

DE FREY H M

'N BIOLOGIESE ONDERSOEK VAN TYLOSEMA ESCULENTUM

MSc

UP

1990

'N BIOLOGIESE ONDERSOEK VAN
TYLOSEMA ESCULENTUM

deur

HELENA MARIA DE FREY

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

MAGISTER SCIENTIAE

In die Fakulteit Natuurwetenskappe
Departement Plantkunde
Universiteit van Pretoria

PRETORIA

Leier : Dr. L.A. Coetzer

Mede-leier : Prof. dr. P.J. Robbertse

Desember 1990

INHOUDSOPGAWE

HOOFSTUK 1

ALGEMENE INLEIDING

HOOFSTUK 2

MATERIAAL

2.1	<u>KLASSIFIKASIE EN VOLKSBENAMING</u>	8
2.2	<u>VERSPREIDING, GROND EN TEMPERATUUR</u>	11
2.3	<u>VERPLANTING VANAF WIERDAPARK NA ROODEPLAAT</u>	24
2.4	<u>SAMEVATTING</u>	31

HOOFSTUK 3

ORGANOGRAFIE EN FENOLOGIESE ONTWIKKELING

3.1	<u>INLEIDING</u>	32
3.2	<u>METODES</u>	33
3.3	<u>RESULTATE EN BESPREKING</u>	37
3.3.1	<u>Organografie en fenologiese ontwikkeling</u>	37
3.3.2	<u>Konstruering van 'n Fenogram</u>	54
3.3.3	<u>Vrugontwikkeling</u>	57
3.4	<u>SAMEVATTING</u>	61

HOOFSTUK 4

BESTUIWINGSBIOLOGIE

4.1	<u>INLEIDING</u>	63
4.2	<u>METODES</u>	66
4.2.1	<u>Waarnemingsmetodes</u>	66
4.2.2	<u>Bepaling van die posisie van die osmofore</u>	69
4.2.3	<u>Chemiese bepaling van blomgeur</u>	69
4.3	<u>RESULTATE EN BESPREKING</u>	70
4.3.1	<u>Organografie van die blom</u>	70
4.3.2	<u>Antese en lewensduur van 'n blom</u>	78
4.3.3	<u>Primêre lokmiddel</u>	83
4.3.4	<u>Sekondêre lokmiddels</u>	87
4.3.5	<u>Bestuiwingsagens</u>	95
4.4	<u>SAMEVATTING</u>	97

HOOFSTUK 5

STEMPELONTVANKLIKHEID

5.1	<u>INLEIDING</u>	98
5.2	<u>METODES</u>	99
5.2.1	<u>Waarnemingsmetodes</u>	99
5.2.2	<u>Toets vir esterase-aktiwiteit</u>	99
5.2.3	<u>Die mate van vrugset</u>	100
5.2.4	<u>ABF-tegniek</u>	100
5.2.5	<u>SDS - Poli-akrielamiedgel-elektroforese</u>	102

5.3	<u>RESULTATE EN BESPREKING</u>	103
5.3.1	<u>Die stempeltipe</u>	103
5.3.2	<u>Stempelontvanklikheid</u>	107
5.4	<u>SAMEVATTING</u>	116

HOOFSTUK 6

STUIFMEEL-STEMPEL-INTERAKSIE

6.1	<u>INLEIDING</u>	117
6.2	<u>METODES</u>	119
6.2.1	<u>Hemositometertegniek</u>	119
6.2.2	<u>In vitro bepaling van stuifmeellewenskragtigheid</u>	120
6.2.3	<u>Lig- en transmissie-elektronmikroskopiese ondersoek</u>	121
6.2.4	<u>Bepaling van stuifmeelbeskikbaarheid: Helmknopafdrukke</u>	122
6.2.5	<u>Histochemiese toetse vir proteïene, lipiede en polisakkariede</u>	123
6.3	<u>RESULTATE EN BESPREKING</u>	124
6.3.1	<u>Die aantal stuifmeelkorrels per helmknop</u>	124
6.3.2	<u>Stuifmeellewenskragtigheid : in vitro</u>	125
6.3.3	<u>Stuifmeelkorreloppervlak</u>	129
6.3.4	<u>Stuifmeel-stempel-interaksie</u>	141
6.4	<u>SAMEVATTING</u>	144

HOOFSTUK 7

UITTELING

7.1	<u>INLEIDING</u>	146
7.2	<u>METODES</u>	147
7.2.1	<u>Bepaling van die persentasie vrugvorming</u>	148
7.2.2	<u>ABF-tegniek</u>	149
7.3	<u>RESULTATE EN BESPREKING</u>	149
7.3.1	<u>Uitteling</u>	149
7.4	<u>SAMEVATTING</u>	156

HOOFSTUK 8

WAARDE AS LANDBOUGEWAS

8.1	<u>INLEIDING</u>	157
8.2	<u>METODES</u>	159
8.2.1	<u>Vorbereiding van materiaal</u>	159
8.2.2	<u>Bepaling van die ruproteïëinhoud</u>	160
8.2.3	<u>Bepaling van die suurbestande veselinhoud</u>	160
8.2.4	<u>Bepaling van die in vitro-verteerbaarheid</u>	160
8.3	<u>RESULTATE EN BESPREKING</u>	161
8.3.1	<u>Ruproteïëinhoud</u>	161
8.3.2	<u>Ruveselinhoud</u>	163
8.3.3	<u>In-vitro-verteerbaarheid</u>	165
8.3.4	<u>Benutting</u>	166
8.3.5	<u>Saadopbrengs</u>	167

8.4	<u>SAMEVATTING</u>	170
-----	--------------------------	-----

HOOFSTUK 9

SAMEVATTENDE BESPREKING EN NAVORSINGSMOONTLIKHEDE

OPSOMMING

DANKBETUIGINGS

BYLAAG 1 : VERSPREIDINGSKAART VAN *Tylosema esculentum* IN

SUID-AFRIKA

CURRICULUM VITAE

LITERATUURVERWYSINGS

HOOFSTUK 1

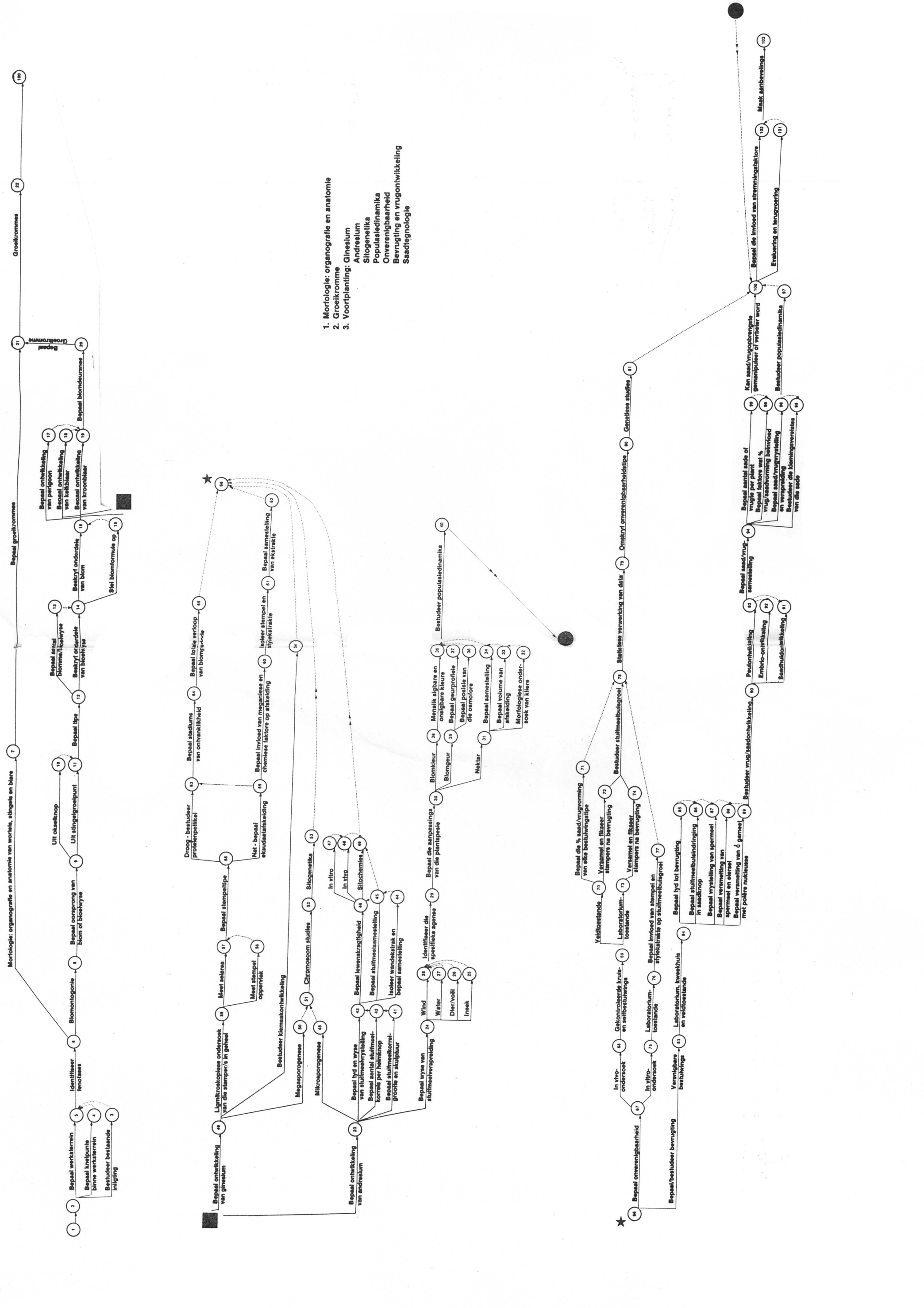
ALGEMENE INLEIDING

Die voortbestaan, bewaring en optimale benutting van plantspesies is die belangrikste oogmerke in die landboukundige en geneeskundige bedrywe. Die doelmatige benutting en behoud van spesies is egter afhanklik van 'n deeglike kennis en begrip van die spesies se ontwikkelings- en voortplantingsmeganismes. Hierdie studie vorm deel van 'n omvattende navorsingsprogram (Fig. 1.1) oor die ontwikkelingsbiologie van sleutelplantspesies, hetsy vir menslike of landboukundige doeleindes.

Sedert die vroeë sestiger jare het wetenskaplikes en die publiek meer en meer die belangrikheid besef om ons natuurlike hulpbronne te bewaar. Die herlewing in etnobiologiese studies is veral aangevuur in die lig van die toenemende populasiegroei en agteruitgang van landbouhulpbronne en die gevolglike verarming en verhongering van bevolkings.

Volgens Grivetti et al. (1987) het die strewe na landbou-ekonomiese vooruitgang en onafhanklikheid die mens minder sensitief gemaak vir, en onverskillig laat staan teenoor sy natuurlike habitat met die ryk voedselbron. Natuurlike woude word onverskillig teen hoë tempo uitgeroei om plek te maak vir landerye waar oënskynlik ekonomies

FIGUUR 1.1 Netwerkprogram ter illustrering van die omvattende navorsingsprogram waarvan die studie oor die ontwikkelingsbiologie van Tylosema esculentum, deel uitmaak.



- 1. Morfologie: organografie en anatomie
- 2. Groeikromme
- 3. Voortplanting: Ginesium
Andresium
Sitogeneitika
Populasiedinamika
Onverenigbaarheid
Bevrugting en vrugontwikkeling
Saadtegnologie

voordelige landbougewasse aangeplant kan word. Aangeplante gewasse lei egter nie noodwendig tot ekonomiese vooruitgang nie en kan 'n algehele ineenstorting van veral onder-ontwikkelde gebiede se ekonomieë tot gevolg hê. Aangeplante gewasse is selde of nooit ten volle aangepas in die omgewing waar dit verbou word. Ongewone fluktuasies in die klimaat, veral in ariede en semi-ariëde gebiede soos die van die sub-Sahara gebiede van Afrika, kan die oorsaak wees van gedeeltelike of algehele verlies van oeste (Grivetti et al., 1987).

Verskeie studies (Wehmeyer et al., 1969; Wilmsen, 1978; Grivetti, 1979; Botha, 1981 en Grivetti et al., 1987) toon dat veldplante 'n belangrike deel van meeste inheemse volke (bv. !Ko Boesman en Tswana) se dieet uitmaak. Ondersoeke na die voedingswaarde van hierdie volke se voedselbronne het getoon dat veldplante in al die basiese energie- (kalorieë), vitamien- en mineraalbehoefte van 'n dieet voorsien. Sommige knol- en/of wortelsoorte is ook 'n bron van water. Dit is veral in die droogteperiodes net voor oestyd, dat die veldplante van die sub-Sahara gebiede die voedingswaarde van die volke se diëte hoog hou (Grivetti et al., 1987). Die beweging na meer westerse landboupraktyke en die meer formele skoling van kinders lei tot 'n afname in die kennis en benutting van veldplante. Grivetti (1979) is die mening toegedaan dat die onvermoë van die jonger geslag om eetbare veldplante te identifiseer, die oorsaak kan wees waarom die natuurlike hoë voedingswaarde van dié volke se diëte aan die afneem is.

Deeglike beplanning is 'n vereiste vir alle aspekte van landbou-ontwikkeling, veral die beplanning van nuwe landerye. Onbeplande uitbreiding van bewerkte landbou-gebiede kan lei tot die algehele uitwissing van die natuurlike habitat van eetbare plante. Onbeplande, roekelose uitbouing van landbou-gebiede mag lei tot korttermyn toename in voedselproduktiwiteit, maar kan egter tot nadeel wees van onbestudeerde wilde spesies met hoë ekonomiese potensiaal wat langtermyn voordele mag inhou.

Tylosema esculentum (Burch.) Schreiber (1960), is een van die potensieel ekonomiese spesies waarvan produkte as 'n belangrike komponent in die dieet van inheemse bevolkings in die sub-Sahara gebiede geïdentifiseer is. Die saad en jong knolle word deur die !Kung Boesman (Wehmeyer et al., 1969; Lee, 1979 en Bousquet, 1982) en die Tswana-gemeenskappe van Oos-Botswana (Hitchcock, 1978 en Grivetti, 1979) as bron van voedsel en die ouer knolle as waterbron benut.

T. esculentum het die belangstelling van navorsers regoor die wêreld gewek weens sy besondere kenmerke, nl. (1) goeie aanpasbaarheid by warm en droë toestande en potensiaal om in semi-ariëde en ariëde gebiede verbou te word, en (2) die besondere hoë voedingswaarde van sy saad wat goed vergelyk met dié van sojabone, grondbone en katoen (Bray, 1921; Wehmeyer et al., 1969 en Keegan & Van Staden, 1981). Hierdie plantsoort word ook in verskeie gebiede deur vee en wild benut (Austermühle, 1989 en Hitchcock, 1978).

T. esculentum word in verskeie van sy natuurlike habitatte met uitwissing bedreig weens die oorbenutting daarvan deur beide mens en dier (Keegan & Van Staden, 1981 en Hitchcock, 1978) asook deur die algemene ontwikkelingspraktyke van die beskawing. Die Nasionale Navorsingsraad van die "National Academy of Science" het 'n beroep gedoen vir groter navorsingsaandag aan hierdie spesie (Vietmeyer, 1977 en Bousquet & Arnold, 1980). Navorsing wat reeds op Tylosema esculentum onderneem is, is die volgende:

- a) analise van die samestelling en voedingswaarde van die sade veral ten opsigte van die proteïen- en olie-inhoud, vesel en minerale (Wehmeyer et al., 1969; Engelter & Wehmeyer, 1970; Botha, 1981; Powell, 1987 en Bower et al., 1988);
- b) analise van die samestelling van die knol (Bergström & Skarpe, 1981; Botha, 1981 en Biesele & Murry, 1983);
- c) 'n morfologiese studie met die klem op die embriologie in 'n vergelykende studie met Tylosema fassoglense (Coetzer, 1982) en 'n studie van die saadhuid (Coetzer et al., 1984), en
- d) aan die Universiteit van Texas, in samewerking met die "Center for the study of Human adaptation", word daar navorsing gedoen op moontlike vestigingspraktyke van die spesie in verskillende gebiede in Texas. Kweekhuispraktyke word ook ondersoek (Bousquet & Arnold, 1980; Bousquet, 1982 en Goodin, 1983), maar probleme met saadkieming word nog ondervind.

Geen navorsing is enigszins in Suid-Afrika oor die vestiging en benutting van die spesie as landbougewas, onderneem nie. Die enigste poging sover bekend om die spesie tot landbougewas te ontwikkel, is 'n poging in die sestiger jare in die Baberspanomgewing om die plant

vanaf saad te vestig (Van Tonder, 1980). Die boer was egter te haastig om ongeveer vyf jaar vir saadproduksie te wag òf die uiteindelijke saadproduksie was te laag om enige finansiële voordeel te verkry, en die poging is laat vaar. Daar is ook geen bekende navorsing onderneem om die werklike benutbaarheid of geskiktheid van die spesie vir direkte benutting deur diere (vee) te bepaal nie. Spesifieke aspekte van die voortplantingsmeganisme onder andere antese, lewensduur van 'n blom, blomgeur, stempelontvanklikheid en -eksudaatafskeiding, bestuiwers en bestuiwing, stuifmeelaantal en -lewenskragtigheid en die funksionering van 'n onverenigbaarheid-sisteem, is ook sover bekend, nog nooit bestudeer nie.

In die lig van bogenoemde geïdentifiseerde potensiaal van T. esculentum, die gepaardgaande tekortkominge in kennis en probleme by die plant self, is hierdie studie onderneem. Die doel van hierdie studie was tweeledig, nl. (1) om aspekte van die plant se voortplantingsmeganisme te ondersoek, en (2) om die moontlike waarde van die plant as 'n weidingsgewas te bepaal. Ten einde hierdie doel te bereik is die volgende aspekte bestudeer, naamlik:

- (a) 'n ondersoek na die fenologiese ontwikkeling van die plant en die identifisering van die verskillende fenofases;
- (b) 'n ondersoek na die reprodktiewe effektiwiteit van die plant en die faktore wat dit beïnvloed met die oog op latere manipulering van die produktiwiteit;
- (c) 'n ondersoek na die moontlike voorkoms van, en tipe selfonverenigbaarheidsisteem;
- (d) 'n bepaling van die proteïen- en veselinhoud van die stingels, blare, peule en saad, en

(e) 'n bepaling van die in vitro-verteerbaarheid van die stingels, blare, peule en saad.

Aspekte b en c vorm die kern van die studie terwyl d en e onderneem is in die hoop om veevoedingkundiges se belangstelling te prikkel vir verdere meer intensiewe ondersoeke van hierdie aspek.

Die verskillende hoofstukke word as selfstandige eenhede behandel, en dus word daar nie 'n konvensiële hoofstuk oor materiaal en metodes aangebied nie. Die klassifikasie en verspreiding van Tylosema esculentum as studiemateriaal, asook die onderskeie studiegebiede, word in hoofstuk 2 as 'n eenheid behandel. Die metodes wat op bepaalde hoofstukke betrekking het word afsonderlik by elke hoofstuk aangebied.

HOOFSTUK 2

MATERIAAL

2.1 KLASSIFIKASIE EN VOLKSBENAMING

Tylosema esculentum is 'n meerjarige geofiet met 'n ondergrondse knol en klimmende of kruipende bogrondse ranke (Fig. 2.1a,b). Die ranke sterf jaarliks aan die einde van die groeiseisoen, teen die einde van April, af. Die knolle bot aan die begin van September. Die blare is grysgroen tot groen, leeragtig en apikaal diepgelob. Morfologies verskillende geel blomme word, op verskillende plante, in rasemeuse bloeiwyses gedra (Fig. 2.1c,d,e). Die peule is gewoonlik een- of tweesadig en is rooibruin (Fig. 2.1f).

Die volledige klassifikasie van Tylosema esculentum is soos volg:

RYK	: Plantae
SUBRYK	: Embriobionta
AFDELING	: Tracheophyta
ONDERAFDELING	: Spermatophyta
KLAS	: Magnoliopsida (Angiospermopsida)
SUBKLAS	: Dicotyledonidae
ORDE	: Fabales
FAMILIE	: Caesalpinaceae of subfamilie Caesalpinioideae
TRIBUS	: Cercideae Bronn
GENUS	: <u>Tylosema</u> (Schweinf.) Torre & Hillcoat
SPESIE	: <u>Tylosema esculentum</u> (Schweinf.) Schreiber

(Brenan, 1967; Takhtajan, 1969; Polhill & Raven, 1981; Coetzer, 1982 en Van der Schijff, 1982).

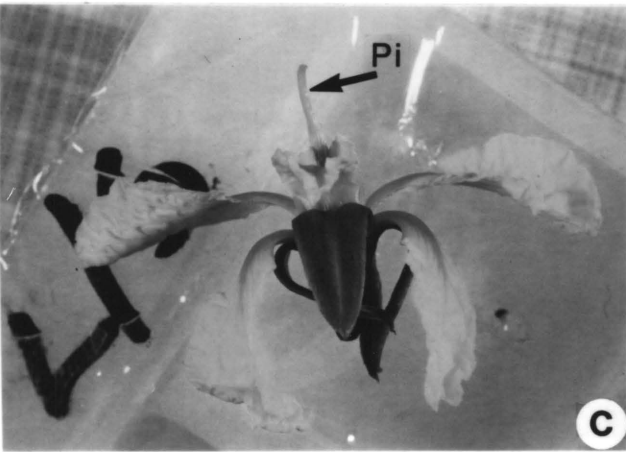
T. esculentum was vroeër bekend as Bauhinia esculenta. Die genus Tylosema, alhoewel naverwant aan die genus Bauhinia L., verskil van laasgenoemde genus ten opsigte van die aantal fertiele meeldrade per blom, die aantal saadknoppe per vrugbeginsel, die bou van die veksillum en die habitus (Coetzer, 1982). Die genus Tylosema is in 1955 deur Torre & Hillcoat gevestig (in Coetzer, 1982) en die naamkombinasie Tylosema esculentum die eerste keer deur Schreiber (1960) gebruik.

In die volksmond staan die spesie as die "Gemsbokboontjie" of "Maramaboon" bekend. Die benamings Morama (Bousquet, 1982), Trylosema (Powell, 1987) en Gemsbokkastaiing (Austermühle, 1989) is ook teëgekome. Vir 'n lys van die verskillende benamings deur inheemse volke, vergelyk Tabel 2.1.

FIGUUR 2.1

Tylosema esculentum

- a) Ondergrondse knol.
- b) Bogrondse ranke.
- c) Langstamperblom : Pi = Stamper.
- d) Kortstamperblom : Pi = Stamper.
- e) Rasemeuse bloeiwyse.
- f) Peule : Pod = Peul.



TABEL 2.1 Benamings vir T. esculentum deur inheemse Afrika-volke.

BENAMING	GEBIED EN / OF BEVOLKING	BRON
Tama	Griekwas in Namibië	Austermühle (1989)
Tammani	"	"
Umzumbani	"	"
Morama	Tlokwa in Wes-Botswana	Grivetti (1979)
Tśi of Tśin	!Ko Boesman : Dobe area van Botswana	Wehmeyer <u>et al.</u> (1969) en Bergström & Skarpe (1981)
Gami	Hottentot	Bergström & Skarpe (1981)
Ombanii	Herrero	"
Mangetti		Bower <u>et al.</u> (1988)
Sekophane (knol)	Tswana	Hitchcock (1978)
N//N (knol)	!Kung boesman	"

2.2 VERSPREIDING, GROND EN TEMPERATUUR

Die natuurlike voorkoms van T. esculentum is tot Suidelike Afrika beperk en kom in Botswana, Namibië, Noordoos-Kaap, Wes-Transvaal en Sentraal Transvaal voor. Die faktore wat die verspreiding van die spesie beïnvloed is relatief onbekend. Behalwe natuurlike migrasie, kon die verspreiding ondermeer deur die trekke van handelsreisigers vanuit die Noordkaap na die Ghanzi-gebied in Botswana beïnvloed gewees het. Volgens Guenther (1976) en Russel & Russel (1979) is

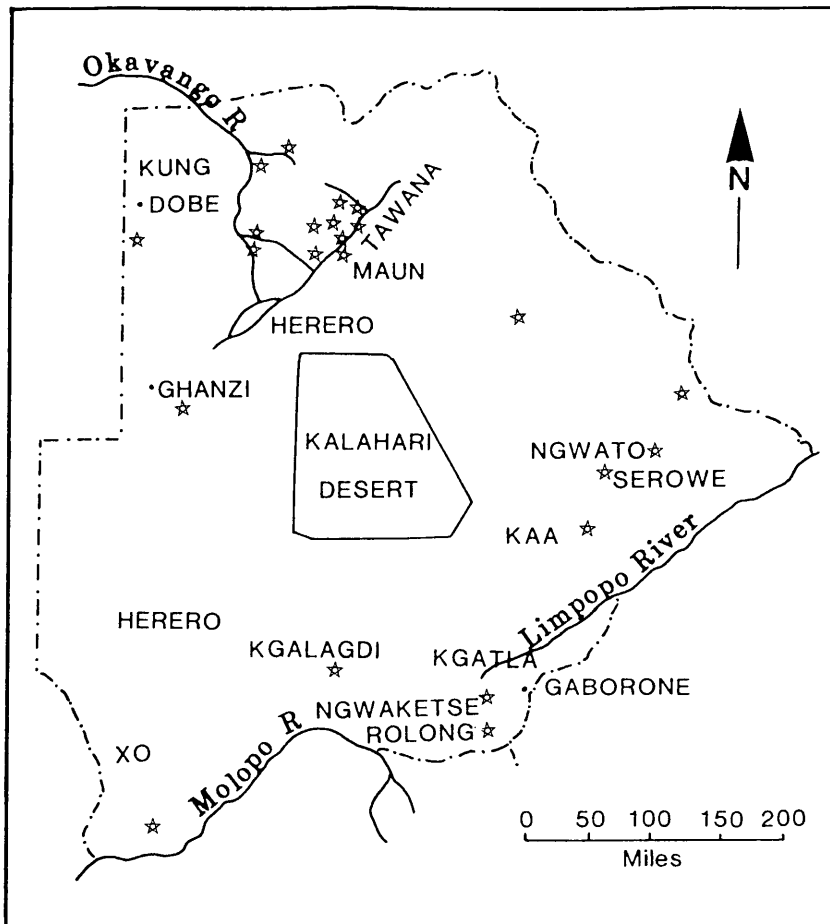
moramaneute, wat die reisigers van hul San handelsvennote gekry het, as aanvulling tot hulle dieet gebruik. Soortgelyk kon ander trekkende gesinne of handelsreisigers die sade versprei het.

In Suid-Afrika lyk dit asof daar 'n sterk verwantskap is tussen die verspreiding van die plantspesie en die voorkoms van kalk- en dolomitiese gesteentes (vergelyk Fig. 2.2 : Bylaag 1). 'n Plant-ekologiese studie is in die Abe Bailey Natuurreservaat (2627AD Fig. 2.2 : Bylaag 1), waar T. esculentum in relatief klein verspreide populasies voorkom, deur Van Wyk (1983) onderneem. Volgens hom word die reservaat verteenwoordig deur die Westelike variasie van die Bankenveld (veldtipe 55: Acocks, 1988). Die Bankenveld word op dolomiet aangetref en word deur Louw (1951) as klipveld beskryf. Die spesie word deur Van Wyk (1983) as lid van 'n spesiegroep wat hoofsaaklik differensiërend van die Justicia anagalloides - Elionurus muticus - Microchloa caffra - grasveld is, geïdentifiseer. Die plantgemeenskap is oor die algemeen in laagliggende- of vlaktegebiede tussen bulte geleë. Die gebied word deur vlak Huttongronde en dolomietrotse wat baie oppervlakkig lê en oral bo die grond uitsteek, gekenmerk. Die spesie word ook in die Conyza bonariensis - Cynodon dactylon - oulande (wat ook o.a. deur Huttongronde gekenmerk word) en Justicia anagalloides - Elionurus muticus - Eragrostis chloromelas - grasveld, variante Cymbopogon plurinodis en Tristachya rehmannii, aangetref (Van Wyk, 1983). Die C. plurinodis - variant word hoofsaaklik in die laagliggende gebiede op diep Huttongronde aangetref, terwyl die T. rehmannii - variant hoofsaaklik deur die Glenrosagrondvorm gekenmerk word. Die variant is laag teen glooiings geleë en gaan geleidelik in diep Huttongronde oor.

Uit die ligging van die studiegebied van 'n populasie van T. esculentum in die Abe Bailey reservaat en die voorkoms daarvan op 'n ortofoto wat die liggings van die verskillende grondtipes aandui, en die omskrywings van bogenoemde plantgemeenskappe, kan die afleiding gemaak word dat die spesie hoofsaaklik met Huttongronde geassosieer is. Die grondtipe se diepte varieer vanaf 0 tot 1220 mm na gelang van die teenwoordigheid of afwesigheid van oppervlakkige dolomiet (Van Wyk, 1983).

In die Wierdapark-omgewing (2528CA Fig. 2.2 : Bylaag 1) in die Pretoria-distrik is nog 'n studiegebied geleë. Die gronde word ook deur die voorkoms van dolomiet gekenmerk.

Die natuurlike voorkoms van T. esculentum-populasies in Botswana word in Figuur 2.3 aangetoon. Volgens Bousquet & Arnold (1980) beweer Axel Thoma (persoonlike mededeling) dat die spesie in diep sand en sanderige gebiede met kalksteendagsome voorkom. Die plante word egter nie op basalt of granietgronde aangetref nie. Die gebiede waar T. esculentum voorkom is òf fossielriviervalleie òf aan die rand van panne (fossielmere). Bousquet & Arnold (1980) is egter nie seker of die plante primêr daar groei as gevolg van die grondtipe of as gevolg van die afwesigheid van kompetisie van hoë struike en bome nie. Uit bogenoemde aanduidings in die Republiek van Suid-Afrika (Fig. 2.2: Bylaag 1) is die assosiasie met kalksteen 'n sterk moontlikheid.



FIGUUR 2.3 Verspreiding (*) van *Tylosema esculentum* in Botswana (Bousquet & Arnold, 1980).

Die verspreiding van bekende populasies van *T. esculentum* in Namibië word in Figuur 2.4 (III) aangetoon. Die spesie word hoofsaaklik noord van Mariental aangetref. Schneider (1989) identifiseer ses bodemtipes in Namibië. Dit wil voorkom asof die verspreiding van hierdie spesie hoofsaaklik met twee van die bodemtipes geassosieer is (Fig. 2.4 I en III). Die grondklassifikasie van Schneider (1989) is met dié van die

Huttongrondvorm (die grondtipe in die Abe Bailey Natuurresewaat en soos in Macvicar et al. (1977) se grondklassifikasie uiteengesit) vergelyk (kyk Tabel 2.2).

TABEL 2.2 'n Vergelyking van die grondklassifikasie van Namibië (Schneider, 1989) met die van die Huttongrondvorm in Suid-Afrika (Macvicar et al., 1977). Aridisol (*) is kenmerkend van al drie grondvorme.

<u>BODEMTIPE/GRONDVORM</u>	<u>GRONDORDES (USDA)</u>	<u>GRONDEENHEDE (FAO)</u>
Nr. 2 (Braunerden, Parabraunerden, Äolium)	Aridisol *	Cambisol, Luvisol,
	Alfisol	Acrisol
	Inceptisol	
	Ultisol	
Nr.3 (Äolium)	Aridisol *	Cambisol, Luvisol,
	Entisol	Acrisol, Yermosol,
	Oxisol	Ranker, Regosol,
	(Mollisol)	Humus, (Phaeozem)
Huttongrondvorm	Aridisol *	Rhodiese en Helviese
	Entisol	Ferralsols en Arenosols
	Inceptisol	Ook sommige Cambisols,
	Oxisol	Xerosols en Ermosols.
	Ultisol	

Ten opsigte van die USDA grondordes (Tabel 2.2), stem al drie die grondordes van bodemtype 3 ooreen met drie van dié van die Huttongrondvorm. Drie van die vier grondordes van bodemtype 2 stem

FIGUUR 2.4 I: Bodemklassifikasie van Namibië volgens Schneider
(1989):

II: Voorkoms van die Damara Supergroep in Namibië volgens
die Geologiese kaart van Suid-Afrika;

III: Litostratigrafiese kaart van Namibië (Stratigraphy of
S.A., 1980) om ook die verspreiding (X) van T. esculentum
in Namibië aan te dui.

Die groepe van die Damara Supergroep is soos volg:

Blokke A, B, D en E - Swakop- en Nosib-groepe.

Blok C - Swakop- en Mulden-groepe.

Blok F - Nosib-, Mulden- en Otavi-groepe. Laasgenoemde
sluit in die Tsumeb- en Abinab-supgroepe.

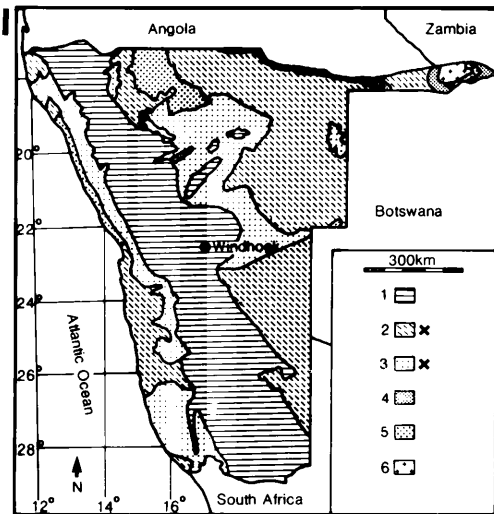


Abb. 1. Hauptbodentypen Südwestafrikas/Namias (verändert nach VAN DER MERWE, 1983)
 1 = Syrosemi, Ranker, Regosol, Rendzina, Pararendzina, Braun- und Rotplastosol, Rot- und Gelbplastosol, Plinthitatosol, verteilte Pelosol (Smontza)
 2 = Braunerden, Parabraunerden, Aokum
 3 = Aokum
 4 = Kolluvium (Fluviales Kolluvium), Aokum
 5 = Salzböden (Solonetz, Solontschak)
 6 = Rotplastosol

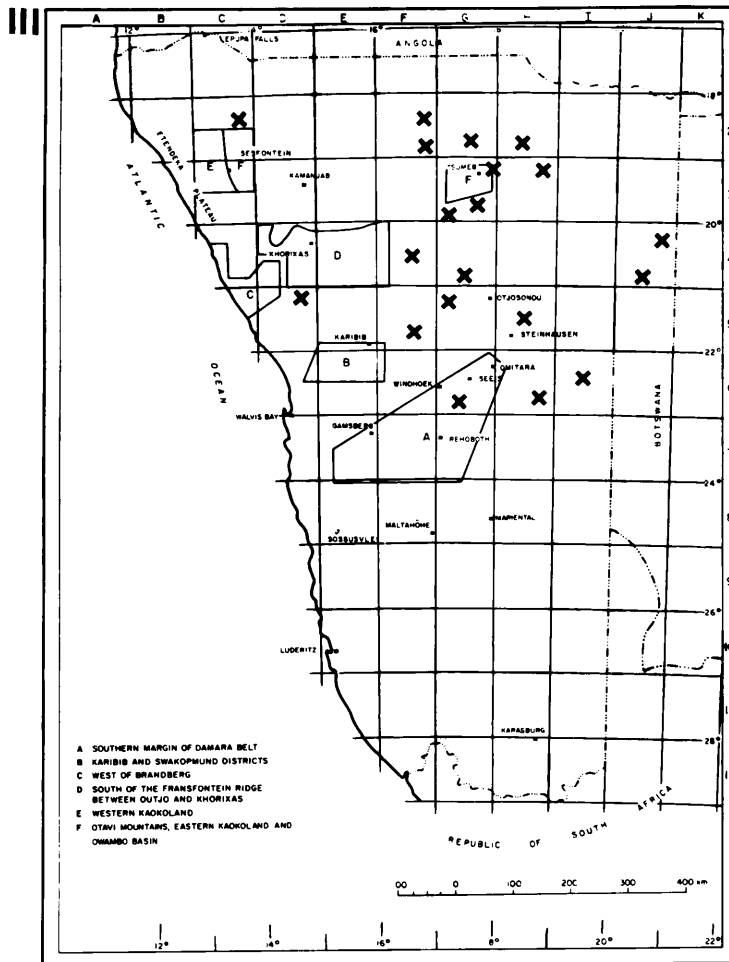
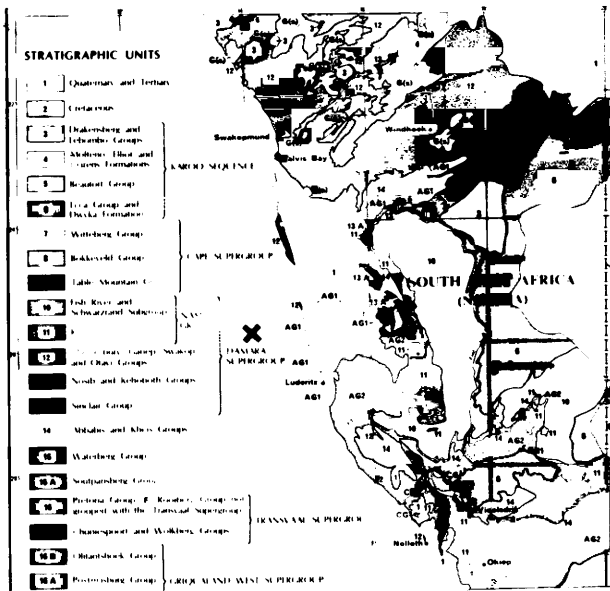
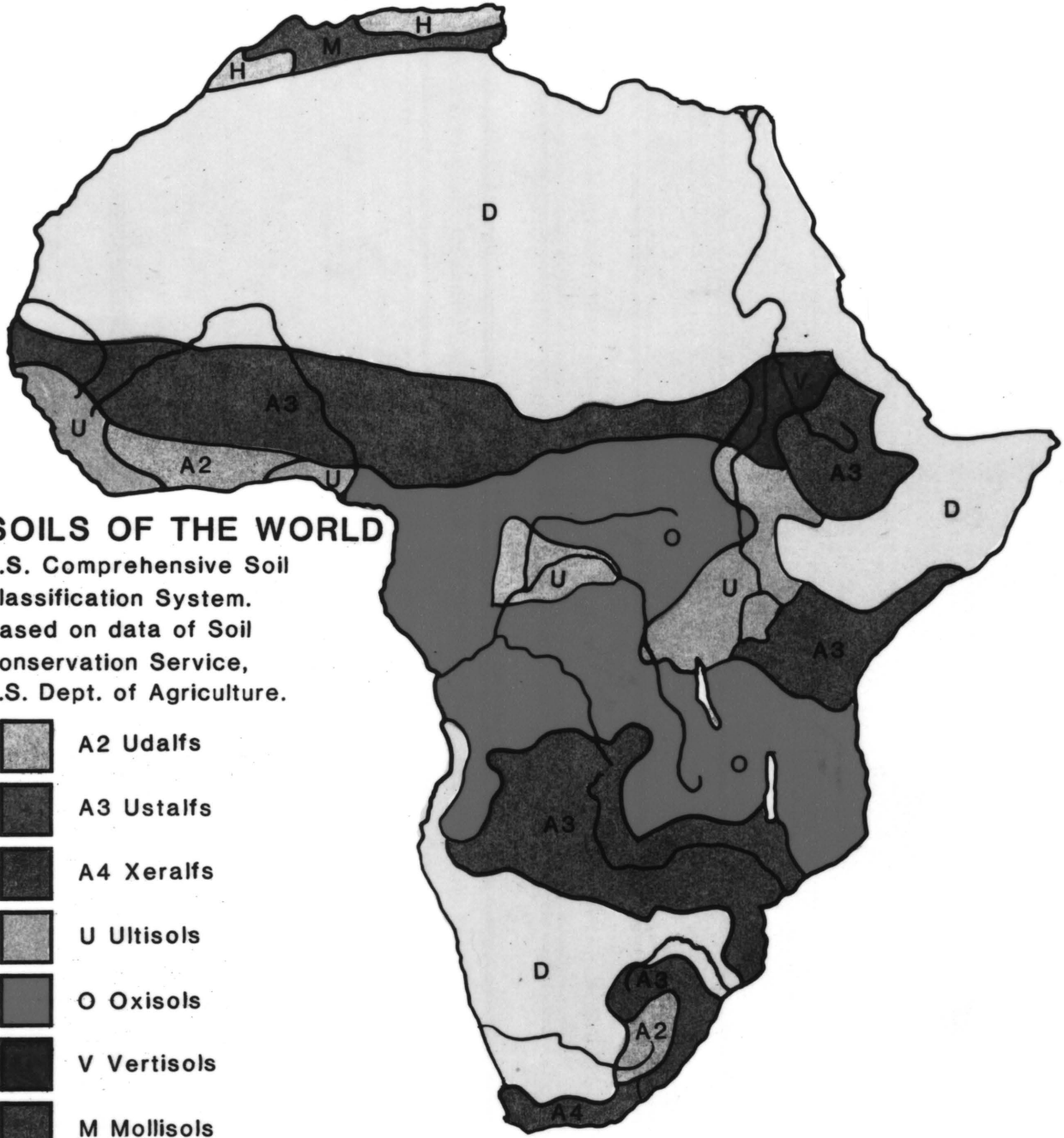


Fig 6.1.2 - Locations of the blocks of the Damara Sequence as referred to in table 6.1.3, South West Africa/Namibia.

ook ooreen met dié van die Huttongrondvorm. Aridosol, wat kenmerkend van al drie is, is minerale gronde van ariede gebiede met 'n okriese epidedon en sonder 'n oksiese of spodiese horison. Ander diagnostiese ondergrondliggende horisonte mag soms teenwoordig wees. Die gronde is relatief arm aan organiese materiaal. Dit is nie duidelik of die voorkoms van Aridisol met die spesie se verspreiding ooreenstem nie. Indien daar gekyk word na die voorkoms van Aridisol in Suidelike Afrika, is die moontlikheid egter nie uitgesluit nie (Fig. 2.5).










Die voorkoms van die spesie in Namibië is geassosieer met die Damara supergroep (Fig. 2.4 II en III). Die Stratigrafiese eenheid bestaan uit verskeie groepe soos uiteengesit in Fig. 2.4 II (Stratigraphy of South Africa, 1980). Die groepe wat met die verspreiding van T. esculentum geassosieer is, is Swakop-, Nosib-, Otavi- en Muldengroep. Hierdie groepe is almal verteenwoordig in blokke A tot F in Figuur 2.4 III. Na bestudering van die Litostratigrafiese tabelle in "Stratigraphy of SA", wil dit voorkom asof al die groepe (behalwe dié in blok B) in 'n mindere of meerdere mate kalk- en of dolomitiese eienskappe het. Kalk en dolomiet word vanaf blok D meer noordwaarts aangetref, veral in blok F waar die Otavi- en Muldengroepe voorkom. Dit kom voor asof die kalk en dolomitiese eienskappe verder noord toeneem. T. esculentum kom ook meer volop in die noorde voor.

FIGUUR 2.5 Die voorkoms van Aridisol in Suidelike Afrika volgens Strahler & Strahler (1987) se klassifisering van die gronde van die wêreld .



SOILS OF THE WORLD

U.S. Comprehensive Soil Classification System.
 Based on data of Soil Conservation Service,
 U.S. Dept. of Agriculture.

-  A2 Udalfs
-  A3 Ustalfs
-  A4 Xeralfs
-  U Ultisols
-  O Oxisols
-  V Vertisols
-  M Mollisols
-  D Aridisols
-  H Highland

Gegewe die verspreiding van T. esculentum in Suid-Afrika, Botswana en Namibië en die voorkoms van kalk en dolomiet in dié gebiede, is dit dalk geregverdig om tot die gevolgtrekking te raak dat daar 'n verwantskap tussen die verspreiding van T. esculentum en die voorkoms van kalk en dolomiet is. Kruger (1971) beskou die spesie as een van die indikatorspesies van dolomietveld.

Grondmonsters is van verskeie gebiede waar die spesie voorkom versamel en chemies ontleed. Die gebiede in Namibië waar die monsters versamel is varieer van Kalahari-waaisand, rooisand, vlei tot areas met kalkdagsome. Grondmonsters is ook in Wierdapark en op Roodeplaat waar 'n populasie aangeplant is, versamel. Die grondmonsters is slegs op 'n klein skaal versamel omdat slegs 'n aanduiding verkry wou word van die chemiese samestelling van die gronde. Die resultate verkry (Tabel 2.3) is vergelyk met die grondontledings van die Huttongrondvorm van Abe Bailey Natuurresewaat (Van Wyk, 1983). Die Koolstofinhoud, S-waarde en T-waarde word geklassifiseer volgens die rangorde: baie hoog, hoog, medium, laag en baie laag, van die "N Z Soil Bureau for New Zealand soils" (Blakemore et al., 1987).

Die grondtekstuur van die monsters in Namibië versamel is oorwegend 'n kombinasie van sand en leem (kalkagtige eienskap). Die Wierdapark-monster en Huttongrondvorm is oorwegend kleiagtig met 'n hoë persentasie kalsium, veral eersgenoemde monster. Hochveld rooisand, Roodeplaat, Wierdapark en Otjihunduvlei het die hoogste persentasie koolstofinhoud (C) (0.33, 1.16, 0.7 en 0.38% respektiewelik). Dit val

TABEL 2.3 Grondontledings van 'n paar gebiede waar Tylosema
esculentum natuurlik voorkom asook van Roodeplaat
Landbounavoringstasie waar die spesie aangeplant is. Die
grondontledings van die Huttongrondvorm van Abe Bailey
Natuurreservaat is verkry vanaf Van Wyk (1983).

<u>Monsternr.</u>	<u>N1</u>	<u>N2</u>	<u>N3</u>	<u>N4</u>	<u>N5</u>	<u>N6</u>	<u>Pta1</u>	<u>Pta2</u>	<u>Hu</u>
Tekstuur	Sa	SaLm	LmSa	LmSa	LmSa	LmSa	SiLm	Cl	Cl
Sa graad	fi	fi	fi	fi	co	fi	fi-me	fi-co	co
%Koolstof	0.19	0.38	0.10	0.15	0.33	0.18	1.16	0.70	
pH (H ₂ O)	8.73	8.60	5.58	7.14	7.26	8.67	6.72	8.51	5.96
pH (KCl)	8.06	7.74	4.09	5.64	5.92	7.89	5.45	7.46	5.50
Uitruilbare katione me/100g oonddroë (100°C)									
Natrium	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1.5	0.13
Kalium	0.3	0.4	0.1	0.3	0.3	0.2	0.5	0.2	0.13
Kalsium	4.1	6.3	0.4	2.1	2.6	6.8	3.9	16.98	2.56
Magnesium	0.5	0.7	0.3	0.7	0.5	0.9	1.4	7.93	0.63
S-waarde	4.9	7.4	0.8	3.1	3.4	8.0	5.8	26.61	3.46
T-waarde	1.9	6.3	1.4	2.9	3.3	5.1	7.9	26.5	10.9
(KUV)									

Verklaring

N1 tot N4 is monsters in die omgewing van Otjihundu (Namibië)
versamel, terwyl N5 by Hochfeld (Namibië); N6 by Steinhausen
(Namibië), Pta1 by Roodeplaat (Pretoria - Tvl) en Pta2 by
Wierdapark (Pretoria - Tvl) versamel is.

Hu is die Huttongrondvorm. Sa: sand, Lm: leem, Si: slik, Cl:
klei. fi: fyn, me: medium, co: grof.

egter saam met die res van die monsters se koolstofpersentasies wat tussen 0.1 en 0.19% varieer, in die laagste klas nl. baie laag (<2%) van die N Z Soil Bureau.

Die S-waarde (som van uitruilbare Ca, Mg, K en Na) van Wierdapark, nl 26.61, is baie hoog (>25). Die res se S-waarde varieer van 0.8 vir Kalahari-waaisand tot 8.0 vir Steinhausen Rooisand wat val in die klasse medium (7 - 5), laag (3 - 7) en baie laag (<3). Die T-waarde van Wierdapark is hoog (25 - 40) nl. 26.5. Die res se T-waardes varieer tussen 1.4 (baie laag, <6) vir Kalahari-waaisand en 7.9 (laag, 6 - 12) vir Roodeplaat. Die T-waardes vir die Huttongrondvorm in Abe Bailey varieer tussen 8.3 en 12.5, wat laag tot medium is.

Geen tendens vir die verspreiding van die spesie kan op grond van die chemiese grondontledings gemaak word nie. Verder kan ook geen definitiewe gevolgtrekkings vir die aan- of afwesigheid van die spesie in die gebiede op grond van die verskille wat wel voorkom gemaak word nie. Waarskynlik is 'n groter en meer omvattende studie daarvoor nodig.

Die verspreiding van T. esculentum is klimaatsgewys ook redelik spesifiek. Volgens die klassifikasie van Wêreldklimatiese in 1978 (Strahler & Strahler, 1987) val die spesie se verspreiding in Groep III, genoem die "Midaltitude climates" (Fig. 2.6 A). Die verspreidingsgebied word volgens Strahler & Strahler (1987) deur

FIGUUR 2.6 Klimaatsklassifikasie van die verspreidingsgebied van Tylosema esculentum volgens: A die Wêreldklimaatsklassifikasie van Strahler (1978) en B die wêreld se jaarlikse gemiddelde presipitasie. Geneem uit Strahler & Strahler (1987).

'n jaarlikse presipitasie van 0 - 30 cm [0 - 300 mm] gekenmerk (Fig. 2.6 B). Reënvaldata vir spesifieke versamelgebiede word in Tabel 2.3 weergegee. Ekstreme reënvalneerslae van soveel as 600 mm is al in die Kalahari (Powell, 1987) en 1184 mm by Maun in Botswana (Lee, 1979), aangeteken. Volgens Lee (1979) beleef die Kalahari een uit elke vier jaar 'n ernstige droogte.

