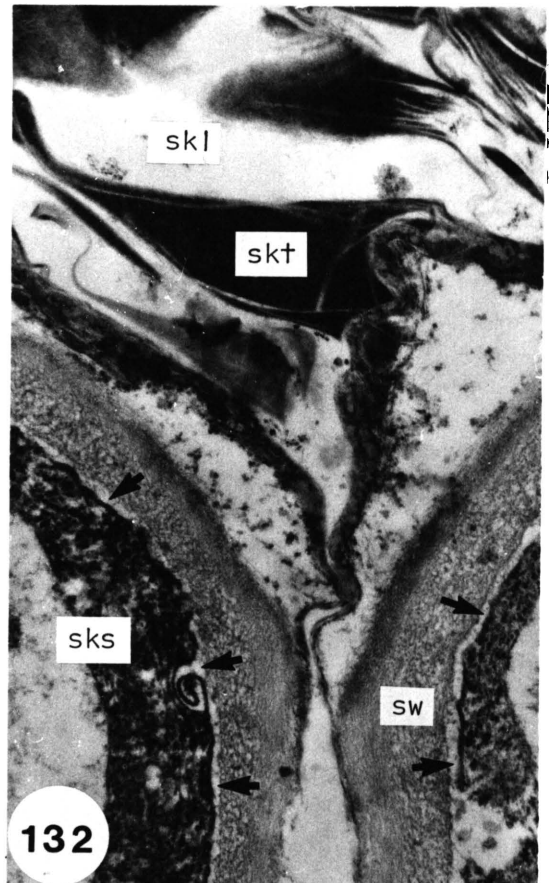
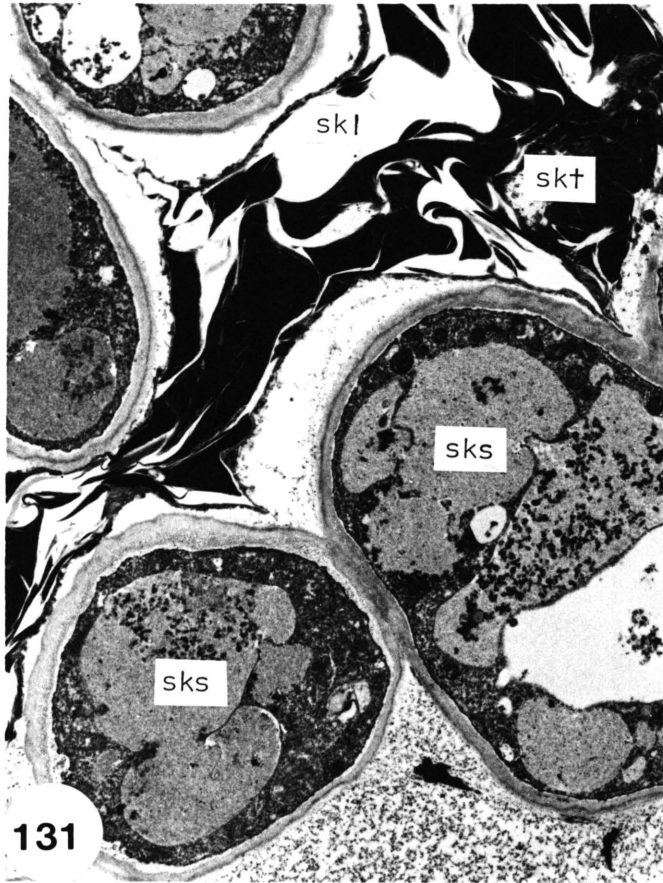
- FIGUUR 123: 'n Styl van T. esculentum in dwarssnee gesien ongeveer halfpad tussen die stempel en die vrugbeginsel, om die stylkanaal (skl), radiaal gestrekte epidermisselle (ep) en die stylnaat (snt) te toon. Skaalmerker = 100 μ m.
- FIGUUR 124: 'n Gedeelte van 'n styl van T. esculentum in 'n dwarssnee gesien, ongeveer halfpad tussen die stempel en die vrugbeginsel, om die stylkanaal (skl) en die twee tipes voeringselle, wat onderskeidelik aan die ventraalkant (vk) en die dorsaalkant (dk) geleë is, te toon. Skaalmerker = 20 μ m.
- FIGUUR 125: 'n Gedeelte van die styl van T. esculentum in 'n dwarssnee gesien om veral die bou van die epidermis (ep) en die teenwoordigheid van 'n kutikula (kut) te toon. Pyltjie dui stoma aan laterale kant van styl. Skaalmerker = 20 μ m.
- FIGUUR 126: 'n Gedeelte van die styl van T. esculentum in 'n dwarssnee gesien om veral die bou van die epidermis (ep) van die stylnaat te toon. snt = stylnaat. Skaalmerker = 20 μ m.



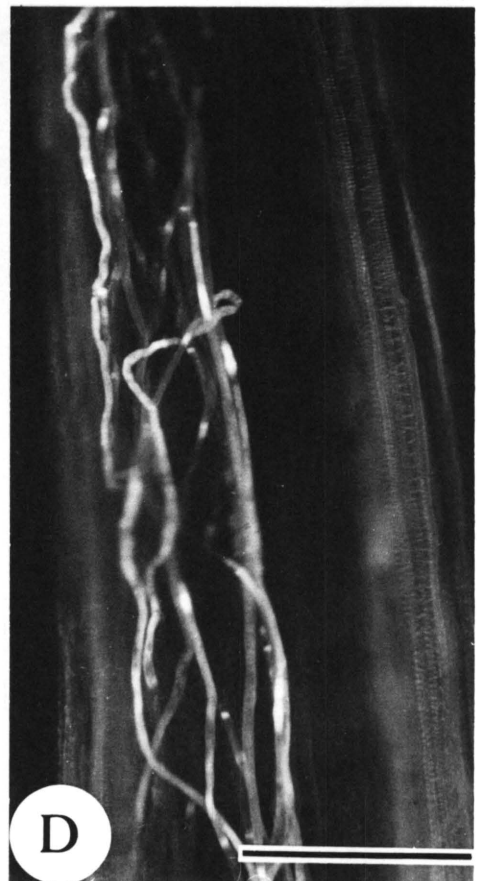
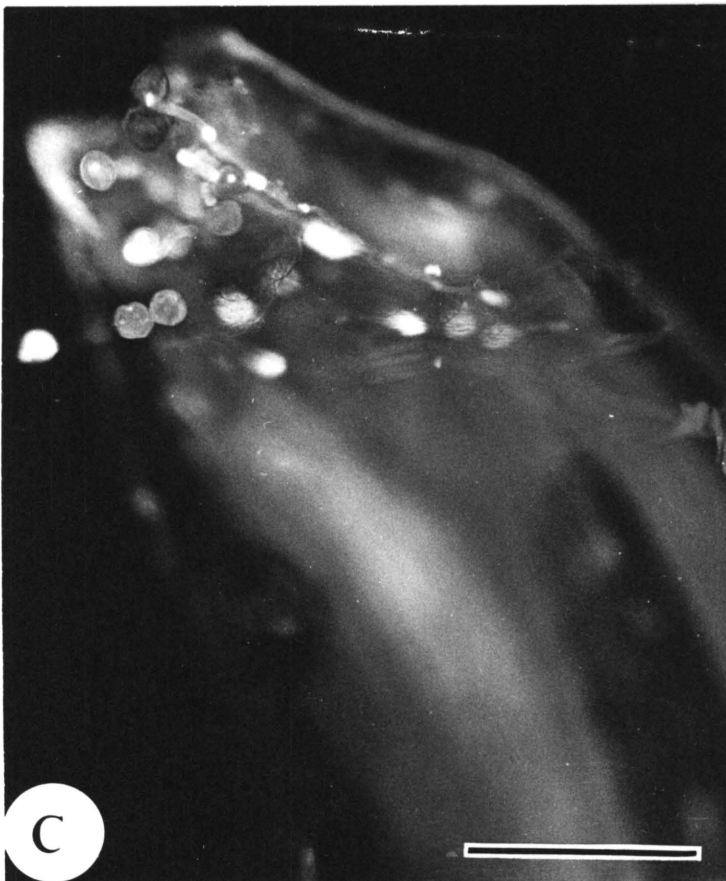
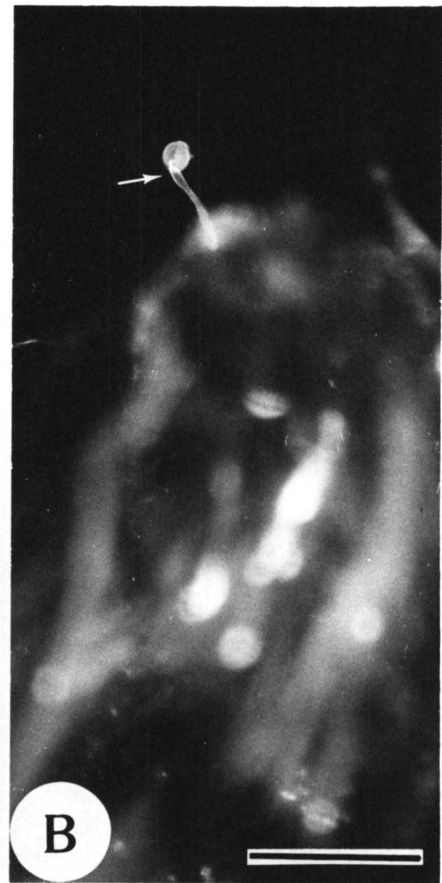
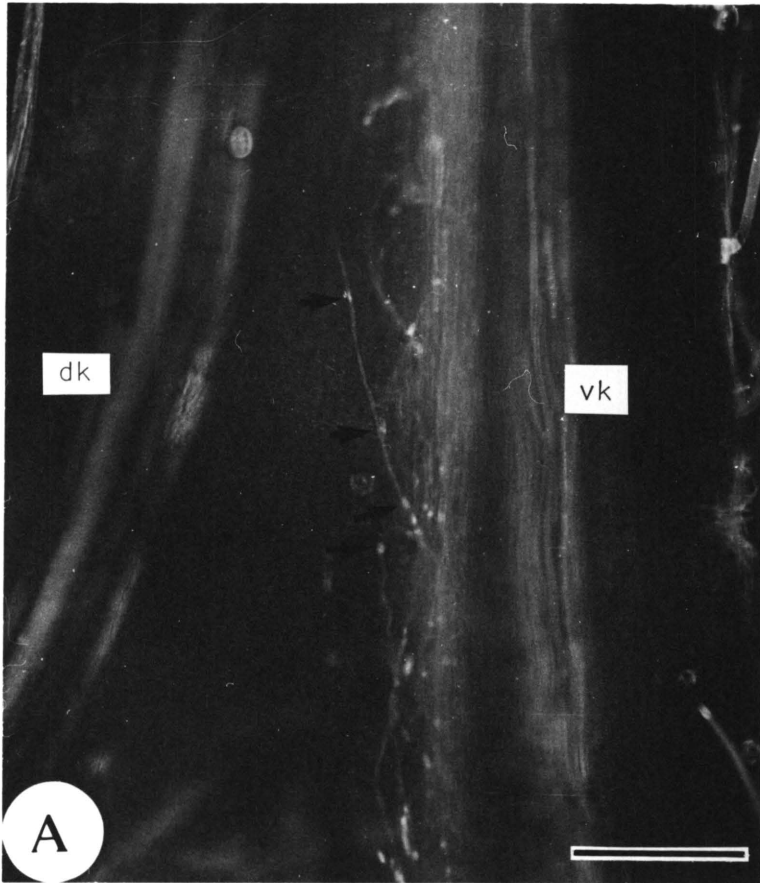
- FIGUUR 127: 'n Gedeelte van die stylepidermis (ep) van T. fassoglense in die stylnaatgebied om die relatief dik buitenste tangensiale selwand (sw) van hierdie selle te toon. Pyltjie dui kutikula aan.
X 2800.
- FIGUUR 128: 'n Gedeelte van die laag dikwandige voering= selle (sks) van T. fassoglense in 'n dwarssnee gesien. Die kutikula fragmenteer (pyltjies) maar geen stylkanaalsekreet of intersellulêre ruimtes kom voor nie.
p - parenchimatiese buurselle van die voering= selle
skl - stylkanaal
X 4300
- FIGUUR 129: 'n Gedeelte van die laag ventraal geleë geleidingselle (sks) van T. esculentum in 'n lengtesnee gesien.
p - parenchimatiese buurselle van die geleidingselle
skl - stylkanaal
X 3600
- FIGUUR 130: 'n Stylkanaal van T. fassoglense in 'n dwarssnee van die styl, na aan die vrugbeginsel, om die relatief smal stylkanaal (skl) en die omringende geleidingselle (sks) te toon. Geen stuifmeelbuise kom voor nie en die kutikula (pyltjies) is nog grootliks teenaan die selwande geleë.
X 5900



- FIGUUR 131: 'n Gedeelte van 'n stylkanaal (skl) van T. esculentum in 'n dwarssnee van die styl gesien om die voeringlaag geleidingselle (sks) en die versamelende stylkanaalsekreet (skt) te toon.
X 4300
- FIGUUR 132: 'n Gedeelte van 'n stylkanaal (skl) van T. fassoglense in 'n dwarssnee gesien om die stylkanaalsekreet (skt), gelakuneerde selwande (sw) en die ruimte wat tussen die plasmalemma (pyltjies) en die selwand ontstaan, aan te dui.
sks - geleidingsel
X 22000
- FIGUUR 133: 'n Gedeelte van 'n stylkanaal (skl) van T. esculentum in 'n dwarssnee gesien om die elektrondeurlatende stylkanaalsekreet (skt) en die gefragmenteerde kutikula (pyltjie) teenaan die geleidingselle (sks) aan te dui.
X 7500
- FIGUUR 134: 'n Geleidingsel van T. esculentum in 'n dwarssnee gesien om die selwand (sw), veral die deel wat grens aan die stylkanaal (skl) te toon wat in dun lagies (pyltjies) opbreek.
c - chloroplaste
m - mitochondrion
n - nukleus
nuo - nukleolus
sks - geleidingsel
X 9800



