

'N EMBRIOLOGIESE STUDIE VAN DIE
SUID-AFRIKAANSE MELIANTHACEAE

deur

Elsie Magdalena Adriana Steyn

Voorgelê ter vervulling van 'n deel van die vereistes
vir die graad Doctor Scientiae in die Fakulteit Wis- en
Natuurkunde, Universiteit van Pretoria, Pretoria.

MEI 1977.

DANKBETUIGINGS

Ek wil my innigste dank betuig teenoor my moeder en my eggenoot vir hulle opoffering, hulp en aanmoediging waarsonder hierdie studie nie voltooi kon word nie.

Opregte dank word ook uitgespreek teenoor die volgende persone en instansies: Prof. dr. P.J. Robbertse van die Plantkunde Departement en Prof. dr. H.P. van der Schijff, Dekaan van die Fakulteit Wis- en Natuurkunde, beide van die Universiteit van Pretoria, wat onderskeidelik as promotor en mede-promotor opgetree het; mnr. C. van der Merwe wat hulp in verband met fotografiese werk verleen het; mev. E. Buitendag wat behulpsaam was met die versameling van *Bersama transvaalensis*-materiaal; die W.N.N.R. vir die beskikbaarstelling van 'n spesiale meriete-beurs; die Universiteit vir geldelike steun in verband met publikasies wat uit hierdie navorsing gespruit het en die Departement Bosbou en die Afdeling Natuurbewaring van die Transvaalse Provinsiale Administrasie vir die beskikbaarstelling van permitte tydens die versameling van plantmateriaal.

INHOUDSOPGAWE

	Bladsy
SAMEVATTING.....	i
ABSTRACT.....	iii
HOOFSTUK 1	
INLEIDING.....	1
HOOFSTUK 2	
MATERIAAL EN METODEDES VAN ONDERSOEK.....	3
HOOFSTUK 3	
OORSPRONG VAN DIE SAADKNOPPE VAN <i>BERSAMA</i> <i>TRANSVAALENSIS</i> TURRILL, <i>GREYIA SUTHERLANDII</i> HOOK. & HARV. EN <i>MELIANTHUS MAJOR</i> L.	5
HOOFSTUK 4	
ONTOGENIE VAN DIE SAADKNOPPE VAN <i>BERSAMA</i> <i>TRANSVAALENSIS</i> TURRILL, <i>GREYIA SUTHERLANDII</i> HOOK. & HARV. EN <i>MELIANTHUS MAJOR</i> L.	7
4.1 Aanleg van die saadknopprimordium.....	7
4.2 Anatrope oriëntering van die saadknopprimordium.....	8
4.3 Ontstaan en bou van die integumente.....	9
4.4 Ontwikkeling van die argesporiumsel.....	11
4.5 Ontwikkeling van die pariëtale weefsel en die nusellus-epidermis.....	12
4.6 Ontwikkeling van die makrospoormoedersel en die makrospore.....	13
4.7 Ontwikkeling van die embriosak.....	16
HOOFSTUK 5	
ONTWIKKELING VAN DIE SAAD VAN <i>BERSAMA</i> <i>TRANSVAALENSIS</i> TURRIL, <i>GREYIA SUTHERLANDII</i> HOOK. & HARV. EN <i>MELIANTHUS MAYOR</i> L.	20
5.1 Ontwikkeling van die embryo.....	21
5.1.1 <i>Greyia sutherlandii</i>	21
5.1.2 <i>Melianthus major</i>	22
5.1.3 <i>Bersama transvaalensis</i>	24
5.1.4 Samevattende opmerkings.....	25
5.2 Ontwikkeling van die saadhuid.....	27
5.2.1 <i>Greyia sutherlandii</i>	27
5.2.2 <i>Melianthus major</i>	28
5.2.3 <i>Bersama transvaalensis</i>	29
5.2.4 Samevattende opmerkings.....	29
HOOFSTUK 6	
BESPREKING.....	31
FIGURE.....	34
LITERATUURVERWYSINGS.....	73

SAMEVATTING

'n Embriologiese studie van die Suid-Afrikaanse Melianthaceae

deur

Elsie Magdalena Adriana Steyn

Promotor: Prof. dr. P.J. Robbertse
Mede-promotor: Prof. dr. H.P. van der Schijff
Departement: Plantkunde
Graad: D.Sc.

Die embriologie van *Bersama transvaalensis* Turrill, *Greyia sutherlandii* Hook. & Harv. en *Melianthus major* L. is ondersoek. Laasgenoemde twee taksa is fillospoor en die talryke saadknoppe word pariëtaal gedra, terwyl die stagiospore *B. transvaalensis* bodemstandige saadknoppe het. By al drie taksa is die volwasse saadknoppe anatroop, bitegmies en krassinusellaat. Die anatrope buiging vind by *G. sutherlandii* in die funikulus plaas, terwyl die nusellus by die ander twee taksa buig. Die buitenste integument van *G. sutherlandii* is triseriaal, maar multiseriaal by *B. transvaalensis* en *M. major*. By al drie taksa ontwikkel verskeie lae pariëtale selle bokant die makrospoormoedersel en sy derivate. 'n Nuselluskap kom bokant die pariëtale weefsel voor.

By *B. transvaalensis* en *M. major* word liniêre makrospoortetradas gevorm, hoewel triades ook by eersgenoemde voorkom, wanneer die boonste diadesel nie die tweede meiotiese deling ondergaan nie. By *G. sutherlandii* is die makrospore òf liniêr, òf T-vormig gerangskik.

Die chalasale makrospoor ontwikkel in 'n Polygonum-tipe embriosak. By *M. major* word net sewe kerne gevorm, omdat een chalasale kern van die vierkernige embriosak nie verder deel nie. Die volwasse embriosak bevat by laasgenoemde takson geen antipodale selle nie. Die sekondêre embriosakkern is hipertrofies by *B. transvaalensis* en *M. major* en bevat twee onversmelte nukleoli by *G. sutherlandii*.

Die embryo's van al drie taksa ressorteer onder die Asterad-tipe en 'n epifise-inisiaalsel kom voor. Die gesuspendeerde embryo van *G. sutherlandii* kan verder onder die *Erodium*-variasie geklassifiseer word, terwyl die suspensorlose embryo's van *B. transvaalensis* en *M. major* onder die *Penaea*-variasie tuishoort. By laasgenoemde twee taksa deel die basale sel in die lengte, sodat 'n primitiewe, globulêre tetraede gevorm word, terwyl

'n T-vormige tetraede by *G. sutherlandii* ontstaan. Nukleêre endosperm kom by al drie taksa voor.

Die saadhuid van *G. sutherlandii* word uit beide integumente gevorm. Die buite-epidermislae van beide integumente verander in vesels en vorm die beskermingslae van die saad, terwyl die ander sellae verdwyn of platgedruk word. By *B. transvaalensis* en *M. major* verbreed die buitenste integument gedurende saadhuidvorming, terwyl die selle van die binneste integument geen noemenswaardige rol in die beskerming van die saad speel nie. By *M. major* ontwikkel die buite-epidermisselle van die buitenste integument in makrosklereïde en die binneste kutikula van die saadhuid verdik. By *B. transvaalensis* kom geen beskermingslae in die saadhuid voor nie.

In sover dit op grond van embriologiese gegewens moontlik is om 'n aanbeveling te maak, word voorgestel dat *Greyia* nie saam met *Bersama* en *Melianthus* in dieselfde familie geplaas word nie, maar dat *Greyia* in een en *Bersama* en *Melianthus* in 'n ander familie in die orde Sapindales geplaas word.

ABSTRACT

Embryology of the South African Melianthaceae

by

Elsie Magdalena Adriana Steyn

Promoter: Prof. dr. P.J. Robbertse
Co-promoter: Prof. dr. H.P. van der Schijff
Department: Botany
Degree: D.Sc.

The embryology of *Bersama transvaalensis* Turrill, *Greyia sutherlandii* Hook. & Harv. and *Melianthus major* L. was studied. In the phyllosporous taxa, *G. sutherlandii* and *M. major* the placentation of the ovules is parietal, but the stachyosporous *B. transvaalensis* has basal ovules. The mature ovules of all three taxa are anatropous, bitegmic and crassinucellar. In *G. sutherlandii* the ovule curves in the funicular region, but in *B. transvaalensis* and *M. major* the anatropous position is reached by bending of the nucelli. The outer integument in *G. sutherlandii* is triseriate, but in *B. transvaalensis* and *M. major* it is multiseriate. A multiseriate parietal tissue develops in all three taxa and a nucellar cap is present.

Linear macrospore tetrads are formed in *M. major* and *B. transvaalensis*. In the latter taxon, however, triads may also occur. In *G. sutherlandii* the macrospore tetrads are either linear, or T-shaped.

A Polygonum type embryo sac develops from the chalazal macrospore. In *M. major* the young embryo sac contains seven nuclei only, as one of the chalazal nuclei fails to divide. The mature embryo sac of the latter taxon has no antipodals. In *B. transvaalensis* and *M. major* the secondary embryo sac nucleus is hypertrophic.

The embryos of the three taxa conform to the Asterad type. The embryos of both *B. transvaalensis* and *M. major* lack suspensors and are therefore placed under the *Penaea* variation, while the suspended embryo of *G. sutherlandii* follows the *Erodium* variation. In both *B. transvaalensis* and *M. major* the basal cell divides longitudinally, resulting in a primitive globular tetrad.

The tetracellular proembryo of *G. sutherlandii*, however, is T-shaped.

An epiphysis initial takes part in the embryogeny of all three species.

Both integuments participate in the development of the seed coat of *G. sutherlandii*. The outer epidermii develop into fibrous protective layers, while the other cell layers disappear or are crushed. The outer integument of *B. transvaalensis* and of *M. major* thickens during seed coat development. In the latter taxon the outer epidermis cells change into macrosclereids and a thick inner cuticular layer separates the cells of the nucellus and the inner integument. No such protective layer develops in the seed coat of *B. transvaalensis*.

The endosperm of all three species is nuclear in origin.

Insofar as it is possible to make a recommendation on the grounds of embryological data, it is suggested that *Greyia* should not be placed in the same family as *Bersama* and *Melianthus*, but that *Greyia* should be placed in one and *Bersama* and *Melianthus* in another family in the order Sapindales.

HOOFSTUK 1

INLEIDING

Die Melianthaceae is 'n klein familie met drie genera, naamlik *Bersama* Fres., *Greyia* Hook. & Harv. en *Melianthus* L. Vyf spesies van die tropies-Afrikaanse genus, *Bersama*, kom in Suid-Afrika voor, terwyl die drie spesies van *Greyia* endemies in die Republiek van Suid-Afrika is. *Melianthus* is hoofsaaklik 'n Suid-Afrikaanse genus en word in die Republiek van Suid-Afrika en Suidwes-Afrika deur agt spesies verteenwoordig.

Volgens Engler en Diels (1936), Phillips (1951) en Lawrence (1963) word die drie genera hoofsaaklik op grond van blomkenmerke onder dieselfde familie geplaas, terwyl ander taksonome verkies om *Greyia* of onder 'n ander tribus, die Greyiae (Scholtz, 1964), of onder 'n aparte familie, die Greyiaceae (Takhtajan, 1969), te klassifiseer. Familiestatus word ook deur Heimsch (1942) aan *Greyia* toegeken op grond van houtanatomiese kenmerke.

Hoewel die meeste taksonome dus die drie taksa as naverwante genera van die orde Sapindales beskou, plaas Hutchinson (1926) *Greyia* nie net onder 'n aparte familie (Greyiaceae) as *Bersama* en *Melianthus* (Melianthaceae) nie, maar ook onder 'n ander orde, naamlik die Cunoniales. Die bekende embrioloog, Johanse, is dieselfde mening toegedaan, hoewel hy erken dat die drie genera embriogeneties nie ondersoek is nie (Johansen, 1950).

Weliswaar is baie min bekend oor die embriologie van die drie taksa. Mauritzon het in 1936 'n onvolledige embriologiese studie van *Bersama usambarica*, *Melianthus major* en *Greyia sutherlandii* gedoen, terwyl Khushalani (1962) die embriologie van *Melianthus major* herondersoek het.

Ten einde die ontbrekende gegewens oor die Melianthaceae aan te vul en daardeur 'n bydrae te lewer tot die fragmentariese embriologiese kennis van die Suid-Afrikaanse flora is ondergenoemde spesies wat drie genera verteenwoordig, embriologies ondersoek: *Bersama transvaalensis* Turrill, *Greyia sutherlandii* Hook. & Harv. en *Melianthus major* L.

Terselfdertyd word gepoog om 'n bydrae te lewer tot die bepaling van die juiste taksonomiese posisie van *Greyia* insover dit op grond van die embriologie moontlik is. Hoewel dit erken word dat die embriologie nie die uitwendige morfologie kan vervang in die klassifikasie van plante nie, behoort die taksonomiese waarde van embriologiese ken-

merke nie te gering geag word nie. Die embriologie het as studieveld die gametofiet en jong sporofiet wat by die blomplant die hoogste mate van beskerming geniet en dus minder as uitwendige plantdele aan omgewingsinvloede onderworpe is. Daarom behoort embriologiese kenmerke meer konstant te wees as uitwendig-morfologiese kenmerke.

By die bepaling van verwantskappe tussen die spesies van 'n genus het die embriologie dus min waarde, omdat verskille, indien aanwesig, gering is (Steyn, 1973). Om hierdie rede is in die huidige studie slegs een spesies van elke genus ondersoek. Aan die ander kant, juis as gevolg van die konstantheid van embriologiese kenmerke, kan laasgenoemde nuttig gebruik word om verwantskappe tussen groter taksa, soos ordes en families, aan te toon.

Indien *Greyia* dus onder 'n ander orde as *Melianthus* en *Bersama* tuishoort, behoort hierdie ondersoek daadwerklike embriologiese verskille aan die lig te bring.

HOOFSUK 2

MATERIAAL EN METODEDES VAN ONDERSOEK

Die versameling van die ondersoekte materiaal is voorafgegaan deur 'n literatuurstudie en 'n ondersoek van al die herbariummateriaal van al die Suid-Afrikaanse en Suidwes-Afrikaanse spesies van *Bersama* Fres., *Greyia* Hook. & Harv. en *Melianthus* L. aanwesig in Schweikerdt-Herbarium, Universiteit van Pretoria en in die Nasionale Herbarium in Pretoria.

Op grond van hierdie studie is vars bloeiwyses, verskeie blomstadia, vrugte en sade van al drie spesies van *Greyia* vanaf soveel moontlik bekende lokaliteite versamel, terwyl soortgelyke materiaal van slegs een spesies van *Bersama*, naamlik *Bersama transvaalensis* Turrill en een spesies van *Melianthus*, nl. *Melianthus major* L. versamel is. Materiaal van laasgenoemde spesies wat vir 'n embriologiese ondersoek bruikbaar sou wees, is vanaf twee natuurlike lokaliteite verkry, terwyl plante wat in die tuin van die Universiteit van Pretoria groei ook ondersoek is. Van *Bersama transvaalensis* is bruikbare materiaal vanaf drie natuurlike lokaliteite verkry. Bloeiwyses van verskillende ouderdomme is in formalien-asynsuur-alkohol (F.A.A.) gefikseer (Sass, 1966). Hierdie fikseermiddel lewer swak resultate soos gesien kan word, in figure 21 en 23, maar moes in sommige gevalle vir *Bersama transvaalensis*-materiaal gebruik word, omdat laasgenoemde nie voorberei kon word vir beter fikseermiddels soos akroleïen of glutaaraldehyd nie.

Waar moontlik is kleiner plantdele soos stingelgroeiopunte, jong blomknoppe, gedeeltes van volwasse blomme en vrugte, asook sade van al drie spesies in tien persent akroleïen (Feder, 1960) gefikseer. Hoewel laasgenoemde fikseermiddel baie goeie resultate gelewer het, is ses persent glutaaraldehyd by 0°C in 'n 0,025 M fosfaatbufferoplossing (Feder en O'Brien, 1968) vir veldwerk verkies, omdat dit meer hanteerbaar en veilig is. Laasgenoemde fikseermiddel het egter die uitdissekering van groeiopunte, vrugbeginsel-segmente met ontwikkelende saadknoppe en gedeeltes van ouer saadknoppe en sade genoodsaak.

F.A.A.-gefikseerde materiaal is, waar nodig, in 50% etanol geëvakuëer, in tersiëre butanol gedehidreer (Sass, 1966) en met was geïmpregneer. Seriesneë van 6–12µm is op 'n draaimikrotoom gesny en met safranien en "kleurvaste groen FCF" (Gurr, 1965) gekleur.

Materiaal wat in akroleïen en glutaaraldehyd gefikseer is, is in die fikseermiddel geëvakuëer en by 0°C gedehidreer (Feder & O'Brien, 1968). Impregnering met 'n mengsel van glikolmetakrilaat (Ashley en Feder, 1966) het by kamertemperatuur plaasgevind. Die materiaal is in dieselfde mengsel in aluminiumbakkies ingebed, laasgenoemde is lugdig gemaak en oornag in 'n oond by 57°C gelaat om te polimeriseer.

Na polimerisasie is geskikte blokkies materiaalbevattende glikolmetakrilaat uitgesaag. Die blokkies is onder 'n ontleedmikroskoop georiënteer en op harskapsules vasgeplak, sodat seriesneë van 2–3 μm met behulp van 'n Sorval MT-1 "Porter Blum" ultramikrotoom gemaak kon word.

Hoewel die materiaal dikwels etlike weke in die glikolmetakrilaatmengsel gelaat moes word voordat volledige impregnering plaasgevind het en die maak van ultramikrotoomsneë verder tydrowend is, is hierdie tipe sneë bo wassneë verkies, omdat 3 μm seriesneë nie in was verkry kon word nie en die deurskynende glikolmetakrilaat beter oriëntasie van die moeilik oriënteerbare materiaal moontlik gemaak het.

Nadat verskeie kleurstowwe uitgetoets is, is "Periodic Acid" – Schiff se reagens gekombineer met toluïdienblou pH4,4 (Feder & O'Brien, 1968), verkies, omdat dit die beste kleurresultate gelever het.

Alle tekeninge is met behulp van 'n "Zeiss Promar" tekenbuis gedoen.

HOOFSTUK 3

OORSPRONG VAN DIE SAADKNOPPE VAN *BERSAMA TRANSVAALENSIS* TURRILL, *GREYIA SUTHERLANDII* HOOK. & HARV. EN *MELIANTHUS MAJOR* L.

'n Morfologiese ondersoek van die vrugbeginsel van die drie bogenoemde taksa toon dat die talryke saadknoppe van *Greyia sutherlandii* en *Melianthus major* in 'n skynbaar asstandige posisie in die vierhokkige (*M. major*) en vyfhokkige (*G. sutherlandii*) vrugbeginsels gedra word. By *Bersama transvaalensis* word bodemstandige saadknoppe aangetref, een in elke vrughok. Die vraag ontstaan dus wat die oorsprong van die saadknoppe van die drie taksa is. Ontstaan hulle, afgesien van verskil in posisie, uit dieselfde weefsel en indien wel, is hierdie weefsel deel van die vrugblare of deel van die blombodem?

'n Studie van die jong stampers van *G. sutherlandii* en *M. major* toon dat hierdie strukture as soliede silinders met 'n vier- (*Melianthus*) en vyfledige (*Greyia*) samestelling uit die blomgroeipunt te voorskyn tree. Die rande van aangrensende vrugblare is dus van die begin af vergroei (fige. 1, 2). Op 'n baie vroeë ontwikkelings stadium, wanneer die silinders nog maar 4–6 μm hoog is, begin hierdie vergroeiende of saamgestelde rande sentripetaalwaarts instulp om die tussenskotte te vorm (fige. 1, 2). Die tussenskotte of saamgestelde vrugblaarrande, waarvan die saamgestelde geaardheid aangedui word deur die feit dat dit twee onversmelte ventrale vaatbondels bevat (fige. 3, 4), verleng (fige. 5, 6) totdat hulle sentraal teenaan mekaar druk (fige. 3, 4).

By *G. sutherlandii* vergroei die tussenskotte sentraal nie met mekaar om 'n sentrale weefselkolom te vorm nie, maar pas slegs styf teenaan mekaar. Selfs in die heel basale deel van die vrugbeginsel, waar laasgenoemde uit die blomgroeipunt ontspring, kan die grense tussen die individuele vrugblare nog onderskei word (fig. 3). Hierdie toestand word ook in die vrugbeginsel van *M. major* aangetref, naamlik dat 'n vals sentrale as deur die vier styf teenaanmeekaarpasende vrugblaarrande gevorm word (fig. 4). Slegs in die heel basale deel van die vrugbeginsel kom 'n kort gedeelte voor waar die sentrale as solied is (fig. 7).

Die plasentale weefsel van die vrugblare van hierdie twee taksa is reeds vroeg onderskeibaar as agt (*M. major*) of tien (*G. sutherlandii*) lengteverlopende, sitoplasma-ryke weefselstroke op die tussenskotte, wanneer laasgenoemde nog sentripetaalwaarts ingroei (fige. 5, 6). Hierdie plasentalyste ontwikkel ook op die soliede asgedeelte van die

M. major vrugbeginsel. Wanneer die saadknopprimordiums begin ontwikkel, verskyn hulle in groot getalle, dig teenaan mekaar, oor die hele lengte van die plasentalyste.

Die plasentasie van die *G. sutherlandii*-vrugbeginsel is dus nie asstandig soos dit oënskynlik lyk nie, maar pariëtaal. In die *M. major*-vrugbeginsel is die plasentasie ook hoofsaaklik pariëtaal, maar in die basale gedeelte van die vrugbeginsel, waar die sentrale as solied is, kom die saadknoppe asstandig voor.

Wat die oorsprong van die saadknoppe van hierdie twee genera betref, ontwikkel hulle uit weefsel wat deel is van die tussenskotte. Laasgenoemde is deel van die vrugblaarrande en die saadknoppe word as sulks voorsien deur vaatbondels wat takke is van die ventrale vaatbondels van die tussenskotte (fige. 3, 4).

M. major en *G. sutherlandii* kan dus as fillospore taksa beskou word (Lam, 1961).

Die vier saadknopprimordiums in die *Bersama transvaalensis*-vrugbeginsel ontstaan sydelings uit die heel basale weefsel van die soliede sentrale as, waar laasgenoemde uit die blombodem ontspring (fige. 8, 9). Bokant die aanhegtingsvlak van die saadknopprimordiums aan die sentrale as kan die ingegroeide vrugblaarrande onderskei word (fig. 10) waar hulle die tussenskotte vorm. Hierdie tussenskotte is oor hulle hele lengte volledig met die sentrale as vergroei.

Die saadknoppe van *B. transvaalensis* is dus nie fillospore strukture soos dié van *G. sutherlandii* en *M. major* nie, maar ontstaan uit weefsel wat of blombodem is, of weefsel wat die vergroeiingsvlak van die blombodem en die tussenskotte verteenwoordig. Weliswaar dui die vaatweefselvoorsiening van die saadknopprimordiums daarop dat *B. transvaalensis* stagiospoor (Lam, 1961) is, dit wil sê dat die saadknoppe uitgroeisels van die blombodem is (fige. 9, 11), want die vier bodemstandige saadknoppe ontvang vaatbondels direk uit die blombodem. Hierdie vaatbondels voorsien slegs die saadknoppe. Die ventrale vaatbondels kom afsonderlik vanuit die blombodem, verloop in die tussenskotte en vorm dwarsverbindinge (fige. 9, 10) met die dorsale vaatbondels.

HOOFSTUK 4

ONTOGENIE VAN DIE SAADKNOPPE VAN *BERSAMA* *TRANSVAALENSIS* TURRILL, *GREYIA SUTHERLANDII* HOOK. & HARV. EN *MELIANTHUS MAJOR* L.

4.1 Aanleg van die saadknopprimordium

In die jong, ontwikkelende vrugbeginsel van *Melianthus major* ontstaan die eerste van die talryke saadknopprimordiums op die soliede as-gedeelte van die vrugbeginsel, terwyl die vry tussenskotte hoërop nog besig is om sentripetaalwaarts in te groei (fige. 6, 7). Namate laasgenoemde strukture ouer word en die plasentale weefsel daarvan ontwikkel, brei die aanleg van die saadknoppe akropetaalwaarts uit. Later word agt lengteverlopende rye saadknopprimordiums in die vierhokkige vrugbeginsel aangetref, dit wil sê twee rye kom per vrughok voor, waarvan die oudste primordiums basaal en die jongste apikaal geleë is.

In die vrughok wissel die twee rye saadknopprimordiums mekaar gewoonlik nie af nie, want 'n dwarsdeursnee van die vrughok toon beide primordiums in lengtedeursnee (fig. 12). Die alternerende voorkoms van die volwasse saadknoppe (Mauritzon, 1936) is dus waarskynlik as gevolg van 'n ruimtegebrek in die vrughok.

By *Greyia sutherlandii* ontstaan die talryke saadknopprimordiums ook in lengteverlopende rye uit die plasentas van die tussenskotte, sodat twee rye primordiums per vormende vrughok voorkom, maar die primordiums verskyn gelyktydig. Hierdie gesinkroniseerde ontstaan en die daaropvolgende ontwikkeling van die saadknopprimordiums van *G. sutherlandii* kan moontlik in verband gebring word met die interessante wyse waarop die blomme van die bloeiwyse ontstaan en ontwikkel: Hoewel die bloeiwyse van *G. sutherlandii* gerieflikheidshalwe as 'n tros bestempel word (Steyn, 1974), is laasgenoemde nie monopodiaal soos die van *M. major* en *B. transvaalensis* nie. Die blomme word gelyktydig aan die bloeias gevorm en kom voor in die oksels van skutblare. Uit die groeipunt ontwikkel 'n steriele skutblaar. Gewoonlik is al die blomme van die bloeiwyse in dieselfde ontwikkelings stadium, maar in sommige gevalle is òf die basale, òf die apikale blomme die verste ontwikkel. Met antese word die eerste oop blomme òf basaal, òf apikaal aangetref en in sommige gevalle gaan die middelste blomme eerste oop.

By *G. sutherlandii* en *M. major* word die aanleg van elke saadknopprimordium gekenmerk deur die periklinale deling van een of enkele langsmekaarliggende subepidermale inisiale selle (fige. 7, 13). Die buitenste derivate van die inisiale selle deel dan by *G. sutherlandii* gewoonlik antiklinaal (fig. 14), maar periklinale delings kom ook voor. Deur verdere delings in die buitenste drie of vier sitoplasmaryke sellae van die saadknopprimordium word 'n klein uitstulping wat steeds apikaalwaaarts verleng, gevorm.

Die eerste delings in die ontwikkeling van die saadknopprimordium van *Bersama transvaalensis* is ook subepidermaal en periklinaal (fig. 8), terwyl die epidermisselle antiklinaal deel. Die saadknopprimordium ontwikkel uit die basale deel van die soliede sentrale as waar dit uit die blomgroeipunt ontspring. Die saadknopprimordiums van teenoorstaande vrughokke ontwikkel in lyn met mekaar en met die dorsale vaatbondels van die vrugbeginsel (fig. 10).

Die saadknopprimordiums van al drie taksa vergroot tot kort silindervormige strukture (fige. 4, 11, 15). Dan vind belangrike veranderings gelyktydig in die relatief ongedifferensieerde weefsel van die silinders plaas:

- (i) Deur ongelyke groei van die primordiale weefsel begin die regop silinders buig. Hierdie buiging is die begin van die anatrope oriëntering van die saadknop.
- (ii) Die twee integumente wat die volwasse nusellus later omring, word aangelê. (Kyk 4.3 op bl. 9).
- (iii) Die nusellusweefsel kan nou in die apikale deel van die saadknopprimordium onderskei word, terwyl die funikulus ook ontwikkel.
- (iv) Een van die nusellusselle ontwikkel tot die argesporiumsel wat die moedersel van die embriosak en die pariëtale weefsel is.

4.2 Anatrope oriëntering van die saadknopprimordium

Wanneer die saadknopprimordium van *Greyia sutherlandii* ongeveer 60 μm lank is, begin dit sydelings weg buig (fig. 15). Die saadknopprimordium van *Melianthus major* is op hierdie ontwikkelings stadium heelwat groter en ongeveer 100 μm lank (fig. 16). Die lengte van die *Bersama transvaalensis* saadknopprimordiums kon nie bepaal word nie, omdat hierdie spesifieke stadium nie gevind is nie.

By *G. sutherlandii* vind die buiging tot die anatrope posisie plaas in die funikulus (fige. 15, 17), waarvan die selle begin vakuoleer en afrond. Die sydelingse buiging word verkry deurdat die boonste (dorsale) epidermale en subepidermale selle vergroot en in die lengte strek, terwyl die onderste (ventrale) selle van hierdie lae klein bly. Wanneer die buitenste integument begin ontwikkel, is die saadknopprimordium in die amfitrope posisie (fig. 17), of reeds feitlik anatroop (fig. 18) en min verdere buiging vind plaas (fig. 19).

By *M. major* vind die buiging van regop saadknopprimordium tot die anatrope posisie van die volwasse saadknop in die sitoplasmaryke, apikale deel van die primordium plaas (fige. 16, 20). Die swakgefikseerde *B. transvaalensis*-materiaal is moeilik interpreteerbaar, maar dit lyk tog of die oriëntering van die saadknopprimordium soos die van *M. major* plaasvind (fig. 21). By hierdie twee genera neem die funikulus dus nie deel aan die buiging nie, maar bly regop, terwyl die saadknop buig (fige. 20, 21, 22, 23).

By *B. transvaalensis* en *M. major* word die saadknopprimordium op 'n later stadium as by *G. sutherlandii* anatroop. Wanneer die buitenste integument aangelê word, is die primordiums van eersgenoemde twee genera nog feitlik regop. (fige. 20, 21). Selfs wanneer die makrospoormoedersel al vergroot het (fige. 22, 23), is die saadknopprimordium nog maar halfgebuig. Die volwasse saadknoppe van al drie genera was egter in al die ondersoekte materiaal anatroop.

4.3 Ontstaan en bou van die integumente

Die twee integumente wat die nusellus van die volwasse saadknop later omgewe, word by die drie genera aangelê wanneer die makrospoormoedersel reeds in die saadknopprimordium onderskei kan word. Die twee integumente ontwikkel feitlik gelyktydig, hoewel die aanleg van die binneste integument gewoonlik voor die van dié buitenste sigbaar is (fige. 16, 17, 21). Wanneer laasgenoemde aangelê is, kan die funikulus en die nusellus in die saadknopprimordium onderskei word (fige. 17, 20, 21).

Die binneste integument ontwikkel uit een of twee aangrensende sellae van die primordiale epidermis (protodermis). Die selle van hierdie lae word gerieflikheidshalwe inisiaalselle genoem. Hulle verskil in bou nie van die gewone protodermisselle nie, maar kan op grond van seldelingsrigtings van laasgenoemde onderskei word: Terwyl die protodermisselle slegs antiklinaal deel om die vergrotende nusellus te omgewe, deel die inisiale selle periklinaal (fige. 17, 21) of skuins (fige. 16, 18, 21).

Die inisiaalselle van die binneste integument strek ringvormig rondom die nusellus. Hierdie inisiale ring lê by *M. major* en *G. sutherlandii* effens laer as die sentraal-geleë, ontwikkelende makrospoormoedersel en word by laasgenoemde takson slegs deur een gewone protodermisellaag van die inisiaalselle van die buitenste integument geskei (fig. 18).

Wanneer die inisiale selring van die binneste integument uniseriaal is, soos gewoonlik by *G. sutherlandii* die geval is, is die eerste delings van die inisiaalselle periklinaal (fig. 17). Die apikale sel deel daarna antiklinaal. Die eerste delings van die selle van multi-seriale inisiale selringe, wat in sommige gevalle by *G. sutherlandii* en gewoonlik by *B. transvaalensis* en *M. major* voorkom, is of periklinaal, of skuins (fige. 16, 18, 21). Deur verdere delings van die apikale selle word 'n kraagvormige uitstulping gevorm wat die buigende saadknopprimordium omgewe (fige. 24, 25, 26), en steeds apikaalwaarts verleng (fige. 19, 22, 23).

Die subdermale selle neem by die drie genera nie deel aan die vorming van die binneste integument nie, maar hierdie selle mag moontlik 'n rol speel in die ontwikkeling van die buitenste integument. Gedurende die aanleg van laasgenoemde kan periklinale delings in die subdermale selle teenoor die inisiaalselle van die buitenste integument by *G. sutherlandii* en *M. major* onderskei word (fig. 18, 20). By laasgenoemde word die inisiaalselle deur hierdie subdermale seldelings na buite uitgestoot (fig. 20).

Die inisiaalselle van die buitenste integument is nie in 'n geslote ring gerangskik nie: In 'n lengtesnee van die saadknopprimordium kan hulle aan die proksimale kant, dit wil sê die kant van die toekomstige rafe, nie onderskei word nie (fige. 20, 24, 26). By *B. transvaalensis* en *M. major* word daar later 'n swak ontwikkelde uitstulping aan die proksimale kant (fige. 22, 23) gevorm, maar by *G. sutherlandii* ontbreek die buitenste integument hier heeltemal (fig. 19).

Die volwasse buitenste integument van die saadknop van *G. sutherlandii* is drie sellae breed, behalwe in die mikropilêre streek waar dit uit meer sellae bestaan (fig. 27). By *M. major* en *B. transvaalensis* kan die juiste aantal sellae waaruit hierdie integument bestaan, moeilik bepaal word, want laasgenoemde word geleidelik breër gedurende die ontwikkeling van die saadknop en saad.

Wanneer meiose in die makrospoormoedersel plaasvind, is die buitenste integument by *M. major* ongeveer tien en by *B. transvaalensis* drie tot vier sellae breed (fige. 28, 29), terwyl dit in die volwasse saadknop by eersgenoemde uit twaalf tot veertien

sellae en by laasgenoemde uit sewe sellae bestaan (fige. 30, 31). Hierdie verbreding vind plaas deur onreëlmatige seldelings van die oorspronklike subdermale selle.

Die binneste integument is in die volwasse saadknop by al drie taksa drielagig aan die basis, maar dit kan breër word in die mikropilêre streek. By *G. sutherlandii* ontstaan die subdermale sellag redelik laat deurdat die binne-epidermis van hierdie integument periklinaal deel (fig. 19).

Die binneste integument is by al drie taksa korter as die buitenste (fige. 27, 30, 33) en beide neem deel aan die vorming van die mikropielkanaal. In enkele saadknoppe van *G. sutherlandii* was die binneste integument langer as die buitenste, sodat die mikropielkanaal net deur eersgenoemde uitgevoer is. Hierdie toestand kom volgens Mauritzon (1936) gewoonlik in die saadknop van *M. major* voor. In die huidige ondersoek is so 'n lang binneste integument nooit by *M. major* aangetref nie, intendeel, by beide laasgenoemde en *B. transvaalensis* is dié integument aan die distale kant van die saadknop, dit wil sê die kant wat weggekeer is van die rafe, dikwels besonder kort (fige. 28, 32, 33).

4.4 Ontwikkeling van die argesporiumsel

Wanneer die silindervormige saadknopprimordium van *Greyia sutherlandii* sydelings begin wegbuig en voordat die integumente aangelê word, ontwikkel 'n sentraal-geleë, subdermale sel tot die argesporiumsel. Laasgenoemde is die inisiaalsel waaruit die embrionale en die pariëtale weefsel van die volwasse saadknop gaan ontwikkel. In 'n lengtesnee van die saadknopprimordium is die vyfhoekige argesporiumsel met sy groot, helder kern redelik maklik onderskeibaar van die kleiner, skerphoekige primordiumselle (fig. 15). By *Melianthus major* ontwikkel die argesporiumsel ook voordat die integumente ontstaan. Die sel is nie sentraal geleë nie, maar effens lateraal geplaas en verskil in bou nie veel van die aangrensende subdermale selle nie (fig. 12). By *Bersama transvaalensis* was die argesporiumsel moeilik onderskeibaar, as gevolg van swak fiksering van die materiaal.

By al drie genera deel die argesporiumsel dwars om 'n primêre pariëtale sel en 'n primêre sporogene sel te vorm (fige. 12, 18, 21). Die saadknoppe van die drie ondersoekte taksa is dus krassinussellaat.

Die primêre sporogene sel deel hie verder nie, maar vergroot om die makrospoormoedersel, waarvan daar net een per saadknop voorkom, te vorm. Mauritzon (1936) het dikwels twee makrospoormoederselle in die saadknop van *M. major* gevind, maar

meld nie die oorsprong van hierdie selle of die aanwesigheid van pariëtale selle nie. Kushalani (1962) se bevindings stem egter ooreen met die van die huidige ondersoek van *M. major*.

Die primêre pariëtale sel deel verskeie male om 'n goedontwikkelde pariëtale weefsel te vorm, soos in die volgende hoofstuk aangedui word.

4.5 Ontwikkeling van die pariëtale weefsel en die nusellus-epidermis

In die saadknoppe van al drie ondersoekte taksa ondergaan die pariëtale sel gewoonlik baie gou na sy ontstaan uit die argesporiumsel 'n periklinale deling (fige. 16, 21, 24). Die volgende deling van die pasgevormde selle is dan loodreg op die eerste deling, sodat die ontwikkelende makrospoormoedersel deur twee lae pariëtale selle van die nusellus-epidermis geskei word (fige. 16, 26).

By *G. sutherlandii* deel hierdie selle aanvanklik nie verder nie en tot die meiotiese profase word die makrospoormoedersel net deur twee pariëtale sellae bedek (fig. 19). Gedurende meiose vind verdere seldelings plaas en die pariëtale selle strek parallel met die lengteas van die nusellus, sodat 'n dunwandige gevakuoleerde weefsel bokant die funksionele makrospoor aangetref word (fig. 27).

In die saadknoppe van *M. major* en *B. transvaalensis* deel die twee lae pariëtale selle reeds voor meiose verder (fige. 22, 29) en die funksionele makrospoor word deur 'n uitgebreide pariëtale weefsel van die nusellus-epidermis geskei (fige. 28, 32). By *M. major* is die pariëtale selle klein en vierkantig, terwyl hulle by *B. transvaalensis* onreëlmatig gerangskik en ryk aan setmeel is (fig. 32).

Die pariëtale weefsel verskil slegs in oorsprong en posisie van die aangrensende mikropilêre nusellusselle, want anders as laasgenoemde, ontstaan die pariëtale selle uit die sustersel van die makrospoormoedersel en lê direk teenoor laasgenoemde. In die volwasse saadknop is daar funksioneel of struktureel geen verskil tussen die twee tipes selle nie: Dit vorm 'n integrale weefsel in die mikropilêre deel van die saadknop en dien as beskermende en voedende weefsel tydens die vergroting en volwassewording van die embriosak.

Die pariëtale weefsel word aanvanklik deur 'n uniseriale nusellus-epidermis bedek. Laasgenoemde begin by *G. sutherlandii* reeds voor meiose deel (fig. 19), terwyl

dit by *M. major* en *B. transvaalensis* tydens makrosporogenese multiseriaal word (fige. 28, 32). Die pariëtale weefsel word later deur 'n nuselluskap bedek wat, soos ook deur Mauritzon (1936) vermeld word, by die drie taksa drie tot vyf sellae breed is (fige. 27, 30, 33). Kushalani (1962) het egter in stede van 'n nuselluskap, 'n uniseriale nusellus-epidermis by *M. major* gevind.

4.6 Ontwikkeling van die makrospoormoedersel en die makrospore

Gedurende die ontwikkeling van die saadknopprimordium vergroot die makrospoormoedersel by al drie genera totdat 'n volwasse grootte van ongeveer $50\ \mu\text{m} \times 25\ \mu\text{m}$ by *M. major* (fig. 34.1) en *B. transvaalensis* (fig. 29) en $25\ \mu\text{m} \times 12\ \mu\text{m}$ by *G. sutherlandii* bereik is (fig. 19). Die jong saadknop is op hierdie stadium reeds anatroop en die integumente het by *M. major* en *B. transvaalensis* (fig. 29) hulle volwasse lengte bereik, maar is by *G. sutherlandii* (fig. 19) nog besig om te verleng. By laasgenoemde vind nou periklinale delings in die twee lae pariëtale selle en die nusellus-epidermis plaas (fig. 19). By die ander twee taksa is laasgenoemde gewoonlik nog uniseriaal, maar die pariëtale weefsel is reeds goed ontwikkel (fig. 29).

Die vergroting van die sentraalgeleë makrospoormoedersel gaan nie gepaard met die ineendrukking of verwronging van die aangrensende nusellusweefsel nie. Selfs wanneer die latere embriosak volwasse is, is daar maar min aanduidings van vernietigde selle (fige. 30, 31, 35). By *B. transvaalensis* en *M. major* ontwikkel die nusellusselle wat die vergroterende makrospoormoedersel omring (fige. 28, 29), dikker en waarskynlik verhoue selwande wat helder persrooi met Schiff se reagens gekombineer met toluïdienblou kleur. By eersgenoemde takson is dit veral die selle aan die sykante en aan die basis van die makrospoormoedersel wat op hierdie wyse versterk word, terwyl die mikropilêre weefsel dunwandig bly. By *M. major* word enkele sellae aan die sykante en minstens vier sellae bo en onder die makrospoormoedersel in so 'n mate houtagtig dat hierdie weefsel maklik saam met laasgenoemde gedurende die snyproses uit die saadknop geskeur word.

By *G. sutherlandii* is die omringende nusellusweefsel dunwandig (fig. 19). Tot op hierdie stadium het hierdie weefsel geen noemenswaardige seldelings ondergaan nie. Die selle wat die onderkant van die makrospoormoedersel begrens, het dikwels besondere groot, helder kerne. Die selle deel loodreg op die lengteas van die nusellus (fig. 19) en kan dus verkeerdelik die indruk van addisionele makrospoormoederselle en makrospore skep.

Nie by een van die ondersoekte taksa is egter meer as een makrospoormoedersel in die saadknopprimordium aangetref soos deur Mauritzon (1936) by *M. major* aangetoon is nie.

Die makrospoormoedersel is 'n veelhoekige dunwandige sel met 'n korrelrige sitoplasma waarin klein vakuole reëlmatig verspreid voorkom. By *M. major* bevat die sel klein setmeelkorrels (fig. 34.1), maar dit kom nie by *B. transvaalensis* en *G. sutherlandii* (fige. 19, 29), voor nie. Die selkern is groot met 'n duidelike nukleolus en lê by *M. major* en *B. transvaalensis* in die middel van die sel, maar by *G. sutherlandii* lê die selkern kenmerkend in die breër mikropilêre deel van die makrospoormoedersel, teenaan die selwand. By *M. major* vind beide meiotiese delings in die middel van die betrokke sel, dit wil sê òf die makrospoormoedersel (fig. 34.1), òf die diade-sel (fig. 34.2) plaas.

Gedurende meiose word by *G. sutherlandii* (fige. 36.3, 36.4) en *M. major* (fige. 34.2, 36.6) vier en by *B. transvaalensis* drie (fige. 37.3, 37.4) of vier (fig. 37.1) makrospore gevorm wat by laasgenoemde twee taksa altyd liniêr gerangskik is. By *G. sutherlandii* word òf 'n liniêre tetrade (fig. 36.4) of 'n T-vormige tetrade (fig. 36.3) gevorm. In laasgenoemde geval deel die mikropilêre diade-sel parallel met die lengteas van die nuseilus, terwyl die chalasale sel loodreg daarop deel. T-vormige tetrades is ook deur Mauritzon (1936) by *G. sutherlandii* aangetref.

Na elke kerndeling word by al drie taksa selwande tussen die pasgevormde kerne neergelê, sodat eers die twee diade-selle en daarna die vier makrospore deur selwande van mekaar geskei word. Die aanvangstadia van makrogametogenese (fige. 39.1, 39.3, 40.1) kan dus nie met makrosporogenese (fige. 34.2, 36.1, 37.2, 37.3) verwar word nie. Die selwande wat die makrospore van mekaar skei, is by *G. sutherlandii* gewoonlik opvallend dik met ligbrekende eienskappe en nie kleurbaar met Schiff se reagens of toluïdienblou nie.

Die aanwesigheid van slegs drie makrospore in die saadknop van *B. transvaalensis* (fige. 37.3, 37.4) is te wyte aan die onaktiwiteit van die boonste diade-sel (fige. 37.2, 37.3). Slegs die onderste diade-sel (fig. 37.2) ondergaan die tweede meiotiese deling (fig. 37.3). Die drie "makrospore" bestaan dus uit die boonste diade-sel en twee makrospore. Wanneer die chalasale makrospoor vergroot, disintegreer die sustersel van laasgenoemde saam met die boonste diade-sel (fig. 37.4).

Hoewel hierdie toestand nie by *M. major* aangetref is nie, lyk dit tog of die boonste diade-sel nie meer baie aktief is nie: Dit deel in enkele ondersoekte saadknoppe betreklik laat (fig. 38.2), wanneer die chalasale makrospoor reeds vergroot het (fig. 38.1). Indien die deling verder vertraag word, mag die sel deur die vergrotende makrospoor sodanig beskadig word dat die tweede meiotiese deling in die betrokke sel nie kan plaasvind nie. Die saadknop van *M. major* sal dan ook net drie “makrospore” bevat, soos wel deur Mauritzon (1936) berig is.

By *G. sutherlandii* is slegs in een ondersoekte saadknop drie “makrospore” gevind (fig. 36.2). Die boonste sel verteenwoordig òf die disintegrerende boonste diade-sel, òf die mikropilêre makrospoor. In laasgenoemde geval is die chalasale sel dan die onderste diade-sel. Die aanwesigheid van twee nukleoli in hierdie sel se kern, dui nie noodwendig daarop dat die tweede meiotiese deling nog nie plaasgevind het nie, want die makrospore het dikwels twee nukleoli (fig. 36.3).

Wanneer die normale aantal, dit wil sê vier makrospore by *B. transvaalensis* (fige.32, 37.1) gevorm word, disintegreer òf die boonste, dit wil sê die mikropilêre, òf die derde makrospoor van bo af, eerste. By *M. major* kom laasgenoemde toestand in die reël voor (fig. 36.6). By *G. sutherlandii* disintegreer die mikropilêre makrospoor van die liniêre tetraede (fig. 36.5) of die twee mikropilêre makrospore van die T-vormige tetraede (fig. 36.3) eerste.

By al drie spesies vergroot die chalasale makrospoor en funksioneer later as die embriosak soos ook deur Mauritzon vir *M. major*, *G. sutherlandii* en *B. usambarica* berig word. Kushalani (1962) het egter gevind dat die derde makrospoor van bo af, dit wil sê juis dié sel wat by *M. major* van die huidige ondersoek eerste disintegreer, die latere embriosak word. Wanneer laasgenoemde in die tweeselstadium is, het die nie-funksionerende makrospore by *B. transvaalensis* (fig. 40.1) en *M. major* (fig. 39.3) reeds verdwyn, maar by *G. sutherlandii* is die platgedrukte oorblyfsels van hierdie selle nog bokant die vierkernige embriosak te sien (fig. 39.2).

Gedurende die vergroting van die makrospoormoedersel (fig. 29) en die vorming van die makrospore van *B. transvaalensis* word setmeel in toenemende mate in die aangrensende nusellusselle gevorm (fig. 32). Gedurende makrogametogenese bevat hierdie nusellêre weefsel soveel groot setmeelkorrels (fige. 40.1, 40.3) dat die individuele selle moeilik van mekaar onderskei kan word. Die vergrotende makrospoor bevat ook setmeel, maar die korrels is klein en yl versprei. Die nusellêre setmeel dien waarskynlik slegs as voedingsbron vir die groeiende embriosak, want wanneer laasgenoemde volwasse is, bevat die saadknop nie meer setmeel nie (fig. 31).

4.7 Ontwikkeling van die embriosak

Die funksionele chalasale makrospoor ontwikkel by *Bersama transvaalensis* en waarskynlik ook by *Greyia sutherlandii* op 'n normale wyse tot 'n agtkernige embriosak, maar by *Melianthus major* is net sewe kerne in laasgenoemde aangetref. Mauritzon (1936) en Kushalani (1962) berig egter vir hierdie genus 'n normale (Polygonum) tipe embriosak.

Na die eerste verdeling van die makrospoorkern van *B. transvaalensis*, beweeg die twee kerne onderskeidelik na die smal chalasale en breër mikropilêre pole van die sel (fig. 40.1). Die tweede en derde kerndelings vind by die pole plaas, sodat daar eers twee, dan vier kerne by elke pool gevorm word (fige. 40.2, 40.3). Vanaf die vierkernige embriosakstadium konsentreer die sitoplasma van die ontwikkelende embriosak rondom die kerne, terwyl 'n groot sentraalgeleë vakuool die twee groepe kerne van mekaar skei.

By *G. sutherlandii* vind die embriosakontwikkeling soos by *B. transvaalensis* plaas (fige. 39.1, 39.2), behalwe vir die rangskikking van die twee chalasale kerne: Laasgenoemde lê nie onder mekaar soos dié van *B. transvaalensis* nie, maar langs mekaar soos die mikropilêre kerne van beide spesies. Hierdie kernrangskikking beteken waarskynlik dat die chalasale kernspoel gedurende die tweede kerndeling by *G. sutherlandii* parallel met die mikropilêre kernspoel gevorm word en nie loodreg daarop soos waarskynlik by *B. transvaalensis* die geval is nie.

Die agtkernige embriosak is nie by *G. sutherlandii* ondersoek nie, maar verskil waarskynlik nie veel van dié van *B. transvaalensis* nie, want soos by laasgenoemde word die normale aantal, dit wil sê agt elemente in die volwasse embriosak aangetref.

Op hierdie stadium behoort gemeld te word dat die embriosak van *G. sutherlandii* baie moeilik fikseerbaar is, omdat òf die embriosakwand, òf die selle wat die embriosak begrens, ondeurlatend vir fikseermiddels en/of impregneermiddels is. Weens die onhanteerbaarheid van die klein, gekromde saadknoppe en die klein afmetings van die vier- tot agtkernige embriosak, veroorsaak verwonding van die saadknop, wat beter fiksering en impregnering te weeg kan bring, ook die vernietiging van die selinhoud. Figuur 39.2 is die resultaat van die enigste suksesvolle poging, om 'n gedeelte van die saadknop tot net buite die embriosakwand voor fiksering te verwyder. Verheldering van die saadknop (Smith, 1973) toon nie die inhoud van die ontwikkelende embriosak nie. Die volwasse embriosak fikseer ook moeilik, maar dan is eersgenoemde groter en in sommige

gevalle is goedgefiksereerde embriosakke in die verwonde saadknoppe gekry. Dit is interessant dat Mauritzon (1936) net die tweekernige embriosak van *G. sutherlandii* ondersoek het, maar hy gee geen rede vir die onvolledigheid van sy resultate nie.

By *M. major* beweeg die mikropilêre kern na die eerste mitotiese deling van die makrospoorkern na die mikropilêre pool (fig. 39.3), waar die tweede kerndeling plaasvind (fig. 39.4). Die twee pasgevormde mikropilêre kerne ondergaan nie gelyktydig die derde kerndeling nie (fige. 39.5, 39.6) en volgens die posisie van die kerne lyk dit asof dit die moederkern van die eiersel en boonste poolkern is wat later deel (fig. 39.6), terwyl selwande dan reeds rondom die sinergiedkerne begin ontwikkel.

By *M. major* is die sentrale embriosakvakuool nie so groot soos by die ander twee spesies nie en die chalasale kern van die tweekernige embriosakstadium word deur 'n aantal klein vakuole van die embriosakbasis geskei (fig. 39.3). Wanneer die chalasale kern deel, lê die twee pasgevormde dogterkerne feitlik in die middel van die ontwikkelende embriosak (fig. 39.4). Een van die twee kerne beweeg dan na die basis van die ontwikkelende embriosak, maar deel nie verder nie (fige. 39.5, 39.6), terwyl die ander kern sy posisie behou en die derde kerndeling ondergaan (fig. 39.6).

By hierdie spesies ontstaan dus in die ondersoekte gevalle net sewe kerne in die embriosak, naamlik vier mikropilêre kerne en drie chalasale kerne. Laasgenoemde ontwikkel in 'n onderste poolkern en een antipodale sel, terwyl die derde kern disintegreer, voordat dit in 'n sel ontwikkel. In die jong embriosak (fig. 41) word derhalwe net een swakontwikkelde antipodale sel aangetref wat ook mettertyd verdwyn, sodat die volwasse embriosak geen antipodale selle bevat nie (fig. 30). Mauritzon (1936) toon egter drie antipodale selle by *M. major* aan, terwyl Kushalani (1962) gevind het dat die antipodale selle verdwyn voordat die poolkerne versmelt.

Aangesien die ondersoekte *M. major*-materiaal vanaf meer as een lokaliteit afkomstig was, lyk dit of die embriosak van die Suid-Afrikaanse plante meer gereduseerd is as dié wat die genoemde outeurs ondersoek het. Aangesien *Melianthus* 'n Suid-Afrikaanse genus is, sou dit interessant wees om te weet waar die genoemde outeurs hul materiaal vandaan gekry het.

By *G. sutherlandii* en *B. transvaalensis* ontstaan drie antipodale selle en die onderste poolkern uit die chalasale kernkwartet. Die antipodale selle is by die twee spesies ongeveer ewe groot (13,8 μm breed) maar klein in vergelyking met die sinergiede. By

beide spesies lê die selle dig teenaan mekaar en pas styf in die nou embriosakonderpunt (fige. 31, 35, 42.6, 42.7). Die selwande is dun en die grense tussen die individuele selle moeilik onderskeibaar. By *G. sutherlandii* is die antipodale selle in sommige saadknoppe parallel met die lengteas van die embriosak verleng (fige. 35, 42.7). Die selkern kom in 'n sitoplasmalaag in die middel van die sel voor, terwyl die res van die sel gevakuoleer is. In ander saadknoppe lyk die antipodale selle soos dié van *B. transvaalensis* (fig. 42.6), waar hulle ongeveer driehoekig vertoon en die sitoplasma nie noodwendig rondom die kern geleë is nie. Laasgenoemde is rond of lensvormig. Dit is moontlik dat die twee vorme van die antipodale selle van *G. sutherlandii* te wyte is aan ouderdomsverskille, want volgens Mauritzon (1936) is die antipodale selle van *B. usambarica* kortlewend. Die twee tipes antipodale selle kom egter by *G. sutherlandii* in saadknoppe van dieselfde vrugbeginsel voor, sodat geen ouderdomsverskil aangdui kon word nie.

By al drie genera ontwikkel die mikropilêre kernkwartet tot twee goedontwikkelde sinergiede, 'n eiersel en 'n boonste poolkern.

Die twee sinergiede verskil by die drie spesies nie veel in bou en gemiddelde grootte nie. Slegs in een saadknop van *B. transvaalensis* is hipertrofiese sinergiede wat 54 μm lank is, aangetref, maar gewoonlik wissel die lengte van die selle tussen 27 en 33 μm . Die selbreedte wissel tussen 13 en 19 μm (oor die breedste gedeelte van die buik). Die twee sinergiede is ewe groot en lê langs mekaar met die binnenste sye styf teenaanmekaar (fige. 42.1, 42.5, 42.8, 43, 44). Aan die bokant grens die selle aan die mikropilêre gedeelte van die embriosakwand. Die selle is min of meer peervormig. By *B. transvaalensis* en *M. major* loop die nek apikaal uit in 'n duidelike haak (fige. 42.1, 42.4) waarvan 'n gedeelte deur die sogenaamde filivorme apparaat beslaan word. Laasgenoemde wandverdikking kleur baie donker en rooipers moet toluïdienblou en Schiff se reagens. By *G. sutherlandii* is die sinergiede swak haakvormig (fig. 42.8, 44). Die nek van die sel loop apikaal uit in 'n skerp punt wat die filivorme apparaat bevat.

Die selsitoplasma konsentreer by al drie spesies in die nekgedeelte terwyl die selkern laag in die sitoplasma, op die grens van die nek- en buikgedeelte van die sel, voorkom. Laasgenoemde bevat 'n groot vakuool en wandstandige sitoplasma (fige. 31, 43, 44).

Die eiersel lê gewoonlik voor een sinergied (fige. 42.3, 42.5, 42.9) en pas styf tussen hierdie sel en die embriosakwand in (fig. 42.3). In 'n vooraansig is die eiersel ongeveer so breed soos die buik van die sinergied, dit wil sê 13 – 19 μm (fige. 42.2, 42.5, 42.9),

maar gesien in 'n syaansig, loop die sel breër na agter (fig. 42.3). Die selkern lê in 'n sitoplasmalagie teenaan die onderste selwand (fige. 42.2, 42.5, 42.9).

Mauritzon (1936) en Kushalani (1962) het gevind dat 'n gedeelte van die eiersel by *M. major* onderkant die sinergiede uitsteek. In hierdie ondersoek was dit nie altyd die geval nie (fig. 42.3). Ook by *B. transvaalensis* wissel die posisie van die eiersel ten opsigte van die sinergiedbassis (fige. 42.4, 42.5).

Die boonste en onderste poolkerne versmelt by al drie genera voor bevrugting om die sekondêre embriosakkern te vorm. Onversmelte poolkerne is by *M. major* in die jong embriosak (fig. 41) saam met die kortlewende antipodale sel en die nog onvolwasse sinergiede aangetref. By *B. transvaalensis* is onversmelte poolkerne net in een (fig. 45) en by *G. sutherlandii* (fig. 44) in verskeie embriosakke met volwasse sinergiede opgemerk. In die onversmelte toestand lê die poolkerne teenaan die embriosakwand (fige. 44, 45) of in 'n sitoplasmastring wat die kerne met die eierapparaatelemente verbind (fig. 41).

Die sekondêre embriosakkern is by *B. transvaalensis* en *M. major* opvallend groot (18 – 20 μm). Dit het 'n besondere groot nukleolus wat deur homogene kernsap omring word en is met 'n lang sitoplasmastring met die eierapparaatelemente verbind (fige. 42.1, 42.5). Slegs in die een saadknop van *B. transvaalensis* wat die buitengewone groot sinergiede bevat, het die sekondêre embriosakkern teenaan die sinergiede voorgekom. By *G. sutherlandii* is die kern heelwat kleiner (ongeveer 9 μm in deursnee) en het kenmerkend twee nukleoli wat waarskynlik op 'n onvolledige versmelting van die poolkerne dui (fige. 42.8, 42.9). Die kern lê gewoonlik naby die eierselkern of is met die eiersel deur middel van 'n kort sitoplasmastring verbind.

Die saadknop is op hierdie stadium gereed vir bevrugting. By *G. sutherlandii* is die embriosak ongeveer 110 μm lank en 40 μm breed, terwyl dit by *B. transvaalensis* ongeveer 200 x 110 μm en by *M. major* 300 x 125 μm groot is. In die ronde saadknop van *M. major* beslaan die embriosak maar 'n klein gedeelte van die dunwandige weefsel, terwyl dit 'n aansienlike deel van die saadknoppe van *G. sutherlandii* en *B. transvaalensis* in beslag neem. By *B. transvaalensis* en in 'n mindere mate ook by *M. major*, is die nuselweefsel rondom die embriosakbasis dikwandig sodat 'n swakontwikkelde hipostase by hierdie spesies aangetref word (fige. 30, 31) soos ook deur Mauritzon (1936) by *B. usambarica* berig word. By *G. sutherlandii* kom 'n hipostase nie voor nie.

HOOFSTUK 5

**DIE ONTWIKKELING VAN DIE SAAD VAN *BERSAMA*
TRANSVAALENSIS TURRILL, *GREYIA SUTHERLANDII*
HOOK. & HARV. EN *MELIANTHUS MAJOR* L.**

Lengtesneë van bevrugte saadknoppe het getoon dat bevrugting soos Kushalani (1963) ook by *M. major* gevind het, by al drie spesies porogaam is. Die stuifmeelbuis bly redelik lank in die saad van *M. major* en *G. sutherlandii* sigbaar waar dit onderskeidelik eers na die vierde en derde selgenerasies van die embryo verdwyn, maar by *B. transvaalensis* verdwyn die stuifmeelbuisoorblyfsels sodra die sigoot begin deel.

By plante van *G. sutherlandii* wat in die veld ondersoek is, ontwikkel relatief min van die talryke saadknoppe van elke vrughok tot volwasse sade. Pro-embrio-ontwikkeling volg skynbaar onmiddellik op bevrugting, want die bevrugte saadknoppe het relatief min sigootstadiums opgelewer, terwyl die vroeë pro-embriostadiums volop was.

Volgens Kushalani (1963) vind kruisbestuiwing waarskynlik by *M. major* plaas, omdat die plante protandries is. Hoewel die ontwikkeling van die stuifmeel nie in hierdie studie in besonderhede bestudeer is nie, was dit tog duidelik dat beide *G. sutherlandii* en *B. transvaalensis* protandries is. By eersgenoemde word mikrospoortetrades gevorm reeds voordat die saadknopintegumente ontwikkel.

B. transvaalensis is 'n polimorfiese spesies waarvan party plante hermafrodiete is met tweeslagtige blomme in die bloeiwyses. Ander plante vorm bloeiwyses waarin goedontwikkelde, maar steriele meeldrade en fertiele vrugbeginsels gevorm word. In die tweeslagtige blomme vind mikrosporogenese plaas wanneer die makrospoormoedersel begin vergroot.

Kushalani (1963) meld dat hoewel "goedontwikkelde vrugte en sade" by *M. major* gevorm word, laasgenoemde geen embryo's bevat nie. Volgens sy sketse is hierdie sade nog maar in die beginstadium van endosperm- en saadhuidontwikkeling. Gedurende die huidige studie is ook gevind dat wanneer die ondersoekte *M. major*-plant geïsoleerd voorkom, soos in die Botaniese Tuin van die Universiteit van Pretoria die geval is, die vrugte begin ontwikkel, maar die sade vroeg aborteer. Indien embryo's wel gevorm word, is hulle abnormaal. Materiaal wat in die veld versamel is, het normale embryo's opgelewer, hoewel betreklik min sade per vrug volwassenheid bereik, soos ook by *G. sutherlandii* die geval is.

Die vraag ontstaan dus of kruisbestuiwing nie miskien noodsaaklik is vir die normale ontwikkeling van die *M. major*-saad nie? Kushalani (1963) meld nie of hy meer as een plant vir sy ondersoek tot sy beskikking gehad het nie.

5.1 Ontwikkeling van die embryo

Die embriogenie van *Greyia sutherlandii* toon vanaf die vroegste ontwikkelingsstadia diepgaande verskille met dié van *Bersama transvalensis* en *Melianthus major*. Die drie taksa word dus gerieflikheidshalwe afsonderlik bespreek.

5.1.1 *Greyia sutherlandii*

Die sigoot van *G. sutherlandii* (fig. 46.1) deel dwars om 'n klein sitoplasmaryke terminale sel, ca, en 'n verlengde, gevakuoleerde basale sel, cb, te vorm (fig. 46.2). Die kern en die grootste gedeelte van die sitoplasma van laasgenoemde sel lê gewoonlik naby die nuutgevormde dwarswand.

Die basale sel deel gewoonlik voor die terminale sel om 'n radiaal afgeplatte middelsel, m, en 'n groter, meer gevakuoleerde onderste sel, ci, te vorm (fig. 46.3). In enkele gevalle vind die deling van cb gelyktydig met die deling van ca plaas (fig. 46.4). Laasgenoemde deel oorlangs om twee langsmekaarliggende selle, a en b, (kyk ook Souéges, 1937), te vorm (fige. 46.4, 46.5).

Die selle van die tweede selgenerasie vorm dus by *G. sutherlandii* 'n T-vormige tetrade, bestaande uit die twee langsmekaarliggende dogterselle (a en b in fig. 46.4) van die terminale sel en die twee bo-opmekaarliggende dogterselle (m en ci in fig. 46.4) van die basale sel.

Gedurende die vorming van die derde selgenerasie ontstaan gewoonlik 'n epifise-inisiaalsel (e in fig. 47.1), deurdat een van die dogterselle (a in fig. 46.4) van die terminale sel skuins deel. Die epifise-inisiaalsel is wigvormig en lê in die meeste gevalle lateraal van die mediane lengte-as van die embryo. Die sustersel b van die terminale sel deel effens later as a oorlangs, maar reghoekig op die eerste oorlangse deling van ca (fig. 46.6, 47.3). In hierdie figure lyk dit asof 'n epifise-inisiaalsel afwesig is.

Met die vorming van die derde selgenerasie deel die boonste dogtersel van cb, dit wil sê die middelsel m, oorlangs by *G. sutherlandii* (fige. 46.6, 47.3). In sommige gevalle is die deling skuins (fige. 47.3, 47.4). Intussen het die tweede dogtersel van cb, dit wil sê ci, dwars gedeel (fige. 46.5, 47.2) om twee bo-opmekaarliggende dogterselle n en n' te vorm.

By *G. sutherlandii* lê die selle van die derde selgenerasie dus in vyf bo-opmekaarliggende lae (fig. 47.2). Die epifise-inisiaalsel vorm die effens lateraalgeplaasde apikale laag (fig. 47.2); sy sustersel a en die derivate van b vorm die tweede laag; die twee dogterselle van m vorm die derde laag, terwyl die dogterselle n en n' van ci die vierde en vyfde lae vorm. 'n Sesde sell laag word gedurende die volgende selgenerasie bygevoeg, wanneer die basale laag n' dwars deel om die selle o en p te vorm (fige. 47.5, 47.6).

Op hierdie stadium (fig. 47.6) word die inisiale selle van die histogene weefsels van die embryo gevorm. Die eerste protodermselle ontstaan bv. deur periklinale delings van die buitenste sell laag. Die embryo is nog nie lateraal simmetries nie, omdat die epifisiale weefsel lateraal geplaas lê. Hoewel die posisie van laasgenoemde weefsel in ouer embryo's van *G. sutherlandii* nie meer afgebaken kan word nie (fig. 48.1), gee hierdie weefsel oorsprong aan die stingelgroei punt (Crété, 1963; Maheshwari, 1950 en Venkateswarlu en Lakshminarayana, 1957) wat mediaan tussen die saadlob-aanlegte lê. Dit is egter opvallend dat die seldelings in laag m aan weerskante van die mediane lengte-as (fige. 47.6, 48.2) nie met mekaar sinchroniseer nie. Meer antiklinale delings vind onderkant die epifisiale weefsel plaas as in die ooreenstemmende selle aan die teenoorgestelde kant. Hierdie ongelyke delings bring waarskynlik radiale simmetrie in ouer embryo's te weeg (fige. 48.1, 48.2).

Die ware embryo van *G. sutherlandii* word dus gevorm uit die derivate van ca, m en die boonste dogtersel van ci, naamlik n. Laasgenoemde sel dra nie by tot die vorming van die suspensor nie (fig. 48.2), want hierdie lynvormige, viersellige struktuur ontwikkel uit die derivate o en p van die onderste dogtersel van ci.

5.1.2 *Melianthus major*

Die sigoot is peervormig (fig. 49.1) tot ovaalvormig en die kern is in die breë distale deel van die sel geleë. Die basale deel van die sel bevat gewoonlik groter vakuole as die apikale deel.

Die sigoot deel dwars om die selle van die eerste selgenerasie, naamlik die terminale sel (ca) en die basale sel (cb) te vorm (fig. 49.2). In 'n lengtesnee is die terminale sel kenmerkend klein, sitoplasmryk en lensvormig, terwyl die basale sel groter en meer gevakuoleer is.

Die eerste deling van die basale sel is oorlangs, soos die eerste deling van die terminale sel (fig. 49.3). Die twee lengte wande (a_1 en b_1 in fig. 49.3) is dus loodreg op die

eerste delingswand van die sigoot en parallel aan mekaar. Die vier selle van die tweede selgenerasie lê dus in twee lae van twee selle elk, maar in dieselfde vertikale vlak.

Hierdie tipe van globulêre tetrade is volgens Crété (1963) kenmerkend van meer primitiewe embrio's, naamlik die pro-architipes van Souéges. Johansen (1950) meld dat hierdie tetrades normaalweg onder die Pteridophyta-embrio's voorkom, maar skaars is onder Angiospermae en dat hulle oorsprong gee aan onreëlmatige of spiralige embrio's. Maheshwari (1950) meld nie hierdie tipe tetrade in sy bespreking van die embrio-ontwikkeling van Angiospermae nie.

Gedurende die verdeling van die twee dogterselle van die basale sel word weer eens lengtewande neergelê, maar reghoekig op die eerste (b_2 in fig. 49.4), sodat die selle van die derde selgenerasie in die basale sellaaag in dieselfde horisontale vlak lê.

Die twee opeenvolgende lengtedelings in plaas van dwarsdelings van die basale sel veroorsaak dat geen tipiese hipofise-inisiaalsel (Crété, 1963) gevorm word nie. Weliswaar word 'n klein hoekige sel, wat moontlik met 'n hipofise-inisiaalsel verwar kan word, in sommige gevalle in die vierde selgenerasie gevorm (fig. 49.6), maar dit is nie 'n konstante kenmerk van die embrio nie. Na die vorming van die selle van die derde selgenerasie deel die derivate van die basale sel onreëlmatig (fige. 50.1, 50.2) deur middel van skuins, lengte- en dwarswande. Die klein hoekige sel is waarskynlik maar die gevolg van die onreëlmatige delings.

Moontlik is hierdie lengtedelings van die basale sel ook verantwoordelik vir die afwesigheid van 'n suspensor by die embrio van *Melianthus major*. Verhelderingstudies van die sade van *Melianthus pectinatus* het getoon dat 'n suspensor ook in hierdie spesies afwesig is. Die afwesigheid van 'n suspensor by die embrio is dus waarskynlik 'n konstante generiese kenmerk.

Gedurende die ontstaan van die derde selgenerasie deel een (a in fig. 49.3) van die dogterselle van die terminale sel skuins sodat 'n kleiner wigvormige sel, die epifise-inisiaalsel (e in fige. 49.5, 49.6) en 'n groter, onderste sel (a in fige. 49.5, 49.6) gevorm word. Die tweede dogtersel (b in fige. 49.3, 49.5) van die apikale sel deel oorlangs, reghoekig op die eerste lengtedeling van die apikale sel en parallel aan die tweede lengtedeling in die basale sellaaag. Die selle van die derde selgenerasie in die apikale sellaaag lê dus nie in dieselfde horisontale vlak nie, omdat die epifise-inisiaalsel bokant sy sustersel lê (fige. 49.5, 49.6).

Die derivate van die terminale sel deel oorlangs gedurende die vorming van die vierde en vyfde selgenerasies (fige. 49.6, 50.1, 50.2), sodat drie selle (derivate van die epifise-inisiaalsel) in die apikale sellaa en ses selle (derivate van die dogtersel b van die terminale sel en die sustersel a van die epifise-inisiaalsel in fig. 49.5) in die tweede sellaa aanwezig is. Deur verdere delings van die embrionale selle ontstaan 'n ronde embrio waarvan die boonste gedeelte afkomstig is van die terminale sel en die onderste gedeelte van die basale sel (fig. 50.3).

In sommige gevalle is die embrio nie rond nie, maar wissel van halfmaanvormig tot ovaalvormig wat as abnormaal beskou word en waarskynlik te wyte is aan vertraagde delings in die derivate van die basale sel: in jonger sade is hierdie selle abnormaal groot en gevakuoleer (fig. 50.4). Hierdie abnormale embrio's kan een van die oorsake wees waarom so baie sade van die ondersoekte plante op 'n relatief laat stadium aborteer.

Soos reeds gemeld, kom hierdie sade voor by plante wat geïsoleer in die Botaniese Tuin van die Universiteit van Pretoria groei, waar kruisbestuiving nie moontlik is nie.

5.1.3 *Bersama transvaalensis*

Die eerste verdeling van die sigoot (fig. 51.1) is dwars, soos afgelei kan word uit fig. 51.2. Die terminale sel, ca, deel oorlangs om die dogterselle a en b te vorm. Die basale sel, cb, deel ook oorlangs, maar die nuutgevormde lengtewand word reghoekig op die lengtewand tussen a en b neergelê (fig. 51.2). Die vier selle van die tweede selgenerasie is dus tetrahedries gerangskik om 'n globulêre tetrade te vorm.