TABEL 2.3 Gemiddelde jaarlikse reënvalle van verskillende versamelgebiede van T. esculentum.

GEBIED	GEM. REENVAL (mm)	BRON
Wes-Botswana	250 - 300	Maguire (1980)
Ghanzi	513	Grivetti (1979)
Kalahari	± 250	Powell (1987)
Kalkfontein	350	Bergström & Skarpe (1981)
Abe Baileye Nat. res. (gem. vir omgewing)	572.6 - 744.7	Van Wyk (1983)
Carletonville	657.7	Weerburo (1990)
Ventersdorp	627.3	Weerburo (1990)
Wierdapark	667	Weerburo (1990)
Windhoek	365	Weerburo (1990)
Gobabis	373	Weerburo (1990)

Die spesie oorleef die ekstreme klimaatstoestande deurdat dit in tye van droogte vog diep uit die grond kan bekom, of van die reserwe water wat in die ondergrondse knol geberg word, te gebruik (N.A.S., 1979). Volgens Bergström & Skarpe (1981) en Powell (1987) bestaan 81 tot 92.1% van die knol uit water. Daar word beweer dat die waterinhoud van die knol na gelang van die reënval varieer (Bergström & Skarpe, 1981). In tye van volop water groei die plante meer welig as tydens baie droë periodes.

In die Koppen-Geiger sisteem vir klimaatklassifikasie (Geiger & Pohl, 1953 in Strahler & Strahler, 1987) het die verspreidingsgebied van T. esculentum 'n droë woestyn- of steppe-klimaat met 'n gemiddelde jaarlikse temperatuur van meer as 18°C. Die gemiddelde temperatuur is dus matig tot warm. Jong T. esculentum-plante is volgens Lee (1979) hoogs gevoelig vir koue. Aan die einde van 'n groeiseisoen sal die bogrondse dele van die plante geleidelik afsterf namate dit kouer word. Die proses word egter verhaas sodra die eerste werklike koue (ryp) intree.

2.4 VERPLANTING VANAF WIERDAPARK NA ROODEPLAAT

Vier-en-veertig volwasse plante is vanaf Wierdapark-omgewing na Roodeplaat verplant. Die verplanting is om twee redes onderneem, nl.:

1. die plante neem 4 tot 5 jaar om vanaf kiemplant tot volwasse blomdraende, saadproduserende plant te ontwikkel, en
2. op Roodeplaat kon 'n relatief beheerbare en veilige omgewing geskep word, waarbinne eksperimente wat nie in die natuurlike omgewing (veld) uitgevoer kan word nie, onderneem kon word.

Die verplanting het gedurende Augustus (winter rusperiode) 1988 plaasgevind. Die plante wat uitgegrawe is, is willekeurig gedurende die voorafgaande seisoen gekies. Die plante is met geverfde houtpaaltjies gemerk. 'n Kleurkode is gebruik om tussen die Langstamper- (L/s) en Kortstamper- (K/s) plante te onderskei. Twee-en-twintig plante van elke blomtipe is uitgehaal.

Die plante is vanaf 'n privaateiendom (Fig. 2.7A) te Wierdapark verkry. Die omgewing word deur dolomitiese gesteentes gekenmerk. Pikke, grawe en koevoete is gebruik. Heelwat moeite is ondervind om die knolle so heel as moontlik uit te haal. Soms moes die dolomietklip rondom die knol weggekap word. Die knolle is oor die algemeen met relatief min skade uitgehaal. Die penwortel-gedeelte (lang dun verlenging) van sommige knolle het egter afgebreek. Al die knolle is eers deeglik met 'n swawel-oplossing bespuit en gelaat om droog te word, waarna al die wonde (koevoetgate en afgebreekte punte) met kommersiële "Tree sealer" verseël is. Die knolle is oornag gelaat om droog te word en na die tweede of derde dag geplant.

Voordat die knolle geplant is, is elkeen se mates (massa, lengte en omtrek) geneem (Tabel 2.4). Die knolle se groottes varieer van relatief klein, massa van 4 kg (L4), tot relatief groot, massa van 70 kg (R13). Groot knolle met massas van soveel as 80 kg en 250 kg is al in Botswana opgegrawe (Bousquet, 1982). Die knolle se vorm is baie deur die dolomiet beïnvloed en heelwat afwykende vorms van die algemene vorm wat in sanderige gebiede verkry word, het voorgekom (Fig. 2.7B,C).

TABEL 2.4 Mates (massa, lengte en omtrek) van die Tylosema esculentum knolle wat oorgeplant is.

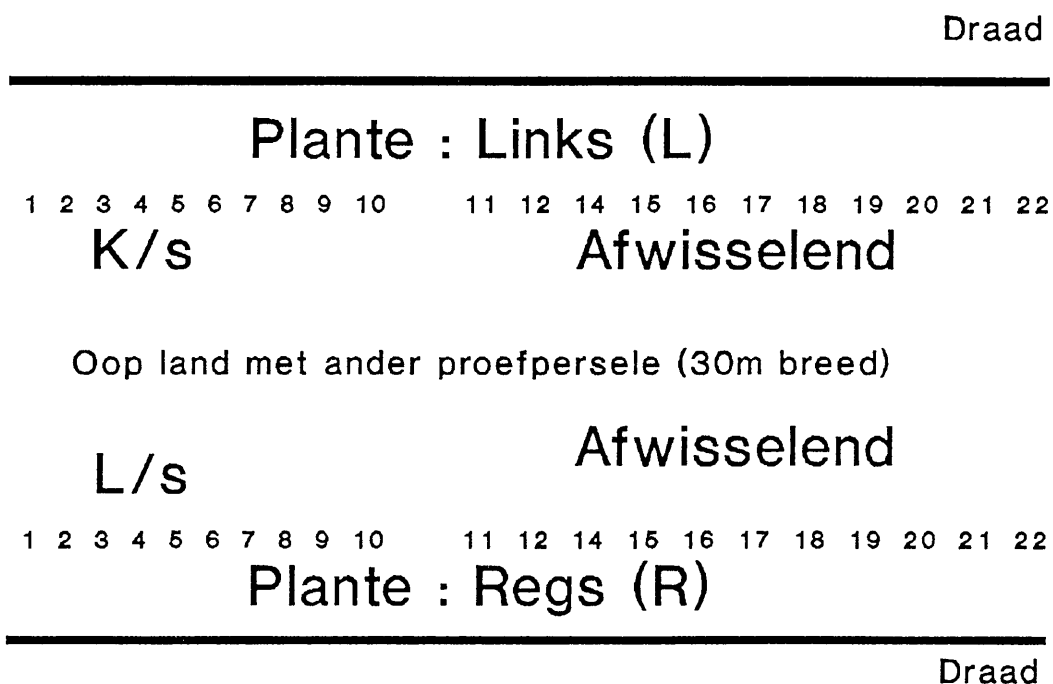
Kortstamper				Langstamper			
Plt. nr.	Massa Kg	Lengte cm	Omtrek cm	Plt. nr.	Massa Kg	Lengte cm	Omtrek cm
L1	18	90	92	R1	39.5	110	118
L2	9.5	95	61	R2	12.5	80	67
L3	36	112	103	R3	32	92	125
L4	4	66	44.5	R4	11.5	80	75.5
L5	16.5	120	57.8	R5	15.5	86.5	90
L6	9.7	80	76	R6	7.5	80	63
L7	10	100	60	R7	6	100	33.5
L8	14	76	82.5	R8	9	92	72
L9	8	78	50	R9	37	93	125
L10	13.5	91	74	R10	34.5	100	130
L11	31	79	123	R11	64	102	162
R12	36	103	105	L12	41	106	135
L13	63	74	190	R13	70	96	165
R14	14	102	76	L14	28	91	110
L15	55	90	161	R15	10.5	65	53
R16	12	61	74	L16	24	95	92
L17	26	54	112	R17	24	100	92
R18	23.5	72	100	L18	30	97	109
L19	9	60	65	R19	27	70	140
R20	52	130	138	L20	13.5	82	66
L21	40	110	114	R21	6	50	70
R22	11	77	70	L22	4.5	65	46

FIGUUR 2.7

- A. Die omgewing te Wierdapark waarvandaan Tylosema
esculentum-knolle verplant is.
- B. Knolvorm in sanderige grond.
- C. Knolvorm in dolomitiese grond.
- D. Tylosema esculentum-ranke wat gedurende die 1988/89 seisoen
teen en oor drade opgeryg is.
- E. Tylosema esculentum-ranke wat gedurende die 1989/90 seisoen
deur ogiesdraad geryg is.



Die proefperseel te Roodeplaat, waar die plante oorgeplant is, is in teenstelling met Wierdapark, meer kleiagtig sonder enige dolomitiese klip. Die gate waarin die knolle geplant is, is met behulp van 'n hidroliese graaf gegrawe. Die gate moes in sommige gevalle opgevolg word wat na die eerste reën in sommige gevalle die insinking van die knol tot gevolg gehad het. Een of twee knolle het waarskynlik as gevolg hiervan nie weer gebot nie. Vir 'n uiteensetting van die proefarea vergelyk Figuur 2.9.



FIGUUR 2.9 Proefplan vir Tylosema esculentum te Roodeplaat Landbounavorsingstasie. R en L is die kodes om die plante regs en links van die proefarea te onderskei.

Die plante se stingels is gedurende die 1988/89 seisoen teen en oor drade geryg wat tussen afwisselende paaltjies gespan is (Fig. 2.7D). Dit is gedoen om die groeipunte uit die klei op te tel en daaruit te hou. Dit was veral 'n probleem wanneer dit baie reën en die land verspoel het. Die sagte groeipunte word dan deur die klei toegespoel en indien dit nie gou genoeg uitgelig word nie "brand" hulle dood of die boonste grondlaag word hard rondom die groeipunte. Jong ranke wat nog te kort is, is met behulp van houtpaaltjies gelig. Elke plant is genommer om uitkenning en rekordhouding te vergemaklik. Gedurende die seisoen 1988/89 het 41 van die 44 plante gebot. Die plante het egter heelwat later gebot as plante in die natuurlike habitat te Wierdapark. Dit kan wees as gevolg van die versteuring tydens verplanting. Blomme en peule het slegs by sommige plante in dié seisoen, voorgekom (Tabel 2.5).

Gedurende die 1989/90 seisoen is daar besluit om ogiesdraad plat oor die knolle tussen die paaltjies te span (Fig. 2.7E). Die jong ranke kon dan vroeg reeds deur die ogiesdraad geryg word en so uit die klei gehou word. Die heel jong lote wat nog te kort was om te ryg, is egter nog steeds met behulp van houtpaaltjies uit die klei gehou. Die span van ogiesdraad en die feit dat die ranke dan net daarop gelê het, sonder om dit in mekaar te ryg soos die vorige seisoen, het die insameling van data (metings van veral stingellengte) baie vergemaklik. Gedurende die seisoen 1989/90 het ses van die plante nie gebot nie, twee plante was van dié wat die vorige seisoen nie gebot het nie, naamlik R7 en R20. R1 het in die begin van die seisoen gelyk asof dit wou bot, maar is waarskynlik deur termiete, wat by die plant waargeneem is, beskadig.

TABEL 2.5 Die groeiprestasie en saadopbrengste van die verplante Tylosema esculentum-plante gedurende die 1988/89 en 1989/90 seisoene.

Kortstamperplante						
Pfl. nr.	Gebot '88/89	Aantal '89/90	peule '88/89	Aantal '89/90	sade '88/89	'89/90
L4	+	+	3	7	6	9
L2	+	+	18	10	26	13
L3	+	-	9	0	12	0
L4	+	+	0	0	0	0
L5	+	+	36	0	63	0
L6	+	+	0	15	0	17
L7	+	+	0	0	0	0
L8	+	+	0	35	0	42
L9	+	+	2	6	2	6
L10	+	+	2	9	2	15
L11	+	+	0	40	0	46
R12	+	+	1	13	1	17
L13	+	+	1	2	1	2
R14	+	-	0	0	0	0
L15	+	+	126	20	181	24
R16	+	+	0	20	0	35
L17	+	+	51	48	83	64
R18	+	+	3	43	3	48
L19	+	+	0	10	0	14
R20	-	-	0	0	0	0
L21	+	+	46	32	80	43
R22	+	+	0	41	0	67
Langstamper						
R1	+	-	0	0	0	0
R2	+	+	0	3	0	5
R3	+	+	0	9	0	12
R4	+	+	4	5	6	8
R5	+	-	0	0	0	0
R6	+	+	68	24	118	30
R7	-	-	0	0	0	0
R8	-	+	0	15	0	15
R9	+	+	1	21	2	26
R10	+	+	6	1	12	1
R11	+	+	13	18	24	30
L12	+	+	36	6	44	7
R13	+	+	35	50	63	84
L14	+	+	0	1	0	3
R15	+	+	0	2	0	2
L16	+	+	0	14	0	16
R17	+	+	8	32	13	39
L18	+	+	0	26	0	35
R19	+	+	85	85	118	116
L20	+	+	0	1	0	1
R21	+	+	17	23	26	43
L22	+	+	14	10	18	14

R5, R14 en L3 is drie plante wat wel die vorige seisoen gegroei het, maar nie gedurende 1989/90 nie. Vruggvorming gedurende die 1989/90 seisoen was redelik goed. Plante wat gedurende die 1988/89 seisoen goed peule geproduseer het, het egter nie noodwendig gedurende die 1989/90 seisoen goed geproduseer nie, en omgekeerd (Tabel 2.5). Dit is moontlik dat daar 'n tendens kan wees dat 'n plant een groeiseisoen baie vrugte vorm en die volgende groeiseisoen rus. Die tendens sal egter eers bevestig kan word deur herhaaldelike waarneming en rekordhouding oor 'n paar seisoene.

2.4 SAMEVATTING

T. esculentum het 'n wye verspreiding in Suidelike Afrika. Dit is moeilik om sonder 'n diepgaande ekologiese studie presies te stipuleer watter faktore die verspreiding van die spesie bepaal. Dit wil egter voorkom asof die grondtipe, veral kalk- en dolomitiese eienskappe, die primêre faktore kan wees. Klimaat speel skynbaar nie so 'n bepalende rol nie. Die kombinasie van grond en klimaat kan egter hoogs bepalend wees.

Bewys is gelewer dat hierdie spesie in sy volwasse stadium wel met 'n groot mate van sukses verplant kan word. Voldoende voorsorgmaatreëls teen swaminfeksie moet egter getref word.

HOOFSTUK 3

ORGANOGRAFIE EN FENOLOGIESE ONTWIKKELING

3.1 INLEIDING

Tylosema esculentum is reeds deur Coetzer (1982) tydens 'n vergelykende studie van T. esculentum en T. fassoglense morfologies beskryf. In teenstelling met Coetzer (1982) word in hierdie studie die organografie in terme van die fenologiese ontwikkeling gedurende 'n seisoen beskryf. Fenologie word deur Lieth (1974) as 'n studie van die voorkoms van biologiese gebeure, die biotiese en abiotiese kragte wat die gebeure bepaal en die inter-verwantskappe tussen fases, beskou. In hierdie studie is gepoog om die verband tussen die fases, veral ten opsigte van die invloed van die aanvang van die reprodktiewe fase op stingel- en blaaronwikkeling, te bepaal. Slegs 'n klein populasie wat te Roodeplaat Navorsingstasie gevestig is, is bestudeer.

Volgens Hunt (1982) is daar geen vaste definisie vir groei nie. Hy omskryf groei as 'n onomkeerbare verandering oor tyd. Die verandering is hoofsaaklik in grootte, dikwels in vorm en soms in aantal. Plantgroei-analise is 'n relatief akkurate bepaling of meting van die totale gedrag van 'n plant oor 'n bepaalde tydperk. Die fisiese bepaling van groei word verkry deur metingsdata op vaste

tydsintervalle gedurende die groeiseisoen in te samel. Die data word met behulp van gepaste krommes geïnterpreteer. Hunt (1982) beskou dit as die funksionele benadering tot plantgroei-analise.

Deur 'n vergelyking van die gepaste krommes vir stingelontwikkeling, toename in aantal bloeiwyses en vrugontwikkeling, kan 'n Fenogram ter aanduiding van die fenologiese ontwikkeling van 'n plant, gekonstrueer word. Dié benadering wyk af van die persentasiewaardes wat normaalweg in fenologiese studies gebruik word (Huntley, 1970; Zietsmann, 1988).

Die uiteindelijke doel van die organografies-fenologiese studie is om 'n begrip van die groei en ontwikkeling van T. esculentum oor tyd, onder relatief natuurlike toestande, te bepaal. Dié begrip is veral van belang in die moontlike latere implementering van doelmatige benuttingstrategieë vir Tylosema-soorte.

3.2 METODES

Die organografiese ontwikkeling van die aangeplante populasie te Roodeplaat is gedurende die 1988/89- en 1989/90-seisoene waargeneem. Die algemene voorkoms en groei van die plante, veral aan die begin van die seisoen, is genoteer.

Gedurende die 1989/90-seisoen is data vir die bepaling van die fenologiese ontwikkeling van T. esculentum, gedurende een groeiseisoen, ingesamel. Die data is verkry deur willekeurig tien

plante van elke blomtipe aan die begin van die 1989/90-seisoen te kies. Alle plante is aanvanklik gemonitor om vas te stel watter plante min of meer op dieselfde stadium begin bot. Twintig plante is uiteindelik uit die populasie van 44 gekies. Knolgrootte en gevolglik ouderdom, is nie in ag geneem by die keuse nie. Daar is geredeneer dat ouderdom nie 'n invloed sou hê nie, aangesien die plante elke seisoen nuwe lote vorm. Geen een van die verplante plante was jonger as vyf jaar nie, en daarom is aanvaar dat almal sou blom en vrugte vorm.

Een hoofstingel per plant is gemerk, asook twee 1ste orde-systingels per hoofstingel. Die gekose systingel is gewoonlik naby die basis van die hoofstingel (proksimaal) geleë. Alle metings is op die gemerkte stingels geneem. Indien 'n hoofstingel se groeipunt sou afbreek of doodgaan is die aanname gemaak dat die systingel direk agter die afgebreekte groeipunt, groei sou voortsit asof dit die hoofstingel sou wees. Daardie systingel se groei en ontwikkeling is dan gemeet.

Beide die hoof- en systingels se lengtetoenname is weekliks met behulp van 'n maatband gemeet. Die totale lengte van die stingels is elke keer gemeet. Die aantal blare per stingel is weekliks bepaal. Die jongste blaar wat onderskei kon word, is met Tipp-ex gemerk. Die nuut gevormde blare vanaf die merkie is weekliks by die vorige week se totaal getel. Die dikte-toename van die gemerkte hoofstingel is ook bepaal. 'n Merk is 10 cm vanaf die oorsprong van die hoofstingel gemaak waar die meting elke keer geneem is.

Die blaarontwikkeling van twee blare per hoof- en systingel is bepaal. Die betrokke blare is gemerk en die ontwikkeling in lengte en breedte is gemeet. Die toename in blaaroppervlakte is bereken.

Die toename in aantal bloeiwyses, en uiteindelijke totale aantal bloeiwyses per gemerkte stingels, is bepaal. Getelde bloeiwyses is met Tipp-ex gemerk. Die blomknopontwikkeling van twee blomknoppe per bloeiwyse is gemeet. Die ontwikkeling is vir gemiddeld twee tot drie bloeiwyses per gemerkte stingel bepaal. Die eerste meting kon eers geneem word wanneer die blomknop min of meer 5mm lank was. Indien die meting vroeër geneem word, breek die blomknop maklik af. Die ontwikkeling vanaf net-net identifiseerbare blomknop tot die meetbare blomknop neem gemiddeld sewe dae, en word die sewe dae in berekening gebring by die bepaling van die blomknopontwikkeling oor tyd.

Die vrugontwikkeling van alle beskikbare vrugte per gemerkte stingel is bepaal. Die ideaal was om die ontwikkeling van vier vrugte per stingel te meet, maar weens predasie en die abortering van jong vrugte kon die ideaal egter nie altyd verwesenlik word nie. Die toename in lengte en breedte van die vrugte is bepaal. Weens 'n tekort aan vrugte is daar nie tussen die ontwikkeling van een- en tweesadige vrugte onderskei nie.

'n Datavel vir die geordende insameling van data is ontwerp. Data is tot Januarie 1990 weekliks en daarna tweeweekliks ingesamel. Ingesamelde data is vanaf die datavelle weekliks oorgedra na werkkaarte vanwaar die onderskeie statistiese verwerkings onderneem is. In alle gevalle is daar op 'n moontlike betekenisvolle verskil

tussen die Lang- (L/s-) en Kortstamperblomtipes (K/s-) gelet. Al die statistiese verwerkings is deur die Afdeling Data-biometriese dienste van die Departement Landbou-ontwikkeling gedoen. Statistiese verwerkings is op 'n funksionele benadering deur die pas van geskikte krommes gedoen. Logistiese passing van krommes is met behulp van die statistiese program Genstat 5 Rel. 1.2 verkry. Die persentasie variasie (R^2) van die krommes word in alle gevalle aangedui. Die persentasie variasie is 'n aanduiding van die persentasie variasie van Y wat deur die verandering in X verklaar kan word, met ander woorde 'n R^2 van 99.8% beteken dat slegs 0.2% van die variasie van Y nie verklaar kan word nie. Dit is ook 'n aanduiding dat daar 'n besondere hoë korrelasie tussen die waargenome Y-waardes is.

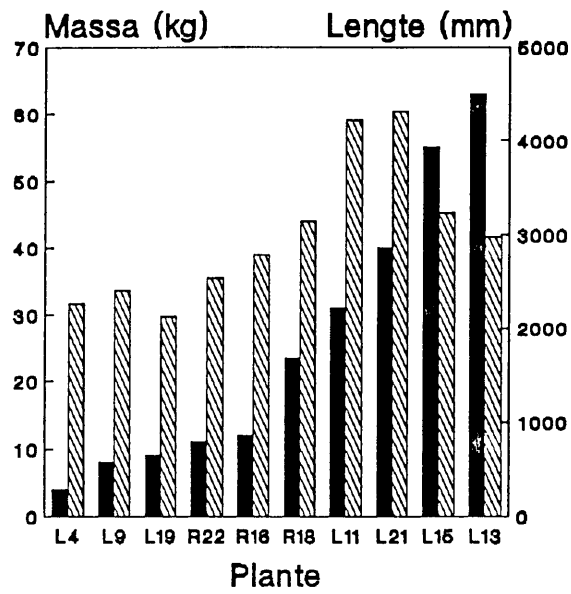
Die krommes verteenwoordig hoofsaaklik die groei van die vroegste gevormde hoofstingels en die 1ste orde-systingels. Daar kan aanvaar word dat die groei en ontwikkeling van die stingels oor die algemeen dieselfde tendens sal toon. 'n Fenogram kan dus na aanleiding van die aanname uit die bepaalde fenologiese data, gekonstrueer word.

3.3 RESULTATE EN BESPREKING

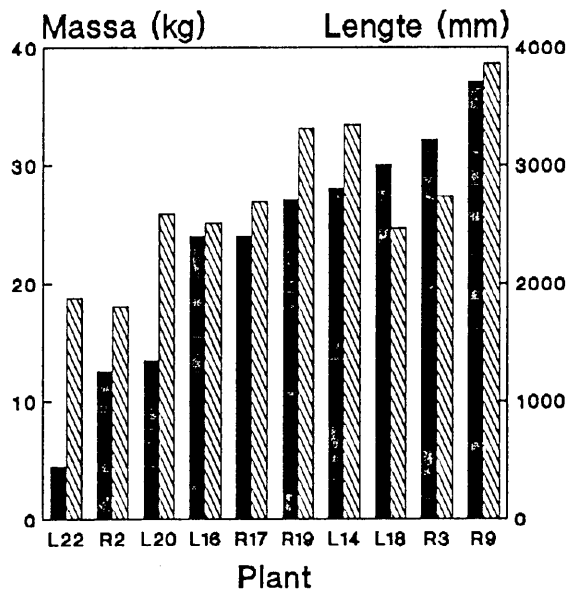
3.3.1 Organografie en fenologiese ontwikkeling

Stingelontwikkeling

Die bogrondse ranke van T. esculentum kan baie lank word. Powell (1987) het ranke van vier tot ses meter lank teëgekomp. Die stingellengtes wat tydens die opname gemeet is varieer tussen 1.7m en 4.3m. Die lengte wat die hoofstingels per individuele plant bereik blyk nie gekoppel te wees aan knolmassa (ouderdom) nie (Fig. 3.1). Gedurende 1989 het agt van die 44 plante reeds gedurende Junie gebot. Meestal is slegs een tot vier kort uitlope gevorm. Twee plante, R10 en R17, het soveel as agt en sewe uitlope onderskeidelik gehad. Die vroeë aktivering van die adventiefknoppe was waarskynlik as gevolg van die afsny van die ranke aan die einde van die vorige seisoen, terwyl dit nog relatief groen was. Die koue aan die einde van Julie en aan die begin van Augustus het egter die jong uitlope gedood. Die meeste plante het vanaf middel Augustus, hoofsaaklik einde Augustus, begin bot. Die toename in hoofstingelaantal vind hoofsaaklik in September plaas (Fig. 3.2 en 3.4). Plante wat relatief vroeg in Augustus begin bot het, het lank in die aktiewe adventiefknopstadium gebly voordat stingelgroei en -verlenging in September werklik 'n aanvang geneem het. Die meeste plante het egter reeds teen September gebot. In die periode einde Augustus tot die middel van September vind hoofsaaklik stadige stingelverlenging plaas (Fig. 3.4). Geen nuwe hoofstingels word na September gevorm nie (Fig. 3.4). Die gemiddelde aantal hoofstingels per plant vir K/s-plante is 6 (± 2), vir L/s-plante 4 (± 1) en vir die hele populasie 5 (± 2).



A ■ Knolmassa ▨ Stingellengte



B ■ Knolmassa ▨ Stingellengte

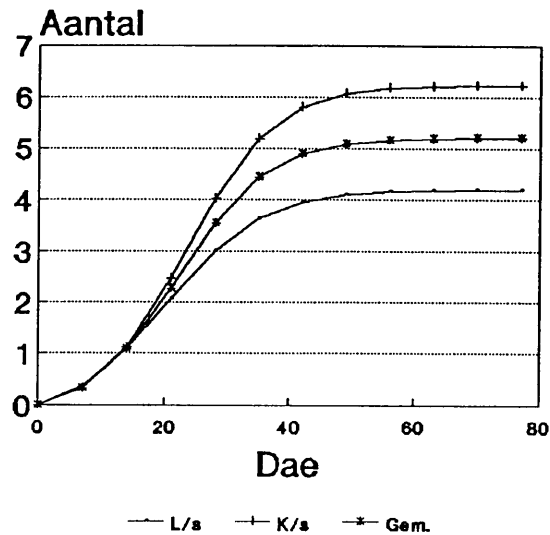
FIGUUR 3.1 'n Histogrammatiese vergelyking van knolmassa in ooplopende waarde en stingellengtegroei van die proefplante.

a. Kortstamperplante.

b. Langstamperplante.

Twee plante, L2 en R10, het opvallend later as al die ander plante gebot. R10 is een van die plante wat vroeg in Junie gebot het en soveel as agt nuwe lote gevorm het. Die afsterf van die jong lote gedurende die koue maande is miskien die rede waarom die plant heelwat later eers weer gebot het. Teenstellend hiermee is egter R17 wat ook relatief baie lote gevorm het en tog ook weer saam met die ander plante gebot het. Aangesien L2 nie in Junie gebot het nie, is dit moeilik om te verklaar waarom dit so laat gebot het. Dus kan die vroeë bot van plante in Junie nie noodwendig as dié oorsaak vir die laat bot van sommige plante beskou word nie. Die algemene tendens vir die bot van die populasie te Roodeplaat is egter vanaf einde Augustus, tot die begin van September.

Die plantpopulasie te Wierdapark het twee verskillende bot-reaksies getoon. Plante in 'n veld waar 'n welige grasstand is, het teen einde Oktober nog nie almal gebot nie. Slegs 33% van 18 gemerkte plante het gebot. Teenstellend hiermee het al die plante in 'n nabygeleë gebied almal min of meer dieselfde botpatroon as dié te Roodeplaat gevolg. Laasgenoemde stuk veld het as gevolg van 'n brand 'n minder welige grasstand gehad. Die vroeë en later bot van hierdie twee populasies binne 'n kilometer radius, is waarskynlik as gevolg van die verskil in grasstanddigtheid. Die plante in die gebrande veld ondervind baie minder stremming as die in die ongebrande veld. Die jong sagte groeipunte in die gebrande veld hoef nie hul weg deur digte graspolle te dwing nie. Daar is 'n groot ooreenkoms tussen die botpatrone van die populasie te Roodeplaat (met geen gras in die proefarea) en die botpatroon van die plante in die gebrande veld.



Persentasie variasie: L/s = 99.8
 K/s = 99.5
 Gem. = 99.8

FIGUUR 3.2 Die toename in hoofstingelaantal van *Tylosema esculentum*-plante oor 'n tydperk van 80 dae, vanaf Augustus tot die middel van September.

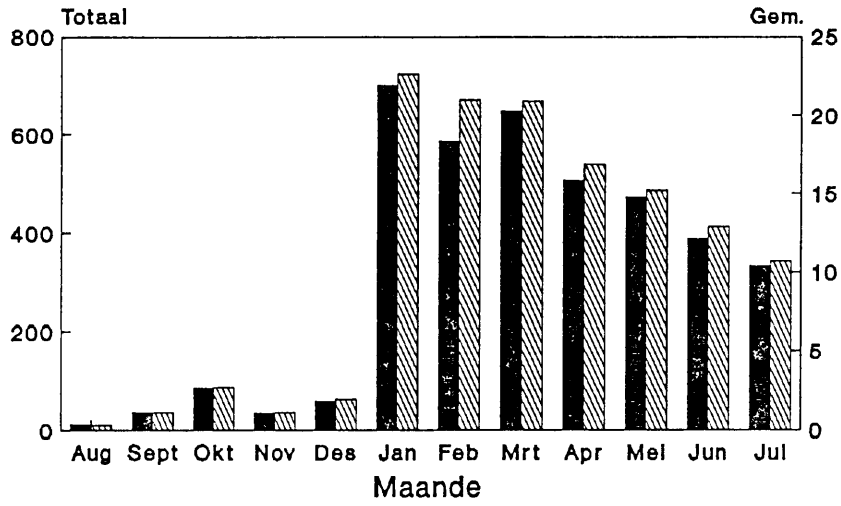
In die Abe Bailey Natuurreservaat het *T. esculentum*-plante wat in 'n gebrande strook voorgekom het, min of meer dieselfde botpatroon as dié te Roodeplaat en in die gebrande veld te Wierdapark gehad. Daarteenoor was plante in die dieselfde gebied, maar nie in die gebrande strook nie, se groei- en ontwikkeling stadiger as dié van die plante in die gebrande strook. Die ontwikkeling was egter nie so stadig soos die ontwikkeling van die plante in die welige onbenutte veld te Wierdapark nie. Die veld word deur die diere in die reservaat benut en is dus nie so welig soos die veld te Wierdapark nie.

Dit wil dus voorkom asof die aanvanklike bot, groei en ontwikkeling van T. esculentum sterk deur grasstanddigtheid beïnvloed word. Dit is veral aanvanklike stingelverlenging wat beïnvloed word. Hoe weliger die grasveld waarin die plante groei, hoe stadiger gaan die nuwe groeiknoppe oor tot stingelontwikkeling en -verlenging. Die direkte invloed van brand op die groei en ontwikkeling van die plante is nie ondersoek nie. Bousquet (1982) beweer egter dat T. esculentum-plante beter saadopbrengste ná 'n brand lewer. Reënval, veral in gebiede soos Namibië, kan blykbaar 'n bepalende faktor vir bot en stingelontwikkeling wees. Austermühle (1989) beweer dat reënval van tussen 30 en 40 mm 'n vereiste is voordat T. esculentum-plante in Namibië sal bot. Die reënval kom gewoonlik eers so laat as Desember voor. Volgens hom sal die plante al in Oktober - November bot indien hulle meer as 50 mm reën kry. Soos reeds genoem het die plante te Roodeplaat vanaf die middel tot einde Augustus begin bot. Die totale reënval vir Augustus en September 1989 was onderskeidelik 10 mm en 34 mm (Fig. 3.3 b). Dit lyk dus nie asof die reënval in dié twee maande 'n bepalende faktor was nie. Die heelwat hoër reënval in Julie 1989 (Fig. 3.3 a) het waarskynlik al die nodige vog voorsien wat nodig was om die knol te stimuleer om te bot.

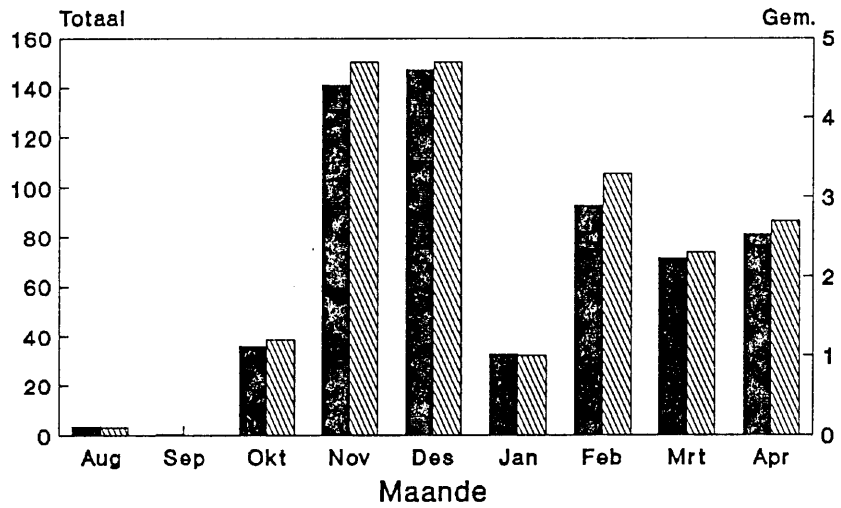
Jong groeipunte is sag en pienk-rooibruin. Dit is as gevolg van 'n digte pienk tot rooibruin haarkleed wat die jong dele bedek. Die groeipunte is koue gevoelig en word ook beskadig deur klei-aanpakking (waargeneem te Roodeplaat). Die ranke groei modulêr (Coetzer, 1982). Elke module bestaan opeenvolgend uit 'n vegetatiewe en 'n generatiewe fase. Daar word in die studie onderskeid gemaak tussen 1ste orde- en 2de orde-systingels wat almal ook modulêr groei.

Die rede vir die onderskeid sal met die verloop van die bespreking duidelik word. Die algemene tendens vir lengtegroei en ontwikkeling van die 1ste orde-systingels korreleer goed met die groei en ontwikkeling van die hoofstingels (Fig. 3.5 en 3.6). Die sterkste ontwikkelde 1ste orde-systingels is proksimaal op die hoofstingel geleë.

Stingelverlenging vind nie net direk agter die stingelgroei-punt plaas nie, maar ouer modules dra ook nog tot die stingelverlenging by. Die totale lengte van elke stingel is elke keer gemeet. Die toename in stingelgroei is tipies sigmoïdaal. Lengtetoe-name is aanvanklik vir die eerste 20 tot 40 dae, gedurende Augustus en September, baie stadig, groei slegs ± 500 mm. Gedurende Oktober tot Desember, vir ongeveer 70 dae, is die stingellengtegroei vinnig, groei dan ± 2000 mm. Gedurende Desember neem die groeitempo af en na omtrent 130 dae van groei, aan die einde van Desember, staak stingelverlenging (Fig. 3.4 en 3.5). Lengtegroei van die 1ste orde-systingels duur langer (± 140 dae) as die van die hoofstingels en is ook nie heeltemal so vinnig soos die van die hoofstingels nie. Die 1ste orde-systingels groei slegs ± 1500 mm gedurende hul 90 dae vinnige groeiperiode (Fig. 3.6 en 3.10). Die systingels word ook nie so lank soos die hoofstingels nie. Lengtegroei van die 1ste orde-systingels staak teen die einde van Januarie. Daar is geen betekenisvolle verskil in die algemene groei- en ontwikkeling van die hoofstingels en 1ste orde-systingels van L/s- en K/s-plante nie.

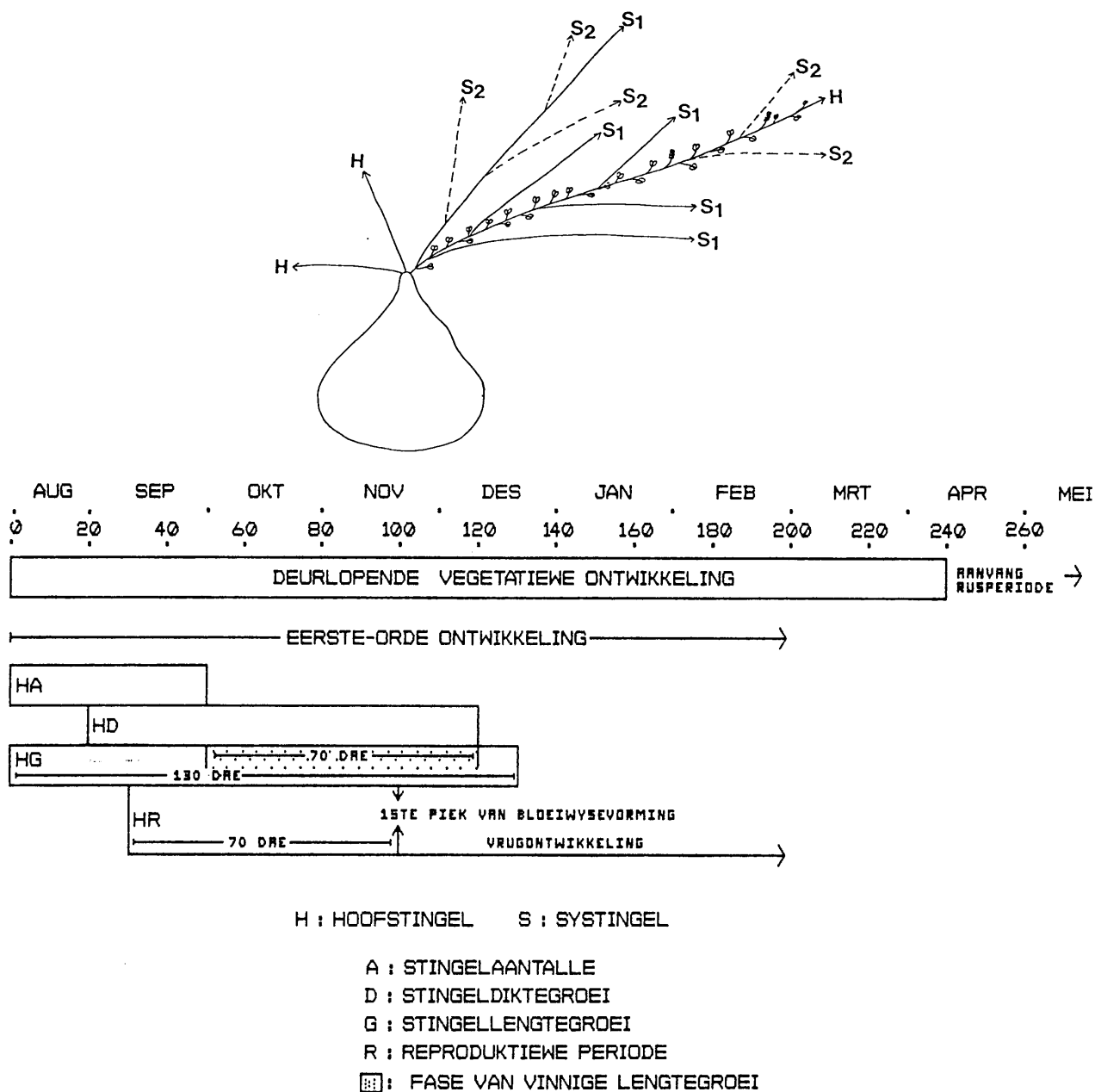


A Tot. reënval (mm) Gem. reënval (mm)

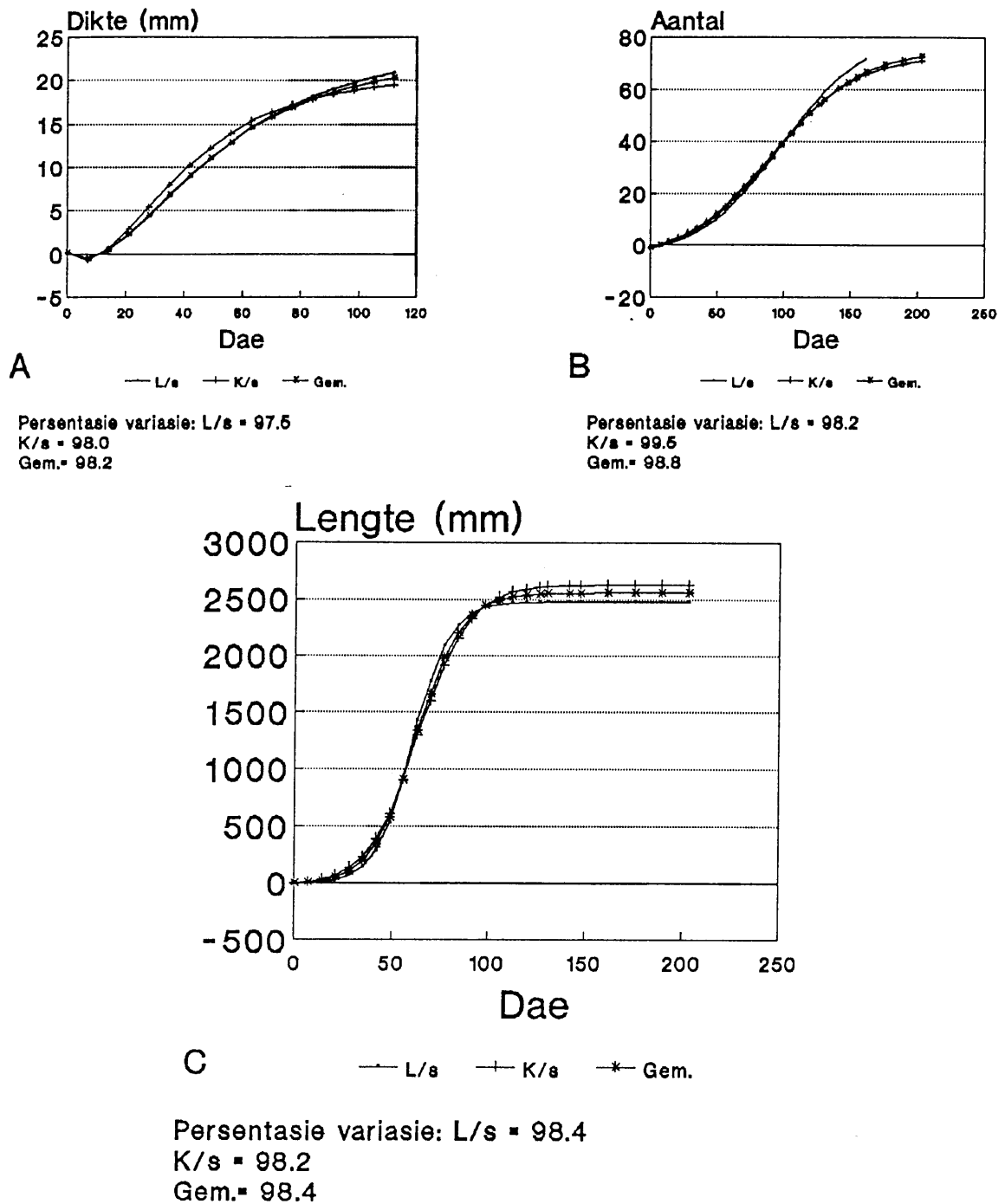


B Tot. reënval (mm) Gem. reënval (mm)

FIGUUR 3.3 Die totale en gemiddelde maandelikse reënval vir Roodeplaat gedurende die 1988/89 (a) en 1989/90 (b) groeiseisoene (Weerburo, 1989).

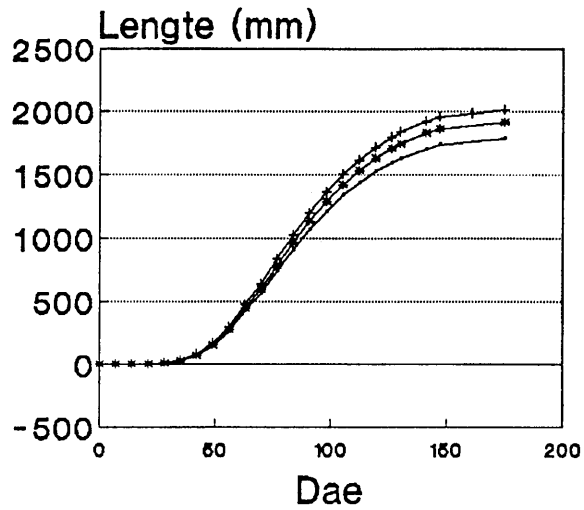


FIGUUR 3.4 Fenologiese ontwikkeling van die hoofstingels van Tylosema esculentum.



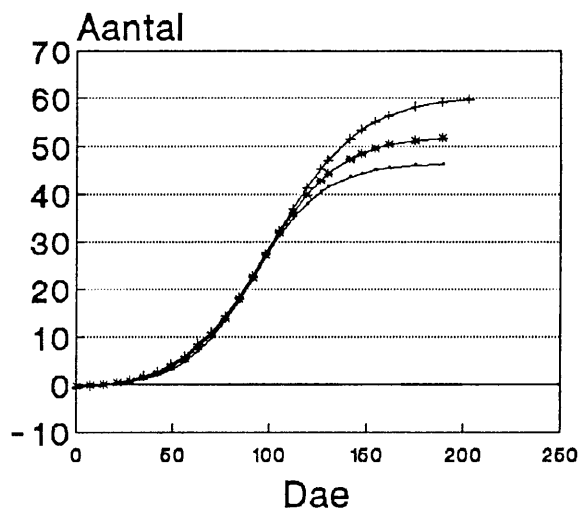
FIGUUR 3.5 Die groei en ontwikkeling van die hoofstingels van *Tylosema esculentum* in die 1989/90-groeiseisoen.

- a. Toename in stingeldeursnee.
- b. Toename in blaaraantalle.
- c. Toename in stingellengte.



A — L/s — K/s — Gem.

Persentasie variansie: L/s = 99.1
 K/s = 98.2
 Gem. = 98.7



B — L/s — K/s — Gem.

Persentasie variansie: L/s = 99.0
 K/s = 99.5
 Gem. = 98.9

FIGUUR 3.6 Die groei en ontwikkeling van die 1ste orde-systingels van *Tylosema esculentum* in die 1989/90-groeiseisoen.

a. Toename in stingellengte.

b. Toename in blaaraantalle.

Toename in hoofstingeldeursneë 10 cm vanaf die oorsprong, vind hoofsaaklik gedurende September tot Desember, vir 'n periode van 'n 100 dae, geleidelik plaas (Fig. 3.4 en 3.5). Die gemiddelde hoofstingeldeursneë vir L/s-plante is 18.8 (\pm 3.4) mm en dié vir K/s-plante is 19.7 (\pm 1.8) mm. Coetzer (1982) het bevind dat die stingeldeursneë varieer tussen ses en twaalf millimeter. Hy onderskei egter nie tussen hoof- en systingels nie.

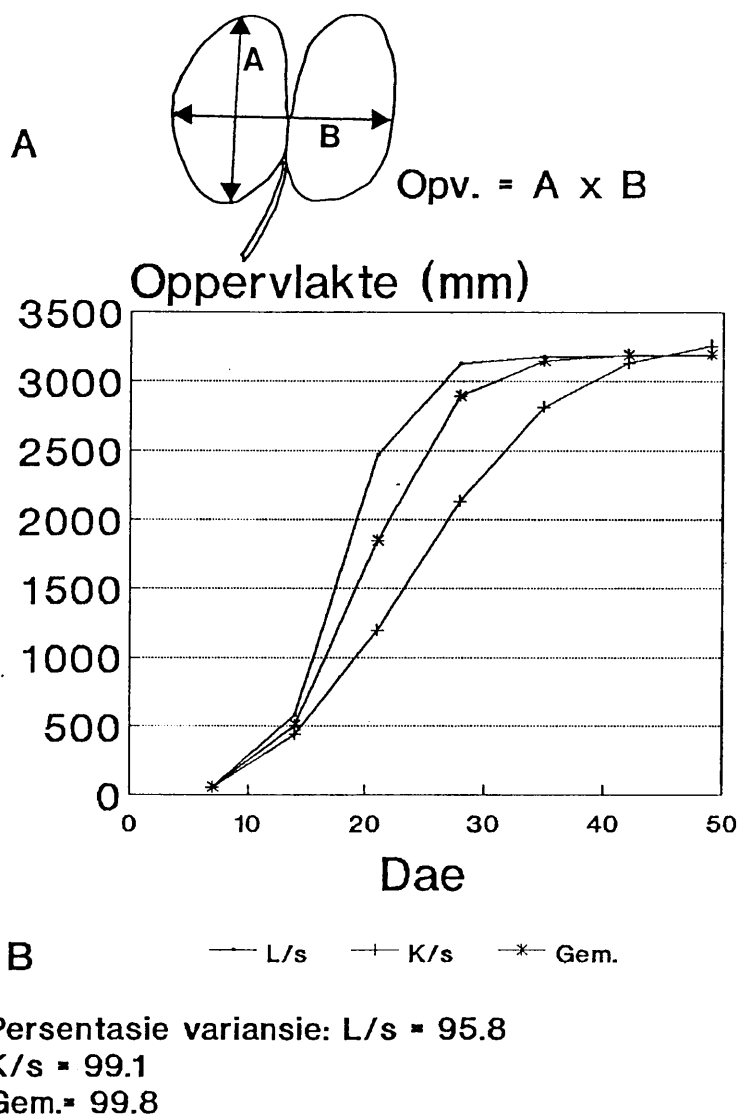
In ooreenstemming met die bevindings van Coetzer (1982) is bevind dat die aanvanklike differensiëring van die blare nie met die aanvanklike vinnige groei en ontwikkeling van die stingels tred hou nie. Daar is 'n duidelike verband tussen toename in blaaraantalle en toename in stingellengte (Fig. 3.5 en 3.6). Toename in blaaraantalle is meer geleidelik as die toename in stingellengte, veral by die hoofstingels. Dit is waarskynlik omdat lengtegroei nie net agter die groeipunt, soos reeds bespreek, plaasvind nie. Die blare is soms nog klein en onderontwikkel wanneer die stingels al langer as 'n meter is. Die stingels vertoon dan aanvanklik kaal. In uiterste gevalle kan die blaarontwikkeling vir amper twee maande agterweë bly. Plante R12 en R13 te Roodeplaat het eers in die tweede week van November enige blaargroei ná 'n goeie reën bui getoon. Soortgelyke plante is in Wierdapark en Abe Bailey Natuurreservaat teëgekóm. Volgens Auster mühle (1989) vorm die plante in Namibië aanvanklik eerder blomme as wat die blare tot volwassenheid differensieer. Daar kan dan gespekuleer word dat die verskynsel 'n aanpassing kan wees om vogverlies, terwyl blomme gevorm word, soveel as moontlik te beperk. Die reprodúktiewe funksies van die plante word waarskynlik in die kort seisoen met die lae reënval, bo blaardifferensiëring bevoordeel.