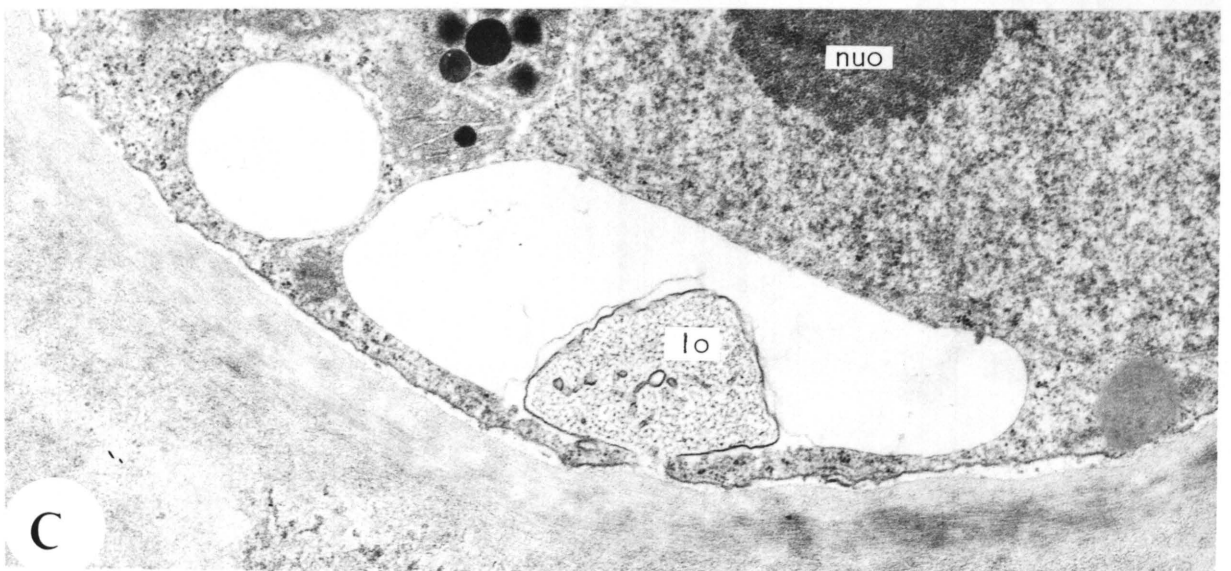
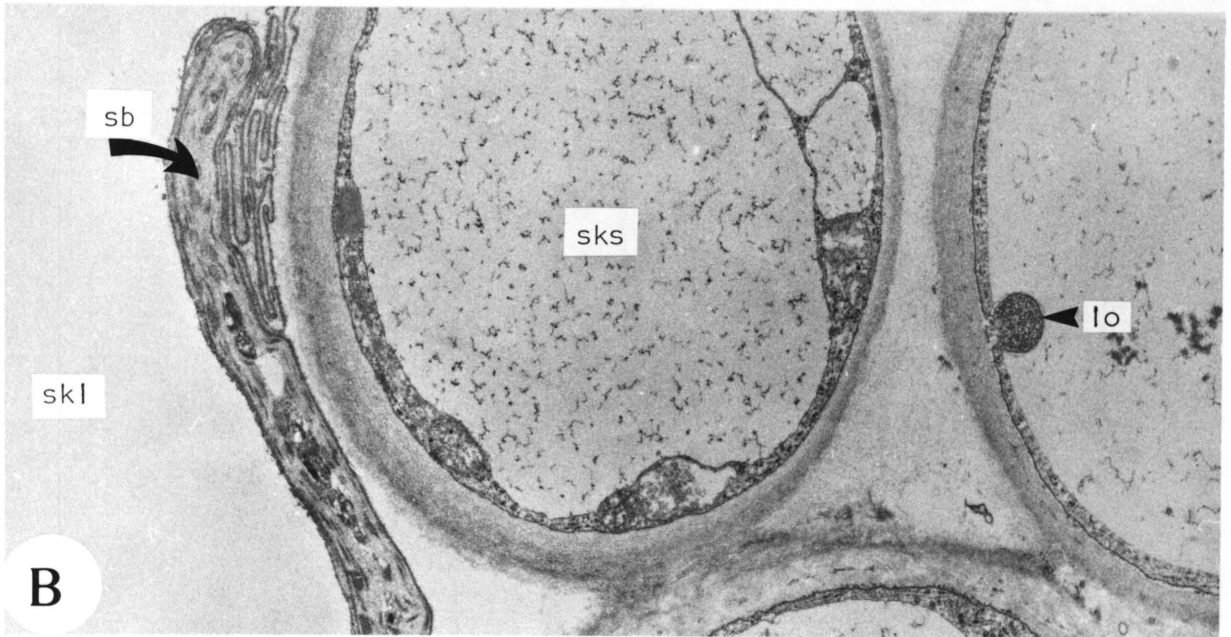
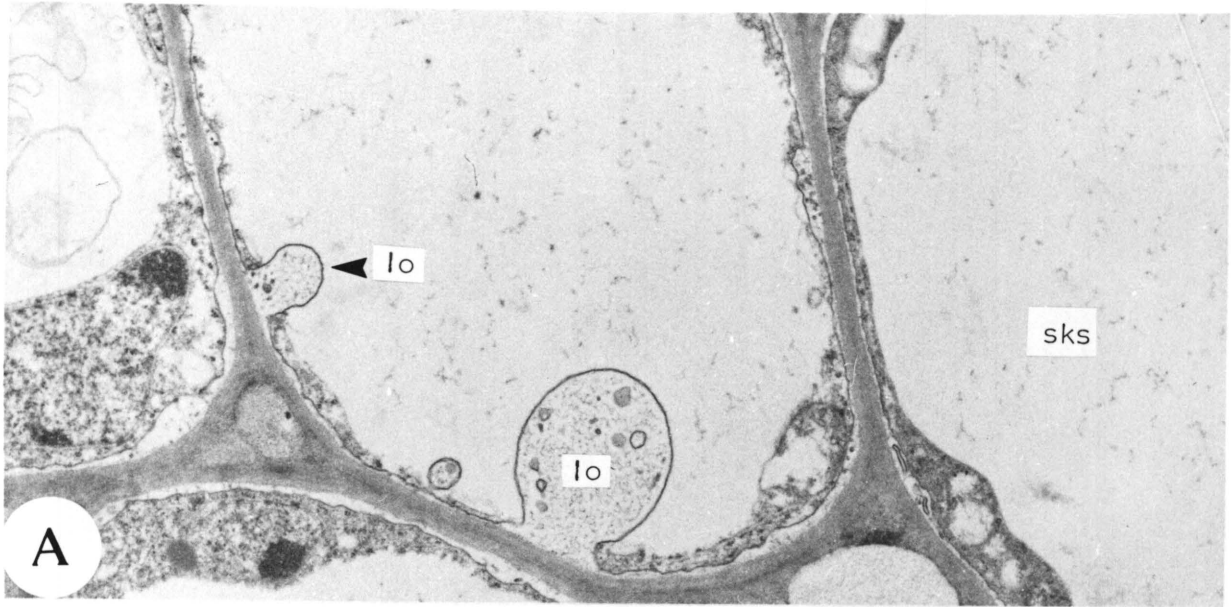
- FIGUUR 135: Verhelderde ginesiums van T. esculentum (A en D) en T. fassoglense (B en C) om die fluoresserende kallose van die stuifmeelbuis te toon.
- A - Oorgangsgedeelte tussen die styl en die vrugbeginsel. Die stuifmeelbuis groei slegs langs die ventrale kant (vk) van die stylkanaal langs en kan van die ander weefsel wat ook fluoresser, onderskei word vanweë die kalloseproppe (pyltjies) wat in die stuifmeelbuis voorkom.
Skaalmerker = 50 μm
- B en C - Stuifmeelkorrels wat op die stempele kiem. Na aan die stuifmeelkorrel kom geen kalloseproppe in die stuifmeelbuis voor nie maar 'n eweredige laag kallose-materiaal. Die stuifmeelbuis verbreed 'n kort endjie vanaf die stuifmeelkorrel (pyltjie) om 'n groter deursnee te hê as waar dit deur die porium na buite groei.
Skaalmerker = 50 μm
- D - Stuifmeelbuis in die styl om die kronkelende groei daarvan te illustreer.
Skaalmerker = 50 μm
- dk - dorsale kant
vk - ventrale kant



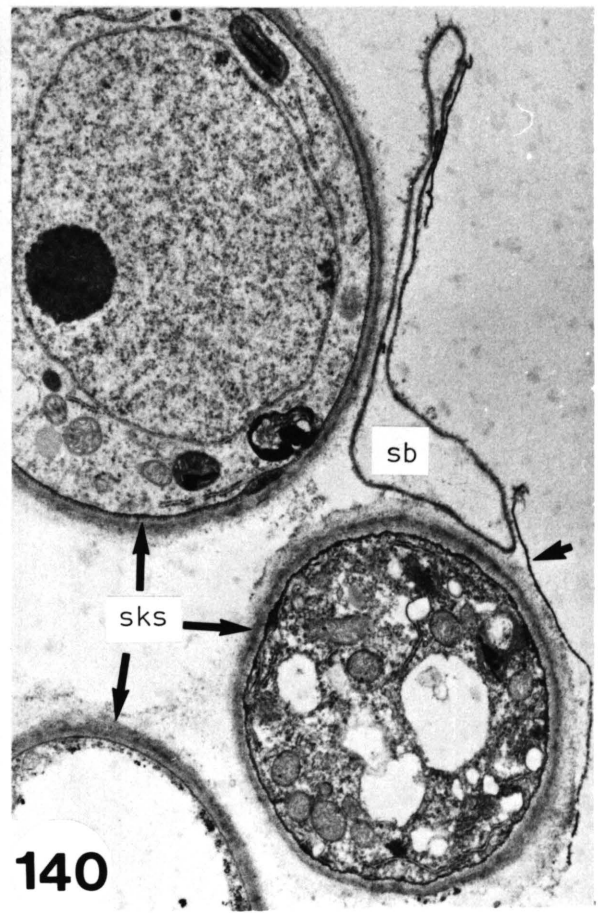
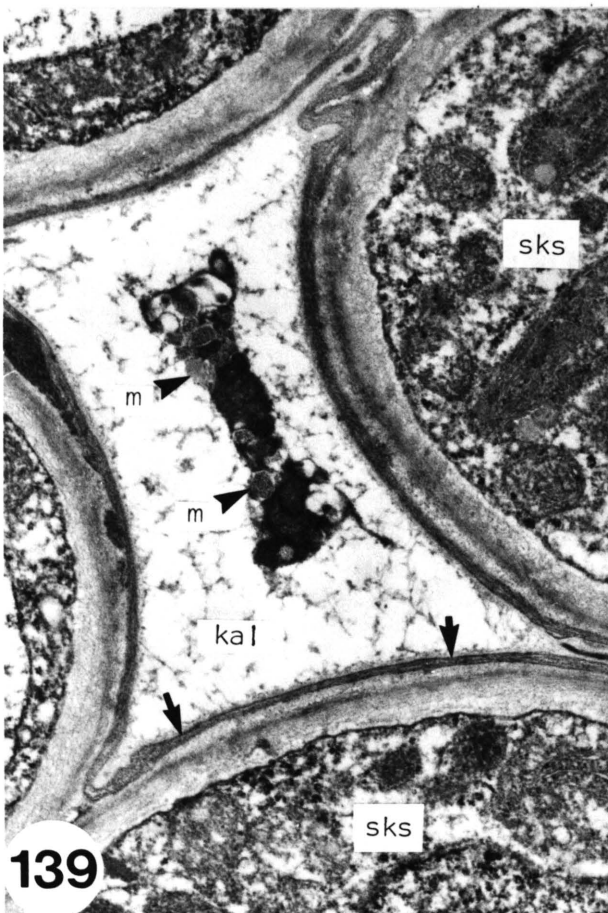
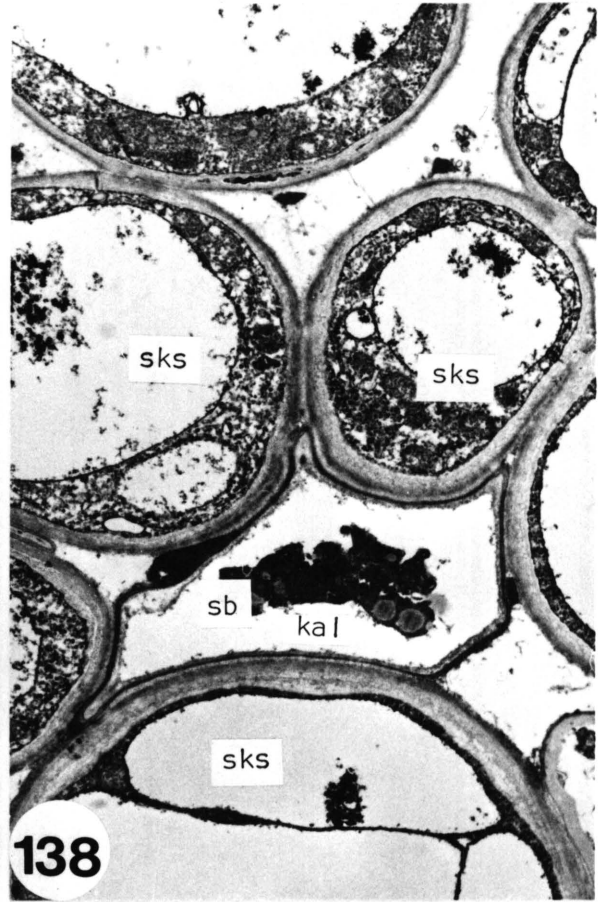
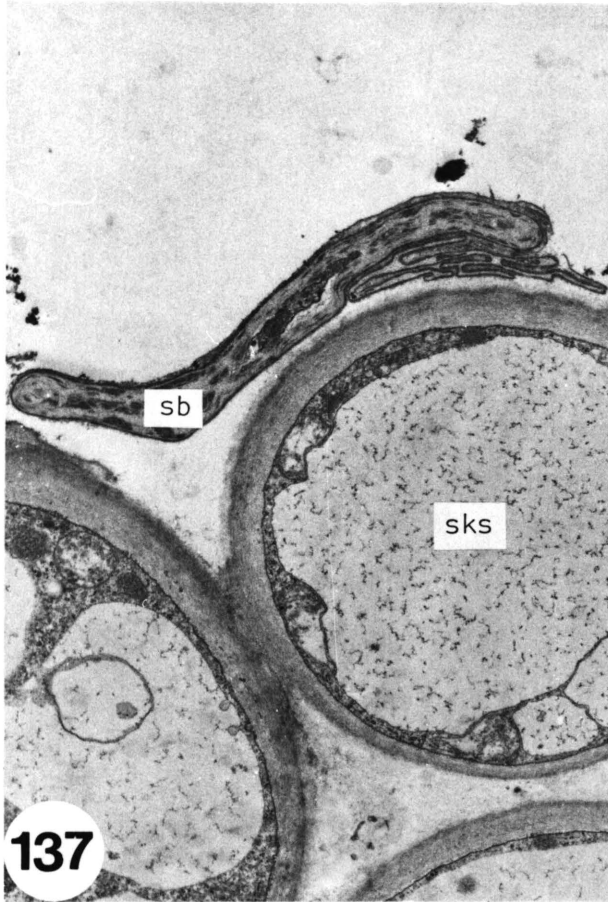
FIGUUR 136: Parenchimatiese buurselle van die geleidingselle (sks) van T. esculentum in 'n dwarsnee gesien om die posisie en voorkoms van lomasome (lo) te illustreer.

nuo - nukleolus
sb - stuifmeelbuis
skl - stylkanaal
sks - geleidingsel

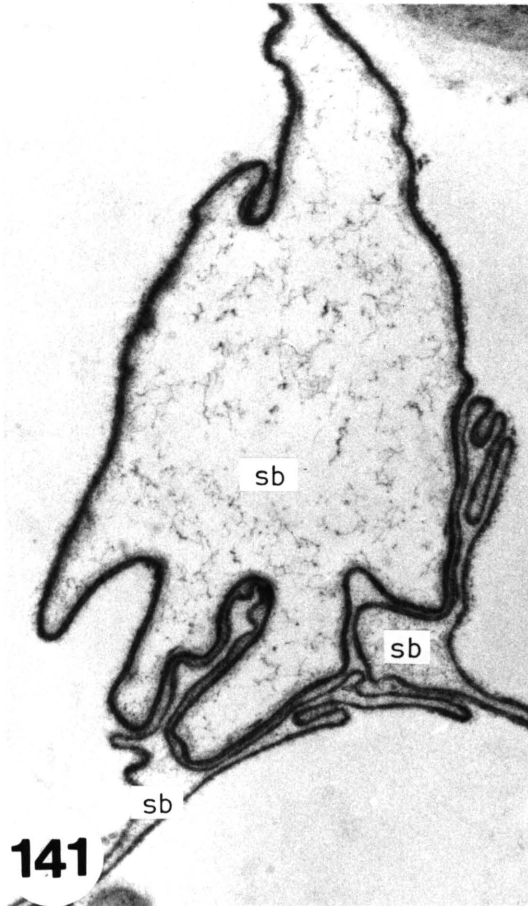
A X 7500
B X 7500
C X 13000



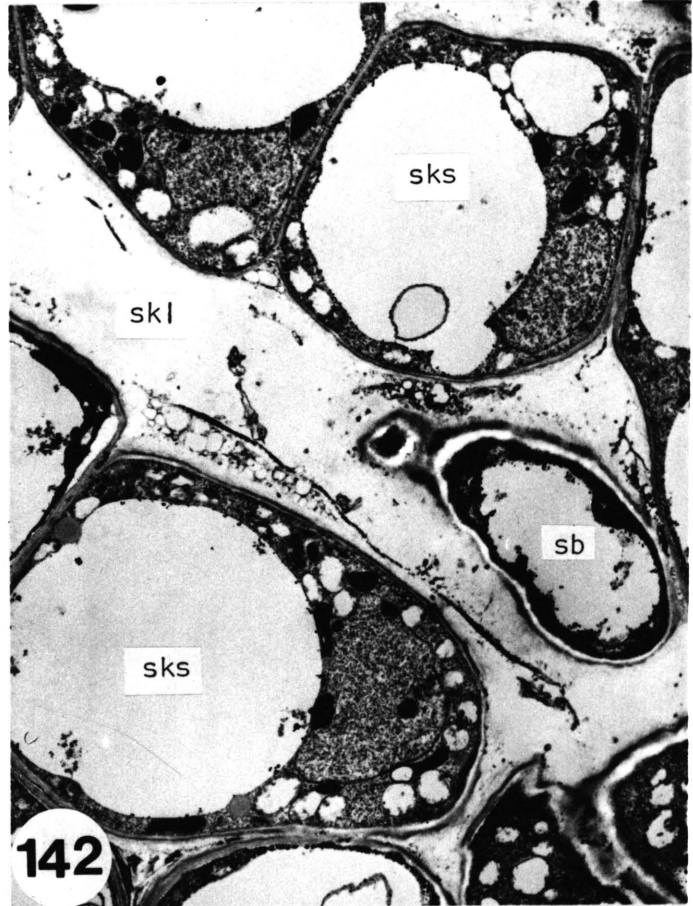
- FIGUUR 137: Geleidingselle (sks) en stuifmeelbuis (sb) van T. esculentum in dwarsnee gesien waar die stuifmeelbuis in noue assosiasie met die stylkanaalselle groei. Let op dat die selwande van die geleidingselle naaste aan die stuifmeelbuis opvallend breër vertoon as aan die teenoorgestelde kant.
X 7500
- FIGUUR 138: Geleidingselle (sks) en 'n stuifmeelbuis (sb) van T. fassoglense in 'n dwarsnee gesien waar die stuifmeelbuis in 'n intersellulêre ruimte tussen die geleidingselle langs groei het.
kal - kalloselaag
X 5900
- FIGUUR 139: Geleidingselle (sks) en 'n stuifmeelbuis van T. esculentum in 'n dwarsnee gesien om die stuifmeelbuis te toon wat tussen die geleidingselle langs groei, die groot aantal mitochondrions (m) wat in die sitoplasmastring voorkom en die relatief breë kalloselaag aan die binnekant van die plasmalemma (pyltjies).
X 13000
- FIGUUR 140: Geleidingselle (sks) en 'n sydelings afgeplate stuifmeelbuis (sb) van T. esculentum in 'n dwarsnee gesien om die groeiposisie van die stuifmeelbuis tussen 'n geleidingsel en die kutikula (pyltjie) asook die relatief min sitoplasma in die stuifmeelbuis te toon.
X 7500