Gedurende die vorming van die derde selgenerasie ontstaan 'n wigvormige, lateraalgeplaasde epifise-inisiaalsel as gevolg van 'n skuins dwarsdeling van een van die dogterselle van die terminale sel, terwyl die ander dogtersel oorlangs deel (fig. 51.3). Die twee langsmekaarliggende dogterselle van cb (fig. 51.2) deel albei dwars sodat cb nou deur twee sellae (d en f in fig. 51.3) verteenwoordig word.

Wanneer die vierde selgenerasie gevorm word, deel die selle in al die lae oorlangs (fig. 51.3) en geen nuwe lae word dus tot die embrio bygevoeg nie. Die embrio van *Bersama transvaalensis* bestaan dus uit vier basiese lae (fig. 51.3).

Verdere seldelings van die derivate van die pro-embrionale selle vind oënskynlik onreëlmatig plaas (fig. 51.4), maar word òf parallel aan, òf loodreg op die sferiese oppervlakte van die embrio gevorm, sodat 'n lengtedeursnee deur die embrio 'n middelpuntsoekende selrangskikking toon (fig. 51.5).

Die derivate van cb vorm, soos by *Greyia sutherlandii* en *Melianthus major* ongeveer die onderste helfte van die embrioliggaam (fig. 51.5), maar geen duidelike suspensor ontwikkel nie. Die sferiese embrio word gedra op 'n suiltjie dikwandige nusellusweefsel (fig. 52) wat teenoor die mikropielkanaal behoue bly.

5.1.4 Samevattende opmerkings

Die embrio's van al drie ondersoekte spesies ressorteer onder die Asteradtipe van Johansen (1950). Hierdie embriotipe, wat volgens Davis (1966) baie algemeen onder Dicotyledoneae voorkom, word gekenmerk deur die lengtedeling van die terminale sel van die tweesellige pro-embrio en deur die aansienlike bydrae van die basale sel tot die vorming van die embrioliggaam.

Die aan- of afwesigheid van 'n suspensor word deur Johansen (1950) as die belangrikste onderskeidende kenmerk beskou om variasies binne die Asteradtipe af te baken. Suspensorlose embrio's kom slegs onder die *Penaea*-variasie voor en die embrio's van *M. major* (Steyn, 1975) en *B. transvaalensis* word derhalwe onder hierdie variasie geklassifiseer. Die embrio van *G. sutherlandii* ressorteer volgens sy ontwikkelingspatroon onder die *Erodium*-variasie omdat die boonste dogtersel van ci, naamlik n', nie bydra tot die ontwikkeling van die suspensor nie.

Die suspensorlose embrio's van eersgenoemde twee taksa ontwikkel uit globulêre tetrades. Laasgenoemde ontstaan deurdat die basale sel, cb, van die tweesellige pro-embrio oorlangs deel. By *M. major* lê die vier selle van die tetrad in dieselfde vertikale vlak terwyl hulle by *B. transvaalensis* tetrahedries gerangskik is. Globulêre tetrades is volgens Johansen (1950) seldsaam onder die Angiospermae en word as primitief beskou (Johansen, 1950 en Crété, 1963), terwyl 'n T-vormige tetrad soos wat by *G. sutherlandii* voorkom, algemeen is.

Vanaf die tweesellige pro-embrionale stadium totdat die saadlobbe aangelê word, is die embrio's van eersgenoemde twee taksa feitlik sferies. Hoewel hierdie eienskap waarskynlik slegs 'n gevolg is van die afwesigheid van die suspensor, is dit tog 'n opvallende

morfologiese kenmerk wat die embryo's van eersgenoemde twee taksa onderskei van die embryo van *G. sutherlandii*. Laasgenoemde is opvallend lank in die tweesellige stadium en bly verleng, omdat nuwe sellae basaalwaarts bygevoeg word.

Na die vierde selgenerasie bestaan die embryo's van *B. transvaalensis* en *M. major* uit vier bo-opmekaarliggende sellae, terwyl die embryo van *G. sutherlandii* seslagig is. Hoewel hierdie kenmerk morfologiese waarde het, ontstaan die vraag of dit funksioneel belangrik is. Die boonste twee sellae is by al drie taksa homolog. Die derde en vierde lae van die embryo's van eersgenoemde twee taksa kan weens die verskil in oorsprong nie homolog aan dié van die *G. sutherlandii*-embryo beskou word nie. Tog vorm hierdie twee lae by al drie taksa die onderste helfte van die embrioliggaam, terwyl die twee addisionele lae van die *G. sutherlandii*-embryo die suspensor vorm. Die verskil in die aantal lae by die twee tipes embryo's is dus gekoppel aan die aan- of afwesigheid van die suspensor en dit lyk of die ontwikkeling van laasgenoemde reeds in die tetradestadium van die suspensorlose embryo's uitgeskakel word.

Skynbaar is 'n suspensor nie noodsaaklik vir die ontwikkeling van die embryo van *M. major* en *B. transvaalensis* nie en dit word moontlik reeds op hierdie vroeë ontwikkelings stadium uitgeskakel in ooreenstemming met die mees fundamentele embriologiese wet wat konstateer: "No more cells are produced by the embryo than are absolutely necessary" (Johansen, 1950). Weliswaar is embrioloë onseker oor die funksie van die suspensor (Crété, 1963) behalwe vir die feit dat dit die embryo moontlik in die voedende endospermweefsel in forseer (Maheshwari, 1950). Is die suspensor dalk 'n relik van die Gymnospermae-embryo waar die struktuur goed ontwikkel en funksionierend is?

Die ontwikkeling van 'n epifise-inisiaalsel is 'n belangrike kenmerk wat die embryo's van die drie taksa in gemeen het. Die optrede van hierdie sel is reeds in 1923 deur Souéges by *Geum urbanum* aangetoon. Dit kom in diverse embryo-tipes voor (Johansen, 1950), maar ook onder verskeie lede van die families wat deur Scholz (1964) onder die Sapindales geplaas is. So word 'n epifise-inisiaalsel onder andere by *Hydrocera* (Venkateswarlu en Lakshminarayana, 1957) en *Impatiens* (Souéges, 1945 volgens Johansen, 1950) van die Balsamineaceae en by *Semicarpus* (Johansen, 1950) van die Anacardiaceae aangetref. Die optrede van hierdie sel by die suspensorlose embryo's van *M. major* en *B. transvaalensis* aan die een kant en die gesuspendeerde embryo van *G. sutherlandii* aan die ander kant, dui waarskynlik op 'n verwantskap tussen die drie genera.

5.2 Ontwikkeling van die saadhuid

Soos die embriogenie word die saadhuidontwikkeling afsonderlik bespreek.

5.2.1 *Greyia sutherlandii*

Die saadhuid van die lang, smal sade van *G. sutherlandii* word gevorm uit beide integumente van die saadknop. Gedurende die volwasewording van laasgenoemde en die ontwikkeling van die saad verdwyn die meeste integumentlae. Die buite-epidermisse van beide integumente bly egter behoue en vorm die hoofbeskermingslae van die saad.

Wanneer meiose in die saadknop van *G. sutherlandii* 'n aanvang neem (fig. 19), bestaan beide integumente uit drie sellae. Reeds gedurende die volwasewording van die vroulike gametofiet begin die subepidermale sellaa van die buitenste integument verdwyn. In die volwasse saadknop is die selle van hierdie laag net hier en daar sigbaar (fig. 53). Die buitenste integument bestaan nou net uit twee sellae, behalwe in die mikropilêre streek waar die integumentrand breër is.

Gedurende die aanvangstadiums van nukleêre endosperm- en embrio-ontwikkeling (fig. 54) strek die buite-epidermisselle van die buitenste integument parallel met die lengte-as van die saad. Die binne-epidermisselle van hierdie integument begin afrond en chloroplaste kom voor in die wandstandige sitoplasma. Terwyl die embriosak opgevul raak met dunwandige endospermselle, verdik die selwande van die buite-epidermisselle (fig. 55). Hierdie verdikte selwande kleur rooipers met Schiff se reagens en toluïdienblou, terwyl die sellumens donkerblou kleur. In die volwasse saad (fig. 56) bestaan die buitenste integument dus uit twee lae, naamlik 'n buite-epidermis van besonder lang, dikwandige vesels en 'n binne-epidermis van dunwandige, platgedrukte selle.

Die drie sellae van die binne-epidermis bly tot op 'n betreklike laat stadium in die ontwikkeling van die saad behoue. Die buite-epidermisselle strek saam met en in dieselfde rigting as dié van die buitenste integument (fig. 54), maar die selle bly relatief lank dunwandig (fig. 55). In die volwasse saad vorm hierdie laag 'n addisionele vesellaag (fig. 56). Die subdermale selle, dit wil sê die selle van die middellaag, vergroot aanvanklik hoofsaaklik in 'n radiale rigting (fig. 55). Hierdie dunwandige selle word egter later platgedruk (fig. 56). Die binne-epidermisselle is 'n opvallende laag in die ontwikkelende saad, omdat die selinhoud helderblou kleur met bogenoemde reagense (fig. 55). In 'n deursnee van die volwasse saad kan die donkergekleurde selreste nog binnekant die platgedrukte subdermale selle erken word (fig. 56).

Die kutikulalae van die saadknop is onopvallend in die saad.

Hoewel die nusellus-epidermis vir 'n tyd lank sigbaar bly (fig. 55), verdwyn hierdie groot, dunwandige selle mettertyd. Die volwasse saad bevat dus geen perisperm nie en die dunwandige endospermweefsel lê in die volwasse saad teenaan die saadhuid (fig. 56).

5.2.2 *Melianthus major*

By hierdie spesies ontstaan die saadhuid grotendeels uit die breë buitenste integument wat gedurende saadhuidontwikkeling nog verder verbreed. Die buite-epidermis van hierdie integument vorm 'n belangrike beskermingslaag. Hoewel die selle van die binne-epidermis geen rol in die beskerming van die saad speel nie, verdik die binne-epidermis gedurende saadhuidontwikkeling en vorm 'n afsluitingslaag buitekant die nusellus-epidermis.

Die buitenste integument bestaan, afgesien van die buite-epidermis, in die volwasse saadknop (fig. 30) uit twaalf tot veertien lae enerse, dunwandige selle waarvan die binne-epidermis die binne-epidermis die binne-epidermis laag vorm. Die dunwandige subdermale selle deel gedurende die ontwikkeling van die saad in verskillende rigtings en die selle vergroot en rond af (fige. 57, 58, 59). Setmeel word in die selle aangetref.

Die klein en vierkantige buite-epidermisselle van die volwasse saadknop vorm 'n opvallende laag in die ontwikkelende saad. Die buitenste tangensiale wande verdik (fig. 57) en die selle verleng in 'n skuins radiale rigting (fig. 58). Wanneer die embriosak sentripetaalwaarts opgevol raak met dunwandige endospermselle, verdik en verhoud die lengtewande. Talryke eenvoudige stippels verbind die nog lewendige selinhoude met mekaar (fig. 59). Die buite-epidermisselle ontwikkel dus in makrosklereiëde wat met 'n dun kutikula bedek is. Die binne-epidermis is in die volwasse saadknop biseriaal, behalwe in die mikropilêre streek waar die integumentrand verbreed (fig. 30). Die binne-epidermisselle is klein en radiaal afgeplat, maar vergroot gedurende die aanvangstadië van nukleêre endospermontwikkeling (fig. 57). Die buite-epidermisselle is nou plek-plek nie meer in 'n aaneenlopende laag geleë soos in die volwasse saadknop die geval was nie. Wanneer die endospermselle die embriosak begin opvul, strek die binne-epidermisselle van die binne-epidermis tangensiaalwaarts, terwyl die buite-epidermisselle verdwyn (fig. 60). Terselfdertyd begin die binne-epidermis kutikulalae van hierdie integument verdik (fig. 60). In die volwasse saad is slegs oorblyfsels van die binne-epidermisselle

buitekant die dik binnesten kutikulalaag sigbaar (fig. 61). Binnkant laasgenoemde vorm die nusellus-epidermisselle 'n skeiding tussen die saadhuid en die dunwandige endospermweefsel.

5.2.3 *Bersama transvaalensis*

Soos by *Melianthus major* word die saadhuid van *Bersama transvaalensis* grotendeels uit die buitenste integument, wat gedurende die volwassewording van die saad verbreed, gevorm. Die binnesten integument speel geen noemenswaardige rol in die beskerming van die saad nie.

In die volwasse saadknop is die buitenste integument ongeveer sewe sellae breed en bestaan uit dunwandige, gevakuoleerde selle (fig. 31). Gedurende die ontwikkeling van die endosperm en embryo word die integument breër deur vermeerdering en vergroting van die selle (fig. 62). Die selle is isodiametries, dunwandig en eners, behalwe vir talryke kristalbevattende idioblaste. Geen spesifieke beskermingslaag ontwikkel in hierdie integument nie. Die buite-epidermisselle is dunwandig en word deur 'n dun kutikulalaag wat maklik afskilfer (fig. 62), bedek.

Die drielagige binnesten integument is op die hoogtepunt van sy ontwikkeling voordat die vroulike gametofiet volwasse is (fig. 33). Wanneer laasgenoemde vergroot, word die dunwandige selle van hierdie integument platgedruk (fig. 31). Die selle word nie vernietig nie, maar strek tangensiaal tydens die aanvangstadiums van nukleêre endospermontwikkeling (fig. 62). Wanneer die embriosak opgevol is met dunwandige endospermselle (fig. 63), kan die selle van die binnesten integument nog buitekant die binnesten kutikulalaag van die saadhuid onderskei word, hoewel die meeste van die selle nou besig is om te verdwyn (fig. 63).

In die volwasse saad word 'n paar lae perispermselle tussen die saadhuid en die dunwandige endosperm aangetref (fig. 63).

5.2.4 Samevattende opmerkings

Die saadhuidontwikkeling toon by die drie ondersoekte taksa interessante ooreenkomste en verskille:

By beide *G. sutherlandii* en *M. major* word die buite-epidermisselle van die buitenste integument sklerenchimaties en vorm die hoofbeskermingslaag van die volwasse saad. 'n Addisionele beskermingslaag kom by beide ook aan die binnekant van die saadhuid voor. By *G. sutherlandii* bestaan hierdie laag uit vesels wat uit die buite-epidermis van die binnenste integument ontwikkel, terwyl die dik binnenste kutikula van die saadhuid by *M. major* 'n afsluitingslaag vorm. In die saad van *B. transvaalensis*, daarenteen, word geen beskermingslae gevorm nie. *M. major* en *G. sutherlandii* toon ook belangrike verskille wat saadhuidvorming betref: By *M. major* speel die selle van die binnenste integument geen rol in die beskerming van die saad nie, maar word platgedruk. Aan die ander kant, verbreed die buitenste integument gedurende die ontwikkeling van die *M. major*-saad, terwyl die sellae van hierdie integument, met uitsondering van die buite-epidermisselle, in die *G. sutherlandii*-saad platgedruk word.

Hierdie twee kenmerke van die *M. major*-saad, naamlik die verbreding van die buitenste integument en die verdwyning van die binnenste integument, is belangrike taksonomiese kenmerke van *B. transvaalensis*. Die saadhuid van laasgenoemde toon dus in werklikheid geen ooreenkomste met dié van *G. sutherlandii* nie, maar kom in 'n groot mate ooreen met die saadhuid van *M. major*. Die feit dat die saadhuid van laasgenoemde genus wel sekere kenmerke met die saadhuid van *G. sutherlandii* in gemeen het, dui waarskynlik op 'n verwantskap tussen die drie genera.

HOOFSTUK 6

BESPREGING

Soos reeds in die teks vermeld is, was een van die doelstellings van hierdie ondersoek om, insover dit embriologies moontlik is, 'n bydrae te lewer tot die bepaling van die juiste taksonomiese posisie van *Greyia*. Behoort hierdie genus onder 'n ander familie as *Bersama* en *Melianthus* geplaas te word en indien wel, regverdig die verskille tussen *Greyia* aan die een kant en *Bersama* en *Melianthus* aan die ander kant, die verwydering van *Greyia* uit die orde Sapindales?

Wat die tweede vraag betref, het 'n literatuurstudie van die embriologies ondersoekte verteenwoordigers van die families wat deur Scholz (1964) onder die Sapindales geplaas is, getoon dat hierdie families embriologies 'n homogene groep vorm. Die volgende kenmerke word, op enkele uitsonderings na, by al die ondersoekte taksa (Davis, 1966) aangetref:

1. Die saadknop is anatrop, bitegmies en krassinusellaat. By die Sapindaceae en Sabiaceae kom egter hemi-anatropse saadknoppe voor en by laasgenoemde familie het die saadknop net een integument. Slegs die Balsamineaceae het tenuïnusellate saadknoppe. In die krassinusellate saadknoppe van die ander families kom 'n wisselende aantal lae pariëtale selle sowel as 'n nuselluskap voor.
2. By al die families word 'n Polygonum-tipe embriosak met haakvormige sinergiede en kortlewende antipodale selle aangetref, terwyl die poolkerne voor bevrugting versmelt. Hierdie embriosak ontwikkel uit die chalasale makrospoor van 'n liniêre tetraede. Slegs by die Hippocastaneaceae word verskeie tetrades in die embriosak gevorm. Elke tetraede ontstaan uit 'n aparte sel van die multisellulêre argesporium.
3. By die meeste families word nukleêre endosperm aangetref, maar by die Balsamineaceae is die endosperm sellulêr, terwyl helobiale endosperm by die Sabiaceae voorkom.
4. Die embrio ressorteer volgens sy ontwikkelingspatroon onder die Asteradtipe, behalwe by die Aceraceae en Anacardiaceae waar dit onder die Onagrad-tipe ressorteer. Johansen (1950) wys egter daarop dat twee van die ondersoekte taksa wat laasgenoemde embriotipe openbaar, naamlik *Acer* (Aceraceae) en *Semicarpus* (Anacardiaceae) eerder onder die Asteradtipe geplaas behoort te word, omdat 'n epifise-

inisiaalsel by hierdie embryo's voorkom. Die optrede van hierdie sel is meer kenmerkend van laasgenoemde embriotipe.

Die huidige ondersoek van *Bersama transvaalensis*, *Greyia sutherlandii* en *Melianthus major* het aan die lig gebring dat hierdie drie taksa bogenoemde embriologiese kenmerke met die ander lede van die Sapindales in gemeen het. Hierdie kenmerke word onder andere deur Maheshwari (1950) as taksonomies belangrik beskou. Daar bestaan dus, embriologies gesproke, geen grond vir die verwydering van *Greyia* uit die orde Sapindales soos deur Hutchinson (1926) en Johansen (1950), voorgestel is nie.

Die feit dat *B. transvaalensis*, *G. sutherlandii* en *M. major* bogenoemde kenmerke in gemeen het, beteken natuurlik nie dat die drie taksa sonder meer onder dieselfde familie tuishoort nie. Intendeel, hierdie ondersoek het getoon dat, hoewel die drie taksa waarskynlik verwant is, hulle embriologies nogtans in twee groepe val, met *G. sutherlandii* in die een en *B. transvaalensis* en *M. major* in die ander groep. Die volgende kenmerke van die drie taksa kan hier ter illustrasie gebruik word:

1. Die swaai van die regop saadknopprimordium tot die anatrope posisie van die volwasse saadknop vind by *G. sutherlandii* in die funikulus plaas, terwyl laasgenoemde struktuur by *B. transvaalensis* en *M. major* in die vertikale posisie bly en die chalasale deel van die saadknop buig. By eersgenoemde spesies word die anatrope posisie gouer bereik as by die ander twee spesies.
2. Die buitenste integument van die saadknop is by *G. sutherlandii* aanvanklik triseeriaal, maar die middellaag verdwyn reeds voor die saadknop volwasse is. By *M. major* en *B. transvaalensis* is die buitenste integument multiseriaal en dit word steeds breër gedurende saadknop- en saadhuidontwikkeling.
3. Die saadhuid word by *G. sutherlandii* uit beide integumente gevorm. Die twee buite-epidermislae word veselagtig en vorm die hoofbeskermingslae van die saad terwyl die ander sellae platgedruk word. By *B. transvaalensis* en *M. major* word die saadhuid uit die verbrede buitenste integument gevorm, terwyl die binnenste integument verdwyn.

'n Belangrike embriologiese skakel tussen *G. sutherlandii* en *M. major* is waarskynlik die ontwikkeling van beskermingslae in die saadhuid. By beide spesies verander die buite-epidermisselle in makrosklereïde, terwyl die binnenste epidermis by

G. sutherlandii, en die binnenste kutikulalaag (dit wil sê die kutikula tussen die binnenste integument en die nusellusweefsel) by *M. major* 'n addisionele beskermingslaag vorm. Hierdie beskermingslae is egter afwesig by *B. transvaalensis*.

4. By beide *M. major* en *B. transvaalensis* word liniêre makrospoortetradas in die saadknop gevorm. By *B. transvaalensis* kom dikwels 'n triade voor waarvan die boonste sel die onverdeelde diadesel verteenwoordig. By *M. major* is triades nie aangetref nie, maar die boonste diadesel deel in sommige saadknoppe laat. Mauritzon (1936) het egter wel triades by hierdie spesies aangetref.

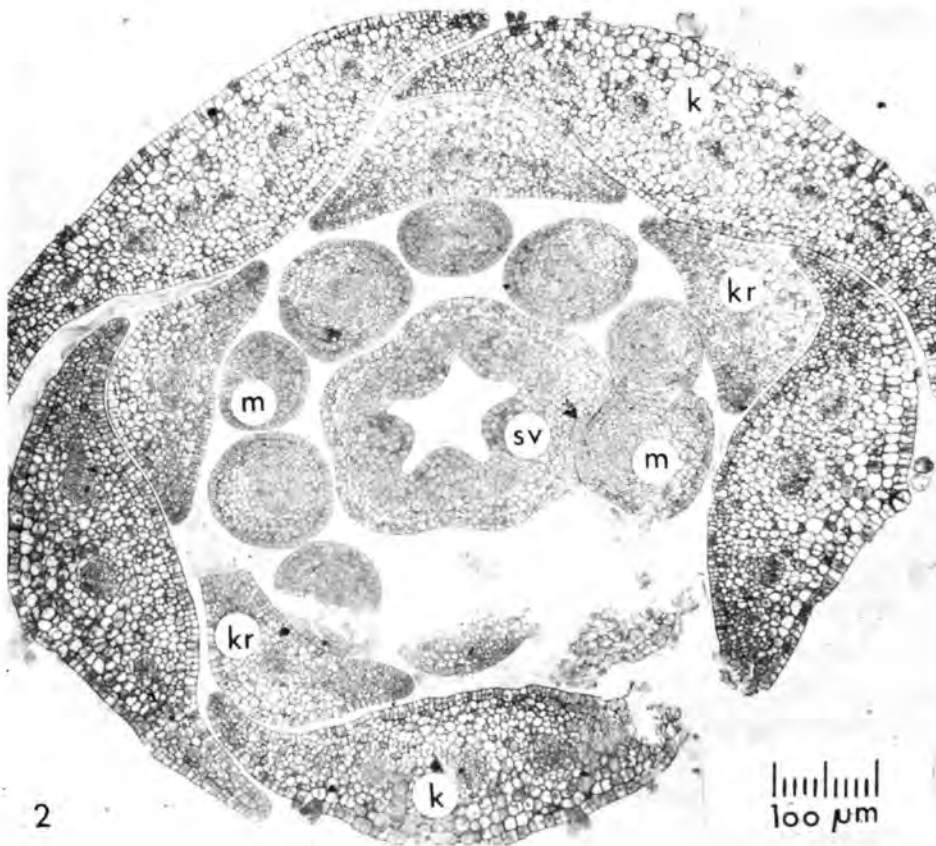
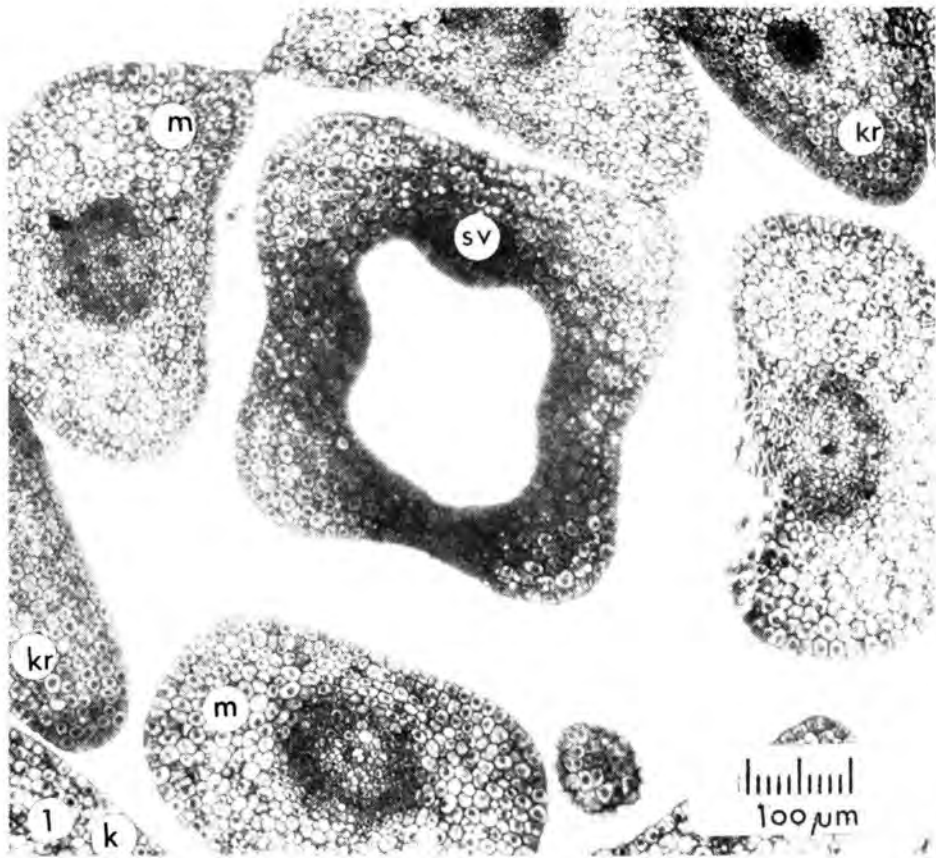
By *G. sutherlandii* daarenteen word òf liniêre òf T-vormige makrospoortetradas in die saadknop gevorm en triades, indien dit wel voorkom, is baie seldsaam.

5. By *G. sutherlandii* gaan die een (liniêre tetrade) of twee (T-vormige tetrade) mikropilêre makrospore eerste tot niet. By *M. major* degenerereer die derde makrospoor van bo af gewoonlik eerste, terwyl òf die mikropilêre, òf die derde sel van bo af by *B. transvaalensis* eerste degenerereer.
6. Die opvallendste kenmerk van die volwasse embriosak van *B. transvaalensis* en *M. major* is die hipertrofiese sekondêre embriosakkern wat met 'n lang sitoplasmastring met die eierapparaatelemente verbind is. By *G. sutherlandii* is die sekondêre embriosakkern heelwat kleiner as by die ander twee spesies en dit lê gewoonlik teenaan of na aan die eiersel.
7. Die embryo's van *B. transvaalensis* en *M. major* ressorteer onder die *Penaea*-variasie van die Asteradtipe. By hierdie twee spesies deel die basale sel in die lengte en 'n globulêre tetrade ontstaan. Die embryo besit geen suspensor nie. Die gesuspendeerde embryo van *G. sutherlandii* ontwikkel uit 'n T-vormige tetrade nadat die basale sel dwars gedeel het.

In 'n embriologiese homogene orde soos die Sapindales is bogenoemde verskille tussen *G. sutherlandii* aan die een kant en *B. transvaalensis* en *M. major* aan die ander kant, betekenisvol genoeg om *Greyia*, in soverre dit op embriologiese gronde moontlik is, onder 'n aparte familie as *Melanthus* en *Bersama* te plaas.

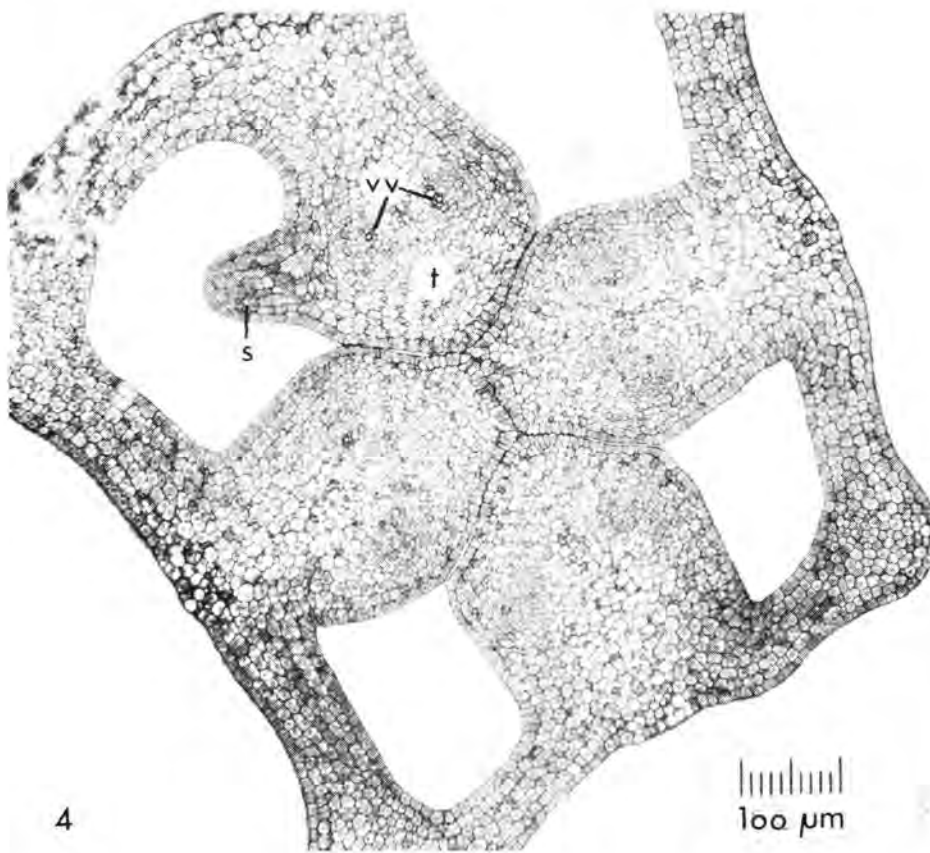
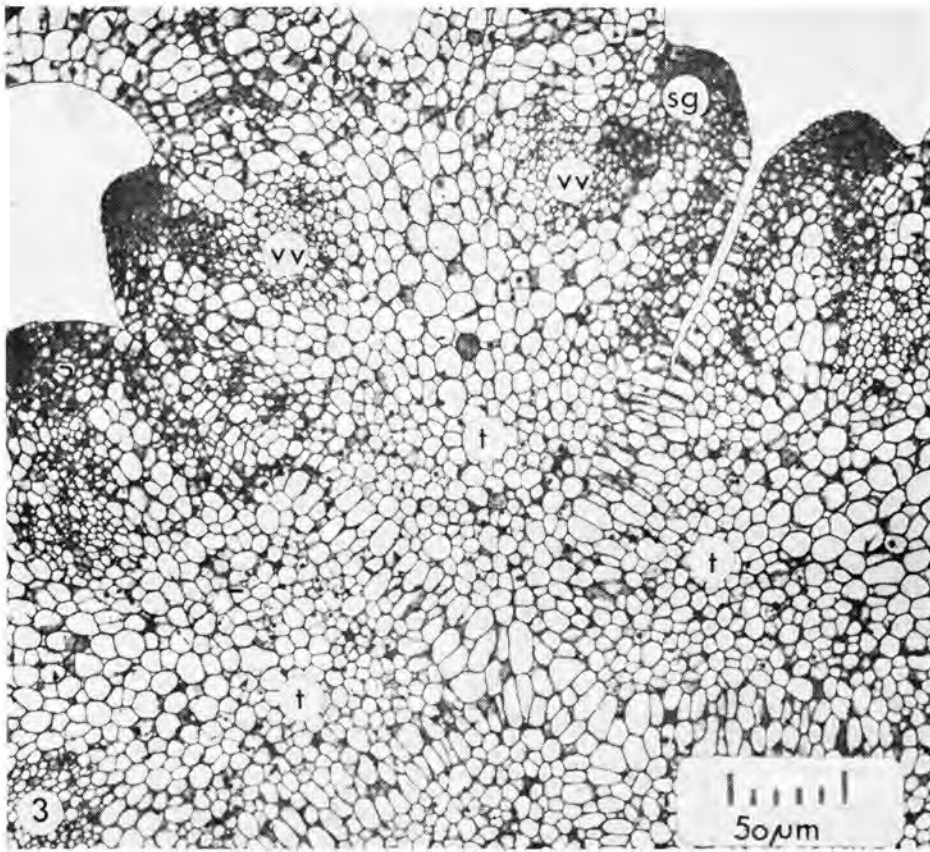
Figuur 1. Dwarsdeursnee van 'n gedeelte van die jong blomknop van *Melianthus major* om die stamperaanleg te toon (Preparaat 5/9/12₂5). k, kelkblaarprimordium; kr, kroonblaarprimordium; m, meeldraadprimordium; sv, saamgestelde vrugblaarrand.

Figuur 2. Dwarsdeursnee van die jong blomknop van *Greyia sutherlandii* om die stamperaanleg te toon (Preparaat 16G13₁5). k, kelkblaarprimordium; kr, kroonblaarprimordium; m, meeldraadprimordium; sv, saamgestelde vrugblaarrand.



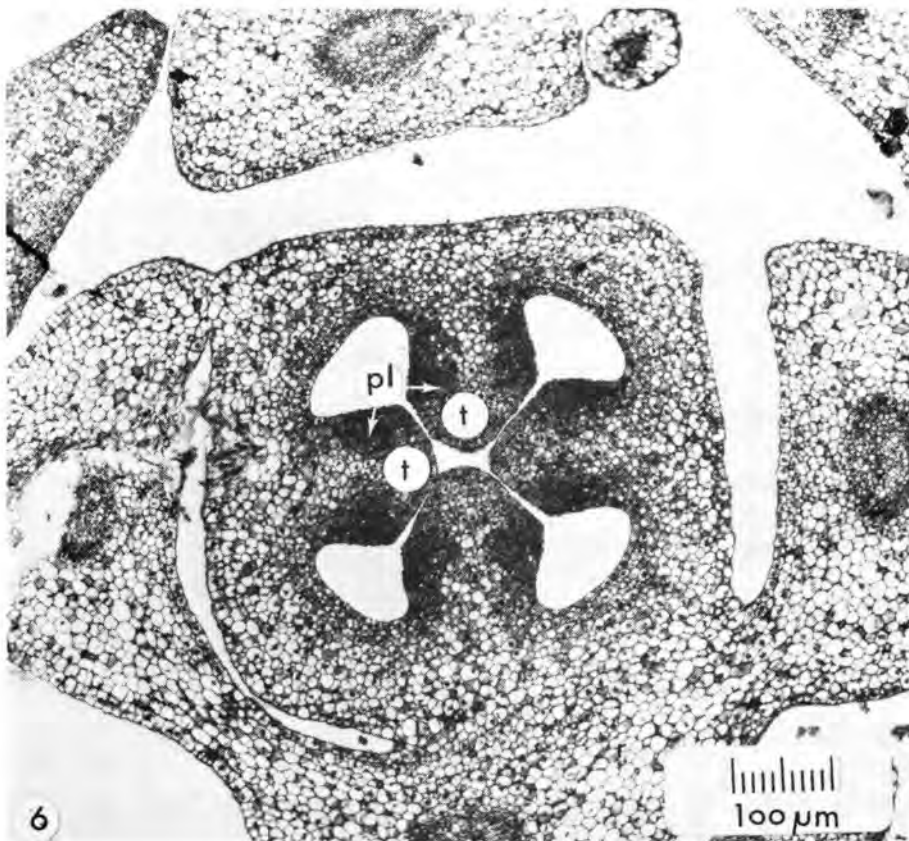
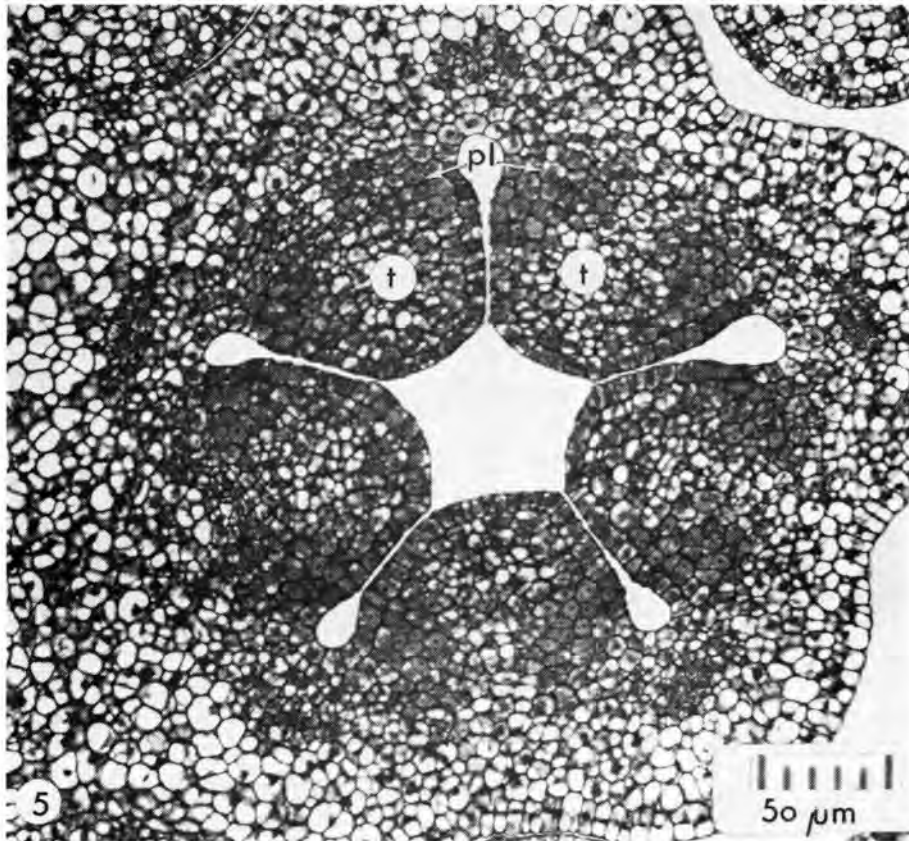
Figuur 3. Dwarsdeursnee van 'n deel van die jong vrugbeginsel van *Greyia sutherlandii* om die tussenskotte met ventrale vaatbondels en die saadknopaanleg te toon (Preparaat 16G11₁7). sg, saadknopaanleg; t, tussenskot; vv, ventrale vaatbondels.

