

'n Evaluering van die mikrohistologiese tegniek by die bepaling van die voedselvoorkeure van wild

Rihana Botha*, P.D.F. Kok^o en R.P. Ellis*

*Navorsingsinstituut vir Plantkunde, Privaatsak X101, Pretoria 0001

^oDepartement Plantkunde, Universiteit van Pretoria, Pretoria 0002

UITTREKSEL

Die afgelope tien jaar is daar heelwat navorsing oor die identifisering van grassoorte in die maaginhoud en faeces van herbivore onderneem. In sommige gevalle het dit 'n betekenisvolle bydrae gelewer tot die kennis oor die plantsoorte wat deur diere gevreet word. Ten spyte van hierdie suksesvolle ondersoeke word talle probleme steeds ondervind, en gevolglik verwerp sommige navorsers die metode geheel en al, terwyl ander outeurs van mening is dat die metode wel meriete het. Uit 'n literatuurstudie asook navorsing blyk dit dat daar veral drie aspekte is wat deur die meeste outeurs geïgnoreer is, maar wat 'n groot invloed op die resultate kan hê. Dit sluit die variasie in die epidermis van grassoorte, die verteerbaarheid van grassoorte en die metodes wat in ondersoeke gebruik word, in.

Die gevolgtrekking wat gemaak word, is dat die probleme oor die variasie van die epidermis in 'n mate opgelos kan word en dat antwoorde op sekere vrae oor aspekte van die verteerbaarheid van grassoorte ook gevind kan word. Dit is egter duidelik dat daar tans geen oplossings vir die probleme rondom die metodiek van die ondersoek aangebied kan word nie.

Uit die ondersoek blyk dit dat die metode wel by die bepaling van die voedselvoorkeur van herbivore gebruik kan word, maar dat die resultate met inagneming van die probleme wat bestaan, beoordeel moet word.

ABSTRACT

An evaluation of the microhistological technique in the determination of food preferences of game

During the past ten years much research on the identification of especially grass species in the stomach content and faeces of herbivores has been undertaken. This has contributed significantly towards the knowledge of which plant species are being eaten by animals. In spite of these successful investigations, many problems are still experienced. This caused some research workers to reject the method completely, while others are of the opinion that the method has merits. A survey of the literature as well as research indicate that there are especially three aspects that may influence the results, but that they are ignored by most authors. These include the variation in the epidermis of the grass species, the digestibility of the grass species and the methods used in the investigations.

It is concluded that the problems concerning the variation in the epidermis can be solved to a certain extent and that answers to certain questions on the digestibility of grass species can be found. It is clear, on the other hand, that at present no solutions to the problems concerning the method of the investigation can be presented. From this investigation it is evident that the method may be used in the determination of the food preference of herbivores, but that the results should be evaluated in concurrence with the existing problems.

1. INLEIDING

Tegnieke om die dieet en weipatrone van grasvretende herbivore te bepaal is van belang omdat die kennis wat ingewin word, belangrik vir doeltreffende veldbestuur is. So kan 'n optimale produksie van die weiding en gevolglik van die diere verseker word. Kennis van die dieet van herbivore, die floristiese samestelling van die plantegroei wat aan hulle beskikbaar is, en die voedselvoorkeure van diersoorte is van basiese belang by weiveldbestuur en vir die ontwikkeling van effektiewe diereproduksiesisteme.^{1,2} Daar word trouens telkens aangetoon dat die voerkwaliteit van 'n weiveld die belangrikste kontrolerende faktor van herbivoerbevolkings is.^{3,4,5,6}

2. ONTWIKKELING VAN TEGNIEKE VIR DIE BEPALING VAN HERBIVOORDIËTE

Om kennis oor die voedselvoorkeure van herbivore

op 'n natuurlike weiveld te bekom, het verskeie navorsers probeer om die voerinname van diere te bepaal. Tegnieke wat gebruik is, sluit in (i) die opbrengsverskil van 'n weiveld voor en na beweidings,^{1,7,8} (ii) die waarneem van diere en die bepaling van voedselinname deur die getal byte met die bytgrootte te vermenigvuldig,⁹ en (iii) om die onverteerbaarheid van die voer wat ingeneem is, en die faecesuitset van die diere te bepaal.¹⁰ Verskeie ander navorsers het voedselinname deur herbivore bepaal deur analyses van die hoeveelheid stikstofbevattende verbindinge in die faeces.^{11,12,13,14,15}

Al die bogenoemde metodes vir die bepaling van voerverbruik het betrekking op die totale voerinname van herbivore. Aangesien 'n kennis van elke plantspesie wat deur die diere gevreet word, van belang is, is daar probeer om metodes met dié doel voor oë te ontwikkel.

Diere word in die veld dopgehou, waarna die

plante wat gevreet is, geïdentifiseer word.^{16,17,18} Die maaginhoud word makroskopies ontleed om vas te stel watter plantspesies deur die diere gevreet is.¹⁹ Daar is egter steeds probeer om 'n meer betroubare metode te vind om die plantspesies wat deur diere gevreet is, te identifiseer. Een van die metodes wat die meeste aandag ontvang het, is die mikrohistologiese tegniek.^{20,21}

3. REGVERDIGING VIR DIE GEBRUIK VAN 'N MIKROHISTOLOGIESE TEGNIEK

Verskeie navorsers het aangetoon dat verskille in die blaarepidermis van grassoorte identifisering tot op genus- en spesievlak moontlik maak.^{22,23,24,25,26,27,28,29,30,31,32,33,34} Die mikrohistologiese analise van die maaginhoud en faeces van herbivore is moontlik omdat die epidermisselle relatief min deur verteringsprosesse beskadig word, aangesien die epidermisselle deur 'n onverteerbare kutikula beskerm word. Die buitewande van hierdie selle, wat met onverteerbare kutien deurtrek is,³⁵ verleen verdere beskerming. Mikrohistologiese tegnieke het baie voordele, naamlik (i) die steuring van diere is beperk, (ii) monsters kan onder natuurlike toestande geneem word, en (iii) die versameling van monsters is relatief maklik.² Die toepassing van ander metodes is moeilik of onmoontlik waar daar in die weiveld 'n groot getal spesies voorkom wat òf dig opmekaar groei òf afgewei is, en waar verskillende dierespesies saam die weiding benut.³⁶

4. VERSKILLENDE TOEPASSINGS VAN DIE TEGNIEK

Die resultate van vroeëre navorsers wat herbivoordieëte deur middel van kenmerke van die plantkutikula bepaal het, het betrekking gehad op die plantspesies wat deur die diere gevreet is, en nie op die hoeveelhede van die afsonderlike spesies wat ingeneem is nie.^{21,37,38,39,40,41,42,43}

Die data wat uit mikroskopiese ondersoeke verkry word, lewer egter kwalitatiewe en kwantitatiewe resultate omdat (i) min van die kutienbedekkende epidermis verteer word, (ii) daar 'n bepaalde verhouding tussen die oppervlakarea en die droë massa van die blare is, en (iii) epidermisselle gewoonlik reeds by 'n lae vergroting tot op spesievlak identifiseerbaar is.⁴⁴ Daar bestaan 'n direkte verband tussen die persentasie relatiewe digtheid van epidermisstukkies verkry uit 'n mikroskoopanalise (geskatte droë massa), en die werklike droë massa wat deur die herbivoor ingeneem is.⁴⁵ Sedertdien word hierdie metode algemeen gebruik om sowel rumen- as faecesanalises op 'n kwantitatiewe basis uit te voer.

In Noord- en Suid-Amerika is wilde herbivore se diëte deur kwantitatiewe rumen- en faecesanalises bepaal.^{46,47,48,49,50,51,52,53,54,55,56} Navorsers in ander wêrelddele het ook die mikrohistologiese tegniek op die rumen en faeces van 'n verskeidenheid vee, wild, reptiele en insekte toegepas in 'n poging om die diere se diëte te kwantifiseer.^{5,29,63,64,65,66,67,68,69,70,71,72,73} In die geval van skaars en bedreigde spesies bied die metode besondere voordele, want dit is nie nodig om

die diere te dood om 'n maaginhoudontleding van hulle diëte te kan maak nie.^{57,58} Die tegniek van faecesontleding is ook toegepas om die dieetoorvleueling te bepaal van wilde herbivore wat dieselfde habitat benut.^{59,60,61,62}

5. PROBLEME BY DIE GEBRUIK VAN DIE TEGNIEK

'n Belangrike vraag wat egter ontstaan, is of daar sonder meer aanvaar kan word dat al die aannames wat gemaak word by die kwantitatiewe toepassing van die tegniek, wel geldig is.

5.1 Verteerbaarheid

5.1.1 Die hele plant

'n Plant is nie homogeen nie, maar 'n komplekse rangskikking van organe. Elke orgaan is saamgestel uit weefsels wat gespesialiseer is om spesifieke funksies te verrig.⁷⁴ Die afsonderlike weefselsoorte verskil met betrekking tot die fisiese en chemiese samestelling, afhangende van die funksies wat dit verrig. Die kan lei tot merkbare verskille in die verteerbaarheid van die onderskeie plantdele. Daar bestaan verskille in verteerbaarheid tussen verskillende plantspesies, tussen individue van dieselfde spesie, asook tussen verskillende plantorgane.⁷⁴ Hierdie verskille kan toegeskryf word aan genetiese variasie, ouderdom, temperatuur tydens ontogenie, stikstofkonsentrasie, verskil in anatomie, en, in die geval van blare, die posisie van aanhegting.

Om antwoorde te vind op al die vrae wat ontstaan oor die verteerbaarheid van plante, is *in vitro*-verteringseksperimente uitgevoer.⁷⁵ In 'n eksperiment met ses verskillende grasspesies, is daar gevind dat die persentasie *in vitro*-droëmateriaalverteerbaarheid teen 'n tempo van ongeveer 0,5% per dag deur die groeiseisoen afneem.⁷⁶ In alle plantdele is daar 'n afname in verteerbaarheid met 'n toename in plantouderdom gevind. Die tempo van afname was hoër in die geval van die bloeiwyses, stingels en blaarskedes as in die geval van die blaarlaminas. Daar is aangetoon dat die persentasie *in vitro*-verteerbaarheid met 'n toename in plantouderdom afneem. Die afname tempo is die hoogste by die stingels, intermediêr by die blaarskedes en die laagste by die blaarlaminas.⁷⁷

Die persentasie *in vitro*-verteerbaarheid van blare is hoër as dié van stingels.⁷⁸ Verskeie outeurs het met *in vitro*-verteringseksperimente ook verskille in die verteerbaarheid tussen verskillende voergewasse in dieselfde toestande aangetoon.^{79,80,81,82}

Verder is daar ook aangetoon dat die verteerbaarheid van 'n voergewas beïnvloed word deur ouderdom en deur die hoeveelheid bemesting wat toegedien word.^{81,83,84,85,86} Die deeltjiegrootte van die plantmateriaal speel ook 'n rol in die verteerbaarheid van selwande en die tempo van *in vitro*-verteerbaarheid van sommige plantspesies.⁸⁷ Die *in vitro*-verteerbaarheid van plante word beïnvloed deur die fynheid van maling, die monstergrootte, die hoeveelheid rumenvloeistof in die inokulum en die pH van die oorspronklike rumenvloeistof.⁸⁸ Verskille in die verteer-

baarheid van plantdele hou hoofsaaklik verband met die ruveselinhoud, maar die teenwoordigheid van 'n wasagtige kutikula kan ook 'n klein bydrae lewer.⁷⁴

5.1.2 Die epidermis en kutikula

Aangesien dit veral die epidermis van die plant is wat van belang is by mikrohistologiese analise, moet die verteerbaarheid van die epidermis en die kutikula wat dit bedek, meer gedetailleerd ondersoek word. Dit is van deurslaggewende belang om te weet hoe verskille in verteerbaarheid wat tussen plantspesies en tussen verskillende dele van dieselfde plant bestaan, die hoeveelheid identifiseerbare epidermis (of kutikula) beïnvloed. 'n Belangrike vraag wat deur verskeie outeurs gevra word, is of die onverteerbare epidermis en kutikula van alle plante wat deur herbivore ingeneem word, in die faeces of rumen waargeneem kan word.^{36,37,38,40,44} Verskeie navorsers is van mening dat die differensiële verteringstempo van die materiaal van verskillende plantspesies tot hoogs varieerbare kwantitatiewe en kwalitatiewe resultate in 'n ondersoek na die dieet van herbivore deur epidermiskenmerke kan lei.^{19,31,89,90,91,92}

Van die 40 grasspesies wat in 'n weiveld voorgekom en deur diere ingeneem is, was slegs 16 spesies in die faeces en rumen van skape teenwoordig, terwyl die vermoede bestaan dat van al die spesies ingeneem is. Daar word beweer dat die materiaal van baie spesies volledig verteer word, of in sulke klein fragmente opbreek dat dit onidentifiseerbaar is.³⁷ Vyf en twintig van die grasspesies wat in die weiveld van skape voorgekom het, kon nie in hulle faeces geïdentifiseer word nie. Die spesies wat nie opgespoor kon word nie, het 'n baie dun kutikula, wat *in vitro* disintegreer, en wat waarskynlik volledig tydens die verteringsproses verteer word.³⁸

In 'n rumenanalise van takbokke is daar gevind dat die rumenmonsters nie verteenwoordigend is van die voerspesies wat deur die diere ingeneem is nie. Hierdie verskil word toegeskryf aan die aanvanklike verskille in die groottes en tempo's van fragmentering van die plantmateriaal, 'n verskil in die tempo van verteerbaarheid en 'n aansienlike variasie in vertering tussen die individuele diere.⁹³

Verskillende grasspesies verskil nie net wat verteerbaarheid betref nie, maar die verteerbaarheid van dieselfde spesie verskil van dier tot dier.³⁶

In 'n ondersoek na die dieet van blesbokke is daar gevind dat, alhoewel die grasspesies in 'n spesifieke verhouding aan die diere gevoer is, dit nie in dieselfde verhouding in die faeces geïdentifiseer kon word nie en dat die verhoudingsverskille in groot mate varieer. In die ondersoek is daar ook deurgaans gevind dat min adaksiale epidermis opgespoor kon word.⁹⁴ Dit is onwaarskynlik dat die adaksiale epidermis, wat nie maserering kan weerstaan nie, waarskynlik as gevolg van die motorselle in die faeces gevind sal word.³⁶ As gevolg van 'n aantal onafhanklike of verwante faktore in plante en diere, is daar 'n variasie in die verteerbaarheid van dieselfde spesie in verskillende diere. Die tydsduur waarin die voer in die dier se spysverteringskanaal bly, kan die hoeveelheid kuti-

kula wat oorbly, beïnvloed. Hierdie onbepaalbare verteringstyd kan beïnvloed word deur die dieetsamestelling, die hoeveelheid voer ingeneem, of deur ander faktore. Dit is moontlik dat die dikte van die kutikula, wat die graad van weerstand teen vertering kan beïnvloed, nie slegs 'n funksie van die blaarouderdom is nie, maar ook van die posisie van die blaar op die plant, kan wees.⁹⁵ Dit is moeilik om alle faktore wat bydra tot die variasie in verteerbaarheid te identifiseer; selfs indien die faktore geïdentifiseer kan word, kan daar geen kontrole in die veld wees nie.

Sommige outeurs is van mening dat verskille in die verteerbaarheid van die voerspesies nie 'n rol by die kwantifiseerbaarheid van herbivoordiete speel nie. Vir dié outeurs is vertering (i) 'n 'alles-of-niks'-proses waar die epidermis van sommige spesies totaal verteer word en dié van ander onverteerbaar is;⁴⁴ en (ii) 'n proses wat die gemiddelde massa van die fragmente verminder eerder as om alle fragmente te vernietig.⁵⁰ Verder word daar beweer dat die verteringsverskille wat tussen plantspesies bestaan, nie betekenisvol is nie.⁹⁶

5.2 Fragmentasie

'n Verdere probleem in verband met die kwantifiseerbaarheid van resultate is dat verskillende grasspesies in verskillende grootte-deeltjies tydens die kousproses opbreek. Die besluit was om slegs dié deeltjies te tel wat groter as 'n arbitrêr gekose grootte is, maar die keuse van 'n minimum grootte word bemoeilik deurdat dit daartoe kan lei dat sommige spesies bevoordeel word. Oppervlaktemetings in plaas van 'n analise deur telling het 'n merkbare verbetering getoon in die graad van ooreenkoms tussen die waargenome en die verwagte waardes. Variansie in die resultate is egter baie groot en selfs 'n puntmetode verminder nie die graad van variansies nie.³⁶ In 'n poging om die probleem te oorbrug word die deeltjies tot 1 mm by die voorbereiding van rumen en faeces vir mikroskopiese analise opgekap.⁴⁸

5.3 Massa epidermis per eenheid oppervlakte

Die feit dat die epidermis per eenheid oppervlakte by verskillende plantspesies en dele van dieselfde plant verskil as gevolg van 'n verskil in anatomie, is nog 'n faktor wat in gedagte gehou moet word. So is die massa per eenheid epidermisoppervlakte van peulplante ongeveer twee maal dié van grasblare.⁶⁹ Die massa epidermis per eenheid oppervlakte verskil nie net by verskillende plantspesies nie, maar verskil ook in die verskillende stadiums van groei van 'n enkele plantspesie.^{44,97,98}

In 'n mikrohistologiese analise van 'n herbivoor se dieet is verhoudings gebaseer op droë massa, betekenisvoller as die verhoudings gebaseer op die persentasie epidermisbedekking op 'n mikroskoopplaatjie. Droëmassaverhoudings word verkry deur die droë massa: oppervlakte-indekse vir die blare (en ander plantdele wat ingeneem word), van elke spesie wat gevreet word, te bereken, en deur hierdie indekse met die bedekkingswaarde verkry vanaf die mikroskoop-

plaatjie vir daardie spesie te vermenigvuldig.²⁹ Verskeie ander outeurs het dit ook nodig gevind om formules te ontwikkel voor kwantitatiewe analises gedoen kon word.^{51, 52, 69, 99, 100}

Dit is onprakties om epidermiskenmerke te gebruik om presiese inligting te verkry oor die verhoudings van die verskillende grasse wat gevreet is, behalwe in intensiewe studies wat 'n beperkte getal plant- en dierspesies insluit. Daar moet aanvaar word dat die meeste studies daarop gemik is om kwantitatiewe data slegs op 'n frekwensiebasis te verkry.³⁶ Die identifisering van grasse deur epidermiskenmerke is 'n effektiewe metode vir die bepaling van die kwalitatiewe voedselvoorkeure van herbivore. Die kwantitatiewe interpretasie van die resultate is nie toepasbaar voor verdere eksperimente oor die verteerbaarheid van die voerspesies gedoen is nie.³¹ Die grootste beperking van hierdie metode is dat dit uiters tydrowend is. Indien dieselfde tyd wat aan hierdie metode bestee word, aan ander metodes, veral observasie, bestee sou word, kan dieselfde resultate moontlik met groter betroubaarheid verkry word.⁹⁴

5.4 Variasie in die epidermiskenmerke

Nog 'n belangrike faktor wat in aanmerking geneem moet word by die bepaling van 'n herbivore se dieet deur epidermiskenmerke, is die konstantheid van die epidermiskenmerke vir 'n spesifieke grasspesie. Verskeie outeurs in suidelike Afrika het reeds bydraes gelewer deurdat die epidermiskenmerke van baie grassoorte beskryf is, en deurdat sleutels op grond van epidermiskenmerke opgestel is.^{26, 27, 30, 32, 33, 101, 102, 103} In die meeste literatuur wat geraadpleeg is, word slegs die epidermiskenmerke van die blaarlamina en veral die abaksiale epidermis beklemtoon.^{36, 70, 101, 103} Verskeie outeurs het verskillende dele van die plant in verwysingspreparate gebruik, byvoorbeeld die abaksiale epidermis van slegs die middelste gedeelte van die blaarlamina;³¹ die abaksiale epidermis van die apikale gedeelte van die blaarlamina van blare ongeveer in die middel van die halm;³³ sowel die abaksiale as die adaksiale epidermisse van die blaarlamina asook van die stingel-epidermis;⁴⁴ sowel blaarlaminas as stingels;¹⁰⁴ en epidermisse van blaarlaminas, stingels, dele van die bloeiwyse en sade.¹⁰⁰ Die omgewing waarin die plant groei, die ouderdom van die plant en die verskillende dele van 'n plant is faktore wat waarskynlik die grootste invloed op die variasie van die epidermiskenmerke van 'n enkele grasspesie het.

5.4.1 Omgewingsfaktore

Verskeie outeurs dui aan dat daar nie slegs epidermisverskille tussen afsonderlike grasspesies (interspesifieke verskille) voorkom nie, maar dat epidermiskenmerke wat aansienlik binne 'n gegewe grasspesie kan verskil (intraspesifieke verskille), ook voorkom. 'n Mening wat algemeen gehandhaaf word, is dat daar intraspesifieke epidermisverskille by plant-spesies bestaan wat met veranderings in die omgewing gepaard gaan. So is strukturele verskille in die epidermis van plante wat op verskillende hoogtes

teen 'n berg voorgekom het, waargeneem.¹⁰⁵ Verskeie outeurs het bevind dat die mate van karteling van die selwande van die langselle van grasepidermisse baie nou saamhang met die omgewing waarin die plant groei.^{24, 106, 107, 108}

5.4.2 Ouderdom

Sommige navorsers het gevind dat die epidermiskenmerke van grasse met ouderdom varieer.^{44, 109, 110} By sommige grasspesies is daar gevind dat verskillende individue nie altyd dieselfde fitolietpatroon vertoon nie.¹¹¹ Dit kan toegeskryf word aan faktore soos die ouderdom van die plant, die silika-inhoud en die pH van die grond waarin die plant groei.

5.4.3 Verskillende dele van 'n enkele plant

Daar bestaan nie slegs epidermisverskille tussen die verskillende individue van 'n spesifieke grasspesie nie, maar die epidermiskenmerke van verskillende dele van 'n enkele plant kan ook van mekaar verskil.

Verskille bestaan tussen die epidermiskenmerke van blaarlaminas en blaarskedes¹⁰⁹ weens die verskillende funksies van elk.¹¹³ Die blaarskede is oor die algemeen ryker aan silikaliggaampies as die blaarlamina en die abaksiale epidermis besit gewoonlik ook meer silikaliggaampies as die adaksiale epidermis.¹¹¹ Verskille bestaan ook tussen die ab- en adaksiale epidermisse van blaarlaminas,³⁰ asook tussen die epidermisse van laminas van blare wat by die basis en naby die bloeiwyse gedra word.^{114, 115}

Die anatomiese struktuur van die individuele blare van een stingel van 'n plant is 'n funksie van hulle afstand vanaf die wortelstelsel.¹¹⁶ Dit staan bekend as 'die wet van Zalenski'. Die boonste blare is meer xeromorfies as die onderste blare as gevolg van 'n verlaagde watertoevoer. Onafhanklike studies het Zalenski se wet bevestig,^{117, 118, 119, 120} maar dit is nie noodwendig op alle grasse van toepassing nie.¹²¹

In 'n uitgebreide studie van die epidermis van grasse is daar gevind dat 'n kwalitatiewe variasie in die epidermis van 'n enkele plant bestaan. Hierdie variasie kan toegeskryf word aan (i) 'n algemene sisteem van differensiasie in verskillende gedeeltes of organe van die plant, of (ii) 'n lokale modifikasie wat gekoppel is aan die aard van die onderliggende weefsel.

Die basale gedeeltes van die grasplant stel maksimum ontogenetiese ontwikkeling voor en is relatief eenvormig wat epidermiskenmerke betref, terwyl daar meer variasie nader aan die bloeiwyse voorkom.¹⁰⁷

Daar is egter ook navorsers wat van mening is dat die intraspesifieke verskille wat by grasspesies bestaan, van weinig belang is. Alhoewel die uitwendige groeiwyse van sommige grassoorte baie verskil by verskillende toestande, bly hulle anatomie relatief konstant.¹¹² Die modifikasie van die epidermisstruktuur is, as gevolg van eksterne toestande, slegs kwantitatief van aard en beïnvloed nie die kwalitatiewe kenmerke nie.^{24, 107} Selfs spesies met 'n wye verspreiding vertoon 'n hoë graad van konstantheid wat die epidermiskenmerke betref.³¹

5.5 Die kutikula

Alvorens die tegniek van herbivoorvoedingstudies op grond van epidermiskenmerke toegepas kan word, is dit noodsaaklik om die vorming en verspreiding van die kutikula in plante noukeurig na te gaan. Daar is geen kutien (waaruit die kutikula bestaan) in die knopstadium van stingels en blare aanwesig nie. Kutien word later, wanneer die plant groei, gevorm. Die kutienlaag verdik stadig tydens differensiasie.¹²² Tydens 'n ondersoek na die struktuur, verspreiding en funksie van die kutikula is daar gevind dat lipiede tydens differensiasie uit die protoplasma tot teen die wande migreer, waar dit tot kutikulavorming bydra. Die beweegbaarheid van lipiede in die selwande word deur eksterne toestande beïnvloed, wat weer die dikte van die ontwikkelende kutikula kan beïnvloed. Die dikte en duursaamheid van die kutikula word deur lig en humiditeit beïnvloed weens die invloed daarvan op die oksidasie en kondensasie van vetsure – albei prosesse wat by die vorming van die kutikula betrokke is.¹²³

Die kutikula van verskillende plantorgane bestaan uit 'n primêre kutikula wat gevorm word deur die oksidasie van lipiede op blootgestelde selwande, en uit verskeie sekondêre wasneerleggings. Daar is aangetoon dat sonlig die weerstand van hierdie geoksideerde oliefilm (kutikula) teen vertering verhoog.¹²⁴ Blare wat in skerp sonlig groei, besit 'n dikker kutikula as dié wat in die skadu groei.¹²⁵ Verder is daar gevind dat die embrioniese blare van mielieplantjies by 20°C geen ontwikkeling van 'n kutikula toon voordat dit deur die koleoptiel breek nie, terwyl by 30°C kutikulavorming reeds by die blare binne die koleoptiel plaasgevind het. Sowel lipiedproduksie deur die selle as oksidasie van die kutikula vind teen 'n hoër tempo by hoër temperature plaas.¹²⁴

Tydens hierdie ondersoek is die epidermis van drie grassoorte, naamlik *Themeda triandra* Forsk., *Eragrostis capensis* (Thunb.) Trin. en *Brachiaria serrata* (Thunb.) Stapf, bestudeer. Materiaal van al drie spesies op verskillende lokaliteite (44, 30 en 25) vir onderskeidelik *T. triandra*, *E. capensis* en *B. serrata* versamel. Die epidermis van die blare (jonk en oud), die blaarskede, die stingel, die lemma en die palea is met behulp van konvensionele metodes bestudeer.

Die doel van die ondersoek was:

- om die mate van variasie in epidermiskenmerke by elkeen van die soorte te bepaal; en
- om vas te stel of die drie grassoorte – ongeag van watter onderdeel van die plant gebruik word – op grond van epidermiskenmerke van mekaar onderskei kan word.

Dit is buite die bestek van hierdie verslag om 'n volledige beskrywing van elkeen van die grassoorte se epidermis te voorsien en gevolglik sal die klem hoofsaaklik val op daardie aspekte wat van belang mag wees as epidermiskenmerke gebruik word om die onderskeie grassoorte te identifiseer.

6. RESULTATE

6.1 Abaksiale epidermis van die lamina

By *T. triandra* en *B. serrata* kom daar min variasie

tussen die verskillende monsters, tussen verskillende blare op dieselfde plant en tussen verskillende posisies op dieselfde blaar voor. Die variasie wat wel voorkom, het hoofsaaklik betrekking op die mate van harigheid en die afmetings en vorm van die lang-selle.

By *E. capensis* is daar egter gevind dat variasie in die lengte van die selle van die mikrohare voorkom – 'n kenmerk wat dikwels vir identifisering gebruik word. In sommige monsters is die basale sel meer as twee keer so lank as die distale sel, terwyl die twee selle in ander monsters min of meer ewe lank is. Die drie grassoorte kan sonder veel moeite van mekaar onderskei word op grond van die kenmerke van die abaksiale epidermis van die lamina.

6.2 Adaksiale epidermis van die lamina

Sekere epidermale aanhangsels ontbreek in sommige monsters van *B. serrata*, terwyl dit in ander monsters voorkom. By die ander twee soorte kom daar bykans geen variasie in die monsters wat ondersoek is, voor nie.

Die adaksiale en abaksiale epidermis van die lamina in die geval van *B. serrata* en *E. capensis* stem in groot mate met mekaar ooreen, en dieselfde kenmerke kan gebruik word om elke soort op grond van die adaksiale en abaksiale epidermis te identifiseer. In die geval van *T. triandra* word daar egter opvallende verskille tussen die abaksiale en adaksiale epidermis aangetref. Hierdie verskille word aangetref by kenmerke wat dikwels in die verlede gebruik is om *T. triandra* van ander soorte te onderskei. Dit blyk dus dat verskillende kenmerke gebruik moet word om die adaksiale en abaksiale epidermis van *T. triandra* te identifiseer.

Dit is egter moontlik om die ondersoekte drie grassoorte van mekaar te onderskei op grond van die adaksiale epidermale kenmerke van die blaarlamina.

6.3 Abaksiale epidermis van die blaarskede

By *B. serrata* en *T. triandra* verskil die abaksiale epidermis van die blaarskede van dié van die lamina. Ten spyte van hierdie verskille kan albei soorte nogtans herken word op grond van sekere diagnostiese kenmerke wat in die epidermis van die lamina en blaarskede aangetref word. Die abaksiale epidermis van die lamina en skede by *E. capensis* stem egter in groot mate met mekaar ooreen.

6.4 Adaksiale epidermis van die blaarskede

By geeneen van die ondersoekte spesies kon enigeen van die diagnostiese kenmerke wat in die laminas (adaksiaal en abaksiaal) en die blaarskede (abaksiaal) aanwesig is, in die adaksiale epidermis van die blaarskede waargeneem word nie. Die adaksiale epidermis van die blaarskede besit dus geen kenmerke waarvolgens enigeen van die ondersoekte soorte geïdentifiseer kan word nie.

6.5 Stinglepidermis

By elkeen van die ondersoekte soorte verskil die stinglepidermis in baie opsigte van dié van die

lamina en die blaarskede. Soos in die geval van die adaksiale epidermis van die skede, kon geeneen van die diagnostiese kenmerke waargeneem word nie. Dit is wel moontlik om die drie ondersoekte soorte op grond van die stingelepidermis van mekaar te onderskei, maar die kenmerke wat gebruik word, verskil van dié wat op die lamina van toepassing is.

6.6 Epidermis van die onderdeel van die blompakkie

By al drie die ondersoekte spesies stem die epidermis van die verskillende onderdele van die blompakkie in groot mate ooreen. In die geval van *T. triandra* kom daar ook gemeenskaplike kenmerke by die epidermis van die lamina en dié van die blompakkie-onderdele voor. Dit sal moontlik wees om die epidermis van die blompakkie-onderdele op grond van dieselfde kenmerke te identifiseer as dié wat op die lamina van toepassing is. In die geval van *B. serrata* en *E. capensis* verskil die morfologie van die epidermis van die blompakkie-onderdele in so 'n mate van dié van die lamina, dat dieselfde kenmerke nie vir identifisering gebruik kan word nie. Dit is egter moontlik om die ondersoekte drie spesies wel op grond van die epidermis van die blompakkie-onderdele van mekaar te onderskei.

In die lig van die resultate wat tydens hierdie ondersoek verkry is en teen die agtergrond van metodes wat by die identifisering van epidermismateriaal in die verlede toegepas is en tans nog toegepas word, kan die volgende kommentaar en aanbevelings gemaak word:

- a) Die epidermiskeenmerke van 'n plantsoort is nie noodwendig dieselfde in dieselfde plant of in verskillende plante nie. Die gebruik van sleutels wat in die verlede slegs op die abaksiale epidermis van 'n gedeelte van die blaarlamina se kenmerke gebaseer is, is baie beperk en kan selfs tot foutiewelike identifikasie lei.
- b) Die abaksiale en adaksiale epidermis besit in sommige gevalle dieselfde diagnostiese kenmerke, maar by ander grassoorte bestaan daar wel verskille. Dit is dus 'n voorvereiste dat albei die epidermisse ondersoek moet word.
- c) In die geval van die epidermis van blaarskedes blyk dit dat by sommige spesies dieselfde diagnostiese kenmerke van die lamina ook op die blaarskedes van toepassing is, maar dat dit by ander spesies nie die geval is nie. Voorsiening sal in die identifiseringsprosedures vir sulke gevalle gemaak moet word.
- d) Geen diagnostiese kenmerke word in die adaksiale epidermis van die blaarskede en stingelepidermis aangetref nie, en dit kan gevolglik nie vir identifiseringsdoeleindes gebruik word nie.
- e) Die bou van die epidermis van die onderdeel van die blompakkie kan ooreenstem of verskil van dié van die blaarlamina en skede. Oor die algemeen kan daar aanvaar word dat minder diagnostiese kenmerke in die onderdeel van die blompakkie aangetref word.
- f) Die kenmerke van die abaksiale en adaksiale epidermis van die blaarlamina en die abaksiale

epidermis van die blaarskede is taksonomies belangrik. 'n Deeglike ondersoek van die bogenoemde drie epidermisse sal alle diagnostiese kenmerke bevat wat gebruik kan word om tussen spesies te onderskei. Indien spesies nie op grond van hierdie kenmerke onderskei kan word nie, is dit hoogs onwaarskynlik dat enige ander diagnostiese kenmerke in die ander dele gevind sal word.

Ontvang 24 Febr. 1986; aanvaar 10 Maart 1986.

7. LITERATUURVERWYSINGS

1. Barnes, D.L. (1976). A review of plant-based methods of estimating food consumption, percentage utilization, species preferences and feeding patterns of grazing and browsing animals, *Proc. Grassld. Soc. sth. Afr.*, 11, 65-71.
2. Scotcher, J.S.B. (1979). A review of faecal analysis techniques for determining the diet of wild grazing herbivores, *Proc. Grassld. Soc. sth. Afr.*, 14, 131-136.
3. Sinclair, A.R.E. (1974). The natural regulation of buffalo population in East Africa. IV. The food supply as a regulating factor, and competition, *E. Afr. Wildl. J.*, 12, 291-311.
4. Sinclair, A.R.E. (1975). The resource limitation of trophic levels in tropical grassland ecosystems, *J. Anim. Ecol.*, 44, 497-520.
5. Melton, D.A. (1978). *Ecology of the waterbuck Kobus ellipsiprymnus (Ogilby, 1833) in the Umfolozi Game Reserve*. D.Sc. dissertation, Univ. Pretoria.
6. Mentis, M.T. (1978). Population limitation in grey rhebuck and oribi in the Natal Drakensberg, *Lammergeyer*, 26, 19-28.
7. Stoddard, L.A. (1952). Problems in estimating grazing capacity of ranges, *Proc. 6th Internat. Grassld. Congr.*, 1367-1373.
8. Rawes, M. & Welch, D. (1964). Studies on sheep grazing in the Northern Pennines, *J. Br. Grassld. Soc.*, 19, 403-411.
9. Chacon, E., Stobbs, T.H. & Sandland, R.L. (1976). Estimation of herbage consumption by grazing cattle using measurements of eating behaviour, *J. Br. Grassld. Soc.*, 31, 81-87.
10. Reid, J.T. & Kennedy, W.K. (1956). Measurement of forage intake by grazing animals, *Proc. 7th Internat. Grassld. Congr.*, 116-122.
11. Elliott, R.C. & Fokkema, K. (1960). Forage consumption of grazing animals, *Rhodesia agric. J.*, 57, 446-450.
12. Lambourne, L.J. & Reardon, T.F. (1962). Use of seasonal regression in measuring feed intake of grazing animals, *Nature*, 196, 961-962.
13. Minson, D.J. & Milford, R. (1967). *In vitro* and faecal nitrogen techniques for predicting the voluntary intake of *Chloris gayana* *J. Br. Grassld. Soc.*, 22, 170-175.
14. Marsh, R. (1975). A comparison between spring and autumn pasture for beef cattle at equal grazing pressures, *J. Br. Grassld. Soc.*, 30, 165-170.
15. Thomas, S. & Campling, R.C. (1976). Relationship between digestibility and faecal nitrogen in sheep and cows offered herbage *ad libitum*, *J. Br. Grassld. Soc.*, 31, 69-72.
16. Stapledon, R.G. & Jones, M.G. (1927). The sheep as a grazing animal and as an instrument for estimating the productivity of pastures, *Bull. Welsh Pl. Breed. Sta.*, Ser. H., 5, 42-53.
17. Fenton, E.W. (1937). The influence of sheep on the vegetation of hill grazings in Scotland, *J. Ecol.*, 25, 424-430.
18. Lamprey, H.F. (1963). Ecological separation of the large mammal species in the Tarangire Game Reserve, Tanganyika, *E. Afr. Wildl. J.*, 1, 68-92.
19. Norris, J.J. (1943). Botanical analyses of stomach contents as a method of determining forage consumption of range sheep, *Ecology*, 24, 244-251.
20. Baumgartner, L.L. & Martin, A.C. (1939). Plant histology as an aid in squirrel food habits studies, *J. Wildl. Mgmt.*, 3, 266-268.
21. Dusi, J.L. (1949). Methods for the determinations of food habits by plant microtechnique and histology and their application to cottontail rabbit food habits, *J. Wildl. Mgmt.*, 13, 295-298.
22. Goossens, A.P. & Theron, J.J. (1934). An anatomical study of *Themeda triandra* Forsk., *S. Afr. J. Sci.*, 31, 254-278.

23. Goossens, A.P. (1938). A study of the South African species of *Sporobolus* with special reference to leaf anatomy. *Trans. R. Soc. S. Afr.*, 26, 173-223.
24. Metcalfe, C.R. (1960). *Anatomy of the Monocotyledons. I. Gramineae*. (Clarendon Press, Oxford).
25. De Winter, B. (1965). The South African Stipeae and Aristideae (Gramineae), *Bothalia*, 8, 201-404.
26. Stewart, D.R.M. (1965a). The epidermal characters of grasses, with special reference to East African plains species, Part 1. *Bot. Jb.*, 84, 63-116.
27. Stewart, D.R.M. (1965b). The epidermal characters of grasses, with special reference to East African plains species, Part 2. *Bot. Jb.*, 84, 117-173.
28. Theron, E.P. (1966). *A study of certain chemical and physical properties of 10 indigenous grasses and their relationship to animal preferences*, M.Sc. thesis, Univ. Natal.
29. McAllister, H.J. (1967). *A quantitative faecal analytical investigation of grazing preferences in Impala (Aepyceros m. melampus Licht.)*, M.Sc. thesis, Univ. Natal.
30. Kok, P.D.F. (1968). *'n Anatomies-taksonomiese studie van die blaarepidermis van 'n aantal grassoorte van die Van Riebeecknatuurreservaat*, M.Sc.-verhandeling, Univ. Pretoria.
31. Liversidge, R. (1970). Identification of grazed grasses using epidermal characters. *Proc. Grassld. Soc. Sth. Afr.*, 5, 153-165.
32. Kok, P.D.F. & Van der Schijff, H.P. (1973). A key based on epidermal characteristics for the identification of certain highveld grasses, *Koedoe*, 16, 27-43.
33. Scotcher, J.S.B. (1977). A key based on leaf epidermal characters of some grasses and sedges from Ndumu Game Reserve. *Lammergeyer*, 23, 28-35.
34. Ellis, R.P. (1981). *Relevance of comparative leaf blade anatomy in taxonomic and functional research on the South African Poaceae*, D.Sc. dissertation, Univ. Pretoria.
35. Martin, D.J. (1964). Analysis in sheep using plant epidermal fragments and faeces samples, In *Grazing in terrestrial and marine environments*, Crisp, J.D. ed. (Blackwell, Oxford).
36. Stewart, D.R.M. (1967). Analysis of plant epidermis in faeces: a technique for ascertaining the diet of herbivorous animals, *J. appl. Ecol.*, 4, 83-111.
37. Martin, D.J. (1955). Features of plant cuticle: an aid to the analysis of the natural diet of grazing animals with special reference to Scottish hill sheep, *Trans. Bot. Soc. Edin.*, 36, 278-288.
38. Croker, B.H. (1959). A method of estimating the botanical consumption of the diet of sheep, *N.Z.J. Agric. Res.*, 2, 72-85.
39. Heady, H.F. & Torrell, D.T. (1959). Forage preference exhibited by sheep with oesophageal fistulas, *J. Range Mgmt.*, 12, 28-34.
40. Hercus, B.H. (1960). Plant cuticle as an aid to determining the diet of grazing animals, *Proc. 8th Internat. Grassld. Congr.*, 443-447.
41. Williams, O. (1962). A technique for studying microtine food habits, *J. Mammal.*, 43, 365-368.
42. Arriaga, M.O. (1981a). El uso de caracteres histofoliare en el estudio de habitos alimentarios de Acridiidae, I, *Physis*, Secc. C 39, 61-74.
43. Arriaga, M.O. (1981b). El uso de caracteres histofoliare en el estudio de habitos alimentarios de Acridiidae, II, *Physis*, Secc. C 40, 1-13.
44. Storr, G.M. (1961). Microscope analysis of faeces, a technique for ascertaining the diet of herbivorous mammals, *Aust. J. Biol. Sci.*, 14, 157-164.
45. Sparks, D.R. & Malechek, J.C. (1968). Estimating percentage dry weight in diets using a microscopic method, *J. Range Mgmt.*, 21, 264-265.
46. Hansen, R.M., Foppe, T.M., Gilbert, M.B., Clark, R.C. & Reynolds, H.W. (1978). *The microhistological analyses of faeces as an estimator of herbivore dietary*, Unpublished report. Range Sci. Dept., Colorado State Univ., Fort Collins, Colorado.
47. Hansen, R.M. & Lucich, G.C. (1978). *A field procedure and study design for faecal collections to be used to determine wildlife and livestock food habits*, Unpublished report. Range Sci. Dept., Colorado State Univ., Fort Collins, Colorado.
48. Free, J.C., Sims, P.L. & Hansen, R.M. (1969). Methods of estimating dryweight consumption in diets of steers, *J. Anim. Sci.*, 32, 1003-1007.
49. Hansen, R.M. & Martin, P.S. (1973). Ungulate diets in the lower Grand Canyon, *J. Range Mgmt.*, 26, 380-381.
50. Todd, J.W. & Hansen, R.M. (1973). Plant fragments in the faeces of big-horns as indicators of food habits, *J. Wildl. Mgmt.*, 37, 363-366.
51. Peden, D.G., Hansen, R.M., Rice, R.W. & Van Dyne, G.M. (1974a). A double sampling technique for estimating dietary composition, *J. Range Mgmt.*, 27, 323-325.
52. Peden, D.G., Van Dyne, G.M., Rice, R.W. & Hansen, R.M. (1974b). The trophic ecology of *Bison bison* L. on shortgrass plains, *J. appl. Ecol.*, 11, 489-498.
53. Hansen, R.M. (1975). Foods of the hoary marmot on Kenai Peninsula, Alaska, *Am. Midl. Nat.*, 94, 348-355.
54. Hansen, R.M. & Dearden, B.L. (1975). Winter foods of mule deer in Piceance Basin, Colorado, *J. Range Mgmt.*, 28, 298-300.
55. Hansen, R.M. (1976). Foods of free-roaming horses in the southern New Mexico, *J. Range Mgmt.*, 29, 347.
56. Hanse, R.M., Clark, R.C. & Lawhorn, W. (1977). Foods of wild horses, deer and cattle in the Douglas Mountain area, Colorado, *J. Range Mgmt.*, 30, 116-118.
57. Hansen, R.M. (1974). Dietary of the chuckwala *Sauromalus obesus* determined by dung analysis, *Herpetologica*, 30, 120-123.
58. Hansen, R.M., Johnson, M.K. & Van Deventer, T.R. (1976). Foods of the desert tortoise *Gopherus agassizii* in Arizona and Utah, *Herpetologica*, 32, 247-251.
59. Hansen, R.M., Peden, D.G. & Rice, R.W. (1973). Discerned fragments in faeces indicates diet overlap, *J. Range Mgmt.*, 26, 103-105.
60. Hansen, R.M. & Reid, L.D. (1975). Diet overlap of deer, elk and cattle in southern Colorado, *J. Range Mgmt.*, 28, 43-47.
61. Hansen, R.M. & Clark, R.C. (1977). Foods of elk and other ungulates at low elevations in northwestern Colorado, *J. Wildl. Mgmt.*, 41, 76-80.
62. Hansen, R.M. & Ueckert, D.N. (1970). Dietary similarity of primary consumers, *Ecology*, 51, 640-648.
63. Ward, A.L. & Keith, J.O. (1962). Feeding habits of pocket gophers in mountain grasslands, Black Mesa, Colorado, *Ecology*, 43, 744-749.
64. Anderson, A.E. Snyder, W.A. & Brown, G.W. (1965). Stomach content analyses related to condition in mule deer, Gnadalapa Mountains, New Mexico, *J. Wildl. Mgmt.*, 29, 352-256.
65. Van Dyne, G.M. & Heady, H.F. (1965). Botanical composition of sheep and cattle diets on mature annual range, *Hilgardia*, 36, 465-492.
66. Casebeer, R.L. & Koss, G. 1970. Food habits of Wildebeest, Zebra, Hartebeest and Cattle in Kenya Masailand, *E. Afr. Wildl.*, 8, 25-36.
67. Stewart, D.R.M. (1971). Food preferences of an Impala herd, *J. Wildl. Mgmt.*, 35, 86-93.
68. Hall, D.G. & Hamilton, B.A. (1975). Estimation of the botanical composition of oesophageal extrusa samples. 2. A comparison of manual separation and microscope point technique, *J. Br. Grassld. Soc.*, 30, 273-277.
69. Hamilton, B.A. & Hall, D.G. (1975). Estimation of the botanical composition of oesophageal extrusa samples. 1. A modified microscope point technique, *J. Br. Grassld. Soc.*, 30, 229-235.
70. Wilson, D.E. (1975). *Factors affecting roan and sable antelope populations on nature reserves in the Transvaal with particular reference to ecophysiological aspects*, M.Sc. thesis, Univ. Pretoria.
71. Rogerson, S.J., Stevens, E.J. & Hughes, J.G. (1976). An improved preparation technique for identification of plant cuticle in animal faeces, *N. Zeal. J. Bot.*, 14, 117-119.
72. Owaga, M.L.A. (1977). Comparison of analysis of stomach contents and faecal samples from Zebra, *E. Afr. Wildl. J.*, 15, 217-222.
73. Wilson, D.E., Hirst, S.M. & Ellis, R.P. (1977). Determination of feeding preferences in wild ruminants from trocar samples, *J. