

Vaktaalrubriek

Afrikaanse terminologie met betrekking tot die vroulike strobilus van keëldraende plante met spesiale verwysing na *Podocarpus* L'Hérit. ex Pers.

Elzabé Schoonraad

Margaretha Mes-instituut vir Saadnavorsing, Dept. Plantkunde, Universiteit van Pretoria, Pretoria 0002

UITTREKSEL

Nuwe Afrikaanse terme word voorgestel met betrekking tot die vroulike strobilus van keëldraende plante. Daar word voorgestel dat 'saadskub' gebruik word in plaas van 'vrugskub' en dat 'fertiele skutblaar' 'dekskub' vervang. Die term 'megasporofil' word krities bespreek. Alle voorgestelde veranderinge word gemotiveer.

ABSTRACT

Afrikaans terminology relating to female coniferous cones, with special reference to Podocarpus L'Hérit. ex Pers.

New Afrikaans terms are proposed relating to the female strobili of conifers. It is proposed that the commonly used term 'vrugskub' be substituted with 'saadskub' (Eng. = ovuliferous scale) and that 'fertiele skutblaar' (Eng. = fertile bract) replace 'dekskub'. The term 'megasporofil' (Eng. = megasporophyl) is discussed critically. All proposed changes are motivated.

INLEIDING

Die morfologie van die vroulike keël van die Coniferales in die algemeen en dié van die Podocarpaceae in die besonder het gedurende die afgelope eeu en langer gereeld kommentaar van plantkundige navorsers uitgelok. Worsdell het reeds in 1900 gesê: "there are few structures in plants which to the ordinary observer appear at first sight more simple or more easily understood than the female reproductive parts of the great order Coniferae. Yet the problem of the true morphology and structure of these organs has taxed the mental and observational resources of expert investigators for a longer period of time than and to as great a degree as any other botanical question of a similar nature."¹ Young sê: "It is the attempt to homologize the ovulate structures of conifers that has given rise to the greatest amount of discussion."² en Wilde: "The interpretation of coniferous cones is one of the oldest unsolved problems of comparative morphology."³ Florin lei sy artikel van 1954 soos volg in: "The problem of the morphology of female conifer cones has caused one of the most sensational controversies known in the history of comparative botanical morphology."⁴

Talle publikasies het in die vergelykende morfologie oor hierdie onderwerp verskyn, maar steeds het die meningsverskil voortgeduur. As in aanmerking geneem word dat die meeste van die navorsingswerk gedurende die vorige eeu en die eerste helfte van hierdie eeu op herbariummateriaal alleen, of op vars maar sporadies versamelde materiaal gedoen is, is dit nie verbasend nie. Intensiewe studies is gewoonlik beperk tot embriologiese werk en dit is slegs gedurende die afgelope twee dekades dat noemenswaardige

ontogenetiese navorsing oor vroulike Coniferales-keëls gedoen is.

Relatief min navorsing word oor die algemeen wêreldwyd oor gimnosperme gedoen. Die grootste bydrae kom uit Frankryk, waar prof. C. Lemoine-Sebastian en dr. J. Morvan van die Universiteit van Rennes sedert die laat sestigerjare vroulike keëls van o.a. die Cupressaceae, Taxodiaceae en Abietaceae bestudeer met die oog op moontlike homologie-bepalings. Hulle gebruik veral die verloop van die vaatweefsel as kriterium.^{5,6,7,8} Selfs Morvan se werk,⁹ is nie geheel en al ontogeneties benader nie en die grootste klem val nog op die verloop van die vaatweefsel in volwasse keëls. Phillipe Woltz van Marseille bestudeer veral kiemplantte van die Araucariaceae en Podocarpaceae.^{10,11,12} Waardevolle ontogenetiese bydraes kom van Kemp oor *Torreya*¹³ en van dr. T. Takaso van Japan wat die ontstaan van vroulike strobili en ontwikkeling van integumente nagegaan het in *Pinus* L., *Ephedra* L. en *Ginkgo* L.^{14,15,16} Alhoewel hy hierdeur geen homologie probeer verklaar nie, is hy wel tans besig met so 'n studie oor *Gnetum* L., maar die resultate is nog nie gepubliseer nie.¹⁷ Die kern van die probleem is of die vroulike Coniferaleskeël as 'n 'blom' of 'bloeiwyse' beskou kan word. Dit sou 'n 'blom' wees indien dit bestaan uit een of meer sporofille, waarvan een of meer elkeen een of meer saadknoppe dra wat op 'n onvertakte as met beperkte lengtegroei gedra word, en wat uit die oksel van 'n basale skutblaar groei. Die saadknop(pe) sou dan terminaal wees.

Die vroulike keël sou 'n 'bloeiwyse' wees indien dit bestaan uit 'n hoofas met een of meer sekondêre takke of fertiele organe wat in die oksels van steriele

skutblare ontstaan. Die kernvraag oor die Coniferales is of die basale skutblaar 'n 'vrugblaar' of megasporofil verteenwoordig, en of die saadskub met saadknop 'n 'blom' in die oksel van 'n steriele skutblaar verteenwoordig. Alhoewel die saadskub sporofilagtig is in dié opsig dat dit een of meer saadknoppe dra, kom dit in die oksel van 'n skutblaar voor en dit is hierdie oksellêre posisie daarvan met die gepaardgaande stingel- (koudale) affiniteite wat die probleem veroorsaak.

Wat *Podocarpus* betref, sentreer die meningsverskil om die interpretasie van die epimatium. As die geaardheid van die epimatium sonder twyfel vasgestel kan word, sou dit die probleem vanself oplos. Word die epimatium as 'n vrugblaar of deel daarvan beskou, is die strobilus 'n blom. Word dit egter as 'n saadskub beskou in die sin van 'n gereduseerde sytak bestaande uit 'n as met of sonder blare, dan is die strobilus 'n bloeiwyse. Teenswoordig word daar algemeen aanvaar dat die epimatium van *Podocarpus* homoloog is met die saadskub van byvoorbeeld *Pinus*,¹⁸ maar die interpretasie van die laasgenoemde struktuur is tot vandag toe nog die onderwerp van bespreking en ondersoek. Uit die aard van die saak sou dit baie eenvoudiger wees om die geaardheid van die epimatium te verstaan as die geaardheid van die saadskub begryp word. "If we could interpret the ovulate cone of *Pinus*, the rest of the order would not make much trouble".¹⁹

TERMINOLOGIE

Dit is sonder meer duidelik dat die interpretasie van die vroulike keël in die algemeen, en dié van die saadskub in die besonder, van navorser tot navorser verskil. Die betrokke terminologie is verwarrend juis as gevolg van die uiteenlopende interpretasies wat aan die verskillende strukture gegee word. In hierdie publikasie word 'n kort uiteensetting gegee van die termverklaring wat in dié opsig van toepassing is.

'n *Strobilus* (Figuur 1) is 'n versameling sytakke met blare en een of meer fertiele organe wat 'n saamgestelde struktuur of 'bloeiwyse' vorm. Die woorde 'strobilus' en 'keël' word dikwels in die literatuur as sinonieme gebruik. Die vroulike strobilus van *Pinus* word byvoorbeeld meer algemeen as 'n keël beskryf, terwyl die term 'keël' nie so maklik toepasbaar is op die vroulike strobilus van die meeste *Podocarpus*-soorte nie. Gewoonlik word die term 'keël' gebruik waar meer as een fertiele orgaan op 'n as gedra word, terwyl 'strobilus' gewoonlik op 'n as met blare en 'n enkele fertiele orgaan dui. Alle keëls is dus strobili, maar nie alle strobili is keëls nie. Daar hoef nie streng by hierdie reël gehou te word nie en die twee terme kan verwissel word, soos Chamberlain trouens ook doen.¹⁹

Wat *Podocarpus* betref, is die vroulike strobili van die vier Suid-Afrikaanse inheemse soorte bestudeer, nl. dié van *P. elongatus*, *P. latifolius*, *P. henkelii* en *P. falcatus*. Die eersgenoemde drie spesies ressorteer onder die seksie *Eupodocarpus* en *P. falcatus* onder die seksie *Afrocarpus* van die genus *Podocarpus*.

In 'n poging om by die jongste literatuur aan te

sluit, word sekere benamings, nie terme nie, gebruik, soos ook deur Morvan^{9,20} en Lemoine-Sebastian²⁰ gedoen word.

Die sytak wat die strobilus dra, of die *generatiewe sytak*, word met A(n) aangedui (Figuur 2.1). Sytakke waarop geen strobili gedra word nie, word as vegetatief beskryf.