Figuur 4. Dwarsdeursnee van die jong vrugbeginsel van *Melianthus major* om die tussenskotte met ventrale vaatbondels en 'n saadknopprimordium te toon (Preparaat 5/9/7₁4). s, saadknopprimordium; t, tussenskot; vv, ventrale vaatbondel.



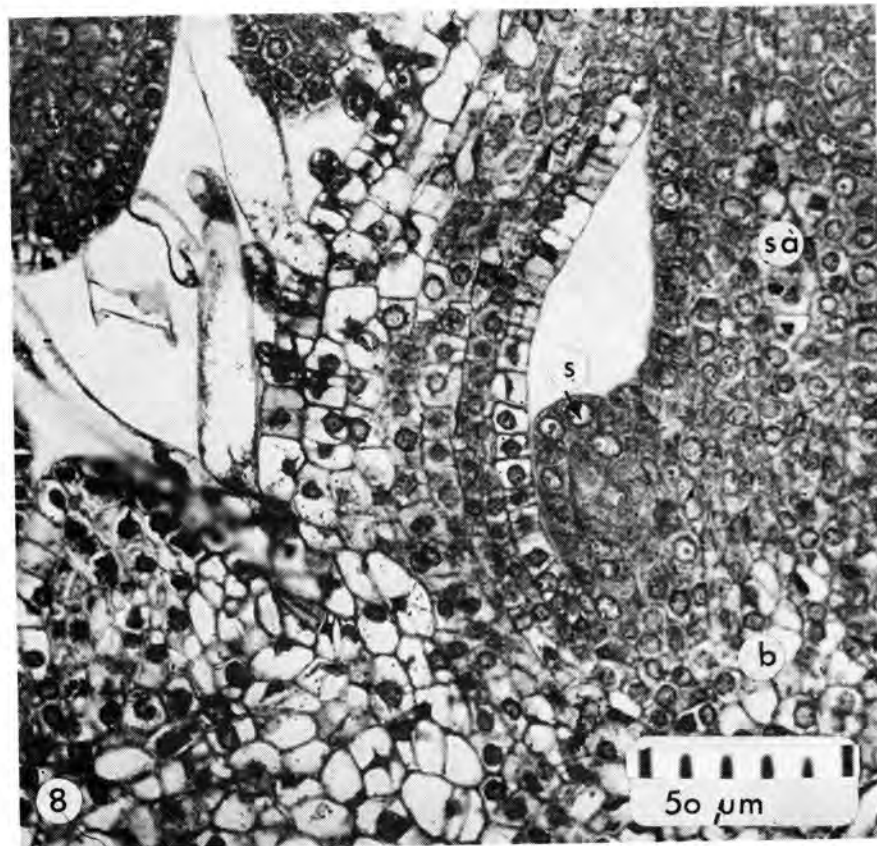
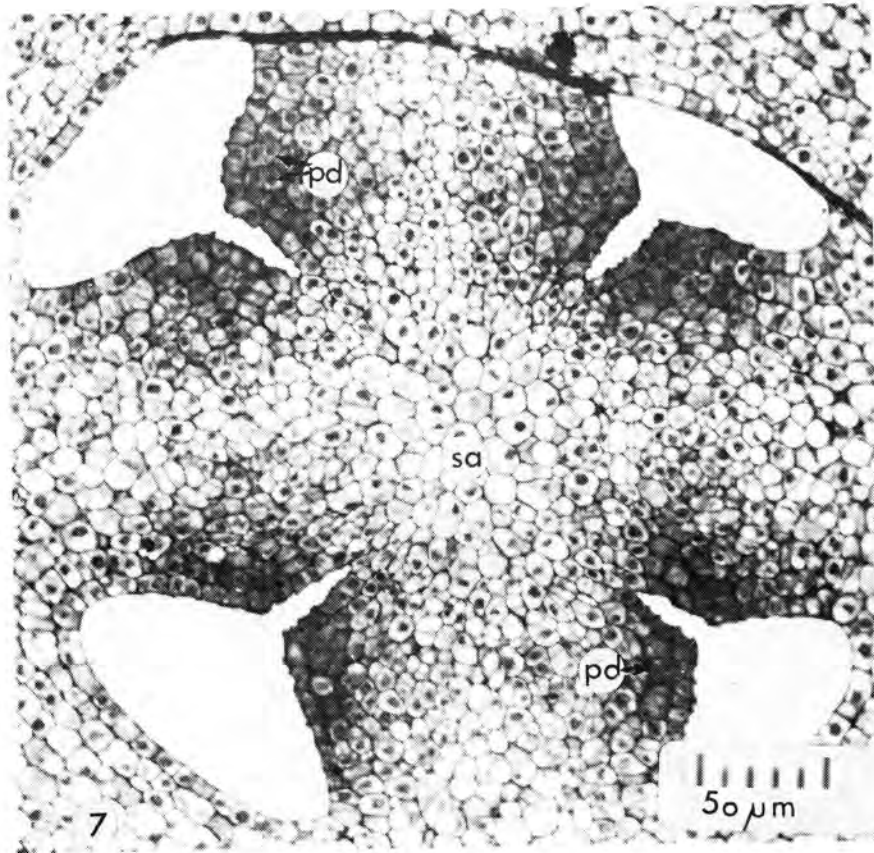
Figuur 5. Dwarsdeursnee van die jong vrugbeginsel van *Greyia sutherlandii* om die ingroeiende tussenskotte en die plasentalyste te toon (Preparaat 16G10.110). pl, plasentalys; t, tussenskot.

Figuur 6. Dwarsdeursnee van die jong vrugbeginsel van *Melianthus major* om die ingroeiende tussenskotte en die plasentalyste te toon (Preparaat (5/9/11₂9). pl, plasentalys; t, tussenskot.



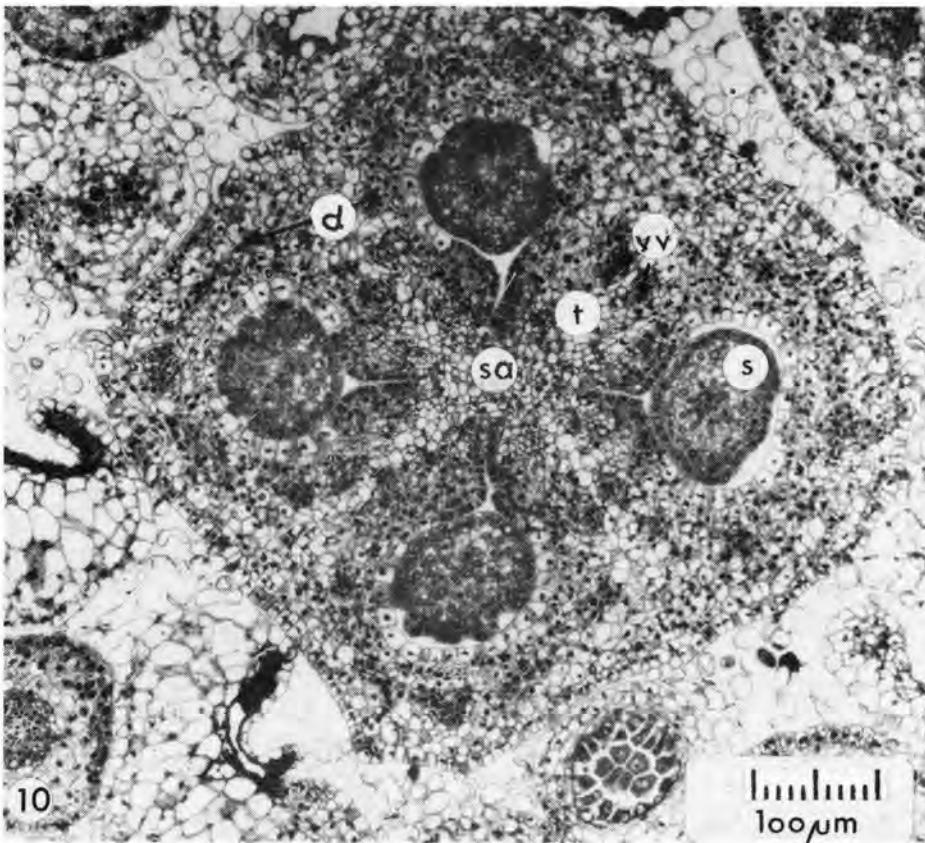
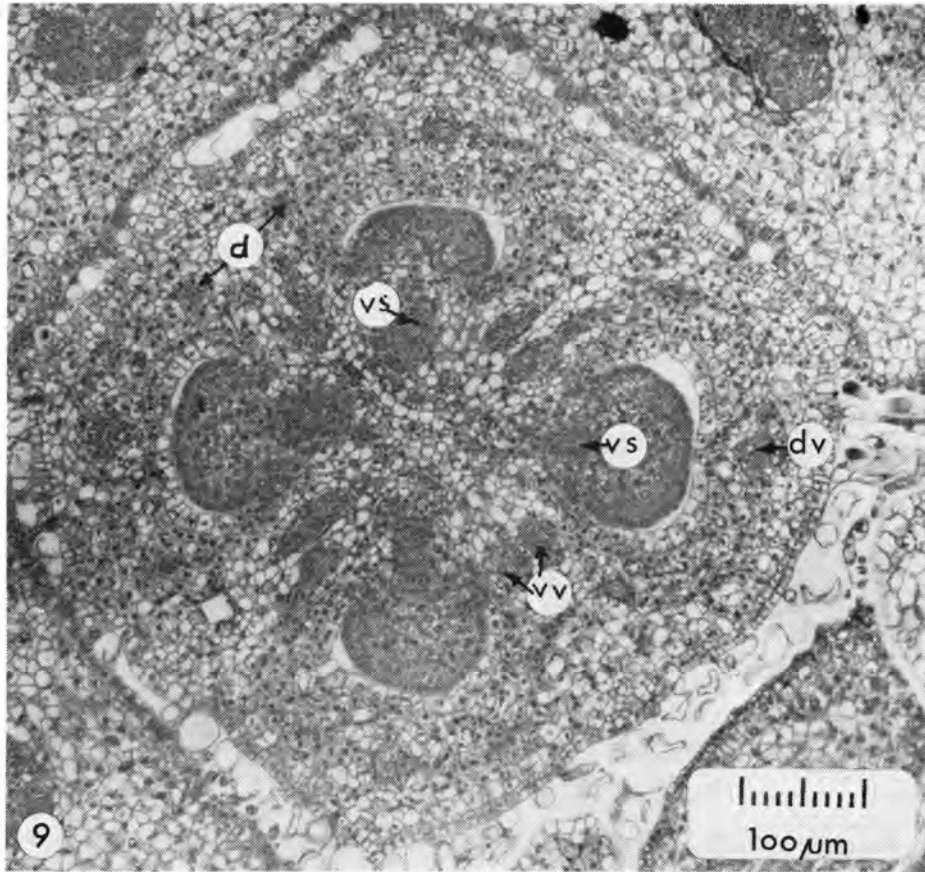
Figuur 7. Dwarsdeursnee van die basale deel van die vrugbeginsel van *Melianthus major* om die soliede sentrale as en die saadknop-aanleg te toon (Preparaat 5/9/11₂ 10). pd, periklinale seldeling; sa, sentrale as.

Figuur 8. Lengtedeursnee van 'n gedeelte van 'n jong blomknop van *Bersama transvaalensis* om die saadknopaanleg te toon (Preparaat 22/12/12₁₄). b, blombodem; s, saadknopprimordium; sa, sentrale as.



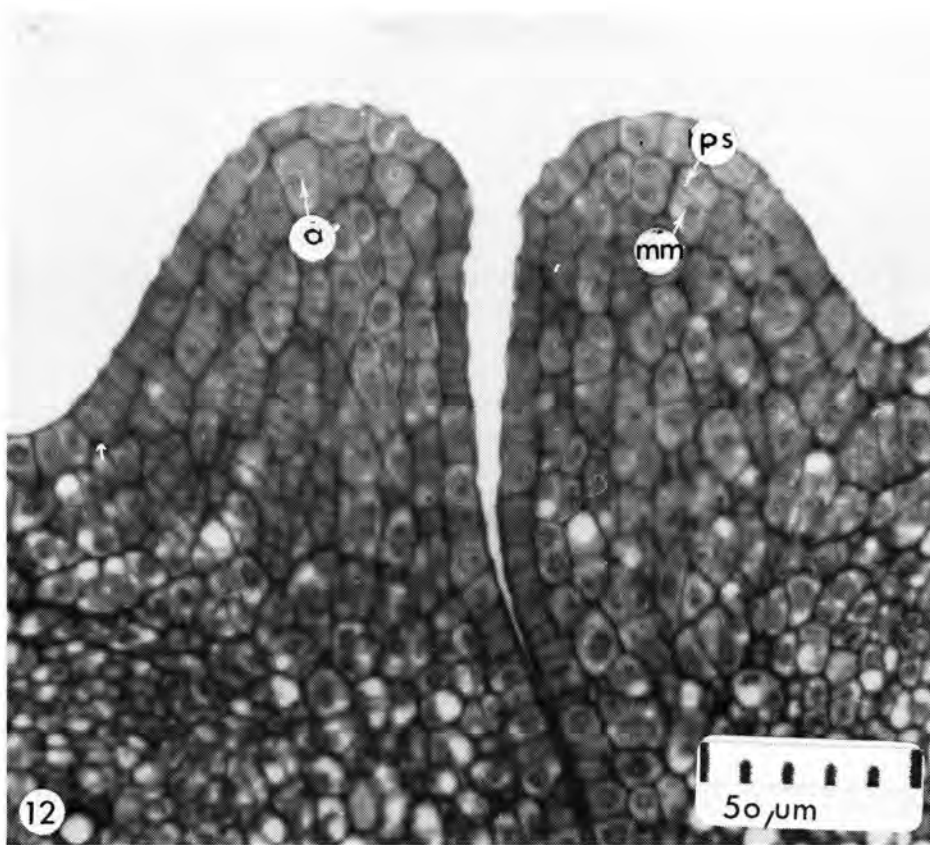
Figuur 9. Dwarsdeursnee van die basale deel van 'n blomknop van *Bersama transvaalensis* om die vaatweefselvoorsiening van die stamper te toon (Preparaat B8/12/1₇ 1). d, dwarsverbinding; dv, dorsale vaatbondel; vs, vaatbondel van saadknop; vv, ventrale vaatbondel(s).

Figuur 10. Dwarssnee deur 'n jong blomknop van *Bersama transvaalensis* om die tussenskotte te toon (Preparaat 8/12/1₂ 3). d, dwarsverbinding; s, saadknopprimordium; sa, sentrale as; t, tussenskot; vv, ventrale vaatbondel.



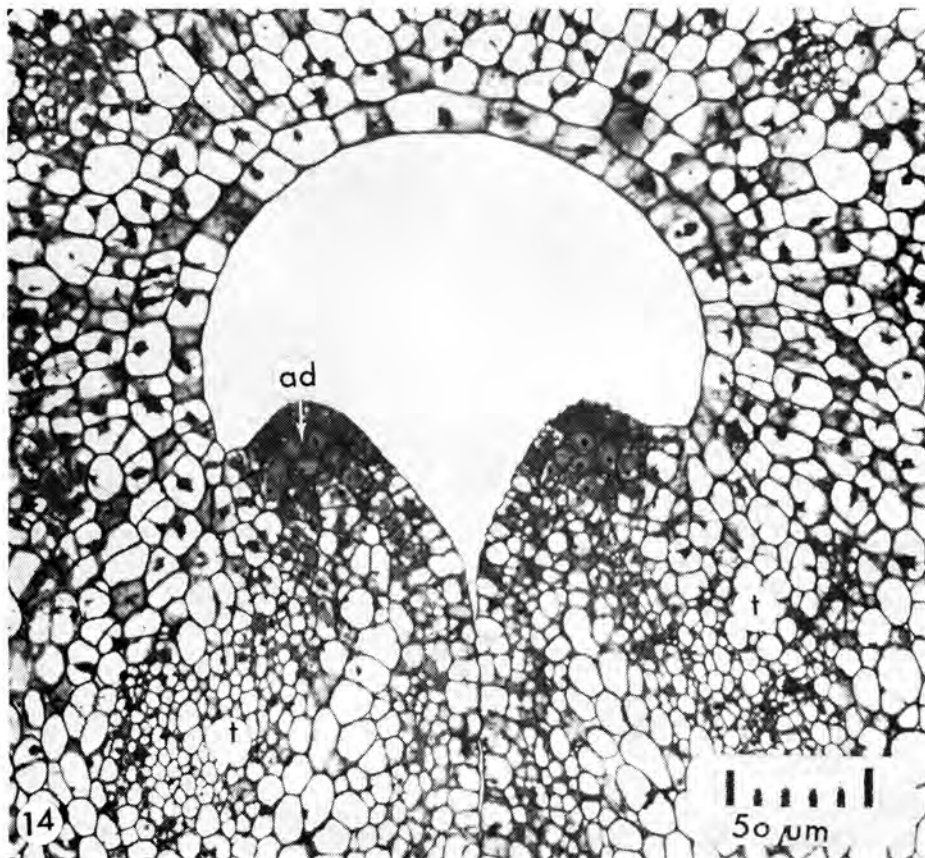
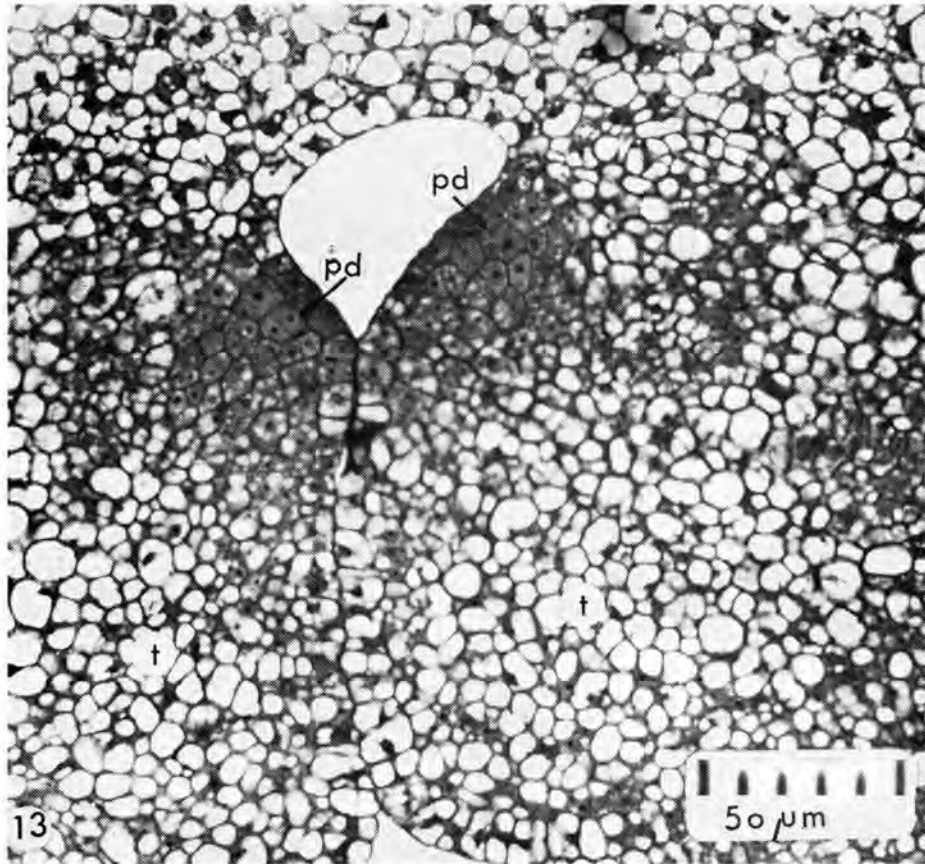
Figuur 11. Lengtedeursnee van 'n jong blomknop van *Bersama transvaalensis* om die vaatweefselvoorsiening van die saadknopprimordium aan te toon (Preparaat 22/12/12₃₇). b, blombodem; s, saadknopprimordium; vs, vaatbondel van saadknop.

Figuur 12. Lengtedeursnee van twee langsmekaarliggende saadknopprimordiums in 'n vrughok van *Melianthus major* gedurende die vorming en verdeling van die argesporiumsel (Preparaat 5/9/9₁₅). a, argesporiumsel; ps, pariëtale sel; mm, makrospoormoedersel.



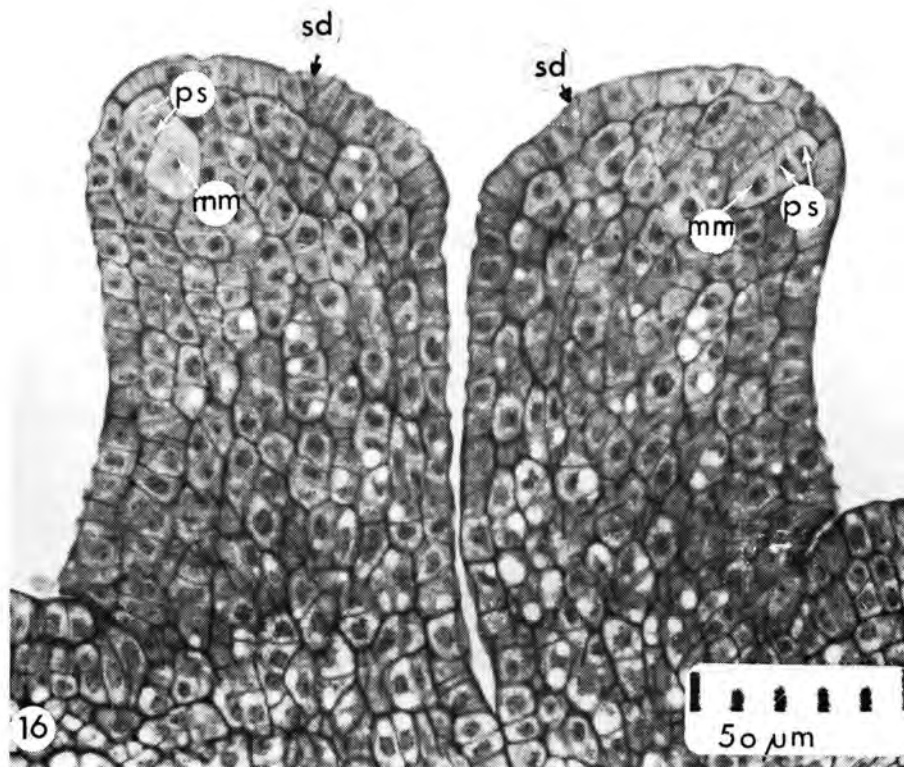
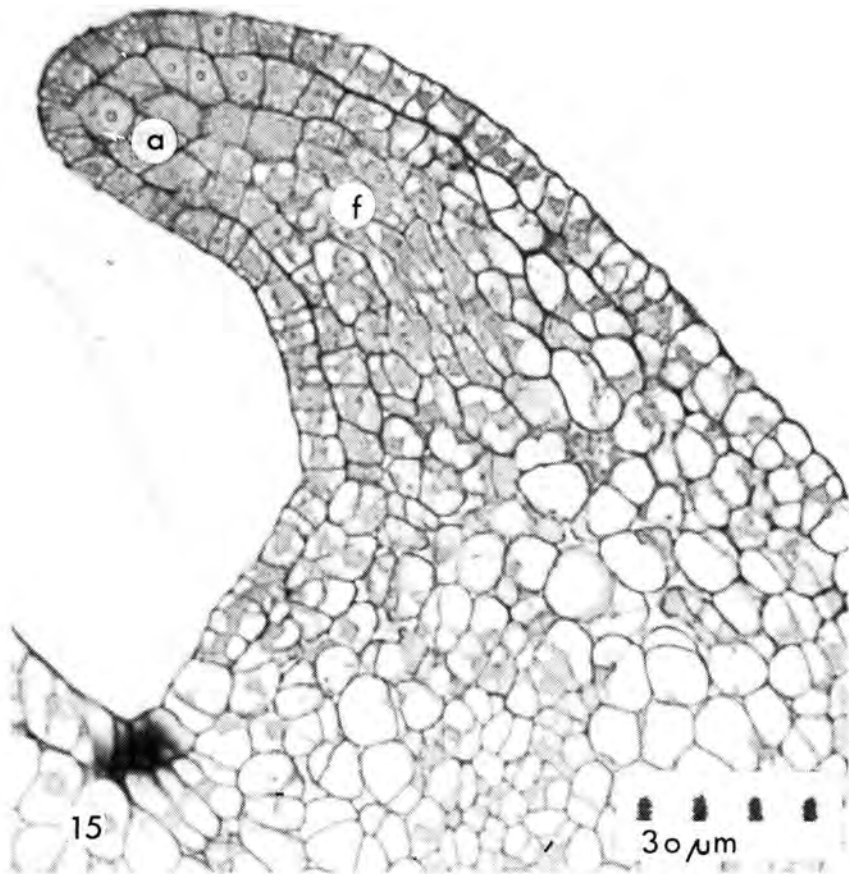
Figuur 13. Dwarsdeursnee van 'n gedeelte van die jong vrugbe-
ginsel van *Greyia sutherlandii* om die subepidermale
periklinale seldelings te toon (Preparaat 16G10₁₀).
pd, periklinale seldeling, t, tussenskot.

Figuur 14. Dwarsdeursnee van 'n jong vrughok van *Greyia*
sutherlandii om die ontwikkeling van die saadknop-
aanleg te toon (Preparaat 16G7₁₁). ad, antiklinale
seldeling; t, tussenskot.



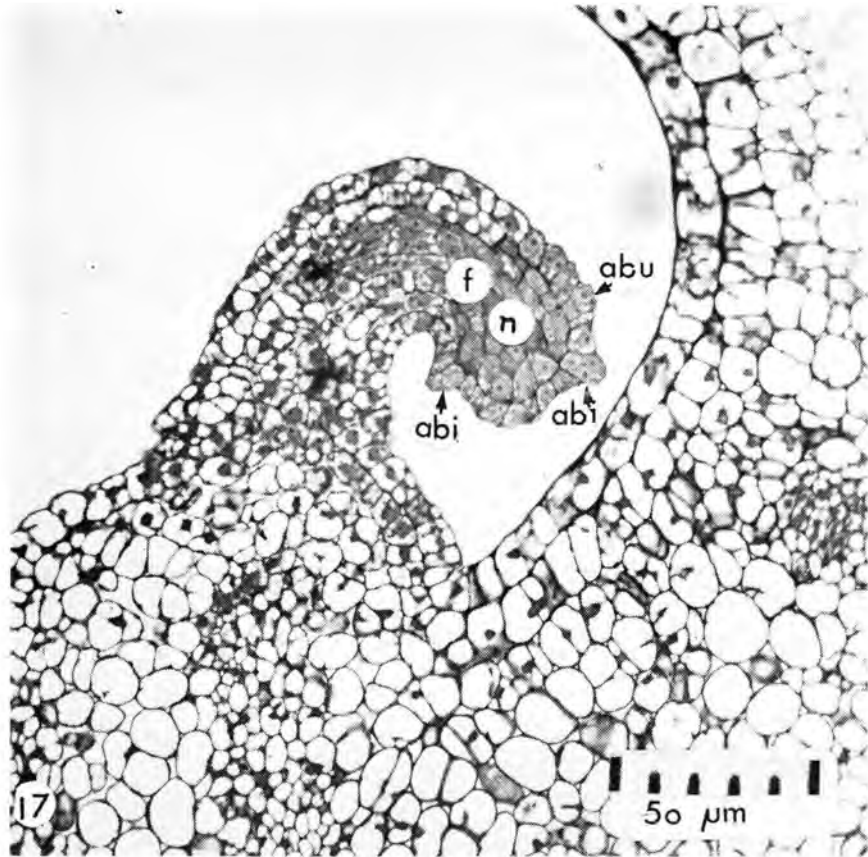
Figuur 15. Lengtedeursnee van 'n jong'saadknopprimordium van *Greyia sutherlandii* (Preparaat 16G5₁8). a, arge-sporiumsel; f, funikulus.

Figuur 16. Lengtedeursnee van die saadknopprimordiums van *Melianthus major* (Preparaat 5/9/8₁8). mm, makro-spoormoedersel; ps, pariëtale selle; sd, skuins seldelings.



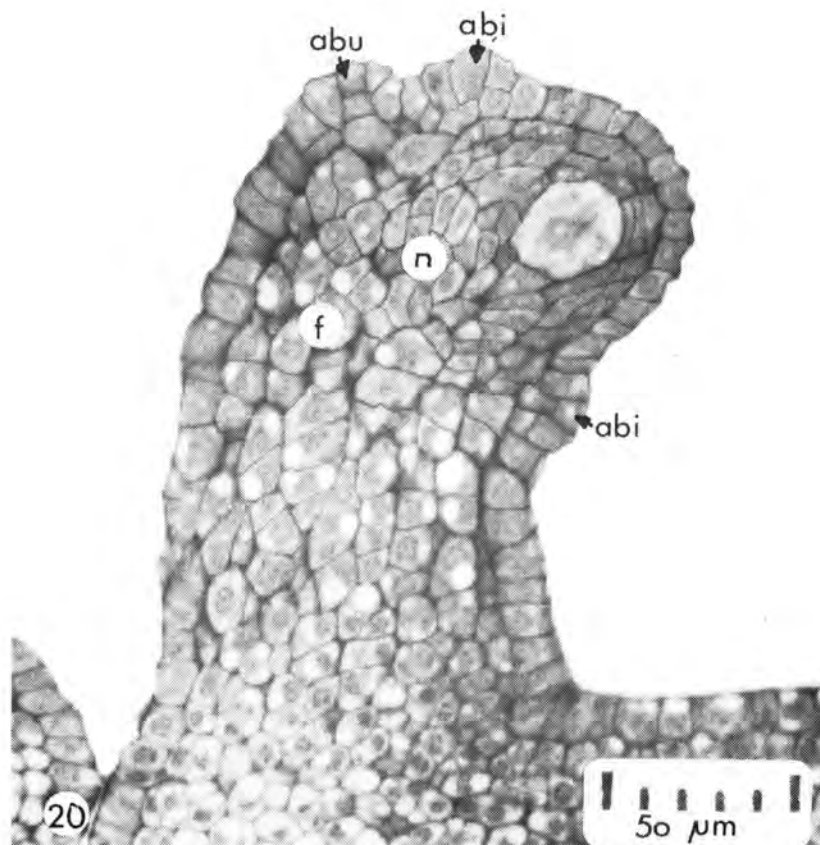
Figuur 17. Lengtedeursnee van die jong saadknopprimordium van *Greyia sutherlandii* om die anatrope oriëntering van die saadknop en die aanleg van die integumente te illustreer (Preparaat 16G3₂ 1). abi, aanleg van binneeste integument; abu, aanleg van buiteeste integument; f, funikulus; n, nusellus.

Figuur 18. Lengtedeursnee van die jong saadknopprimordium van *Greyia sutherlandii* om die anatrope oriëntering van die saadknop, die aanleg van die integumente en die derivate van die argesporiumsel te toon (Preparaat 16G3₂ 4). abi, aanleg van binneeste integument; abu, aanleg van buiteeste integument; mm, makrospoormoedersel; ps, pariëtale sel.

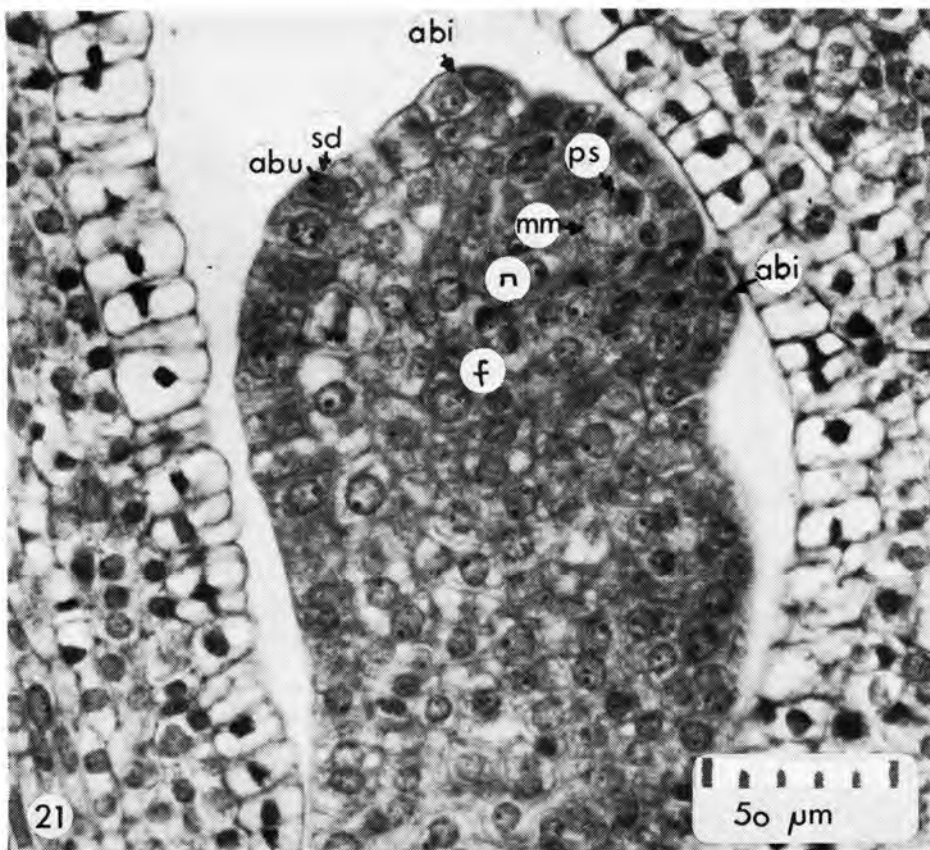


Figuur 19. Lengtedeursnee van 'n jong saadknop van *Greyia sutherlandii* wat die volwasse makrospoormoedersel en die eerste verdelings van die nusellus-epidermisselle toon (Preparaat 16G2₂7). mm, makrospoormoedersel; cn, chalasale nusellusselle; ne, nusellus-epidermisselle.