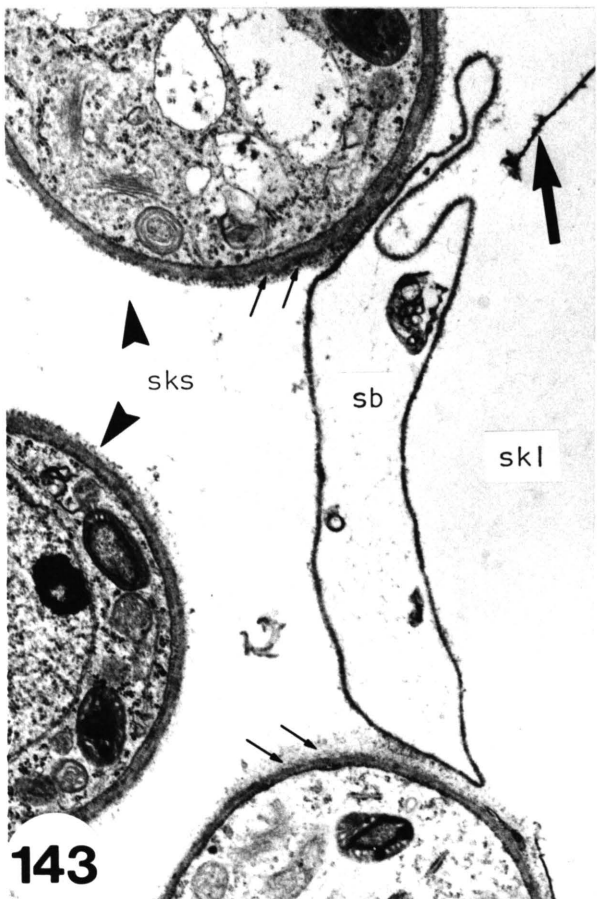
- FIGUUR 141: 'n Groep stuifmeelbuise (sb) van T. esculentum in die stylkanaal soos in 'n dwarsnee gesien. Die stuifmeelbuise vertoon nie 'n dun laag kallosemateriaal nie.
X 13000
- FIGUUR 142: 'n Styl van T. fassoglense in 'n lengtesnee gesien om 'n deel van die stylkanaal (skl) en 'n deel van 'n stuifmeelbuis (sb) wat raakgesny is, te toon.
sks - geleidingselle
X 3600
- FIGUUR 143: Geleidingselle (sks) en 'n stuifmeelbuis (sb) van T. esculentum in 'n dwarsnee gesien om die posisie van die stuifmeelbuis aan te dui en die fyn onreëlmatigheid (klein pyltjies) van die geleidingselselwande te toon.
Growwe pyl - kutikula
skl - stylkanaal
X 9800
- FIGUUR 144: Geleidingsel en 'n stuifmeelbuis (sb) van T. esculentum in 'n dwarsnee gesien om die fyn onreëlmatigheid (pyltjies) van die geleidingselselwand te toon.
er - endoplasmiese retikulum
n - nukleus
X 28000



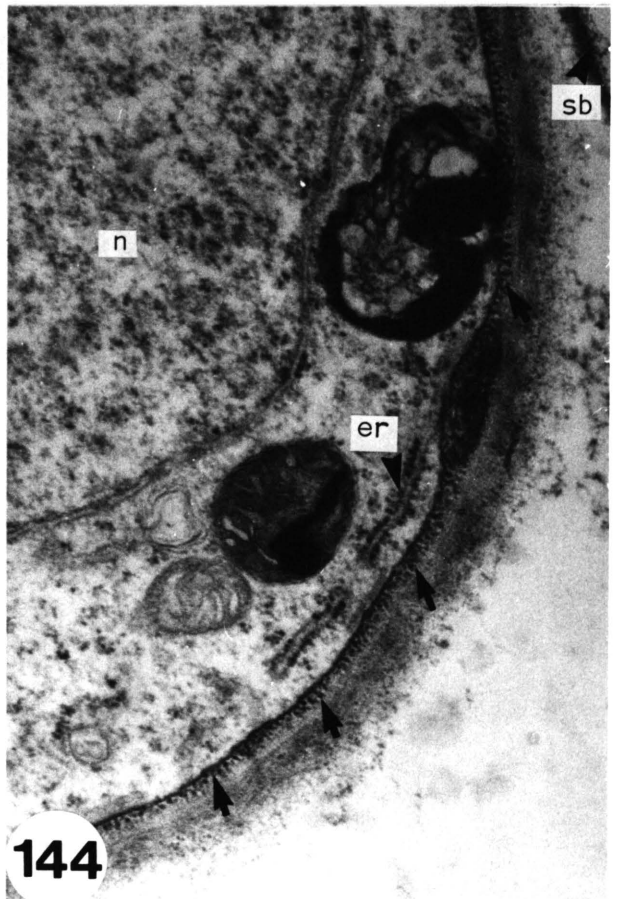
141



142

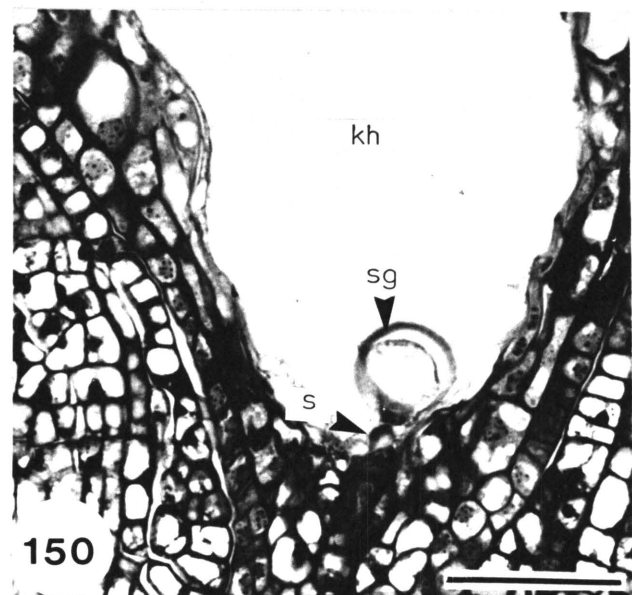
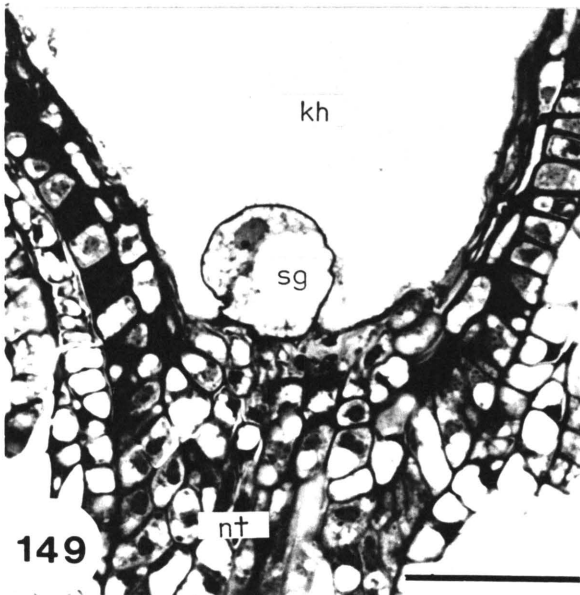
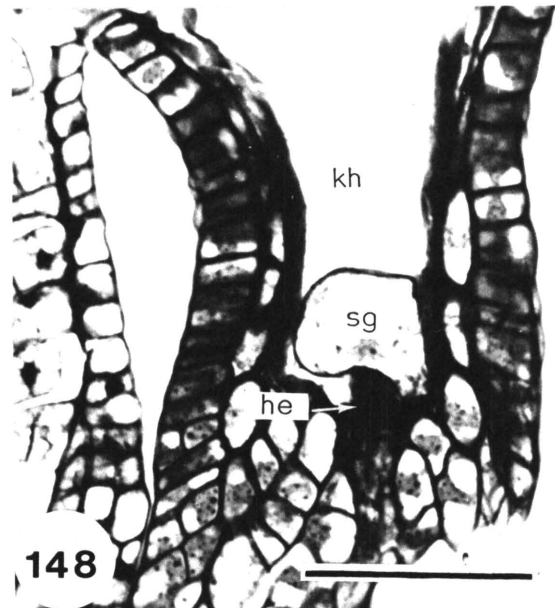
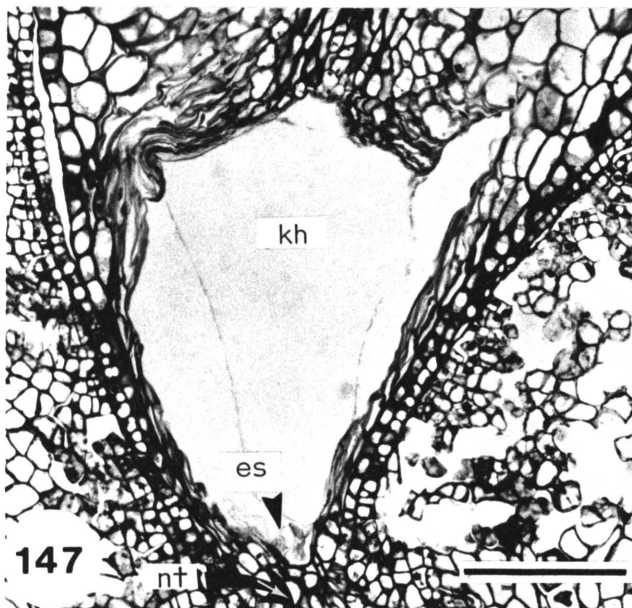
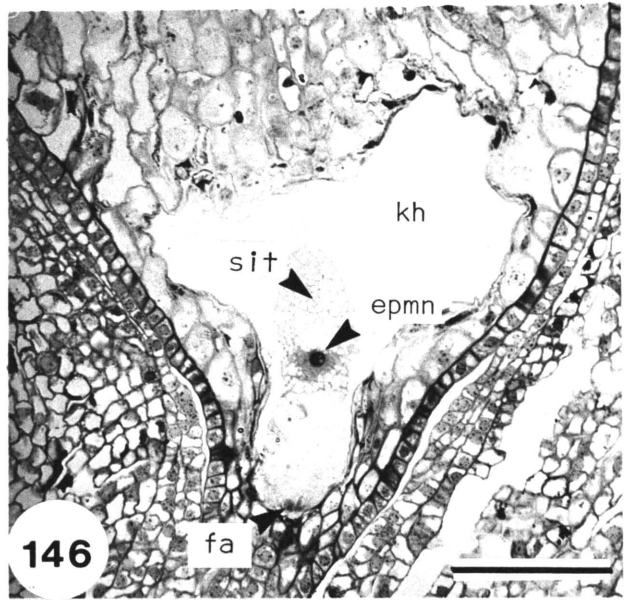
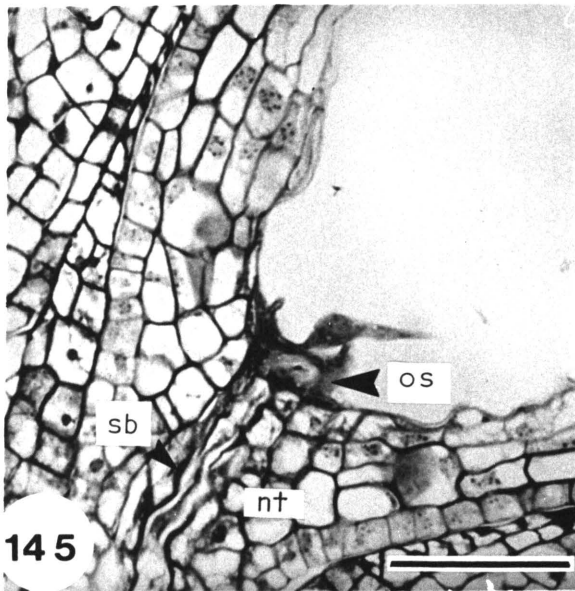


143

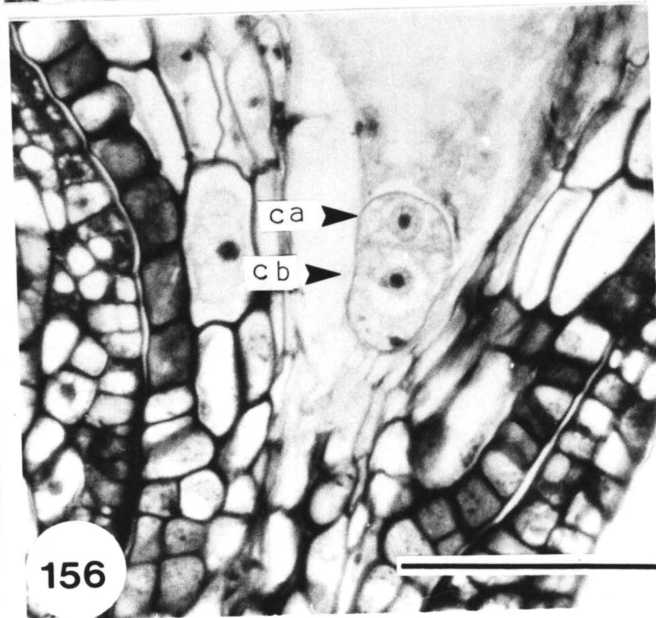
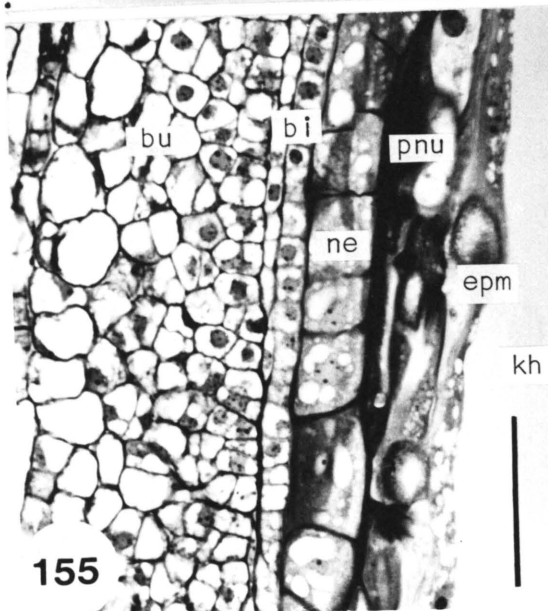
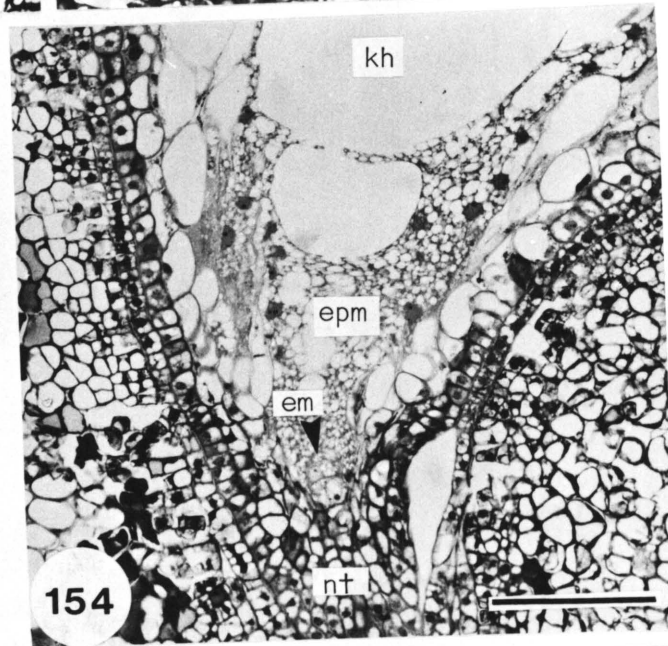
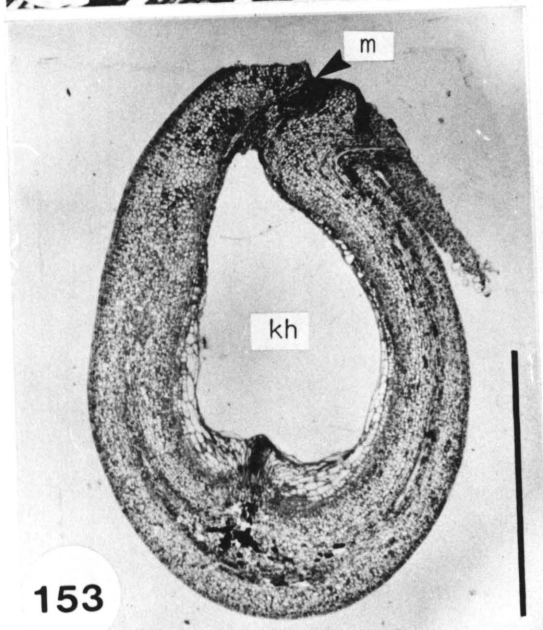
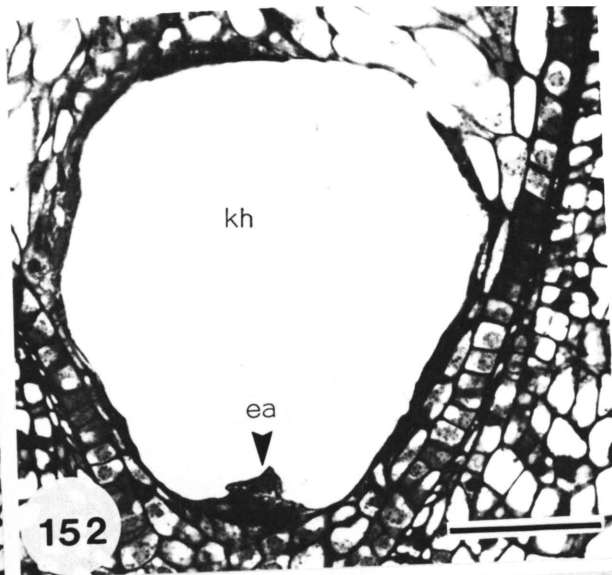
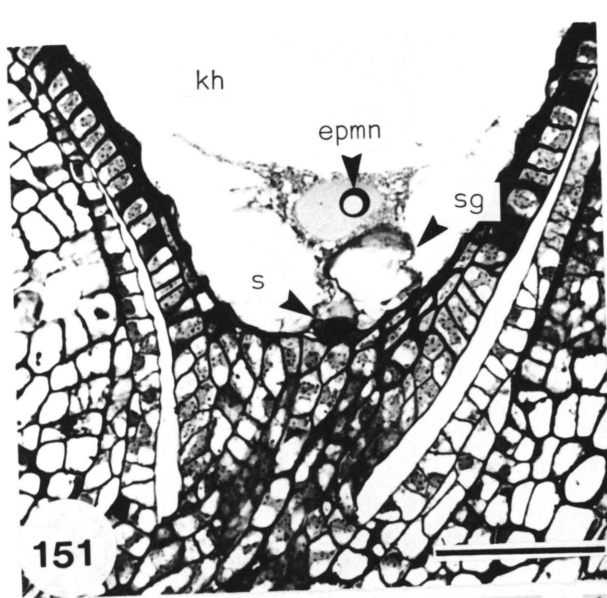