So sal die oorlewing van die plante in die droë gebiede dus verseker kon word. Dieselfde neiging is egter ook by sommige plante in Wierdapark en te Abe Bailey Natuurresewaat waargeneem. Die vraag ontstaan dan of daar 'n genetiese oorsprong vir hierdie tendens is, en of die voorkoms daarvan by plante in die Transvaal 'n oorblyfsel van 'n aanpassing in baie droë gebiede is?

Blaarontwikkeling

Die blare van *T. esculentum* is apikaal diep gelob en elke lob vertoon niervormig (Fig. 3.7a). Die gemiddelde lengte van die blare is onderskeidelik 4.9 (\pm 1.5) cm en 4.7 (\pm 1.1) cm vir L/s-plante en K/s-plante se blare. Die gemiddelde breedte is 7.4 (\pm 2) cm en 7.1 (\pm 1.7) cm vir L/s-plante en K/s-plante onderskeidelik. Die breedte van 'n lob is min of meer die helfte van die totale breedte van die blaar. Coetzer & Ross (1977) gee die gemiddelde lengte en breedte van die blare vir die spesie in geheel as 3 - 7.5 cm en 4 - 10 cm onderskeidelik aan. Die gemiddelde blaaroppervlakte vir die populasie te Roodeplaat is 39.3 (\pm 21) cm² vir L/s-plante en 35 (\pm 17) cm² vir K/s-plante. Die gemiddelde differensiëringstydperk vir 'n blaar van L/s-plante is 30 (\pm 8) dae en vir K/s-plante 36 (\pm 11) dae. Die tendens vir blaarontwikkeling is vir die lengte, breedte en totale oppervlaktetoename van 'n blaar bepaal. Die tendens is in alle gevalle dieselfde. Die groeikromme vir toename in blaaroppervlakte word in figuur 3.7 weergegee en is tipies sigmoïdaal. Blaarontwikkeling is gedurende die eerste 8 tot 16 dae relatief stadig, waarna ontwikkeling vinnig gedurende die volgende 15 tot 20 dae plaasvind. Blaarontwikkeling is na omtrent 40 dae voltooi. Die gemiddelde blaaroppervlakte van K/s-plante is effens kleiner, maar

nie betekenisvol nie ($p < 0.05$), as die van L/s-plante. Tog neem die differensiëring van die K/s-plante se blare gemiddeld ses dae langer as die van die L/s-plante.



FIGUUR 3.7 Die blaarvorm (a) en blaarontwikkeling in terme van blaaroppervlakte ($A \times B$) (b) van *Tylosema esculentum*-blare.

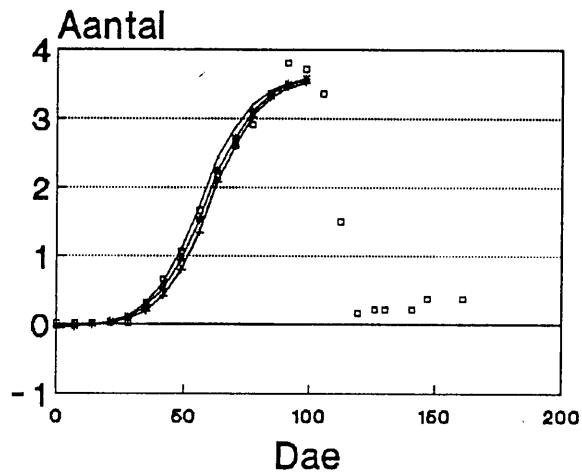
Müller (1989) beweer dat die hardheid van die grond 'n invloed op die ontwikkeling van die blare het. Hy beweer hoe harder die grond hoe yler/kleiner die blare van 'n plant. Volgens Müller (1989) vorm plante in versteurde oop gebiede met min kompetisie meer blaarmateriaal. Die Tylosema-plante kan egter yler vertoon as gevolg van vertraagde ontwikkeling van die blare, en nie omdat die plante noodwendig minder blare gevorm het nie. Dit is egter interessant dat jong, differensiërende blare toegevoeg bly selfs tot so lank as 'n paar dae nadat volwasse grootte bereik is. Waarskynlik is dit ook 'n aanpassing om vogverlies te beperk.

Bloeiwyse-ontwikkeling

Bloeiwyseprimordiums verskyn gedurende September op die hoofstingels; dit is omtrent 30 dae na aanvang van die groeiseisoen (Fig. 3.4 en 3.8a). Bloeiwyses op die 1ste orde-systingels verskyn omtrent 20 dae na aanvang van die 1ste orde-systingellengtegroei (Fig. 3.8b en 3.10). By beide soorte ontstaan die bloeiwyses egter na simpodiale groei. Die 1ste orde-systingels bereik hul piek van bloeiwysevorming baie vinniger as die hoofstingels naamlik binne 50 dae (gedurende November) nadat die eerste bloeiwyse gevorm is, terwyl die hoofstingels hul piek eers 70 dae na die aanvang van bloeiwysevorming, gedurende November, bereik (Fig. 3.4 en 3.8a). Bloeiwysevorming neem dus effens later aanvang op die 1ste orde-systingels as op die hoofstingels, maar omdat die bloeiwyse-ontwikkeling op die 1ste orde-systingels effens vinniger plaasvind as op die hoofstingels, word die piek van bloeiwysevorming op beide stingeltipes so te sê gelyktydig gedurende November bereik (Fig. 3.10). Dit is die sogenaamde eerste hoë intensiteitsblomfase (Coetzer, 1982). 'n Tweede

hoë intensiteitsblomfase kom vanaf einde Januarie tot die begin van Februarie voor. Die bloeiwyses van die fase kom hoofsaaklik voor op later gedifferensieerde systingels, in die studie genoem 2de orde-systingels. Die 2de orde-systingels word eers teen einde November gedifferensieer (Fig. 3.10). Die hoofstingels en 1ste orde-systingels vorm nie weer bloeiwyses in die tweede hoë intensiteitsblomfase nie, omdat nuwe modules nie gedifferensieer word nie. Dus vanaf Januarie vind vrugontwikkeling hoofsaaklik op die hoof- en 1ste orde-systingels plaas terwyl bloeiwyse-ontwikkeling op die 2de orde-systingels plaasvind (Fig. 3.10).

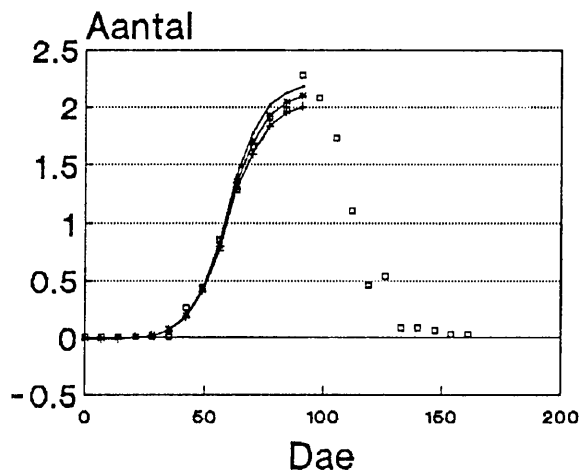
Die ontwikkeling van 'n bloeiwyse vanaf die primordium tot antese van die eerste blom neem gemiddeld vier tot vyf weke vir beide L/s- en K/s-blomtipies. Dit neem min of meer sewe dae vandat die eerste blom oop is totdat die laaste blomknop van 'n bloeiwyse oopgaan. Die gemiddelde blomdraende lewensduur van die bloeiwyses is dus vyf tot ses weke. Daar is 'n tendens dat hoe kleiner die aantal blomknoppe per bloeiwyse is, hoe korter is die blomdraende lewensduur van 'n bloeiwyse. Die gemiddelde aantal blomknoppe vir K/s-plante is 9.3 (± 3) en vir L/s-plante 11.2 (± 4) en dië verskil is betekenisvol by $p < 0.05$ (KV = 34.6). Coetzer (1982) het in sy studie 'n gemiddeld van 15.3 (± 2.8) vir L/s-plante en 14.9 (± 3.4) vir K/s-plante getel, dus ook effens meer blomknoppe by die L/s- as by die K/s-plante. Hy tel egter oor die algemeen meer blomknoppe per bloeiwyse vir beide L/s- en K/s-plante.



A

— L/s	—+ K/s
—* Gem. (gepas)	—□ Gem. (waargeneem)

Persentasie variasie: L/s = 97.8
 K/s = 98.6
 Gem. = 98.6



B

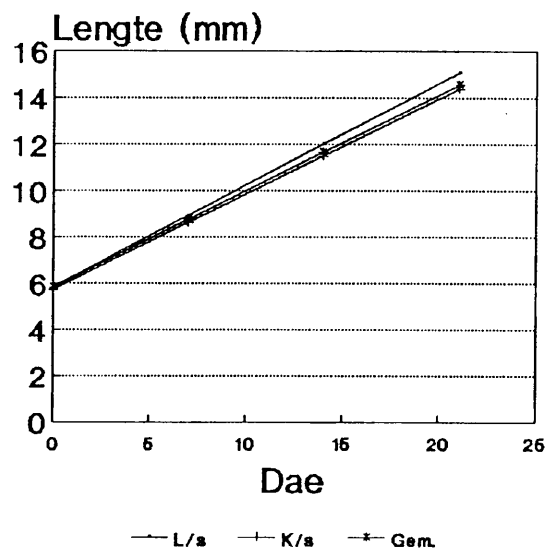
— L/s	—+ K/s
—* Gem. (gepas)	—□ Gem. (waargeneem)

Persentasie variasie: L/s = 98.5
 K/s = 98.4
 Gem. = 98.7

FIGUUR 3.8 Toename in bloeiwyse-ontwikkeling op die hoof- (a) en 1ste orde-systingels (b) van *Tylosema esculentum*.

Blomknopontwikkeling

Die ontwikkeling van die eerste twee blomknoppe van 'n bloeiwyse is vanaf knop- tot blomstadium gevolg (Fig. 3.9). Blomknopontwikkeling duur min of meer 14 tot 21 dae afhangende van die blomknoplengte wat bereik word. Die groeikromme is 'n reguit lyn met 'n geleidelike helling. Die ontwikkeling in lengte en gevolglike differensiëring van die blomdele vind dus relatief geleidelik plaas teen dieselfde tempo. Die gemiddelde blomknoplengte van 'n blomknop kort voor antese is 13.2 (± 2) mm vir K/s-plante en 12.4 (± 2.4) mm vir L/s-plante. Geen betekenisvolle verskil kom ten opsigte van die blomknopontwikkeling van die twee blomtipes voor nie.



Persentasie variasie : L/s = 99.3
K/s = 99.6
Gem. = 100

FIGUUR 3.9 Blomknopontwikkeling oor tyd van die eerste twee blomknoppe van 'n bloeiwyse van Tylosema esculentum.

3.3.2 Konstruering van 'n Fenogram

Die totale fenologiese ontwikkeling van T. esculentum gedurende 'n groeiseisoen word in Figuur 3.10 met behulp van 'n fenogram uitgebeeld. Vegetatiewe groei neem 'n aanvang sodra die eerste tekens van bot voorkom. In die geval van T. esculentum neem groei 'n aanvang vanaf die middel van Augustus wanneer die eerste tekens van bot sigbaar is. 'n Toename in hoofstingelgetalle vind hoofsaaklik gedurende Augustus en September tot aan die begin van Oktober plaas. Die tydperk word hoofsaaklik deur stadige vegetatiewe ontwikkeling gekenmerk. Oktober is die aanvang van vinniger vegetatiewe groei. Die vinnige vegetatiewe ontwikkeling van die hoof- en 1ste orde-systingels duur voort deur Oktober tot Desember en soms tot in Januarie. Gedurende hierdie tydperk neem die bloeiwyse-ontwikkeling ook 'n aanvang (reproduktiewe ontwikkeling) en word die eerste piek van bloeiwyse-ontwikkeling gedurende die middel van November bereik. Dit is die sogenaamde eerste hoë intensiteitsblomfase. Vegetatiewe groei van die hoof- en 1ste orde-systingels word gedurende Januarie gestaak. Vanaf Januarie vind daar dus op die ouer stingels hoofsaaklik vrugontwikkeling plaas.

Na aanleiding van die resultate bespreek onder 3.3.1, asook die tendense deurlopend deur die groeiseisoen waargeneem, en as aangeneem word dat die tendens van ontwikkeling van die 2de orde-systingels soortgelyk is as die van die 1ste orde-systingels, kan die aanloop tot die tweede hoë intensiteitsblomfase op die 2de orde-systingels gekonstrueer word (Fig. 3.10). Stadige vegetatiewe ontwikkeling van die 2de orde-systingels neem 'n aanvang teen die einde van November,

3.3.2 Konstruering van 'n Fenogram

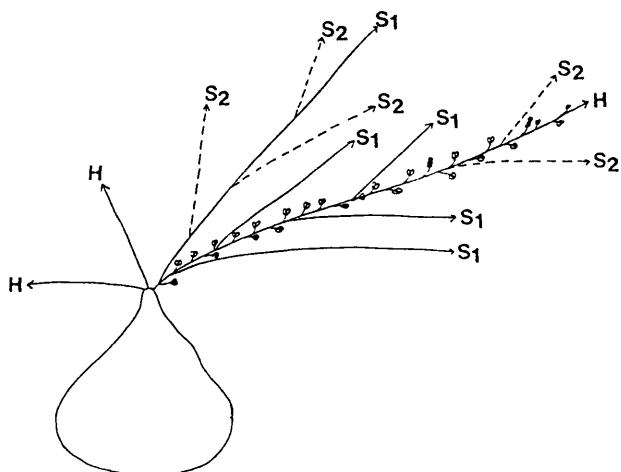
Die totale fenologiese ontwikkeling van T. esculentum gedurende 'n groeiseisoen word in Figuur 3.10 met behulp van 'n fenogram uitgebeeld. Vegetatiewe groei neem 'n aanvang sodra die eerste tekens van bot voorkom. In die geval van T. esculentum neem groei 'n aanvang vanaf die middel van Augustus wanneer die eerste tekens van bot sigbaar is. 'n Toename in hoofstingelgetalle vind hoofsaaklik gedurende Augustus en September tot aan die begin van Oktober plaas. Die tydperk word hoofsaaklik deur stadige vegetatiewe ontwikkeling gekenmerk. Oktober is die aanvang van vinniger vegetatiewe groei. Die vinnige vegetatiewe ontwikkeling van die hoof- en 1ste orde-systingels duur voort deur Oktober tot Desember en soms tot in Januarie. Gedurende hierdie tydperk neem die bloeiwyse-ontwikkeling ook 'n aanvang (reproduktiewe ontwikkeling) en word die eerste piek van bloeiwyse-ontwikkeling gedurende die middel van November bereik. Dit is die sogenaamde eerste hoë intensiteitsblomfase. Vegetatiewe groei van die hoof- en 1ste orde-systingels word gedurende Januarie gestaak. Vanaf Januarie vind daar dus op die ouer stingels hoofsaaklik vrugontwikkeling plaas.

Na aanleiding van die resultate bespreek onder 3.3.1, asook die tendense deurlopend deur die groeiseisoen waargeneem, en as aangeneem word dat die tendens van ontwikkeling van die 2de orde-systingels soortgelyk is as die van die 1ste orde-systingels, kan die aanloop tot die tweede hoë intensiteitsblomfase op die 2de orde-systingels gekonstrueer word (Fig. 3.10). Stadige vegetatiewe ontwikkeling van die 2de orde-systingels neem 'n aanvang teen die einde van November,

ná die piek van bloeiwysevorming van die eerste hoë intensiteitsblomfase. Vinnige stingelgroei vind plaas vanaf einde Desember, en duur voort tot einde Maart. Reproductiewe ontwikkeling neem 'n aanvang aan die begin van Desember. Teen die einde van Januarie word die piek van bloeiwysevorming, en dus die tweede hoë intensiteitsblomfase, aangetref. Die voorkoms van die tweede hoë intensiteitsblomfase in dié periode is tydens die studie, asook deur Coetzer (1982), waargeneem. Vrugontwikkeling vind vanaf Februarie plaas en stingellengtegroei word in April gestaak.

Vanaf die middel van April begin al die groeipunte afsterf en die stingels en blare begin verdroog. Teen die einde van Mei is al die blare en stingels tot teenaan die knolpunt (knoets) verdroog en het die plante 'n sogenaamde rusperiode binnegegaan. Die verdroging van die bogrondse dele kan egter verhaas word deur onverwagse strawwe koue (ryp). Die rusperiode duur tot Augustus/September wanneer die vegetatiewe ontwikkeling weer 'n aanvang neem. Nuwe groei- en ontwikkeling vind plaas vanuit adventiefknoppe op die knolpunt (knoets) of vanuit adventiefknoppe op die basale oorblyfsels van die vorige seisoen se hoofstingels.

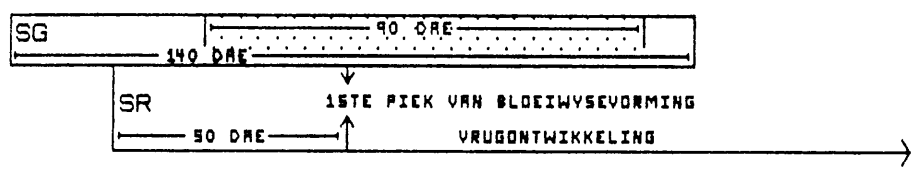
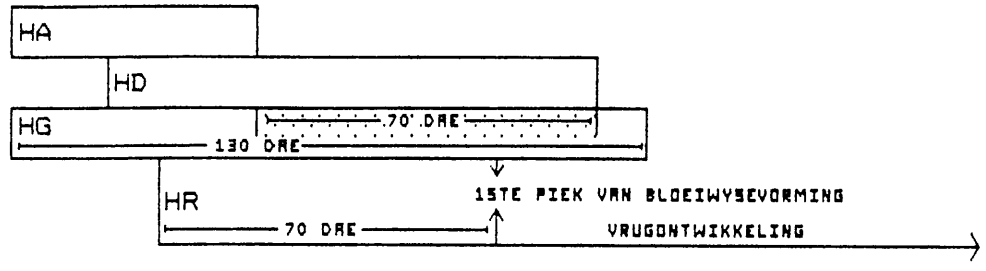
FIGUUR 3.10 'n Fenogram ter illustrering van die fenologiese ontwikkeling van Tylosema esculentum gedurende 'n groeiseisoen.



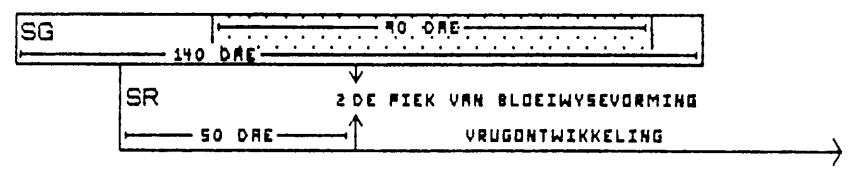
AUG SEP OKT NOV DES JAN FEB MRT APR MEI
 0 20 40 60 80 100 120 140 160 180 200 220 240 260

DEURLOPENDE VEGETATIEWE ONTWIKKELING AANVANG RUSPERIODE →

EERSTE-ORDE ONTWIKKELING →



TWEEDE-ORDE ONTWIKKELING →

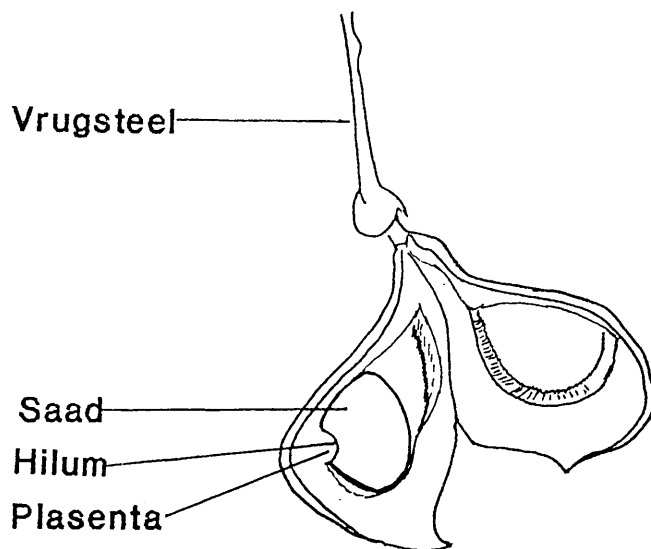


H : HOOFSTINGEL S : SYSTINGEL

- A : STINGELAANTALLE
- D : STINGELDIKTEGROEI
- G : STINGELLENGTEGROEI
- R : REPRODUKTIEWE PERIODE
- ▨ : FASE VAN VINNIGE LENGTEGROEI

3.3.3 Vrugontwikkeling

T. esculentum dra tipiese peulvrugte. Die saadmorfologie is volledig deur Coetzer (1982) beskryf. Die saad is anatroopies en simmetries, sferies en lateraal afgeplat (Coetzer, 1982). Die saadhuid is rooibruin en relatief glad met 'n growwe netwerkpatroon van fyn groefies. Gewoonlik word een tot twee sade per peul gevorm. Peule met tot drie sade is teëgekrom. Coetzer (1982) noem gevalle met tot vier sade per peul. Vrystelling van die saad vind plaas sodra die peul en die saadhuid van groen na rooibruin verkleur, verdroog en verhard het. Sodra die peul droog is trek die twee peulkleppe los vanmekaar. Soms is die lostrek van die helftes kragtig genoeg om die saad weg te skiet, andersins bly die saad nadat die kleppe vanmekaar losgetrek het, aan die plasenta van die een klep hang (Fig. 3.11).



FIGUUR 3.11 Die vorm en posisie van die saad in 'n volwasse oopgespringde peul van Tylosema esculentum.

'n Vrug word as volwasse beskou sodra daar geen toename meer in lengte- of breedtegroei is nie. Op die stadium is die peulwande self nog groen en die saad binne nog geel-groen en taai-slymerig as gevolg van die nog teenwoordige vloeibare endosperm. Die saadhuid-tekstuur is egter volledig gedifferensieer. Sodra die vrug sy volwasse grootte bereik het vind slegs die verdroging van die saadhuid en peulwand plaas. Gemiddeld twee peule per bloeiwyse bereik volwassenheid. Bloeiwyses met tot vyf volwasse vrugte is wel waargeneem. Die verhouding waarin een- en tweesadige peule in sodanige bloeiwyse gevorm word is nie bepaal nie. Dit is wel seker dat beide een- en tweesadige peule in so 'n bloeiwyse kan voorkom.

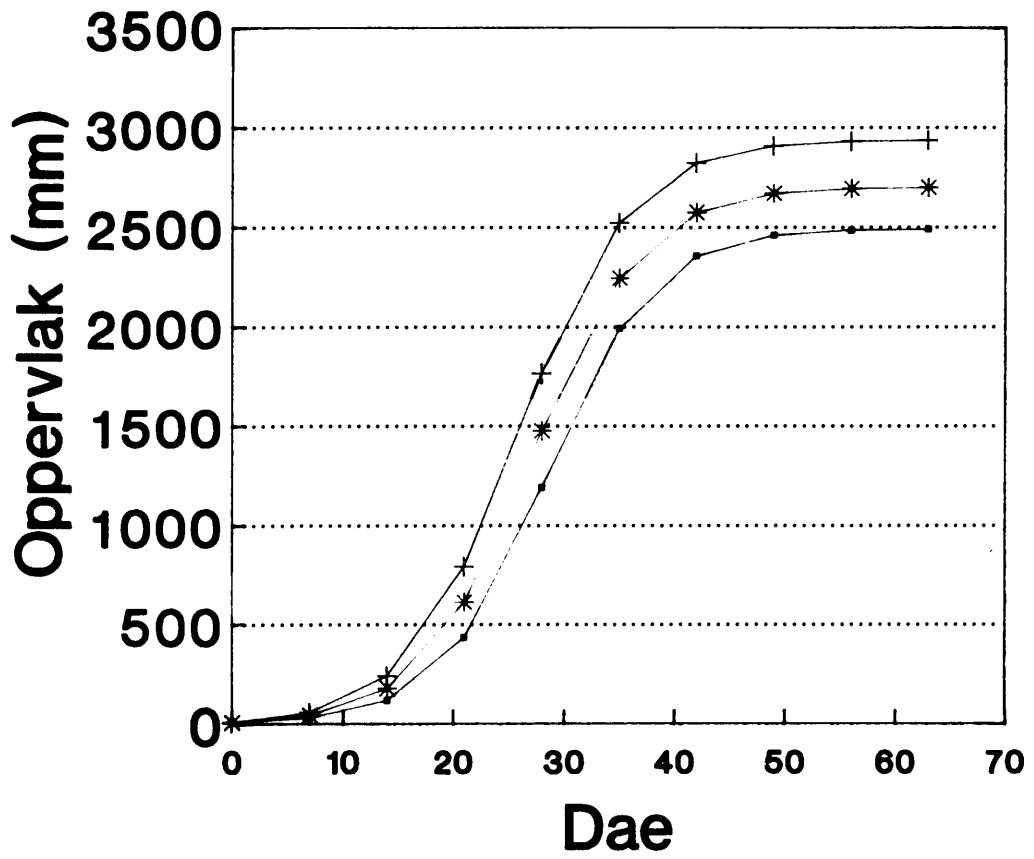
Die fisiese vrugontwikkeling van een- en tweesadige peule word in figuur 3.12 A met behulp van foto's, en figuur 3.12 B grafies, geïllustreer. Die tendens vir die vrugontwikkeling in lengte, breedte en totale oppervlakte is bepaal. Die tendens is in alle gevalle dieselfde en die groei is tipies sigmoïdaal. Gedurende die eerste 20 dae na bevrugting is die ontwikkeling stadig. Gedurende die volgende 20 dae geskied vrugontwikkeling vinnig tot op 40 dae wanneer die tempo van ontwikkeling begin afneem. Die vrugte bereik 50 dae na bevrugting volwasse grootte. Die vrugte is op die stadium nog groen van kleur en begin van nou af geleidelik verkleur tot rooi en later rooibruin wanneer die peule net voor saadvrystelling verdroog. Die duur van die verdrogingsproses tot saadvrystelling is nie bepaal nie. Geen betekenisvolle verskil kom tussen L/s- en K/s-plante se vrugontwikkeling voor nie. Dit lyk asof die vrugte van K/s-plante groter word as die van L/s-plante. Daar is egter geen onderskeid tussen die ontwikkeling van een- en tweesadige peule gemaak nie. Die

K/s-plante se peulmonster kon meer tweesadige peule as die L/s-plante bevat het. Die passing van die krommes is besonder goed, 'n persentasie variansie van 99.9% vir die gemiddelde van beide L/s- en K/s-tipes is verkry. Na aanleiding van die min variasie in die data kan met redelike sekerheid beweer word dat die ontwikkelingstendens van een- en tweesadige peule dieselfde sal wees.

FIGUUR 3.12 Die ontwikkeling van Tylosema esculentum-vrugte.

A : Die fisiese ontwikkeling van 'n tweesadige vrug oor 50 dae.

B : 'n Grafiese voorstelling van die vrugontwikkeling in terme van toename in oppervlakte.



B

—•— L/s —+— K/s —*— Gem.

Persentasie variasie : L/s = 99.8

K/s = 99.9

Gem. = 99.9

3.4 SAMEVATTING

Tylosema esculentum is 'n meerjarige geofiet met 'n ondergrondse knol en klimmende of kruipende boggrondse ranke. Die boggrondse ranke is slegs vanaf einde Augustus tot Mei aktiefgroeiend en produserend. Die groei en ontwikkeling van die boggrondse materiaal van plante, ouer as vyf jaar, blyk geen werklike verband met die ouderdom van die knol te hê nie. Plante jonger as vyf jaar produseer nie blomme en/of vrugte nie. Die groeikrommes is in alle gevalle, behalwe vir blomknopontwikkeling, sigmoïedaal. Blomknopontwikkeling toon 'n geleidelik stygende reglynige tendens.

Die aanvanklike vegetatiewe ontwikkeling van die plante word deur grasstanddigtheid beïnvloed. Reënval kan ook 'n bepalende faktor wees. Knolle bot aktief tot begin Oktober waarna geen nuwe hoofstingels gevorm word nie. Die modulêre stingelontwikkeling van die hoof- en systingels toon dieselfde tendens. Die eerste hoë intensiteitsblomfase kom voor in November. Die tweede hoë intensiteitsblomfase, kom voor vanaf Januarie, en is die gevolg van die groei en ontwikkeling van 2de orde-systingels. Die plante het 'n relatief kort periode van stadige, maar suiwer vegetatiewe ontwikkeling gedurende Augustus tot Oktober. Reproductiewe ontwikkeling op die hoof- en 1ste orde-systingels neem in September 'n aanvang. Vanaf Maart gaan die plante geleidelik 'n rusperiode binne. Gedurende die rusperiode het al die boggrondse materiaal afgesterf.

Geen betekenisvolle verskille kom ten opsigte van die tendens vir groei en ontwikkeling van die L/s- en K/s-plante voor nie. Uit die fenogram blyk dit ook dat daar met 'n groot mate van sekerheid aanvaar kan word dat die tendens vir die fenologiese ontwikkeling van die 2de orde-systingels dieselfde sal wees as diè vir 1ste orde-systingels. Op die oog af is daar ook geen betekenisvolle verskil tussen die ontwikkeling van een- en tweesadige peule nie.

HOOFSTUK 4

BESTUIWINGSBIOLOGIE

4.1 INLEIDING

Die reproduktiewe effektiwiteit van 'n spesie word grootliks deur die resultaat van die interaksie tussen die blomme en die wyse van stuifmeeloordraging bepaal (Faegri & Van der Pijl, 1979 en Richards, 1986). In die geval van entomofiliese blomme is dit die interaksie tussen die blom en die insekbestuier. Die vloeï van stuifmeel en gevolglik die geenvloei binne 'n populasie word deur die spesifieke blomkenmerke en die gedragpatroon van die bestuier bepaal (Faegri & Van der Pijl, 1979 en Handel, 1983).

Bestuingsbiologiese studies is lank reeds in die plantwetenskap 'n gevestigde studieveld. Bestuingsbiologie het reeds in die sogenaamde "Eeu van Linnaeus" as wetenskap begin ontwikkel, toe die belangrikheid van die voortplantingsorgane van 'n blom besef is. Rudolf J. Camerarius (1665 - 1721) was die eerste navorser wat die voortplantingsorgane herken en die funksionaliteit daarvan begryp het (Faegri & Van der Pijl, 1979). Navorsers is soms nog, veral in die lig van moderne tegnologiese ontwikkeling, geneig om die oënskynlik eenvoudige gebied van die plantwetenskap, te ignoreer. Kennis van die bestuingsbiologie van 'n plantspesie is egter van die allergrootste belang in die bestuur, teling en vermeerdering van plantspesies en

kultivars. Biologiese navorsers, onder andere telers, wat die aspekte van bestuiwing en die funksionaliteit daarvan ignoreer, is tot steriliteit gedoem (Faegri & Van der Pijl, 1979).

Bestuiwing kom tot uiting in drie fases naamlik 1) die vrystelling van stuifmeel vanaf die andresium, 2) die oordrag van stuifmeel vanaf die andresium na die ginesium en 3) die suksesvolle plasing van die stuifmeel op die ontvanklike ginesium. Antese en die lewensduur van 'n individuele blom is belangrike aspekte van fase een. Blomorganografie is 'n bepalende faktor in die mate van sukses van fase twee en die daaropvolgende fase drie. Plantspesies word in twee hoofgroepe geklassifiseer naamlik dikliniese en monokliniese blomtipes. Verdere onderverdelings word gemaak (1) of die blomme toe bly, kleistogaam, of oopmaak, chasmogaam; (2) op grond van die posisie (herkogamie) waarop die voortplantingsorgane gedra word en die wyse of tyd (digogamie vs. homogamie) waarop dit by volwassenheid (antese) aangebied word; en (3) op grond van die tipe bestuiwingsagens, bioties of abioties, wat betrokke is. 'n Verskeidenheid ingewikkelde en omskrywende terminologieë en klassifikasies is oor die jare ontwikkel om alle hoof- en intermediêre tipes te omskryf (Knuth, 1906; Faegri & van der Pijl, 1979 en Richards, 1986). Dit is dan ook waarom die studie hoofsaaklik uit die oogpunt van twee outeurs, naamlik Faegri & Van der Pijl (1979) se beskouing benader word. Die outeurs vat die ontwikkeling in bestuiwingsbiologiese studies oor die jare in 'n logiese eenheid saam. Onnodige verwarring en omslagtigheid word so voorkom.

Blomvorm is funksioneel ten opsigte van die wyse waarop 'n blom besoek word en of stuifmeel uiteindelik suksesvol oorgedra sal word. Die blom moet egter homself adverteer en bestuiwers sensories stimuleer en aanlok sodat die blomme besoek sal word. Aanlokking geskied deur middel van sogenaamde primêre en sekondêre lokmiddels (Faegri & Van der Pijl, 1979) wat nooit enkel aangetref word nie, maar in kombinasie. Die primêre lokmiddel(s) word altyd aangevul deur 'n sekondêre faktor. Die voorkoms en effektiwiteit van aanlokking manifesteer in die suksessie van besoeke deur bestuiwers. Die teenwoordigheid van 'n insek by 'n blom word volgens Faegri & Van der Pijl (1979), in terme van bestuiwingsbiologie, slegs onder bepaalde omstandighede as 'n besoek geklassifiseer. Die besoeker moet sekere take in ooreenkoms met die struktuur en funksie (voortplanting) van die blom verrig, byvoorbeeld nektar opsuig, stuifmeel versamel, ensovoorts. Die verwantskap tussen die blom en bestuiwer word verder versterk as die blombesoeke deel van die daaglikse roetine van die besoeker uitmaak. Ook van belang is die interaksie tussen, en die sinkroniseerbaarheid van die periodisiteite van die bestuiwer en die blom. Eksterne meteorologiese faktore beïnvloed die periodisiteite, byvoorbeeld in ongunstige weer maak die blomme later oop. Die bestuiwers sal dan ook later die blomme besoek.

Die doel van die studie was dan om in die lig van bogenoemde agtergrond, 'n beter begrip te vorm van die funksionaliteit van die blomvorm, veral distilie, en van die interaksie tussen T. esculentum se blomme onderling, hul omgewing en met die betrokke bestuiwers.

4.2 METODES

4.2.1 Waarnemingsmetodes

Spesifieke waarnemingsmetodes is hoofsaaklik op die populasie te Roodeplaat gemaak. Algemene waarnemings is gedurende proefnemings in die ander studiegebiede te Wierdapark (2528CA Fig.2.2 : bylaag 1) en Abe Bailey Natuurresewaat (2627AD Fig.2.2 : bylaag 1) gemaak.

Antese en lewensduur

Die tydsduur van die anteseproses asook die gemiddelde lewensduur van 'n individuele blom, is bepaal deur middel van deurlopende waarnemings op 20 gemerkte langstamper (L/s)-blomme en 20 gemerkte kortstamper (K/s)-blomme, oor 'n tydperk van vyf dae. Die antese-proses vanaf die eerste tekens van antese, wanneer die kelkblare van mekaar begin losskeur, totdat die blom oop en die stuifmeel vrygestel is, word diagrammaties voorgestel. Die relatiewe humiditeit en reënval vir die waarnemingstydperk is genoteer.

Die invloed van twee verskillende behandelingstipes op die lewensduur van 'n individuele blom is bepaal, naamlik:

1. Die invloed van vier verskillende bestuiwingstipes te wete twee selfbestuiwingstipes (outogamie en geitonogamie) en twee kruisbestuiwingstipes (intra- en intermorfiiese xenogamie). Tien blomme per blomtipe is vir elke bestuiwingstipe gemonitor. Die blomme is na handbestuiwing met sakkies bedek om die insekte weg te hou. Die blomme is omtrent 12:00 op die dag van antese bestuif. Tien

onbestuifde kontrole-bloem is slegs bedek. 'n Tweede kontrole is bloem wat onbestuif en onbedek gelaat is. Waarnemings is op verskillende tydsintervalle gemaak en 'n waardebeoordeling uit 'n totaal van 10 is soos volg gemaak:

- 1) Stempel - groen = 1
verkleur = 0
- 2) Styl en vrugbeginsel - groen = 2 (x2)
effens rooi = 1
Rooi = 0
- 3) Staminodiums - geel = 2
verbruin = 1
droog en val af = 0
- 4) Kroon - geel = 3
begin verbruin = 2
verbruin en begin verdroog = 1
verdroog en val af = 0

Dus die totaal vir 'n vars blom is :

$$1 + 2 + 2 + 2 + 3 = 10$$

Bogenoemde waardes is natuurlik subjektief.

2. Die invloed van meganiese stimulering op die lewensduur van 'n blom is op soortgelyke wyse as vir die bestuiwingstipes bepaal. In die proefneming is egter slegs vyf bloem per blom tipe per behandeling gebruik. Tien bloem was te veel om te hanteer vir elke tydsinterval en sou die tydsverloop tussen die behandelings te groot gewees het. Dieselfde waardetoekennings as vir die bestuiwingstipes is hier gebruik. Die meganiese stimulerings was:

- 1) die helmknoppe word periodies met 'n kwassie bestryk en die

stuifmeellading per helmknop dus verminder,

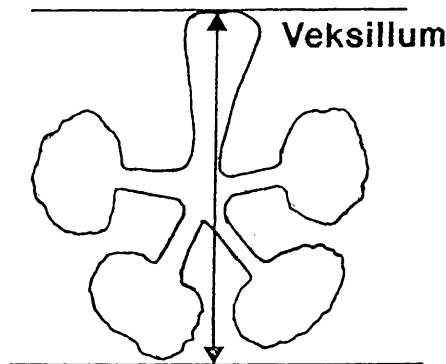
2) die stempel word periodies met 'n kwassie bestryk, nadat die blomme geëmaskuleer is, en

3) die kontroles was dieselfde as vir die bestuiwingstipe-proef.

Die verloop van die lewensduur en die gevolglike afname in blom-aantreklikheid vir bestuiwers, per individuele blom, is na aanleiding van waardetoekenning en met behulp van statistiese logpassing verwerk. Die logpassing is met behulp van die Genstat 5 Rel. 1.2 statistiese program gedoen.

Kroondeursneë

Die gemiddelde kroondeursneë van 20 blomme per blomtipe is op die eerste dag van antese bepaal. Die blomme is sigomorfies en dus is die metings soos volg oorlangs oor die lengte van die veksillum gedoen.



Blomgeur

Die blomdele vanwaar die geur afgeskei word is soos volg bepaal. Die blomme is in verskillende dele verdeel en afsonderlik in klein flessies vir 'n tydperk verseël. Die flessies is later afsonderlik geopen en deur middel van 'n reuktoets is bepaal of die geur teenwoordig was of nie.

pH van die nektar

Nektar is afsonderlik vanaf K/s- en L/s-bloem versamel met behulp van 'n pasteurpipet. Die nektar is op universele indikatorpapier, MERCK ART. 9535, gedrup.

4.2.2 Bepaling van die posisie van die osmofore

Tien blomme per blomtype is volgens die metode van Vogel (1962) en Adey (1982) (in Richards, 1986) bepaal. Die blomme is vir twee tot tien ure in 'n 0.1% waterige oplossing van neutralerooi gedompel. Die verspreiding van die osmofore is genoteer.

4.2.3 Chemiese bepaling van die blomgeur

Die hoofkomponente van die blomgeur is chromatografies deur die Instituut vir Chromatografie aan die Universiteit van Pretoria, ontleed. Die blomme is versamel in 'n bak met 1.5% suiwer agarmedium en in 'n bak met 1.5% agarmedium met 5% glukose. Vyf blomme is vir die identifisering en saamstel van die geurprofile, en twee blomme vir kwantifisering gebruik. Vluchtige stowwe is verkry vanaf heel blomme deur 'n 15 ml min⁻¹ stroom suiwer waterstof in 'n buis oor die blomme heen te stuur en die geurstowwe op 'n dun hekasaanfilm vas te vang. Die vluchtige stowwe is op 25 cm x 0.3 mm x 0.4 µm SE - 30 kolomme geskei. Die kolomtemperatuur is by 6°C min⁻¹ en na vyf minute by 40°C geprogrammeer. Identifisering is met behulp van 'n mikromassa 16F massaspektrofotometer by 'n ioniseringsenergie van 70eV uitgevoer. Kwantifisering is deur middel van FID-waarneming by

'n sensitiviteit van 4×10^{-10} Amw uitgevoer. 'n Varion 3700 gaschromatograaf en 'n Varion 4270 integreerder is gebruik. Geurprofile is geregistreer deur die kolom-uitvloei min of meer in die verhouding 5 : 1 tussen 'n snuier en die FID te verdeel. Soortgelyke kwantifisering van blomme in die 1.5% agarmedium met 5% glukose is gedoen en 'n geurprofiel is verkry.

4.3 RESULTATE EN BESPREKING

4.3.1 Organografie van die blom

Die blomorfologie van Tylosema esculentum is deur Coetzer (1982) omvattend ondersoek. In die studie word slegs op die funksionaliteit van die blomorganografie gekonsentreer. Die blomme van T. esculentum is monoklinies en distilies (Fig. 4.1). Blomme met 'n kortstamper en twee lang fertiele meeldrade (K/s-tipe : Thrum) en blomme met 'n langstamper en twee kort fertiele meeldrade (L/s-tipe : Pin) (Fig. 2.1c,d en Fig. 4.1a) word op verskillende plante gedra. Agt staminodiums van verskillende lengtes kom ook voor. Die blomme is pentasiklies en pentameries (Fig. 4.2). Die vyf kroonblare waarvan een 'n veksillum is, is met stygende estivasie in die blombodem en blomknop gerangskik. Die rangskikking van die kroon, die voorkoms van 'n veksillum en die rangskikking van die staminodiums van onewe lengte, verleen aan die blomme hul sigomorfiëse kenmerk. Sigomorfië is kenmerkend van entomofilliese blomme (Faegri & Van der Pijl, 1979 en Richards, 1986).

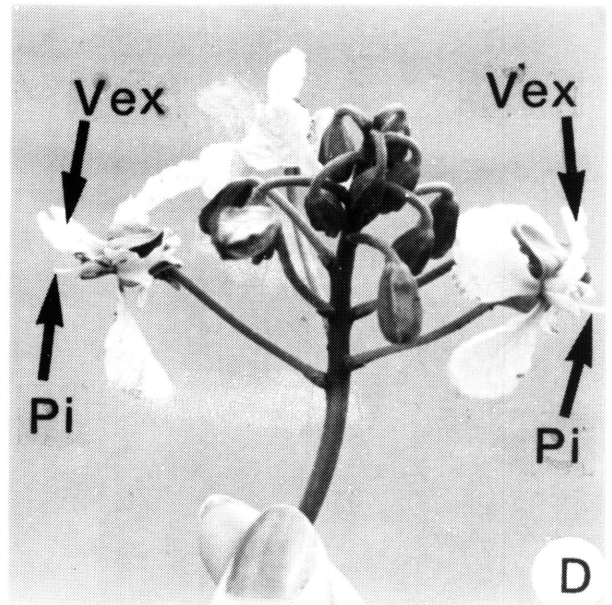
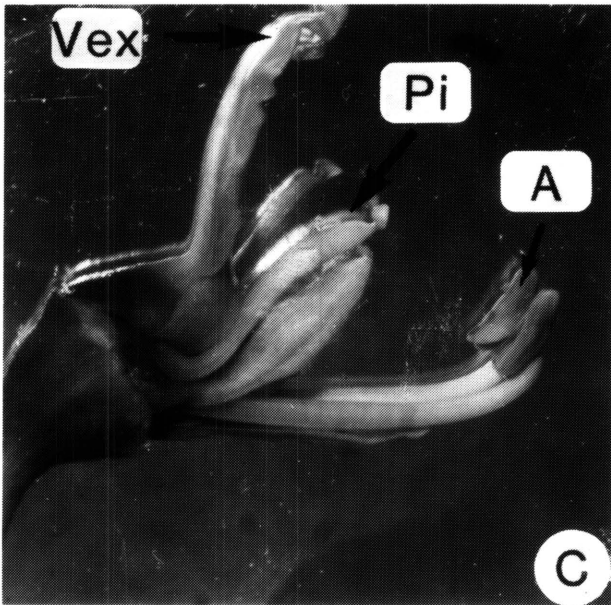
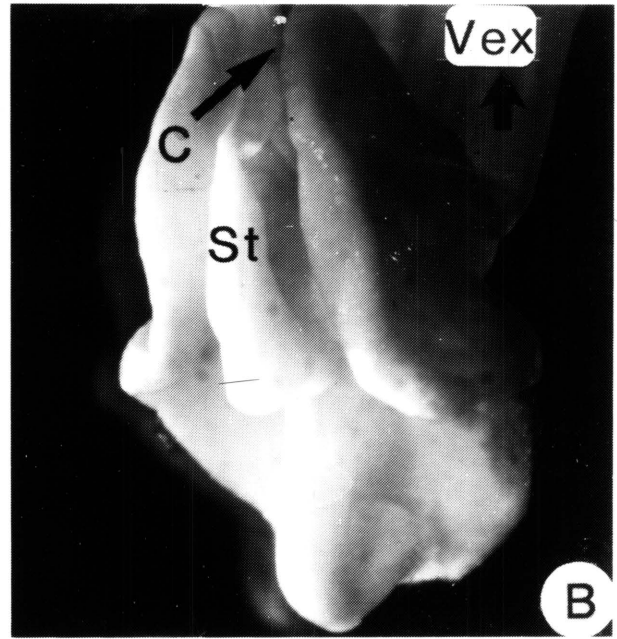
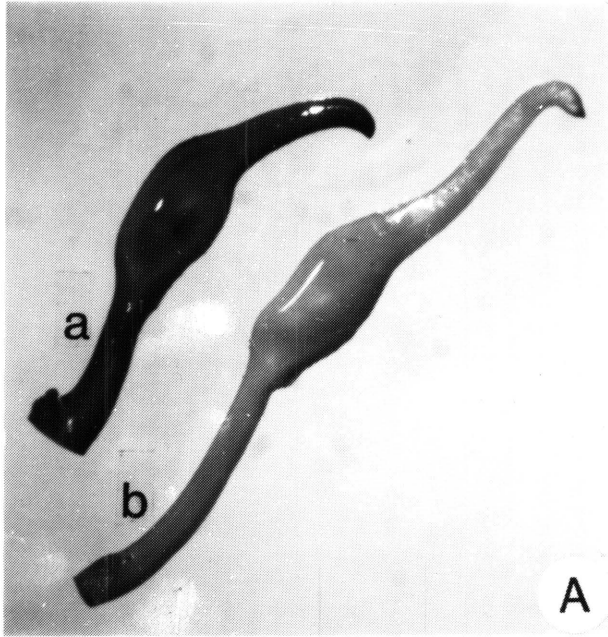
FIGUUR 4.1

A. Kort stamper (a) en lang stamper (b) van die K/s- en L/s-bloem van Tylosema esculentum.

B. 'n Veksillum (Vex) in ventrale aansig om die posisie van die staminodium (St) en kanaaltjie (C) te toon.

C. Blomdele van 'n K/s-bloem om die posisie van die helmknoppe (A), veksillum (Vex) en staminodiams (St), aan te toon. Die stamper (Pi) is nie sigbaar nie aangesien dit tussen die staminodiams geleë is.

D. Bloeiwyse met L/s-bloem. Let op die posisie van die bloem en die horisontale posisie waarin die bloem se stampers (Pi) uitsteek.

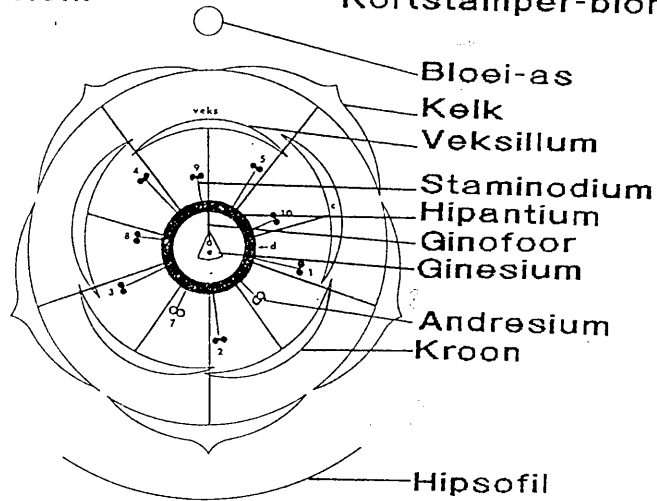
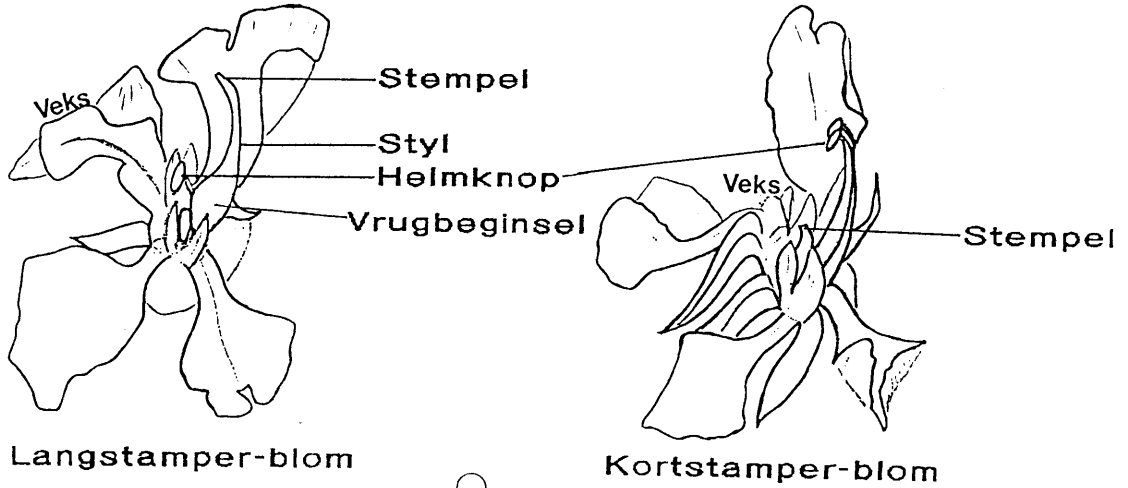


Die blomme van T. esculentum kan geklassifiseer word in groep I, subgroep E van Faegri & Van der Pijl (1979). Die blomme is chasmogaam en die blomvorm is tipies van dié van die familie Caesalpinaceae waarvan, benewens die aanwesigheid van 'n veksillum, die ander vier kroonblare nie die tipiese kiel en vlerke van die Fabaceae vorm nie. Dit is ook 'n meer primitiewe vorm van die tipiese vlagvorm van die familie Fabaceae (Faegri & Van der Pijl, 1979) (Fig. 4.2). Volgens Richards (1986) het drie hoof strukturele evolusionêre veranderinge by zoöfilliese blomspeesies plaasgevind, naamlik: 1) die periant differensieer in 'n kelk en kroon, 2) die kelk en kroon versmelt om klokke, trompette en buise te vorm, en 3) die verlies van radiale simmetrie (aktinomorpie) en die aanneem van bilaterale simmetrie (sigomorpie).

Die kroon van die Tylosema-blomme word onderskei in vier min of meer eenvormige kroonblare en 'n veksillum. Die kroonblare is teelepelvormig met 'n kort steel en 'n min of meer ronde kop. Die lamina vernou by die aanhegting aan die petiool. Die veksillum is effens kleiner en smaller as die ander vier kroonblare. Die distale lamina-gedeelte is smal en min of meer lansetvormig. Die proksimale deel is verdik en verbreed. Adaksiaal vorm 'n klein kanaaltjie (Fig. 4.1B). Die algemene vorm van die veksillum en die klein kanaaltjie is waarskynlik funksioneel in die geleiding van bestuiwers na die nektar en die beskerming van die nektar (kyk 4.3.3). Die funksionaliteit in die beskerming van die nektar word waarskynlik verhoog as gevolg van die plasing van 'n staminodium teenaan die veksillum, so te sê in die kanaaltjie.

FIGUUR 4.2 Tylosema esculentum-blomme en die blomformules van T.
esculentum (A), die fam. Caesalpiniaceae (B) en die fam. Fabaceae
(C). Figure B en C geneem uit Van der Schijff (1985).

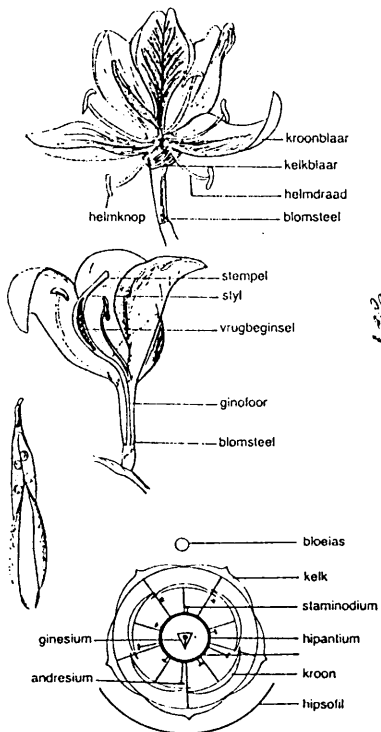
A *Tylosema esculentum*



↓ ♀ [K(2)+3 Kr5 A10-8] G1

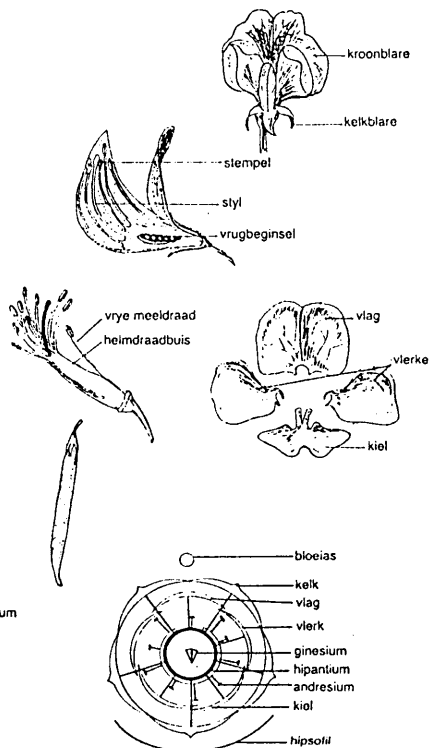
B FAMILIE CAESALPINIACEAE

♀ ↓ K(5) KR5 A10-5G(1)



C FAMILIE FABACEAE

♀ K(5) KR1 + 2 + (2) A(9) + 1 G(1)



Die gemiddelde kroondeursneë vir L/s-plante is 36.77 (± 2) mm en vir K/s-plante 40.77 (± 2). Die verskil in kroondeursneë is hoogs betekenisvol ($p < 0.01$). Richards (1986) beweer dat groter blomme meer dikwels deur insekte besoek word. Hierdie bewering kan egter nie op grond van die waarnemings in die veld gestaaf word nie aangesien die tendens nie spesifiek ondersoek is nie. Richards (1986) gee ook nie 'n aanduiding van die mate van verskil wat behoort voor te kom nie en is die verskil van ± 4 mm (KBV = 3) sover dit bestuiwerbesoeke aangaan, moontlik nie werklik betekenisvol nie. Die groter K/s-blomme is egter in ooreenstemming met Ganders (1979) se waarneming dat die K/s-blomme van heterostiliese planttipes gewoonlik groter is as L/s-blomme. Indien die groter blomme wel meer deur insekte besoek word as kleiner blomme, kan dit waarskynlik wees dat die korter en minder opvallend geleë stampers van die K/s-blomme (Fig.4.1C), meer insekbesoeke vereis vir suksesvolle bestuiwing en bevrugting, en dus is die groter blomme 'n aanpassing ten opsigte daarvan. Die stuifmeel vanaf die L/s-blomme moet vanaf die omgewing van die monddele van die insek aan die stempel van die K/s-blomme afgegee word (word later meer volledig bespreek). Die stuifmeellading op die monddele is waarskynlik heelwat kleiner as op die agterlyf.

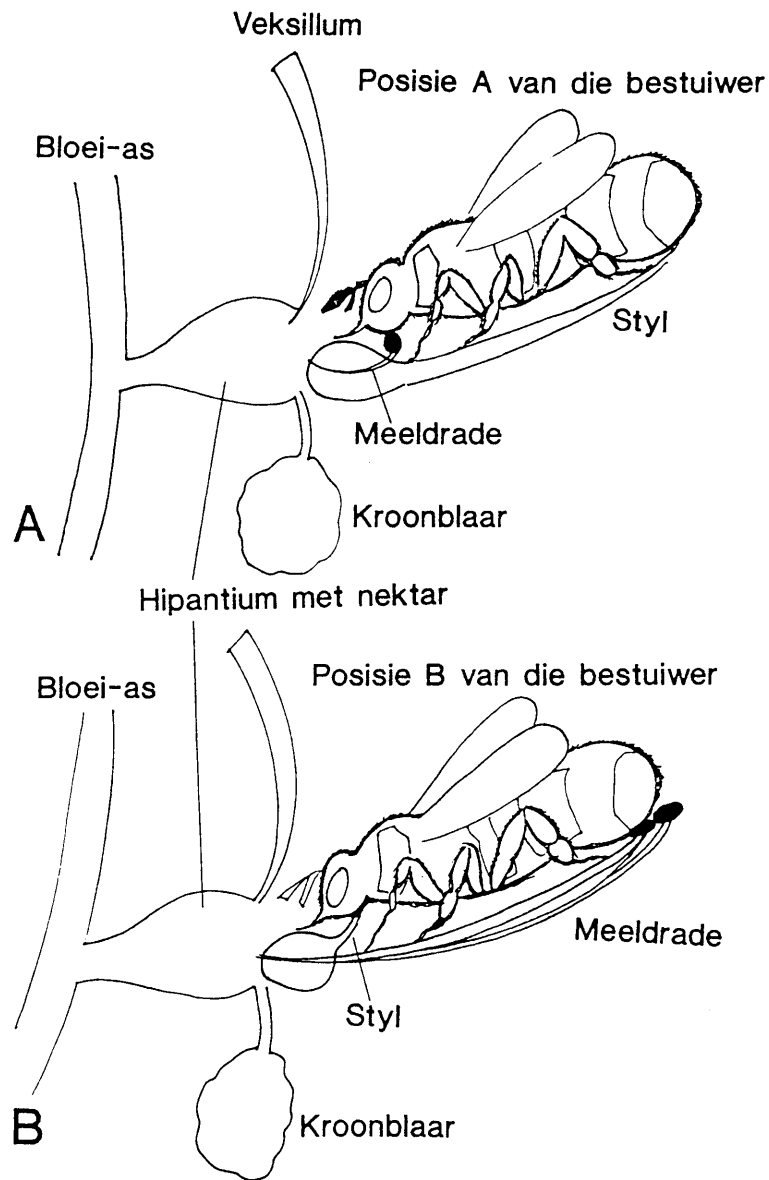
Die kelkblare is groen en abaksiaal digbehaar. Die kelkblare is blywend en vervul oënskynlik geen werklike funksie in terme van bestuiwing nie. Voor antese vervul die kelk 'n beskermingsfunksie deurdat dit die sagter blomdele omhul. Na antese vou die kelkblare proksimaal terug. Die twee kelkblare onder die veksillum naaste aan die bloei-as is gewoonlik vergroei. Dit vou ook nie so skerp na onder en weg van die kroon soos die ander kelkblare nie.

Kenmerkend van T. esculentum is die koppievormige hipantium wat net soos die blomsteel en kelkblare digbehaar is. Die ginesium is nie op die bodem van die hipantium ingeplant nie, maar op die binnewand daarvan en is teenoor die veksillum daarmee vergroei (Fig. 4.2). Die hipantium is funksioneel deurdat die nektar wat gesekreter word daarin versamel en bewaar word.

Die algemene vorm van 'n blom is hoogs bepalend vir die wyse waarop 'n bestuier blomme besoek. Die landing van die besoeker kan so presies deur die blomvorm bepaal word dat sekere bestuwingstipes (self- of kruisbestuwing) bevoordeel word. Hier word slegs na die funksionele plasing van die stamper en fertiele meeldrade verwys. Verdere aspekte ten opsigte van die stempelontvanklikheid en die stuifmeel-stempel-interaksie, word in hoofstukke 5 en 6 onderskeidelik behandel.

Die verskil in stamperlengtes is hoofsaaklik as gevolg van 'n verskil in lengte van die ginofore en style. Volgens Coetzer (1982) is die kort stampers ongeveer 63% die lengte van die lang stampers. Die stampers is teenoor die veksillum geleë (Fig. 4.2). Die style toon in albei gevalle 'n effense kromming in die rigting van die veksillum. Die stamper van die L/s-plante steek opvallend in 'n horisontale posisie (met die veksillum wat na bo wys) as gevolg van die posisie wat die oop blom op die bloeiwyse inneem, uit (Fig. 4.1D). Die stampers is stewig genoeg om 'n landingsplek vir die besoeker te bied. Die twee kort fertiele meeldrade is teenaan die vrugbeginsel geleë sodat die helmknoppe daarteen druk. Die meeldrade toon ook 'n effense buiging in die rigting van die veksillum (Fig. 4.3A). By

K/s-blomme is die stamper en meeldrade presies soos die van die L/s-blomme geposisioneer, met die verskil dat die stamper kort en die meeldrade lank is. Die helmdrade is stewig en dra die helmknoppe verby die stamper sodat dit 'n posisie soortgelyk as die van die stempel van die L/s-blomme inneem (Fig. 4.3B). Die helmdrade van die K/s-blomme bied dus 'n landingsplek vir die besoeker. Die distilie is funksioneel daarin dat dit kruisbestuwing bevoordeel. Wanneer 'n bestuier K/s-blomme besoek sit dit gewoonlik met sy agterlyf op die helmknoppe en die stuifmeel smeer daaraan af. Die besoeker steek sy proboscis verby die kort stamper om die nektar in die hipantium by te kom (vergelyk posisie b in die diagram van Fig. 4.3). Indien die bestuier voorheen by 'n L/s-blom was sou stuifmeel vanaf die kort meeldrade se helmknoppe in die omgewing van sy monddele afgesmeer het terwyl dit nektar opsuig (posisie a). Die stuifmeel smeer nou op die kort stamper se stempel af. Terwyl die bestuier die K/s-blom besoek, smeer die stuifmeel vanaf die lang meeldrade waarop hy sit (posisie b), aan sy agterlyf af. Wanneer die bestuier 'n L/s-blom besoek sal die stuifmeel op sy agterlyf, sodra hy op die lang stamper land, aan laasgenoemde se stempel afvee. Die oordra van die stuifmeel in groot genoeg hoeveelhede word moontlik deur die taai helmknopslym wat saam met die stuifmeel vrygestel word, vergemaklik (vergelyk hoofstuk 6). Die bestuier besoek nie die L/s- en K/s-blomme noodwendig opeenvolgend nie, maar gaan soms van een blom na die ander in 'n bloeiwyse. Die kwessie van uitteling word volledig in hoofstuk 7 bespreek.



FIGUUR 4.3 Die posisie van die voortplantingsorgane in die distiliese blomme van *Tylosema esculentum* en 'n diagrammatiese voorstelling van die funksionaliteit daarvan ten opsigte van uitteling tydens bestuierbesoeke. A = L/s-bloem. B = K/s-bloem.

Die blomme van T. esculentum word in 'n enkelvoudig rasemeuse bloeiwyse, naamlik 'n bepaalde tros (raseem) (Reyneke et. al., 1987), gedra. Die voorkoms van die blomme in 'n bloeiwyse verhoog die adverteringseffektiwiteit van die blom. Die blomme in 'n tros open tipies akropetaal met die jongste blomme dus terminaal. Die gemiddelde aantal blomknoppe per bloeiwyse vir K/s-plante is 9.31 (\pm 3.1) en 11.2 (\pm 3.9) vir die L/s-plante. Die verskil in aantal blomme per bloeiwyse is hoogs betekenisvol by $p < 0.01$. Die vraag ontstaan nou waarom het L/s-plante meer blomme per bloeiwyse as K/s-plante? Is dit om te kompenseer vir die groter K/s-blomme wat soos voorheen bespreek meer besoekers sal lok? Die waarskynlikheid dat L/s-blomme selfbestuif sal word is groter as vir K/s-blomme. Word die vlak van uitteling vir L/s-blomme verseker deurdat meer L/s-blomme gevorm word? Produseer L/s-plante meer tweesadige peule as K/s-plante en word die vorming van tweesadige peule dus bevoordeel as gevolg van 'n groter beskikbaarheid van L/s-blomme? Wat sal die genetiese implikasies van laasgenoemde wees? Hierdie aspekte sal beslis in die toekoms aandag moet geniet.

4.3.2 Antese en die lewensduur van 'n blom

Volgens Faegri & Van der Pijl (1979) neem antese 'n aanvang wanneer die helmknoppe en stempels vir stuifmeeloordraging aan die bestuivingsagense blootgestel word ongeag of die blom oopmaak of omdat die voortplantingsorgane vanuit 'n toe blom uitsteek. Antese sluit, volgens die definisie van Frankel & Galun (1977), die lewensduur van 'n individuele blom in. Die lewensduur van 'n

individuele blom hou bepaalde implikasies vir die vlak van uitteling en die effektiwiteit van die algemene adverteringsfunksie van 'n blom in. Volgens Primack (1985) is die lewensduur van 'n individuele blom bestuwingsekologies, geneties en fisiologies van belang.

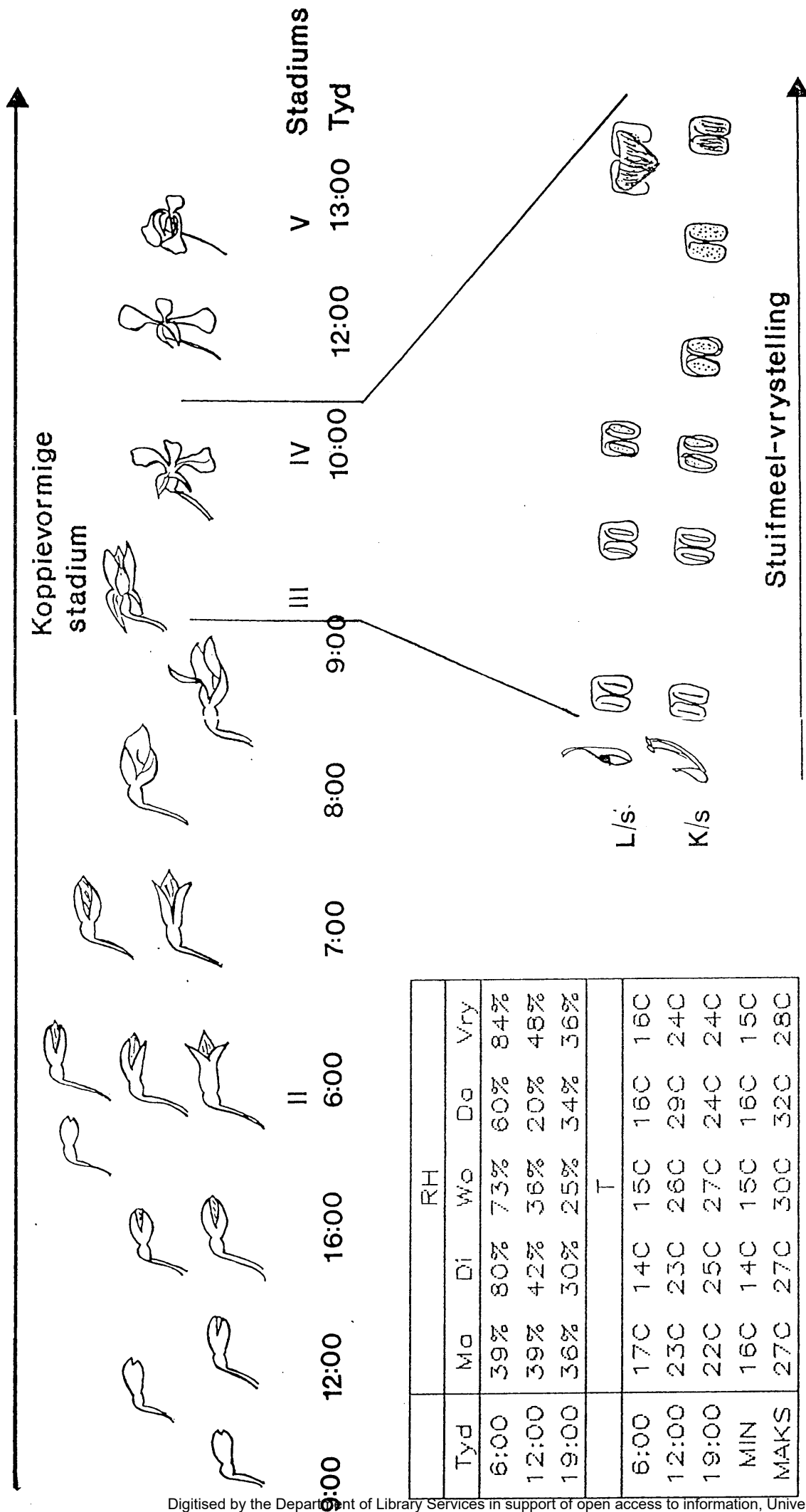
Antese word in hierdie studie beskou as die stadium wanneer die blomme oopgaan en die voortplantingsorgane blootgestel word. Die aanvang van antese word beskou as die stadium wanneer die kelkblare die eerste tekens toon dat hulle van mekaar begin losskeur. Die hele anteseproses van T. esculentum word diagrammaties teenoor 'n tydskaal in Fig. 4.4 voorgestel. Geen verskil in die anteseprosesse van L/s-blomme en K/s-blomme kon op dié vlak van waarneming vasgestel word nie.

Die eerste tekens van antese, wanneer die kelkblare begin losskeur en die geel van die kroon net-net sigbaar is (stadium I van die diagram, Fig. 4.4), is waargeneem so vroeg as 9:00 (meestal) in die oggend tot so laat as 16:00 (selde) in die middag. Blomknoppe wat by 16:00 nog nie in die aanvangsstadium is nie, is nog nie gereed vir antese nie en sal nie die volgende dag open nie. Die progressiewe losskeur van die kelkblare vind deur die nag baie stadig plaas. Om 06:00 die volgende oggend het die skeur tot amper by die hipantium gevorder. Heelwat meer van die kroon is nou sigbaar (stadium II) en lyk dit asof die kroon by die kelk wil uitswel. Die tydsduur vanaf stadium I tot stadium II neem tussen 14 en 21 uur, afhangende van wanneer stadium I 'n aanvang neem. Vanaf stadium II skeur die kelk relatief vinniger en neem dit 2 tot 3 ure totdat die koppievormige

FIGUUR 4.4 'n Diagrammatiese voorstelling van die anteseproses van Tylosema esculentum. Stuifmeelvrystelling geskied in die koppievormige stadium (III). Die temperatuur (T) en relatiewe humiditeit (RH) vir die waarnemingsperiode word in die tabel weergegee.

- I : Aanvangsstadium
- II : Kelkblaar-losskeurstadium
- III: Koppievormige stadium
- IV : Kroonblaar-terugvou-stadium
- V : Voltooide stadium

Antese



Stadiums
Tyd

V 13:00

12:00

10:00

9:00

8:00

7:00

6:00

16:00

12:00

12:00

19:00

Tyd	RH			
	Ma	Di	Wo	Do
6:00	39%	80%	73%	60%
12:00	39%	42%	36%	20%
19:00	36%	30%	25%	34%
	T			
6:00	17C	14C	15C	16C
12:00	23C	23C	26C	29C
19:00	22C	25C	27C	24C
MIN	16C	14C	15C	16C
MAKS	27C	27C	30C	32C

Stuifmeel-vrystelling

±1 uur

L/s.

K/s

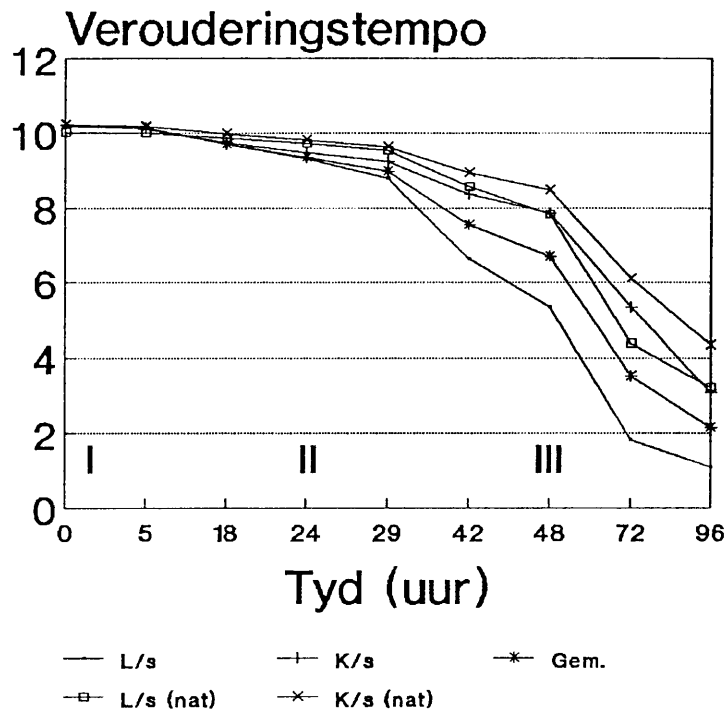
stadium (stadium III) wanneer die voortplantingsorgane sigbaar word, bereik word. Binne een uur vanaf die koppievormige stadium is die kroonblare vertikaal ten opsigte van die bloei-as weggevou en die voortplantingsorgane totaal ontbloom (stadium IV). Die kroonblare, behalwe vir die veksillum wat relatief vertikaal bly, vou binne 3 ure tot 'n horisontale posisie ten opsigte van die bloei-as (stadium V).

Die totale anteseproses vanaf stadium I tot stadium V neem dus 21 tot 28 uur. Die voortplantingsorgane is egter vanaf stadium I binne 18 tot 21 uur ten volle ontbloom. Temperatuur en humiditeit beïnvloed die duur van die proses. Op baie warm, droë dae sal die ontwikkeling, veral vanaf stadium II na III, heelwat vinniger plaasvind. Indien die temperatuur laer en veral die humiditeit hoër is, neem die ontwikkeling vanaf stadium II na III langer. Daar is waargeneem dat indien dit oornag reën en baie winderig is, kan die proses soms heelwat verhaas word en is sommige blomme selfs so vroeg as 06:30 die volgende oggend oop, alhoewel die helmknoppe toe bly totdat dit warmer is. Dit is waarskynlik as gevolg van die meganiese stimulering deur die reëndruppels en wind. Dit het gebeur dat die blomme soms nie in die laboratorium wou open nie indien dit te vroeg in die oggend versamel is. Dit kan wees dat 'n mate van meganiese stimulering nodig is vir die kelk om los te skeur.

Die vrystelling van die stuifmeel vanuit die helmknoppe vind deur middel van oorlangse splete plaas. Die helmknoppe begin oopskeur in die koppievormige stadium van antese (Fig. 4.4). Stuifmeel-

vrystelling neem plus minus een uur. Die vrystelling van die stuifmeel gaan gepaard met die gelyktydige afskeiding van taai helmknopslym vanuit die helmknoppe. Hierdie aspek word vollediger in hoofstuk 6 bespreek.

Die gemiddelde lewensduur van 'n blom onder verskillende behandelingstoestande, vier bestuiwingstipes en meganiese stimulering (kyk metodes), is bepaal. Die korrelasie tussen die onderskeie behandelings was besonder hoog (gemiddeld +0.9 en meer), en is daar geen werklik betekenisvolle verskille tussen die tendense onder die verskillende behandelings nie. Die resultate van die behandelings is gevolglik saamgevoeg en vergelyk met dié verkry vanaf blomme wat onbedek (natuurlike toestand) gelaat is (Fig. 4.5). Dit is eers vanaf dag twee wat 'n merkbare verskil in die veroudering tussen die verskillende behandelings waargeneem is. Geen bepaalde patroon kon egter vasgestel word nie. Dit wil voorkom asof blomme wat handbestuif is op die tweede dag van antese 'n skerper afname in blomaantreklikheid toon. Dit is moontlik omdat die bevrugte stampers gouer rooi vertoon en die toegekende (subjektiewe) waardes dan gouer afneem. Blomme wat onbedek in die veld gelaat is, toon nie so 'n skerp daling as dié wat handbestuif is nie. Die algemene tendens vir die afname in blomlewensduur en gevolglike blomaantreklikheid is dat onbestuifde blomme oor die algemeen hul aantreklikheid vir die eerste dag en groot deel van die tweede dag behou. Blomaantreklikheid neem egter vinnig gedurende die tweede dag af (Fig. 4.5).



Persentasie variasie : L/s = 98.6
 K/s = 95.0 ; Gem. = 97.2
 L/s (nat) = 98.2; K/s (nat) = 84.2

FIGUUR 4.5 Gemiddelde lewensduur van *Tylosema esculentum*-blomme oor dae I, II en III. Die onderskeie behandelings se gegewens is saamgevoeg en word met dié van blomme onder natuurlike (onbedekte : L/s (nat.) en K/s (nat.)) veldtoestande vergelyk.

4.3.3 Primêre lokmiddels

Primêre lokmiddels hou verband met drie hoof dierlike instinkte naamlik kos, voortplanting en broeiplek. Kossoek is die motivering van die meeste blombesoeke. Die vyf primêre lokmiddels is, (1) stuifmeel, (2) nektar, (3) olie, (4) beskerming en broeiplek en (5)

geslagtelike aantrekking. Stuifmeel en nektar is die enigste twee primêre lokmiddels van belang in hierdie studie. Stuifmeel en nektar word deur Richards (1986) beskou as 'n beloning vir die bestuiwer omdat die insek stuifmeel oordra as gevolg van die besoeke. In die lig van Faegri & Van der Pijl (1979) se beredenering dat blombesoeke deel uitmaak van 'n bestuiwer se daaglikse roetine, is die stuifmeel of nektar alles behalwe 'n beloning aangesien die stuifmeel en/of nektar 'n lewensnoodsaaklikheid vir die bestuiwer is. Die onwillekeurige oordrag van stuifmeel deur die bestuiwer/besoeker wat aktief kos soek is eerder 'n beloning vir die blom wat deur blomaanpassings soveel as moontlik daardeur bevoordeel word. Dus word volstaan by Faegri & Van der Pijl (1979) se beskouing dat dit 'n lokmiddel is wat ontwikkel het om onwillekeurige stuifmeel-oordraging te verseker of bevoordeel. Stuifmeelaantrekking is meer selektief as nektaraantrekking. Diere sal enigiets doen om by 'n soet substansie met 'n hoë voedingswaarde (energie-inhoud) soos nektar uit te kom. Die geskarrel kan lei tot 'n sogenaamde "mess and soil" bestuiwing (Faegri & Van der Pijl, 1979) en dus bestuiwings-gewys onekonomies wees, aangesien stuifmeel nie altyd oorgedra word nie; let byvoorbeeld op die sogenaamde nektardiewe. Wanneer nektar beskikbaar is word stuifmeelvrystelling met die beskikbaarwording van die nektar gesinkroniseer.

In die studie kon nie met sekerheid vasgestel word of die stuifmeel aktief deur die besoekers versamel word nie. Daar is slegs een maal by die populasie plante in Abe Bailey Natuurreservaat 'n by, waarvan sy stuifmeelsakkies vol gelaai was, waargeneem. Die stuifmeel was

waarskynlik vanaf die T. esculentum blomme afkomstig aangesien dit die enigste blomdraende plante op daardie stadium in die direkte omgewing was. Stuifmeel word ook nie in groot hoeveelhede soos wat van sogenaamde stuifmeelblomme (Faegri & Van der Pijl, 1979) verwag word, geproduseer nie. Die voedingswaarde van stuifmeel is oor die algemeen baie laag en is hoofsaaklik saamgestel uit proteïene, peptiede en aminosure (Stanley & Linskens, 1974). Lipiedryke stuifmeel (met 'n hoër voedingswaarde) word meestal in spesies waar stuifmeel die enigste beloning is, aangetref. Stuifmeel is minder lipiedryk by spesies waar nektar ook deur die bestuier versamel word (Kevan & Baker, 1983). Die verwagting is dat by Tylosema esculentum nektar as dié primêre lokmiddel geproduseer word.

Nektar kan beskou word as die enkele mees belangrike lokmiddel. Suiker vanaf nektar is noodsaaklik om aan die energie-behoeftes van die besoekers te voorsien of dit aan te vul. Nektar is hoofsaaklik 'n floëmvloeistof wat vanuit die terminale floëmselle uitgeskei word. Dit word gesekreter deur gelokaliseerde (spesifieke) diggepakte groepe gespesialiseerde selle, naamlik nektarkliere. Die florale nektarkliere is gewoonlik op die kroonblare of kelkblare, gewoonlik by die basis, of versteek in 'n flap, spoor, holte of buis, geleë (Faegri & Van der Pijl, 1979 en Richards, 1986). Die beskikbaarheid van nektar word deur die volgende veranderlikes beïnvloed: (1) die posisie van die blom aan die plant of bloeiwyse, (2) ouderdom van die blom, (3) die tyd van die dag, (4) meteorologiese faktore en (5) die fisiologiese toestand van die

plant (Faegri & Van der Pijl, 1979 en Richards, 1986). Nektar word oor die algemeen meer vrylik in droë (nie te droë) warm weer geproduseer.

Florale nektar word by T. esculentum aktief deur die blom in die koppievormige hipantium afgeskei. Die nektar is reeds op die eerste dag van antese in die hipantium teenwoordig. Die presiese lokaliteit van die nektarklier is nie mikroskopies vasgestel nie aangesien bestudering van die nektarklier as sodanig nie binne die raamwerk en doel van die studie val nie. Die nektarklier is egter waarskynlik aan die basis van die staminodium wat teenaan die veksillum voorkom (Fig. 4.1B), of aan die basis van die ginofoor, ingesink in die blombodem, geleë. Alle blomdele kan verwyder word sonder dat die nektar in die hipantium versteur word. Die pH van die nektar vanaf L/s- en K/s-blomme is onderskeidelik 4 en 5.

Ekstraflorale nektarkliere is op die buite-oppervlak van die periant of kelk geleë. Die kliere ontwikkel onafhanklik van die florale kliere en het twee funksies, naamlik 1) om sogenaamde "diewe" van die florale nektarkliere weg te lei (verseker verhoogde effektiewe bestuiwerbesoeke) en 2) die aantrekking van miere om posisies aan die buitekant van die blom in te neem. Dit verhoed dan die diefstal van nektar deur insekte met groot monddele wat deur die hipantium kan boor, deurdat die miere se teenwoordigheid die insekte afskrik (Richards, 1986).

Miere skarrel in groot getalle oor veral die hipantium en kelkblare van T. esculentum se blomme. Die miere is reeds voor antese aktief besig by die blomme. Dit is moontlik dié meganiese stimulering (kyk reeds bespreekte antese, 4.4.2) wat die blomme benodig om te open. Die skarreling van die miere oor die hipantium kan toegeskryf word aan die teenwoordigheid van ekstraflorale nektarkliere op die hipantium. Die miere word selde indien ooit binne in die blombodem, in die hipantium, aangetref. Die ekstraflorale nektarkliere lei hul aandag weg van die florale nektar. Die teenwoordigheid van die staminodium teen die veksillum (Fig. 4.1B) versper ook waarskynlik die deurgang van die miere na die nektar toe.

4.3.4 Sekondêre lokmiddels

Sekondêre lokmiddels funksioneer hoofsaaklik as die adverteringsmedium van die plantspesie. Dit is hoofsaaklik die periant of kroon (indien gedifferensieer) wat die adverteringsfunksie vervul. Die vier sekondêre lokmiddels is: (1) visuele aantrekking, (2) geur, (3) temperatuur en (4) beweging. Visuele aanlokking vind deur twee mediums plaas, naamlik vorm en kleur. Die blomvorm as sodanig (behalwe by seksuele aantrekking), in terme van die strategiese plasing van die voortplantingsorgane, is nie betrokke by die langafstand aanlokking van die besoeker nie. Dit is die blomgrootte wat van belang is. Volgens Richards (1986) word groter blomme meer dikwels deur insekte besoek. Blomkleur funksioneer as langafstand-aanlokking (advertering). Blomkleure varieer deur pienk,

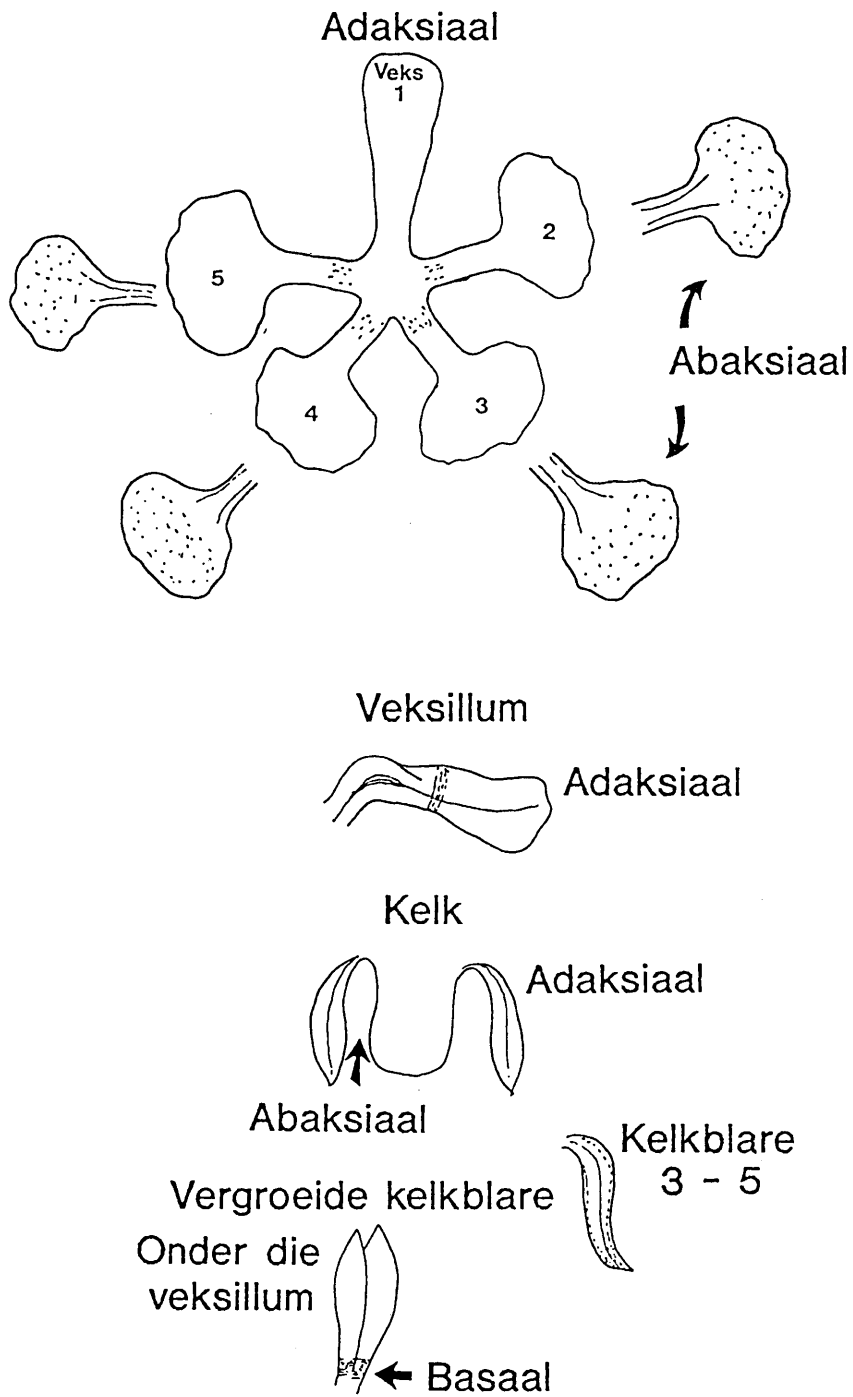
rooi, violet en blou wat deur antosianiene veroorsaak word en/of deur geel, rooi en pers wat deur karotenoïede en flavone veroorsaak word.

Twee duidelik identifiseerbare sekondêre lokmiddels word by T. esculentum-blomme aangetref, naamlik visuele- en geuraanlokking. Die visuele aanlokking van bestuiwers manifesteer in die opvallende geel kleur van T. esculentum se blomme. Volgens Richards (1986) word blomme met hierdie blomkleur hoofsaaklik deur bye besoek. Die visuele aantrekking word verder verhoog deurdat die blomme nie baie klein is nie en in 'n tros gedra word. Die gekombineerde effek van verskeie blomme (geïntegreerde bloeiwyses) is groter as die totaal van die effek van individuele blomme (Faegri & Van der Pijl, 1979).

Geen kleurgeleiers wat opvallend vir die menslike oog is, is waargeneem nie. Die visuele spektrum van die insek en mens verskil effens daarin dat die visuele spektrum van die insek na ultraviolet neig. Nektar- en stuifmeelgeleiers wat in die ultraviolet gebied van die spektrum reflekteer, is slegs deur insekte waarneembaar (Knuth, 1906 ; Faegri & Van der Pijl, 1979 en Richards, 1986). Die moontlikheid van ultravioletmerke is nie ondersoek nie. Die enigste kleurverskil is die effens witter voorkoms van die veksillum by die kanaaltjie in die proksimale gebied. Kleurveranderings wat waargeneem is, is die geleidelike verandering van groen na rooi van 'n stamper sodra dit bevrug is. Die kleurverandering is natuurlik meer opvallend by L/s-blomme aangesien die stamper opvallend uitstaan. Sodra die stamper bevrug is, verbruin die kroonblare vanaf die rande totdat dit verdroog en afval. Die kleurverandering van die

stampers en die verbruining van die kroonblare is funksioneel daarin dat die blomaantreklikheid van die bestuifde blom afneem en dus nie meer insekte sal aanlok nie. Volgens Richards (1986) kan kleurverskille wat slegs deur die insekte waarneembaar is tussen blomme voorkom. Kleuronderskeiding is van belang in sommige plantspesies met rasemeuse bloeiwyses waarby 'n verskil in kleuronderskeiding tussen fertiele en steriele blomme moontlik maak, bv. by Muscari comosum (Knol, 1921 in Faegri & Van der Pijl, 1979). Kleuronderskeiding verhoog die bestuiwingseffektiwiteit omdat bestuiwers nie na die reeds bevrugte of steriele blomme gelok sal word nie.

T. esculentum-blomme produseer 'n duidelik waarneembare geur maar dit is egter nie so soet soos byvoorbeeld dié van Jasmynplante nie. Die geur herinner baie aan die geur van lemoenbloeisels. Blomgeur is 'n langafstand-lokmiddel. Die afstand waaroor geure besoekers aanlok is nie bekend nie. Volgens Richards (1986) is blomgeure egter by konsentrasies van slegs een honderdste van hul waarneembaarheid vir mense, nog deur bye waarneembaar. Blomme wat deur motte besoek word is gewoonlik sterker geur, veral in die nag, as die wat deur bye besoek word. Blomgeure word gewoonlik deur osmofore wat in die kelk- en kroonblaar-epidermisse voorkom, geproduseer. By sommige plantspesies kan die helmknoppe ook vir die geurafskeiding verantwoordelik wees (Faegri & Van der Pijl, 1979). Met behulp van die flessie-tegniek is vasgestel dat die geur deur die kroon, kelk en hipantium geproduseer word (Fig. 4.6).

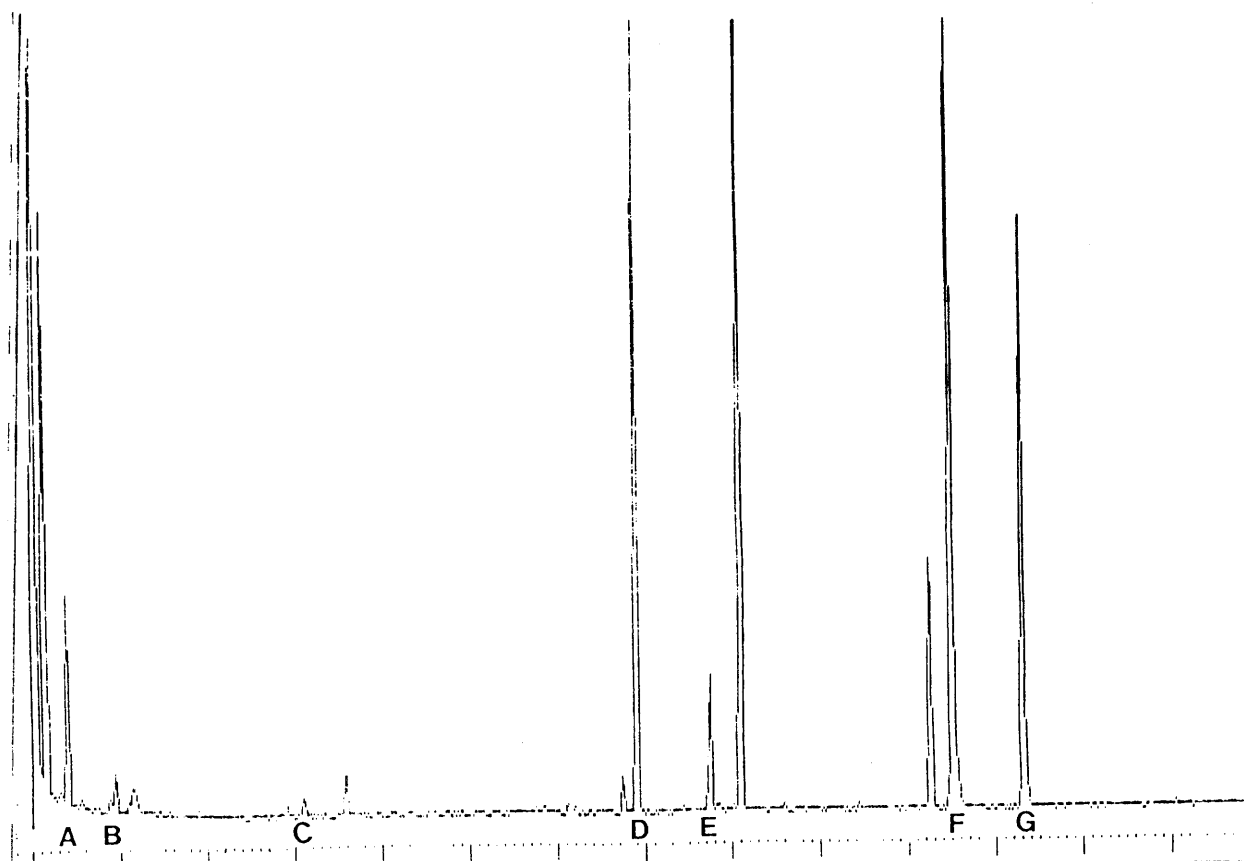


FIGUUR 4.6 Die kroon, kelk en hipantium van Tylosema esculentum-blomme om die verspreiding van die osmofore aan te toon.

Die posisie van die osmofore is met behulp van neutrale rooi oplossing bepaal. Hiervolgens kom die osmofore verspreid oor die kroon, kelk en hipantium voor (Fig. 4.6). By die vier eenvormige kroonblare kom die osmofore redelik eweredig verspreid oor die abaksiale vlak van die breë gedeelte van die laminas voor, maar is meer by die aanhegting van die laminas aan die hipantium, gekonsentreer. By die veksillum kom osmofore adaksiaal voor en is veral gekonsentreer by die proksimale verdikking naby die aanhegting aan die hipantium. Die konsentrering van die osmofore adaksiaal op die veksillum vervul waarskynlik 'n funksie om bestuiwers na die nektar in die hipantium te lei, terwyl die ander kroonblare 'n gesamentlike geureffek het wanneer hulle terugvou en so 'n groter geurruimte tussen hulle skep.

By die kelk word die osmofore beide abaksiaal en adaksiaal aangetref, maar in groter getalle adaksiaal waar hulle veral in die punte (distale gebiede) van die drie los kelkblare gekonsentreer is. By die twee versmelte kelkblare direk onder die veksillum, is die osmofore meer by die hipantium (proksimale gebied) gekonsentreer wat moontlik 'n verdere rigtingwyser na die nektarbron is. In alle gevalle is die osmofore op die rande van die kelkblare gekonsentreer.

Die identifisering van die hoofkomponente van die blomgeur is met behulp van 'n mikromassa 16 F massaspektrofotometer uitgevoer. Die verkreeë RT-waardes (loopspoed van die loopmiddel) is met dié van "standaard bekendes" vergelyk. Slegs sewe hoofkomponente is geïdentifiseer (Fig. 4.7):



- A : Metiel-sikloheksaan
- B : 1,5-Dimetiel-siklopentaa
- C : Dimetiel-benseen
- D : Kariene
- E : 3,7 - Dimetiel - 1,6 - oktadien - 3 - ol
- F : Indool
- G : 2 - Aminobensoësuur-metielester

FIGUUR 4.7 Spektrofotometeruitdruk vir die identifisering van die hoofkomponente van die blomgeur van Tylosema esculentum.

- A : Metiel-sikloheksaan
- B : 1.5 Dimetiel-siklopentaaan
- C : Dimetiel-benseen
- D : Kariene
- E : 3.7 - Dimetiel - 1.6 - okstadien-3-ol
- F : Indool
- G : 2 - Aminobensoësuur-metielester.

Kwantifisering toon dat die individuele pieke van die kolom wat verkry is slegs matig geurig is. Nie een van die pieke het impak-karakter nie. Matige geurigheid is kenmerkend van by-bestuifde blomme (Richards, 1986).

Duidelike verskille is tussen die geurprofile van blomme in die bak met slegs 1.5% agarmedium (Fig. 4.8a) en die bak met 5% glukose bygevoeg, geregistreer (Fig. 4.8b). Die blomme in laasgenoemde bak het hoër vlakke van vlugtige stowwe as dié in die eersgenoemde bak getoon. Die vlakke van drie van die vlugtige stowwe het buite verhouding toegeneem :

Piek 1 : As kariene geïdentifiseer. Die vlugtige stof is vir die kruie-agtige geur verantwoordelik.

Piek 2 : Ongeïdentifiseer. Die vlugtige verbinding is nie vir enige geur verantwoordelik nie.

Piek 4 : Ongeïdentifiseer. Die vlugtige verbinding is vir die soet blomgeur verantwoordelik.

Die toename in die genoemde pieke is in ooreenstemming met die sterker geur van die blomme in die 1.5% agarmedium plus 5% glukose, wat aanvanklik slegs met 'n reuktoets waargeneem is.



FIGUUR 4.8 Gaschromatogramuitdrukke van die geurprofiel van Tylosema esculentum-blomme in 'n bak met slegs 1.5% agarmedium (a) en blomme in 1.5% agarmedium plus 5% glukose (b). Vergelyk pieke 1, 3 en 4 van die uitdrukke.

4.3.3 Bestuiwingsagense

Biotiese bestuiwing kan toevallig plaasvind sonder dat daar enige verwantskap tussen blom en besoeker bestaan, byvoorbeeld diere wat boom klim en die blomme skud, slakke wat oor die blomme seil en skarrelende insekte en veral miere. Dus is dit van belang om te bepaal of 'n besoeker by 'n blom 'n ware bestuiwingsagens, 'n toevallige bestuiwer of 'n dief is. Volgens Faegri & Van der Pijl (1979) is die enigste verskil tussen 'n bestuiwingsagens en 'n dief, die feit dat eersgenoemde bestuiwing teweegbring terwyl dit kos soek en laasgenoemde nie. Bohart et al. (1970) het bevind dat uit 255 insekspesies wat 'n spesifieke blomspesie besoek, slegs 8 spesies effektief en/of volop en kwalitatief as bestuiwers van belang is (in Faegri & Van der Pijl, 1979).

Daar is nie 'n groot verskeidenheid besoekers by die blomme van T. esculentum waargeneem nie. Insekte wat wel waargeneem is, is verskeie byspesies (na gelang van die studiegebied), skoenlappers en ook verskeie soorte miere.

Die bye vervul hoofsaaklik die bestuiwingsfunksie vir T. esculentum-blomme. Die bye is oënskynlik net groot en lig genoeg om op die stampers van L/s-blomme en meeldrade (helmknoppe) van K/s-blomme te sit. Die proboscis van die bye is ook nie baie lank nie sodat die by sy kop redelik diep in die blomdele moet indruk om die nektar in die hipantium te kan uitsuig. Die bye is gewoonlik vanaf omtrent 10:00 in

die oggend aktief. Dit stem ooreen met die tyd wanneer die blomme open en stuifmeel vrystel. Die blomgeur is ook later in die oggend effens meer opvallend as vroeg oggend.

Skoenlappers het 'n langer proboscis as bye en 'n fyner liggaamstruktuur. Die skoenlapper kan dus op enige plek op die blomme sit en nektar opsuig sonder dat die voortplantingsorgane gelyktydig daarmee saam geraak word. Die enigste plek waar stuifmeel moontlik afgesmeer sal kan word, is op die agterlyf indien die skoenlapper K/s-blomme besoek. Die skoenlappers kan egter ook op die veksillum sit en nektar opsuig en dan nog minder met stuifmeel in aanraking kom. Skoenlappers kan nie as dié bestuiwers van hierdie spesie beskou word nie, maar kan ook nie uitsluitlik as diewe beskou word nie aangesien die moontlikheid van stuifmeeloordraging tog bestaan.

Die miere wat by die blomme waargeneem is, is soos reeds genoem, hoofsaaklik agter die ekstraflorale nektarkliere aan. Hulle kom selde of nooit naby die voortplantingsorgane nie en glad nie by die florale nektar nie. Die miere kan dus nie as nektardiewe beskou word nie. Die funksies wat die miere waarskynlik vervul is:

- 1) beskerming deurdat hulle ongewenste besoekers afskrik (Faegri & Van der Pijl, 1979), en
- 2) meganiese stimulering van die kelkblare voor en gedurende die anteseproses.

4.4 SAMEVATTING

Tylosema esculentum kan geklassifiseer word as 'n plantspesie met chasmogamiese, entomofiliese blomme. Die anteseproses neem tussen 18 en 21 uur totdat die voortplantingsorgane ontbloot is. Die blomme toon spesifieke morfologiese aanpassings wat die funksionaliteit van die blom en die effektiwiteit van die bestuiwingsmeganisme verhoog, naamlik:

- 1) sigomorfisme en die voorkoms van distilie wat uitteling bevoordeel;
- 2) nektar wat as primêre lokmiddel in 'n vlakkerige, koppievormige hipantium geproduseer en gestoor word;
- 3) helder geel blomme en die groepering van die blomme in trosse wat die adverteringswaarde van die blomme verhoog; en
- 4) 'n matige blomgeur.

Bogenoemde aspekte en die verminderde aantal meeldrade is volgens Faegri & Van der Pijl (1979) kenmerkend van die sogenaamde bye sindroom van blomme. Dus kan daar op grond van die huidige kennis gekonstateer word dat die plantspesie hoofsaaklik deur bye bestuif word. Die doel van hierdie deel van die studie, naamlik om 'n algemene begrip van die bestuiwingsbiologie van Tylosema esculentum te vorm, is dus as sodanig verwesenlik. Verdere bestuiwingsbiologies gerigte studies kan in die toekoms van hierdie basis af onderneem word.

HOOFSTUK 5

STEMPELONTVANKLIKHEID

5.1 INLEIDING

Stempelontvanklikheid is dié funksionele komponent in die reprodktiewe effektiwiteit van 'n blom. Die stempel is die oppervlak waarop die stuifmeel ontvang en geëvalueer word, en stuifmeelkieming plaasvind. Dumas et al. (1984, 1988) beskou die stempel as 'n klier met gespesialiseerde ontvangselle (papille), waarvan die sekretoriese funksie met die bepaalde prosesse van antese en bestuiwing gekorreleer is.

Stempels word op grond van verskeie kenmerke geklassifiseer. Die twee hoofkenmerke waarop stempelklassifikasie gebaseer word is die aan- of afwesigheid van 'n sigbare sekreet op die ontvanklike stempel. Die huidige mees algemeen aanvaarde stempelklassifikasie, is dié van Heslop-Harrison & Shivanna (1977). Die stempelklassifikasie van die Caesalpinioideae wat hier aanvaar word, is op die klassifikasie van Heslop-Harrison (1981) gebaseer en deur Owens & Stirton (1989) geformuleer. Die kern van die klassifikasie is stempeltipe en die mate van sekreet geproduseer.

Stuifmeel-stempel-interaksie en gevolglik stempelontvanklikheid is die sleutel tot die voortplantingsreaksies. Stempelontvanklikheid word beskou as die periode wanneer die waarskynlikheid dat stuifmeelkieming en opvolgende bevrugting sal plaasvind, die hoogste

is. Die periode kan slegs 'n paar uur of 'n paar dae duur. Die periode kan deur die ouderdom van die plant, die tyd van die dag en die stempeloksudaat beïnvloed word. Stempelontvanklikheid kan biologies sowel as sitochemies bepaal word (Heslop-Harrison & Shivanna, 1977 ; Dumas et al., 1984, 1985, 1988 en Zietsmann, 1988).

Stempelontvanklikheid en die stuifmeel-stempel-interaksies is van kardinale belang in onder andere planttelingsstudies (Dumas et al., 1985). Die effektiëste periode vir bestuiwing moet bekend wees, sodat effektiewe bevrugting verseker sal wees. Stempelontvanklikheid is ook 'n bepalende faktor vir die totstandkoming van onverenigbaarheidsreaksies (Shivanna et al., 1978). In die lig hiervan is die studie van die stempelontvanklikheid van T. esculentum onderneem.

5.2 METODES

5.2.1 Waarnemingsmetodes

Tydens die ondersoek na die lewensduur van 'n blom (Hfst.4), is daar ook op die afskeiding van die stempeloksudaat gelet. Die stempeloppervlak is met behulp van 'n Eschenbach handlens met 8x-vergroting, oor 'n periode van drie dae, ondersoek.

5.2.2 Toets vir esterase-aktiwiteit

Hierdie histochemiese toets is volgens die metode van Pearse (1972) uitgevoer. Veertien L/s- en K/s-blomme se stempels is onderskeidelik,

getoets. Stempels van drie verskillende ouderdomme, naamlik stempels van toe blomknoppe, stempels van blomme kort voor antese en stempels van oop blomme, is getoets. Die toets is positief vir ontvanklikheid sodra die stempels swart vertoon.

5.2.3 Die mate van vrugset

Die mate van vrugset na bestuiwing is die mees betroubare kriterium vir stempelontvanklikheid en die lewensvatbaarheid van die saadknoppe. Blomme is op die dag van antese op die plante gemerk en met sakkies bedek. Die stempels is op verskillende tye kruisbestuif, waarna die blomme weer bedek is. Die sakkies is vir nog twee dae, vir beskerming van die bevrugte stamper, oor die blomme gelaat. Die persentasie suksesvolle vrugset is vir elke tydinterval bepaal.

5.2.4 ABF-tegniek

Die ABF-toets (annilienblou-fluoressensie) is gebaseer op die metode van Martin (1959). Probleme met die toepassing van die tegniek is ondervind en die volgende bronne is geraadpleeg: Hughes & McCully (1975); Smith & McCully (1978a,b) en Dumas & Knox (1983).

Materiaal is versamel en vir een uur in 3:1 etanol : ys-asynsuur gefikseer, waarna dit in 70% etanoloplossing oorgeplaas is. Die stampers is vir tien minute in die oplossing gespoel en daarna vir tien minute in 30% etanoloplossing gespoel. Die stampers is vervolgens twee maal in gedistilleerde water gespoel: die eerste keer tien minute en daarna vir omtrent 'n half uur. Die materiaal is

daarna in 8N NaOH vir 24 uur by kamertemperatuur, verhelder. Beter resultate is op hierdie manier verkry, as wanneer materiaal net ses uur in 'n oond by 60°C in 8N NaOH verhelder word. Na verheldering is die stampers weer herhaaldelik in gedistilleerde water gespoel totdat al die NaOH verwyder is, en die water nie meer bruin vertoon nie. Die stampers vertoon amper deurskynend. Indien die stampers nie voldoende verhelder is nie, kan hulle vinnig in Javel gespoel word. Die materiaal moet dan weer deeglik in gedistilleerde water gespoel word. Na verheldering is die materiaal oornag in 0.1% annilienblou in 0.1M K_3PO_4 , gekleur.

'n Nikon Optiphot mikroskoop toegerus met 'n 100W halogeenlamp is vir fluoressensie-onderzoek en fotografering gebruik. 'n B2A filterkombinasie met 'n 450-490 eksitasie-filter is gebruik.

Twee benaderings is gevolg:

1) Onbestuifde stempels van verskillende ouderdomme is gefikseer, verhelder en gekleur. Die materiaal is ondersoek vir die teenwoordigheid van kалlose-fluouressering in die stempel en die nusellus van die saadknop (Dumas & Knox, 1983).

2) Verskillende ouderdomme stempels is kruisbestuif en na 12 ure gefikseer. Die materiaal is na kleuring ondersoek vir die teenwoordigheid van stuifmeelbuise op die stempel, in die styl en by die saadknoppe.

Die blomme is in beide gevalle in bakke met 1.5% agarmedium by kamertemperatuur gehou, vanwaar die vrugbeginsels versamel is.

5.2.5 SDS - Poli-akriëlamiedgel-elektforese (PAGE)

Die metode is gebaseer op die metode van Zietsmann (1988). Materiaal is vroeg oggend op die dag van antese versamel. die blomme is in bakke met 1.5% agarmedium by 25°C in 'n kiemingskabinet gehou. Dit is gedoen om 'n min of meer eenvormige omgewing te skep. Die stampers is uit die blomme op bepaalde tydsintervalle gedissekteer en die stempels afgesny. Proteïene is geëkstraheer deur die afgesnyde stempels in Ferguson se ekstraksiebuffer (pH 6.8) te homogeniseer. Die tydsintervalle was: 10:00, 12:00, 14:00, 16:00, 18:00, 20:00 en 22:00. Die tydsintervalle is behou vir een, twee en drie dae oue stempels. Tien stempels per blomtipe per tydsinterval is gehomogeniseer: in 200µl ekstraksiebuffer vir L/s-stempels en 100µl vir K/s-stempels. Die ekstraksie is tot die volgende oggend gelaat, waarna dit vir vyf minute by 95000g gesentrifugeer is. Die gepresipiteerde proteïene is in 'n monsterbuffer (0,0625 mol.dm⁻³ Tris-HCl. pH 6.8, 5% (m/v) 2-mercapto-etanol en 2.3% (m/v) SDS) opgelos. Die proteïenekstrak is vir vyf minute by 90°C verhit om proteïendenaturering te bevorder.

Die polipeptiede is opgelos op 10% poli-akriëlamiedgel met 5% stapelgel. Die loopgel het 1.6 mol.dm⁻³ Tris-HCl (pH 8.8), 0.1% (m/v) SDS, 0.04% (m/v) ammoniumpersulfaat en 0.04% (v/v) TEMED bevat. Die 5% stapelgel het 0.124 mol.dm⁻³ Tris-HCl, 0.1% (m/v) SDS, 0.05% (m/v) ammoniumpersulfaat en 0.078 (v/v) TEMED bevat. Die oplossings is deeglik onder gedeeltelike vakuum ontgas, waarna polimerisering deur

die byvoeging van TEMED, geïnduseer is. Die loopbuffer is saamgestel uit $0.025 \text{ mol.dm}^{-3}$ Tris-HCl (pH 8.3). $0.192 \text{ mol.dm}^{-3}$ glisien en 0.1% SDS.

Die gelle is ontwikkel deur 'n konstante elektriese stroom van 50V vir een uur, gevolg deur 'n konstante stroom van 35V tot voltooiing, toe te dien.

Kleuring van die totale peptiede is op twee maniere verkry:

- 1) Koomassie helderblou R-250 kleuring. Die kleuring is volgens die metode van Neuhoff et al. (1985) uitgevoer.
- 2) Silwerkleuring. Die kleuring is volgens die metode van Summons et al. (1981) uitgevoer.

Proteïenstandaarde is langs die ekstrakte op die gel laat loop sodat die molekulêre massa van die peptiede bepaal kon word. Die standaard is verkry vanaf BioRad en bevat Fosforilase B, 96.4kD; BSA, 66.2kD; Ovalbumien, 42.699kD; Karboniese anhidrase, 3.1kD; Tripsien inhibeerder, 21.5kD en Lisosiem, 14.4kD.

5.3 RESULTATE EN BESPREKING

5.3.1 Stempeltipe

Na aanleiding van die anatomiese bevindings van Coetzer (1982) is besluit om meer intensief na die stempelklassifikasie van T. esculentum te kyk. Die stempels van T. esculentum is tregtervormig

(Fig. 5.1A), en gaan oor in 'n hol styl. Die stempelrand vorm 'n inkeping waar dit by die stampernaat aansluit. Volgens Coetzer (1982) voer 'n laag eensellige papille die tregtervormige holte uit. Twee tipes papilselle kom voor, waarvan die meer oppervlakkige tipe deur 'n pellikel bedek word. Die pellikel word deur Heslop-Harrison & Shivanna (1977) beskryf as tipies van droë stempels. Die dieperliggende papilselle is sekreterend en stem ooreen met die tipe papilselle deur Heslop-Harrison & Shivanna (1977) as tipies van nat stempeltipes beskryf (Coetzer, 1982).

Die oorsprong van die sekresie van die styl- en stempeleksudaat is anatomies deur Coetzer (1982) beskryf. Sy ondersoek toon dat die stempeleksudaat op die tweede dag na antese meer oorvloedig tussen die selle teenwoordig is. Coetzer (1982) het ook waargeneem dat die eksudaat op die tweede dag na antese as 'n duidelike druppel op die stempeloppervlak sigbaar is. Na aanleiding van die waarneming is besluit om meer intensief na die mate van eksudaatafskeiding te kyk. Die ondersoek het geskied tesame met die ondersoek van die bepaling van blomlewensduur (Hfst4). Die blomme is bedek, bestuif, meganies gestimuleer asook onbedek gelaat. Die eksudaat is glad nie gedurende die drie dae se waarnemings op één van die 70 ondersoekte stempels waargeneem nie. Oormatige eksudaatafskeiding is nie soos deur Marginson et al. (1985) by Acacia spp. waargeneem, deur bestuiwing gestimuleer nie. Die verskil in waarneming het twee moontlike verklarings, naamlik 1) Coetzer (1982) het moontlik die blinkheid van stuifmeel omhul deur helmknopslym (kyk Hfst. 6) op die stempels waargeneem (Fig.5.1B), of

2) die vorming van 'n druppel kan net so wisselend wees soos bevind in die geval van Cassia otusa (Owens, 1985), naamlik dat die eksudaat soms wel en somtyds glad nie gevorm word nie.

Die stempels van T. esculentum word deur Coetzer (1982) beskou as 'n nat stempeltipe volgens die klassifikasie van Heslop-Harrison & Shivanna (1977). Owens (1989) onderskei op grond van die klassifikasie-sisteem van Heslop-Harrison (1981) twee hoofstempeltipes vir die sub-familie Caesalpinioideae, naamlik 1) kopvormige nat stempels met papille, en 2) kratervormige nat stempels sonder papille. Nat stempels met papille produseer ook nie soveel eksudaat soos nat stempels sonder papille, dat 'n sigbare druppel op die stempeloppervlak gevorm word nie (Owens, 1989). Dit wil dus voorkom asof die stempel van T. esculentum intermediêr tussen hierdie twee hoofstipes val, aangesien dit tregtervormig met papilselle is. Nat stempels met papille is volgens Owens (1989) op grond van die huidige kennis, kenmerkend van stampers met hol style. Hierdie stempeltipe is oënskynlik ook kenmerkend van die tribus Cercideae waarbinne T. esculentum ressorteer.

Die stempeltipe van T. esculentum kan volgens bogenoemde bespreking beskryf word as 'n tregtervormige nat stempel met papille en 'n matige stempeleksudaat. Die stempeltipe kan in groep 3 van die klassifikasie van Heslop-Harrison & Shivanna (1977) geplaas word. Die groep word gekenmerk deur nat stempels met lae tot medium papille en sekreet in die ruimtes tussen die selle. Volgens genoemde outeurs kan die stempels van die Leguminosae oor die algemeen in hierdie groep geklassifiseer word.

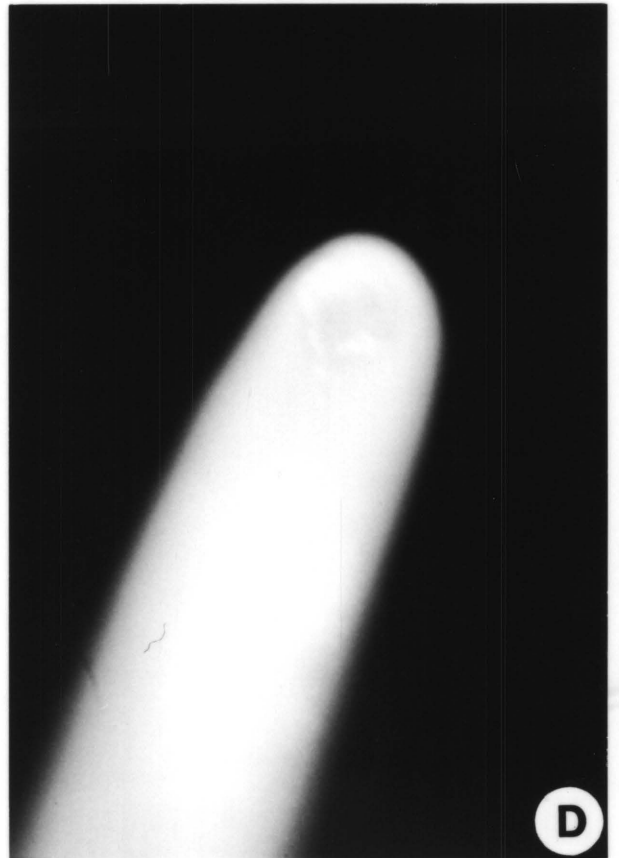
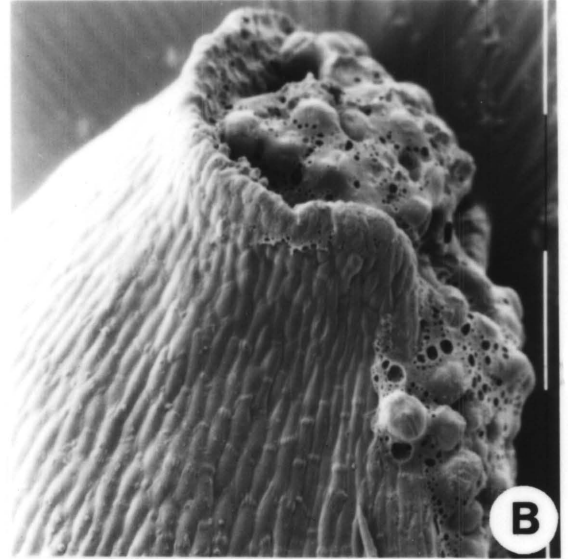
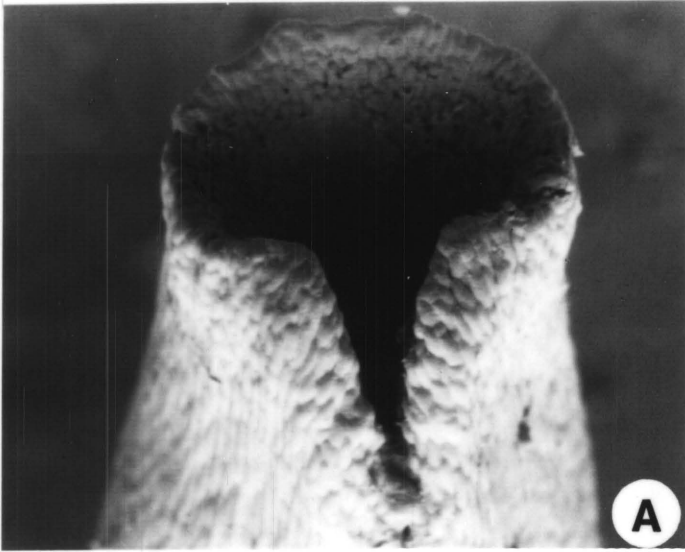
FIGUUR 5.1

Die kratervormige stempel van Tylosema esculentum.

- A. Sonder bestuiwing.
- B. Stempel is bestuif. Die stuifmeelkorrels is omhul met helmknopslym.

Toets vir esterase-aktiwiteit op die ontvanklike stempel van Tylosema esculentum.

- C. Die toets is positief want die stempeloppervlak kleur swart.
- D. Kontrole, met geen kleuring nie.



5.3.2 Stempelontvanklikheid

Toets vir esterase-aktiwiteit

Die teenwoordigheid van sitochemies waarneembare esterase-aktiwiteit is op die ontvanklike oppervlak van byna alle stempeltipes deur Heslop-Harrison & Shivanna (1977) bevestig. Volgens Shivanna & Sastri (1981) kom die ekstrasellulêre proteïene wat vir die esterase-aktiwiteit verantwoordelik is, by droë stempels in die pellikel en by nat stempeltipes as 'n komponent van die eksudaat voor.

Stempels van drie verskillende blomknopstadie is getoets. Slegs die stempels van die oop blomme het swart gekleur (Fig. 5.1C) en was dus waarskynlik ontvanklik. Die stempels is dus ontvanklik vanaf die stadium wat die stempels blootgestel word aan die bestuiwingsagense. Dit is in ooreenstemming met die algemeen aanvaarde tendens vir blomplante (Shivanna & Johri, 1985). Die plantspesie kan op grond van die toets as protoginies beskou word, omdat die stuifmeel eers omtrent een uur na antese (die koppievormige stadium, vergelyk Fig. 4.4) vrygestel word. Die enigste mate van onsekerheid wat hier voorkom is of die kleurreaksie vanaf die pellikel of vanaf die eksudaat afkomstig is (Shivanna & Sastri, 1981). Verdere toetse vir die bepaling van stempelontvanklikheid is gedoen sodat meer sekerheid oor die duur van die periode en 'n moontlike piekstadium in ontvanklikheid vasgestel kon word.

ABF-tegniek

Volgens Dumas & Knox (1983) word die afname van stempelontvanklikheid deur 'n toename in die voorkoms van kallose in die selwande van die stempelselle gekenmerk. Die verlies van lewenskragtigheid van die saadknoppe word ook deur die verspreiding van kallose in die saadknop se nusellus gekenmerk. Geen betroubare resultate kon vanuit die fluoressering van die onbestuifde stampers verkry word nie. Die stempels het meestal glad nie gefluoresseer nie (Fig. 5.2A) en indien wel was dit soms by jonger en soms by ouer stempels. Die saadknoppe het in alle gevalle, ongeag die ouderdom van die saadknop, gefluoresseer (Fig. 5.2B). Outofluoressensie van die vaatweefsel was ook 'n probleem. Die tegniek is op die huidige stadium nie 'n betroubare aanduiding van die stempelontvanklikheid van T. esculentum-stempels nie.

Die beginsel van die ABF-tegniek is herhaal, maar dié keer is verskillende ouderdomme stempels, oor vier dae heen, kruisbestuif. Die persentasie stempels waarop die stuifmeelkorrels gekiem het (Fig. 5.2C), die persentasie style en vrugbeginsels waar stuifmeelbuisse voorgekom het (Fig. 5.2D), en die persentasie vrugbeginsels waar stuifmeelbuisse in die mikropilum waargeneem is (Fig. 5.2E), is bepaal (Tabel 5.1). Die resultate van die verskillende ondersoeke, uitgedruk in persentasie, is deur middel van 'n chi-kwadraattoets vergelyk om vas te stel of daar enige betekenisvolle verskille ($p < 0.05$) oor die vier dae was.

FIGUUR 5.2

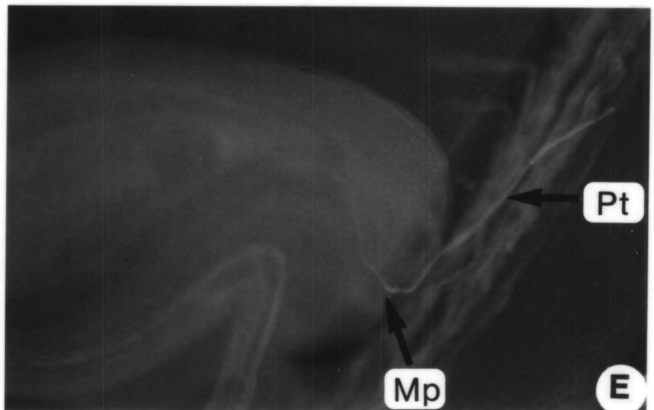
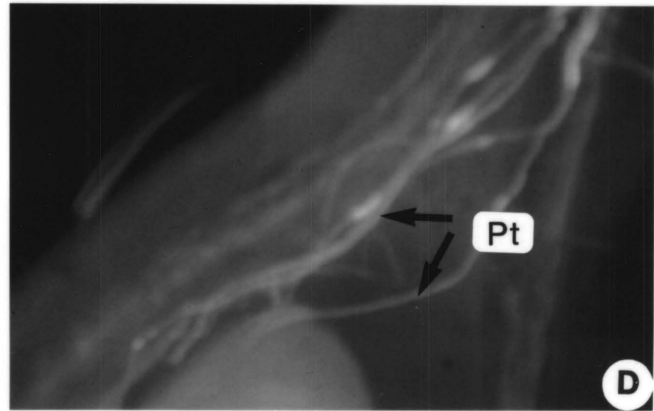
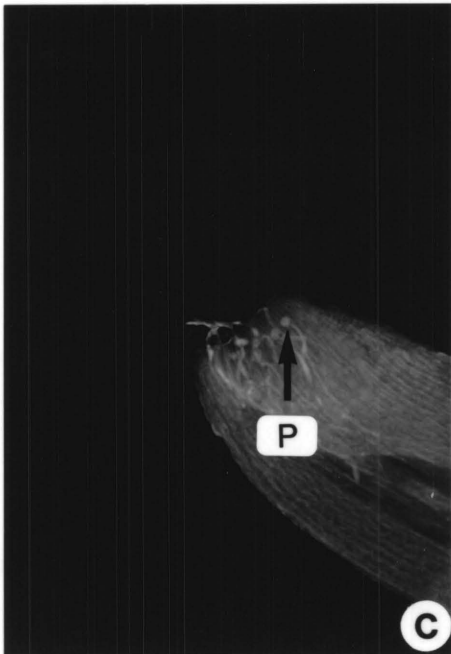
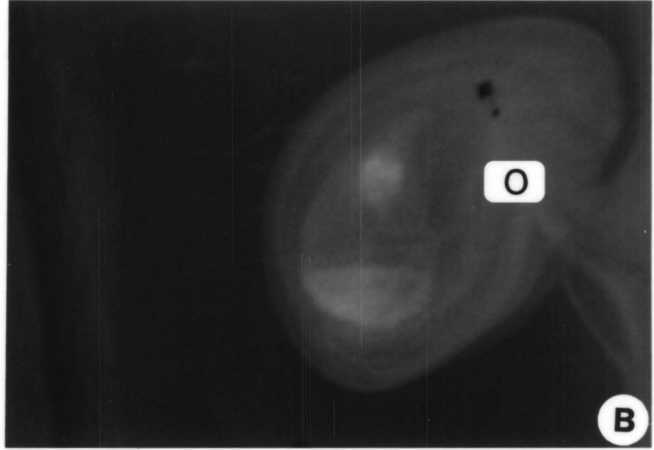
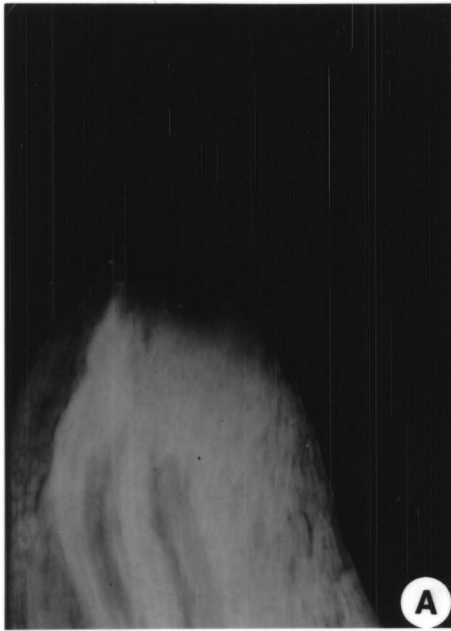
Die Annilienblou fluoressensie-toets vir ontvanklikheid sonder bestuiwing.

- A. Geen fluoressensie van kallosevorming, is in die stempel waargeneem nie.
- B. Fluoressensie is deurgaans in die saadknoppe waargeneem.

Annilienblou fluoressensie-toets vir ontvanklikheid met bestuiwing.

- C. Stuifmeel het deurgaans op die stempels gekiem.
- D. Stuifmeelbuis is deurgaans in die style waargeneem.
- E. Stuifmeelbuis is deurgaans in die mikropilum waargeneem.

Mp = Mikropilum
O = Saadknop
Pt = Stuifmeelbuis
P = Stuifmeelkorrel



Die persentasies van die verskillende tydsintervalle per dag is saamgevoeg aangesien geen betekenisvolle verskille ($p < 0.05$) tussen die tydsintervalle voorgekom het nie.

TABEL 5.1 Resultate van die ABF-tegniek, met kruisbestuiwings, vir die stempelontvanklikheidsbepaling by Tylosema esculentum. Die persentasie waargenome stampers waar korrels op die stempel gekiem het en buise in die styl, vrugbeginsel en mikropilum voorgekom het.

Dag	%korrels gekiem	%Style met buise	%Vrugb. met buise	% vrugb.met buise in mikrop.
Langstamper				
1	96.7	90	60	23.3
2	100	100	100	73.3
3	100	100	100	100
4	95	90	40	15
Kortstamper				
1	100	97.6	68.9	16.7
2	100	100	100	27.6
3	100	100	90	60
4	90	75	60	35

In alle gevalle het stuifmeelkieming by meer as 96% van die ondersoekte stempels oor die eerste drie dae voorgekom. Op dag vier was daar 'n klein nie-betekenisvolle afname. Die persentasie style waar buise op dae twee en drie waargeneem is, was by beide L/s- en K/s-tipes effens meer as op dae een en vier, maar nie betekenisvol nie. By L/s-tipes is daar betekenisvol meer stampers met buise in die

vrugbeginsel op dae twee en drie as op dag vier, maar nie betekenisvol meer as op dag een nie. Die persentasie op dag een is egter ook nie betekenisvol meer as op dag vier nie. Die afleiding wat hieruit gemaak kan word, is dat dag een vir L/s-plante nie betekenisvol minder ontvanklik as dag twee en drie was nie, maar ook nie betekenisvol meer ontvanklik was as dag vier nie. Omdat dae twee en drie egter betekenisvol meer stampers met buise in die vrugbeginsel as dag vier gehad het, kan afgelei word dat dae twee en drie waarskynlik die effektiëfste tye vir bestuiwing is met die grootste moontlikheid om bevrugting teweeg te bring (piek-ontvanklikheid).

'n Soortgelyke tendens is ten opsigte van die persentasie L/s-vrugbeginsels met buise in die mikropilums van die saadknoppe waargeneem (die stuifmeelbuse neem gemiddeld 6 tot 8 ure om tot by die saadknop te groei). Die verskil is egter dat in hierdie geval daar betekenisvol meer vrugbeginsels met buise in die mikropilums op dae twee en drie waargeneem is, as op dag een. Die persentasie waargeneem op dag een was egter weereens nie betekenisvol hoër as op dag vier nie. Die persentasies vir dae twee en drie was egter betekenisvol hoër as op dag vier. Dit is dus 'n verdere ondersteuning van bogenoemde afleiding dat dae twee en drie die effektiëfste tyd vir bestuiwing is alhoewel die stempels reeds vanaf dag een vir stuifmeelkieming ontvanklik is.

By K/s-plante is die tendens nie so duidelik nie. Die persentasies is in alle gevalle hoër op dae twee en drie, maar slegs betekenisvol ten opsigte van buise in die vrugbeginsel tussen dae twee en vier. Die persentasie stampers waar buise in die mikropilum waargeneem is, is

by beide planttipes minder op dag twee as op dag drie, alhoewel nie betekenisvol nie. Dit is in teenstelling met die waarneming van buise in die vrugbeginsel. Die persentasie is hoër (K/s) of dieselfde (L/s) op dag twee. Laasgenoemde kriterium is waarskynlik 'n meer betroubare aanduiding. Die waarneming van buise in die mikropilum is meer onderhewig aan invloede tydens voorbereiding: die buise kan tydens disseksie versteur word of fluoresseer nie genoegsaam nie sodat die indringing in die mikropilum waargeneem kan word nie. Daar is 'n relatief sterk positiewe korrelasie ($r = 0.574$) tussen die persentasie stampers waarby buise in die vrugbeginsel en in die mikropilum waargeneem is. Dus is die teenwoordigheid van buise in die vrugbeginsel 'n redelike goeie aanduiding dat bevrugting plaasgevind het asook van die effektiefste tyd vir bestuiwing. Die styl van T. esculentum-stampers vernou vanaf die styl na die vrugbeginsel (Coetzer, 1982). Volgens Owens (1989) kan die vernouing van die styl funksioneer om die aantal buise wat die vrugbeginsel sal binnedring te beperk. Indien dit so is kan aanvaar word dat die buise wat wel die vrugbeginsel bereik het, bevrugting sal teweegbring.

Oor die algemeen kan daar dus na aanleiding van bogenoemde resultate aanvaar word dat die stempels vanaf dag een in so 'n mate ontvanklik is dat bevrugting teweeggebring sal kan word. Die kans op bevrugting is egter beter op dae twee en drie na antese, waarskynlik as gevolg van die stempelsekreet wat meer volop tussen die selle (Coetzer, 1982) teenwoordig is. Daar is 'n besliste afname in stempelontvanklikheid op dag vier na antese. Coetzer (1982) toon dat die stempels ongeveer vyf dae na antese begin verdroog.

Persentasie vrugvorming

Die mees betroubare kriterium om die mate van stempelontvanklikheid, en die lewenskragtigheid van die saadknoppe te bepaal, is die persentasie vrugset wat teweeggebring word (Shivanna & Johri, 1985). Die kriterium word egter deur faktore soos predasie beïnvloed. Die resultate vir die verskillende tydsintervalle oor drie dae, is weereens saamgevoeg. Die resultate (Tabel 5.2) is met 'n chi-kwadraattoets vergelyk. Die persentasies is in alle gevalle die hoogste op dag twee, maar nie betekenisvol hoër nie. Die resultate is dus 'n ondersteuning van bogenoemde stuifmeel-resultate.

TABEL 5.2 Persentasie vrugset verkry na kruisbestuiwings van een, twee en drie dae oue Tylosema esculentum-stempels. J.vrugte = jong vrugte, V.vrugte = volwassevrugte.

Dag	% Bevrug	% J.vrugte	% V.vrugte
Langstampers			
1	95	55	10
2	100	55	15
3	93	7	0
Kortstampers			
1	100	35	0
2	95	45	25
3	70	25	15

SDS - poli-akriëlamiedgel-elektroforese

Volgens Zietsmann (1988) kan die tempo van proteïensintese as 'n moontlike indikator van ontvanklikheid gebruik word. Daar bestaan moontlik 'n korrelasie tussen stempelontvanklikheid en die teenwoordigheid van sekere proteïene. Die doel van die eksperiment was om te bepaal of daar wel enige waarneembare biochemiese verandering in die stempels van T. esculentum plaasvind.

Twee kleurmetodes, naamlik silwerkleuring en koomassie-helderblou, is gebruik om die gelplate te kleur. Die silwerkleuring was te sensitief en het die plate te donker gekleur vir enige onderskeiding van die proteïenbande. Die koomassiekleuring was amper te lig. Veranderinge in die proteïensamestelling kon egter waargeneem word (Fig. 5.3). 'n Proteïen (*) met 'n molmassa van min of meer 42 - 66 kD is in die 10:00 en 12:00 stroke teenwoordig, en dan afwesig vanaf 14:00 tot 18:00 uur, en vanaf 20:00 weer teenwoordig. 'n Proteïen (^) met 'n molmassa van tussen 31-42 kD is 10:00 en 12:00 teenwoordig maar verdwyn vanaf 14:00.

Dit is duidelik dat daar wel veranderinge in die polipeptied-samestelling van die stempel plaasvind. Hoe betekenisvol die veranderinge egter ten opsigte van stempelontvanklikheid is, kan nog nie gesê word nie. Die identiese veranderinge is ook in twee en drie dae oue stempels waargeneem.

FIGUUR 5.3

SDS-poliakriëlamiedgel-elektroforese vir die bepaling van enige veranderinge in die proteïensamestelling van Tylosema esculentum-stempels gedurende die ontvanklikheidsperiode.

a) Gel-elektroforese-plaat gekleur met koomassie-blou vir die identifisering van die proteïenbande. Die verandering in proteïensamestelling is vanaf 10:00 tot 22:00 op dag een.

b) Bogenoemde plaat van naderby. Let op die verdwyning en herverskyning van 'n proteïen met 'n molmassa van min of meer 42 - 66 kD (*). 'n Proteïen met 'n molmassa van min of meer 31 - 42 kD verdwyn vanaf 14:00.

Standaarde : Fosforilase B, 96.4 kD.

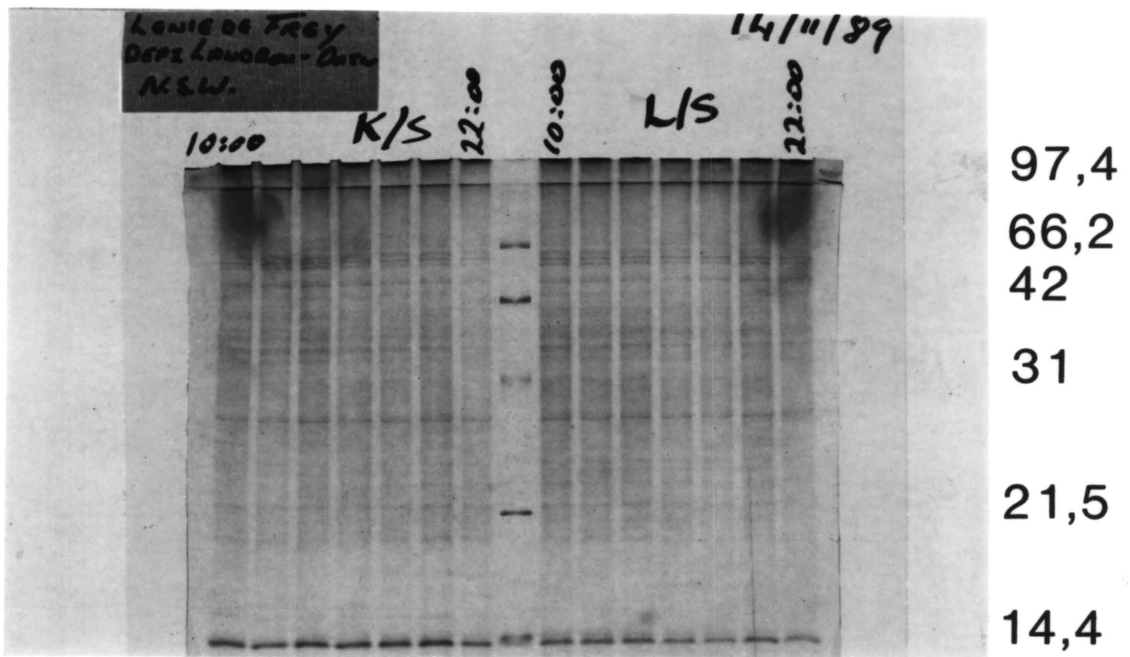
BSA, 66.2 kD

Ovalbumien, 42.699 kD

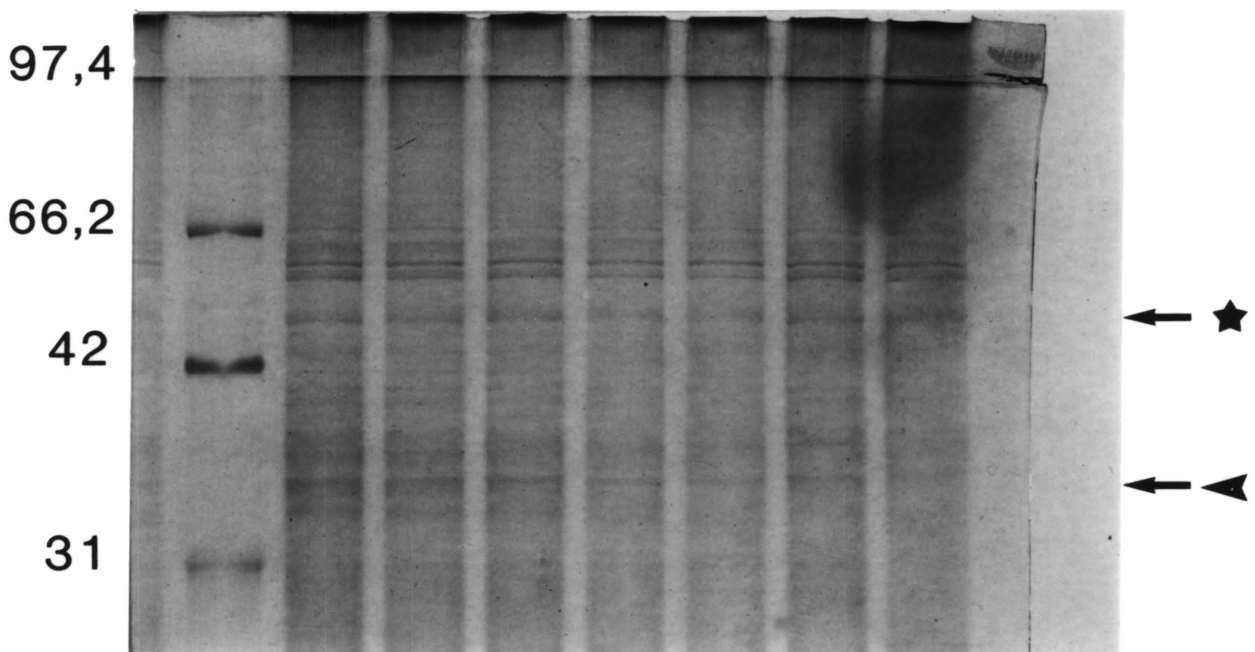
Karboniese anhidrase, 3.1 kD

Tripsien inhibeerder, 21.5 kD

Lisosiem, 14.4 kD



10:00
 12:00
 14:00
 16:00
 18:00
 20:00
 22:00



5.4 SAMEVATTING

Die stempeltipe van T. esculentum is 'n kratervormige nat stempel met papille en 'n matige stempelsekreet afskeiding. Die stempels is vanaf die eerste dag van antese ontvanklik. Stempelontvanklikheid begin eers op die vierde dag na antese afneem. Die afname in stempelontvanklikheid korreleer tot 'n groot mate met die afname in blomaantreklikheid (lewensduur van 'n blom, Hfst. 4), wat op die derde dag na antese sterk afneem.

Daar vind identiese veranderings in die polipeptiedsamestelling van een, twee en drie dae oue stempels plaas. Die betekenis van die veranderinge ten opsigte van stempelontvanklikheid word egter bevraagteken tensy die T. esculentum-stempels oor 'n meganisme beskik wat die ontvanklikheid oornag, vir 12 ure, vanaf omtrent 22:00 tot omtrent 10:00 "afskakel". Die veranderinge het oënskynlik ook geen funksie ten opsigte van 'n selfonverenigbaarheidsstelsel nie (kyk Hfst.7).

HOOFSTUK 6

STUIFMEEL-STEMPEL-INTERAKSIES

6.1 INLEIDING

In stuifmeel-stempel-interaksies is dit nie net die stempeltipe en stempelontvanklikheid (Hfst. 5) wat van belang is nie, maar die beskikbaarheid van stuifmeel, stuifmeelskulptuur en gevolglike aanhegting aan die stempel en/of bestuiwer, en stuifmeellewenskragtigheid is ook van belang (Faegri & Van der Pijl, 1979 ; Hesse, 1981 en Shivanna & Johri, 1985). Die aantal stuifmeelkorrels wat deur 'n plantspesie geproduseer word hou direk verband met die bestuiwingsmeganisme (Faegri & Van der Pijl, 1979). Volgens Yamada (1988) kan die aantal stuifmeelkorrels wat per blom geproduseer word, tussen blomme binne 'n spesie varieer. Die aantal stuifmeelkorrels kan ook na gelang van 'n plant se ouderdom en die omgewingsklimaat varieer.

Stuifmeellewenskragtigheid word deur omgewingsfaktore, veral temperatuur en humiditeit, beïnvloed (Shivanna & Johri, 1985 en Shivanna & Cresti, 1989). Daar is 'n groot verskeidenheid in vivo-, in vitro- en sitochemiese metodes om stuifmeellewenskragtigheid te bepaal (Heslop-Harrison & Heslop-Harrison, 1970 ; Stanley & Linskens, 1974 ; Dumas et al., 1984 ; Heslop-Harrison et al., 1984 en Shivanna & Johri, 1985). Die absolute kriterium vir stuifmeellewenskragtigheid is die vermoë van die stuifmeel om suksesvolle bevrugting teweeg te

bring vir uiteindelijke embryo- tot saadontwikkeling (Shivanna & Johri, 1985). Alle sitochemiese en in vitro-toetse moet deur in vivo-toetse wat die mate van suksesvolle vrugvorming bepaal, aangevul word (Shivanna & Johri, 1985). Die mees algemene toets vir stuifmeel-lewenskragtigheid is in vitro-toetse, aangesien dit redelik vinnig en akkuraat is indien so na as optimale toestande daargestel kan word (Shivanna & Johri, 1985). Twee aannames word in die toetse gemaak, naamlik 1) dat die optimale toestande daargestel is, en 2) dat die monster verteenwoordigend van die totaal is. Kennis van die stuifmeellewenskragtigheid is van belang in genetiese, landboukundige en planttelingsstudies (Heslop-Harrison et al., 1984 en Dumas et al., 1985).

Die stuifmeelkorreloppervlak speel ook 'n belangrike rol in die stuifmeel-stempel-interaksie. Net soos die stempelsekreet is die stuifmeelwandkomponente, byvoorbeeld pollenkit en "viscin" drade, funksioneel in die aanhegting van die korrels op die stempeloppervlak (Hesse, 1981 en Yamada, 1988). Die komponente is ook in die aanhegting van die stuifmeel op die bestuiwerliggaam funksioneel. Tydens die bestuiwingsproses kan die pollenkit by die herkennings-meganismes op die stempel betrokke wees (Hesse, 1981 en Dumas et al., 1985). Die komponente speel ook 'n rol in die beskerming van die stuifmeel teen eksterne faktore, byvoorbeeld droë toestande, bestraling, ensovoorts (Shivanna & Johri, 1985).

Stuifmeel-stempel-interaksies is 'n komplekse sisteem waarby 'n groot aantal bepalende faktore van beide vroulike en manlike komponente

betrokke is. Dumas & Gaude (1981) het 'n skema waarvolgens stuifmeel-stempel-interaksies geïnterpreteer kan word, voorgestel. Die doel van hierdie ondersoek is om 'n algemene begrip te vorm van die interaksie tussen die vroulike (Hfst.5) en manlike komponente van T. esculentum. Dit sal 'n basis vorm vanwaar meer in-diepte-studies van die stuifmeel-stempel-interaksies, onderneem kan word.

6.2 METODES

6.2.1 Hemositometertegniek

Die aantal stuifmeelkorrels per helmknop is met behulp van 'n hemositometer bepaal. Helmknoppe in die wollerige stadium, asook toe helmknoppe is afsonderlik in klein sentrifugeerbuisies in 'n 100 μ l oplossing van 1% wateroplosbare annilienblou met een druppel Triton-X100, gesuspendeer. Die Triton-X100 is bygevoeg om die viskositeit van die taai helmknopslym te verlaag. Die totale 100 μ l oplossing met gesuspendeerde stuifmeel is met behulp van 'n pasteurpipet versigtig op die twee afsonderlike roosters van die hemositometer oorgedra. Tellings is met behulp van 'n refleksiemikroskoop gemaak. Twintig helmknoppe per blomtipe is willekeurig vanaf verskeie plante versamel. 'n Variansie-analise van die tellings is gemaak, en die gemiddelde aantal stuifmeelkorrels per rooster is bepaal. Die gemiddelde aantal stuifmeelkorrels per helmknop is soos volg bereken:

Die volume oor 'n 9mm² rooster is 0.9mm³ (μ l)

Gestel daar is n-korrels in die 9 μ l oplossing,

dan is daar $n/0.9 \times 100$ korrels in 'n 100 μ l oplossing.

6.2.2 Bepaling van stuifmeellewenskragtigheid

In die studie kon nie van die algemeen aanvaarde sitochemiese en in vitro-tegnieke gebruik gemaak word nie vanweë die probleem om die taai helmknopslym te verwyder sonder om die lewenskragtigheid van die stuifmeel te beïnvloed. 'n Tegniek is na die idee van Martin (1972) ontwikkel.

'n Voedingsmedium is volgens die metode van Brewbaker & Kwack (1963) voorberei. Voedingsmediums met 10, 12.5, 15, 17, 20 en 23% sukrose is aanvanklik getoets om die geskikste medium te bepaal. Die voedingsmedium is in standaard 20ml petri-bakkies gegiet. Klam whatman nr.1 papier is in die deksel van die bakkies geplaas om 'n geskikte humiditeit in die bakkies te skep. Die eksperiment is by kamertemperatuur uitgevoer. Die bakkies is 'n minimum van vier uur gelaat aangesien maksimum stuifmeelkieming na vier uur voorgekom het.

Twee benaderings ten opsigte van die plasing van die stuifmeel op die voedingsmedium is gevolg:

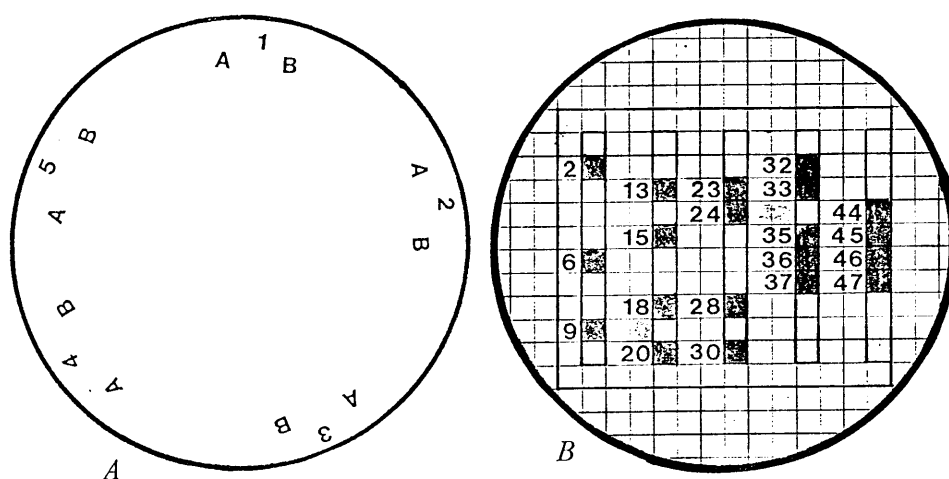
1) Sirkeldrukmetode:

Helmknoppe is in 'n sirkel op die voedingsmedium gedruk (Fig. 6.1a). Die aantal korrels per druk en die aantal korrels gekiem, is bepaal.

2) Smeermetode:

Helmknoppe is in vyf parallelle strepe op die voedingsmedium gesmeer (Fig. 6.1b). 'n Masker is met behulp van geruite papier gemaak. Elke streep is 10 blokkies lank; dus 'n totaal van 50 blokkies. Twintig monsterblokkies is met behulp van kanstabelle gekies. Die totale aantal korrels en die aantal korrels wat gekiem het is getel.

Tellings is met behulp van 'n stereomikroskoop gemaak. 'n Kiemingspersentasie is vir elke druk en blokkie bereken. Die resultate van die onderskeie twee metodes is statisties vergelyk by 'n 5% betekenisvolheid. Die verskil in stuifmeelkieming oor die sukrose gradiënt is deur middel van Bonferroni-intervalle vergelyk.



FIGUUR 6.1 Die Sirkeldrukmetode (a) en 'n Smeermetode (b) vir die in vitro-bepaling van die stuifmeellewenskragtigheid van Tylosema esculentum.

6.2.3 Lig- en Transmissie-elektronmikroskopie

Helmknoppe van beide L/s- en K/s-plante is op verskillende stadiums na antese versamel, naamlik:

- 1) Toe helmknoppe,
- 2) stuifmeel pas vrygestel en helmknop vertoon wollerig,
- 3) helmknop begin nat vertoon, en
- 4) helmknoppe vertoon blinknat.

Die materiaal is gefikseer en in hars ingebed volgens die metode van Kushida (1974) soos deur Coetzee (1989) aangepas.

Ligmikroskopiese ondersoek

Dun sneë van $\pm 2\mu\text{m}$ dik is vir die ondersoek met behulp van 'n Reichert Jung C13 ultramikritoom met glasmesse gesny. 'n Nikon Optiphot mikroskoop is vir bestudering en fotografering gebruik.

Transmissie-elektronmikroskopiese ondersoek

Ultra-dun sneë (goud-silwerkleurig) is met 'n Reichert Jung C13 ultramikrotoom met 'n diamantmes gesny. Die sneë is in uranielasetaat en loodsitraat gekleur (Reynolds, 1963). 'n Phillips EM 301 deurstraal-elektronmikroskoop is vir bestudering en fotografering gebruik.

6.2.4 Bepaling van stuifmeelbeskikbaarheid: Helmknop-afdrukke

Stuifmeelbeskikbaarheid is deur middel van twee afsonderlike, verskillende maar tog verwante eksperimente ondersoek.

Eksperiment 1

Agt helmknoppe per blomtype is in die blinknat stadium versamel en in 1.5% agarmedium gehou. Die helmknoppe is herhaaldelik op bepaalde tydsintervalle op 'n dekglasie gedruk om stuifmeel op die dekglasie oor te dra, waarna dit gelaat is om droog te word. Die aantal stuifmeelkorrels per afdruk oorgedra, is soos volg met behulp van 'n ligmikroskoop, toegerus met 'n tekenbuis bepaal. 'n Skets van die

omtrek van elke afdruk is op geruite papier gemaak. Die gemiddelde aantal korrels wat met die 10x objektief in 'n blokkie voorkom, is bepaal. Die aantal blokkies per omtrek is bepaal en met die gemiddelde aantal korrels per blokkie vermenigvuldig. Hiervolgens is die aantal korrels per afdruk bereken asook die gemiddelde aantal korrels per afdruk per tydsinterval. Die verkreë data is deur middel van 'n kwadratiese logpassing statisties verwerk.

Eksperiment 2

Die eksperiment is basies op dieselfde beginsel as eksperiment 1 uitgevoer. Die doel van die eksperiment was egter om die beskikbaarheid van die stuifmeel onder veldtoestande te bepaal. Dertig blomme per blomtipe is op die dag van antese gemerk. Vyf blomme per tydsinterval van elke blomtipe se helmknoppe is slegs eenmaal (die doel van die ondersoek is om die effek van die helmknopslym en nie stuifmeelvermindering te ondersoek) op 'n dekglasie gedruk. Die effek van stuifmeelvermindering as gevolg van opeenvolgende drukke soos in eksperiment 1 word uitgeskakel. Berekeninge is dieselfde as vir eksperiment 1. Die verkreë data is deur middel van kwadratiese logpassing en vergelykende Bonferroni-tabelle, statisties verwerk.

6.2.5 Histochemiese toetse vir die bepaling van proteïene, lipiede en polisakkariede

Toets vir Proteïene

Sneë vir ligmikroskopiese ondersoek is met koomassie helderblou R250 volgens die metode van Cawood et al. (1978 in Gahan, 1984) gekleur.

Toets vir Lipiede

Sneë vir ligmikroskopiese ondersoek is met Sudan swart B volgens die metode van O'Brien & McCully (1981) gekleur.

Toets vir Polisakkariede

Sneë vir elektronmikroskopiese ondersoek is volgens die metode van Thiery (1967, in Courtoy & Simar, 1974) aangepas deur Coetzee (1989), gekleur. Kontroles is voorberei volgens die voorskrifte van Courtoy en Simar (1974).

6.3 RESULTATE EN BESPREKING

6.3.1 Die aantal stuifmeelkorrels per helmknop

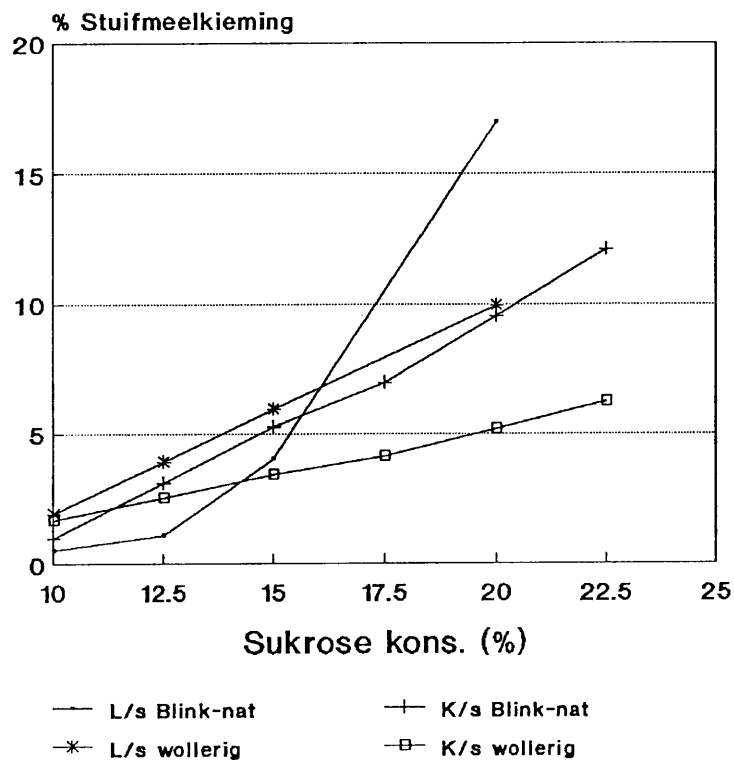
Die gemiddelde aantal stuifmeelkorrels per rooster vir L/s- en K/s-plante verskil nie betekenisvol ($P < 0.05$) van mekaar nie. Die gemiddelde aantal korrels per rooster is 130.9 (SA = 37.64 ; KV = 28.8%). Die ideaal is dat 'n koëffisient van variasie (KV) nie meer as 10% moet wees nie. Vir entomologiese studies is 'n KV van tot 20% egter aanvaarbaar (Van Ark, 1981). Die verkreë KV van 28.8% is as aanvaarbaar beskou in die lig daarvan dat helmknoppe willekeurig onder veldtoestande en sonder inagneming van die ouderdom van die plante versamel is (Yamada, 1988). Die gemiddelde aantal stuifmeelkorrels per helmknop vir T. esculentum-blomme is dus 14 544 (SA = 4 182.2) korrels, en die gemiddelde aantal geproduseer per blom is 29 088 (SA = 8 364.4).

6.3.2 Stuifmeellewenskragtigheid: in vitro

Die bepaling van 'n stuifmeellewenskragtigheidsindeks vir T. esculentum is op twee maniere benader, naamlik deur 'n sirkeldrukmetode en 'n smeermetode. Die sirkeldrukmetode is eerste gebruik. Baie lae stuifmeelkiemingspersentasies is verkry (Tabel 6.1). Daar is egter 'n goeie aanduiding verkry van die geskikste sukrosekonsentrasie vir die voedingsmedium, en die verskil in lewenskragtigheid van sogenaamde droë (wollerige stadium) en blinknat stadium stuifmeel (Tabel 6.2). Die kiemingspersentasies van blinknat stadium stuifmeel is betekenisvol ($p < 0.05$) hoër as vir wollerige stadium stuifmeel. Die kiemingspersentasies van L/s- en K/s-stuifmeel verskil betekenisvol ($p < 0.05$) op voedingsmediums met 12.5% en hoër sukrose konsentrasies. Die kiemingspersentasies van wollerige stadium L/s-stuifmeel is betekenisvol hoër terwyl vir blinknat stadium stuifmeel is die persentasies tot op 17% sukrose hoër vir K/s-stuifmeel. L/s-stuifmeel se kiemingspersentasie is egter weer hoër by 20% sukrose. Dit is ook duidelik uit 'n lineêre regressiepassing oor sukrosekonsentrasie dat daar 'n betekenisvolle toename in kiemingspersentasie vanaf 10% tot 20% is (Fig. 6.2). Die maksimum kiemingspersentasie by wollerige stadium stuifmeel word eers na ses ure verkry, terwyl dit reeds binne vier ure by blinknat stadium stuifmeel voorkom. In beide gevalle kiem die eerste korrels reeds na twee ure. Blinknat stadium stuifmeelkorrels kiem binne een uur op die stempels.

TABEL 6.1 Persentasie stuifmeelkieming van onderskeidelik wollerige en blinknat stadium stuifmeel van *Tylosema esculentum* op voedingsmediums met verskillende sukrosekonsentrasies.

Stadium	Langstampers				Kortstampers					
	10%	12.5%	15%	20%	10%	12.5%	15%	17%	20%	23%
Wollerig (6 uur)	2	3.6	5.8	10.6	1.5	2.7	4	3.2	5.4	5.8
Blink-nat (4 uur)	0.5	1.1	3.8	17.2	1	3.2	4.6	6.1	12.1	13.2



Persentasie variasie : L/s-nat = 99.7
 K/s-nat = 96.2 ; L/s-nat = 98.4
 K/s-wol = 88.6

FIGUUR 6.2 Lineêre regressie passing van die persentasie stuifmeelkieming onderskeidelik van wollerige en blinknat stadium stuifmeel oor 'n sukrosekonsentrasie gradiënt.

Die volgende afleidings is uit bogenoemde eksperiment gemaak, naamlik

1) blinknat stadium stuifmeel is meer lewenskragtig as wollerige stadium stuifmeel;

2) 'n voedingsmedium met 'n sukrosekonsentrasie van 20% tot 23% is die geskikste vir in vitro-stuifmeelkieming;

3) die stuifmeellewenskragtigheid van L/s-plante is betekenisvol hoër by 20% sukrose, as die van K/s-plante; en

4) die lae kiemingspersentasies is moontlik die gevolg van intense stuifmeelkompetisie tussen die stuifmeelkorrels wat op 'n klomp lê.

Die intensiteit van stuifmeelkompetisie word beïnvloed deur die hoeveelheid stuifmeel wat op 'n stempel gedeponeer word, relatief tot die aantal lewenskragtige saadknoppe (Shivanna & Johri, 1985 en Mckenna, 1986).

Na aanleiding van bogenoemde afleidings, veral die vierde, is die smeertegniek ontwikkel. 'n Eksperiment is ontwerp waarin die kiemingspersentasies van blinknat stadium stuifmeel op voedingsmediums met 20% en 23% sukrose, tussen die sirkeldrukmetode en die smeermetode, vergelyk kon word (Tabel 6.2). Die kiemingspersentasies met die smeermetode verkry is hoogs betekenisvol ($p < 0.01$) hoër as die met die sirkeldrukmetode. Vir L/s-stuifmeel is die kiemingspersentasie op die 23% sukrose betekenisvol ($p < 0.05$) hoër as op die 20% sukrose. Vir K/s-stuifmeel egter is die kiemingspersentasie op die 20% sukrose betekenisvol ($p, 0.05$) hoër as op die 23%. Dit is teenstellend met die resultate verkry met die sirkeldrukmetode. Die kiemingspersentasie vir L/s-stuifmeel is in alle gevalle betekenisvol ($p < 0.05$) hoër as die van K/s-stuifmeel.

TABEL 6.2 Kiemingspersentasies van *Tylosema esculentum*-stuifmeel verkry deur middel van die sirkeldrukmetode en smeermetode op 20% en 23% sukrose voedingsmediums. Kieming op 23% sukrose is nie vir L/s-plante se stuifmeel deur middel van die sirkeldrukmetode bepaal nie, omdat sulke lae kiemings vir die K/s-plante verkry is en dus nie beter kiemings deur middel van dié metode by L/s-plante verwag is nie.

Sirkeldruk-metode		
[Sukrose]	20%	23%
L/s	6.7	
K/s	3.6	8
Smeermetode		
L/s	18.2	25.3
K/s	21.3	18.3

Dit is dus duidelik dat die smeermetode 'n beter in vitro-tegniek is vir die verkryging van 'n stuifmeellewenskragtigheidsindeks. Die sukrosekonsentrasie van die voedingsmedium moet 23% wees vir L/s-stuifmeel en 20% vir K/s-stuifmeel. Die relatief lae stuifmeellewenskragtigheidsindeks verkry kan moontlik die gevolg wees van optimale kondisies wat nog nie daargestel is nie, of omdat die eksperiment relatief laat in die seisoen gedoen is en stuifmeellewenskragtigheid gedurende die seisoen afneem (Shivanna & Johri, 1985). Hoër sukrosekonsentrasies is nie getoets nie omdat slegs die regressie-lyn van die blinknat-L/s-stuifmeel 'n skerp styging toon (Fig. 6.2). Die tegnieke leen hul ook nie daartoe om te kan onderskei tussen stuifmeel wat gekiem het en stuifmeel wat gebars het nie. Die literatuur beveel ook oor die algemeen 'n sukrosekonsentrasie van 20% aan.

6.3.3 Stuifmeelkorreloppervlak

Die stuifmeel van T. esculentum is binukleêr, monaad en apolêr. Mikrosporogenese en die ontogonie van die stuifmeelkorrel is deur Coetzer (1982) beskryf. Coetzer (1982) wys op die aanwesigheid van 'n eweredige laag pollenkit op die stuifmeelkorreloppervlak. In hierdie deel van die studie word aandag gegee aan 'n addisionele substraat, genoem die helmknopslym, wat met die stuifmeel geassosieer is.

Sodra die stuifmeel vanuit die helmknoppe vrygestel word, vertoon dit wollerig (droog-korreelrig) (Fig. 6.3 a). Binne een uur na vrystelling verander die voorkoms van die helmknoppe van wollerig na blinknat (Fig. 6.3b,c). Die verskynsel is baie opvallend, by veral K/s-helmknoppe. Die verandering van wollerig na blinknat word deur die temperatuur en humiditeit van die omgewing beïnvloed. Op warm dae met lae humiditeit verander die toestand vanaf wollerig na blinknat in minder as 'n uur. Die waarneming is bevestig deur blomme, waarvan die helmknoppe in die wollerige stadium was, in 'n desikkator te plaas. Die helmknoppe het na 'n uur en 'n half blinknat vertoon. Die dag waarop die eksperiment uitgevoer is, was bewolk en koel met 'n hoë relatiewe humiditeit. Die kontrole blomme buite die desikkator het nie blinknat geword nie, maar slegs klammerig (Fig. 6.3c) vertoon, en so gebly. Hieruit blyk dat hoe vogtiger die lug is, hoe traer is die oorgang vanaf wollerige na die blinknat stadium. Die verskynsel hou waarskynlik verband met die periodisiteit van die bestuiwers, want op koel, reënerige dae besoek die bestuiwers die blomme eers later in die dag wanneer dit effens warmer geword het. Indien dit reën word

FIGUUR 6.3

Helmkoppe van Tylosema esculentum K/s-plante om die fisiese (A-C) en anatomiese (D-F) veranderinge van die helmknoppe vanaf die wollerige na die blinknat stadium te illustreer.

Am = Helmknopslym

Act = Helmbindweefsel

As = Helmhok

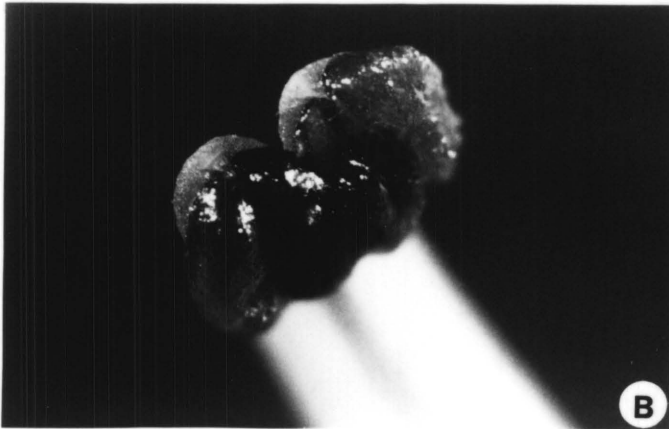
End = Endotekium

Ep = Epidermis

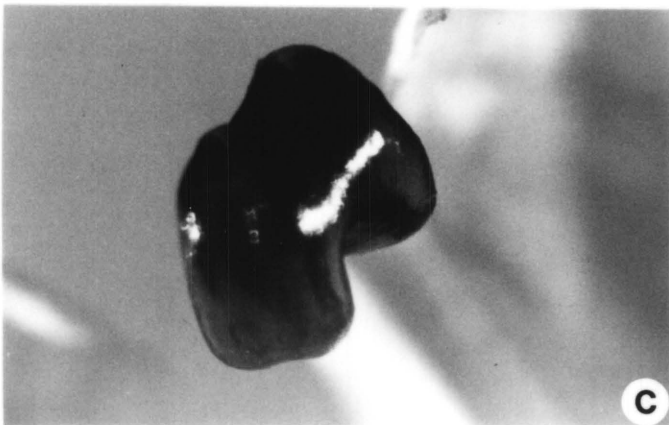
P = Stuifmeel



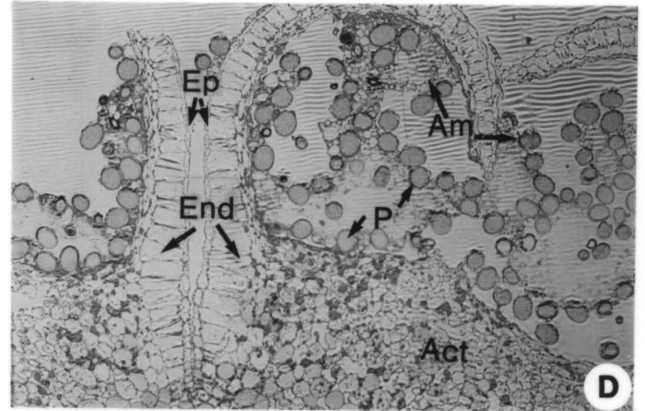
A



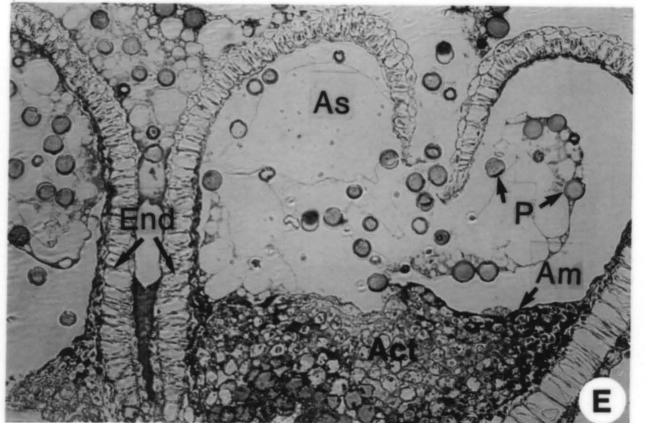
B



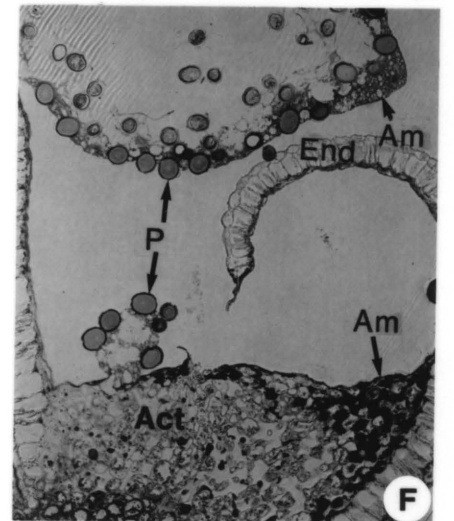
C



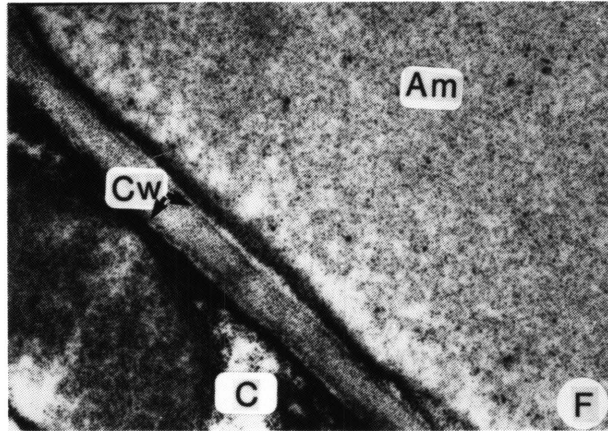
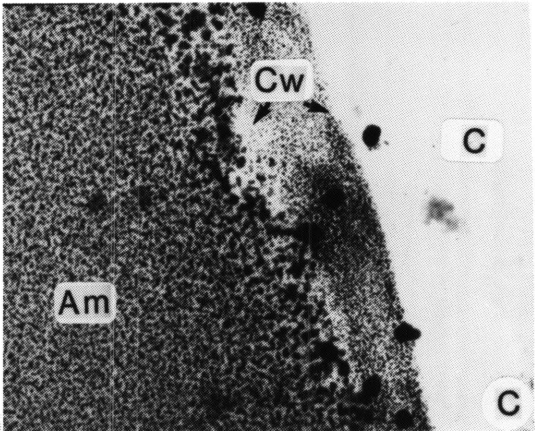
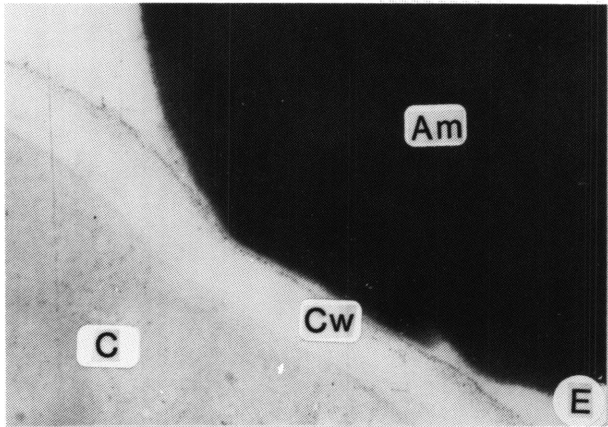
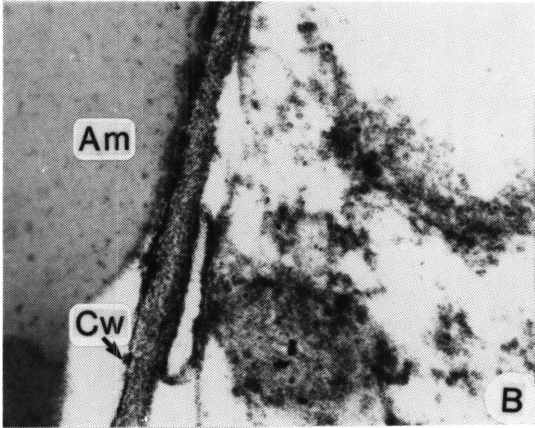
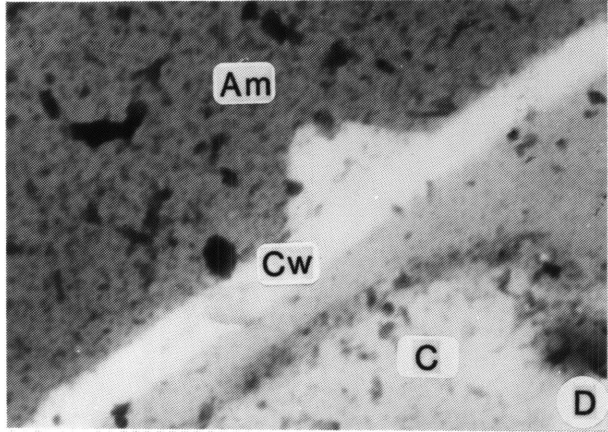
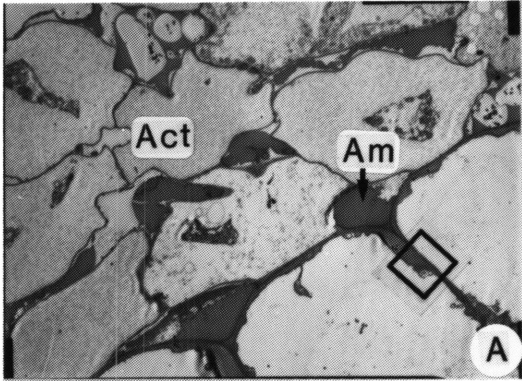
D



E



F



FIGUUR 6.5

Teenwoordigheid van die helmknopslym in die helmhokke van Tylosema
esculentum asook die resultate van die Thiery-toets vir
polisakkariede.

- A) Vrstelling van die helmknopslym vanuit die
helmbindweefsel na die helmhokke [Ligmikroskoop 200X].
- B) Aard van die helmknopslym teenaan 'n stuifmeelkorrel:
uranielasetaat en loodsitraatkleuring [T.E.M. 2 200X].
- C) Dieselfde as B by hoër vergroting : Uranielasetaat en
loodsitraat kleuring [T.E.M. 59 000X]
- D) Thiery-toets : Geoksideer en gekleur met TCH en silwer-
proteïenaat [T.E.M. 59 000X].
- E) Kontrole een : Ongeoksideer en gekleur met TCH en
silwerproteïenaat [T.E.M. 59 000X].

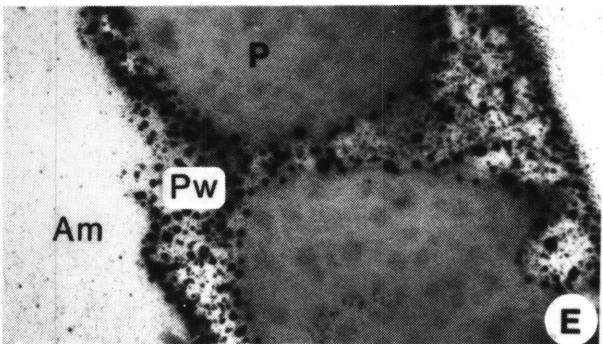
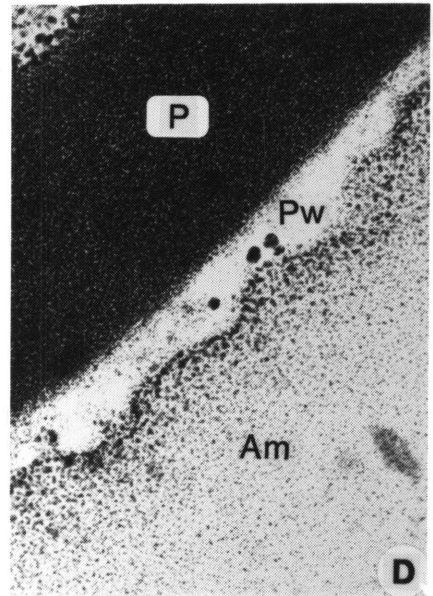
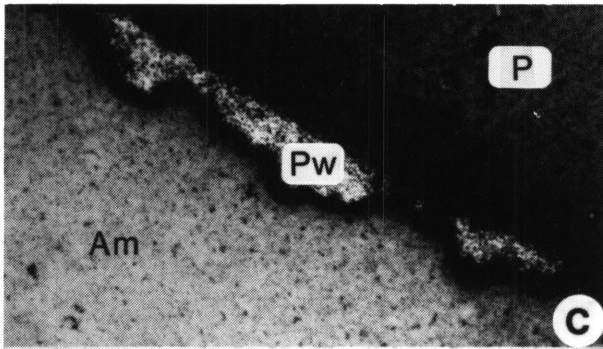
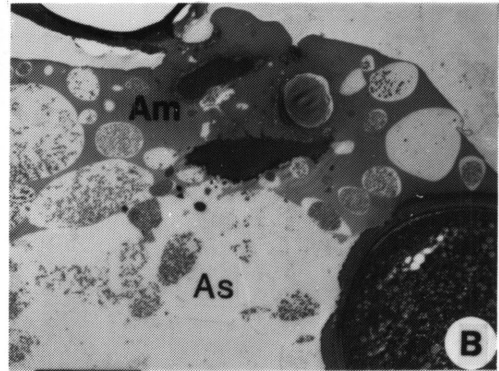
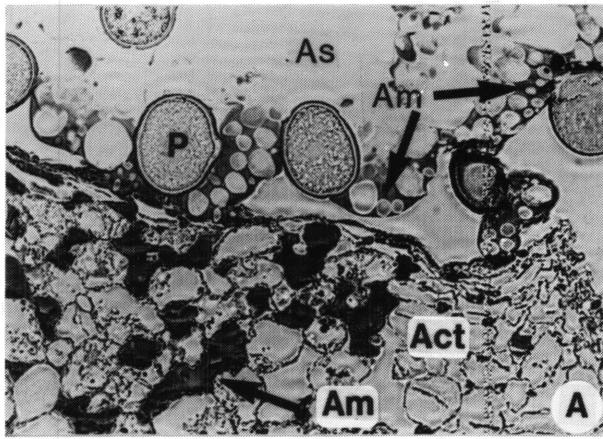
Act = Helmbindweefsel

Am = Helmknopslym

As = Helmhok

P = Stuifmeelkorrel

Pw = Stuifmeelkorrelwand



Die algemene samestelling van die helmknopslym is deur middel van verskillende histochemiese toetse ondersoek. Die moontlikheid van 'n polisakkariedsamestelling is deur middel van die Thiery-toets ondersoek (Courtoy & Simar, 1974). Die toets is gebaseer op twee opeenvolgende gebeure, naamlik 1) die oksidering van die 1-2-glikol-groepe van die koolhidrate deur perjoodsuur (PA), met die opvolgende vorming van aldehydgroepe, en 2) die kleuring van die aldehydgroepe met 'n sitochemiese reaksie waarvan die finale produk elektrondig is (Courtoy & Simar, 1974). Courtoy & Simar (1974) beveel die gebruik van drie kontroles aan, naamlik:

- 1) ongeoksideer (- PA) en gekleur met TCH en silwerproteïenaat (Fig. 6.4f);
 - 2) geoksideer (+ PA) en gekleur met silwerproteïenaat (Fig. 6.4e), en
 - 3) ongeoksideer (- PA) en gekleur met silwerproteïenaat.
- Tydens hierdie ondersoek is die derde kontrole nie gebruik nie, maar is die materiaal geoksideer (+ PA) en met TCH gekleur (Fig. 6.4d).

Die toets word as positief beskou indien 'n elektrondigte deponering in die toets (Fig. 6.4c), maar nie in die kontroles nie, waargeneem word. Dit is veral by die eerste kontrole waarin die afwesigheid van die elektrondigte deponering betekenisvol is (Courtoy & Simar, 1974). Uit die resultate saamgevat in Figuur 6.4 is die teenwoordigheid van elektrondigte deponerings in die toets (Fig. 6,4c), opvallend. 'n Mate van elektrondigte deponerings kom wel in kontrole een (Fig. 6.4e) voor, maar nie so gedefinieerd soos in die toets nie. In die ander twee kontroles is die deponerings afwesig. Die deponerings is

nie waargeneem by kontrole een van die toets gedoen in die direkte omgewing van die stuifmeelkorrel nie (Fig. 6.5b-d). Die helmknopslym het dus beslis 'n polisakkariedsamestelling.

Die aanwesigheid van lipiede en proteïene in die samestelling van die helmknopslym is ook ondersoek. Die aanwesigheid vir proteïene is deur middel van koomassie-blou R250-kleuring getoets. Die toets was negatief (Fig. 6.6 a,b). Kleuring met Sudan swart B toon dat die stuifmeelkorrels, soos verwag is, swart-blou gekleur het as gevolg van die teenwoordigheid van lipiede. Die helmknopslym kleur grys-blou (Fig. 6.6c,d), wat daarop dui dat dit oor lipiedagtige eienskappe beskik.

Die helmknopslym beïnvloed die geredelike beskikbaarheid van die stuifmeelkorrels vir oordraging deur die bestuiwers. Die verandering van die viskose aard van die helmknopslym is in die laboratorium by kamertemperatuur ondersoek deur blinknat helmknoppe met tussenposes van twee tot vier uur oor drie dae heen op dekglasies te druk. Die afname in aantal stuifmeelkorrels wat per opeenvolgende druk afkom, is beskou as 'n aanduiding van die afname in beskikbaarheid van die stuifmeel vir terloopse insek-aanraking oor tyd heen (Fig. 6.6e,f). Die afname in stuifmeelbeskikbaarheid is deur middel van 'n kwadratiese logpassing grafies voorgestel (Fig. 6.7a). Die beskikbaarheid van stuifmeel neem reeds gedurende die eerste dag dramaties af. Om 08:00 die oggend van die tweede dag was die stuifmeel byna glad nie meer beskikbaar nie, en teen dieselfde tyd op dag drie het geen stuifmeel meer afgesmeer nie al was daar nog stuifmeel op die helmknop oor (Fig. 6.6g).

FIGUUR 6.6

Histochemiese toetse vir die bepaling van die proteïen- en/of lipied-samestelling van die helmknopslym van Tylosema esculentum-helmknoppe.

- A. Negatiewe toets vir proteïen deur middel van koomassie-blou-kleuring.
- B. Kontrole vir koomassie-blou-kleuring.
- C. Positiewe toets vir lipied deur middel van Sudan-IV.
- D. Kontrole vir Sudan-IV-kleuring.

Act = Helmbindweefsel

Am = Helmknopslym

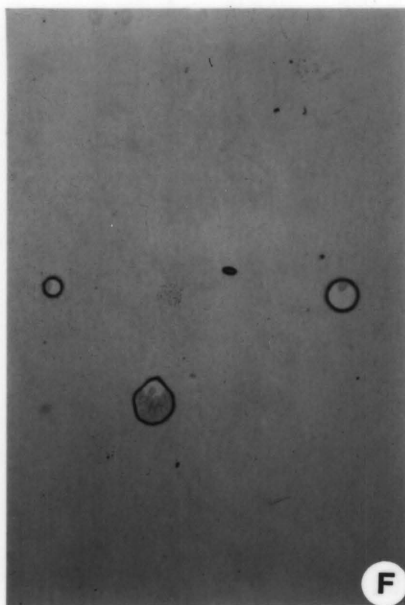
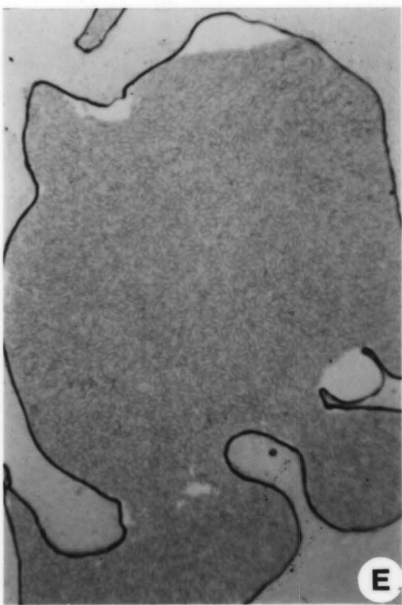
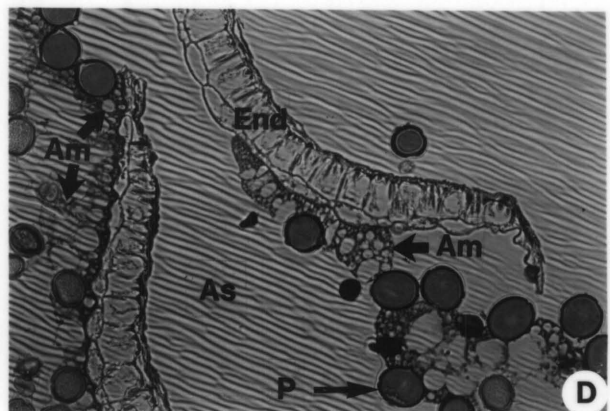
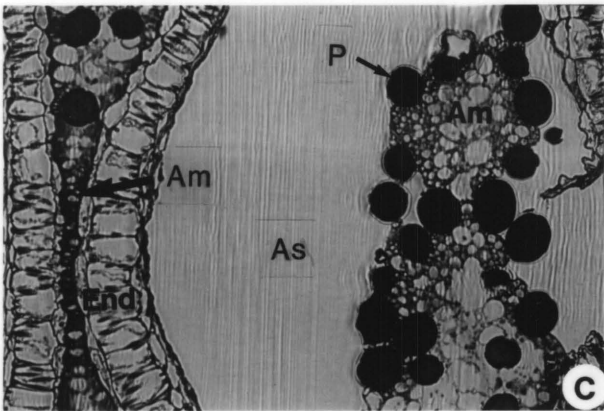
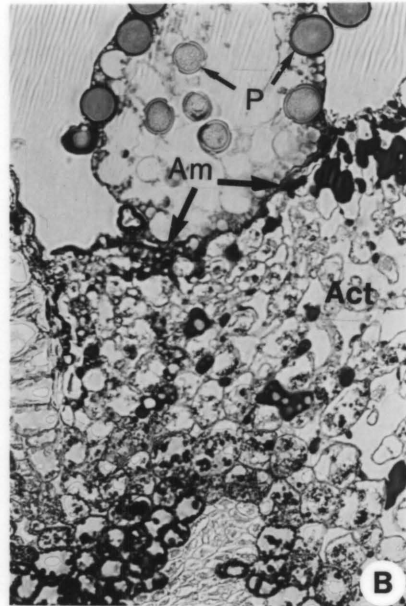
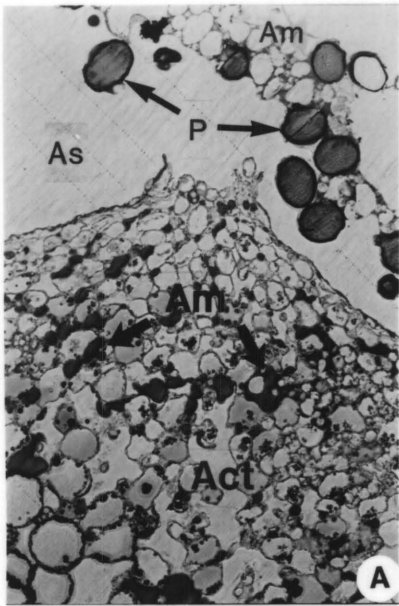
As = Helmhok

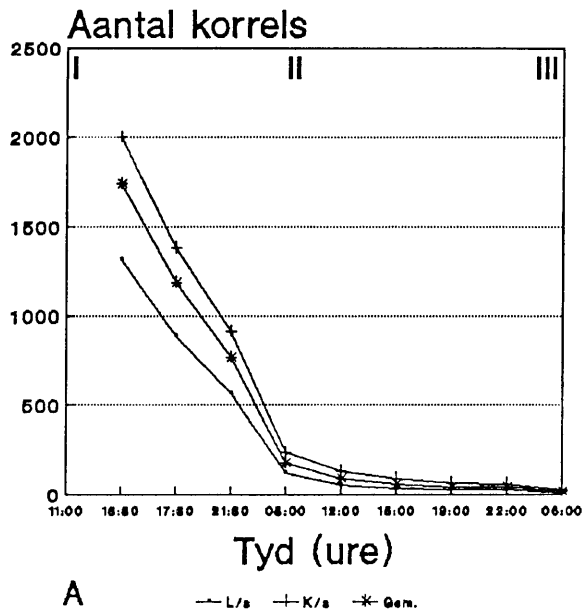
End = Endotekium

P = Stuifmeelkorrel

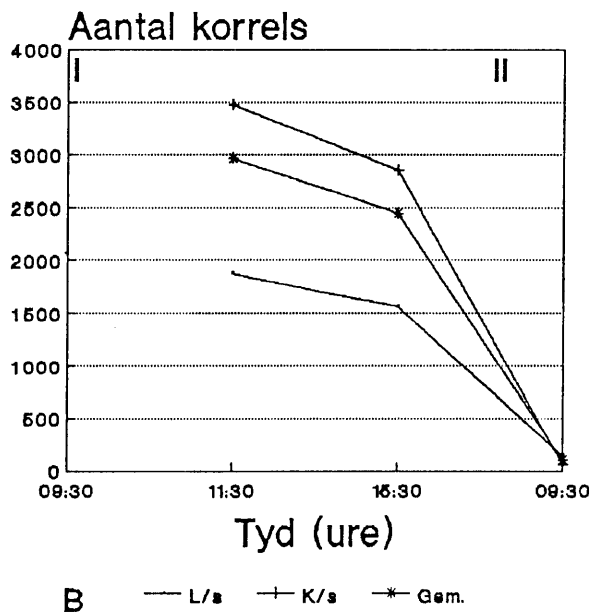
Helmknop-afdrukke van blinknat stadium helmknoppe van T. esculentum.

- E. Die eerste afdruk op die dag van antese. Die baie stuifmeel is 'n aanduiding van die beskikbaarheid van die stuifmeel.
- F. Die laaste afdruk. Die min stuifmeel (met sirkels om) dui op die totale afname van stuifmeelbeskikbaarheid teen daardie stadium.
- G. 'n Helmknop waarvan die stuifmeelbeskikbaarheid beëindig is. Heelwat stuifmeel kom nog op die helmknop voor, maar is nie beskikbaar as gevolg van die harde lagie gevorm deur die helmknopslym.





Persentasie variansie : L/s = 79.5
K/s = 88.8 ; Gem. = 87.5



Persentasie variasie : L/s = 72.7
K/s = 95.9 ; Gem. = 99.8

FIGUUR 6.7 'n Grafiese voorstelling van die beskikbaarheid van T. esculentum-stuifmeel onder laboratorium- (a) en veldtoestande (b) as gevolg van die aanwesigheid van die helmknopslym. Dae I, II en III.

Bogenoemde eksperiment is onder veldtoestande herhaal, maar geen helmknop is meer as een keer gedruk nie. Genoeg blomme is op die eerste dag van antese op verskeie plante gemerk, maar onbedek gelaat. Die helmknoppe, vyf per tydsinterval, is versamel, gedruk en weggegooi om te voorkom dat die afname in stuifmeelaantal per druk, 'n invloed op die resultate sou hê. Die effek van temperatuur onder veldtoestande (25 tot 30 °C), in teenstelling met die effek van die matige temperatuur (± 20 °C) in die laboratorium is ook bepaal. Die resultate is deur middel van 'n lineêre logpassing voorgestel (Fig. 6.7b). Die helling van die afname in stuifmeelbeskikbaarheid oor dag een is meer geleidelik as vir eksperiment een. Dit is waarskynlik as gevolg van die uitkansellering van die effek van afname in aantal stuifmeelkorrels. 'n Bonferroni-toets vir betekenisvolle verskille ($p < 0.05$) toon dat daar 'n betekenisvolle verskil in die afname van stuifmeelbeskikbaarheid van L/s- en K/s-stuifmeel, gedurende die eerste vyf ure is. Die afname is by L/s-stuifmeel baie meer geleidelik as by K/s-stuifmeel. Dit is waarskynlik omdat die helmknoppe van K/s-blomme baie meer blootgestel is as die van die L/s-blomme wat tussen die blomdele teen die vrugbeginsel geleë is. Stuifmeel is op die tweede dag na antese by beide blomtipies glad nie meer beskikbaar nie. Die afname is dus vinniger in die veld as onder gematigde laboratoriumtoestande. Dit is egter uit beide eksperimente duidelik dat stuifmeel hoofsaaklik slegs op die dag van antese beskikbaar is.

In die literatuur kon geen beskrywing wat ooreenstem met die helmknopslym van T. esculentum, gevind word nie. Dit is duidelik uit Hesse (1981, 1984) se beskrywing van "viscin"-drade dat die

helmknopslym heeltemal daarvan verskil. "Viscin"-drade is nie viskoos nie en is aan die eksien van die stuifmeelkorrelwand geheg. Die "viscin" het ook 'n definitiewe struktuur en skulptuur wat die helmknopslym nie het nie. Die helmknopslym is ook nie 'n oormaat pollenkit-afskeiding nie, alhoewel die aanwesigheid van pollenkit deur Coetzer (1982) by T. esculentum geïllustreer is. Pollenkit is hoofsaaklik vanaf die degenererende tapetum afkomstig (Hesse, 1981), terwyl die helmknopslym in die helmbindweefsel ontstaan. Die helmknopslym is egter in terme van bestuiwingsbiologie analoog aan beide pollenkit en "viscin"-drade deurdat dit ook 'n bepalende faktor in die saamvoeg, aanheg en oordraging van stuifmeel kan wees.

'n Soortgelyke verskynsel as die helmknopslym is by Delonix spp. (Caesalpinaceae) beskryf (Hesse, 1983). Die verskynsel is ook volgens Hesse (1983) nie pollenkit of "viscin"-drade nie. Dit verskil van die helmknopslym van T. esculentum daarin dat dit veselagtige konneksies tussen die korrels is en nie 'n vloeistof nie. Hesse (1983) dui nie die oorsprong van die veselagtige verbindings van Delonix spp. aan nie en daarom kan hul oorsprong nie met die van die helmknopslym vergelyk word nie.

Die helmknopslym toon ooreenkomste met sogenaamde gom-slym ("mucilage") sekresies soos deur Fahn (1979) beskryf. Die gom-slym is komplekse of neutrale polisakkaried-polimere met hoë molekulêre massa. Die gom-slym het verskeie funksies en kan onder andere as voedselreserwes of as aanhegtingsmedium dien. Vier gom-slym sekreterende strukture is deur Fahn (1979) beskryf, naamlik

- 1) idioblaste by vrugte;

- 2) holtes of kanale wat skisogenies of lisogenies ontwikkel;
- 3) epidermale selle van die saadheid, en
- 4) trigome.

Uit die transmissie-elektronmikroskopiese ondersoek (Fig. 6.5a) lyk dit asof die wyse van ontstaan van die helmknopslym ooreenkom met die lisogeniese ontstaan van bogenoemde holtes en kanale deur Fahn (1979) beskryf. Die holtes en kanale is meer opvallend in die sneë van blinknat stadium helmknoppe as die van die nog toe helmknoppe. 'n Deeglike ontogenetiese ondersoek van helmknoppe op 'n vroeër stadium voor antese en 'n meer omvattende ondersoek as wat die doel van hierdie studie is, is egter nodig voordat die presiese meganisme van die helmknopslym-sekresie verstaan sal kan word.

Die polisakkaried-lipiedagtige aard van die samestelling van die helmknopslym is ook in ooreenstemming met die aard van die gom-slym (Fahn, 1979). Die samestelling is waarskynlik funksioneel in die aanvanklike aanhegting van die stuifmeel op die stempeloppervlak (Heslop-Harrison & Heslop-Harrison, 1985). Dit beskerm die stuifmeel waarskynlik teen uitdroging in die ekstreme hoë temperatuur van die semi-ariëde en ariëde habitate van T. esculentum. Volgens Heslop-Harrison & Heslop-Harrison (1985) verhoed stuifmeelwandlae ook die hidrering van stuifmeelkorrels. Mattson (1983) wys daarop dat lipiedagtige stuifmeelwandlae as 'n buffer kan dien teen 'n te vinnige ekwilibreering van stuifmeelkorrels met die atmosferewater.

Tot watter mate die helmknopslym funksioneel is in aanvanklike stuifmeelkieming is moeilik om te sê. Die faktore betrokke by stuifmeelkieming van spesies met 'n hol styl, is oënskynlik in die

stempleksudaat geleë (Shivanna & Johri, 1985). Stuifmeelkieming vind ewe goed op een- en tweedag oue stempels plaas ten spyte daarvan dat die stempelsekreet meer oorvloedig tussen die selle op dag twee aanwesig is (Coetzer, 1982). Geen probleme is ook met die in vitro-kieming van die stuifmeel op die voedingsmedium in die afwesigheid van die stempeleksudaat ondervind nie. Die voedingsmedium is wel so saamgestel dat dit in al die fisies en chemies bekende behoeftes vir stuifmeelkieming sal voorsien (Brewbaker & Kwack, 1963). Die vraag is egter of die stuifmeelkorrels nog in die afwesigheid van die helmknopslym sou kiem? Die kiemingspersentasie vir stuifmeel van die blinknat helmknop-stadium was betekenisvol ($p < 0.05$) hoër as dié van wollerige stadium stuifmeel.

6.3.4 Stuifmeel-stempel-interaksie

Die geslagtelike voortplanting van enige organisme vervul twee primêre funksies, naamlik 1) die handhawing van die stabiliteit van die spesie, en 2) die bevordering van 'n hoë mate van genetiese variasie binne die spesie (Shivanna & Johri, 1985). Die stuifmeel-stempel-interaksie is van kardinale belang in die vervulling van die genoemde funksies. Spesifieke kenmerke van beide stempel en stuifmeel is bepalende faktore in die sukses van die interaksie, ten opsigte van onder andere stuifmeeloordraging, -aanhegting, -kieming en die sogenaamde herkenningsisteme geassosieer met die interaksie (Dumas et al., 1984; Heslop-Harrison & Heslop-Harrison, 1985 en Shivanna & Johri, 1985). Shivanna & Johri (1985) beskou die voorkoms van spesifieke kenmerke van die stempel en stuifmeel as 'n ko-aanpassing van die stempel en stuifmeel van 'n spesie.

Die stempel van T. esculentum is kratervormig, papillêr en het 'n matige stempelsekresie (Hfst.5). Volgens Coetzer (1982) kom twee tipes papilselle in die stempel voor. Een tipe kom in die smal gebied aan die binnerand van die stempel voor. Die papilselle het relatief dik selwande met 'n opvallende kutikula wat met 'n pellikel bedek is.

Die pellikel bevat waarskynlik komponente wat funksioneel is in die herkenningsstelsel van die stuifmeel-stempel-interaksie (Shivanna, 1982). Die tweede tipe papilselle het dunner selwande, sonder 'n pellikel en is aktief sekreterend (Coetzer, 1982). Volgens Shivanna (1982) is stempelsekrete oor die algemeen uit lipiede, fenoliese komponente, koolhidrate, amino-sure en proteïene saamgestel. Dumas et al. (1984) onderskei twee natstempltipes naamlik 1) hidroliese stempeltipes waarvan 99% van die eksudaat polisakkariede, proteïene en water is. Die stempeltipe is beskryf by Lilium spp. wat ook deur 'n hol styl gekenmerk word, en 2) 'n lipofilliese stempeltipe wat bestaan uit neutrale lipiede, terpene en fosfolipiede. Die stempeltipe is beskryf vir Petunia spp. wat 'n soliede styl het.

Die samestelling van die stempelsekreet van Tylosema esculentum is nie bepaal nie maar die verwagting is dat dit hidrofilies sal wees. Daar kan egter verwag word dat die sekreet in 'n mindere mate by die stuifmeelaanhegting en in 'n meerdere mate by stuifmeelkieming, herkenning en veral buisgroei funksioneel sal wees (Shivanna, 1982; Heslop-Harrison & Heslop-Harrison, 1985 en Shivanna & Johri, 1985).

Die aanhegting van die stuifmeel op die stempel word grootliks deur die mate van taaiheid van die stuifmeel en stempel en deur die skulptuur van die stuifmeelwand bepaal (Woittiez & Willemse in Shivanna & Johri, 1985). Die aanhegting van die stuifmeel op 'n nat stempel is meestal meganies (Shivanna & Johri, 1985). By T. esculentum is die helmknopslym waarskynlik die belangrikste komponent in die aanvanklike aanhegting van die stuifmeel. Die stempel voorsien normaalweg die vog wat nodig is vir stuifmeelhidrering (Shivanna & Johri, 1985). Stuifmeelhidrering vind gewoonlik vinniger op nat stempeloppervlaktes as op droë stempeltipes plaas. Stuifmeelkieming vind volgens Owens (1989) by die Caesalpinaceae, vinnger op nat, nie-papillêre stempels as op nat, papillêre stempels plaas, maar oor die algemeen binne sestig minute. Die stuifmeel van T. esculentum kiem binne 30 tot 60 minute op die stempel terwyl dit twee ure en langer neem voordat dit op 'n voedingsmedium begin kiem. Dit lyk dus asof die stempelsekreet die bepalende faktor vir stuifmeelkieming is terwyl die helmknopslym die hoofkomponent vir stuifmeelaanhegting en beskerming is.

Die onverenigbaarheidsherkeningskomponente van T. esculentum is oënskynlik in die stempelsekreet en pollenkit van die stuifmeelwand geleë. Die effektiewe funksionering van die onverenigbaarheids-herkeningskomponente word in hoofstuk 7 bespreek.

6.4 SAMEVATTING

T. esculentum-plante produseer gemiddeld 29 088 stuifmeelkorrels per blom. Geweldige lae kiemkragtigheidsindeks is verkry. Die lae indeks is moontlik die gevolg van die tegniek wat nog nie die ideaal is nie en/of die gevolg van stuifmeel wat laat in die seisoen versamel is. Aangesien die studie hoofsaaklik ten doel gehad het om 'n basis vir verdere navorsing te lê, is die uitskakeling van die sirkeldrukmetode as 'n in vitro-tegniek vir die bepaling van stuifmeellewenskragtigheid klaar 'n stap in die regte rigting. Alhoewel lae kiempersentasies van 25.3% vir L/s-stuifmeel en 21.3% vir K/s-stuifmeel met die smeermetode verkry word, is dit duidelik 'n beter tegniek as die sirkeldrukmetode. Die lae kiemingspersentasie by hierdie eksperiment is waarskynlik ook 'n weerspieëling van stuifmeel wat eers laat in die seisoen versamel is.

Addisioneel tot die pollenkit op die stuifmeel word 'n viskose substansie, in die studie voorlopig helmknopslym genoem, saam met die stuifmeel vrygestel. Die helmknopslym is in terme van bestuiwingsbiologie analoog aan pollenkit en sogenaamde "viscin"-drade, deurdat dit funksioneel is in die saamvoeg, aanheg en vervoer van die stuifmeel asook in 'n mindere mate in stuifmeelkieming. Die helmknopslym dien ook as 'n beskermingsmiddel van die stuifmeel teen oormatige uitdroging, en speel ook 'n besliste rol in die beskikbaarheid van die stuifmeel op die helmknoppe. Die stuifmeel is slegs op die dag van antese beskikbaar, daarna vorm die helmknopslym 'n harde lagie.

Die helmknopslym het 'n polisakkaried-lipiedagtige aard en word in die helmbindweefsel gesekreter. Die eienskappe van die helmknopslym dui op 'n ooreenkoms met 'n gom-slymsekresie wat in lisogeen gevormde holtes en/of kanale gesekreter word, soos deur Fahn (1979) beskryf.

Die stuifmeel-stempel-interaksie van T. esculentum is oënskynlik 'n manifestering van die volgende faktore:

- 1) die stempelpapille wat die herkenningsfaktore van die vroulike komponent bevat;
- 2) die stempelsekreet wat funksioneel sal wees in stuifmeelhidrering, aanvanklike buisgroei en waarskynlik ook herkenning;
- 3) die pollenkit wat die herkenningsfaktore van die manlike komponent bevat, en
- 4) die helmknopslym wat funksioneel is in stuifmeelbeskikbaarheid, -beskerming, -aanhegting en tot 'n mindere mate in stuifmeelhidrering.

HOOFSTUK 7

UITTELING

7.1 INLEIDING

Die optimalisering van uitteling is deur die geskiedenis van plantkunde beskou as die evolusionêre doelwit in die filogenetiese ontwikkeling van die blomplante. Bestudering van geslagtelike voortplantingsisteme is uit die oogpunt van optimalisering van uitteling en die handhawing van genetiese diversiteit, benader (vergelyk die verwysings in Bawa & Beach, 1981). Hedendaags wys navorsers egter daarop dat nie alle geslagtelike sisteme onder die druk vir maksimum uitteling ontwikkel nie (Bawa & Beach, 1981; Webb & Lloyd, 1986; Lloyd & Webb, 1986 en Olmstead, 1986 en 1989).

Onverenigbaarheid word deur Shivanna & Johri (1985) gedefinieer as die vermoë van funksionele manlike en vroulike gamete om bevrugting in sekere kombineerings teweeg te bring. Twee basiese tipes onverenigbaarheidsisteme word onderskei, naamlik sporofitiese en gametofitiese sisteme (De Nettancourt, 1977 en Seavey & Bawa, 1986). Onverenigbaarheidsreaksies vind intra- en interspesifiek plaas. Dit is dan veral intraspesifieke onverenigbaarheid, voorts genoem selfonverenigbaarheid, wat baie bestudeer is in die lig van optimalisering van uitteling. Olmstead (1989) wys daarop dat selfverenigbaarheid nie altyd aan inteling en selfonverenigbaarheid aan uitteling gekoppel moet word nie. Hy beweer dat

selfonverenigbaarheid in verhouding tot populasie-struktuur bestudeer moet word. Selfonverenigbaarheid word in sommige spesies gehandhaaf weens: (1) die filogenetiese geskiedenis van die plantspesie waarvan die voorouerplante selfonverenigbaarheidsisteme gehad het, (2) reduksie in die vlak van inteling, en (3) die voordeel van die individuele fiksheid indien selfbestuiwing vermy word (Olmstead, 1989). Selfonverenigbaarheid is nie noodwendig in alle spesies 'n faktor ter versekering van uitteling nie maar kon ontwikkel het om 'n sekere minimum vlak van inteling te handhaaf, terwyl terselfdertyd die nadelige effek van nadelige resessiewe allele in bedwang gehou word. Selfbestuiwing is koste-effektief gesproke beter as kruisbestuiwing (Olmstead, 1989).

Kennis van die voortplantingsmeganismes van spesies en veral die funksionering van moontlike onverenigbaarheidsisteme, is van die grootste belang, veral vir planttelers ten opsigte van die teling van basters (Dumas et al., 1985). Dit is dan in die lig hiervan dat die deel van die studie onderneem is, om 'n basis te vorm vir verdere studies waar kennis van die voortplantingsmeganisme van T. esculentum onontbeerlik is, byvoorbeeld in 'n teelprogram.

7.2 METODE

Die voorkoms van selfonverenigbaarheid, en dus ook die mate van uitteling, kan bepaal word deur die mate van suksesvolle vrugset by self- en kruisbestuiwingstipes te bepaal. Selfonverenigbaarheidsreaksies kan ook met behulp van fluoressensie-ondersoeke bepaal word (Dumas & Knox, 1983).

7.2.1 Bepaling van die persentasie vrugvorming

Blomme is nagenoeg 12:00 op die dag van antese soos volg bestuif:

- | | |
|----------------|------------------------------|
| A. Outogamie - | 1. Outogamies |
| B. Allogamie - | 2. Geitonogamie |
| | 3. Xenogamies - Intramorfies |
| | 4. Xenogamies - Intermorfies |

'n Gemiddeld van 29 blomme per genoemde vier bestuiwingstipes per blomtipe is geëmaskuleer en bestuif. Die blomme is na bestuiwing toegemaak met sakkies en drie dae so gelaat, waarna die sakkies verwyder is. Die persentasie stampers waarby bevrugting op die tweede dag na bestuiwing plaasgevind het, is getel en daarna die persentasie jong vrugte, 20 tot 25 dae na bestuiwing en uiteindelik die persentasie volwasse vrugte, omtrent 40 dae na bestuiwing. Die persentasies van die verskillende bestuiwingstipes is met 'n chi-kwadraattoets by 5% betekenisvolheid vergelyk.

Die persentasie suksesvolle bevrugtings en vrugontwikkelings per bestuiwingstipe is in die veld bepaal. 'n Gemiddeld van twee blomme per bloeiwyse is bestuif en die oortollige blomme en/of vrugte is verwyder. Oor die algemeen is gepoog om relatief jong bloeiwyses te gebruik. Die voorsorgmaatreëls is geneem omdat bevind is dat bloeiwyses gemiddeld twee vrugte per bloeiwyse dra en dus word die moontlikheid van ongenoegsame toewysing van voedingstowwe deur die moederplant (Queller, 1983), sodoende uitgeskakel.

7.2.2 ABF-tegniek

Die annilienblou fluoressensie-tegniek is gebaseer op die metodes van Martin (1959) en Dumas & Knox (1983). Blomme is vroegoggend op die dag van antese in bakke met 1.5% agarmedium versamel. Vyf blomme per blomtipe per dag is vir elke bestuiwingstipe (vergelyk 7.2.1) gebruik. Die eksperiment is gedoen op twee, drie en vier dae na antese. Dus 'n totaal van sestig blomme per blomtipe oor die tydperk. Die blomme is omstreeks 12:00 bestuif en 24 uur gelaat voor dit gefikseer is. 'n Nikon Optiphot ligmikroskoop, toegerus met fluoressensie-optika is gebruik om stuifmeelkieming en stuifmeelbuisgroeï te bepaal. Die persentasie stampers waarby korrels op die stempel gekiem het en buise in die styl, vrugbeginsel en in die mikropilum van een of beide saadknoppe waargeneem is, is bepaal. Die persentasies van die verskillende bestuiwingstipes is met behulp van 'n chi-kwadraattoets by 5% betekenisvolheid vergelyk.

7.3 RESULTATE EN BESPREKING

7.3.1 Uitteling

Alhoewel heterostilie normaalweg aan sporofitiese onverenigbaarheid gekoppel word (De Nettancourt, 1977), sou 'n mens kon verwag as gevolg van die aanwesigheid van 'n nat stempel, binukleêre stuifmeel en 'n hol styl, om 'n gametofitiese onverenigbaarheidsstelsel by T. esculentum aan te tref (Heslop-Harrison & Shivanna, 1977). Die familie Caesalpinaceae word oor die algemeen gekenmerk deur

gametofitiese selfonverenigbaarheid (Owens, 1989). Owens (1989) wys egter ook daarop dat die aanwesigheid van selfonverenigbaarheid in die familie geherevalueer behoort te word.

Die aanwesigheid van heteromorfiiese selfonverenigbaarheid by T. esculentum is nie 'n uitgemaakte saak nie. Kress (1983, in Olmstead, 1989) beweer dat spesies met 'n klein effektiewe populasie-grootte met lae vlakke van selfbestuiwing as gevolg van 'n effektiewe herkogamiese of digogamiese kruismeganismes, nie sterk genoeg deur die verskil in fiksheid tussen selfbestuiwing wat selde voorkom en kruisbestuiwing wat oorheersend voorkom, geaffekteer sal word om 'n selfonverenigbaarheidsstelsel te ontwikkel nie. Die koppeling tussen onverenigbaarheid en morfologiese kenmerke kan ook waarskynlik as gevolg van kruising gebreek word. Dit veroorsaak die totstandkoming van spesies wat 'n morfologiese dimorfisme handhaaf maar wat selfverenigbaar is (Ray & Chisaki, 1957 en Dulberger, 1970 in Shivanna & Johri, 1985).

Geen betekenisvolle verskille is tussen die vier bestuiwingstipes ten opsigte van die persentasie stampers waar bevrugting plaasgevind het of jong en volwasse vrugte voorgekom het, verkry nie (Tabel 7.1). Uit 'n korrelasiematriks is dit egter opvallend dat daar 'n besonder lae positiewe korrelasie ($r = 0.178$) tussen die persentasie bevrugting en die persentasie jong vrugte is, maar dat daar 'n effens hoër positiewe korrelasie ($r = 0.4991$) tussen die persentasie bevrugting en persentasie volwasse vrugte is. Die rede vir die verskil in korrelasie tussen bevrugting en jong en volwasse vrugte is moontlik omdat abortering van potensiële jong vrugte (stampers ± 10 dae na

TABEL 7.1 Persentasie vrugopbrengste verkry met vier verskillende bestuiwingstipes op die dag van antese.

Best.tipe	% Bevrug	% J.vrugte	% V.vrugte
Langstampers			
I	93.1	34.5	20.7
II	96.6	37.7	6.9
III	89.7	13.8	10.3
IV	92.3	61.5	15.4
Kortstampers			
I	82.8	51.7	13.8
II	64.5	29.0	0
III	90	40	26.7
IV	92.6	37	7.4

I:Outogamie II:Geitonogamie
 Xenogamie - III:Intramorfies, IV:Intermorfies

bevrugting) oor die algemeen by blomplante op 'n vroeë stadium reeds plaasvind (Westoby & Rice, 1982). 'n Lae positiewe korrelasie ($r = 0.305$) kom voor tussen die persentasie jong vrugte en die persentasie volwasse vrugte. Die lae korrelasiesyfer is waarskynlik die gevolg van die hoë predasie van vrugte wat onder veldtoestande voorkom.

Uit bogenoemde proef kon dus geen getuienis vir die teenwoordigheid van 'n selfonverenigbaarheidsstelsel op die eerste dag van antese verkry word nie. Weens die goeie resultate verkry met die ABF-tegniek in die ondersoek na stempelontvanklikheid (5.2.3 en 5.3.2), en die anatomies aangeduide moontlikheid dat die stamper meer reprodutief ontvanklik is op die tweede dag na antese (Hfst.5), is besluit om die

bestuiwings op twee, drie en vier dae oue stempels te herhaal. Volgens Shivanna et al. (1978) kan onverenigbaarheidsreaksies deur die bestuiwing van te jong stampers oorkom word. Die stampers is ondersoek vir afwykings in terme van stuifmeelkieming en buisgroei (Dumas & Knox, 1983). Geen afwykings het by een van die vier bestuiwingstipes, op enige van die dae voorgekom nie. Stampers met buisgroei tot in die mikropilum is in alle gevalle waargeneem. Geen betekenisvolle verskil ($P < 0.05$) kom tussen die bestuiwingstipes voor nie (Tabel 7.2). Eie stuifmeel vir outogamiese bestuiwings was op dae 2 en 3, veral by K/s-plante nie meer beskikbaar nie. Daar moet in gedagte gehou word dat in die veld eie stuifmeel glad nie vanaf dag 2 beskikbaar is nie (kyk Hfst. 6). Die feit dat stuifmeelkieming in alle gevalle voorkom is in ooreenstemming met die bewering van Heslop-Harrison & Heslop-Harrison (1985) dat nat stempeltipes geneig is om nie tussen geneties verskillende stuifmeelkorrels te onderskei nie.

Dit is dus uit beide bogenoemde proewe duidelik dat geen voor-sigotiese onverenigbaarheidsstelsel funksioneer nie. Die moontlikheid van 'n vertraagde post-sigotiese onverenigbaarheidsstelsel (Seavey & Bawa, 1986), is nie heeltemal uitgesluit nie. Die aanwesigheid van 'n hol styl is volgens De Nettancourt (1977) oor die algemeen met so 'n tipe onverenigbaarheidsstelsel geassosieer. Die post-sigotiese stelsel funksioneer op die beginsel dat die moederplant slegs voedingstowwe aan nakomelinge met die hoogste mate van fiksheid (beste genetiese materiaal) sal toewys en die res aborteer (Westoby & Rice, 1982 en Seavey & Bawa, 1986). Indien uitsluitel oor sodanige selfonverenigbaarheidsstelsel verkry wil word

sal 'n proef, in samewerking met genetici, ontwerp moet word waar bepaalde kruis- en selfbestuiwings per jong bloeiwyse gemaak word. Die verhouding van die persentasies suksesvolle vrugvorming per bestuiwingstipe sal bepaal moet word. Die doel van sodanige proef sal wees om te bepaal of die moederplant tussen bestuiwingstipes diskrimineer en indien wel in watter mate.

TABEL 7.2 Die persentasie stampers waarby stuifmeelkieming en buisgroei tot in die mikropilum, per bestuiwingstipe waargeneem is.

Dag	Best.tipe	%Korrels geklem	%Style mat bulse	%Vrugb. mat bulse	% met bulse in mikrop.
Langstamper					
2	I	80	80	80	40
	II	100	100	100	20
	III	100	100	100	40
	IV	100	100	100	60
3	I	100	100	100	80
	II	80	80	80	80
	III	100	80	80	80
	IV	100	100	100	100
4	I	0	0	0	0
	II	80	80	80	40
	III	100	100	80	20
	IV	80	80	40	0
Kortstampers					
2	I	100	100	100	80
	II	100	100	100	60
	III	100	100	100	80
	IV	100	100	100	20
3	I	0	0	0	0
	II	100	100	100	40
	III	100	100	100	80
	IV	100	100	80	60
4	I	0	0	0	0
	II	80	80	60	60
	III	80	80	80	20
	IV	100	80	60	40

I:Outogamie II:Allogamie

Xenogamie - III:Intramorfies IV:Intermorfies

So 'n vertraagde selfonverenigbaarheidsstelsel is 'n duur stelsel vir 'n plantspesie. 'n Groot hoeveelheid van veral moederlike materiaal gaan verlore. Uit die oogpunt van natuurlike seleksie sou dit meer aanvaarbaar gewees het indien die verwerpingsreaksie gedurende die vroeë fase van stuifmeel-stempel-interaksie sou plaasvind en dus saadknoppe behou (Beach & Kress, 1980). Nog beter sou stelsels wees wat die besetting van die stempels deur ongeskikte stuifmeel beperk. In verskeie spesies kom strukturele meganismes van die blom addisioneel tot selfonverenigbaarheidsstelsels voor soos diklinie, digogamie en herkogamie. Min is werklik omtrent die funksionering van herkogamie en digogamie bekend (Lloyd & Webb, 1986 en Webb & Lloyd, 1986). Beide meganismes word oor die algemeen meer in bioties bestuifde blomme aangetref, en vereis 'n mate van bestuiwingspresiesheid deur die bestuiwer. Alhoewel digogamie oor die algemeen 'n groter versekering teen selfbestuiwing is, sal herkogamie meer geredelik onder die druk vir uittelling ontwikkel word (Webb & Lloyd, 1986).

Digogamie

Die identifisering van 'n spesifieke digogamiese stelsel vir T. esculentum is baie moeilik. Uit die bestuiwingsproewe is dit duidelik dat stuifmeelkieming reeds op 'n vroeë stadium na antese, naamlik direk na die blootstelling van die stempel, kan plaasvind. Daarteenoor vind stuifmeelvrystelling oor 'n periode van min of meer een uur plaas voordat die meer lewenskragtige blinknat stadium (Hfs.6) bereik word. In die lig hiervan lyk dit asof by T. esculentum 'n onvolledige protoginies, digogamiese stelsel voorkom (Lloyd & Webb, 1986).

Volgens Lloyd & Webb (1986) bied 'n onvolledige protoginiese digogamie beter beskerming teen outogamie as onvolledige protandrie, terwyl dit nog selfbevrugting in die afwesigheid van kruisbevrugting sal toelaat. So 'n sisteem sal in die lig van die strawwe habitat waar T. esculentum oor die algemeen aangetref word, en veral in die afwesigheid van 'n vertraagde selfonverenigbaarheidsisteem, meer voordelig wees. 'n Hoë vlak van uitteling kan gehandhaaf word terwyl 'n alternatiewe moontlikheid vir nakomelinge (alhoewel minder fiks) gelaat word. Die stuifmeel is in die natuur slegs vir een dag beskikbaar terwyl die stempels tot drie dae na antese nog ontvanklik is. Indien bestuiwing nie op dag een plaasvind nie, is kruisbestuiwing vanaf dag twee so te sê verseker. Die groter teenwoordigheid van stempelsekreet soos deur Coetzer (1982) anatomies aangedui, is moontlik 'n manier om vinnige effektiewe stuifmeelkieming en buisgroei, te verseker.

Herkogamie

Die voorkoms van distilie klassifiseer T. esculentum onomwonde in die plantgroep met resiprokale herkogamie soos deur Webb & Lloyd (1986) beskryf. Min is egter bekend oor die funksionering van die sisteem. Die sisteem vereis oor die algemeen geskikte grootte bestuiwers met 'n geskikte bestuiwingsgedrag (Hfst.4). Die spesifieke gedrag van die bestuiwers verseker 'n hoë mate van kruisbestuiwing. K/s-blomme kan egter 'n hoër mate van selfbestuiwing hê as L/s-blomme (Ganders, 1979).

Oor die algemeen word die strukturele meganismes beskou as metodes om selfbestuiwing te voorkom. Lloyd & Webb (1986) en Webb & Lloyd (1986) beweer egter dat die meganismes nie noodwendig altyd onder die druk vir uitteling ontwikkel het nie, maar as aanpassing om bemoeiing tussen stuifmeelvrystelling deur die helmknoppe en stuifmeelontvangs op die stempels te vermy. By T. esculentum kan egter beweer word dat in die lig van: 1) die moontlike totale afwesigheid van 'n selfonverenigbaarheidsstelsel en/of 2) die funksionering van 'n vertraagde post-sigotiese selfonverenigbaarheidsstelsel met die gevolglike vermorsing van saadknoppe, onvolledige protoginie en veral resiprokale herkogamie ontwikkel is om 'n hoë mate van kruisbevrugting en gevolglike hoë vlak van uitteling en genetiese variasie te verseker.

7.4 SAMEVATTING

Uit hierdie studie is dit duidelik dat T. esculentum geen voor-sigotiese selfonverenigbaarheidsstelsel het nie. Daar is 'n moontlikheid van die funksionering van 'n post-sigotiese selfonverenigbaarheidsstelsel in 'n volledige bloeiwyse. Ongeag die aan- of afwesigheid van so 'n stelsel, kan egter beweer word dat die onvolledige protoginie en resiprokale herkogamie van T. esculentum ontwikkel is om 'n hoë mate van kruisbestuiwing en heterogenisiteit, sonder die onnodige vermorsing van ouer-materiaal, te verseker. Die nie-beskikbaarheid van eie stuifmeel op die tweede dag na antese en die groter kans op effektiewe bestuiwing op dag twee (Hfst. 6), is verdere faktore wat bydra tot die handhawing van 'n hoë vlak van uitteling.

HOOFSTUK 8

WEIDINGSPOTENSIAAL

8.1 INLEIDING

Veeboerdery lewer 'n groot bydrae tot Suid-Afrika se landbou-ekonomie en moet daarom lewenskragtig gehou word. 'n Gesonde veebedryf steun op twee bene, naamlik 1) die waarde van die weiding of plant as voerbron, wat 'n invloed uitoefen op die produksie per dier, en 2) die hoeveelheid weiding wat vir die weidende dier beskikbaar is, dit wil sê die produksie per eenheidsoppervlakte. Kennis van die twee faktore is onontbeerlik vir die ekonomiese bestuur van 'n veebedryf met die gelyktydige verskaffing van gebalanseerde voeding (Blaser, 1959).

Doeltreffende voeding word grootliks deur die voedingswaarde van die natuurlike veld of rantsoen bepaal. Die voedingswaarde van plante of veld dui op die kwaliteit, dit wil sê in hoe 'n mate dit genoegsame voedingstowwe aan die dier sal verskaf (Aucamp *et al.*, 1984). Die voedingswaarde van die veld en/of die individuele plantspesie, word volgens Engels (1972) deur die voedingstofinhoud van die plant of veld bepaal. Voedingstofinhoud is die proteïen-, energie-, minerale- en vitamienestelling van die plante. Plante met 'n hoë voedingstofinhoud is egter nie noodwendig hoë kwaliteit weiding nie. Kwaliteit word bepaal deur (1) verteerbaarheid, dit wil sê hoe meer verteerbaar 'n plantspesie is hoe beter kwaliteit weidingsgewas is dit, en (2) die smaaklikheid of aanneemlikheid van 'n plantspesie vir

die dier, dit wil sê geredelike inname deur 'n dier. Die voedingswaarde van 'n plantspesie is dus die kulminering van verteerbaarheid, voedingstofkonsentrasie en inname (Meisner, 1990).

Na gelang van die skeikundige samestelling en gevolglike aanwending van 'n plantspesie of dele daarvan in 'n gebalanseerde dieët ressorteer dit in een van drie voedingsklasse (Van der Merwe, 1983) :

- 1) ruvoere - insluitend droë ruvoere, groen ruvoere, kuilvoere en weidings;
- 2) kragvoere - insluitend styselryke, lae-proteïen supplemente; en
- 3) aanvullings - waaronder minerale-, vitamien- en nie-proteïen-stikstof-aanvullings.

Die meeste kwaliteitstudies, ten opsigte van voedingswaarde, wat tot dusver op T. esculentum gedoen is, het hoofsaaklik betrekking gehad op die benutbaarheid van die sade deur mense (Wehmeyer et al., 1969 en Bower et al., 1988). Tydens hierdie studie is verskeie opmerkings oor en verwysings na die moontlike benutbaarheid van T. esculentum deur diere teëgekome (Powel, 1987 ; Hitchcock, 1978 en Austermühle, 1989). Dit is in die lig hiervan asook vir die daarstel van 'n navorsingsbasis vir verdere ondersoek op T. esculentum, dat besluit is om ook die voedingswaarde van hierdie plantsoort te bestudeer.

8.2 METODE

8.2.1 Voorbereiding van die materiaal

a) Blaar- en stingelmateriaal

Al die blaar- en stingelmateriaal vanaf 16 L/s- en 18 K/s-plante is aan die einde van die 1988/89 groeiseisoen, terwyl dit nog redelik groen was, versamel. Die monsters is geweeg en die totale natmassa van die bgrondse materiaal per plant bepaal. Die materiaal is vir ongeveer drie dae by 55°C gedroog, waarna die droëmassa bepaal is. Die gedroogde materiaal is met behulp van 'n hamermeul met 'n 1mm growwe instelling gemaal

b) Peul- en saadmateriaal

Volwasse peule is versamel. Die massas van die sade en die peulkaf is afsonderlik bepaal. Die peulkaf en sade is verder afsonderlik hanteer. Die materiaal is met behulp van 'n hamermeul met 'n 1mm growwe instelling gemaal. Die gemaalde saadmonsters is volgens die metode van Robertson & Van Soest (1981) behandel om alle oormatige vette en olies te verwyder.

8.2.2 Bepaling van die ruproteïëinhoud

Die stikstofinhoud van die monsters is volgens die Kjeldalmetode bepaal. Die verkreeë stikstofinhoud is met 6.25 vermenigvuldig om die persentasie ruproteïë te bereken. Die gemiddelde ruproteïë van L/s- en K/s-plante is afsonderlik bepaal en deur middel van 'n loggetransformeerde variansie-analise vergelyk.

8.2.3 Bepaling van die suurbestande veselinhoud (ADF)

Die persentasie ruvesel is volgens die metode van Van Soest (1963) bepaal. Die gemiddelde ruvesel van L/s- en K/s-plante is afsonderlik bepaal en deur middel van 'n loggetransformeerde variansie-analise vergelyk.

8.2.4 Bepaling van die in vitro-verteerbaarheid

Die in vitro-verteerbaarheid is volgens die metode soos beskryf deur Engels & Van der Merwe (1967) bepaal. Die in vitro-verteerbaarheid van L/s- en K/s-plante is afsonderlik bepaal en deur middel van 'n loggetransformeerde variansie-analise vergelyk.

8.3 RESULTATE EN BESPREKING

TABEL 8.1 Die ruproteïen- en ruveselinhoud en in vitro-verteerbaarheid van Tylosema esculentum se blaar-en stingelmateriaal, saad en peulkaf.

	% Ruproteïen			% Ruvesel			% In vitro		
	L/s	K/s	L/s+K/s	L/s	K/s	L/s+K/s	L/s	K/s	L/s+K/s
St.+ b	10.47	11.22	10.87	36.71	38.88	38.89	52.78	54.99	53.95
S.-vet	26.64	18.32	20.88	30.91	52.45	41.88	40.32	23.83	32.32
S.+vet	26.64	18.32	20.88	19.19	32.37	25.93	40.32	23.83	32.32
P.kaf	5.03	6.03	4.77	44.69	42.52	47.71	33.03	35.13	32.90

St.+ B : Stingel met blare

S. : Saad P.kaf : Peulkaf

8.3.1 Ruproteïeninhoud

Die proteïeninhoud in die samestelling van 'n weidings- of voergewas is van groot belang. Proteïen is noodsaaklik as boumateriaal vir die proteïene van die dierliggaam asook produkte soos melk en wol. Hoe hoër die ruproteïeninhoud van 'n gewas, hoe hoër is die voedingswaarde daarvan. Volgens Sullivan (1962) is die verteringskoëffisient van ruproteïen positief en betekenisvol met die persentasie ruproteïen gekorreleer, dus kan laasgenoemde dien as 'n maatstaf van kwaliteit.

Geen betekenisvolle verskil ($p < 0.05$: $KV = 19.4$) is gevind tussen die ruproteïen van die L/s- en K/s-plante nie (Tabel 8.1). Die gemiddelde ruproteïen vir die ondersoekte blaar- en stingelmateriaal is 10.87%. Volgens Meisner (1990) word 'n ruproteïenpeil van tussen 7 en 8% in voer benodig om aan die onderhoudsbehoefte van herkouters te voldoen. Dit blyk dus dat T. esculentum in die behoeftes van die algemene herkouer sal kan voorsien. Aangesien die materiaal eers aan die einde van die seisoen versamel is, is die verwagting dat die ruproteïen van jonger blaar- en stingelmateriaal hoër sal wees. Die ruproteïen van T. esculentum vergelyk egter goed met dié van ander algemeen bekende weidings- en voergewasse (Tabel 8.2).

Die ruproteïen van die peulkaf is soos verwag kan word baie laag, naamlik 4.77% . Die gemiddelde ruproteïen van die sade is besonder hoog, naamlik 20.88% . Die proteïenbehoefte van hoog produserende diere is egter nagenoeg 13 tot 14% (Meisner, 1990). Die T. esculentum-saad het dus die potensiaal om as 'n proteïenaanvulling in 'n voermengsel aangewend te word. Die ruproteïen van die saad is egter laer as wat algemeen vir grondboon- en sojaboonkoekmele en lupienesaad bekend is (Tabel 8.3). In terme van diereproduksie, sal dit egter geen betekenisvolle invloed hê nie, aangesien die dier nie meer as nagenoeg 14% ruproteïen kan benut nie.

8.3.2 Ruveselinhoud

Voorsiening in die energiebehoefte van 'n dier is van primêre belang. Alhoewel die algemene groei en opbou van die dierliggaam gekoppel is aan die voedingstofinhoud, veral proteïene, kan die opbouprosesse slegs bevredigend plaasvind indien meer energie as wat nodig is, voorsien word. Energievoorsiening is die pasaangeër vir produksie (Van den Merwe, 1983). Ruvesel, ook genoem selwandbestandele (Meisner, 1990), is die belangrikste bron van energie vir die herkouer (Aucamp, 1972). Die ideale persentasie ruveselinhoud is 23% op 'n droëbasis (Louw et al., 1968). Soos plante meer volwasse word neem die persentasie ruveselinhoud toe en daal die persentasie ruproteïene. Ruvesel- en ruproteïeninhoud word gewoonlik saam gebruik as aanduiding van die verteerbaarheid van 'n voer (Aucamp, 1972).

Geen betekenisvolle verskil ($p < 0.05$; KV = 7/4%) kom tussen die ruveselinhoud van L/s- en K/s-plante voor nie (Tabel 8.1). Die gemiddelde ruvesel van die blaar- en stingelmateriaal is 38.89%. Die ruvesel is laer as wat oor die algemeen by Eragrostis curvula - hooi (44.5%) en Lusernweiding ná blom (40.6%) verkry word (Tabel 8.2). Dit is egter hoër as die van grondboon-, lupien-, gars-, hawer-, en lupien-hawer voere (Tabel 8.2). Die ruvesel is egter laer as 45% en is dus volgens die kriteria vir die kategorisering van verskillende kwaliteite ruvoere (Meisner, 1990), 'n hoë kwaliteit ruvoer. Die verwagting is egter dat die ruvesel van T. esculentum vroeër in die seisoen laer sal wees.

Die ruvesel van die peulkaf is 47.71% en van die saad met vet 25.93% en die sonder vet 41.88%. Die gemiddelde vetinhoud van die saad is 20.83% . Die ruvesel van die saad is heelwat hoër as van ander bekende plantaardige proteïënaanvullings (Kragvoere) (Tabel 8.3).

TABEL 8.2 'n Vergelyking van die persentasie ruproteïen- en ruveselinhoud van die blaar- en stingelmateriaal van Tylosema esculentum met die van ander bekende ruvoere.

Ruvoer	% Ru-prot.	% Ru-vesel
<u>T.esculentum</u>	10.87	38.89
Grondbone hooi	11.6	23.7
Lupiëne kuilvoer	13.5	33
Lupiëne hooi	10.3	34.3
Lusern hooi	17.1	35.1
Lusernweiding na blom	12.3	40.6
Garsweiding 9 weke oud	11.7	26.2
Hawerweiding 9 weke oud	14	20.9
Hawer-lupiëne kuilvoer	12.2	33.3
Eragrostis curvula hooi	6	44.5

TABEL 8.3 'n Vergelyking van die persentasie ruproteïen en ruvesel van die saad van Tylosema esculentum met die van ander bekende kragvoere.

Kragvoer	% Ru-prot.	% Ru-vesel
<u>T.esculentum</u>	20.88	25.93 (+vet) 41.88 (-vet)
Grondbone ollekoekmeel uitdruk bruin oplosproses wit	46.7 50	10 8.5
Lupiënsaad blou Lupiënsaad wit Lupiënsaad geel	30.8 41.3 42.1	13.8 11.1 16.3
Sojaboon ollekoekmeel uitdruk oplosproses	46.7 47.9	6.5 7

8.3.3 In vitro-verteerbaarheid

Die verteerbaarheid van 'n voer, weiding of plantsoort is die enkele mees belangrike faktor by die bepaling van die voedingswaarde daarvan (Engels, 1972). Verteerbaarheid is positief verwant aan die voedingstofkonsentrasie van 'n voer en die inname daarvan (Meisner, 1990). Die aanwesigheid van 'n hoë persentasie voedingstowwe in 'n plant verhoog die verteerbaarheid daarvan, alhoewel ander faktore beperkend kan wees. Meisner (1990) beweer dat inname nouer aan die tempo van afbraak in die rumen van herkouers as aan die totale verteerbaarheid van die ruvoer of weiding verwant is. Dus moet verteerbaarheid gesien word as 'n indeks om ruvoere te klassifiseer in hoog, medium, laag en swak kwaliteit, eerder as 'n absolute maatstaf van die voedingswaarde.

Geen betekenisvolle verskil ($p < 0.05$: KV = 6.9%) is tussen die twee planttipes gekry nie (Tabel 8.1). Die gemiddelde in vitro-verteerbaarheid vir die blaar- en stingelmateriaal is 53.95% . Volgens die kriteria vir die kategorisering van ruvoerkwaliteite is die blaar- en stingelmateriaal, wat laat in die seisoen versamel is, 'n medium kwaliteit ruvoer.

Die gemiddelde in vitro-verteerbaarheid vir die peulkaf is 32.9% en vir die saad 32.32% . Die peule en saad is volgens die kategorieë van Meisner (1990) 'n swak kwaliteit ruvoer (< 45). Dit is waarskynlik as gevolg van die hoë persentasie ruvesel en vette van die peulkaf en saad.

8.3.4 Benutting

Uit bogenoemde bepalings is dit duidelik dat die gesamentlike blaar- en stingelmateriaal van T. esculentum as 'n medium tot hoë kwaliteit ruvoer geklassifiseer kan word. Volgens Meisner (1990) is die voedingstofinhoud en verteerbaarheid van voere se stingels laer as die van blare en daal dit ook vinniger met ouderdom. 'n Goeie gemiddelde aanduiding van die kwaliteit van die bogrondse materiaal as ruvoer is egter verkry.

Die plant se bogrondse materiaal word deur sommige boere onder andere mnr. Rolf Austermühle (1989), heel suksesvol as addisionele natuurlike weiding benut. Dit is egter noodsaaklik dat die plante volgens 'n beplande beweidingstelsel benut sal word. Indien die plante oorbewei word, kan die knol uitgeput raak en vrek (Austermühle, 1989). Volgens Austermühle (1990) kan 'n veelading van een grootvee-eenheid op 10 ha met goeie bestuur in droogte-tye gehandhaaf word. Die bogrondse materiaal kan ook afgesny en as 'n tipe hooi/kuilvoer aangewend word.

Wanneer die bogrondse materiaal verdroog het, word dit nog steeds deur die diere benut, veral deur boerbokke. Volgens Austermühle (1989) verkies diere die droë bogrondse materiaal bo grasse wat in saad is. Indien sappige gras en voerbos volop is, verkies die diere dit bo T. esculentum. Die voordeel is dat die plant dan geleentheid kry om te herstel en saad te produseer. Indien gras en voerbos skaars is, is die plant 'n uitstekende plaasvervanger, veral gedurende strawwe droogtes (Austermühle, 1989).

Blom en saadproduksie word nie heeltemal benadeel deur beweiding nie. Indien saadproduksie van belang is, is 'n kampselsel noodsaaklik en moet die plante nie te vroeg bewei word nie. Die plante moet 'n geleentheid kry om ten minste saad te begin vorm.

Die plante word op verskillende maniere deur verskillende diere benut. Beeste stroop die blare en jong groen vrugte van die stingels af. Boerbokke benut hoofsaaklik ou droë materiaal. Perde sal slegs die plant vreet indien daar geen ander groen materiaal is nie. Gemsbokke knibbel blaartjie vir blaartjie af en hulle grawe ook die knolle oop, kap dit oop en drink die syferwater. Bobbejane en knaagdiere benut die saad op groot skaal.

Die saad, veral in die volwasse, droë stadium, word nie eintlik deur die weidende dier as ruvoer benut nie. Uit die bepaling van die ruproteïen- en ruveselinhoud is dit duidelik dat die sade egter wel as 'n kragvoer benut sal kan word. Die enigste probleem is die lae saadproduksie wat veral in die natuurlike veld voorkom.

8.3.5 Saadopbrengs

Die gemiddelde saadopbrengs van T. esculentum in die veld, is baie laer as wat algemeen verwag is. Gedurende die 1988/89 seisoen is 24 jong bloeiwyses willekeurig in die veld te Wierdapark gemerk. Die bloeiwyses het gemiddeld 11.8 blomme per bloeiwyse gedra. Van die bloeiwyses is 'n gemiddeld van 8.6 blomme per bloeiwyse bevrug. 'n

Gemiddeld van slegs twee jong peule per bloeiwyse is gevorm, terwyl slegs 0.9 peule per bloeiwyse volwassenheid bereik het. Slegs 44% van die jong peule bereik dus uiteindelik volwassenheid. Die lae persentasie volwasse peule is moontlik die gevolg van 'n hoë predasie deur insekte en wurms in die veld. Die rede waarom so 'n lae persentasie jong peule uit 'n gemiddeld van 8.6 bevrugte vrugbeginsels gevorm word, is onbekend (vergl, Hfst. 7).

In 'n ander proef is 104 bloeiwyses willekeurig, ongeag van ouderdom en blomtipe, gemerk. 'n Gemiddeld van 1.72 jong vrugte per bloeiwyse het ontwikkel, waarvan slegs 27.9% volwassenheid bereik het. 'n Gemiddelde opbrengs van slegs 0.48 volwasse vrugte per bloeiwyse is verkry. Dit is 'n totaal van 50 peule uit 104 bloeiwyses.

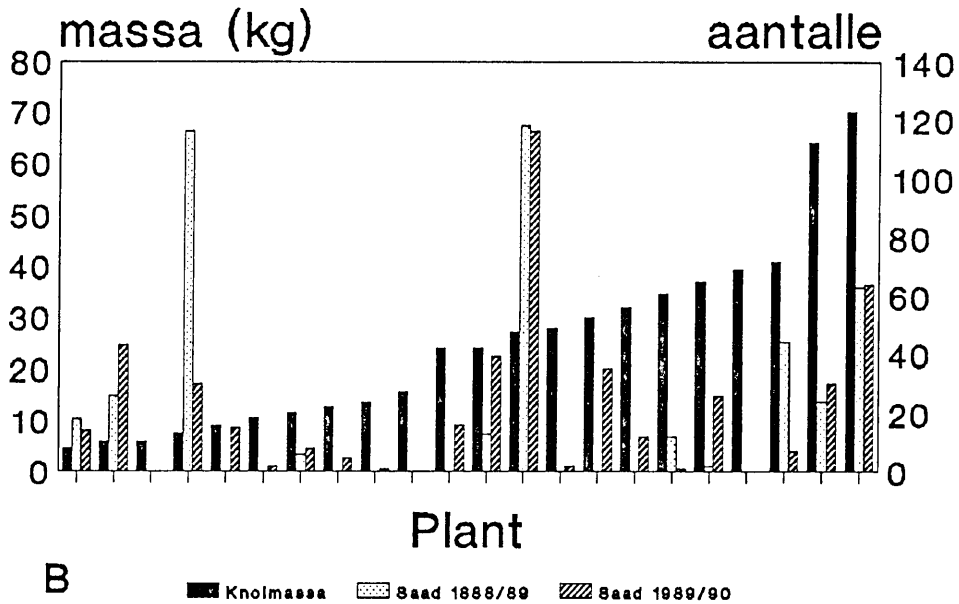
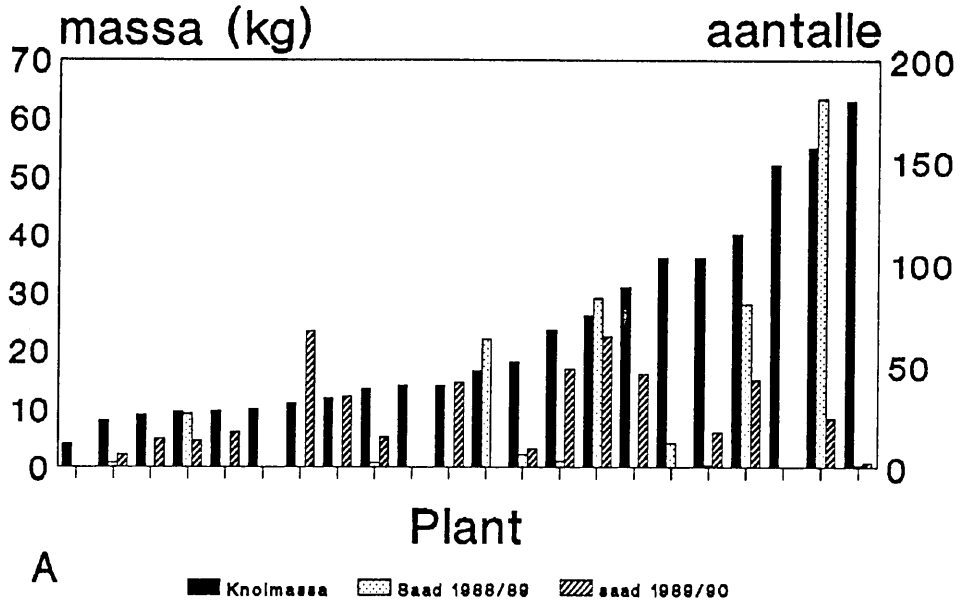
Uit die groeikromme data in hoofstuk 3 versamel, kan die volgende verwagte saadopbrengs per hoofstingel per plant, bereken word :

- 1) 'n gemiddeld van 5 hoofstingels per plant word gevorm, en
- 2) 'n gemiddeld van 4.05 bloeiwyses per hoofstingel word gevorm,
- 3) met 'n gemiddeld van 10.36 blomme per bloeiwyse.

Dus $5 \times 4.05 \times 10.36 = 209.79$ peule per plant kan vanaf die hoofstingels alleen verwag word.

'n Gemiddeld van twee sade per peul word gevorm, dus 'n verwagte saadopbrengs van 419.58 sade per plant vanaf die hoofstingels alleen.

Die verwagte saadopbrengs vanaf systingels kan hoër wees omdat ouer systingels (1ste orde) in die eerste hoë blomfase 'n bydrae maak en jonger systingels (2de orde) in die tweede hoë blomfase hoofsaaklik vir blom- en vrugvorming verantwoordelik is (vergelyk Hfst.3).



FIGUUR 8.1 Die saadopbrengste (aantal sade per plant) verkry in die 1988/89- en 1989/90-groeiseisoene vanaf *Tylosema esculentum*-plante by Roodeplaat wat volgens knolmassa in oplopende waarde gerangskik is.

A) K/s-plante

B) L/s-plante

Die gemiddelde peulopbrengs per plant vanaf 13 plante te Roodeplaat in die 1988/89-seisoen was slegs 25.52 peule per plant vanaf die hoof- en systingels. Dit is heelwat laer as die berekende verwagte peule van 209.79 vanaf die hoofstingels alleen. Die saadopbrengs per plant in die 1988/89- en 1989/90-groeiseisoene verkry, word in Fig. 8.1 weergegee. Daar is geen direkte korrelasie tussen saadopbrengs en knolmassa nie.

T. esculentum het die potensiaal vir hoër peul- en saadopbrengs. In gekontroleerde toestande is die peulopbrengste reeds hoër. Die oorsaak van die swak ontwikkeling van jong vrugte vanaf bevrugte stampers sal ondersoek moet word. Die mate van nakomelingsseleksie deur die moederplant het moontlik 'n groot bepalende invloed (Hfst.7).

8.4 SAMEVATTING

Die bogrondse materiaal van T. esculentum kan as 'n medium tot hoë kwaliteit ruvoer geklassifiseer word. Die saad en peule is egter lae tot swak kwaliteit ruvoer. Die saad kan egter as kragvoer aangewend word weens die hoë persentasie ruproteïen wat daarin voorkom. Die faktore verantwoordelik vir die lae verteerbaarheid sal egter eers geëlimineer moet word. Lae saadopbrengste is ook 'n probleem en die oorsaak daarvan sal ook eers aandag moet geniet voordat T. esculentum-saad in voldoende hoeveelhede geproduseer sal kan word om ekonomies as kragvoer aangewend te kan word.

HOOFSTUK 9

SAMEVATTENDE BESPREKING EN NAVORSINGSVOORUITSIGTE

Tylosema esculentum, 'n plantspesie met die potensiaal om die wêreld se steeds krimpende kosspens aan te vul, het veral na die verskyning van die boek "Tropical Legumes: Resources for the Future" (N.A.S., 1979) ongekeerde belangstelling gewek. Dit is dan dié belangstelling wat onder andere tot die uitvoering van hierdie navorsingstudie gelei het.

Die verspreiding van T. esculentum in Suidelike Afrika word, soos in hoofstuk 2 bespreek, tot 'n groot mate deur klimaat en grondtipe bepaal. Die natuurlike habitate waar die spesie meestal aangetref word, word gekenmerk deur lae tot medium reënval, byvoorbeeld die Kalahari en Namibië. Die plante toon egter 'n hoë mate van toleransie vir vog aangesien dit ook natuurlik voorkom in gebiede soos Pretoria en omgewing met heelwat hoër reënval as die Kalahari en Namibië. Oor die algemeen word Suidelike Afrika gekenmerk deur 'n gemiddelde jaarlikse reënval van 0 tot 500 mm (Fig. 2.6). Kennis van die natuurlike verspreiding van 'n plantspesie en die bepalende faktore ten opsigte daarvan, is van kardinale belang indien vestigings en hervestigingstudies onderneem wil word. Tydens die studie is T. esculentum-knolle vanaf Wierdapark na Roodeplaat proefplaas hervestig en in Texas word 'n navorsingsprojek om T. esculentum-plante vanaf saad in Wes-Texas te vestig, onderneem (Bousquet & Arnold, 1980 en Goodin, 1983). Die gemiddelde jaarlikse reënval vir Texas word as dieselfde as vir Suidelike Afrika deur Strahler & Strahler (1987)

aangegee. Beide Texas en Suidelike Afrika word gekenmerk deur die grondtipe Aridisol (Strahler & Strahler, 1987 en Fig. 2.5). In Suidelike Afrika is dit veral die voorkoms van kalk- en dolomietgronde wat van belang is. Die gronde te Roodeplaat is effens meer kleierig as die te Wierdapark, maar is verder baie dieselfde (Tabel 2.3). Dus is geen probleme in terme van klimaat en grond ondervind tydens die hervestiging van die knolle nie. Die vestiging van T. esculentum vanaf saad word veral gekonsentreer in Wes-Texas omdat volgens Bousquet & Arnold (1980) en Goodin (1983) Wes-texas en die Kalahari-woestyn (waar hulle saad versamel het) beide semi-ariëde tot ariëde gebiede omtrent 'n duisend meter bo seespieël en omtrent ewever van die ewenaar geleë is.

Vierich (persoonlike kommunikasie in Bousquet & Arnold, 1980) beweer dat die verspreiding van die spesie in Botswana nie alleenlik bepaal word deur grondtipe en klimaat nie, maar ook deur die voorkoms van ander spesies soos skadu bome. Tydens hierdie studie is bevind dat T. esculentum hoofsaaklik in oop grasvelde, byvoorbeeld die Justica anagalloides - Elionurus muticus - Microchloa caffra - grasveld in die Abe Bailey Natuurreservaat (Van Wyk, 1983), met min tot geen bome voorkom. Die plante is nooit naby of onder bome aangetref nie.

Soos reeds genoem geskied vestiging van T. esculentum-plante in Texas hoofsaaklik vanaf saad aangesien hulle volgens Goodin (1983) geen sukses gehad het met vestiging deur middel van die verplanting van jong knolle nie. In die studie is egter bewys dat ouer knolle wel suksesvol verplant kan word. Gedurende die meting van die groei en ontwikkeling van die verplante T. esculentum-plante te Roodeplaat

(Hfst. 3) is die algemene groei en ontwikkeling daarvan deurgaans vergelyk met die van plante wat nog te Wierdapark voorkom. Vertraging in bot na hervestiging het in die eerste seisoen (1988/89) voorgekom. Geen verskille het in die 1989/90-seisoen voorgekom nie. Die invloed van grasstanddigtheid het duidelik na vore gekom uit 'n vergelyking van die prestasie van dié plante te Roodeplaat met die van plante in gebrande, ongebrande en beweide velde (Hfst. 3). Die groei en ontwikkeling van T. esculentum-plante word gekenmerk deur deurlopende vegetatiewe groei van die hoof- en systingels en twee hoë intensiteitsblomfases gedurende November en Januarie (Fig. 3.10).

Saadproduksie van T. esculentum is in terme van die berekende saadproduksie potensiaal soos in hoofstuk 8 bespreek, en die voorkoms van twee hoë intensiteitsblomfases besonder laag. Daar is twee opsigtelike moontlike oorsake vir die lae saadproduksie, naamlik die besondere lae stuifmeellewenskragtighedsindeks van 21.3 % vir K/s-blomme en 25.3% vir L/s-blomme wat verkry is (Hfst. 6) en die moontlike voorkoms van 'n post-sigotiese selfonverenigbaarheidsstelsel (Hfst. 7). Daar moet egter in gedagte gehou word dat die getoetste stuifmeel eers laat in die seisoen versamel is en volgens Yamada (1988) kan stuifmeel wat later in die seisoen geproduseer is minder lewenskragtig wees as stuifmeel wat vroeër in die seisoen geproduseer is. Stuifmeellewenskragtheid en stuifmeeloorlewing kan waarskynlik ook deur die helmknopslym beïnvloed word. Die oorsprong, funksie en presiese samestelling van die helmknopslym sal egter eers verdere aandag moet geniet voordat enige definitiewe gevolgtrekkings gemaak kan word.

Daar is voorts bevind dat daar geen voor-sigotiese selfonverenigbaarheidsstelsel voorkom nie en dat 'n hoë vlak van uitteling deur die voorkoms van resiproke herkogamie en onvolledige protoginie gehandhaaf word (Lloyd & Webb, 1986 en Webb & Lloyd, 1986). In die lig hiervan en die feit dat 'n post-sigotiese vertraagde selfonverenigbaarheidsstelsel koste oneffektief is in terme van ouermateriaal (Beach & Kress, 1980) (Hfst. 7), is die voorkoms van sodanige stelsel nie 'n sterk moontlikheid nie. Dus kan lae saadproduksie nie op hierdie stadium daaraan toegeskryf word nie en sal die aspek in die toekoms eers in samewerking met genetici verder ondersoek moet word voor enige definitiewe gevolgtrekkings gemaak kan word.

Bogenoemde twee bespreekte aspekte is nie die enigste faktore wat saadproduksie kan beïnvloed nie. Omgewingsfaktore en veral stremmingsfaktore sal saadproduksie beslis beïnvloed. Vierich (Bousquet & Arnold, 1980) het waargeneem dat brand gedurende die lente saadproduksie by T. esculentum verhoog en Lee (1979) rapporteer dat die Boesmans die veld gedurende Julie en Augustus brand om saadproduksie te verhoog. Die plante het die potensiaal om as ruvoer benut te word (Hfst. 8) en die vraag is nou of beweiding net soos brand hoër saadproduksie te weeg sal bring aangesien in die studie geen opvallende negatiewe invloed as gevolg van beweiding op saadproduksie teëgekomp is nie. 'n Verdere aspek wat ook aandag behoort te geniet is of bemesting enige stimulerende invloed sal hê aangesien T. esculentum oor die algemeen in relatief arm gronde aangetref word. Ook van belang in terme van saadproduksie en die landboukundige implikasie daarvan is die feit dat T. esculentum-plante eers 5 jaar nadat dit vanaf saad gevestig is (Austermühle,

1989 en persoonlik waargeneem te Mara proefplaas) begin saad produseer. Die vraag is of die plante gestimuleer kan word om vinniger te ontwikkel en saad te produseer en of die stimulerings in die veld of onder kweekhuistoestande moet plaasvind. Dit wil voorkom asof Bower et al. (1988) al pogings in die rigting aangewend het. Die teling van plante met besondere eienskappe kan geskied vanuit die huidige kennis van die voortplantingsbiologie, onder andere die bestuiwingsagense, stempelontvanklikheid en die afwesigheid van selfonverenigbaarheid, van T. esculentum.

Saadproduksie is nie alleenlik van belang in terme van vestiging van saad in nuwe gebiede of die oorlewing van die spesie of die aanwending van die saad as kragvoer vir diere nie. Daar moet in gedagte gehou word dat die eerste belangstelling in T. esculentum as gevolg van die hoë voedingswaarde van die saad (sonder die saadhuid) en die geskiktheid daarvan vir menslike gebruik, was (Wehmeyer et al., 1969; Lee, 1979; Van Tonder, 1980 en Bousquet, 1982). Dus indien die faktore wat verantwoordelik vir die lae verteerbaarheid van saad, waarskynlik geleë in die saadhuid, nie vir diere gebruik geëlimineer kan word nie, is dit nog van groot belang dat die plantspesie ontwikkel word vir verbouing vir menslike gebruik.

In die lig van bogenoemde bespreking is dit duidelik dat hierdie studie, tesame met die morfologiese ondersoek van Coetzer (1982), slegs die begin is van navorsing wat daarop gerig sal wees om antwoorde op die volgende vrae te vind:

1. Hoe kan die plantspesie landbou-kundig ekonomies in die praktyk aangewend word?

2. Kan die spesie effektief veredel en verbou word of moet dit slegs bewaar word?
3. Waarom lewer die plant sulke lae saadopbrengste en hoe kan die probleem oorbrug word ? Watter interne en eksterne faktore beïnvloed peulvorming en peulbehoud?
4. Is daar nog enige verspreidingsgebiede waar die spesie natuurlik voorkom wat nie bekend is nie?

'N BIOLOGIESE ONDERSOEK VAN TYLOSEMA ESCULENTUM

deur

HELENA MARIA DE FREY

Leier : dr. L.A. Coetzer
Mede-leier : Professor dr. P.J. Robbertse
Departement: Plantkunde
Universiteit van Pretoria
Graad : Magister Scientiae

OPSOMMING

Tylosema esculentum (Schweinf.) Schreiber ressorteer onder die familie Caesalpiniaceae in die tribus Cercideae Bronn. Die spesie het 'n wye verspreiding in Suidelike Afrika. Die kombinasie van klimaat en die kalk- en dolomitiese eienskappe van die grond blyk bepalende faktore te wees in die verspreiding van die spesie.

T. esculentum is 'n meerjarige geofiet met 'n ondergrondse knol en klimmende of kruipende bogrondse ranke. Die vegetatiewe ontwikkeling is sigmoïedaal en aktiewe groei en ontwikkeling vind plaas vanaf Augustus tot Mei. Die hoofstingels en 1ste orde-systingels is hoofsaaklik verantwoordelik vir die eerste hoë intensiteitsblomfase gedurende November en die 2de orde-systingels vir 'n tweede hoë intensiteitsblomfase gedurende Januarie. Geen betekenisvolle verskille ($p < 0.05$) kom tussen die ontwikkeling van Lang- en Kortstamperplante voor nie.

T. esculentum het chasmogamiese, entomofiliese blomme wat sigomorfies en distilies is. Primêre aanlokking van bestuiwers is deur middel van nektarproduksie in die hipantium en word aangevul deur twee sekondêre lokmiddels, naamlik die heldergeel blomkleur en matige soet blomgeur. Die stempels is tregtervormig, papillêr en nat met matige stempeleksudaat. Antese neem 18 tot 21 uur en die blomme het 'n gemiddelde lewensduur van vier dae. Die piek van stempelontvanklikheid is op dae twee en drie na antese. 'n Gemiddeld van 29 088 stuifmeelkorrels (vanaf slegs twee fertiele helmknoppe) per blom word geproduseer en 'n stuifmeellewenskragtighedsindeks van 25.3% vir L/s-blomme en 21.3% vir K/s-blomme is deur middel van 'n in vitro-tegniek verkry. 'n Viskose, polisakkaried- en lipiedagtige helmknopslym word saam met die stuifmeel, tydens stuifmeelvrystelling, vrygestel. Die helmknopslym word in die helmbindweefsel geproduseer en is analoog in terme van bestuiwingsekologie, aan pollenkit en "viscin"-drade.

Geen voor-sigotiese selfonverenigbaarheidsstelsel is gevind nie. 'n Hoë vlak van uitteling word gehandhaaf deur middel van resiproke herkogamie en onvolledige protoginie. 'n Bydraende faktor is die feit dat die stuifmeel as gevolg van die helmknopslym wat hard word slegs op die dag van antese beskikbaar is terwyl die stempels die ontvanklikste is op dae twee en drie na antese. Die moontlikheid van 'n post-sigotiese vertraagde onverenigbaarheidsstelsel is egter nie heeltemal uitgesluit nie.

Die blaar- en stingelmateriaal van T. esculentum kan as hoë kwaliteit ruvoer aangewend word en die saad het die potensiaal om as kragvoer aangewend te word. Lae saadproduksie en 'n lae verteerbaarheidsindeks vir die saad is egter probleme wat eers aandag sal moet geniet.

A BIOLOGICAL STUDY OF TYLOSEMA ESCULENTUM

by

HELENA MARIA DE FREY

Leader : dr. L.A. Coetzer
Co-leader : Professor dr. P.J. Robbertse
Department: Botany
University of Pretoria
Degree : Magister Scientiae

SUMMARY

Tylosema esculentum (Schweinf.) Schreiber belongs to the family Caesalpinaceae in the tribe Cercideae Bronn. The species is distributed throughout Southern Africa. The combination of climate and soiltype with the occurrence of lime and dolomite seem to be determining factors in the distribution of the species.

T. esculentum is a perennial geophyte with an underground tuber bearing ephemeral climbing or creeping stems. Vegetative growth and development occurs from August to May. The main stems and 1st order-lateral stems are mainly responsible for the first high intensity flowering phase during November while the 2nd order-lateral stems are responsible for the second high intensity flowering phase during January. No significant difference ($p < 0.05$) is to be found between the development of Pin and Thrum flowering plants.

T. esculentum has chasmogamic, entomophylous flowers which are zygomorphic and distylous. Nectar production in the hipantium is the primary attractant of pollinators and is supplemented by two secondary attractants, viz. the bright yellow flower colour and their mild sweet aroma. The stigmas are funnel-shaped, papillate and wet. Anthesis takes 18 to 21 hours and the flowers have a average life expectancy of four days. The peak of stigma receptivity is on days two and three after anthesis. An average of 29 088 pollen grains (from only two fertile anthers) are produced per flower and a pollen viability of 25.3% for pin flowers and 21.3% for thrum flowers was obtained using the in vitro test method. A viscous, polisaccharide and lipid-like anther-mucilage is released simultaneously with the pollen during anther dehiscence. This anther-mucilage is produced within the anther-connective tissue and is analogous, in terms of pollination ecology, to pollenkitt and viscin threads.

No pre-zygotic self-incompatibility system was found. A high level of outbreeding is maintained through reciprocal herkogamy and incomplete protogyny. A contributing factor may be the availability of pollen on the first day of anthesis only, as a result of the hardening of the anther-mucilage, while the peak of stigma receptivity is on days two and three after anthesis. The possibility of the presence of a post-zygotic late-acting self-incompatibility system is, however, not completely ruled out.

The leaves and stems of T. esculentum can be used as a high quality roughage and the seeds have the potential to be used as concentrated feed. Low seed production and a low digestibility index are two problems that need further investigation.

DANKBETUIGINGS

Gelukkig is die mens wat God het as sy hulp
Sy aller grootste wens is deur God self vervul:
toe hy afhanklik vra, is sy gebed verhoor.
Hy kan, hy mag, hy sal nooit weer dié hulp verloor.

Hiermee wil ek my dank betuig aan almal wat my gedurende die studie gehelp en ondersteun het. Graag wil ek my dank in besonder betuig aan die volgende persone:

Eerstens aan my ouers wat my deurentyd bemoedig en ondersteun het.

Aan dr. Louw Coetzer, wat as leier en prof. Hannes Robbertse wat as mede-leier, my gedurende die studie ondersteun, bemoedig en van raad voorsien het.

Aan Mari Furter wat my gehelp het met die proewe in die Abe Bailey Natuurreservaat.

Aan Chris van den Merwe, Esmé de Wet en prof. Jannie Coetzee vir hulle hulp tydens die elektronmikroskopiese ondersoeke.

Aan dr. Amie Aucamp vir sy lewendige en opregte belangstelling in die studie, en sy aanmoediging tydens die skryf van die verhandeling.

Aan die span nie-blanke arbeiders en Peter wat behulpsaam was in die verplanting van die knolle vanaf Wierdapark.

Ook wil ek in besonder die studie opdra aan my Ouma en naamgenoot:

Ouma Lenie die natuur is wonderlik
en ek het die voorreg gesmaak
om 'n deeltjie daarvan
te leer ken.

CURRICULUM VITAE

Helena Maria de Frey is in Johannesburg op 11 Januarie 1964 gebore. Sy matriculeer in 1981 aan die Hoërskool Menlopark. In die daaropvolgende jaar, 1982, voltooi sy een jaar vrywillige militêre diens aan die Suid-Afrikaanse Leër Vroue Kollege te George. Helena verwerf die graad BSc. met hoofvakke Plantkunde en Dierkunde in 1985 aan die Universiteit van Pretoria. Sy verwerf 'n Hoëronderwys diploma met hoofvakke Vakdidaktieke Biologie en Algemene Wetenskap, in 1986 aan die Universiteit van Pretoria. In 1987 verwerf sy die graad BSc.Hons. in Plantkunde met hoofrigting Voortplantingsbiologie en byvakke Fisiologie en Sitologie.

Helena aanvaar diens as Assistent Landbounavorser in die Departement Landbou-Ontwikkeling by die Navorsing Sentrum vir Weiding in Januarie 1988. Sy is tans daar werksaam as Voorplantingsbioloog in die afdeling Ontwikkelingsbiologie.

LITERATUURVERWYSINGS

- ACOCKS, J.P.H. 1988. Veld types of Southern Africa. Leistner, O.A. (ed.) Botanical Research Institute. Memoir no. 57.
- AUCAMP, A.J. 1972. Die voedingswaarde en benutting van 'n aantal struiksoorte in die valleibosveld van die Oos-Kaap. MSc.Agric verhandeling, Universiteit van die Oranje-Vrystaat. Bloemfontein.
- AUCAMP, A.J., DANKWERTS, J.E. & VENTER, J.J. 1984. The production potential of an Acacia karroo community utilized by cattle and goats. J. Grassl. Soc. Sth. Afr. 1(1):29-32.
- AUSTERMÜHLE, R. 1989. Persoonlike mededeling.
- BAKER, H.G. & HURD, P.H.(jnr.). 1968. Intrafloral ecology. Ann. Rev. entomol. 13:385-414.
- BAWA, K.S. & BEACH, J.H. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. Ann. Missouri. Bot. Gard. 68:254-274.
- BEACH, J.H. & KRESS, W.J. 1980. Sporophyte vs. Gametophyte. A note on the origin of the self-incompatibility in flowering plants. Syst. Bot. 5:1-5.
- BERGSTRÖM, R & SKARPE, C. 1981. The tubar of Morama (Tylosema esculentum). Botswana notes and records. 13:156-158.
- BIESELE, M. & MURRY, R.E. 1983. Alternative foodplants for arid regions. Final project report, Morama and other plant foods of Kalahari foragers: An applied ethnobotanical study. Center for the study of Human adaptation, Univ. of Texas. Austin.
- BLAKEMORE, L.E., SEALE, P.L. & DALY, B.K. 1987. Methods for chemical analysis of soils. Title series: New Zealand Soil Bureau. Scientific report 80.

- BLASER, R.E. 1959. Animal performance and yields with methods of utilizing pasturage. Agron. J. 51:238.
- BOTHA, D.J. 1981. Die ekonomiese potensiaal van sommige van ons Suid-Afrikaanse veldplante. Wetenskaplike bydraes van die P.U. vir CHO. Reeks H: Jnagurette Rede no.83. Potchefstroomse Universiteit.
- BOUSQUET, J. 1982. The Morama bean of the Kalahari Desert as a potential food crop, with a summary of current research in Texas. Desert Plants. 2(4):213-215.
- BOUSQUET, J. & ARNOLD, E. 1980. Interim report on the Morama bean project. Center for the study of Human adaptation, Univ. of Texas, Austin.
- BOWER, N., HERTEL, K., OH, J. & STOREY, R. 1988. Nutritional evaluation of Morama bean (Tylosema esculentum, Fabaceae): Analysis of the seed. Economic Bot. 42(4):533-540.
- BRAY, G.T. 1921. Gemsbok beans. Analyst. 46:401-402.
- BRENAN, J.P.M. 1967. Leguminosae - Caesalpinioideae. Flora trop. A. Afr. :213.
- BREWBAKER, J.L. & KWACK, B.H. 1963. The essential role of calcium ion in pollentube growth. Am. J. Bot. 50:859-865.
- COETZEE, J. 1989. Voorbereiding van biologiese materiaal vir elektronmikroskopie. Algemene laboratorium-prosedures. Kursus in elektronmikroskopie. Univ. Pretoria.
- COETZER, L.A. 1982. 'n Morfologiese ondersoek van Tylosema esculentum (Burch.) Schreider en Tylosema fassoglense (Scheinf.) Torre & Hillc. in Suidelike Afrika. DSc.-thesis. Univ. Pretoria.

- COETZER, L.A. & ROSS, J.H. 1977. Tylosema. In Flora of Southern Africa. Ross, J.H. (eds.). 16(2):61-64.
- COETZER, L.A., ROBERTSE, P.J. & GROBBELAAR, N. 1984. Electron microscopy Society of Southern Africa. Proceedings. 14:37-38.
- COURTOY, R. & SIMAR, L.J. 1974. Importance of controls for the demonstration of carbohydrates in electronmicroscopy with the silver methenamine or the thiocarbohydrazide - silver proteinate methods. Jnl. Micr. 100(2):199-211.
- DE NETTANCOURT, D. 1977. Incompatibility in Angiosperms. Monographs on theoretical and applied genetics 3. Springer-Verlag, New York.
- DUMAS, C., BOWMAN, R.B., GAUDE, T., GUILLY, C.M., HEIZMANN, Ph., ROECKEL, M. & ROUGIER, M. 1988. Stigma and stigmatic secretion reexamined. Phyton (Austria) 28:193-200.
- DUMAS, D., CLARKE, A. & KNOX, B. 1985. Pollination and cellular recognition. Outlook on Ariculture 14(2):68-78.
- DUMAS, D. & GAUDE, T. 1981. Stigma-pollen recognition and pollen hydration. Phytomorphology 31:191-201.
- DUMAS, C. & KNOX, R.B. 1983. Callose and the determination of pistal viability and incompatibility. Theor. Appl. Genet. 67:1-10.
- DUMAS, C., KNOX, R.B. & GAUDE, T. 1984. Pollen-pistal recognition: New concepts from Electron microscopy and Cytochemistry. In: International Review of Cytology. Bourne, G.H. & Danielle, J.F. (eds.) and Jeon, K.W. (asst. ed.). Academic Press, Inc. Orlando, New York, London. pp. 239-272.

- ENGELS, E.A.N. 1972. A study of the nutritive value of natural and sown pasture in the central Orange Free State with special references to the energy requirements of sheep. PhD-thesis. Univ. Stellenbosch.
- ENGELS, E.A.N. & VAN DER MERWE, F.J. 1967. Application of an in vitro technique to South African forages with special references to the effect of certain factors on the results. S. Afr. J. Agric. Sci. 10:983-995.
- ENGELTER, C & WEHMEYER, A.S. 1970. Fatty acid composition of some edible seeds of wild plants. J. Agric. Food chemistry 18(1).
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. The principles of pollination ecology. 3rd Rev. ed. Pergamon Press. Oxford, New York.
- FAHN, A. 1979. Secretory tissues in plants. Academic Press. London, New York. pp. 115-128.
- FRANKEL, R. & GALUN, E. 1977. Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding. Springer-Verlag, Berlin.
- GAHAN, P.B. 1984. Plant histochemistry and cytochemistry: An introduction. Academic Press. London, New York.
- GANDERS, F.R. 1979. The biology of heterostyly. New Zealand J. Bot. 17:607-635.
- GOODIN, J.R. 1983. Greenhouse propagation of Morama bean (Bauhinia esculenta) in Texas. Final report. Center for Human adaptation, Univ. of Texas, Austin.
- GRIVETTI, L.E. 1979. Kalahari Agro-pastoral-hunter-gatherers: The Tswana example. Ecology of Food and nutrition. 7:235-256.
- GRIVETTI, L.E., FRENTZEL, C.J., GINSBERG, K.E., HOWELL, K.L. & OGLE, B.M. 1987. Bush foods and edible weeds of agriculture : Perspectives on dietary use of wild plants in Africa, their role

- in maintaining human nutritional status and implications for agricultural development. In: Health and disease in Tropical Africa. Geographical view points. Rais, A. (ed.). London, Harwood. pp. 51-81.
- GUENTHER, M.G. 1976. From hunters to squatters: social change among the farm San of Ghanzi, Botswana. In: Kalahari hunter-gatherers. Lee, R.B. & De Vore, I. (eds.) Cambridge, Mass. Harvard Univ. Press.
- HANDEL, S.N. 1983. Pollination ecology, plant population structure and gene flow. In: Pollination Biology. Real, L. (ed.). Academic press, inc. Orlando, New York and London. pp 163-211.
- HESLOP-HARRISON, Y. 1981. Stigma characteristics and Angiosperm taxonomy. Nordic. J. Bot. 1:401-420.
- HESLOP-HARRISON, J. & HESLOP-HARRISON, Y. 1970. Evaluation of pollen viability by enzymatically induced fluorescence, intracellular hydrolysis of fluorescein diacetate. Stain Techn. 45(3):115-120.
- HESLOP-HARRISON, J. & HESLOP-HARRISON, Y. 1985. Surfaces and secretions in the pollen-stigma interaction: A brief review. J. Cell. Suppl. 2:287-300.
- HESLOP-HARRISON, J., HESLOP-HARRISON, Y. & SHIVANNA, K.R. 1984. The evaluation of pollen quality, and further appraisal of the fluorochromatic (FCR) test procedure. Theor. Appl. Genet. 67:367-375.
- HESLOP-HARRISON, Y. & SHIVANNA, K.R. 1977. The receptive surface of the Angiosperm stigma. Ann. Bot. 14:1233-1258.
- HESSE, M. 1981. Pollenkitt and Viscin threads: Their role in cementing pollen grains. Grana 20:145-152.

- HESSE, M. 1983. Form and function of Delonix pollen surface. Mikroskopie 41:70-72.
- HESSE, M. 1984. An exine architecture model for viscin threads. Grana 223:69-75.
- HITCHCOCK, R.K. 1978. Kalahari cattle posts. A regional study of hunter-gatherers, pastoralists and agriculturalists in the Western Sandveld region, Central District Botswana. 1:265-345.
- HUGHES, J. & McCULLY, M.E. 1975. The use of optical brightener in the study of plant structure. Stain Techn. 50(5):319-329.
- HUNT, R. 1982. Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis. Edward Arnold (Publ.) Lmtd. London.
- HUNTLEY, B.J. 1970. Altitudinal distribution and phenology of Marion Island vascular plants. Tydsk. Natuurwet. 10:225-262.
- KEEGAN, A.B. & VAN STADEN, J. 1981. Morama bean, Tylosema esculentum, a plant worthy of cultivation. S. A. J. Sci. 77:387.
- KEVAN, P.G. & BAKER, H.G. 1983. Insects as flower visitors and pollinators. Ann. Rev. Entomol. 28:407- 453.
- KNUTH, P. 1906. Knuth's handbook of flower pollination. Vol. 1. Answorth Davis, J.R. (ed.) Clarendon Press, Oxford.
- KRUGER, A.B. 1971. 'n Ekologiese ondersoek van die plantegroei van die plaas Somerville 53 en omgewing (Dist. Ventersdorp), met besondere aandag aan die bodemkundige aspek. Potchefstroom. MSc.-verhandeling. Potchefstroomse Univ. vir CHO.
- KUSHIDA, H. 1974. A new method for embedding with a low viscosity epoxy resin "Quetol 651". J. Electron Microsc. 23:197.
- LEE, R.B. 1979. The ! Kung San; men, woman and children at work in a foraging society. Cambridge: Cambridge Univ. Press.

- LIETH, H. 1974. Phenology and seasonality modeling. Ecological studies 8. Springer-Verlag. New York.
- LLOYD, D.G. & WEBB, C.J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in Angiosperms 1. Dichogamy. New. Z. J. Bot. 24:135-162.
- LOUW, W.J. 1951. An ecological account of the vegetation of the Potchefstroom area. Kyk Suid-Afrika (Republiek). Dept. Agriculture.
- LOUW, G.N., STEENKAMP, C.W.P. & STEENKAMP, E.L. 1968. Chemiese samestelling van die vernaamste plantspesies in die Noorsveld. Tegnieke mededeling no. 77. Dept. L.T.D., Staatsdrukker, Pretoria.
- MACVICAR, C.N., DE VILLIERS, J.M., LOXTON, R.F., VERSTER, E., LAMBRECHTS, J.J.N., MERRYWEATHER, F.R., LE ROUX, J., VAN ROOYEN, T.H. & VON HARMSE, H.J. 1977. Grondklassifikasie. 'n Binomiese sisteem vir Suid-Afrika. 'n Verslag oor 'n Navorsingsprojek uitgevoer onder die beskerming van die Navorsingsinstituut vir Grond en besproeiing. Dept.L.T.D. pp. 102-103.
- MAGUIRE, B. 1980. The foodplants, vegetable water-resources and general plant lore of the !Ko Bushmen. The Bernard Price Institute for palaeontological research, Univ. Witwatersrand.
- MARGINSON, R., SEDGLEY, M. & KNOX, B.R. 1985. Physiology of post-pollination exudate production in Acacia. J. Exp. Bot. 37:1660-1668.
- MARTIN, F.W. 1959. Staining and observing pollentubes in the style by means of fluorescence. Stain Techn. 34:125-128.
- MARTIN, F.W. 1972. In vitro Measurement of pollentube growth inhibition. Plant Physiol. 49:924-925.

- MATTSON, O. 1983. The significance of exine oils in the initial interaction between pollen and the stigma in Armeria maritima. In: Pollen biology and applications for plant breeding. Mulcahy, D.L. & Ottaviano, E. (eds.) New York, Oxford: Elsevier Biomedical. pp 257-264.
- MCKENNA, M.A. 1986. Heterostyly and microgametophytic selection: The effect of pollen competition on sporophytic vigour in two distylous species. In: Biotechnology and ecology of pollen. Mulcahy, D.L., Mulcahy, G.B. & Ottaviano, E. (eds.). Springer-Verlag, New York. pp. 443-448.
- MEISNER, H.H. 1990. Die waarde van veld en weiding as diere voer. Ongepubliseer.
- MULLER, M. 1989. Persoonlike mededeling.
- N.A.S. 1979. National Academy of Sciences. Nutritional research Council. Tropical Legumes: Resources for the future. Washington, D.C.
- NEUHOFF, V., STAMM, R. & EIBL, H. 1985. Clear background and highly sensitive proteïen staining with Coomassie Blue dyes in polyacrylamide gels: A systematic analysis. Electrophoresis 6:427-448.
- O'BRIEN, T.P. & McCULLY, M.E. 1981. The study of plant structure. Principles and selected methods. Termarcarphi, Pty.Ltd. Melbourne, Australia.
- OLMSTEAD, R.G. 1986. Self incompatibility in light of population structure and inbreeding. In: Biotechnology and ecology of pollen. Mulcahy, D.L., Mulcahy, G.B. & Ottaviano, E. (eds.). Springer-Verlag, New York. pp. 239-244.

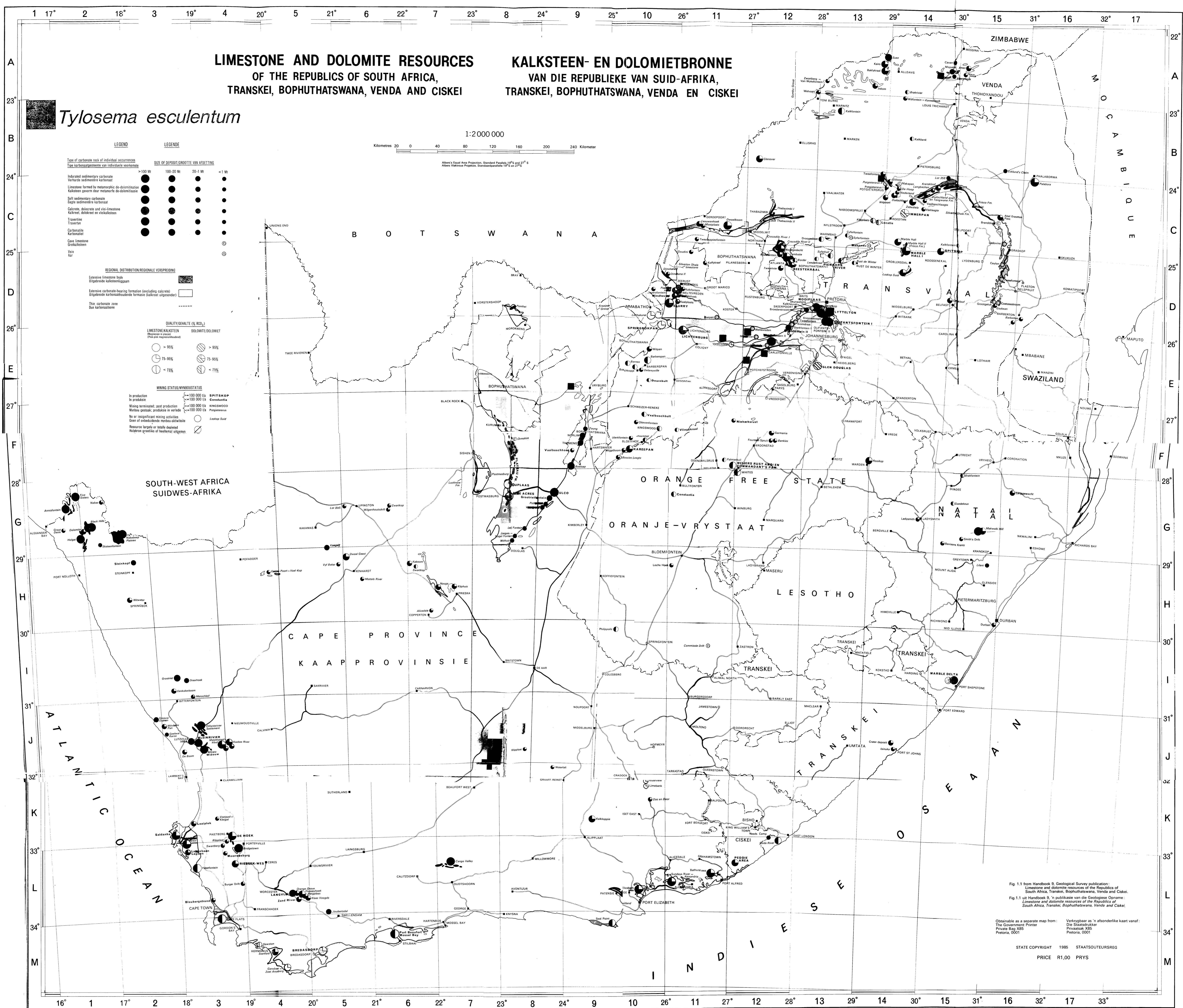
- OLMSTEAD, R.G. 1989. The origin and function of self-incompatibility in flowering plants. (Review). Sex. Plant Reprod. 2:127-136.
- OWENS, S.J. 1985. Stigma structure and the pollen-stigma interaction in Caesalpinioideae - Leguminosae. In: Sexual reproduction in seed plants, ferns and mosses. Willemsse, M.T.M. & Van Went, J.L. (eds.). Centre for agricultural publishing documentation, Wageningen, Netherlands. pp. 84-87.
- OWENS, S.J. 1989. Stigma, style, and the pollen-stigma interaction in Caesalpinioideae. In: Advances in legume biology. Stirton, C.H. & Zarucchi, J.L. (eds.). Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 29:113-126.
- OWENS, S.J. & STIRTON, C.H. 1989. Pollen, stigma and style interactions in the Leguminosae. In: Advances in legume biology. Stirton, C.H. & Zarucchi, J.L. (eds.). Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 29:105-112.
- PEARSE, A.G.E. 1972. Histochemistry. Theoretical and applied. Appendix 7. Vol. III, 3rd edition. Churchill Livingstone. Edinburgh, London.
- POLHILL, R.M. & RAVEN, P.H. 1981. Advances in Legume systematics. Proceedings of the international Legume conference, Kew. Royal Botanic Gardens, Richmond. pp. 110-111, 116, 432, 810, 812.
- POWELL, A.M. 1987. Maramba bean (Tylosema esculentum, Fabaceae) seed crops in Texas. Econ. Bot. 41(2):216-220.
- PRIMACK, R.B. 1985. Longevity of individual flowers. Ann. Rev. Ecol. Syst. 16:15-37.
- QUELAR, D.C. 1983. Kin selection and conflict in seed maturation. J. Theor. Biol. 100:153-172.

- REYNEKE, W.F., COETZER, L.A. & GROBBELAAR, N. 1987. Plantkunde. 2de uitgawe. Morfologie en Sitologie. Butterworth (Edms.) Bpk. Durban.
- REYNOLDS, E.S. 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. J. Cell. Biol. 17:208.
- RICHARDS, A.J. 1986. Plant breeding systems. George Allen & Unwin (publ.) Ltd. London.
- ROBERTSON, J.B. & VAN SOEST, P.J. 1981. Analysis of dietary fibre in food. James, W.P.J. & Theander, O. (eds.). Marcel Dekker, New York. pp. 123-153.
- RUSSEL, M. & RUSSEL, M. 1979. Afrikaners of the Kalahari: White minority in a black state. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- SUMMONS, D.W., ADAMS, L.D. & NISHIZAWA, E.E. 1981. Ultrasensitive silwer-based colour staining of polypeptides in polyacrylamide gels. Electroforesis 2:135-141.
- SCHNEIDER, M.B. 1989. Boden und bodenklassifikation in SWA / Namibiä. Direktoraat Landbou en Bosbou. Jaargang 2 no. 1. pp. 10-12.
- SCHREIBER, A. 1960. Tylosema esculentum (Burch.) Schreiber. Mitt. Bot. StSamml. Münch. 3:611.
- SEAVEY, S.R. & BAWA, K.S. 1986. Late-acting self-incompatibility in Angiosperms. Bot. Rev. 52:195-219.
- SHIVANNA, K.R. 1982. Pollen-pistal interaction and the control of fertilization. In: Experimental embryology of vascular plants. Johri, B.M. (ed.). Springer-Verlag, Berlin, New York. pp. 131-174.

- SHIVANNA, K.R. & CRESTI, M. 1989. Effects of high humidity and temperature stress on pollen membrane integrity and pollen vigour in Nicotiana tabacum. Sex. Plant Reprod. 2:137-141.
- SHIVANNA, K.R., HESLOP-HARRISON, Y. & HESLOP-HARRISON, J. 1978. The pollen-stigma interaction: bud pollination in the Cruciferae. Acta. Bot. Neerl. 27:107-119.
- SHIVANNA, K.R. & JOHRI, B.M. 1985. The Angiosperm Pollen. Structure and function. Wiley Eastern Ltd. New Delhi.
- SHIVANNA, K.R. & SASTRI, D.C. 1981. Stigma-surface esterase activity and stigma receptivity in some taxa characterized by wet stigmas. Ann. Bot. 47:53-64.
- SMITH, M.M. & McCULLY, M.E. 1978a. Enhancing aniline blue fluorescent staining of cell wall structures. Stain. Techn. 53(2):79-85.
- SMITH, M.M. & McCULLY, M.E. 1978b. A critical evaluation of the specificity of aniline blue induced fluorescence. Protoplasma 95:229-254.
- STANLEY, R.G. & LINSKENS, H.F. 1974. Pollen: Biology, biochemistry, management. Springer-Verlag, Berlin.
- STRATIGRAPHY OF SOUTHERN AFRICA, 1980. Handbook 8. Part 1: Lithostratigraphy of the republic of South Africa, South West Africa/Namibia and the republic of Bophuthatswana, Transkei and Venda. Kent, L.E. (ed.) Dept. of Mineral and energy affairs. Government printer, Pretoria. pp 415-453.
- STRAHLER, A.N. & STRAHLER, A.H. 1987. Modern physical geography. 3rd. Edition. John Wiley & Sons. New York, Brisbane.
- SULLIVAN, J.T. 1962. Evaluation of forage crops by chemical analysis. A critique. Agron. J. 54:511-515.

- TAKHATJAN, A. 1969. Flowering plants: Origin and dispersal. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- VAN ARK, H. 1981. Eenvoudige biometriese tegnieke en proefontwerpe met spesiale verwysing na entomologiese navorsing. Wet. Pamf. Dep. Landb. Vis. Repub. S. Afr.
- VAN DER MERWE, F.J. 1983. Dierevoeding. 3de. uitg. Kosmo uitgewers EDMS. Bpk. Stellenbosch. pp. 13-28,41-68.
- VAN DER SCHIJFF, H.P. 1985. Algemene plantkunde. 5de. uitg. Sigma-Pers (Edms) Bpk. Pretoria. pp. 145.
- VAN SOEST, P.J. 1963. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. J. A.O.A.C. 46:5.
- VAN TONDER, K. 1980. Woestynboontjie kan spens vir hongeres word. Landbouweekblad. no. 3:24-27.
- VAN WYK, S. 1983. 'n Plantekologiese studie van die Abe Bailey - Natuureservaat. MSc.-verhandeling. Potchefstroomse Univ. vir CHO.
- VIETMEYER, N. 1977. Availability of t̄sin bean seeds. July 19 Memorandum. National Academy of Sciences, National research council.
- WEBB, C.J. & LLOYD, D.G. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in Angiosperms 2. Herkogamy. N. Z. J. Bot. 24:163-178.
- WEHMEYER, A.S., LEE, R.B. & WHITING, M. 1969. The nutrient composition and dietary importance of some vegetable food eaten by the ! Kung Bushmen. Tydskr. Geneesk. 43:1529-1530.
- WESTOBY, M. & RICE, B. 1982. Evolution of the seed plants inclusive fitness of plant tissues. Evol. 36(4):713-724.

- WILMSEN, E.N. 1978. Seasonal effects of dietary intake on Kalahari
San. Federation of American Societies for experimental biology.
Federation Proceedings. 37(1):65-72.
- YAMADA, Y. 1988. Genesis of pollen. In: Pollen. Illustrations and
Scanning electronmicrographs. Iwanami, Y., Sasakuma, T. &
Yamada, Y. Kodansha Lmtd. Springer-Verlag, Berlin, New York.
- ZIETSMANN, P.C. 1988. Reproductive biology of Ziziphus mucronata
Willd. subsp. mucronata (Rhamnaceae). PhD-thesis. Univ. Oranje
Vrystaat.



LIMESTONE AND DOLOMITE RESOURCES OF THE REPUBLICS OF SOUTH AFRICA, TRANSKEI, BOPHUTHATSWANA, VENDA AND CISKEI
KALKSTEEN- EN DOLOMIETBRONNE VAN DIE REPUBLIEKE VAN SUID-AFRIKA, TRANSKEI, BOPHUTHATSWANA, VENDA EN CISKEI

Tylosema esculentum

1:2 000 000
 Kilometres 20 0 40 80 120 160 200 240 Kilometre
 Albers Equal Area Projection, Standard Parallels 19°S and 27°S
 Albers Vertical Mercator Projection, Standard Parallels 19°S and 27°S

LEGEND

- Type of carbonate rock of individual occurrence**
 Type karbonaatsoste van individuele voorkoms
- | SIZE OF DEPOSIT (GROOTTE VAN AFSETTING) | > 100 Mt | 100-20 Mt | 20-1 Mt | < 1 Mt |
|--|----------|-----------|---------|--------|
| Hydrated sedimentary carbonate | ● | ● | ● | ● |
| Metamorphic sedimentary carbonate | ● | ● | ● | ● |
| Limestone formed by metamorphic de-dolomitization | ● | ● | ● | ● |
| Kalksteen gevorm deur metamorfiese de-dolomitisering | ● | ● | ● | ● |
| Soft sedimentary carbonate | ● | ● | ● | ● |
| Soft sedimentary carbonate | ● | ● | ● | ● |
| Calcrete, dolcrete and vial-limestone | ● | ● | ● | ● |
| Kalkriet, dolkriet en vialkalkste | ● | ● | ● | ● |
| Travertine | ● | ● | ● | ● |
| Travertien | ● | ● | ● | ● |
| Carbonate | ● | ● | ● | ● |
| Karbonaat | ● | ● | ● | ● |
| Crystalline limestone | ● | ● | ● | ● |
| Grakalkste | ● | ● | ● | ● |
| Iron | ○ | ○ | ○ | ○ |
| Iron | ○ | ○ | ○ | ○ |
- REGIONAL DISTRIBUTION/REGIONALE VERSPREIDING**
- Extensive limestone body / Uitgestrekte karbonaatsoste
 - Extensive carbonate-bearing formation (excluding calcareous) / Uitgestrekte karbonaatsoste (sonder kalkste)
 - This carbonate zone / Hierdie karbonaatsoste
- QUALITY (Kwaliteit) (% CaCO₃)**
- | LIMESTONE (KALKSTEEN) | DOLOMITE (DOLOMIET) |
|-----------------------|---------------------|
| ○ > 95% | ○ > 95% |
| ○ 75-95% | ○ 75-95% |
| ○ < 75% | ○ < 75% |
- MINING STATUS (Mynstatus)**
- In production / In produksie
 - Woning terminated, small production / Myning gestaak, klein produksie
 - Woning gestaak, klein produksie in verlede / Myning gestaak, klein produksie in verlede
 - No or insignificant mining activities / Geen of onbeduidende mynwerkswaardes
 - Resource targets or totally depleted / Nutsdoelwitte of heeltemal uitgeput
- SPITSKOP**
- ≤ 100 000 t/a / ≤ 100 000 t/a
 - > 100 000 t/a / > 100 000 t/a
 - Consentia / Konsentia
 - Prospesius / Prospeksie

Fig 1.1 from Handbook 9, Geological Survey publication: Limestone and dolomite resources of the Republics of South Africa, Transkei, Bophuthatswana, Venda and Ciskei.
 Fig 1.1 uit Handboek 9, 'n publikasie van die Geologiese Oorname: Kalkste en dolomietbronne van die Republieke van Suid-Afrika, Transkei, Bophuthatswana, Venda en Ciskei.

Obtainable as a separate map from: Verkrygbaar as 'n afsonderlike kaart vanaf:
 The Government Printer / Die Staatsdrukker
 Private Bag 385 / Private Bag 385
 Pretoria, 0001 / Pretoria, 0001

STATE COPYRIGHT 1985 STAATSOUTEURSREG
 PRICE R1,00 PRYS