Figuur 20. Lengtedeursnee van die regop saadknopprimordium van *Melianthus major* om die aanleg van die integumente te toon (Preparaat 5/9/7₁₃). abi, aanleg van binneste integument; abu, aanleg van buiteste integument; f, funikulus; n, nusellus.

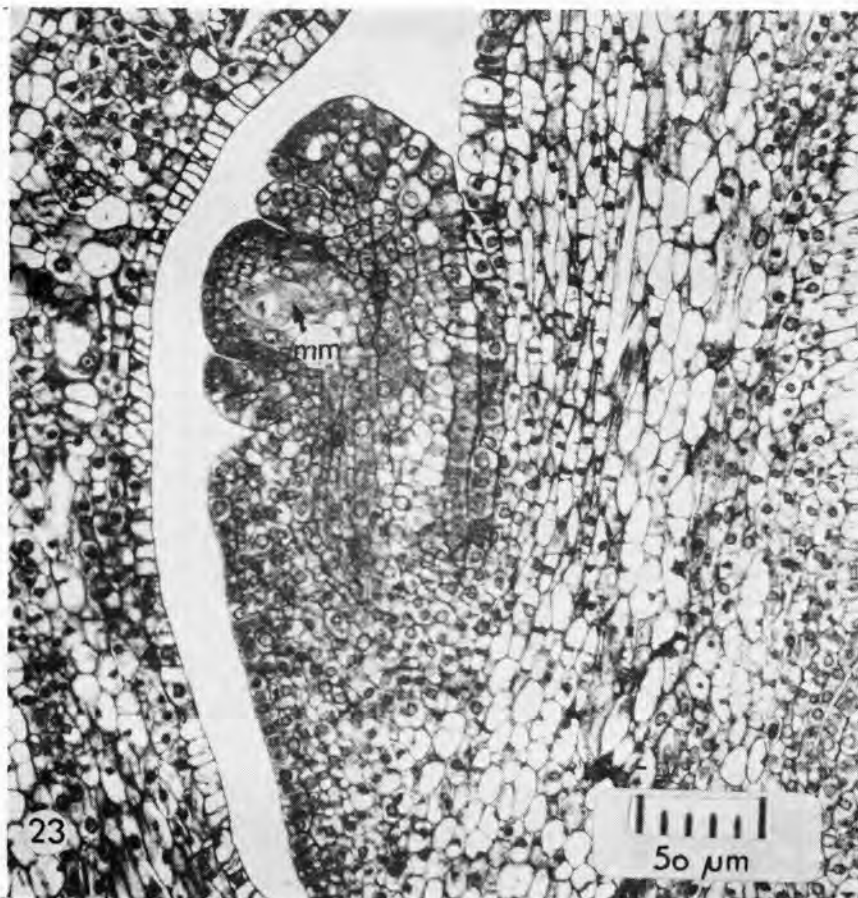
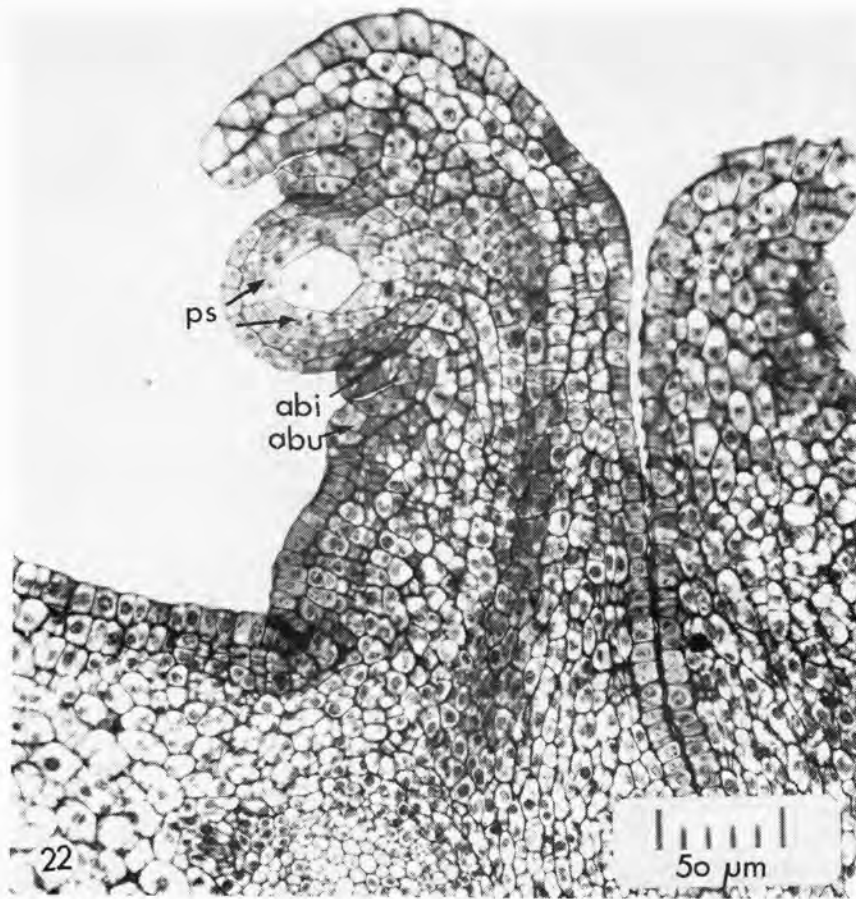


Figuur 21. Lengtedeursnee van die saadknopprimordium van *Bersama transvaalensis* om die anatrope oriëntering van die saadknop, die aanleg van die integumente en die derivate van die arge-sporiumsel te toon (Preparaat 22/12/1₁5). abi, aanleg van binnestegument; abu, aanleg van buitestegument; f, funikulus; mm, makrospoor moeder sel; n, nusellus; ps, pariëtale sel; sd, skuins seldeling.



Figuur 22. Lengtedeursnee van die saadknopprimordium van *Melianthus major* om die anatrope oriëntering van die saadknop, die ontwikkeling van die integumente, die makrospoormoedersel en die pariëtale weefsel te toon (Preparaat 5/9/5₁₅). abi, binnestste integument; abu, buitenste integument; ps, pariëtale weefsel.

Figuur 23. Lengtedeursnee van die saadknopprimordium van *Bersama transvaalensis* om die anatrope oriëntering van die saadknop, die ontwikkeling van die integumente en die makrospoormoedersel te toon (Preparaat 22/12/1₄₂). mm, makrospoormoedersel.



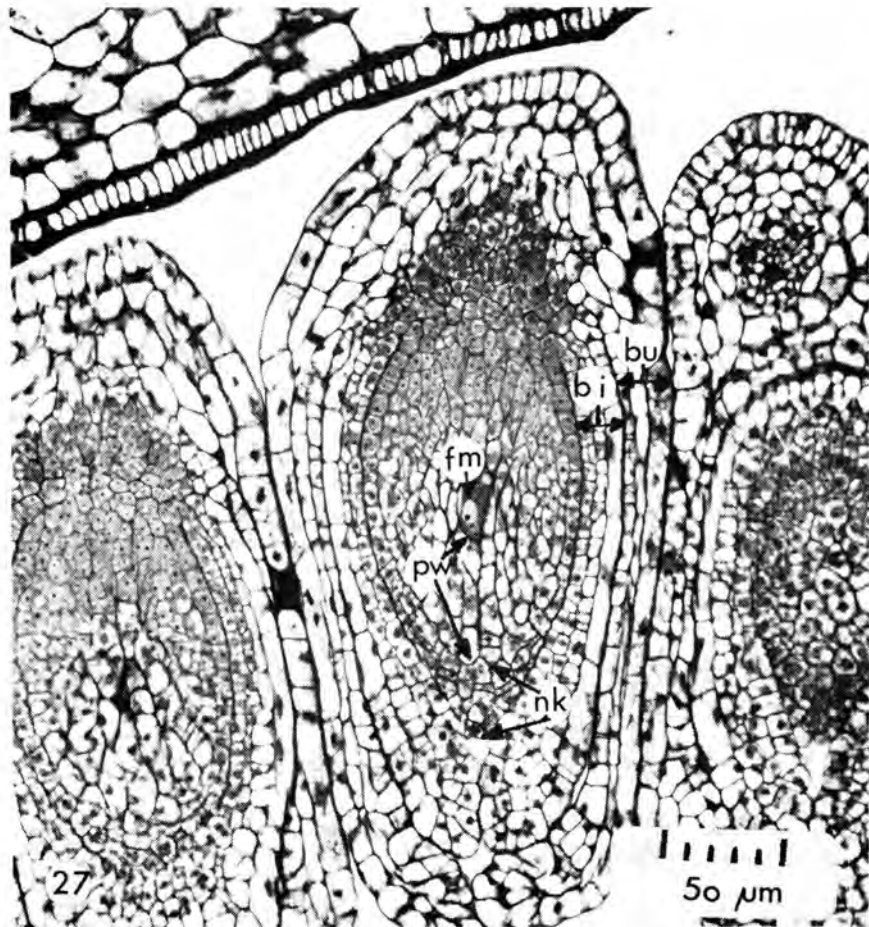
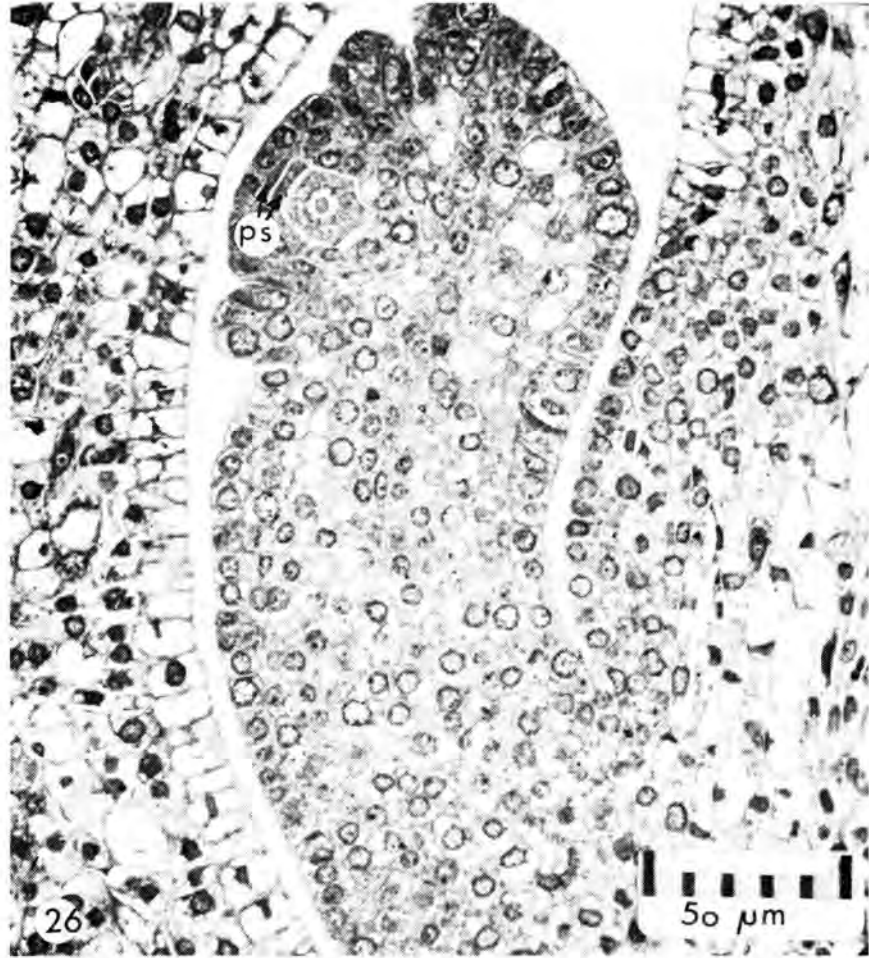
Figuur 24. Lengtedeursnee van die jong saadknopprimordium van *Greyia sutherlandii* om die ontwikkeling van die integumente, die verdeling van die pariëtale sel en die makrospoormoedersel te toon (Preparaat 16G3₂4). abu, aanleg van buitenste integument; mm, makrospoormoedersel; ps, pariëtale selle.

Figuur 25. Lengtedeursnee van 'n jong saadknopprimordium van *Melianthus major* om die ontwikkeling van die integumente te toon (Preparaat 5/9/7₂4).



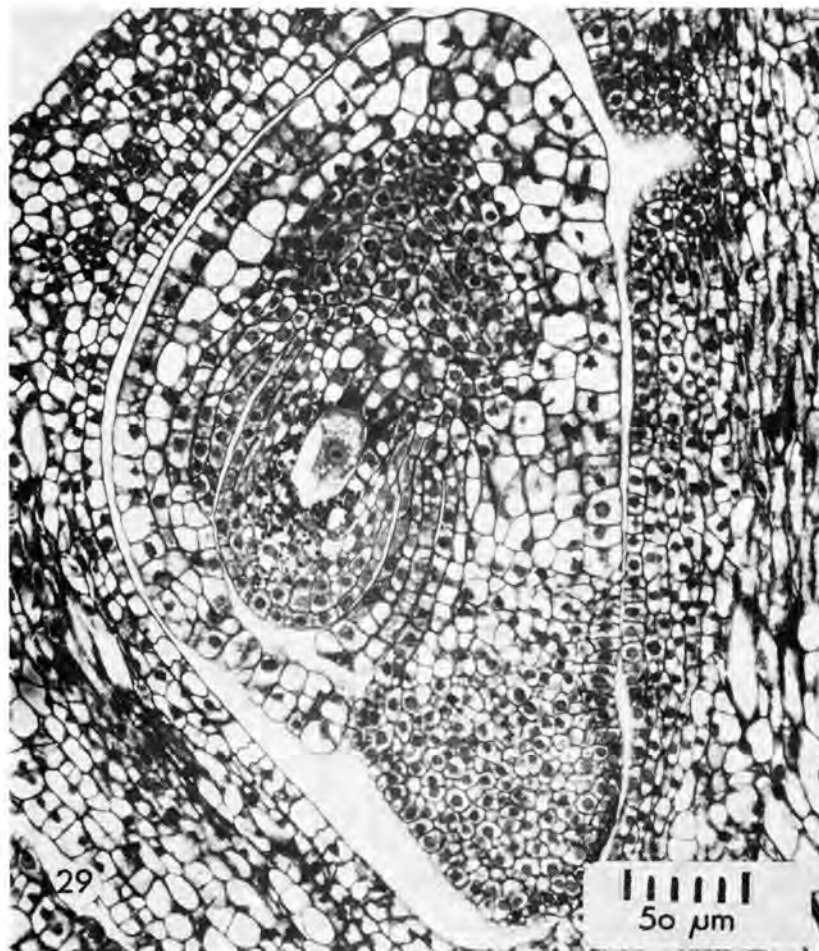
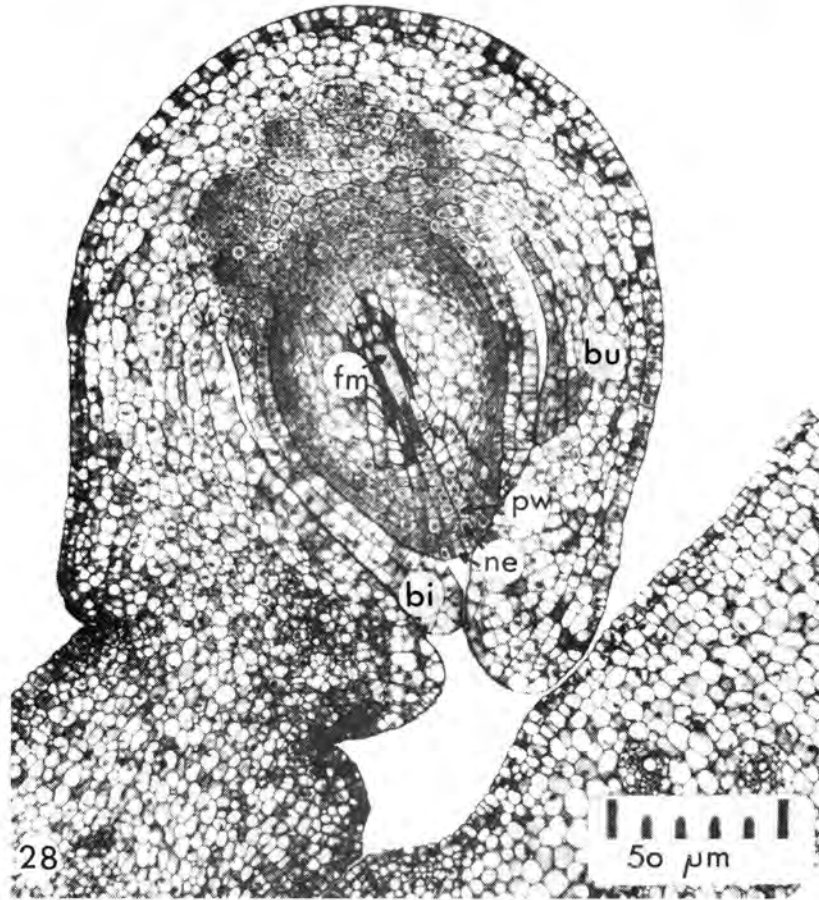
Figuur 26. Lengtedeursnee van 'n saadknopprimordium van *Bersama transvaalensis* om die ontwikkelende integumente en pariëtale weefsel te toon (Preparaat 22/12/1₃8).
ps, pariëtale selle.

Figuur 27. Mediane lengtedeursnee van 'n saadknop van *Greyia sutherlandii* om die volwasse integumente, die nuselluskap en die pariëtale weefsel te toon (Preparaat 12/8/11₂1).
bi, binneste integument; bu, buitenste integument; fm, funksionerende makrospoor; nk, nuselluskap; pw, pariëtale weefsel.



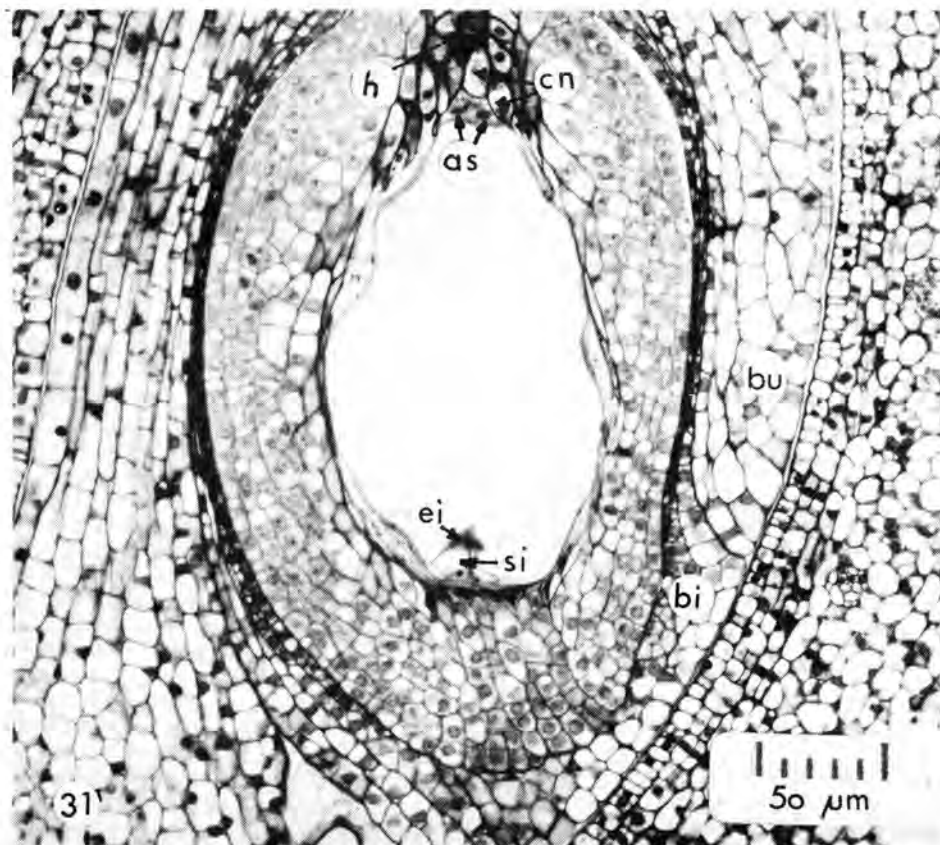
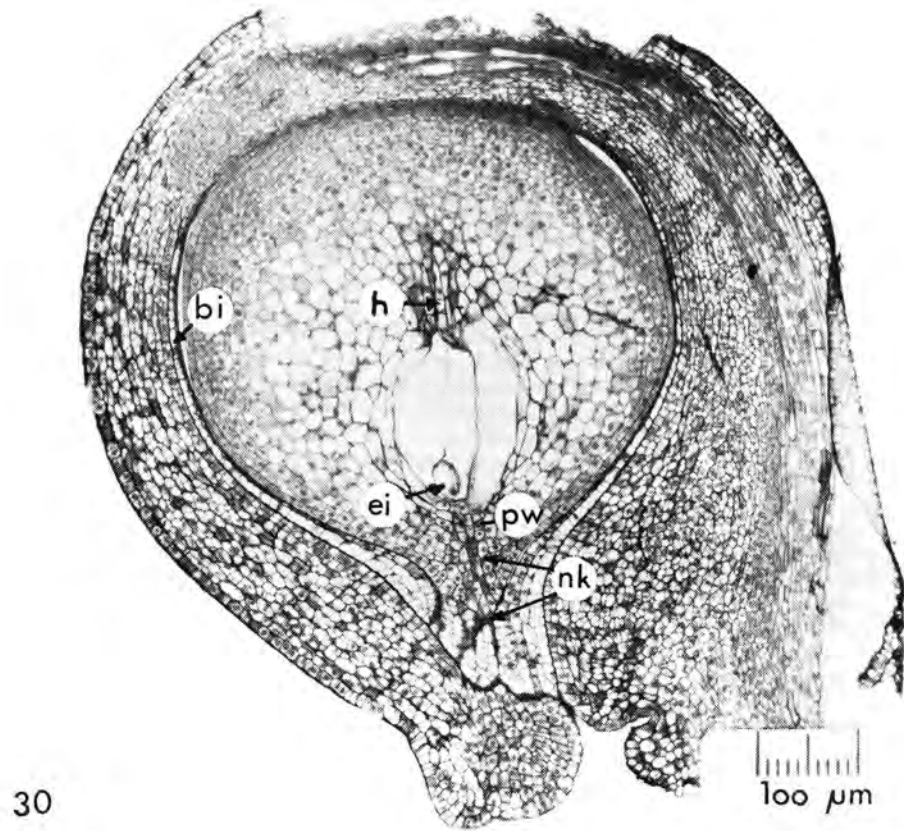
Figuur 28. Lengtedeursnee van 'n feitlik volwasse saadknop van *Melianthus major* om die volwasse integumente, die nuselluskap en die pariëtale weefsel te toon (Preparaat 5/9/2₁5), bi, binneste integument; bu, buitenste integument; fm, funksionerende makrospoor; ne, nusellus-epidermis; pw, pariëtale weefsel.

Figuur 29. Lengtedeursnee van 'n saadknop van *Bersama transvaalensis* om die volwasse makrospoormoedersel te toon (Preparaat 4/8/8₂8).



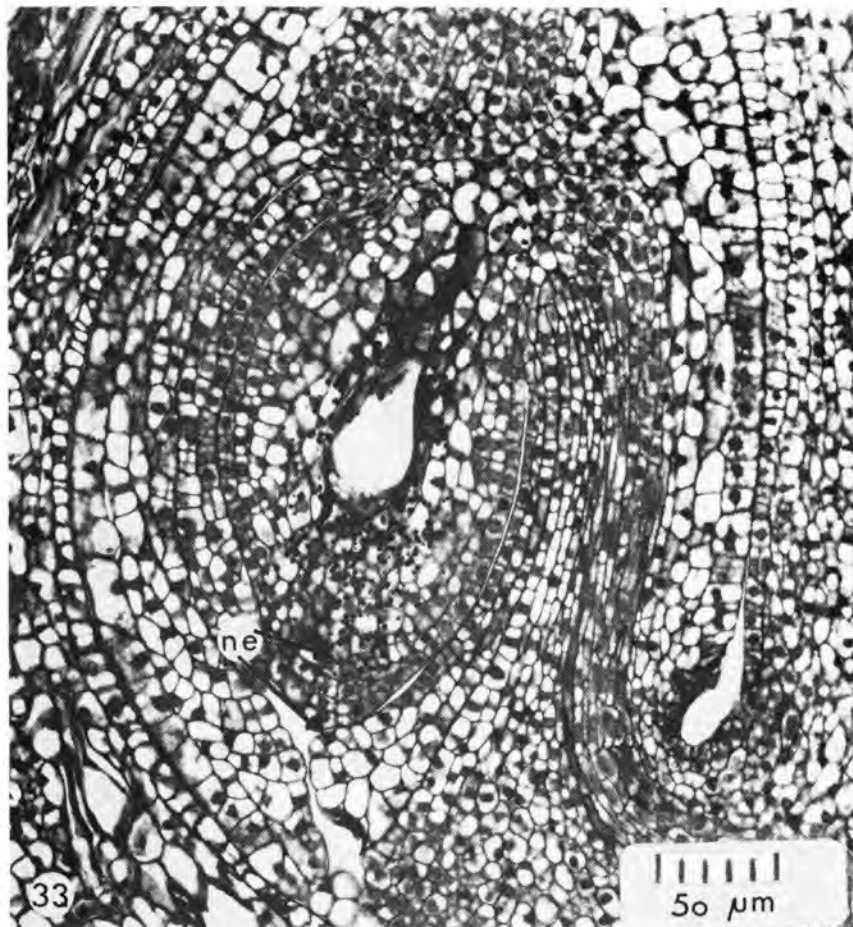
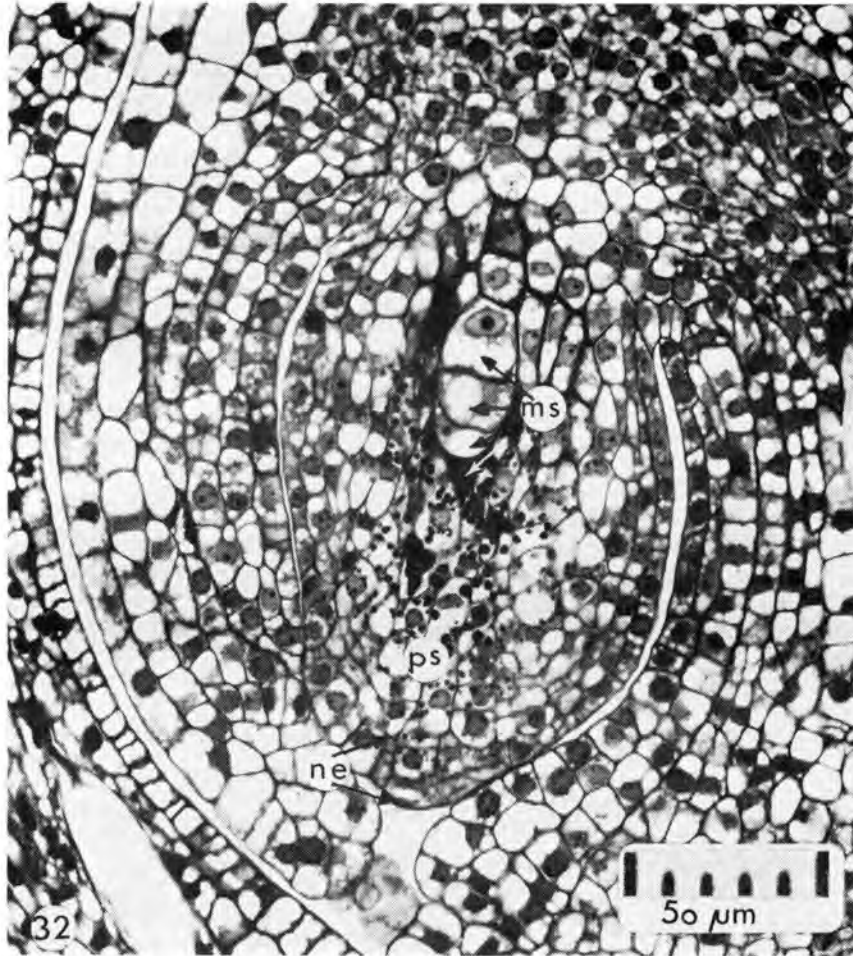
Figuur 30. Lengtedeursnee van 'n volwasse saadknop van *Melianthus major* (Preparaat 30/10/2₁ 2). bi, binneeste integument; ei, eiersel; h, hipostase; nk, nuselluskap; pw, pariëtale weefsel.

Figuur 31. Lengtedeursnee van die volwasse saadknop van *Bersama transvaalensis* (Preparaat 4/12/5₃ 6). as, antipodale selle; bi, binneeste integument; ei, eiersel; h, hipostase; bu, buiteeste integument; si, sinergied.



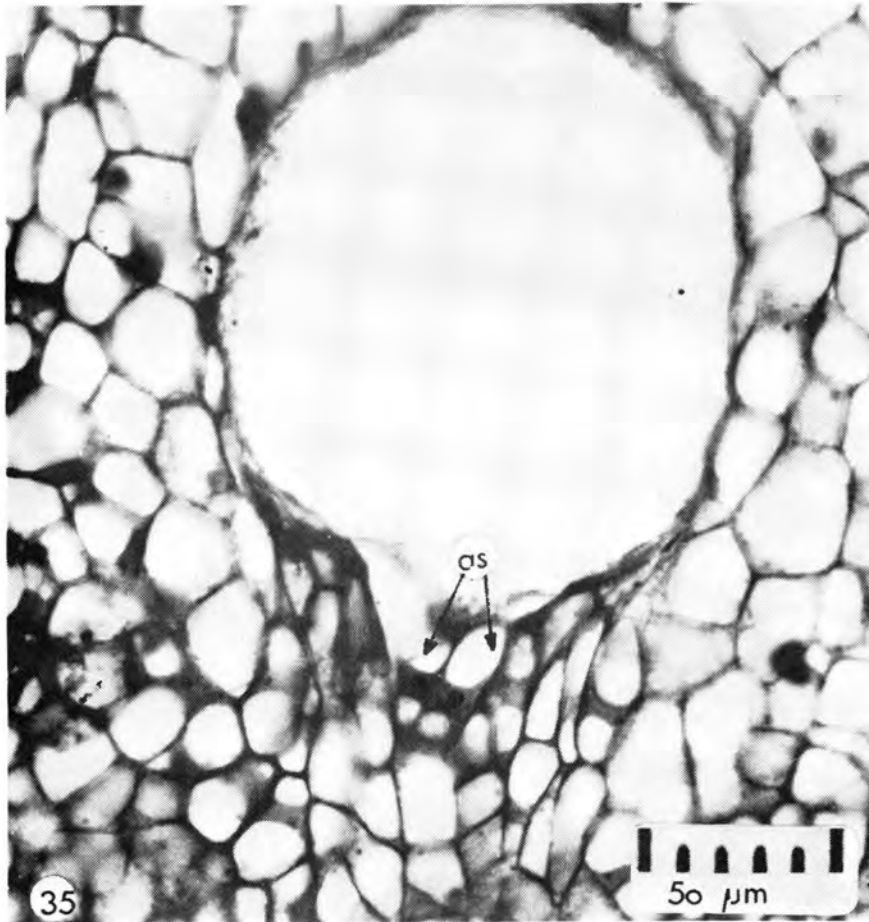
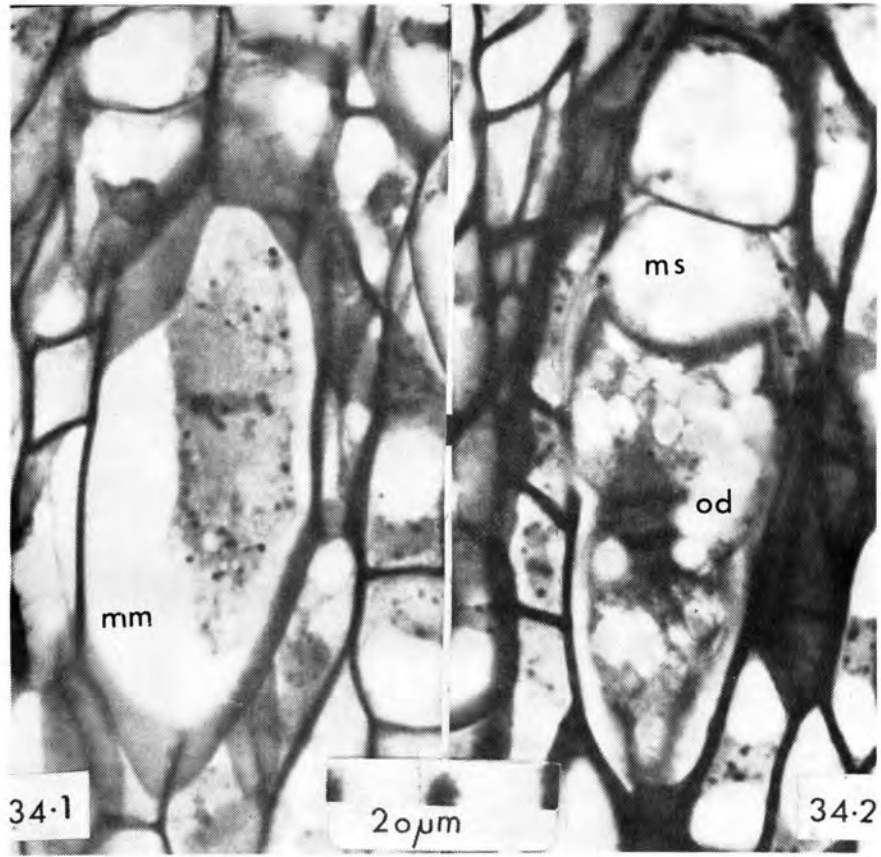
Figuur 32. Lengte-deursnee van die saadknop van *Bersama transvaalensis* om die liniêre makrospore, die pariëtale weefsel en die nusellus-epidermis te toon (Preparaat 4/12/6₂5). ms, makrospore; ps, pariëtale selle; ne, nusellus-epidermis.

Figuur 33. Lengte-deursnee van die saadknop van *Bersama transvaalensis* gedurende makrosporogenese (Preparaat 4/12/5₂7). ne, nusellus-epidermisselle.

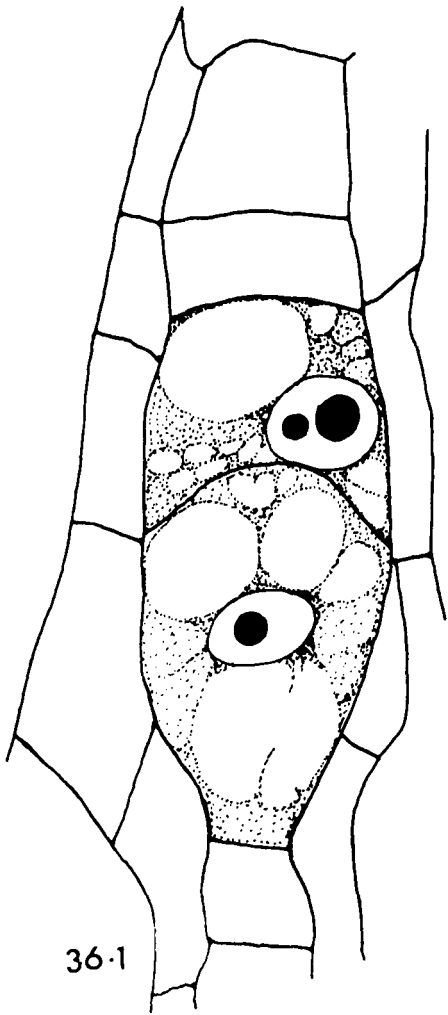


Figuur 34. Lengtedeursnee deur 'n gedeelte van die saadknop van *Melianthus major* om meiose te illustreer 34.1, eerste meiotiese deling (Preparaat 5/9/2₁); 34.2, tweede meiotiese deling (Preparaat 5/9/1₅). mm, makrospoormoedersel; ms, makrospoor; od, onderste diade-sel.