144

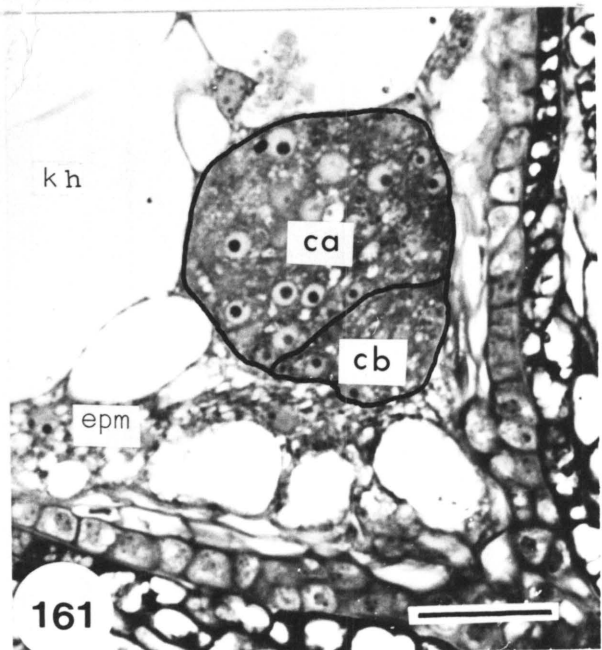
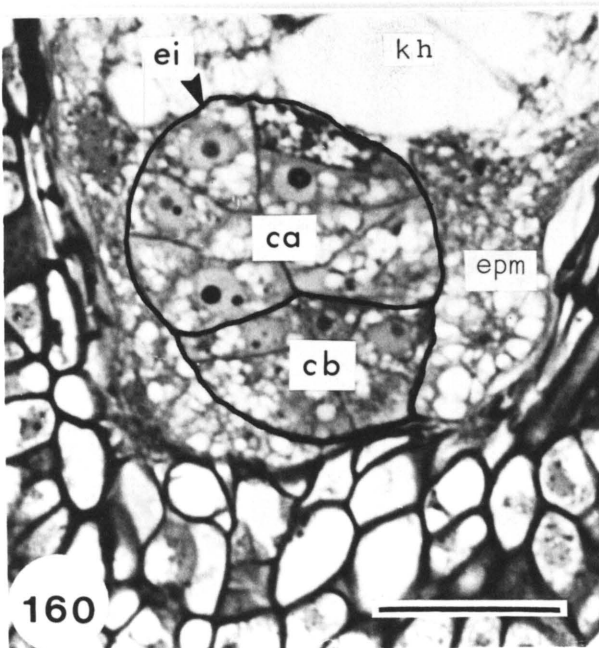
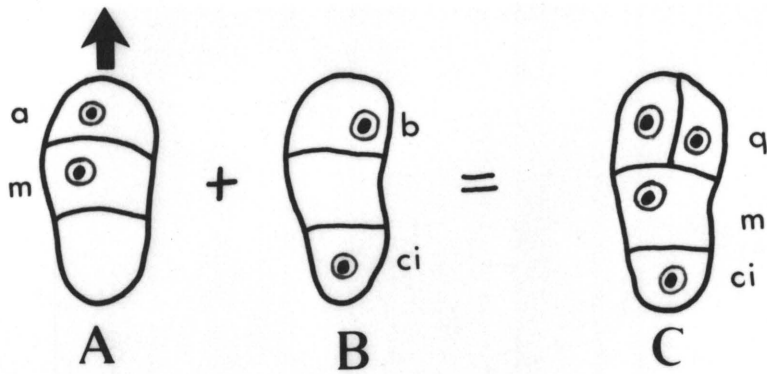
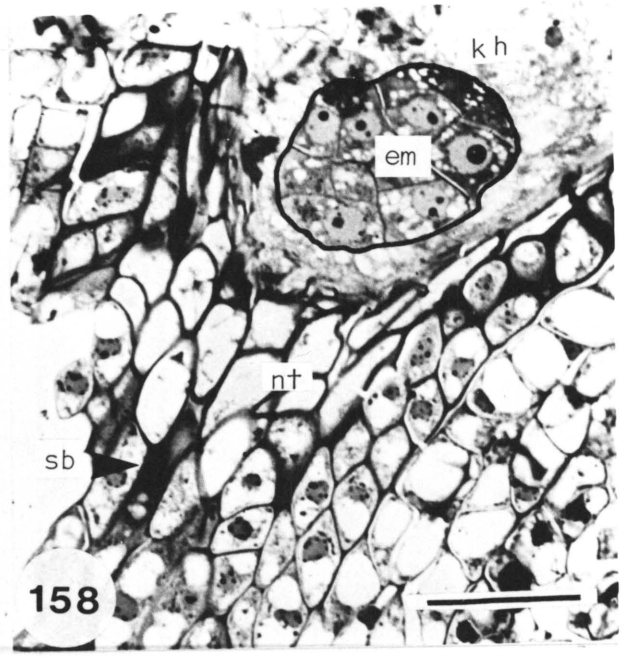
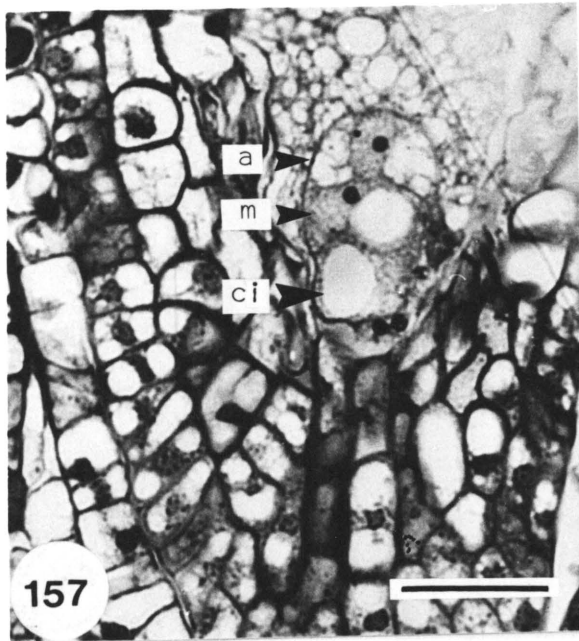
- FIGUUR 145: 'n Saadknopgedeelte van T. fassoglense, in lengtesnee, om die posisie van die stuifmeelbuis (sb) in die nusellustuit (nt) te toon waar dit tot in die vergrotende kiemsakholte strek.
os - oorblywende sinergied.
Skaalmerker = 50 μm
- FIGUUR 146: 'n Saadknopgedeelte van T. esculentum, in lengtesnee, om die vergrotende kiemsakholte (kh), die sitoplasma (sit) van die sentrale sel wat rondom die primêre endospermnukleus uitbrei en die filiforme apparaat (fa) van die oorblywende sinergied te toon.
epmn - endospermnukleus
Skaalmerker = 100 μm
- FIGUUR 147: 'n Saadknopgedeelte van T. fassoglense, in lengtesnee, om die vergrotende kiemsakholte (kh) te toon met die bevrugte eiersel (es) naby die nusellustuit (nt).
Skaalmerker = 100 μm
- FIGUUR 148: 'n Saadknopgedeelte van T. fassoglense, in lengtesnee, om die vashegting van die sigoot (sg) deur middel van 'n hegtingsgedeelte (he) aan die pariëtale selle te toon.
kh - kiemsakholte
Skaalmerker = 50 μm
- FIGUUR 149: 'n Saadknopgedeelte van T. esculentum, in lengtesnee, om die sigoot (sg) teenaan die pariëtale selle van die nusellustuit (nt) in die kiemsakholte (kh) te toon. Slegs 'n klein deel van die stuifmeelbuis is.
raakgesny terwyl die endospermweefsel nie raakgesny is nie.
Skaalmerker = 50 μm
- FIGUUR 150: 'n Saadknopgedeelte van T. fassoglense, in lengtesnee, om die sigoot (sg) in die kiemsakholte (kh) te toon. Let op die afwesigheid van endosperm op hierdie tydstip.
s - sinergied.
Skaalmerker = 50 μm



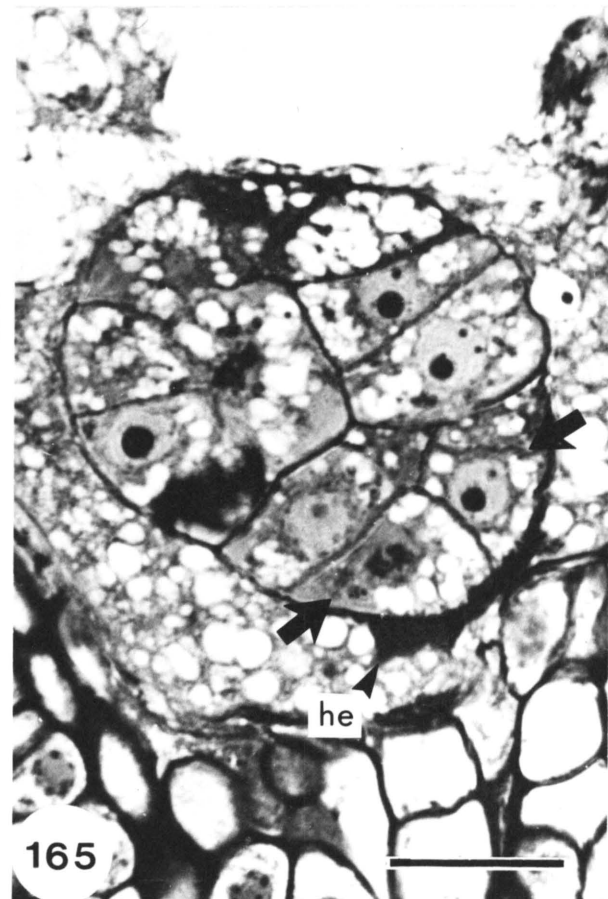
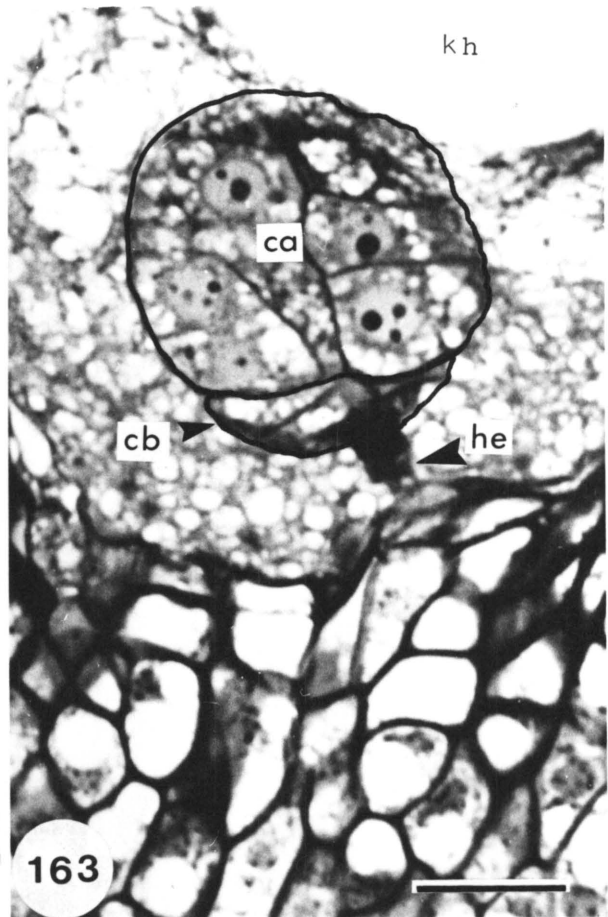
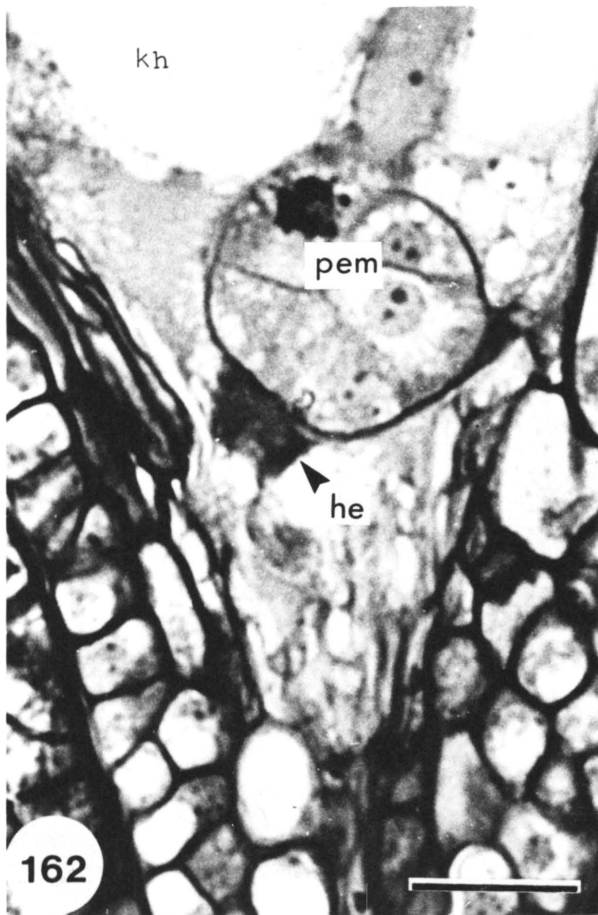
- FIGUUR 151: 'n Saadknopgedeelte van T. esculentum, in lengtesnee, om een van twee endospermnukleuse (epmn) te toon, kort nadat dubbele bevrugting plaasgevind het.
kh - kiemsakholte
s - sinergied
sg - sigoot
Skaalmerker = 50 μ m
- FIGUUR 152: 'n Saadknopgedeelte van T. esculentum, in lengtesnee, om die vergrotende kiemsakholte (kh) te toon met die eierapparaat (ea) wat degenerereer omdat geen bevrugting plaasgevind het nie.
Skaalmerker = 50 μ m
- FIGUUR 153: 'n Saadknop van T. esculentum, in lengtesnee, om die relatief groot kiemsakholte (kh) te toon waar die nusellusweefsel ná bevrugting gedegenerereer het. Die embrio is nie in hierdie snee raakgesny nie.
m - mikropilêre gebied.
Skaalmerker = 1 mm
- FIGUUR 154: 'n Saadknopgedeelte van T. esculentum, in lengtesnee, om die tipe endosperm (epm) wat by die genus Tylosema voorkom en die versameling daarvan, naby die nusellustuit (nt) te toon.
em - embrio
kh - kiemsakholte
Skaalmerker = 100 μ m
- FIGUUR 155: 'n Saadknopgedeelte van T. esculentum, in lengtesnee, om die kiemsakholte (kh), oorblywende periferaale nusellusselle (pnu), nusellusepidermis (ne), binneste integument (bi) en buitenste integument (bu) (gedeeltelik) te toon.
epm - endosperm
Skaalmerker = 50 μ m
- FIGUUR 156: 'n Saadknopgedeelte van T. esculentum, in lengtesnee, om die eerste selgenerasie, naamlik ca en cb, van die pro-embrio te toon.
Skaalmerker = 50 μ m