Ten aanvang word daar aanvaar dat die hoofas van die vroulike strobilus 'n laterale, oksellêre orgaan op A(n) is, en dit word met A(n + 1) aangedui (Figuur 2.1 – 3).

Die volwasse vroulike strobilus van die *Eupodocarpus*-spesies (Figuur 1.1) bestaan uit 'n naakte steel; 'n podokarpium wat in meerdere of mindere mate vlesig en helderkleurig is; en een of twee anatrope saadknoppe, omgewe van die groenkleurige epimatium, wat aan die mikropilêre kant oop is. Die fertiele orgaan van *P. falcatus* (Figuur 1.2) word in die oksel van 'n skutblaar aan die distale kant van 'n beblaarde sytakkie gedra en geen opvallende podokarpium word gevorm nie. Die epimatium van die volwasse strobilus is vlesig en heldergeel van kleur.

By die *Eupodocarpus*-soorte (Figuur 2.1 en 3) word die verlengde basiese deel van die strobilus-hoofas A(n + 1) verteenwoordig deur die naakte 'bloeias' of die pedunkel (Pe), wat strek vanaf die basale skutblaar (B) op A(n) tot by die begin van die podokarpium (Po). By *P. falcatus* word A(n + 1) verteenwoordig deur 'n beblaarde sytakkie, die *fertiele sytak* (Figuur 2.2 FS), waarvan die distale deel die fertiele orgaan dra en, as dit volwasse is, effens verdik is om 'n struktuur homoloog met die podokarpium van die *Eupodocarpus*-spesies te vorm, maar nooit in dieselfde mate ontwikkel of vlesig word nie.

Die *podokarpium* in die geval van die *Eupodocarpus*-soorte, verteenwoordig die geswolle, of as dit volwasse is, soms vlesige of helderkleurige, onbeblaarde gedeelte tussen die distale punt van die naakte pedunkel en die fertiele orgaan.

Blare wat op sytak A(n + 1) gedra word, word aangedui met L1, L2, ens., of met La, Lb, ens. L1 verteenwoordig die *fertiele skutblaar* waar die epimatium met saadknop in die oksel gedra word. Die blare wat, sover vasgestel kan word, ouer is as L1, word met L2, L3, ens. aangedui, en blare jonger as L1, met La, Lb, ens. Waar twee fertiele organe per strobilus gedra word, word die een fertiele skutblaar met L1 en die ander met L2 aangedui.

Die *epimatium* (El) is die bedekking wat die saadknop dorsaal, ventraal en lateraal omhul en wat feitlik geheel en al daarmee vergroei is, behalwe by die mikropilum (Figuur 2.3).

Die homologie van die epimatium met die saadskub (Eng. = ovuliferous scale) van die ander Coniferales word aanvaar. Dat die epimatium 'n gemodifiseerde en gereduseerde sytak in die oksel van L1 is, word aanvaar²¹ en dit word aangedui met A(n + 2).

Die *saadknop* bestaan uit die nusellus en integument, terwyl die saadknop met epimatium die *fertiele orgaan* (Eng. = seed scale complex) genoem word. Die saadknop met epimatium en die fertiele skutblaar is die *fertiele eenheid*.

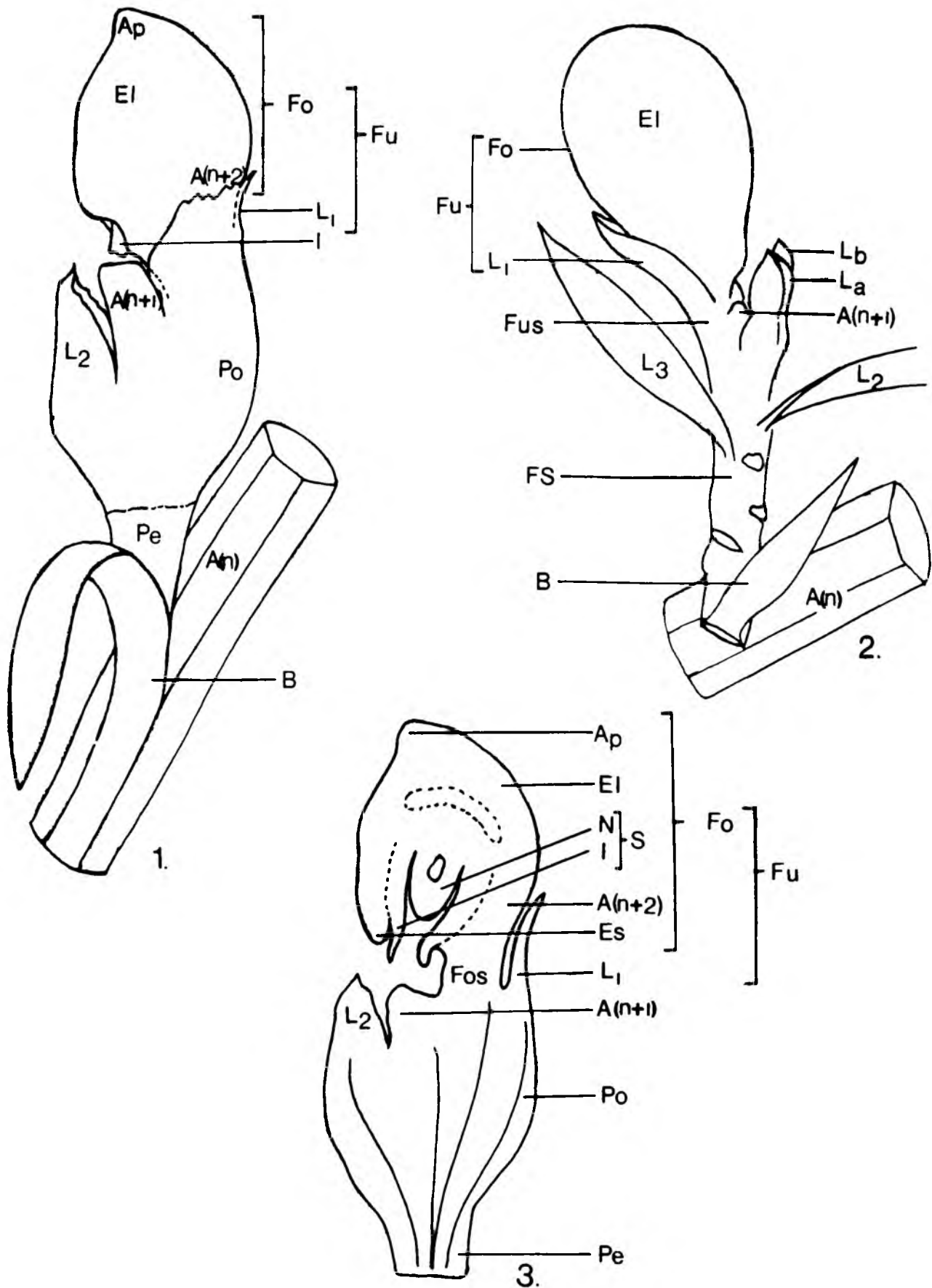


1



2

FIGUUR 1: Uitwendige aansig van volwasse vroulike strobili van 1. *P. latifolius*, verteenwoordiger van die seksie *Eupodocarpus*, en 2. *P. falcatus*, enigste verteenwoordiger van die seksie *Afrocarpus* wat in Suid-Afrika voorkom.



FIGUUR 2: Lyntekeninge om die terminologie wat in verband met die vroulike strobilus van *Podocarpus* gebruik word, aan te dui. 1. *Eupodocarpus*-spesies, uitwendige aansig. 2. *Afrocarpus*-spesie, uitwendige aansig. 3. *Eupodocarpus*-spesies, dorsiventrale mediane lengtesnee. *A(n)*: generatiewe sytak; *A(n+1)*: hoofas van strobilus; *A(n+2)*: fertiele orgaan of sytak van *A(n+1)*; *Ap*: apikulus; *B*: basale skutblaar; *El*: epimatium (sensu lato); *Es*: epimatium (sensu stricto); *Fu*: fertiele eenheid; *Fus*: fertiele eenheidsteel; *Fo*: fertiele orgaan; *Fos*: fertiele orgaansteel; *FS*: fertiele sytak; *I*: integument; *L1*: fertiele skutblaar; *La*, *Lb*: strobilusblare jonger as *L1*; *L2*, *L3*: strobilusblare ouer as *L1*; *N*: nusellus; *Pe*: pedunkel; *Po*: podokarpium; *S*: saadknop.

Dat *Podocarpus* as 'n naaksadige plant beskou word, verbaas leke dikwels. Op die oog af lyk die vroulike strobilus baie soos 'n vrug van die angiosperme en dit toon min ooreenkoms met die naaksadige plant, wat algemeen aanvaar word as verteenwoordigend en feitlik 'n 'tipe' van die groep, nl. *Pinus*.¹⁸ Die feit dat die anatrope saadknop van *Podocarpus* (S in Figuur 2.3) deels, maar nie heeltemal nie, bedek word deur die epimatium, bevestig die naaksadigheid van hierdie genus. Die manlike keël, daarenteen, verteenwoordig geen probleem nie.

NUWE AFRIKAANSE TERME

Fertiele skutblaar vs Dekskub

Twee terme wat in Afrikaans met betrekking tot die vroulike keël van onder andere *Pinus*^{22, 23} en *Podocarpus*²⁴ gebruik word, nl. 'dekskub' en 'vrugskub'^{25, 26} is verwarrend. Die terme impliseer dat albei strukture skubbe is en derhalwe minstens homoloog met mekaar moet wees, wat nie die geval is nie. Die 'dekskub' is 'n blaar en die 'vrugskub' 'n gereduseerde sytak, hetsy beblaar of nie. 'Deksub' word in Engels vertaal met *fertile bract* of *bract scale*, in Frans met *bractée fertile* en in Duits met *Deckschuppe*. Die Afrikaanse woord is dus waarskynlik uit Duits afkomstig. Met 'dekskub' word bedoel die skutblaar waar die fertiele orgaan sy oorsprong in die oksel neem. Dit is 'n blaaragtige orgaan, nl. 'n skutblaar, wat 'n fertiele deel dra. Daar word voorgestel dat die term 'dekskub' vervang word met *fertiele skutblaar*. Dit pas aan by die Engelse en Franse terme en so verval die term 'skub', wat niksbeduidend is nie, behalwe dat dit daarop dui dat die orgaan 'n blaar is. Die voorvoegsel 'dek-' is ook niksseggend, aangesien die 'dekskub', veral by *Podocarpus*, niks 'dek' of 'bedek' nie.

Saadskub vs Vrugskub

Die Engelse ekwivalent van 'vrugskub' is *ovuliferous scale*; in Frans is dit *écaille ovulifère* en in Duits *Fruchtschuppe*. Die term 'vrugskub' impliseer of dat die 'skub' 'n vrug dra of vorm, of dat die struktuur homoloog met 'n vrugblaar is, wat albei foutief is. Die 'vrugskub' is homoloog met 'n gemoedifiseerde en gereduseerde sytak en nie met 'n blaar nie, en beslis nie met 'n vrugblaar nie, en dit dra ook saadknoppe en later sade en nie vrugte nie. Strasburger het reeds in 1879 die term *Samenschuppe* in plaas van *Fruchtschuppe* in Duits voorgestel en dit word ook so deur Brunkener²⁷ gebruik. Dit is 'n aanduiding dat daar behoefte bestaan vir die verandering van terme wat verwarrend is. As die interpretasie van die struktuur wat beskryf word, verander, behoort die terme ook aangepas te word. Die Afrikaanse ekwivalent *saadskub* word dus vir *Samenschuppe* voorgestel. Dit is minstens 'n beter term as 'vrugskub', alhoewel dit ons nie heeltemal tevrede stel nie. 'Saadskub' beklemtoon nog die foliolêre affiniteit van die struktuur. Soos uit 'n ongepubliseerde studie²¹ geblyk het, is daar oor die stingelagtige deel van die struktuur geen twyfel nie, maar oor die blaar-

agtigheid wel. Die term *ginoklad*²⁸ vir 'vrugskub' is ook oorweeg. 'Gino-' dui op die saad en 'klad' op die stingelaffiniteit. Moontlik kan die twee terme 'saadskub' en 'ginoklad' as alternatiewe gebruik word, met dien verstande dat daar in gedagte gehou moet word dat die woorddele 'skub' en 'klad' op verskillende homologieë dui.

Megasporofil

'n Ander term wat by die beskrywing van vroulike keëls van gimnosperme verwarring skep, is *mega-* of *makrosporofil*. Aase²⁹ en Lawson³⁰ gebruik dit as sinonieme vir die 'ovuliferous scale'. Van der Schijff²³ gebruik dit as sinoniem vir 'dek- en vrugskub' asook vir 'vrugblaar'. Dit skep verdere verwarring, aangesien dit impliseer dat die 'dek- en vrugskub', of dan die fertiele skutblaar en die saadskub, gesamentlik homoloog is aan 'n vrugblaar. Morvan⁹ beweer dat die integument 'n megasporofil is.

As die megasporofil as 'n blaaragtige, sporangiumdraende orgaan beskou word, soos wel die geval is in die klassieke morfologie (Forster & Gifford³¹ beskou 'n sporofil as 'a foliar structure which subtends or bears one or more sporangia'), kan die eersgenoemde outeurs gekritiseer word. Die 'ovuliferous scale' van Aase²⁹ en Lawson,³⁰ of dan die saadskub, is wel sporofilagtig omdat dit saadknoppe dra, maar dit is 'n tak of beblaaide tak, en nie 'n blaar nie. Dieselfde argument geld ook vir Van der Schijff²³ se terme. Morvan⁹ se gebruik van die term as sinoniem met die integument sluit aan by die foliolêre teorie ten opsigte van die integument.

Hagerup³² het ook die integument as megasporofil beskou en dit versterk die vermoede dat Morvan sekere van sy werk op Hagerup se idees gegrond het.

Die teloomteorie ten opsigte van die ontstaan van blare, stingels en sporangiumdraende strukture word aanvaar. Hiervolgens is dit nie aksiomaties dat 'n sporangium op 'n blaar gedra word nie. Aangesien nóg blaar nóg stingel noodwendig meer primitief as die ander is, kan 'n sporangium op enigeen van die twee strukture gedra word. Uit die oerteloom van Zimmerman^{33, 34} en Wilson³⁵ het daar deur middel van die 'Elementärprozesse'^{4, 34, 36} sekere sporangiumdraende telome tot blare en ander tot stingels omvorm. Die sporangium kan in elk geval nie op die integument gedra word nie, omdat die sporangium 'n ouer struktuur as die integument is, met dié voorbehoud dat die integument nie as 'n blaar beskou word nie. Uit relatief onlangse navorsing²¹ blyk dit dat die saadknop by *Podocarpus* waarskynlik op 'n stingelagtige orgaan gedra word, en gevolglik word die term megasporofil nie gebruik nie. Aangesien die manlike keël 'n enkelvoudige struktuur is waar mikrosporangia direk op asstandige, spiraals gewys gerangskikte, blaaragtige sporofille gedra word, is die term 'mikrosporofil' wel van toepassing.

BEDANKINGS

Hierdie navorsing is moontlik gemaak deur finansiële steun van die WNNR en die Universiteit van Pretoria.

My dank en hoogste waardering aan my mentor, prof. H.P. van der Schijff, en aan proff. J. Coetzee en P.J. Robbertse en mej. I. von Teichmann vir hulle hulp en daadwerklike ondersteuning.

LITERATUURLYS

- Worsdell, W.C. (1900). The structure of the female 'flower' in Coniferae, *Ann. Bot.*, 14(53), 39-82.
- Young, M.S. (1910). Morphology of the Podocarpaceae, *Bot. Gaz.*, 50(2), 81-100.
- Wilde, M.H. (1944). A new interpretation of Coniferous cones 1. Podocarpaceae, *Ann. Bot. (N.S.)*, 8(29), 1-41.
- Florin, R. (1954). The female reproductive organs of Conifers and Taxads, *Bot. Rev.*, 29, 367-389.
- Lemoine-Sebastian, C. (1968). La vascularisation du complexe bractée-écaille chez les Taxodiacees, *Trav. Lab. for. Toulouse*, 7(1), 1-22.
- Lemoine-Sebastian, C. (1969). La vascularisation du complexe bractée-écaille dans le cône femelle des Cupressacees, *Bot. Rhedonica*, A., 7, 3-27.
- Lemoine-Sebastian, C. (1972). Interprétation de l'écaille séminale chez les Taxodiacees, *C.R. Acad. Sc. Paris, D.*, 275, 2141-2144.
- Lemoine-Sebastian, C. (1974). La vascularisation de l'écaille séminale chez les Abiétacées, *Bull. Soc. Fr.*, 122(5-6), 225-242.
- Morvan, J. (1971). L'Appareil reproducteur femelle chez *Podocarpus macrophyllus* (Thunb.) Don var. *angustifolius* Blume, *Bot. Rhedonica*, A., 11, 1-164.
- Rouane, M.-L. & Woltz, P. (1980). Intérêt des plantules pour la systématique et l'évolution des Araucariacees, *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 116(1-2), 120-136.
- Woltz, P. (1971). L'évolution vasculaire remarquable des plantules de *Podocarpus mannii* Hook F., *Trav. Lab. for. Toulouse*, 8(12), 1-6.
- Woltz, P. & Rouane, M.-L. (1977). *Phyllocladus trichomanoides* D. Don., de Nouvelle-Zélande: anatomiques et évolution de l'appareil conducteur de la plantule, *Bull. Soc. bot. Fr.*, 124, 61-67.
- Kemp, M. (1959). Morphological and ontogenetic studies on *Torreya californica* 11. Development of the megasporangiate shoot prior to pollination, *Am. J. Bot.*, 46(4), 249-261.
- Takaso, T. (1980). A developmental study of the integument in gymnosperms 1. *Ginkgo biloba* L., *J. Jap. Bot.*, 55, 14-27.
- Takaso, T. (1981). A developmental study of the integument in gymnosperms 2. *Pinus thunbergii* Parl., *Abies mariesii* Mast. and *A. veitchii* Lindl., *J. Jap. Bot.*, 56, 73-89.
- Takaso, T. (1984). Structural changes in the apex of the female strobilus and initiation of the female reproductive organ (ovule) in *Ephedra distachya* L. and *E. equisetina* Bge, *Acta bot. neerl.*, 33, 257-266.
- Takaso, T. & Bouman, F. (Ter perse). Ovule and Seed Ontogeny in *Gnetum gnemon* L.
- Sporne, K.R. (1974). *The morphology of Gymnosperms* (Hutchinson, London).
- Chamberlain, C.J. (1966). *Gymnosperms, structure and evolution*. (Dover, New York).
- Lemoine-Sebastian, C. & Morvan, J. (1971). Interprétation de l'appareil reproducteur femelle (cône-épimatium) chez *Podocarpus macrophyllus* (Thunb.) Don var. *angustifolius* Blume, *C.R. Acad. Sc. Paris, D.* 272, 1105-1108.
- Schoonraad, E. (1978). *Die morfologie van die vroulike strobilus en embriologie van die genus Podocarpus L'Hérit. ex Pers. in Suid-Afrika*. Ongepubliseerde D.Sc.-proefskrif, Universiteit van Pretoria.
- Goossens, A.P. & Botha, P.J. (1961). *Leerboek vir Plantkunde* (Voortrekkerpers, Johannesburg).
- Van der Schijff, H.P. (red.) (1970). *Algemene Plantkunde* (Van Schaik, Pretoria).
- Coetzee, A.F. (1966). 'n Morfologiese-embriologiese studie van *Podocarpus henkelii* Stapf ex Dallim. & Jacks. M.Sc.-verhandeling, Universiteit van Pretoria.
- Goossens, A.P. (1957). *Lys van Terme in die Plantkunde, Engels-Afrikaans* (S. Afr. Akad. Wet. & Kuns, Pretoria).
- Goossens, A.P. (1972). *Plantkundewoordeboek vir S. Afr. Akad. Wet. & Kuns* (Tafelberg, Kaapstad).
- Brunkner, L. (1973). Beiträge zur Kenntnis der frühen Sporangienentwicklung der Pteridophyten und der Gymnospermen, *Svensk bot. Tidskr.*, 67, 333-400.
- Meeuse, A.D.J. (1966). *Fundamentals of Phytomorphology* (Ronald, New York).
- Aase, H.C. (1915). Vascular anatomy of the megasporophylls of conifers, *Bot. Gaz.*, 60, 277-313.
- Lawson, A.A. (1923). The life history of *Pherosphaera*, *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, 48(4), 499-516.
- Foster, A.S. & Gifford, E.M. (1974). *Comparative morphology of vascular plants*. (Freeman, San Francisco).
- Hagerup, O. (1934). Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferen Zapfen, *K. danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd.*, 11(4), 1-83.
- Zimmerman, W. (1952). Main results of the 'Telome theory', *Palaeobotanist*, 1, 465-470.
- Zimmerman, W. (1959). *Die Phylogenie der Pflanzen*. (Gustav Fischer, Stuttgart).
- Wilson, C.L. (1942). The telome theory and the origin of the stamen, *Am. J. Bot.*, 29, 759-764.
- Florin, R. (1951). Evolution in Cordaites and Conifers, *Acta Horti Bergiani*, 15, 285-388.