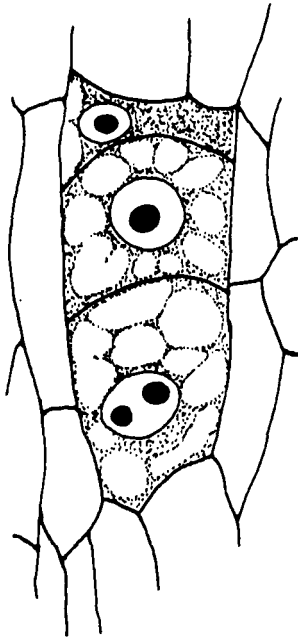
Figuur 35. Lengtedeursnee van die basale gedeelte van die volwasse embriosak van *Greyia sutherlandii* om twee antipodale selle en die nusellusweefsel te toon. (Preparaat A11/9/73/1₁₀) as, antipodale selle.



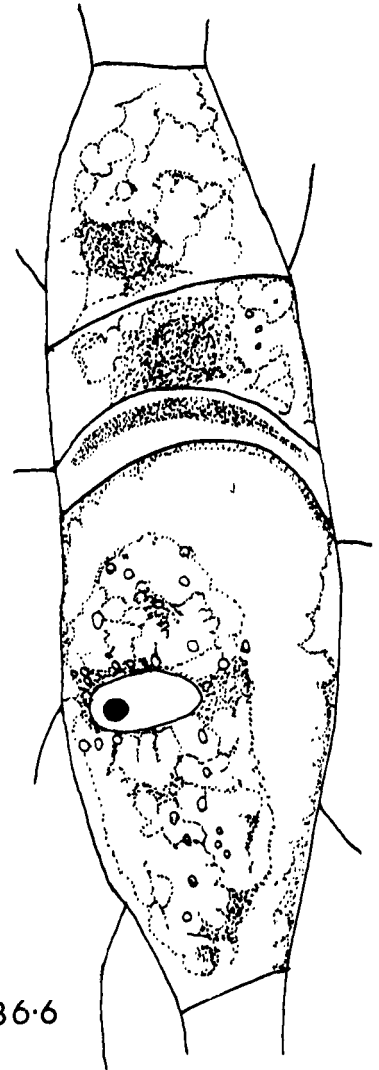
Figuur 36. Makrosporogenese by *Greyia sutherlandii* (fige. 36.1 – 36.5) en *Melianthus major* (fig. 36.6): 36.1, diade-selle na eerste meiotiese deling; 36.2, drie liniêrgerangskikte “makrospore”; 36.3, T-vormige makrospoortetrate met disintegrerende mikropilêre makrospore; 36.4, liniêre makrospoortetrate; 36.5, liniêre makrospoortetrate met disintegrerende suster-sel van die funksionerende makrospoor.



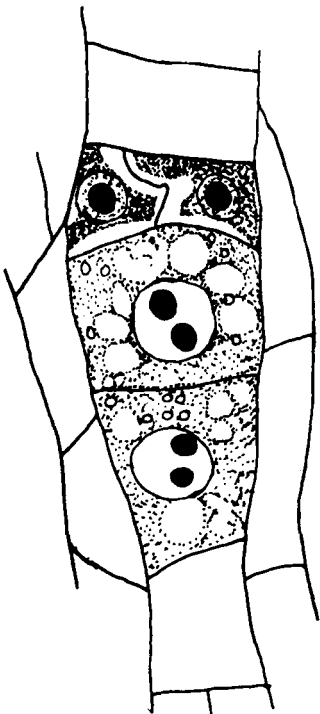
36-1



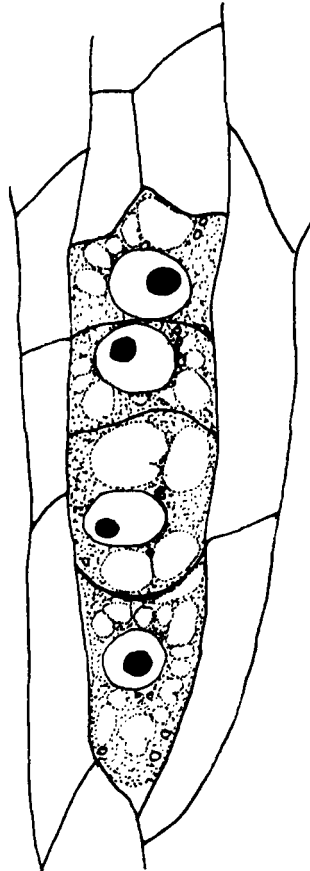
36-2



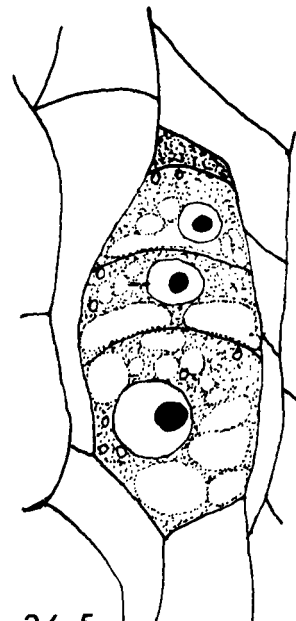
36-6



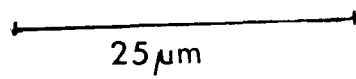
36-3



36-4

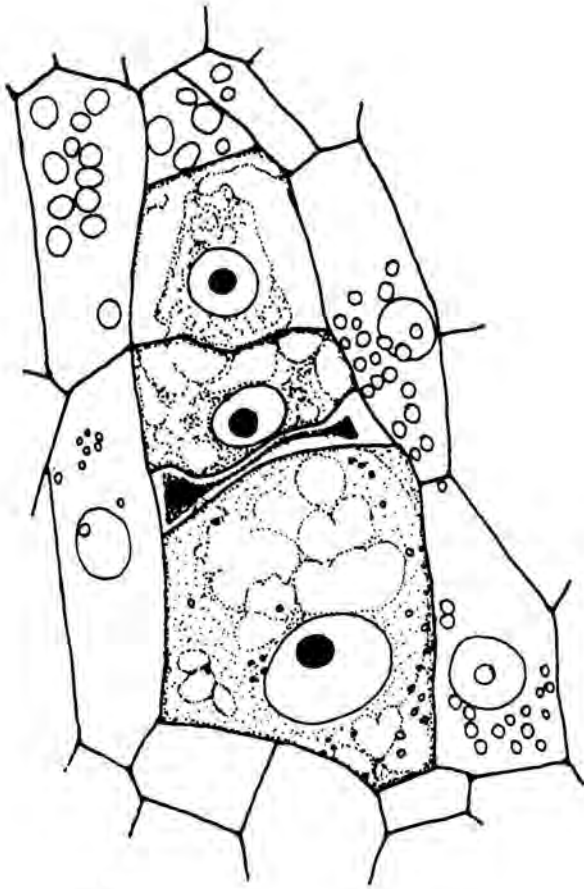


36-5

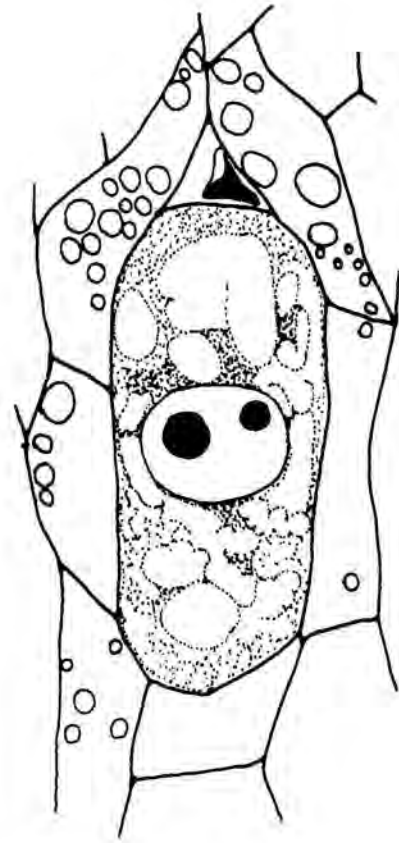


25 μm

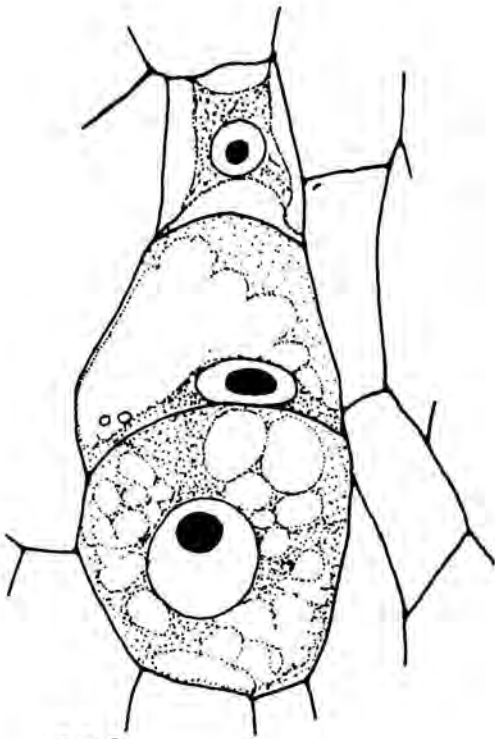
Figuur 37. Makrosporogenese by *Bersama transvaalensis*: 37.1, liniêre makrospoortetradе met disintegrerende sustersel van funksionerende makrospoor; 37.2, diade-selle na eerste meiotiese deling met disintegrerende boonste diade-sel; 37.3, liniêrgerangskikte “makrospore”; 37.4, funksionerende chalasale makrospoor en disintegrerende makrospoor en diade-sel.



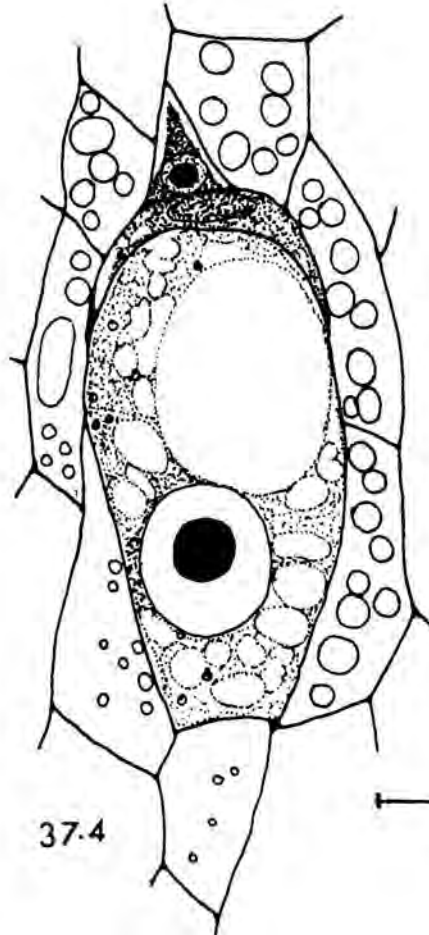
37.1



37.2



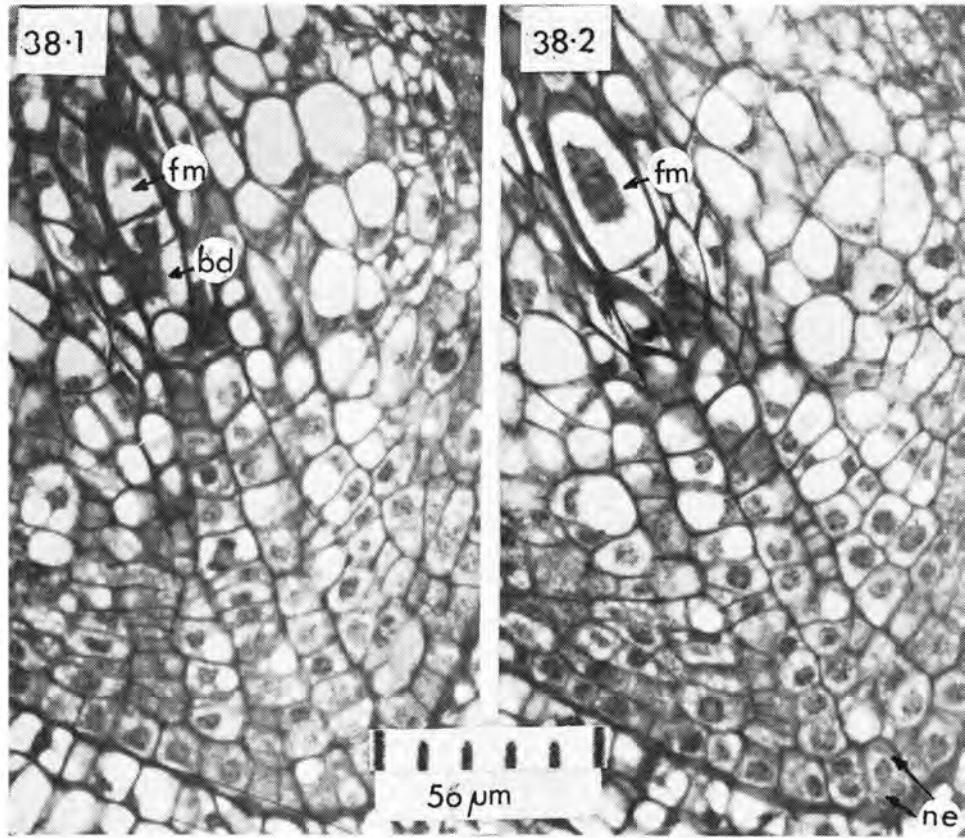
37.3



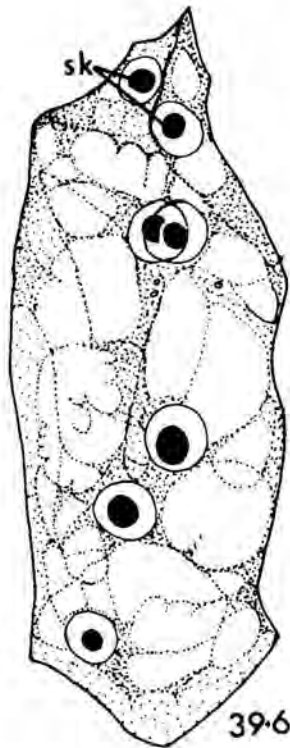
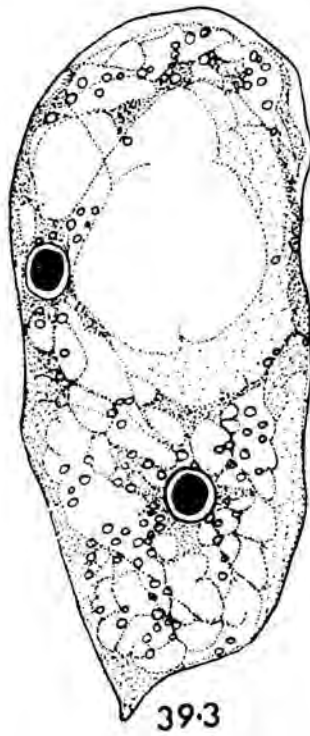
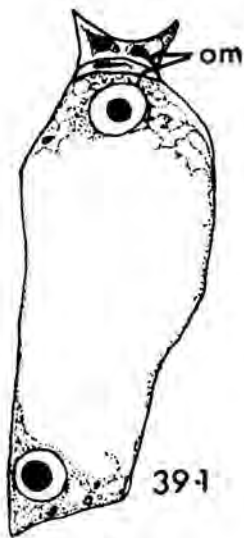
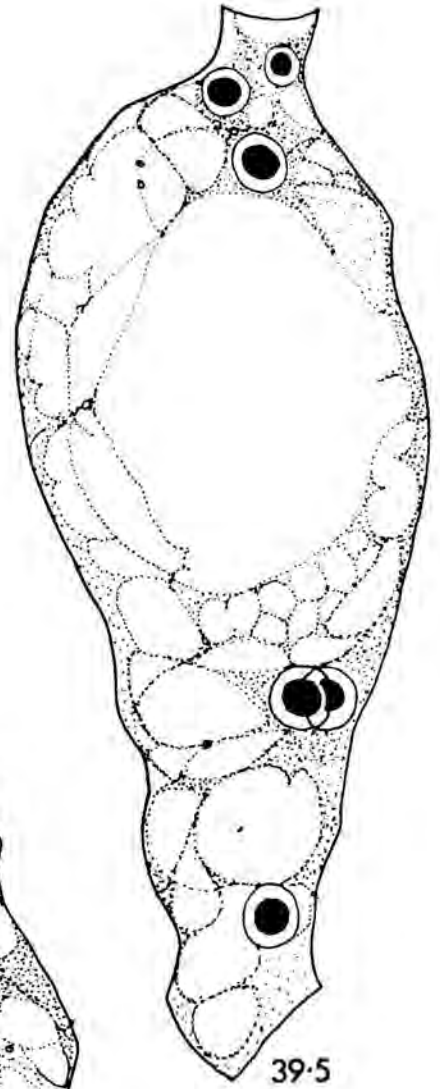
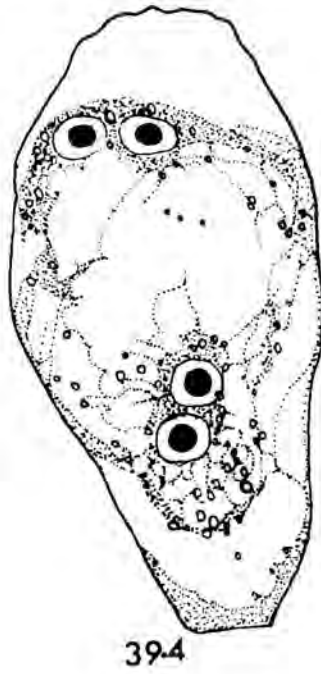
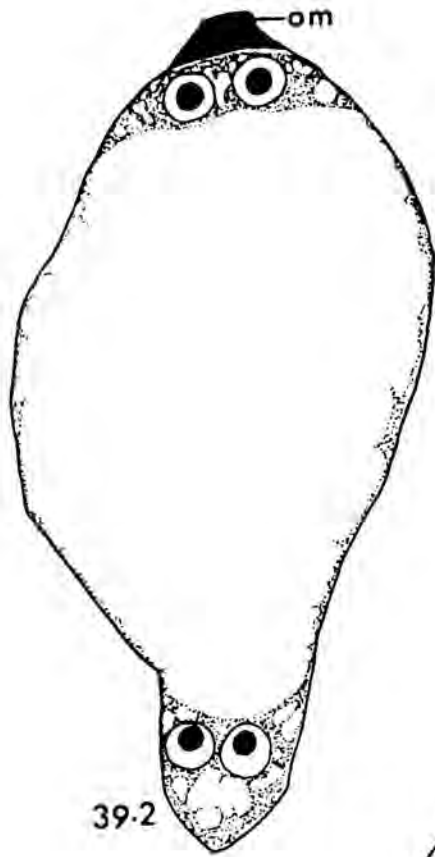
37.4

25 μ m

Figuur 38. Opeenvolgende lengtedeursneë van 'n gedeelte van die saadknop van *Melianthus major* om meiose te illustreer (Preparaat 5/9/2,6): 38.1, boonste diade-sel wat die tweede meiotiese deling ondergaan; 38.2, vergrotende funksionerende chalasale makrospoor. bd, boonste diade-sel; fm, funksionerende makrospoor; ne, nusellus-epidermisselle.

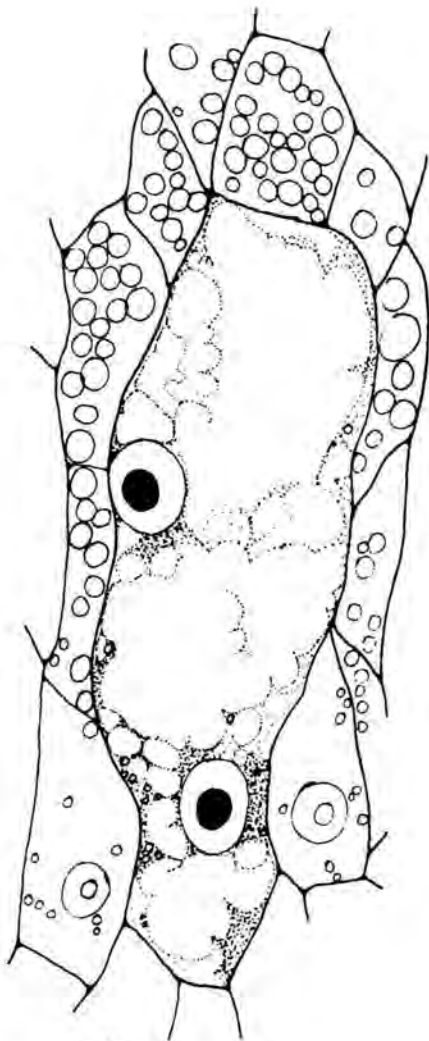


Figuur 39. Makrogametogenese by *Greyia sutherlandii* (fige. 39.1 en 39.2) en *Melianthus major* (fige. 39.3–39.6): 39.1, tweekernige embriosak en verdrukte makrospoor-oorblyfsels; 39.2, vierkernige embriosak en verdrukte makrospoor-oorblyfsels; 39.3, tweekernige embriosak; 39.4, vierkernige embriosak; 39.5, seskernige embriosak; 39.6, sewekernige embriosak waarin selwande reeds rondom die sinergiedkerne ontwikkel. om, oorblyfsels van mikropilêre makrospore; sk, sinergiedkerne.



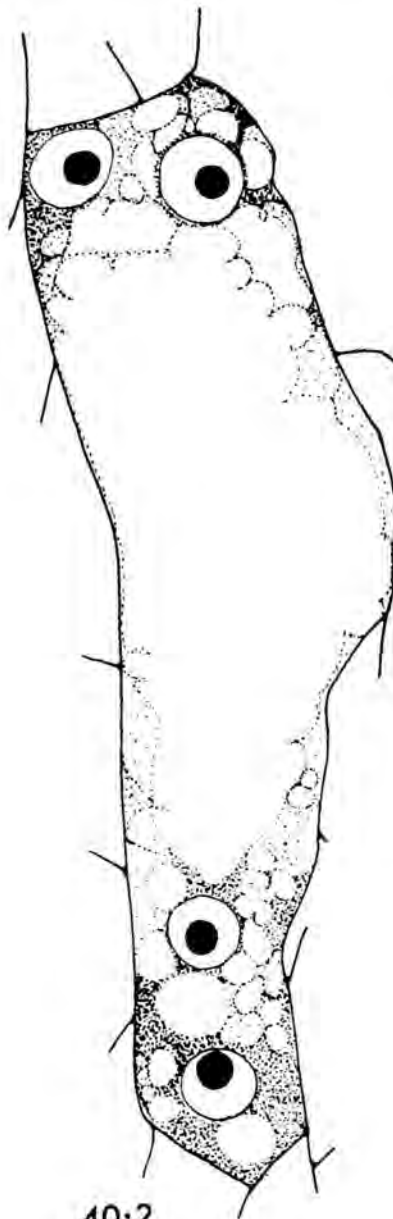
25 μ m

Figuur 40. Makrogametogenese by *Bersama transvaalensis*: 40.1, tweekernige embriosak; 40.2, vierkernige embriosak; 40.3, agtkernige embriosak.

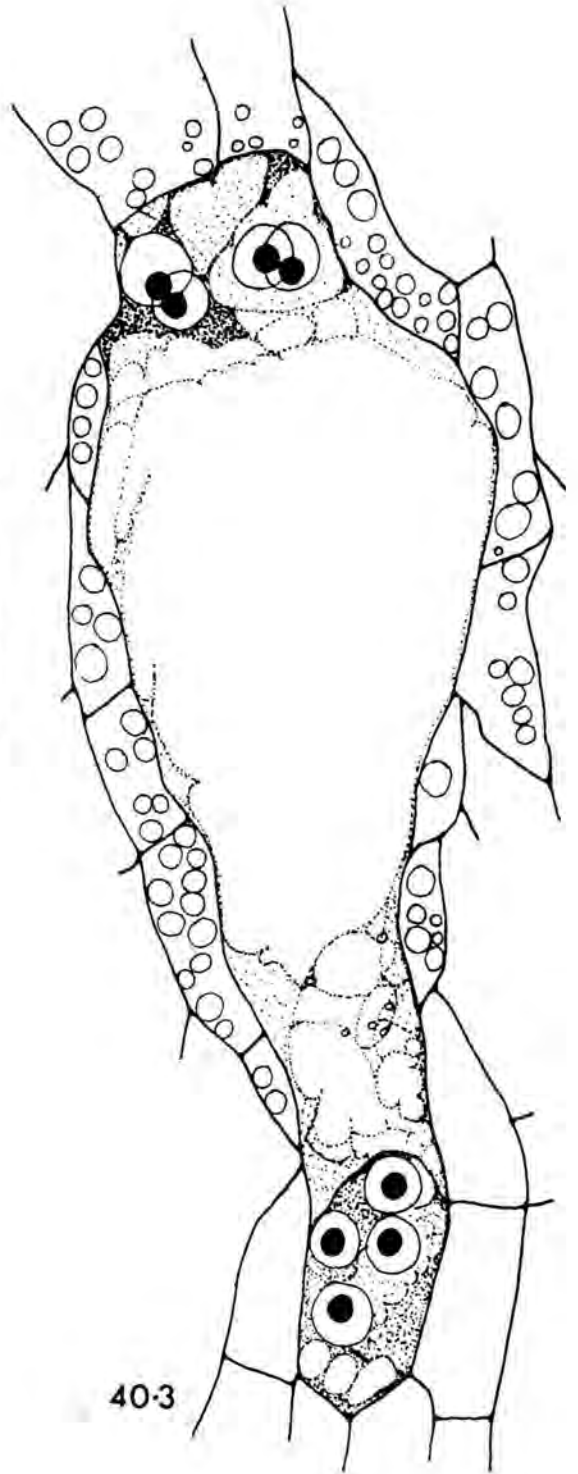


40-1

25 μ m

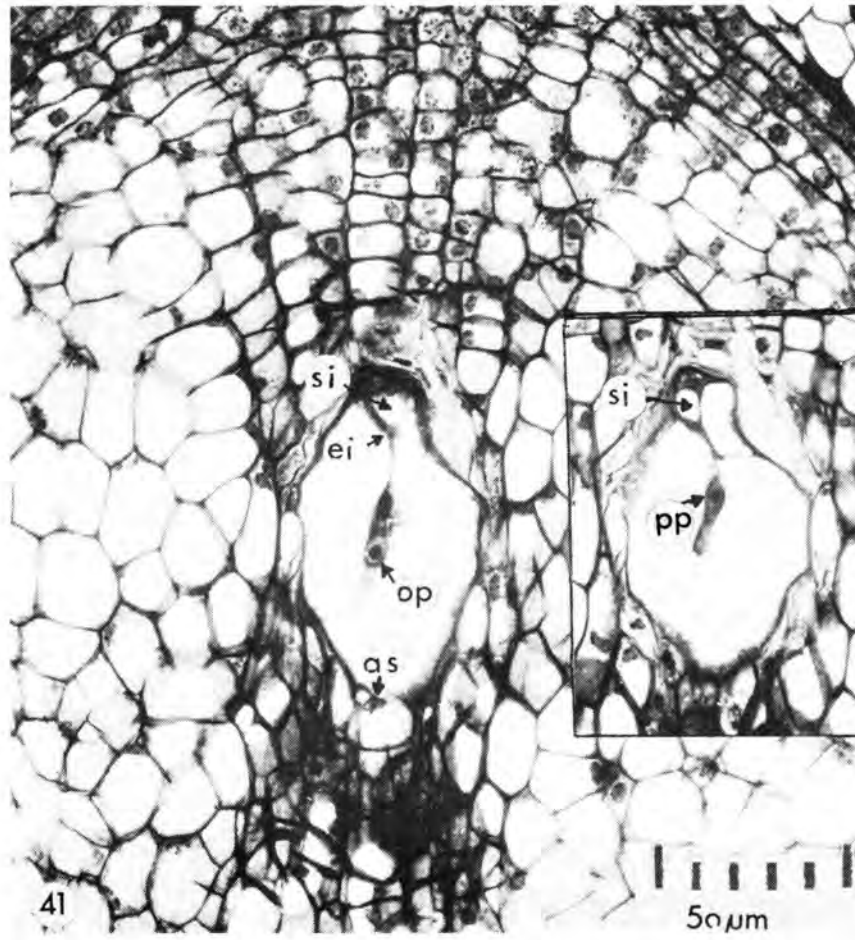


40-2

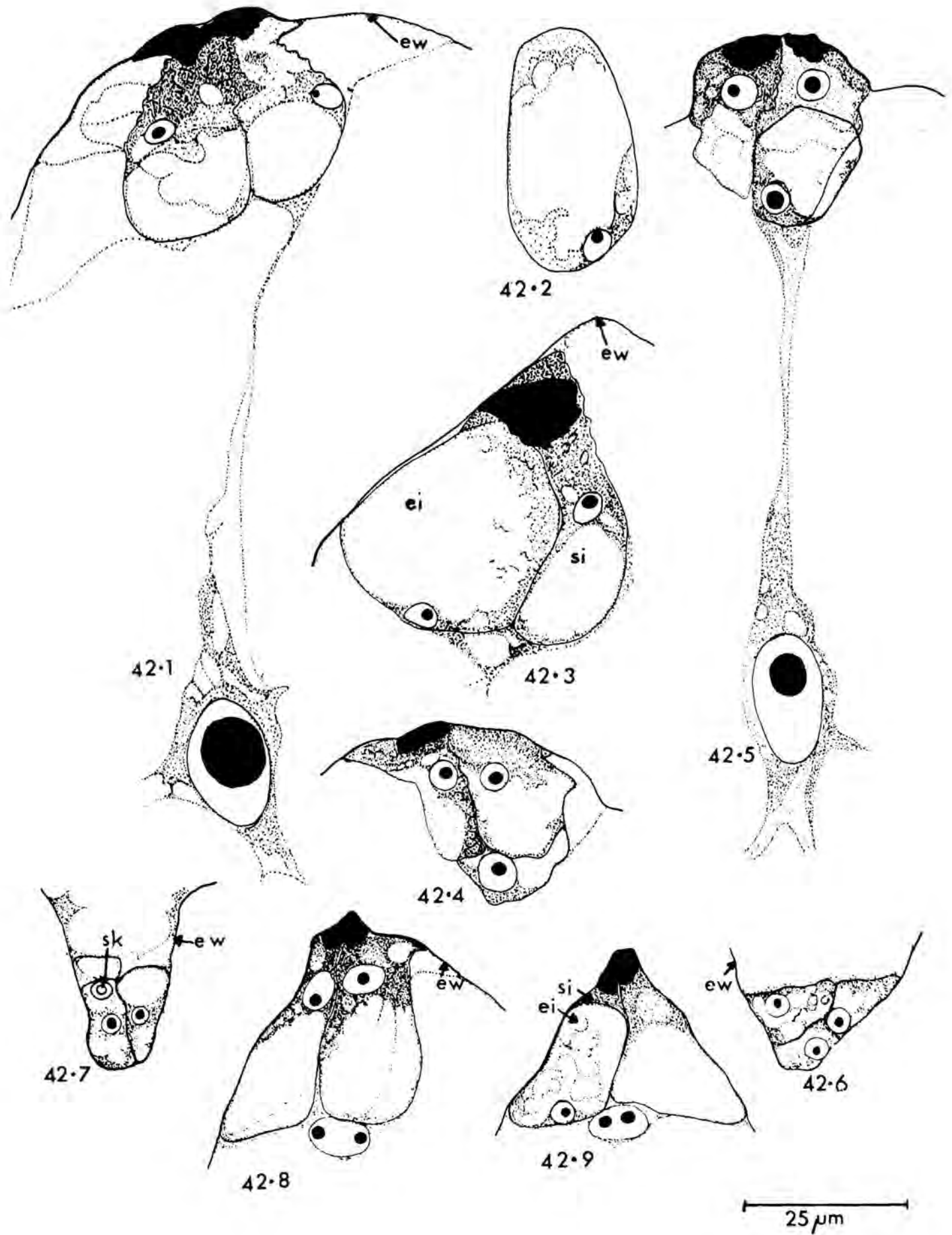


40-3

Figuur 41. Lengtedeursnee deur 'n jong embriosak van *Melianthus major* om die inhoud te toon (Preparaat 5/9/1₁13). as, antipodale sel; ei, eierselkern; op, onderste poolkern; si, sinergied.
Inlasfoto: Opeenvolgende lengtesnee wat die tweede sinergied en boonste poolkern toon. pp, boonste poolkern, si, sinergied.

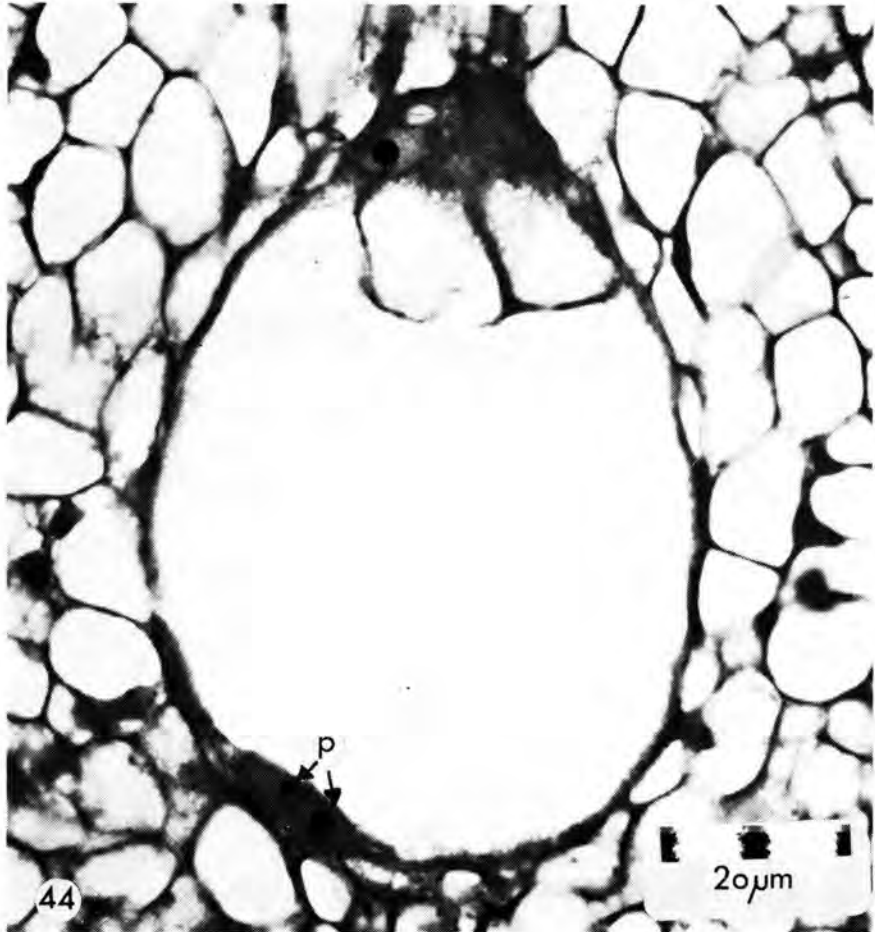
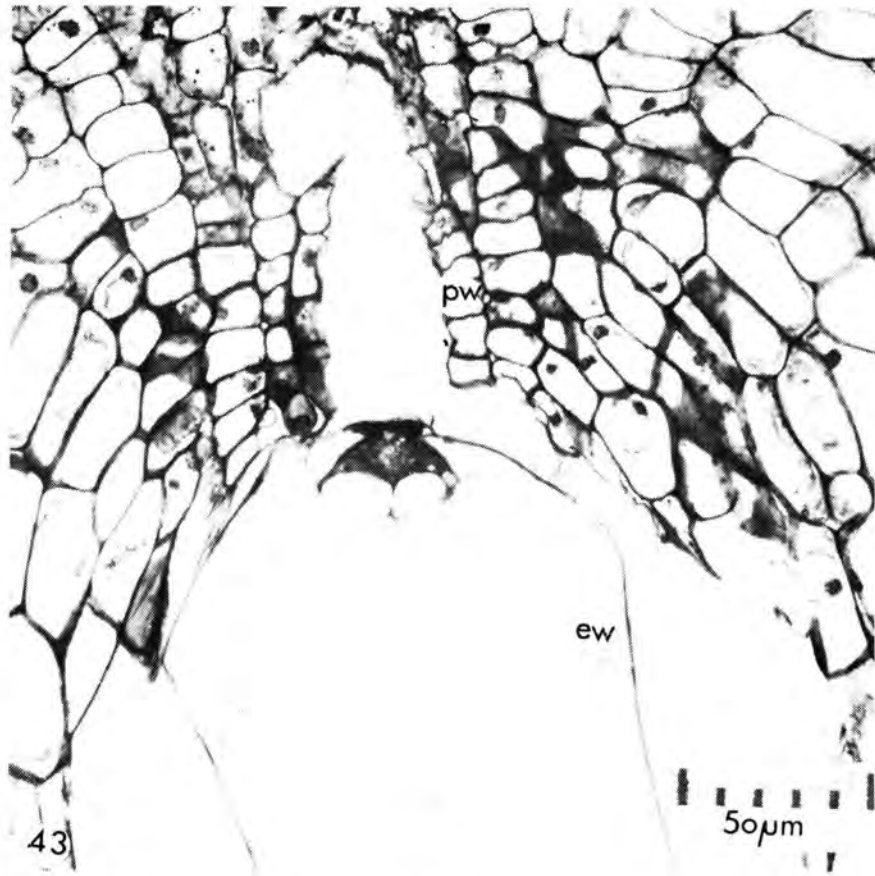


Figuur 42. Embriosak-elemente soos gesien in lengtedeursneë van volwasse saadknoppe van *Melianthus major* (fige. 42.1–42.3), *Bersama transvaalensis* (fige. 42.4–42.6) en *Greyia sutherlandii* (fige. 42.7–42.9): 42.1, sinergiede en hipertropiese sekondêre embriosakkern; 42.2, eiersel van dieselfde embriosak as 42.1; 42.3, sinergied en eiersel; 42.4, sinergiede en eiersel; 42.5, sinergiede, eiersel en hipertrofiese sekondêre embriosakkern; 42.6, antipodale selle; 42.7, antipodale selle; 42.8, sinergiede en sekondêre embriosakkern en 42.9, eiersel, sekondêre embriosakkern en gedeeltes van die sinergiede. ei, eiersel; ew, embriosakwand; si, sinergied; sk, kern van derde antipodale sel.

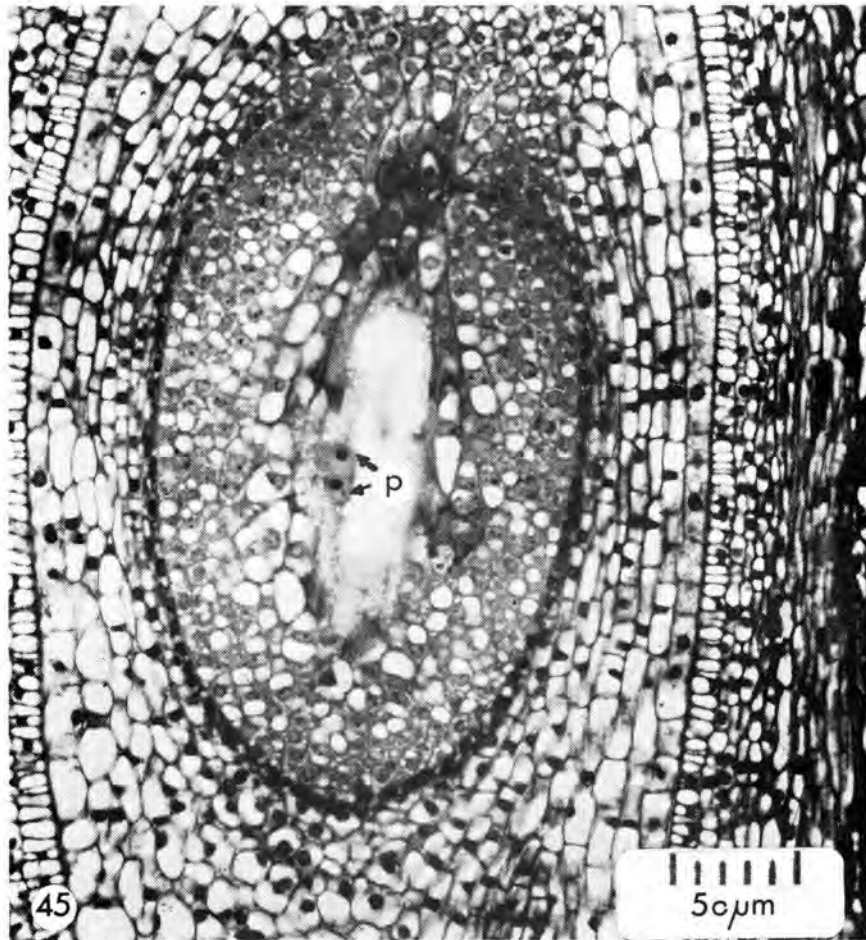


Figuur 43. Lengtedeursnee van 'n gedeelte van die volwasse embriosak van *Melianthus major* (Preparaat 5/9/19/9/1₁2). ew, embriosakwand; pw, pariëtale weefsel.

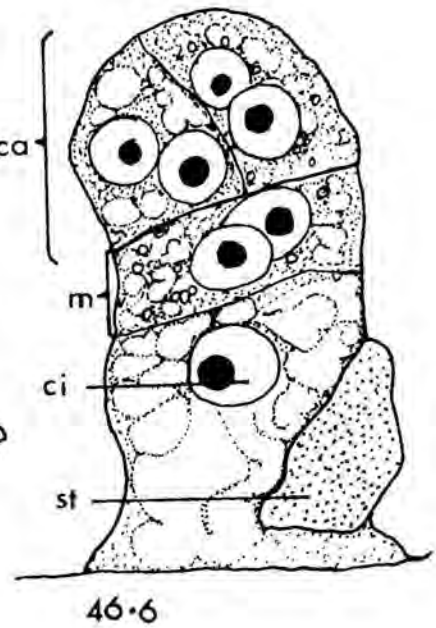
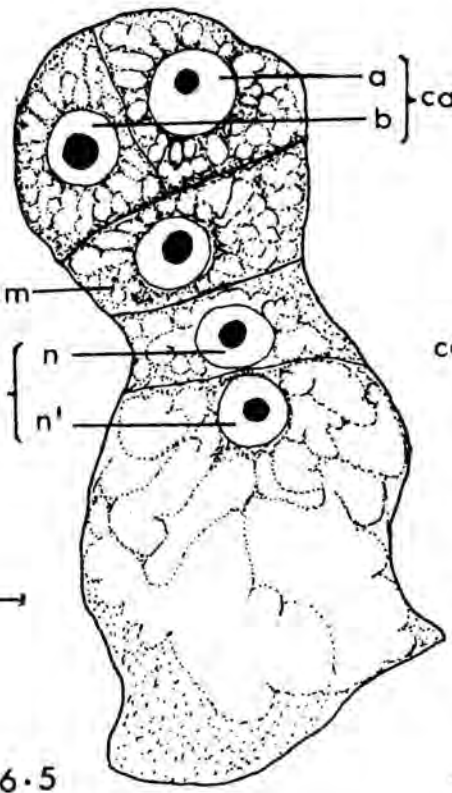
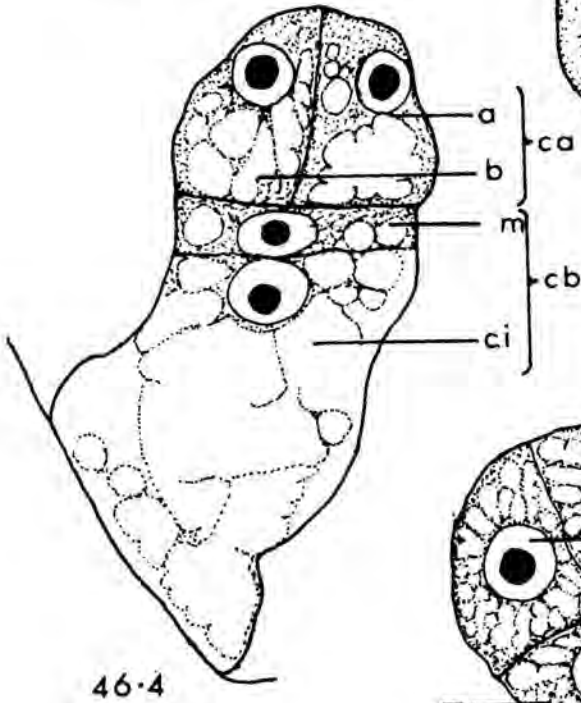
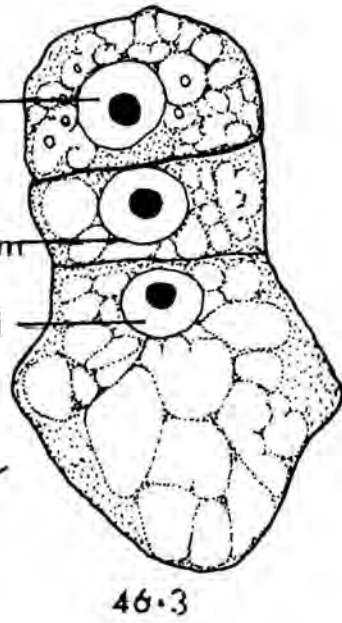
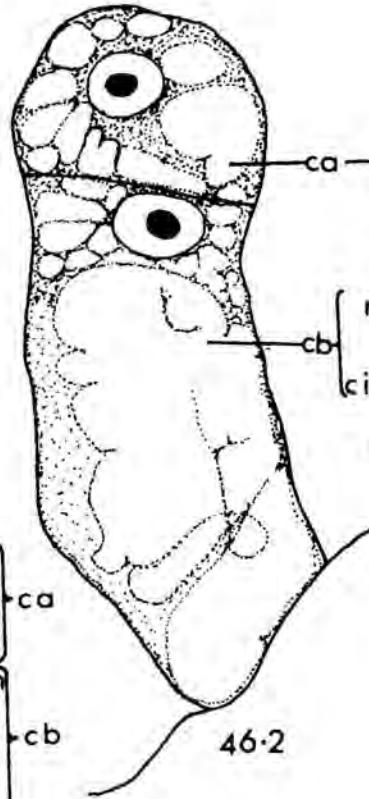
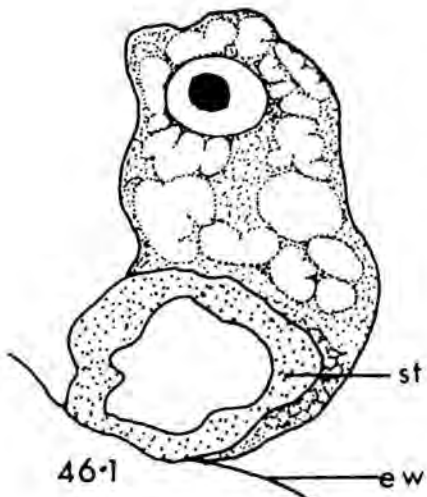
Figuur 44. Lengtedeursnee van 'n gedeelte van die volwasse embriosak van *Greyia sutherlandii* om die sinergiede en onversmelte poolkerne te toon (Preparaat 11/9/73/1₁10). p, poolkerne.



Figuur 45. Lengtedeursnee van 'n volwasse embriosak van *Bersama transvaalensis* om die onversmelte poolkerne te toon. (Preparaat 4/12/53). p, poolkerne.

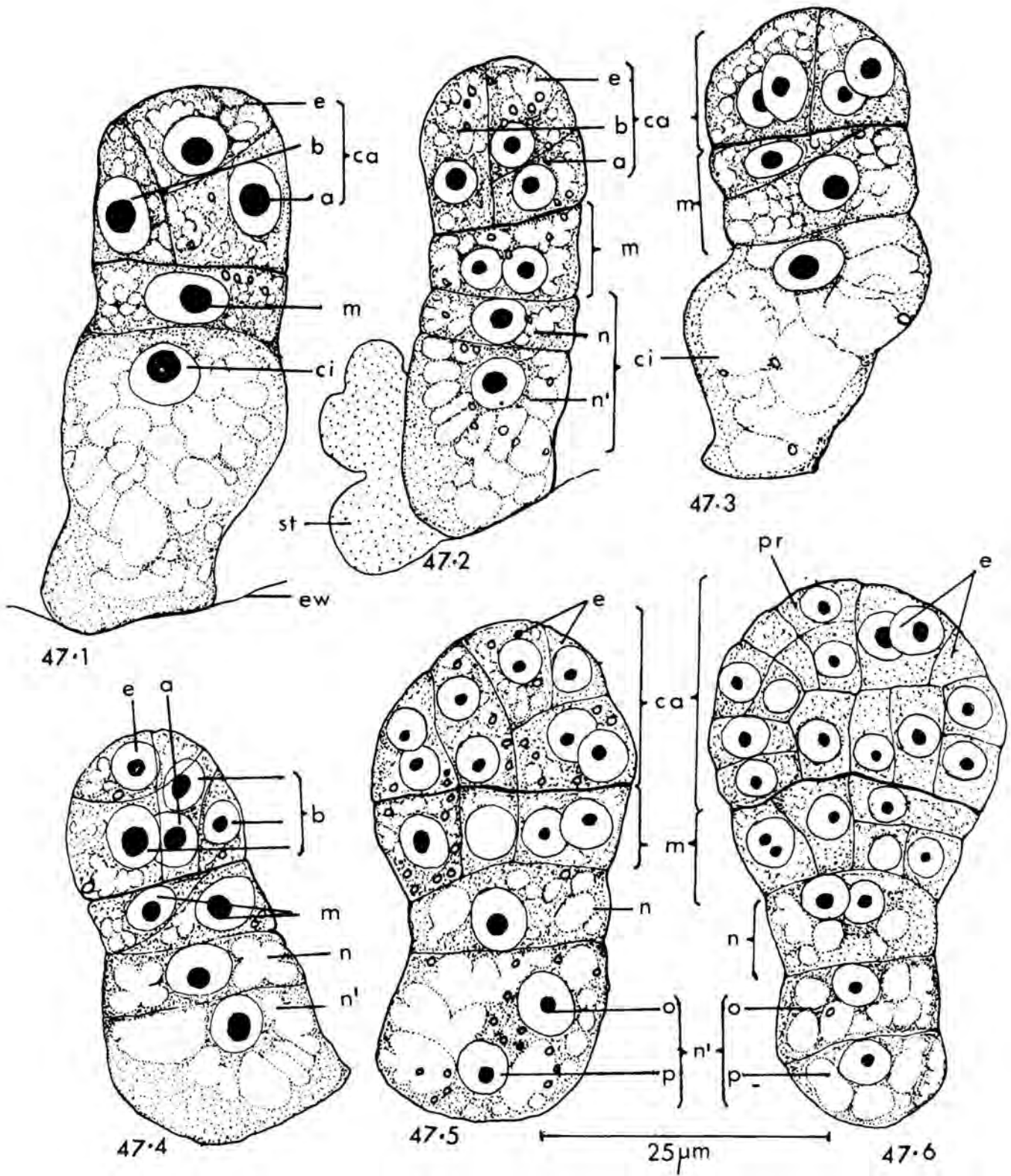


Figuur 46. Mediane lengtesneë deur die ontwikkelende embrio van *Greyia sutherlandii*: 46.1, sigoot; 46.2, tweesellige pro-embrio; 46.3, driesellige pro-embrio; 46.4, T-vormige tetraede; 46.5, vyfsellige pro-embrio met bo-opmekaarliggende dogterselle van ci; 46.6, sewe-sellige pro-embrio met langsmekaarliggende dogterselle van m. a, dogtersel van terminale sel; b, dogtersel van terminale sel; ca, terminale sel; cb, basale sel; ci, onderste dogtersel van basale sel; ew, embriosakwand; m, boonste dogtersel van basale sel; n, boonste dogtersel van ci; n', onderste dogtersel van ci; st, stuifmeelbuis.

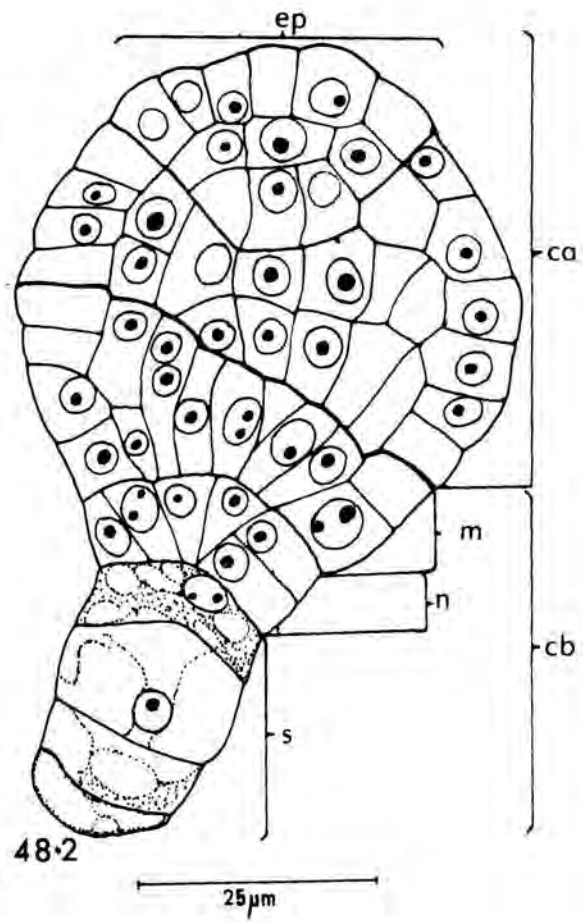
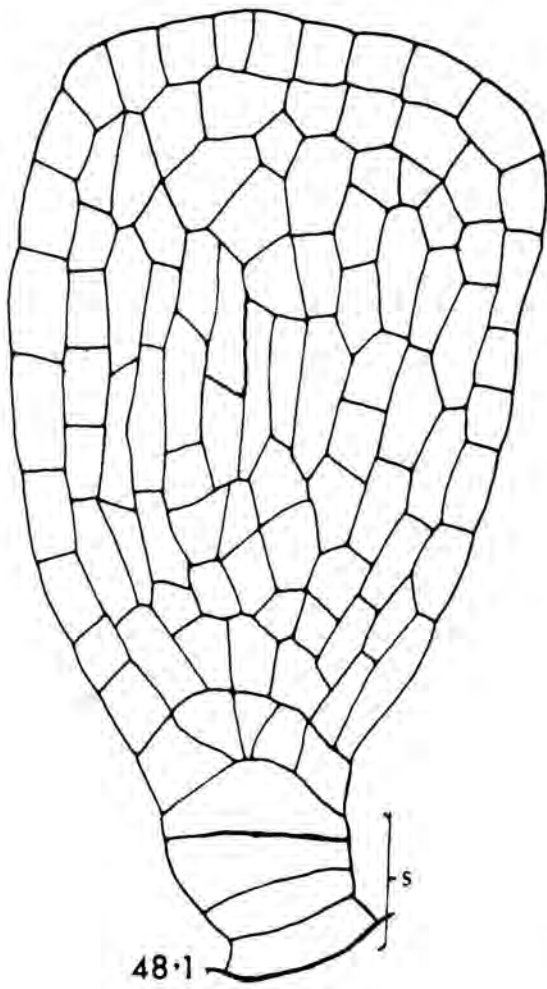


25µm

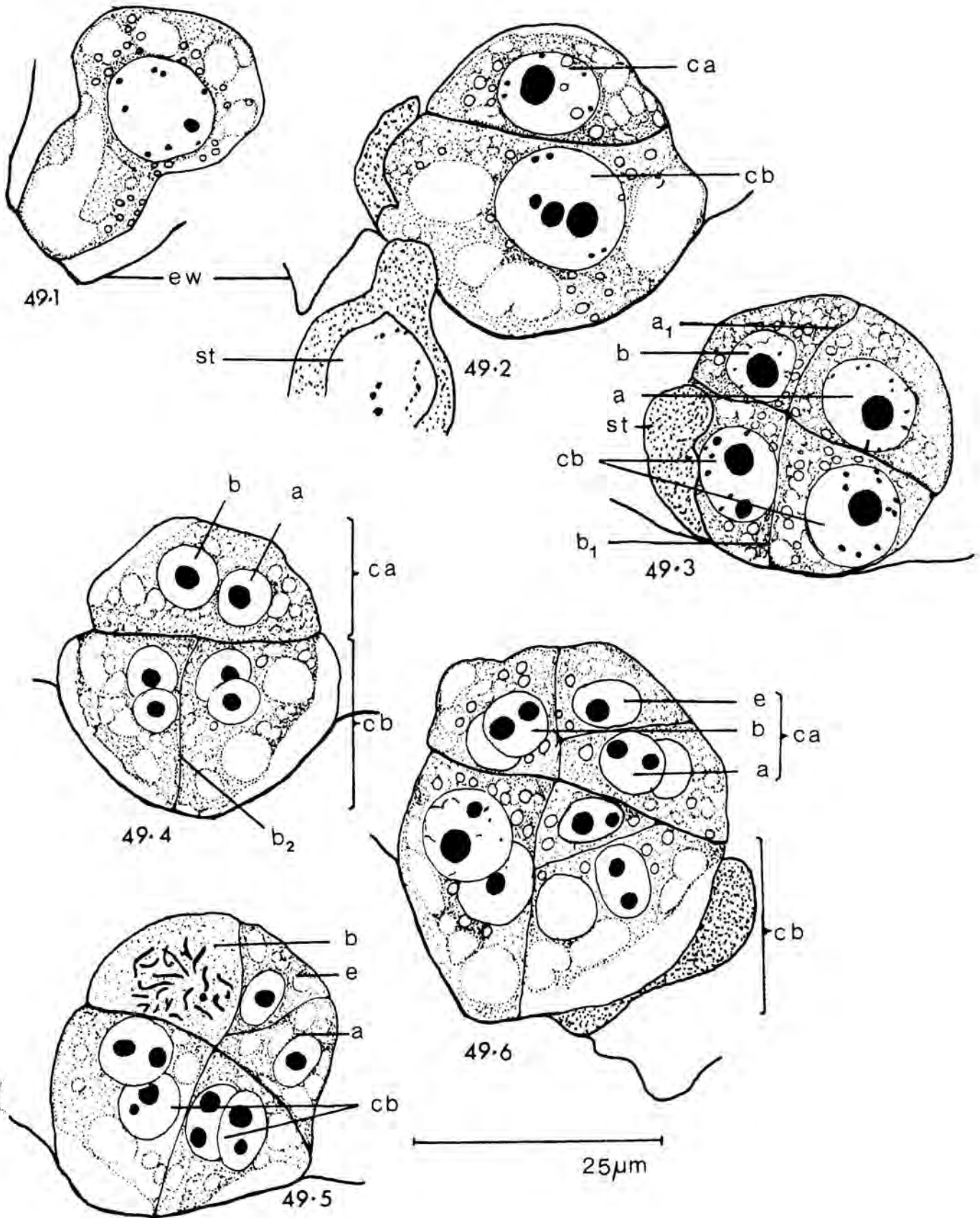
Figuur 47. Mediane lengtesneë deur die ontwikkelende embrio van *Greyia sutherlandii*: 47.1, vyfsellige pro-embrio met epifise-inisiaalsel; 47.2, sewe-sellige pro-embrio met epifise-inisiaalsel, langsmekaarliggende dogterselle van m en bo-opmekaarliggende dogterselle van ci; 47.3, pro-embrio na 'n skuins dwarsdeling van m; 47.4, pro-embrio na die vorming van die derde selgenerasie; 47.5, pro-embrio tydens die vorming van die vierde selgenerasie; 47.6, embrio met ses basiese sellae. a, sustersel van epifise-inisiaalsel; b, dogtersel van terminale sel; ca, terminale sel; ci, onderste dogtersel van basale sel; e, epifise-inisiaalsel; ew, embriosakwand; m, boonste dogtersel van basale sel; n, boonste dogtersel van ci; n', onderste dogtersel van ci; o en p, dogterselle van n'; pr, protodermis; st, stuifmeelbuis.



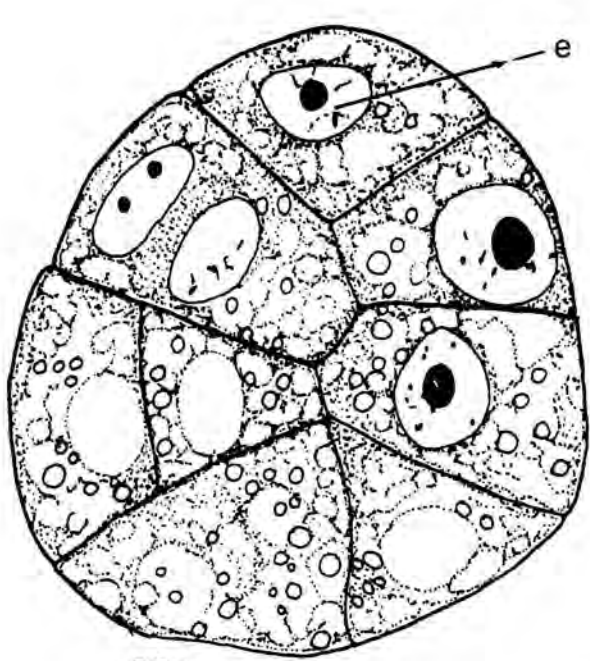
Figuur 48. Mediane lengtesneë deur ouer embryo's van *Greyia sutherlandii*: 48.1, embryo met viersellige suspensor gevorm uit onderste dogtersel van ci; 48.2, embryo voor saadlob-aanleg. ca, terminale sel; cb, basale sel; ep, epifise; m, boonste dogtersel van basale sel; n, boonste dogtersel van ci; s, suspensor.



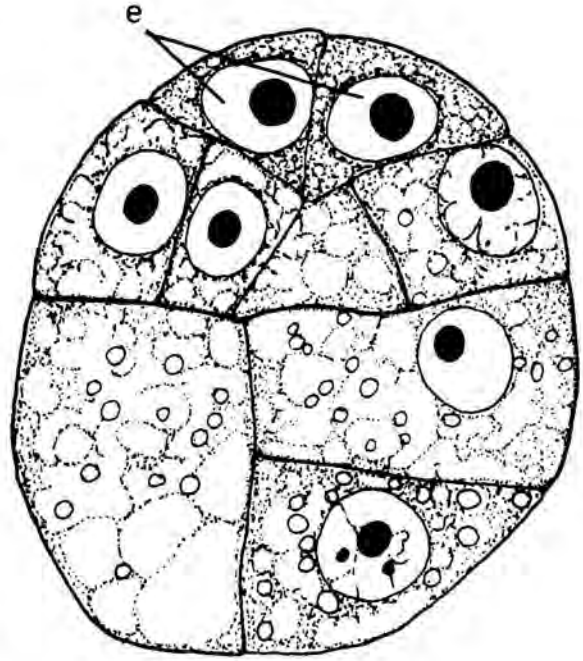
Figuur 49. Mediane lengtedeursneë deur die ontwikkelende embrio van *Melianthus major*: 49.1, sigoot; 49.2, dogterselle van die sigoot; 49.3, globulêre tetrade; 49.4, sessellige pro-embrio; 49.5, ontstaan van die epifise-inisiaalsel gedurende die derde selgenerasie; 49.6, vorming van die vierde selgenerasie. a, dogtersel van terminale sel; a_1 , eerste lengtewand in terminale sellaa; b, dogtersel van terminale sel; b_1 , eerste lengtewand in basale sellaa; b_2 , tweede lengtewand in basale sellaa; ca, terminale sel; cb, basale sel; e, epifise-inisiaalsel; ew, embriosakwand; st, stuifmeelbuis.



Figuur 50. Mediane lengtedeursneë deur die ontwikkelende embrio van *Melianthus major*: fige. 50.1 en 50.2, opeenvolgende lengtedeursneë van die embrio om die derivate van die epifise-inisiaalsel te toon; 50.3, ouer embrio voor die aanleg van die saadlobbe om die afwesigheid van die suspensor te toon; fig. 50.4, abnormale embrio. ca, derivate van die terminale sel; cb, derivate van die basale sel; e, derivate van die epifise-inisiaalsel.

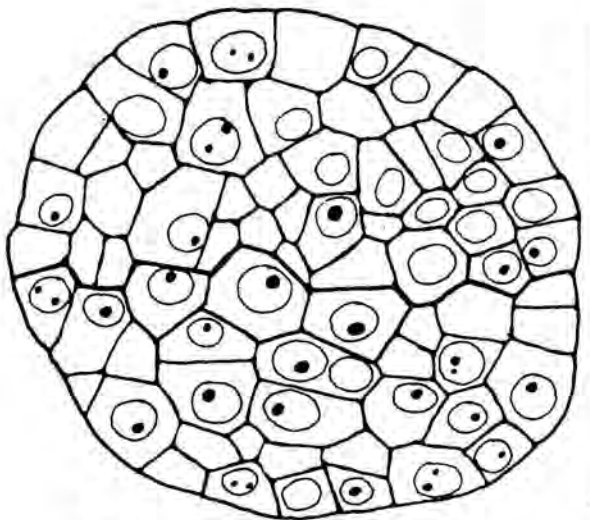


50.1



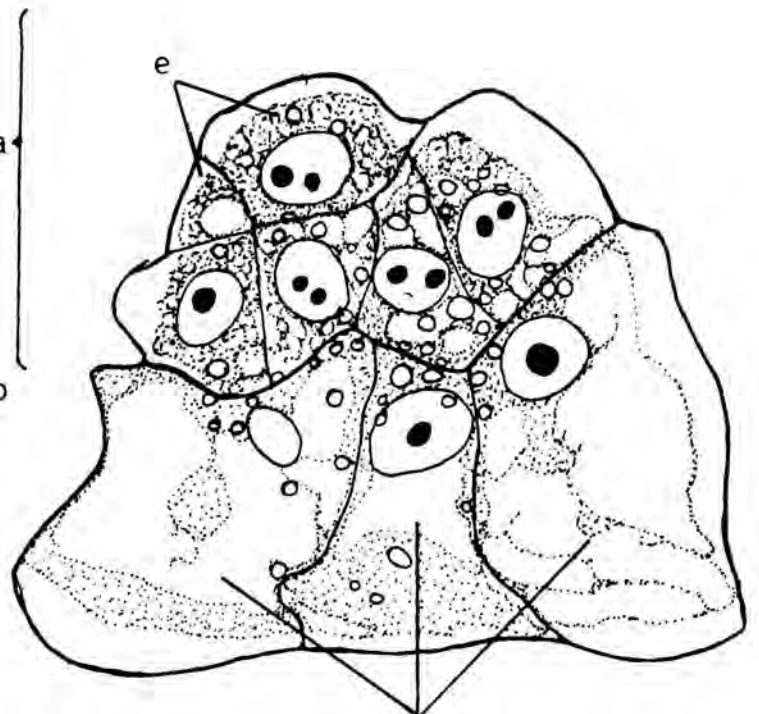
50.2

25µm



50.3

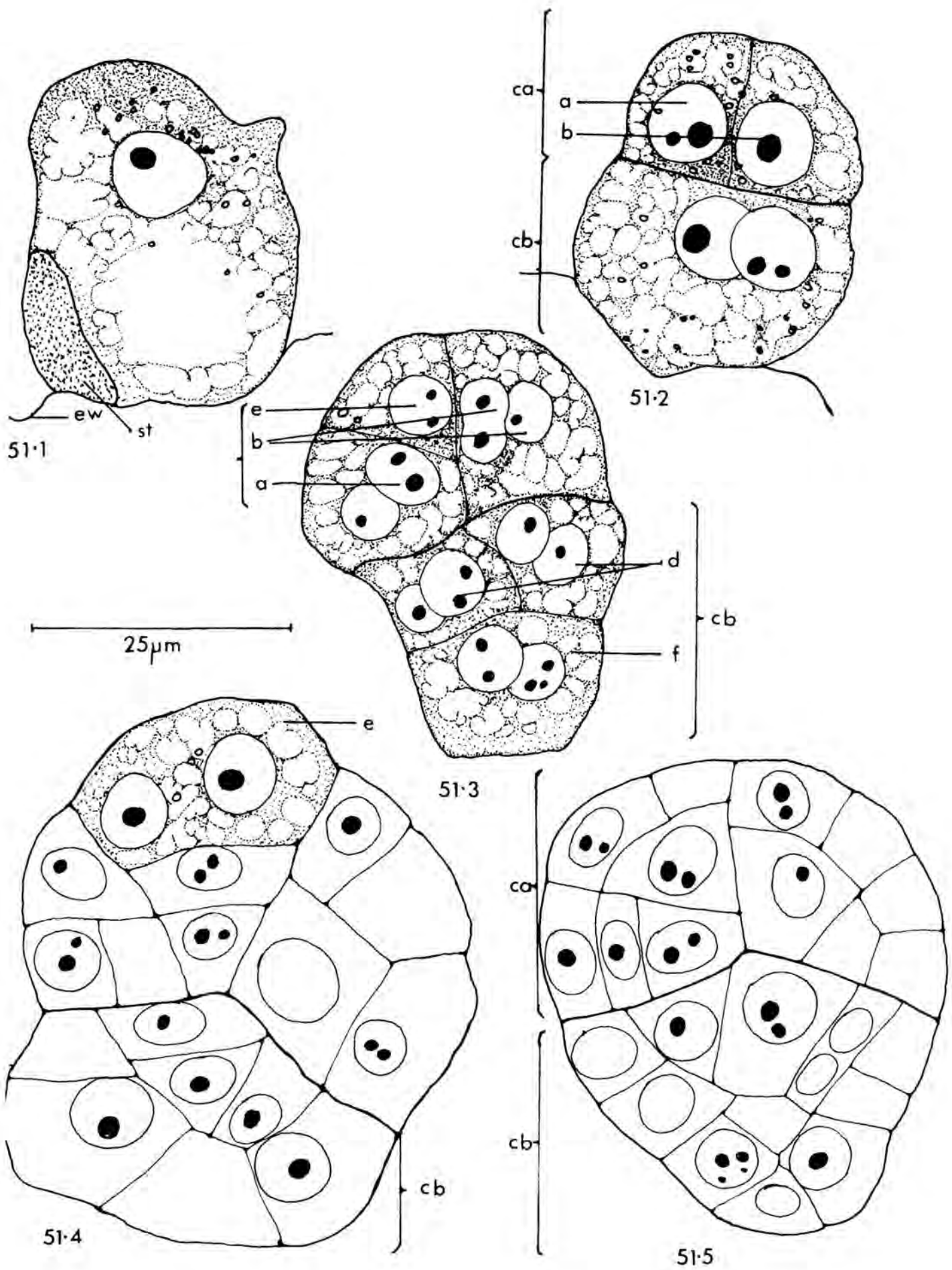
200µm



50.4

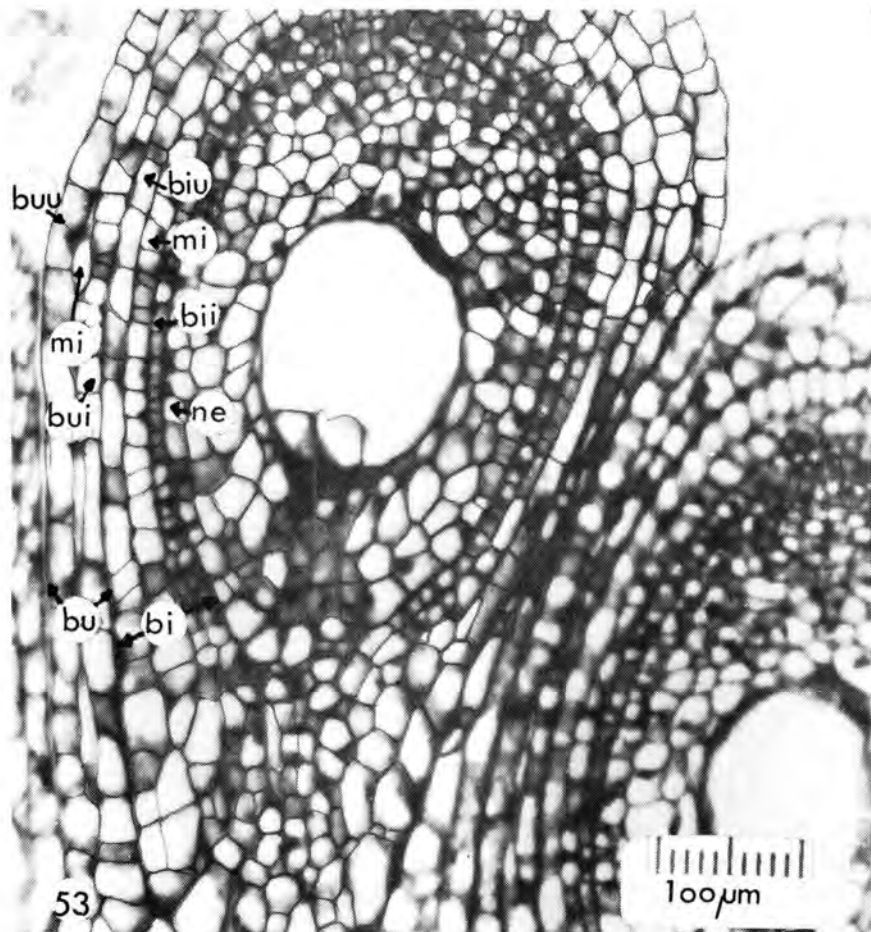
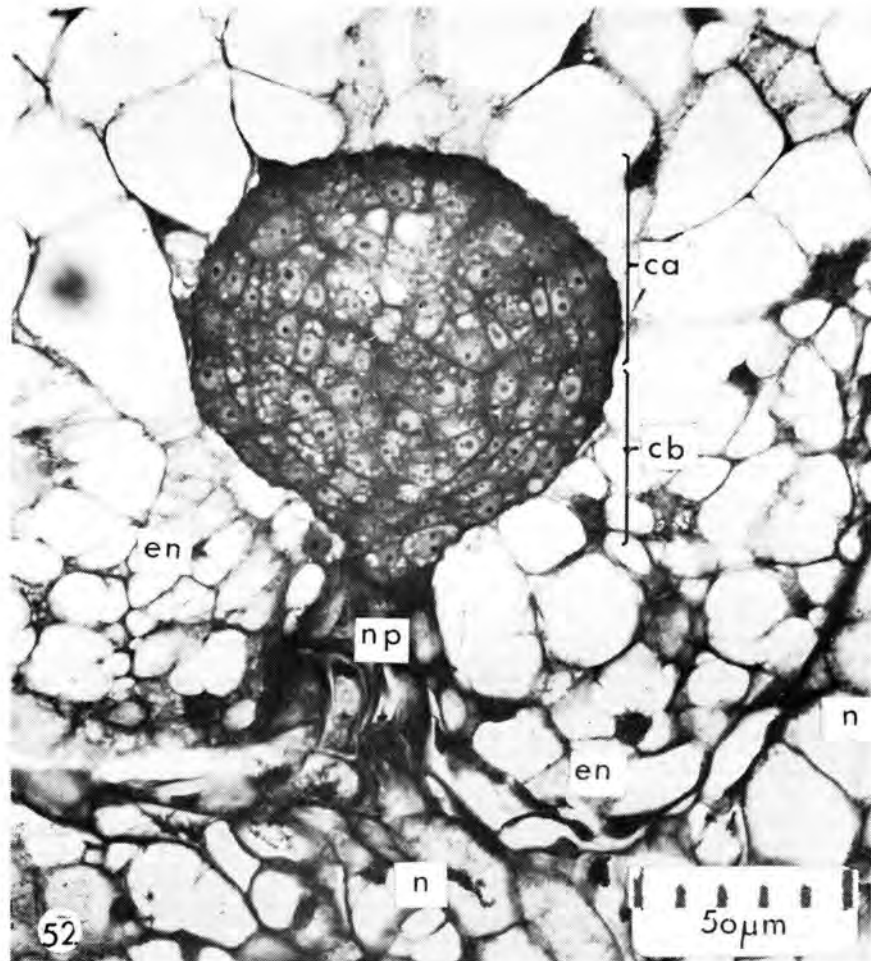
25µm

Figuur 51. Mediane lengtedeursneë deur die ontwikkelende embrio van *Bersama transvaalensis*: 51.1, sigoot; 51.2, globulêre tetraede met selle tetrahedries gerangskik; 51.3, pro-embrio tydens die vorming van die vierde selgenerasie; 51.4 en 51.5, ouer, suspensorlose embrio's. a, en b, dogterselle van die terminale sel; ca, terminale sel; cb, basale sel; d, boonste sellaag gevorm deur dwarsdeling van cb; e, epifise-inisiaalsel; f, onderste sellaag gevorm deur dwarsdeling van cb; ew, embriosakwand; st, stuifmeelbuis.



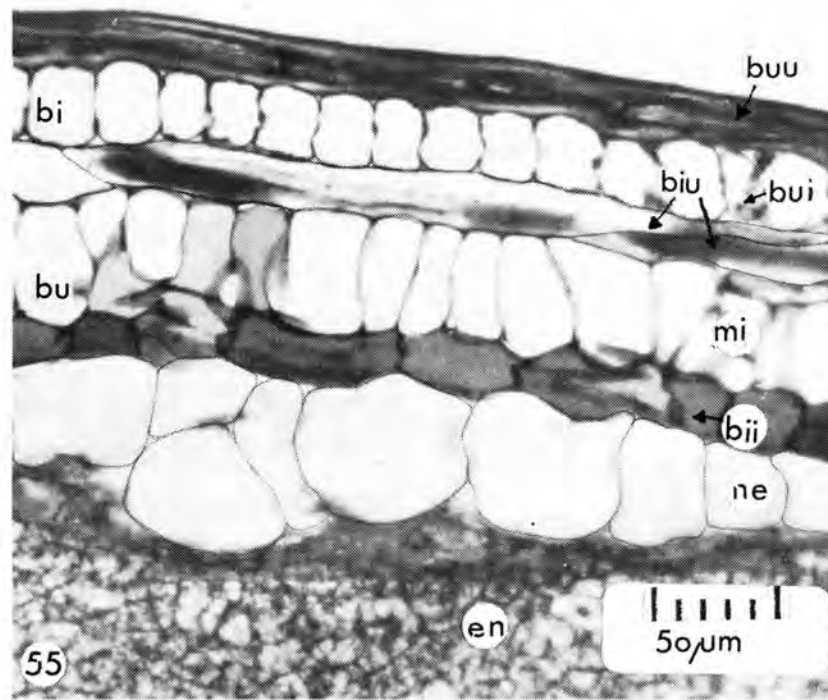
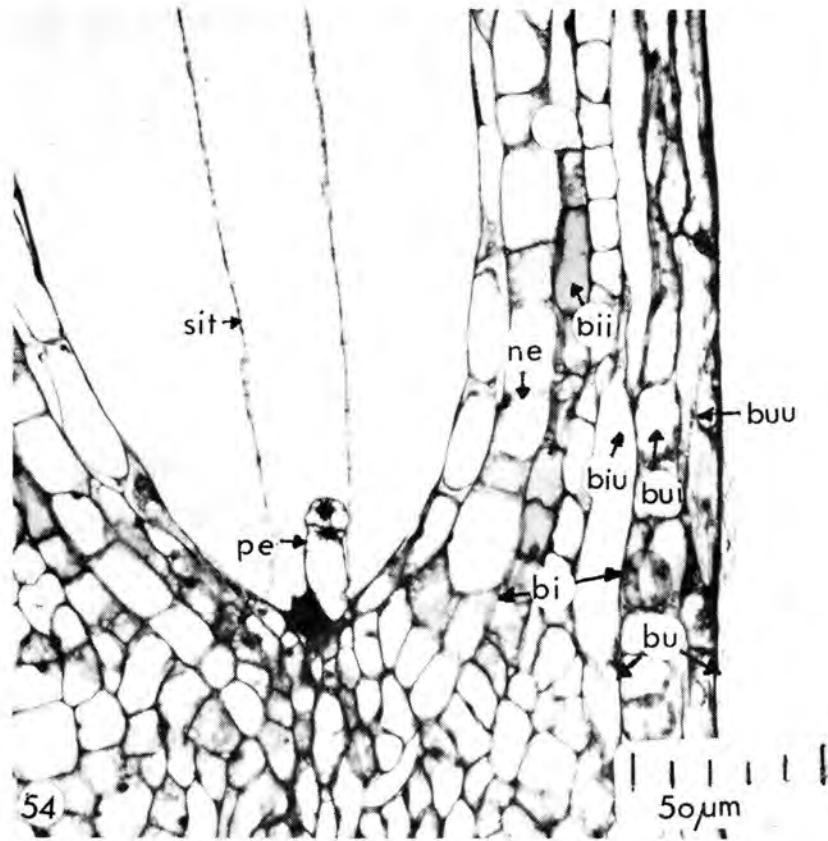
Figuur 52. Mediane lengtedeursnee deur 'n ouer embrio van *Bersama transvaalensis* om die omringende endospermweefsel en die nusellussuiltjie te toon (Preparaat 13/12/1₈ 2). ca, derivate van terminale sel; cb, derivate van basale sel; en endosperm; n, nusellusweefsel; np, nusellussuiltjie.

Figuur 53. Lengtedeursnee van 'n volwasse saadknop van *Greyia sutherlandii* om die integumentlae te toon (Preparaat 11/9/73/1₁ 10). bi, binne-epidermis van binne-epidermis; bu, binne-epidermis van buite-epidermis; bii, binne-epidermis van binne-epidermis; biu, binne-epidermis van buite-epidermis; buu, buite-epidermis van buite-epidermis; mi, middellaag; ne, nusellus-epidermis.



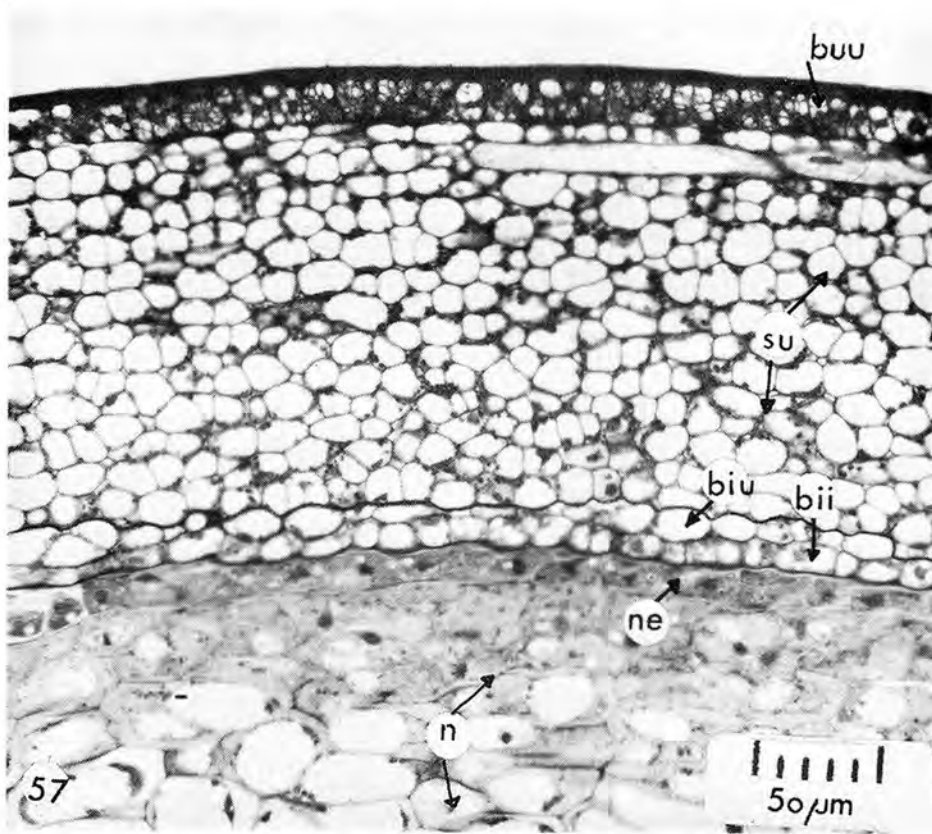
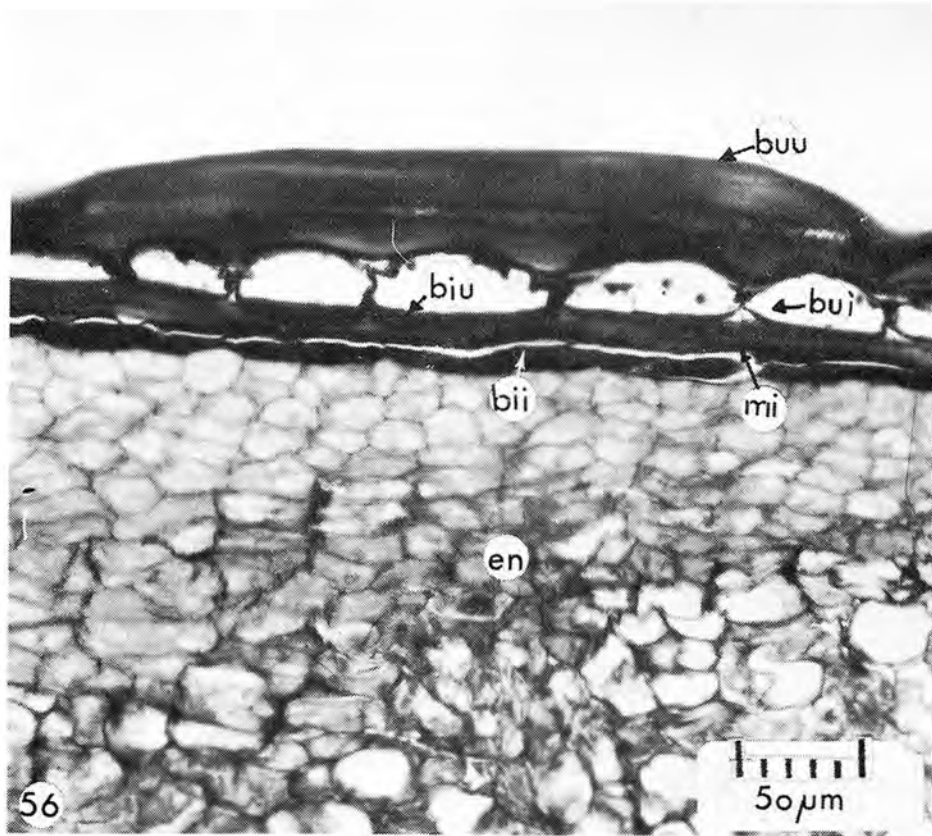
Figuur 54. Lengtedeursnee van 'n gedeelte van die jong saad van *Greyia sutherlandii* om die aanvangstadië van embrio- en saadhuid-ontwikkeling te toon (Preparaat 14/9/3/10/1₃ 2). bi, binneste integument, bii, binne-epidermis van binneste integument; biu, buite-epidermis van binneste integument; bu, buitenste integument; bui, binne-epidermis van buitenste integument; buu, buite-epidermis van buitenste integument; ne, nusellus-epidermis; pe, tweesellige pro-embrio; sit, sitoplasmalaag.

Figuur 55. Lengtesnee deur 'n gedeelte van die ontwikkelende saad van *Greyia sutherlandii* om die saadhuid, die nusellus-epidermis en die endospermweefsel te toon (Preparaat 14/9/1₁₄ 1). bi, binneste integument; bii, binne-epidermis van binneste integument; biu, buite-epidermis van binneste integument; bu, buitenste integument; bui, binne-epidermis van buitenste integument; buu, buite-epidermis van buitenste integument; en, endospermweefsel, mi, middellaag; ne, nusellus-epidermis.



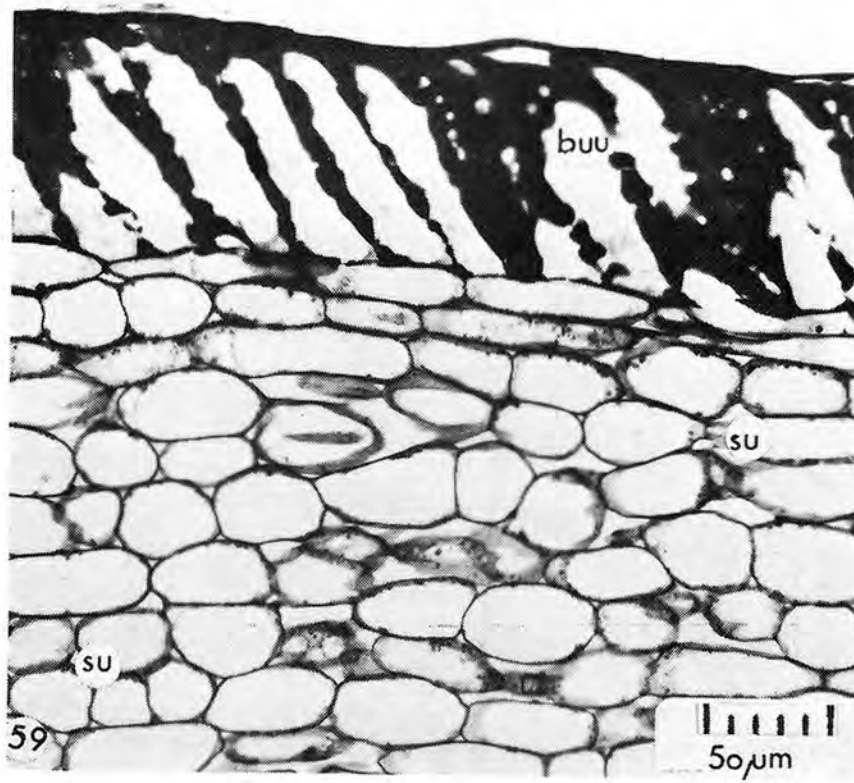
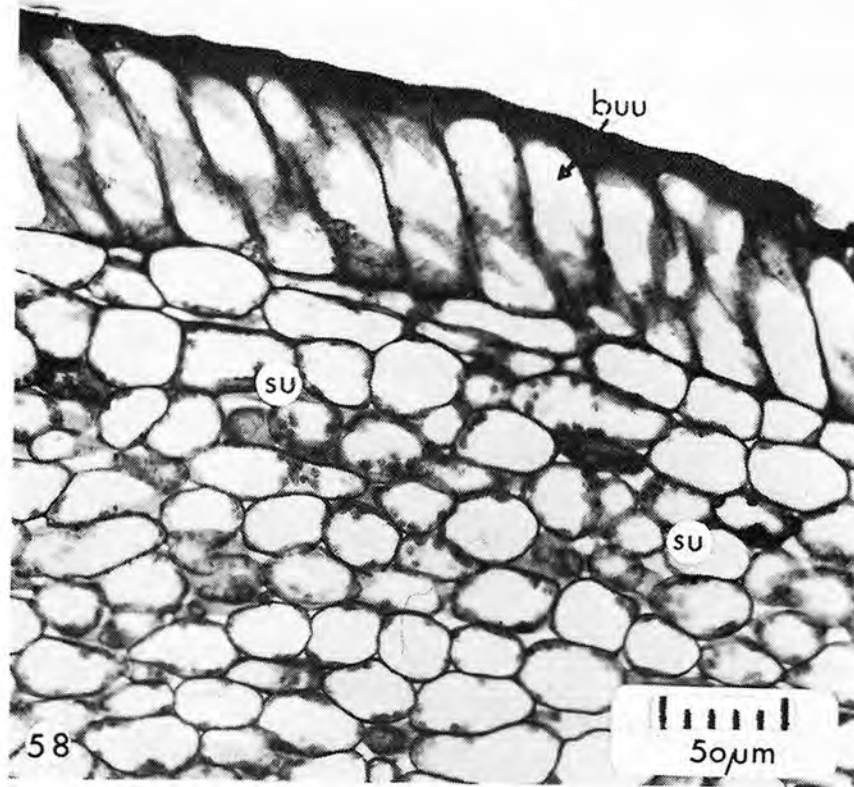
Figuur 56. Lengtedeursnee deur 'n gedeelte van die volwasse saadhuid en endospermweefsel van *Greyia sutherlandii* (Preparaat 11/9/17 1). bii, binne-epidermis van binneste integument; biu, buite-epidermis van binneste integument; bui, binne-epidermis van buitenste integument; buu, buite-epidermis van buitenste integument; en, endospermweefsel; mi, middellaag.

Figuur 57. Lengtedeursnee van die jong saad van *Melianthus major* om die saadhuid en oorgeblewe nusellusweefsel te toon (Preparaat 30/10/58 2). bii, binne-epidermis van binneste integument; biu, buite-epidermis van binneste integument; buu, buite-epidermis van buitenste integument; n, nusellusweefsel; ne, nusellus-epidermis; su, subepidermale selle.



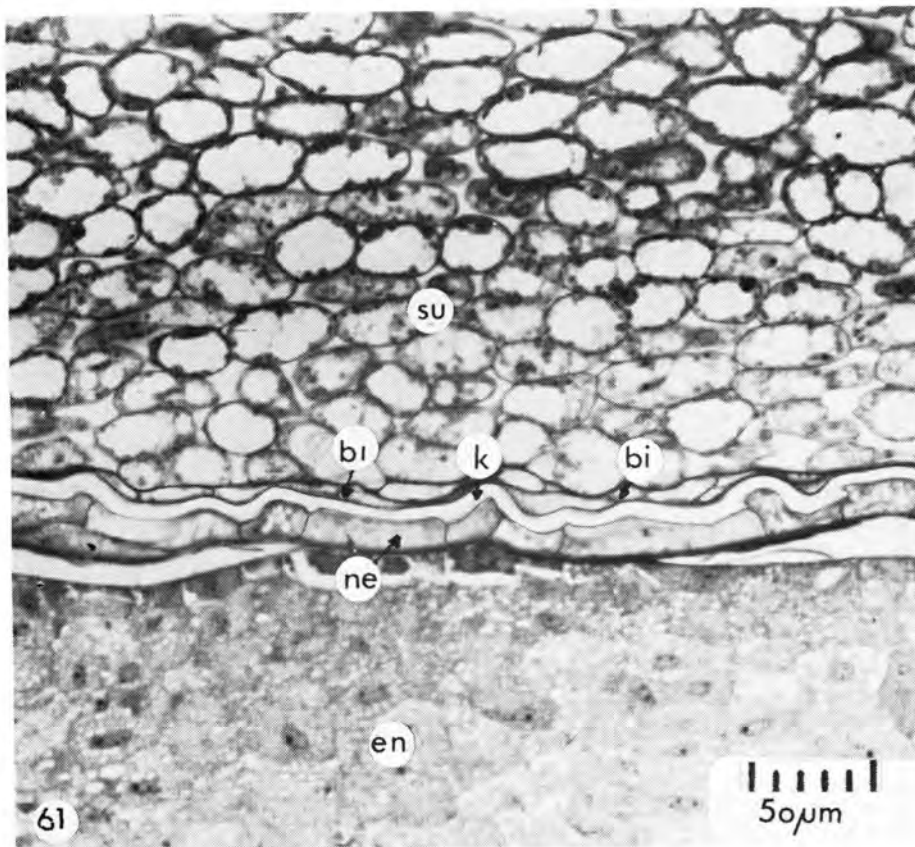
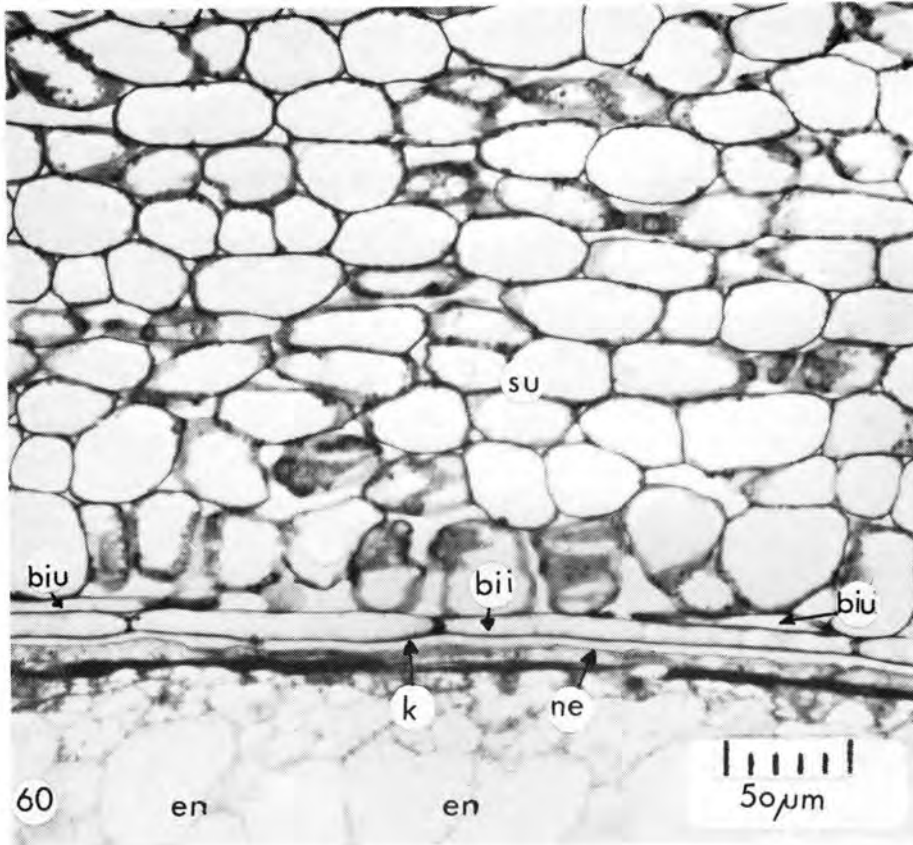
Figuur 58. 'n Gedeelte van die ontwikkelende saadhuid van *Melianthus major* soos gesien in 'n lengte-deursnee van die saad (Preparaat 30/10/8₆ 2). buu, buite-epidermis van buitenste integument; su, subepidermale selle.

Figuur 59. 'n Gedeelte van die ouer saadhuid van *Melianthus major* soos gesien in 'n lengte-deursnee van die saad (Preparaat 30/10/1₂ 2): buu, buite-epidermis van buitenste integument; su, subepidermale selle.



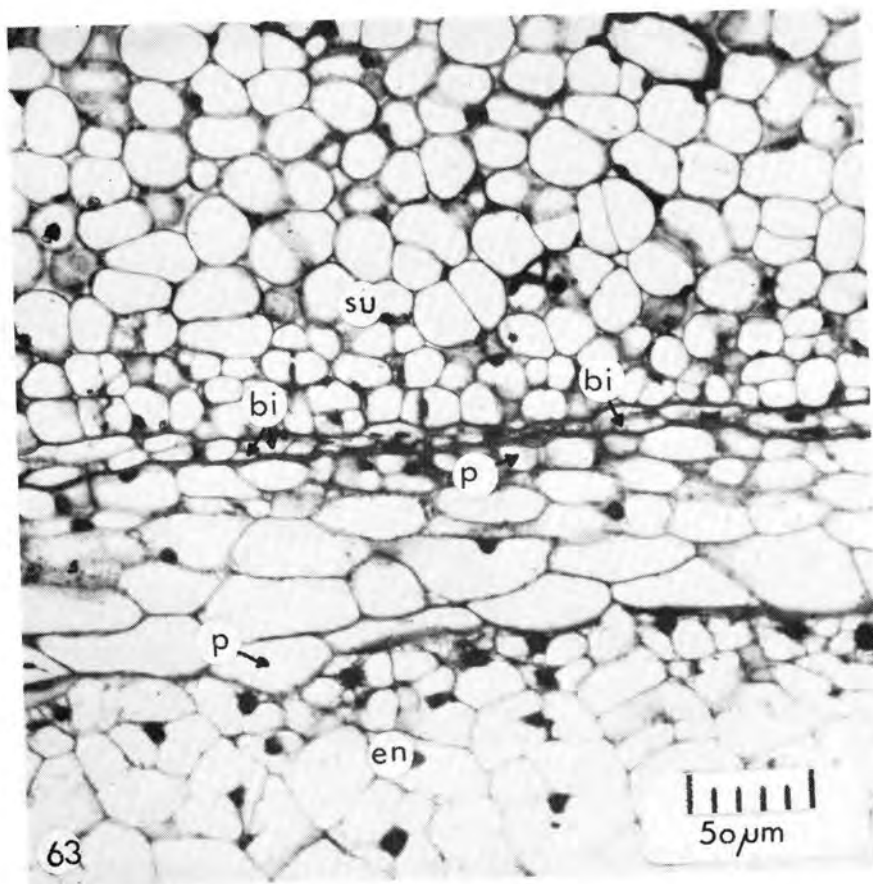
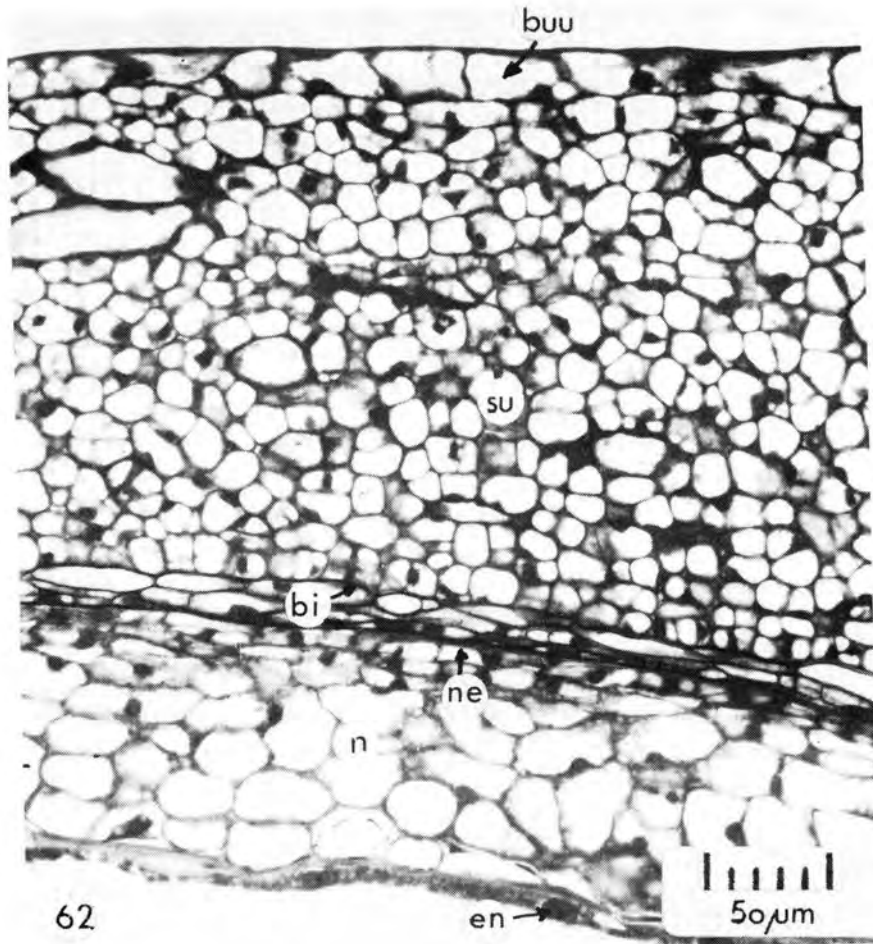
Figuur 60. Lengtedeursnee van die binne-epidermis van die binne-epidermis van dieselfde saadhuid as fig. 59 om die verdwynende buite-epidermis van die binne-epidermis, die nusellus-epidermis en die endospermweefsel te toon. bii, binne-epidermis van die binne-epidermis; biu, buite-epidermis van die binne-epidermis; en, endospermweefsel; k, kutikulalaag; ne, nusellus-epidermis; su, subepidermale selle van buite-epidermis.

Figuur 61. Lengtedeursnee van die binne-epidermis van die volwasse saadhuid van *Melanthus major* om die verdwynende binne-epidermis, die verdikte binne-epidermis kutikulalaag, die nusellus-epidermis en die endospermweefsel te toon (Preparaat 30/10/5₁₆4). bi, binne-epidermis; en, endosperm, k, kutikulalaag; ne, nusellus-epidermis; su, subepidermale lae van die buite-epidermis.



Figuur 62. Lengtedeursnee deur 'n gedeelte van die jong saadhuid, die oorgeblewe nusellusweefsel en ontwikkelde nukleêre endospermweefsel van *Bersama transvaalensis* (Preparaat 13/2/1₂4). bi, binneeste integument; buu, buite-epidermis van buiteeste integument; n, nusellus; ne, nusellus-epidermis; su, subepidermale selle van buiteeste integument.

Figuur 63. 'n Gedeelte van die saadhuid, perisperm en endosperm van die volwasse saad van *Bersama transvaalensis* (Preparaat 13/2/1₂2). bi, binneeste integument; en, endosperm; p, perisperm; su, subepidermale selle van die buiteeste integument.



LITERATUURVERWYSINGS

- ASHLEY, C. en FEDER, N., 1966. Glycol methacrylate in histopathology. *Archs Path.* 81 : 391–397.
- CRÉTÉ, P., 1963. Embryo. In : P. Maheshwari (ed.) *Recent advances in the embryology of Angiosperms*: 171–222. Ranchi, India: Catholic Press.
- DAVIS, G.L., 1966. *Systematic embryology of the Angiosperms*. London: Wiley.
- ENGLER, A. en DIELS, L., 1936. *Syllabus der Pflanzenfamilien*. 11de uitgawe. Berlin: Borntraeger.
- FEDER, N., 1960. Some modifications in conventional techniques of tissue preparation. *J. Histochem. Cytochem.* 8: 309–310.
- FEDER, N. en O'BRIEN, T.P., 1968. Plant microtechnique: Some principles and new methods. *Am. J. Bot.* 55: 123–142.
- GURR, E., 1965. *The rational use of dyes in biology and general staining methods*. London: Leonard Hill.
- HEIMSCH, C., 1942. Comparative anatomy of the secondary xylem in the “Gruinales” and “Terebinthales” of Wettstein with reference to taxonomic grouping. *Lilloa* 8: 84–198.
- HUTCHINSON, J., 1926. *Families of flowering plants. 1. Dicotyledons*. London: MacMillan Book Co.
- JOHANSEN, D.A., 1950. *Plant embryology, embryogeny of the Spermatophyta*. Waltham, U.S.A.: Chronica Botanica Co.
- KUSHALANI, I., 1962. Floral morphology and embryology of *Melianthus major*. *Phyton*, 10: 145–156.
- LAM, H.J., 1961. Reflections on angiosperm phylogeny I and II. Facts and theories. *K. Acad. van Wetensch. te Amsterdam, Afd. Natuurk., Proc.* 64: 251–276.
- LAWRENCE, G.H.M., 1963. *Taxonomy of vascular plants*. New York: Macmillan Book Co.
- MAHESHWARI, P., 1950. *An introduction to the embryology of Angiosperms*. London: McGraw-Hill Book Co.
- MAURITZON, J., 1936. Zur Embryologie und systematischen Abgrenzung der Reihen Terebinthales und Celastrales. *Botaniska Notiser*: 169–196.
- PHILLIPS, E.P., 1951. *The genera of South African flowering plants*. 2de uitgawe. Pretoria: Staatsdrukker.

- SASS, J.E., 1966. Botanical microtechnique. Ames: Iowa State University Press.
- SCHOLZ, H., 1964. Sapindales. In: H. Melchior (ed.). A. Engler's syllabus der Pflanzenfamilien. 2de vol. 12de uitgawe. Berlin: Borntraeger.
- SMITH, B., 1973. The use of a new clearing technique for the study of early ovule development, megasporogenesis and megagametogenesis in five species of *Cornus* L. Am. J. Bot. 60 (4): 322–338.
- SOUÈGES, R., 1923. Développement de l'embryon chez le *Geum urbanum* L. Bul. Soc. Bot. de France 70: 645–660.
- SOUÈGES, R., 1937. Embryogénie végétale. Embryogénie des Violacées. Développement de l'embryon chez le *Viola tricolor* L. Compt. Rend. Acad. des Sci. Paris 205: 169–171.
- STEYN, E., 1973. 'n Embriologiese ondersoek van *Romulea rosea* Eckl. var. *reflexa* Beg. 1. Die bou, ontwikkeling en bevrugting van die saadknop. JI S. Afr. Bot. 39(2) : 113–121.
- STEYN, E., 1974. Leaf Anatomy of *Greyia* Hooker & Harvey (Greyiaceae). Bot. J. Linn. Soc. 69: 45–51.
- STEYN, E., 1975. Embriogenie van *Melianthus major* L. JI S.Afr. Bot. (3) : 199–205.
- TAKHTAJAN, A., 1969. Flowering plants, origin and dispersal. Edinburgh: Oliver & Boyd.
- VENKATESWARLU, J. en LAKSHMINARAYANA, L., 1957. A contribution to the embryology of *Hydrocera triflora* W. & A. Phytomorphology 7: 194–203.