- FIGUUR 157: 'n Saadknopgedeelte van T. esculentum, in lengtesnee, om die tweede selgenerasie, naamlik a, m en ci van die 4-sellige pro-embrio te toon. Op die foto is slegs 3 selle sigbaar met ci sonder 'n nukleus. Op 'n volgende snee word die ander twee selle met nukleusse getoon (Kyk Figuur 159).
Skaalmerker = 30 μ m
- FIGUUR 158: 'n Saadknopgedeelte van T. fassoglense, in lengtesnee, om die embrio (em) in die kiemsakholte (kh) teenaan die nusellustuit (nt) te toon, met 'n gedeelte van 'n stuifmeelbuis (sb) nog in die nusellustuit sigbaar.
Skaalmerker = 30 μ m
- FIGUUR 159: Saamgestelde sketse van 'n jong embrio van T. esculentum volgens die seriesneë van Figuur 157.
A - soos by Figuur 157.
B - gegewens van die snee volgende op dié van Figuur 157
C - saamgestelde skets van A + B om die volledige viersellige embrio te toon.
- FIGUUR 160: 'n Saadknop met embrio van T. esculentum, in lengtesnee, om die endosperm (epm) rondom die embrio en die epifise-inisiaalsel (ei) aan te dui.
ca - dogterselle van die terminale sel
cb - dogterselle van die basale sel
kh - kiemsakholte
Skaalmerker = 30 μ m
- FIGUUR 161: 'n Saadknop met embrio van T. fassoglense, in lengtesnee, om die endosperm (epm) rondom die embrio, aan te dui.
ca - nakomelinge van die terminale sel
cb - nakomelinge van die basale sel
kh - kiemsakholte
Skaalmerker = 30 μ m



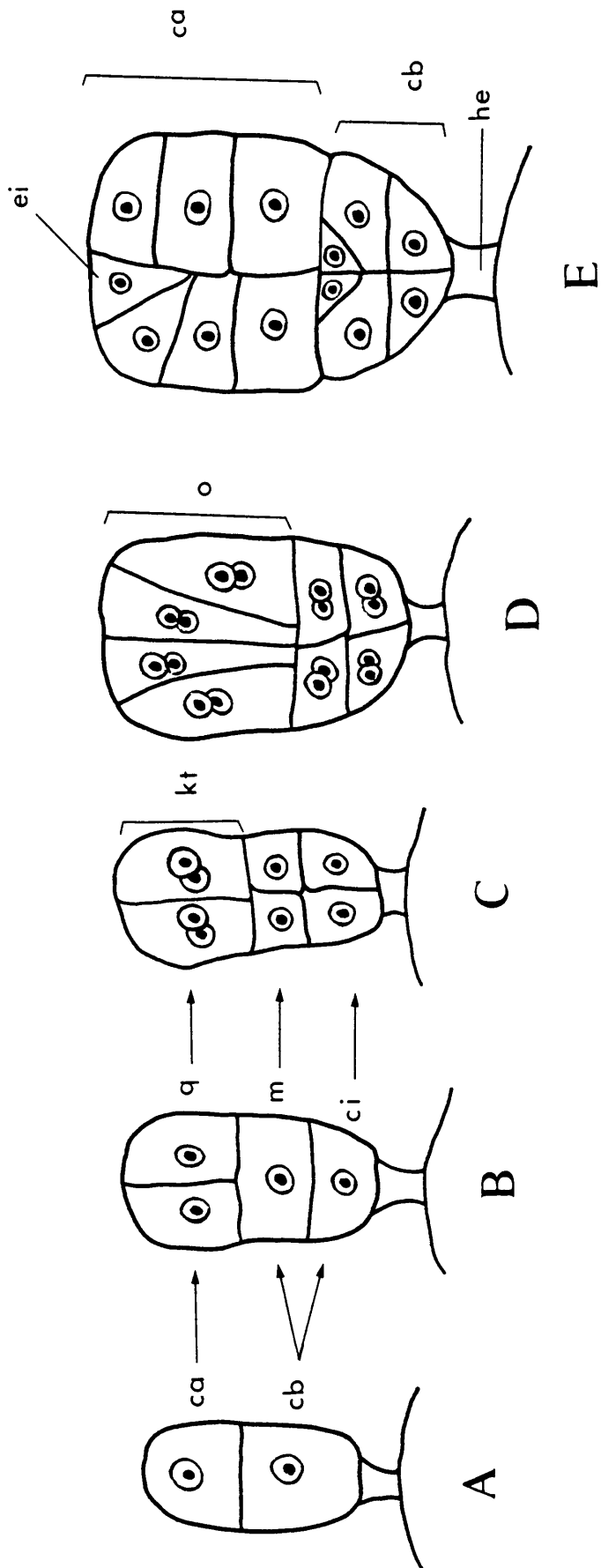
- FIGUUR 162: 'n Saadknop met pro-embrio (pem) van T. fassoglense, in lengtesnee, om die vashegting van die pro-embrio deur middel van 'n hegtingsgedeelte (he) aan die wand van die kiemsakholte (kh) te toon.
Skaalmerker = 20 μm
- FIGUUR 163: 'n Saadknopgedeelte van T. esculentum, in lengtesnee, om die vashegting van die embrio deur middel van 'n hegtingsgedeelte (he) te toon.
ca - dogterselle van die apikale sel
cb - dogterselle van die basale sel
kh - kiemsakholte
Skaalmerker = 20 μm
- FIGUUR 164: 'n Saadknopgedeelte van T. esculentum, in lengtesnee, om die vashegting van die embrio deur middel van 'n hegtingsgedeelte (he) te toon.
ca - dogterselle van die apikale sel
cb - dogterselle van die basale sel
kh - kiemsakholte
Skaalmerker = 20 μm
- FIGUUR 165: 'n Embrio van T. esculentum, in lengtesnee, om die deurlaatsel-voorkoms van die twee basale selle (pyltjies) te toon waar hulle aan die hegtingsgedeelte (he) grens.
Skaalmerker = 20 μm



FIGUUR 166: 'n Skematiese voorstelling van die vroeë fases van Tylosema-embriogenese

A: 2-sellige pro-embrio (1e selgenerasie)
B: 4-sellige pro-embrio (2e selgenerasie)
C: 8-sellige pro-embrio (3e selgenerasie)
D: 16-sellige pro-embrio (4e selgenerasie)
E: 'n meersellige embrio om die ontstaan van 'n epifise-inisiaaël (ei) te toon.

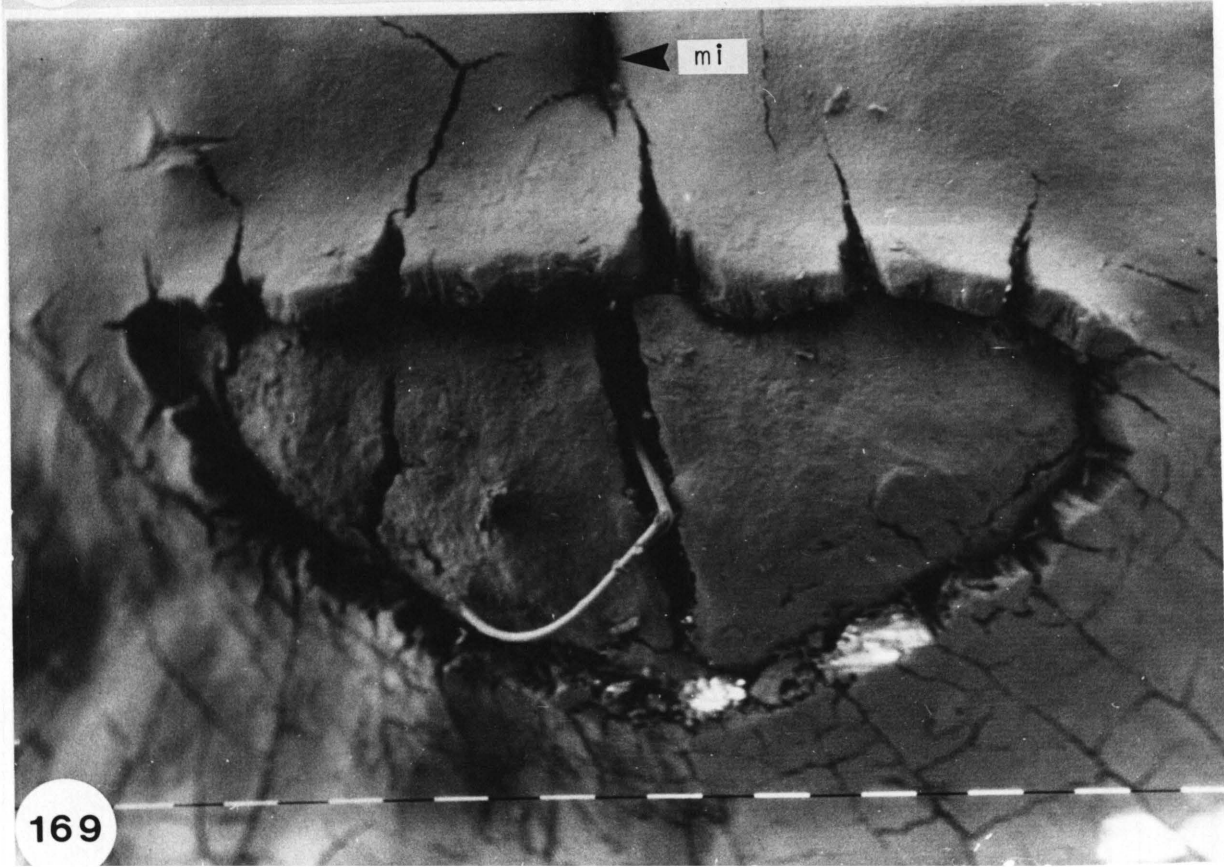
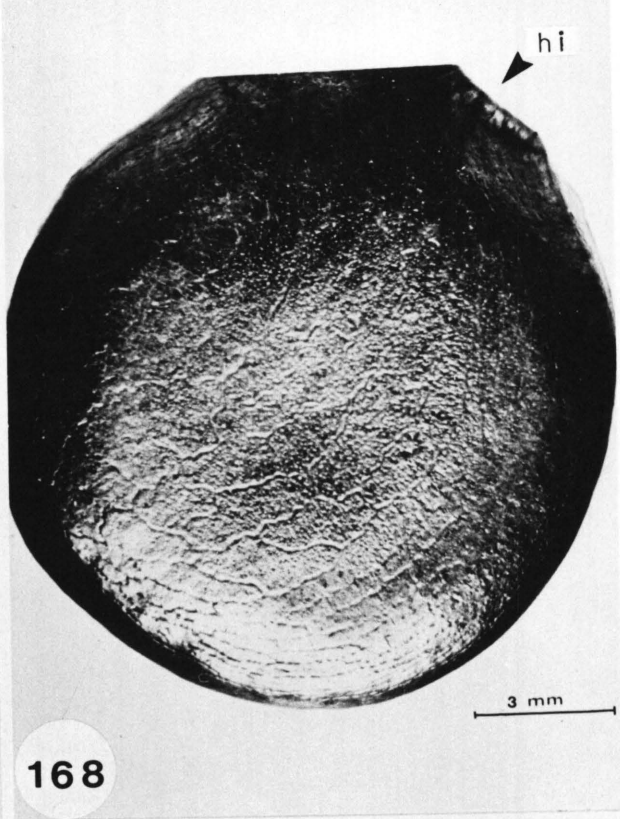
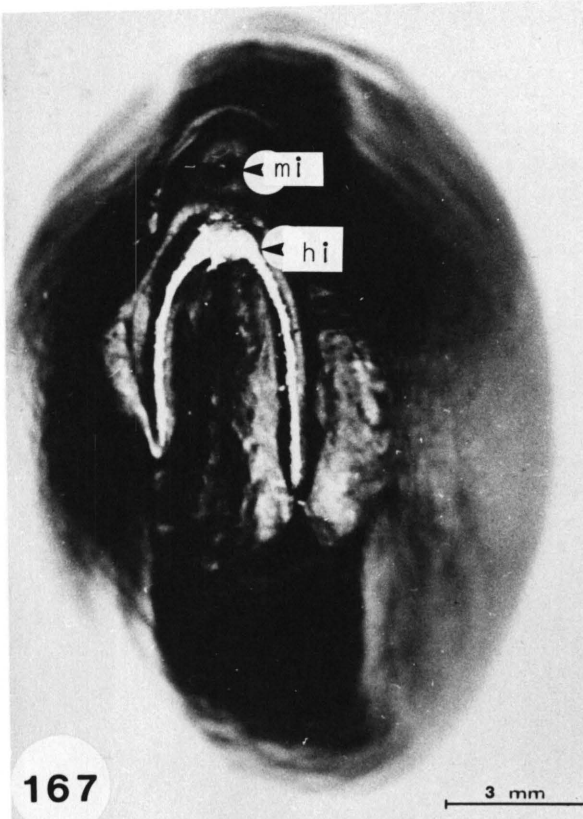
he - hegtingsgedeelte
kt - kwadrant
o - oktant



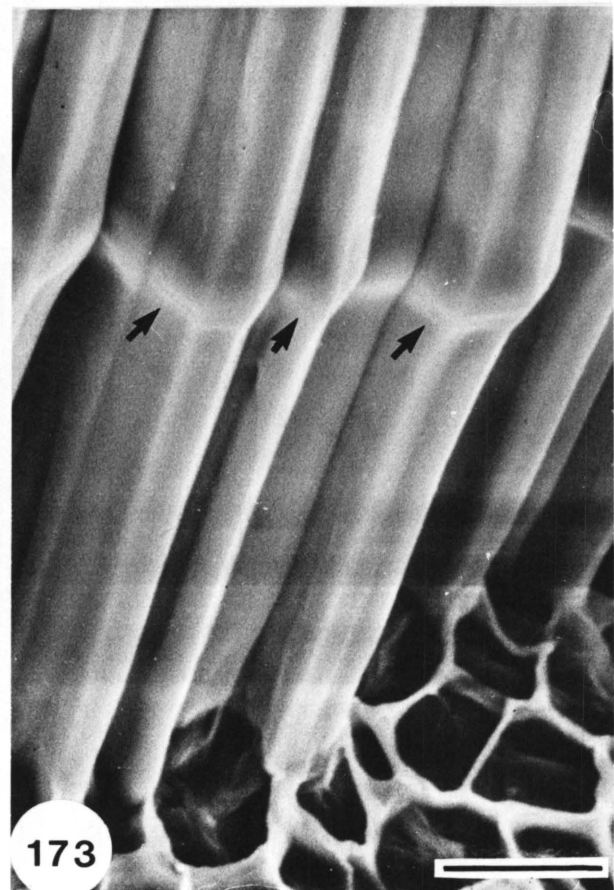
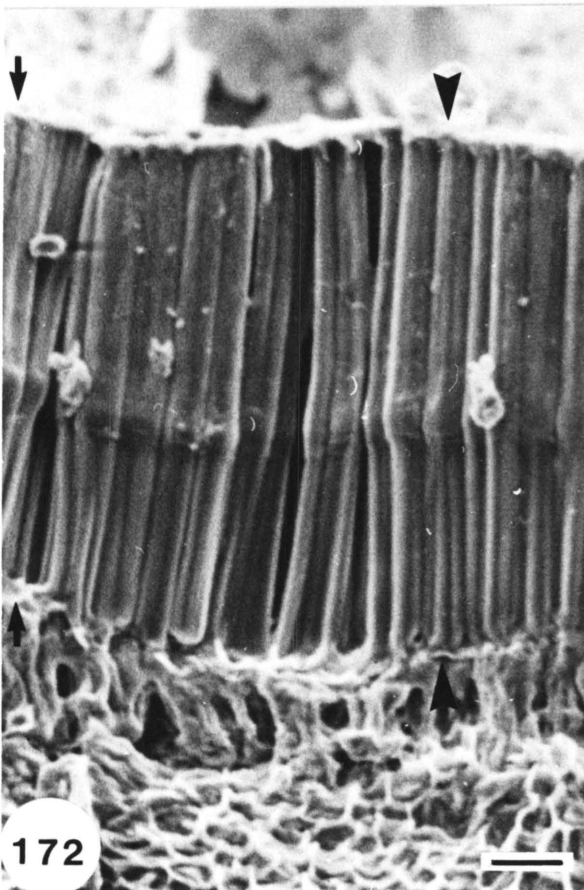
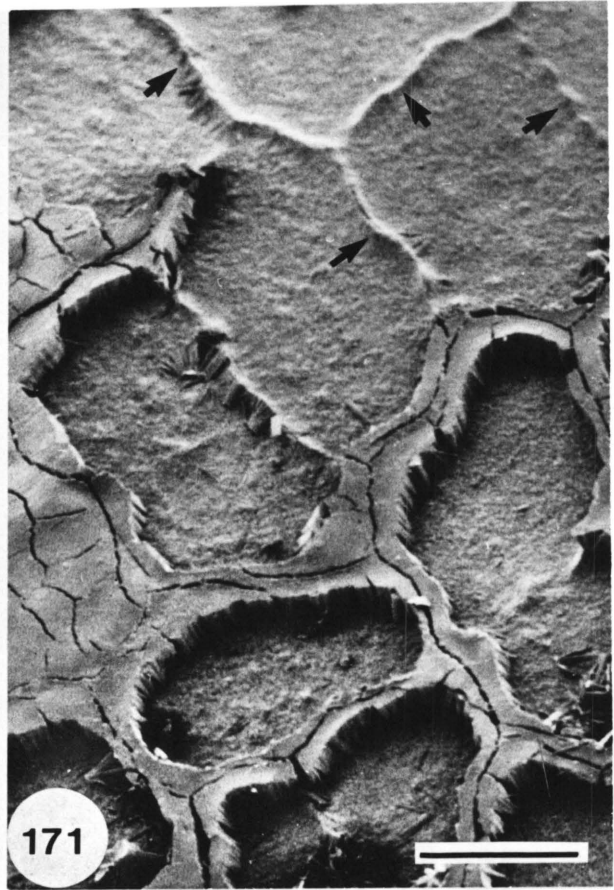
FIGUUR 167: 'n Saad van T. esculentum soos van die hilumkant gesien.
hi - hilum
mi - mikropilum

FIGUUR 168: 'n Saad van T. fassoglense in laterale aansig om die retikulumpatroon te wys.
hi - hilum

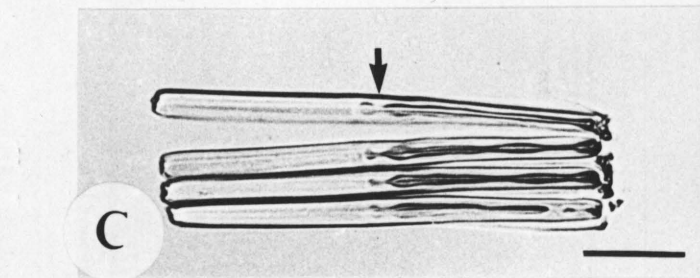
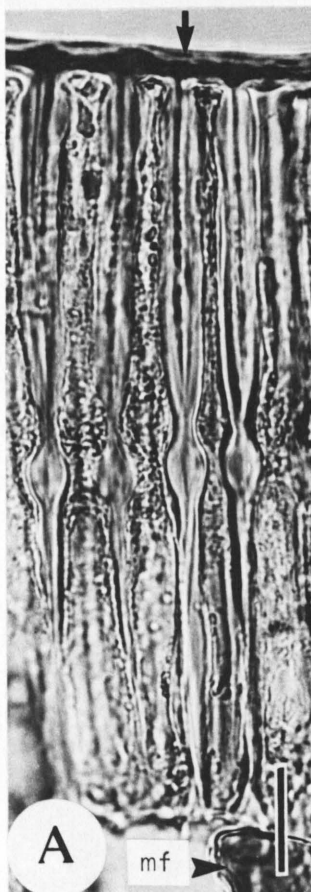
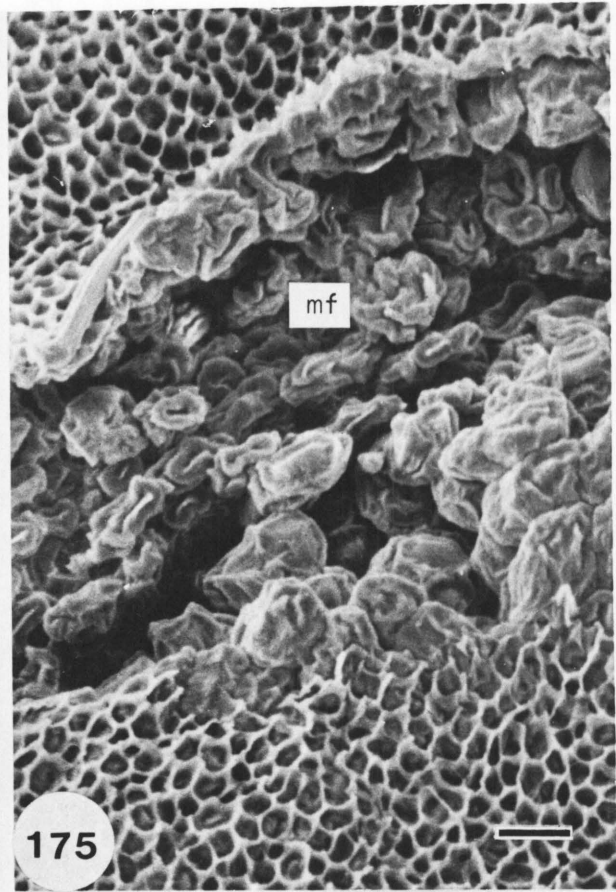
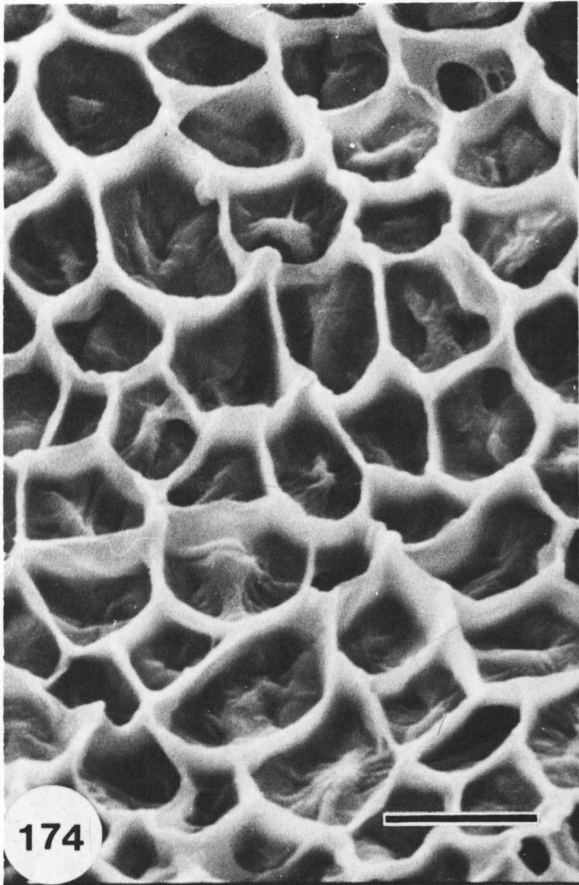
FIGUUR 169: 'n Saad van T. esculentum om die lensgebied te toon waar die makrosklereïede afgedop het.
mi - mikropilum
Skaalmerker = 10 μm



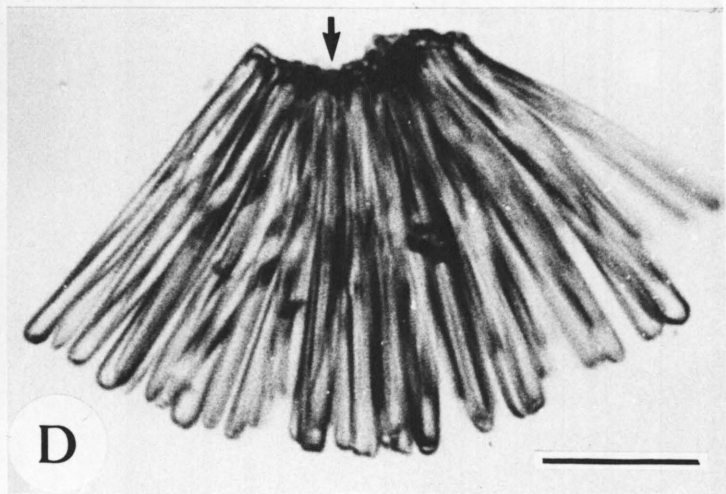
- FIGUUR 170: 'n Gedeelte van die testa van 'n T. esculentum-saad om die retikulumpatroon (groewe) en fyner kraakpatroon van die makrosklereïede op die areole (verhewe gedeeltes tussen die groewe) te toon.
Skaalmerker = 30 μ m
- FIGUUR 171: 'n Gedeelte van die testa van 'n T. fassoglense-saad na dit vir 'n kort rukkie geweek is. Die makrosklereïede, al met die retikulumpatroon langs, week stadiger as die makrosklereïede van die areole. Na al die makrosklereïede losgekom het, is die retikulumpatroon steeds sigbaar (pyle).
Skaalmerker = 60 μ m
- FIGUUR 172: Makrosklereïede van 'n T. esculentum-saad om die lengteverskil van hierdie selle op (pyltjies) en langsaan (pylpunte) die retikulumpatroon te wys. Die retikulumpatroon is soms baie prominent.
Skaalmerker = 10 μ m
- FIGUUR 173: Makrosklereïede van 'n T. esculentum-saad om die selwandverdikking in die omgewing van die liglyn (pyltjies) aan te dui. Geen onderskeibare afsnoeringsgebied is by die selle se proksimale punte sigbaar nie.
Skaalmerker = 10 μ m



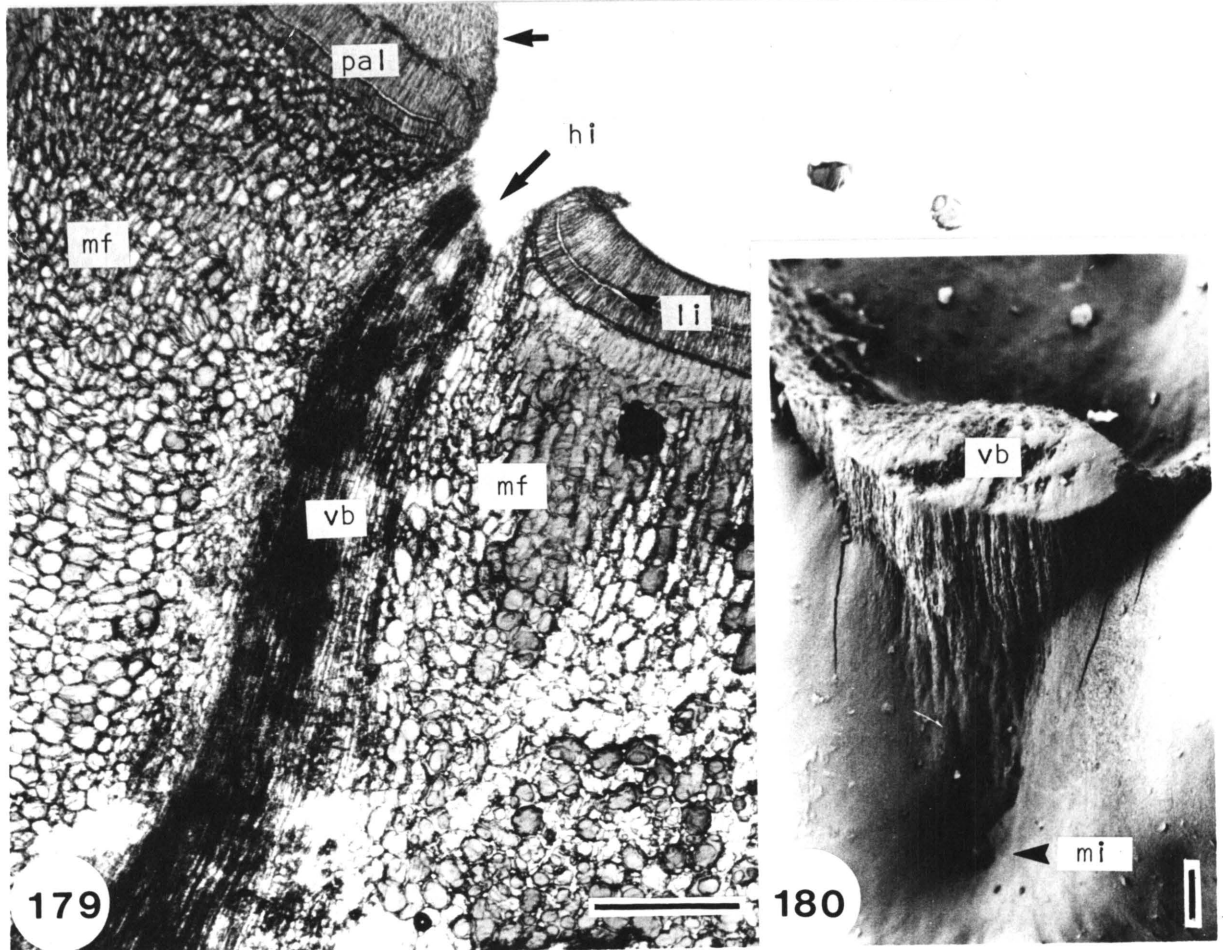
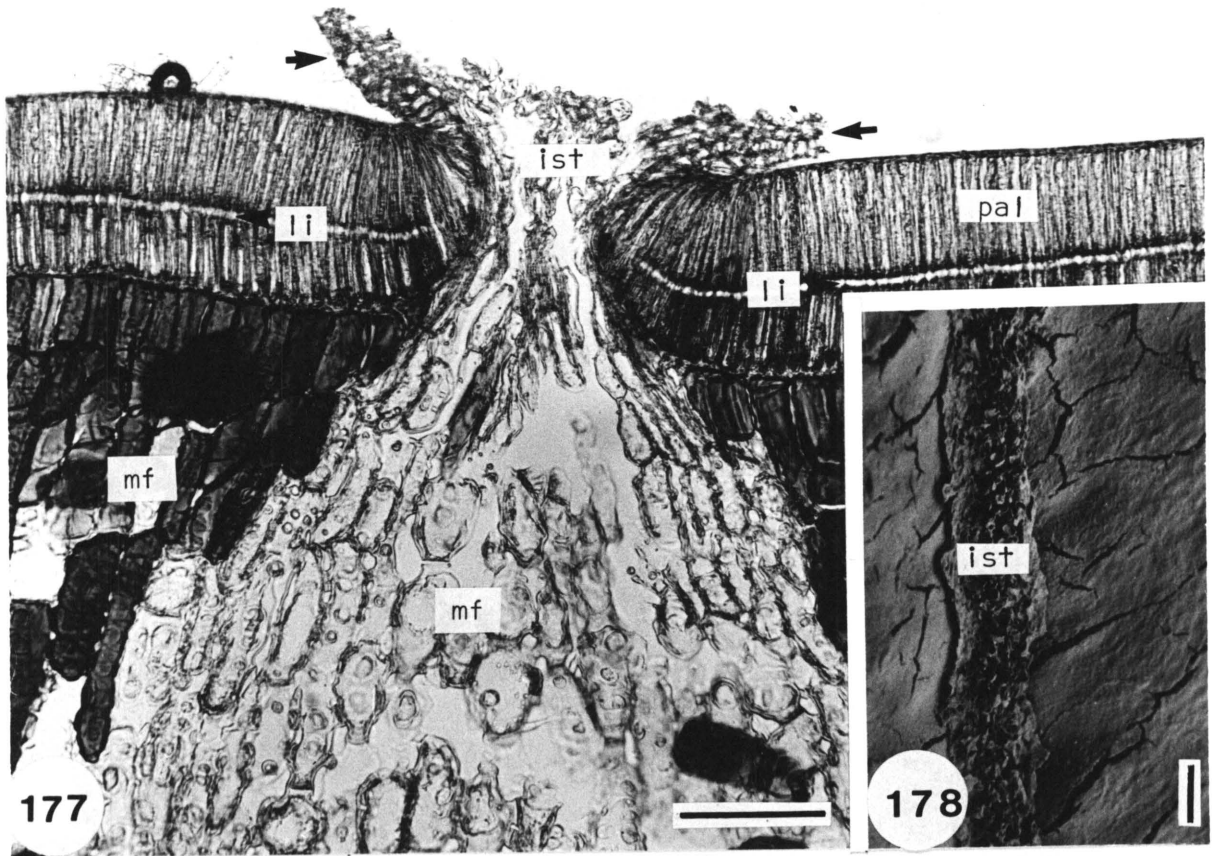
- FIGUUR 174: Oorblyfsels van die makrosklereïede van 'n testa ná saadweking. Die makrosklereïede breek by hulle proksimale punte af en laat die binneste tangensiale wande (die bodems van die holtes in die figuur) en dele van die radiale wande (riwwe om die holtes) op die aangrensende mesofilselfe agter.
Skaalmerker = 10 μm
- FIGUUR 175: 'n Gedeelte van die testa van 'n T. esculentum-saad ná weking waarin die makrosklereïede losgebreek het om 'n deel van die retikulum te toon waar die binneste tangensiale wande van die makrosklereïede ook losgebreek het en die hipodermale mesofilselfe ontbloot word.
mf - mesofilselfe
Skaalmerker = 10 μm
- FIGUUR 176: Makrosklereïede van T. esculentum-saad.
A: bykans volwasse makrosklereïede op die stadium voor saadvrystelling - pyltjie dui die kutikula-lagie aan.
mf - mesofilselfe
B: relatief jong makrosklereïede tydens differensiasie wanneer die proksimale en distale dele van die sellumen nog ewe groot is.
C: makrosklereïede in 'n bykans gemassereerde vorm wat tydens saadweking van die mesofilselfe losgebreek het; let op die proksimale deel van die sellumen wat feitlik verdwyn het. Pyltjie dui liglyn aan.
D: 'n Groepie losgebreekte makrosklereïede wat 'n kenmerkende speldekussingvoorkoms het omdat hulle deur 'n kutikulalagie aanmekaar gehou word. Pyltjie dui kutikulalagie aan.
Skaalmerkers: A = 20 μm
B = 20 μm
C = 40 μm
C = 30 μm



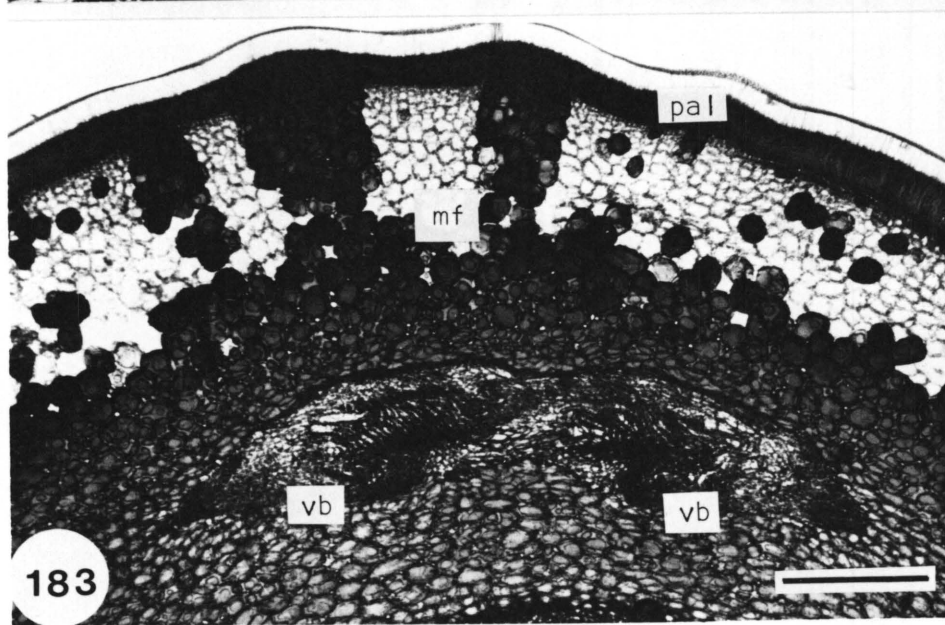
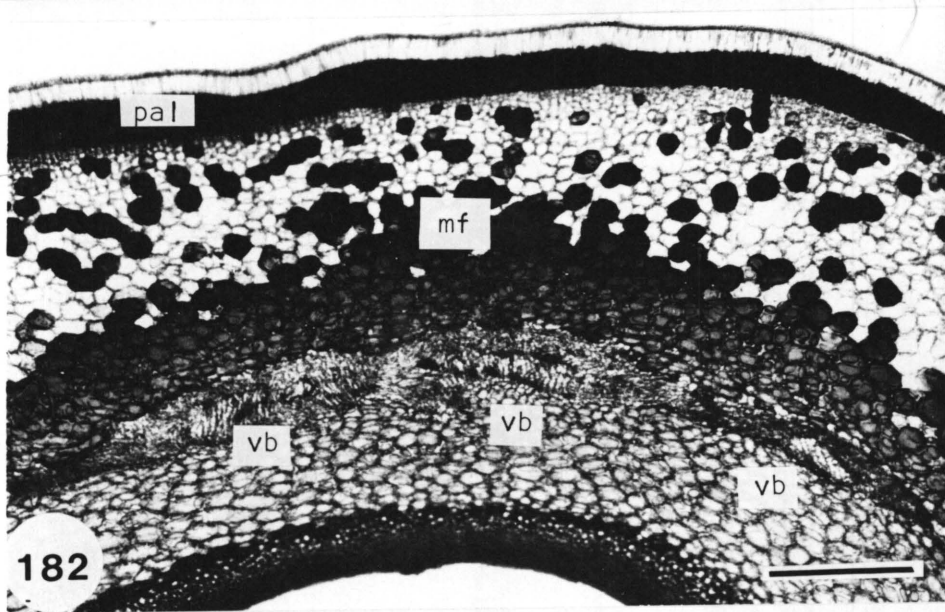
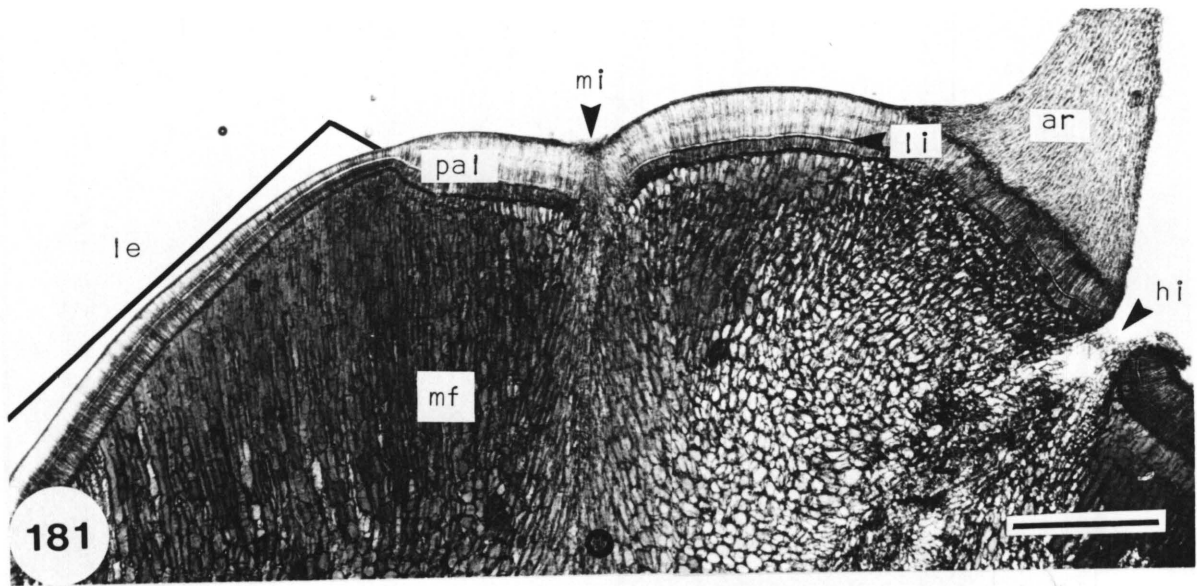
176



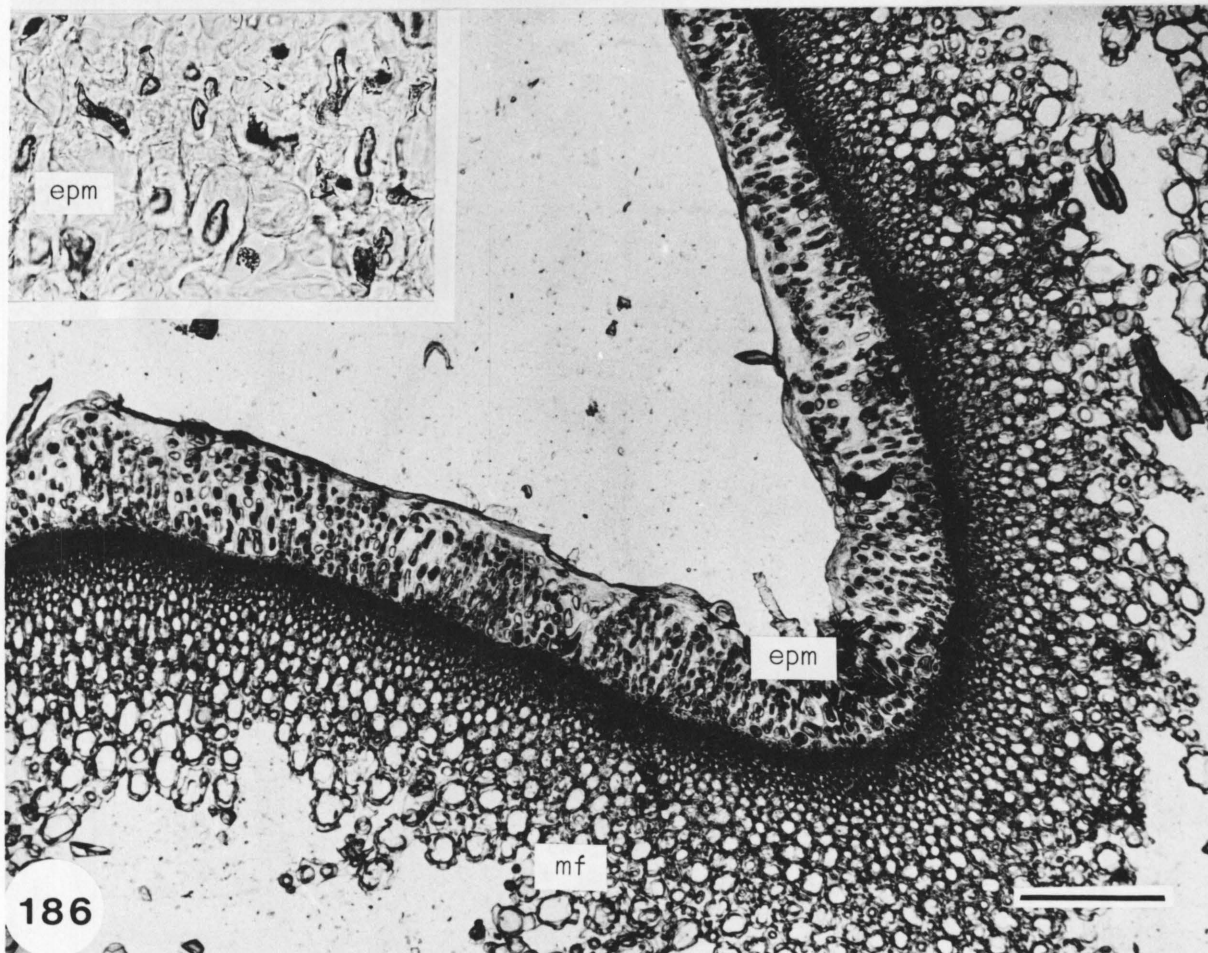
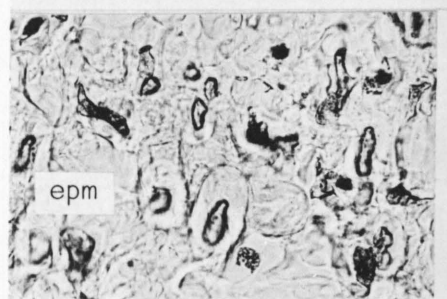
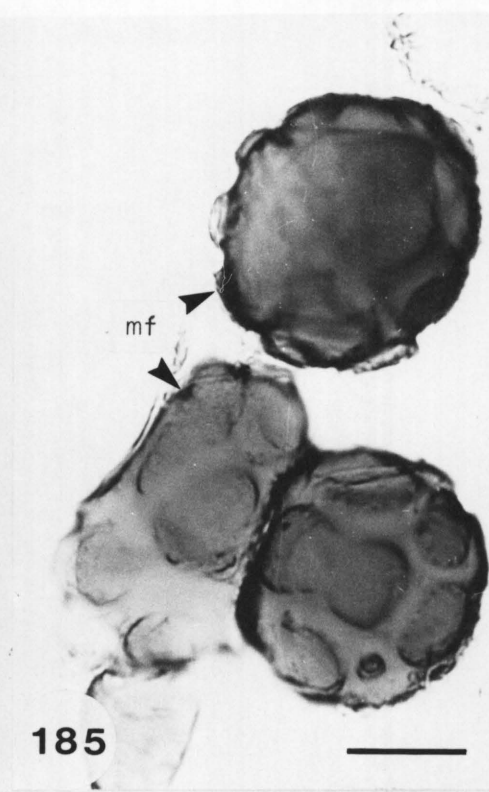
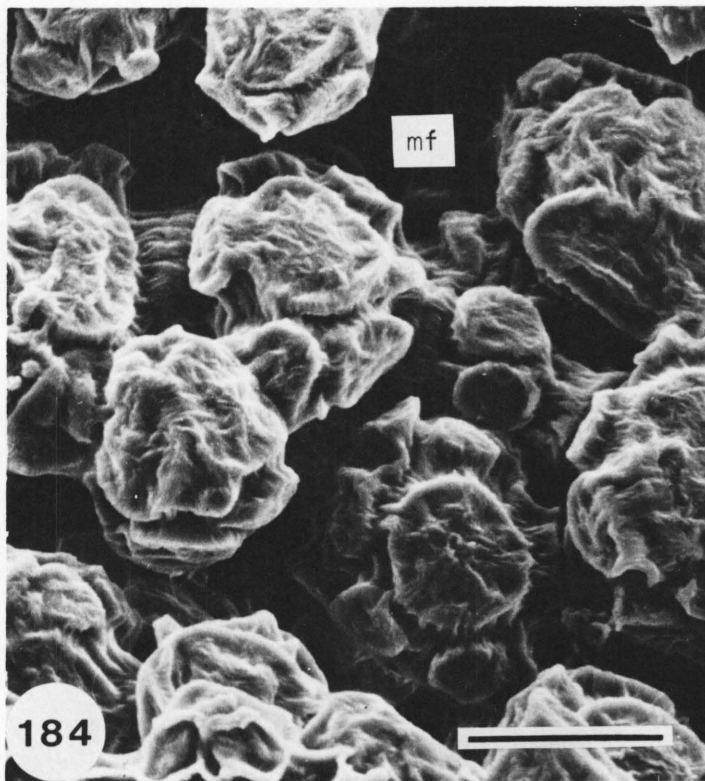
- FIGUUR 177: Die istmus van 'n T. esculentum-saad soos in 'n dwarsnee van die testa gesien.
ist - istmus
li - liglyn
mf - mesofil selle
pal - makrosklereïede
pyltjies - oorblyfsels van die arillusweefsel
Skaalmerker = 30 µm
- FIGUUR 178: Die istmus (ist) van 'n T. esculentum-saad soos in 'n oppervlakaansig gesien.
Skaalmerker = 10 µm
- FIGUUR 179: Die hilumgedeelte van 'n T. esculentum-saad waarin die vaatweefsel voorkom soos in 'n dwarsnee van 'n testa gesien.
hi - hilum
li - liglyn
mf - mesofil selle
pal - makrosklereïede
vb - vaatbondel
Pyltjie - oorblyfsel van arillus
Skaalmerker = 30 µm
- FIGUUR 180: Die hilumgedeelte waarin die vaatweefsel voorkom van 'n T. esculentum-saad soos in 'n oppervlakaansig gesien.
mi - mikropilum
vb - vaatbondel
Skaalmerker = 20 µm



- FIGUUR 181: Die hilum (hi), mikropilum (mi) en aangrensende lensgebied (le) van 'n T. esculentum-saad soos in 'n dwarsnee gesien.
ar - arillus
li - liglyn
mf - mesofil selle
pal - makrosklereïede
Skaalmerker = 40 µm
- FIGUUR 182: Die rafegebied van 'n T. esculentum-saad in dwarsnee gesien om die drie vaatbondels te toon.
mf - mesofil selle
pal - makrosklereïede
vb - vaatbondel
Skaalmerker = 40 µm
- FIGUUR 183: Die anti-rafegebied van 'n T. esculentum-saad in dwarsnee gesien om die twee vaatbondels (vb) te toon.
mf - mesofil selle
pal - makrosklereïede
Skaalmerker = 40 µm



- FIGUUR 184: Mesofilsele van 'n T. fassoglense-saad direk aan die binnekant van die makroskle= reledlaag om die bou daarvan te toon.
mf - mesofilsele
Skaalmerker = 30 μm
- FIGUUR 185: Mesofilsele van 'n T. esculentum-saad, mediaan in die mesofillaag, om die bou daarvan te toon.
mf - mesofilsele
Skaalmerker = 10 μm
- FIGUUR 186: 'n Gedeelte van die testa van 'n T. fassoglense-saad, in 'n dwarsnee gesien, om die wigvormige ruimte met sy lagie endosperm waar die radikula van die embrio lê, te toon.
Inlas: endospermweefsel (epm) by hoër vergroting.
mf - mesofilsele
Skaalmerker = 40 μm



LITERATUURVERWYSINGS

- ALLEN, E.K., ALLEN, O.N. & KLEBESADEL, L.J. 1964. An insight into symbiotic nitrogen-fixing plant associations in Alaska. In: Science in Alaska, red. Dalhgren, G., Proc. 14th Alaskan Sci. Conf., Anchorage, Alaska. 1963: 54-63.
- ALLEN, O.N. & ALLEN, E.K. 1981. The Leguminosae: A source of characteristics, uses and nodulation. Macmillan, Londen.
- BATEMAN, A.J. 1956. Cryptic self-incompatibility in the wallflower Cheiranthus cheiri L. Heredity 10: 257-261.
- BRAY, G.T. 1921. Gemsbok Beans. Analyst 46: 401-402.
- BRENAN, J.P.M. 1967. Leguminosae - Caesalpinioideae. Flora trop. E. Afr. : 213.
- BREWBAKER, J.L. 1957. Pollen cytology and self incompatibility systems in plants. J. Hered. 48 : 271-277.
- BROOKS, J. & SHAW, G. 1977. Recent advances in the chemistry and geochemistry of pollen and spore walls. Trans. Bose Res. Inst. 40(2) : 19-38.
- BROWN, R. 1814. General remarks, geographical and systematic, on the botany of Terra Australis. In: A voyage to Terra Australis, red. Flinders, M., Vol. II.
- BRUMMITT, R.K. & ROSS, J.H. 1976. A note on a Tylosema (Leguminosae - Caesalpinioideae) from Southern Africa. Kew Bull. 31(2) : 219-220.
- BULLOCK, S., ASHFORD, A.E. & WILLETTS, H.J. 1980. The structure and histochemistry of sclerotia of Sclerotinia minor Jagger. II. Histochemistry of extracellular substances and cytoplasmic reserves. Protoplasma 104 : 333-351.

- BURCHELL, W.J. 1824. Travels in the interior of Southern Africa. Trav. 2 : 589.
- BURCK, W. 1902. Over de prickelbare stempels van Torenia en Mimulus luteus en over voorbehoedmiddelen tegen het kiemen van vreemd stuifmeel op de stempel. In: Versl. gewone Vergad. Wis- en Natuurk. Afd. K. Akad. Wet. Amst. 10 : 209-219.
- CAPUS, M.G. 1878. Anatomie du tissu conducteur. Annls Sci. nat. 7 : 207-291.
- CASS, D.D. & KARAS, I. 1974. Ultrastructural organization of the egg of Plumbago zeylanica. Protoplasma 81 : 49-62.
- COETZEE, J. & VAN DER SCHIJFF, H.P. 1979. Pollen morphology of the South African Malvales. I. Characteristics useful for keying and for numerical analysis. Jl S. Afr. Bot. 45(2) : 93-126.
- COETZER, L.A., ROBBERTSE, P.J. & REYNEKE, W.F. 1976. Die knoop- en blaarsteelmorfologie van die Suid-Afrikaanse verteenwoordigers van die genera Adenolobus (Harv.) Torre & Hillc., Bauhinia L., Piliostigma Hochst. en Tylosema (Schweinf.) Torre & Hillc. Jl S.Afr. Bot. 42(1) : 1-12.
- COETZER, L.A. & ROSS, J.H. 1977. The genus Tylosema. Fl. S. Afr. 16(2) : 61-64.
- CORNER, E.J.H. 1951. The Leguminous seed. Phytomorphology 1 : 117-150.
- CORNER, E.J.H. 1976. The seeds of Dicotyledons. Vol. I & II. Cambridge University Press, Londen.
- CUTTER, E.G. 1978. Plant anatomy. Deel I. Cells and tissues. 2e uitgawe, Edward Arnold, Londen.
- DARLINGTON, C.D. & LA COUR, L.F. 1962. The handling of chromosomes. George Allen, Londen.
- DAVIS, G.L. 1966. Systematic embryology of the Angiosperms. John Wiley, Londen.

- DE WIT, H.C.D. 1956. A revision of the Malaysian Bauhinieae. Reinwardtia 3 : 386-390.
- EAMES, A.J. 1961. Morphology of the Angiosperms. McGraw-Hill, New York.
- ECHLIN, P. 1971. The role of the tapetum during microsporogenesis of Angiosperms. In: Pollen : Development and physiology, red. Heslop-Harrison, J., Butterworths, London.
- ERDTMAN, G. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Deel I. Angiosperms, Almquist & Wiksell, Stockholm.
- ERDTMAN, G. 1956. LO analysis and Welcker's rule. Svensk bot. Tidskr. 50 : 1-7.
- ESAU, K. 1977. Anatomy of seed plants. 2e uitgawe, John Wiley, New York.
- FAEGRI, K. & IVERSEN, J. 1964. Textbook of pollen analysis. Blackwell, Oxford.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. The principles of pollination ecology. 3e uitgawe, Pergamon, New York.
- FAHN, A. 1975. Plant anatomy. 2e uitgawe, Pergamon, New York.
- FEDER, N. & O'BRIEN, T.P. 1968. Plant microtechnique: Some principles and new methods. Am. J. Bot. 55(1) : 123-142.
- FOSTER, A.S. & GIFFORD, E.M. 1974. Comparative morphology of vascular plants. 2e uitgawe, Freeman, San Francisco.
- GANDERS, F.R. 1979. The biology of heterostyly. N.Z.J. Bot. 17 : 607-635.
- GUNNING, B.E.S. & PATE, J.S. 1969. Transfer cells. Plant cells with wall ingrowths, specialized in relation to short distance transport of solutes - their occurrence, structure and distribution. Protoplasma 68 : 107-133.

- GUNNING, B.E.S. & PATE, J.S. 1974. Transfer cells. In: Dynamic aspects of plant ultrastructure, red. Robards, A.W., McGraw-Hill, New York.
- HACCIUS, B. 1971. Zur derzeitigen Situation der Angiospermen-Embryologie. Bot. Jb. 91 : 309-329.
- HALLÉ, F., OLDEMAN, R.A.A. & TOMLINSON, P.B. 1978. Tropical trees and forests. Springer Verlag, Berlyn.
- HARTIG, T. 1842. New theory of the fertilisation of plants. Brunswick.
- HASKELL, G. & WILLS, A.B., 1968. Primer of chromosome practice. Oliver & Boyd, London.
- HESLOP-HARRISON, J. 1971. The pollen wall: structure and development. In: Pollen: Development and physiology, red. Heslop-Harrison, J., Butterworths, London.
- HESLOP-HARRISON, J. 1975. Incompatibility and the pollen-stigma interaction. A. Rev. Pl. Physiol. 26 : 403-425.
- HESLOP-HARRISON, J. & HESLOP-HARRISON, Y. 1980. The pollen-stigma interaction in the grasses. I. Fine-structure and cytochemistry of the stigmas of Hordeum and Secale. Acta bot. neerl. 29(4) : 261-276.
- HESLOP-HARRISON, J. & HESLOP-HARRISON, Y. 1981. The pollen-stigma interaction in the grasses. II. Pollen-tube penetration and the stigma response in Secale. Acta bot. neerl. 30(4) : 289-307.
- HESLOP-HARRISON, Y. & HESLOP-HARRISON, J. & SHIVANNA, K.R. 1981. Heterostyly in Primula. I. Fine-structural and cytochemical features of the stigma and style in Primula vulgaris Huds. Protoplasma 107 : 171-187.
- HESLOP-HARRISON, Y & SHIVANNA, K.R. 1977. The receptive surface of Angiosperm stigma. Ann. Bot. 14 : 1233-1258.

- HESSE, M. 1979. Entwicklungsgeschichte und Ultrastruktur von Pollenkit und Exine bei nahe verwandten entomophilen und anemophilen Sippen der Oleaceae, Scrophulariaceae, Plantaginaceae und Asteraceae. Pl. Syst. Evol. 132 (1/2) : 107-139.
- HEYWOOD, V.H. 1971. Chemotaxomy of the Leguminosae. Academic Press, New York.
- HOAGLAND, D.R. 1944. Inorganic plant nutrition. Chronica Botanica, Waltham.
- HOEFERT, L. 1969. Ultrastructure of Beta pollen. I. Cytoplasmic constituents. Am. J. Bot. 56 : 363-368.
- JENSEN, W.A. 1974. Reproduction in flowering plants. In: Dynamic aspects of plant ultrastructure, red. Robards, A.W., McGraw-Hill, New York.
- JOHANSEN, D.A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill, New York.
- JOHANSEN, D.A. 1950. Plant embryology. Chronica Botanica, Waltham.
- KEEGAN, A.B. & VAN STADEN, J. 1981. Marama bean, Tylosema esculentum, a plant worthy of cultivation. S.Afr. J. Sci. 77 : 387.
- KHO, Y.O. & BAËR, J. 1971. Florescence microscopy in botanical research. Zeiss Information 76 : 54-57.
- KONAR, R.N. & LINSKENS, H.F. 1966. The morphology and anatomy of the stigma of Petunia hybrida. Planta 71 : 356-371.
- KROH, M. 1964. An electron microscopic study of the behaviour of cruciferous pollen after pollination. In: Pollen physiology and fertilization, red. Linskens, H.F., North Holland, Amsterdam.
- LABARCA, C., KROH, M. & LOEWUS, F. 1970. The composition of stigmatic exudate from Lilium longiflorum. Plant Physiol., Lancaster 46 : 150-156.

- LABARCA, C. & LOEWUS, F. 1973. The nutritional role of pistil exudate in pollen tube walls formation in Lilium longiflorum. II. Production and utilization of exudate from stigma and stigma canal. Plant Physiol., Lancaster 52 : 87-93.
- LAWRENCE, G.H.M. 1951. Taxonomy of vascular plants. Macmillan, New York.
- MAHESHWARI, P. 1950. An introduction to the embryology of Angiosperms. McGraw-Hill, New York.
- MARTIN, F.W. 1969. Extracts of the stigma of ten species. Am. J. Bot. 56 : 1023-1027.
- MARTIN, F.W. 1970. The ultra-violet absorption profile of stigmatic extracts. New Phytol. 69 : 425-430.
- MATTSSON, O., KNOX, R.B., HESLOP-HARRISON, J. & HESLOP-HARRISON, Y. 1974. Protein pellicle of stigmatic papillae as a probable recognition site in incompatibility reactions. Nature 247 : 298-300.
- MAZIA, D., BREWER, P.A. & ALFERT, M. 1953. The cytochemical staining and measurement of protein with mercuric bromphenol blue. Biol. Bull. 104 : 57-67.
- MEEUSE, A.D.J. & BOUMAN, F. 1974. The inner integument - its probable origin and homology. Acta bot. neerl. 23(3) : 237-249.
- MELCHIOR, H. 1964. A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Band II. Angiospermen. 12e uitgawe, Borntraeger, Berlyn.
- MERCY, S.T., KAKAR, S.N. & VARGHESE, T.M. 1974. Embryology of Cicer arietinum and C. soongaricum. Bull. Torrey bot. Club 101(1) : 26-30.
- MESTRE, J.-G. 1967. La signification phylogénétique de l'embryogénie. Revue gén. Bot. 74 : 273-322.

- MEYER, K. 1925. Über die Entwicklung des Pollens bei Leontodon autumnalis L.. Ber. dt. bot. Ges. 43 : 108-114.
- NETOLITZKY, F. 1926. Anatomie der Angiospermen-Samen. Borntraeger, Berlin.
- O'BRIEN, T.P. & McCULLY, M.E. 1981. The study of plant structure. Principles and selected methods. Termarcarphi, Melbourne.
- PATE, J.S. & GUNNING, B.E.S. 1972. Transfer cells. A. Rev. Pl. Physiol. 23 : 173-196.
- PHILIPSON, W.R. 1977. Ovular morphology and the classification of Dicotyledons. Plant Syst. Evol., Suppl. 1 : 123-140.
- RASPAIL, M. 1824. Essai d'une classification générale des graminées, fondée sur l'étude physiologique des caractères de cette famille. Annls Sci. nat. 5 : 287-311; 433-460.
- RATCHIE, K.O. 1979. Tropical Legumes: Resources for the future. National Academy of Sciences, Washington.
- REMBERT, D.H. (Jnr.). 1969. Comparative megasporogenesis in Caesalpiaceae. Bot. Gaz. 130 (1) : 47-52.
- REMBERT, D.H. (Jnr.). 1971. Phylogenetic significance of megaspore tetrad patterns in Leguminales. Phytomorphology 21 : 1-9.
- REYNEKE, W.F., COETZER, L.A. & GROBBELAAR, N. 1979. Plantkunde: organografie en sitologie. Butterworths, Durban.
- REYNOLDS, E.S. 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol. 17 : 208-212.
- ROBARDS, A.W. 1970. Electron microscopy and plant ultrastructure. McGraw-Hill, London.

- ROSEN, W.G. 1971. Pollen tube growth and fine structure.
In: Pollen: Development and physiology, red.
Heslop-Harrison, J., Butterworths, London.
- ROSEN, W.G. & THOMAS, H.R. 1970. Secretory cells of
lily pistils. I. Fine structure and function.
Am. J. Bot. 57 (9) 1108-1114.
- ROWLEY, J.R. 1963. Nonhomogeneous sporopollenin in
microspores of Poa annua. Grana palynol. 3 :
3-20.
- SALISBURY, F.B. & ROSS, C.W. 1978. Plant physiology.
2e uitgawe, Wadsworth, Belmont.
- SASS, J.E. 1966. Botanical microtechnique. 3e uitgawe,
Iowa State University Press, Ames.
- SATÔ, D. 1942. Karyotype alternation and phylogeny in
Liliaceae and allied families. Jap. J. Bot.
12 : 58-158.
- SCHMITZ, A. 1973. Contribution palynologique a la taxonomie
des Bauhinieae (Caesalpinieae). Bull. Jard. bot. nat. Belg. 43 : 369-423.
- SCHREIBER, A. 1960. Tylosema esculentum (Burch.) Schreiber.
Mitt. bot. StSamml. Münch. 3 : 611.
- SPURR, A.R. 1969. A low-viscosity epoxy resin embedding
medium for electron microscopy. J. Ultrastruc. Res. 26 : 31-43.
- STANLEY, R.G. 1971. Pollen chemistry and tube growth.
In: Pollen: Development and physiology, red.
Heslop-Harrison, J., Butterworths, London.
- STANLEY, R.G. & LINSKENS, H.F. 1974. Pollen: Biology,
biochemistry, management. Springer Verlag, Berlin.
- STEBBINS, G.L. (Jnr.). 1967. Variation and evolution
in plants. Columbia University Press, New York.
- STEBBINS, G.L. 1974. Flowering plants: Evolution
above the species level. Belknap Press, Cambridge,
Massachusetts.

- STEPHENS, E.L. 1909. The embryo-sac and embryo of certain Penaeaceae. Ann. Bot. 23 : 363-378.
- STEVEN, P.L. & WEBSTER, G.L. 1975. A new technique of preparing pollen for S.E.M. Grana 15 : 127-136.
- STEYN, E. 1973. 'n Embriologiese ondersoek van Romulea rosea Eckl. var. reflexa Beg..I. Die bou, ontwikkeling en bevrugting van die saadknoppe. Jl S.Afr. Bot. 39 (2) : 113-121.
- STEYN, E.M.A. 1977. 'n Embriologiese studie van die Suid-Afrikaanse Melianthaceae. D.Sc.-proefskrif, Univ. van Pretoria.
- TAKHTAJAN, A. 1969. Flowering plants: Origin and dispersal. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- TAUBERT, P. 1894. Leguminosae. Pflanzenfamilien 3 (3) : 125-153.
- TORRE, A.R. & HILLCOAT, D. 1955. Novidades da flora de Angola. Bolm Soc. broteriana 2A, 29 : 38.
- TOWNSEND, C.E. 1971. Advances in the study of incompatibility. In: Pollen: Development and physiology, red. Hesslop-Harrison, J., Butterworths, Londen.
- TSENG, C.C. & TING, W.S. 1964. A palynological study of Hydrocotyle pedicellosa and H. javanica. Pollen Spores 6 : 125-139.
- VAN DER SCHIJFF, H.P. & ROBBERTSE, P.J. 1976. Praktiese plantanatome. Van Schaik, Pretoria.
- VAN DER WALT, E.L., GEERTHSEN, J.M.P. & ROBBERTSE, P.J. 1970. 'n Sitogenetiese studie van die genus Crinum L. in Suid-Afrika. Agroplantae 2 : 7-14.
- VON TEICHMAN, I. & ROBBERTSE, P.J. 1982. Contributions to the floral morphology and embryology of Pavetta gardeniifolia. A. Rich..Deel I. The inflorescence and flower. S. Afr. J. Bot. 1 (1/2) : 18-21.

- WATTENDORFF, J. & HOLLOWAY, P.J. 1980. Studies on the ultrastructure and histochemistry of plant cuticles: The cuticular membrane of Agave americana L. in situ. Ann. Bot. 46 : 13-28.
- WATTENDORFF, J. & HOLLOWAY, P.J. 1982. Studies on the ultrastructure and histochemistry of plant cuticles: Isolated cuticular membrane preparations of Agave americana L. and the effects of various extraction procedures. Ann. Bot. 49 : 769-804.
- WEHMEYER, A.S., LEE, R.B. & WHITING, M. 1969. The nutrient composition and dietary importance of some vegetable foods eaten by the Kung bushmen. S. Afr. J. Nutr. 5 (4) : 1529-1530.
- WELK, M., MILLINGTON, W.F. & ROSEN, W.G. 1965. Chemotropic activity and the pathway of the pollen tube in lily. Am. J. Bot. 52 : 774-781.
- WHITEHOUSE, H.L.K. 1950. Multiple-allelomorph incompatibility of pollen and style in the evolution of the Angiosperms. Ann. Bot. 14 : 199-216.
- WOLFE, T.K. & KIPPS, M.S. 1959. Production of field crops. 5e uitgawe, McGraw-Hill, New York.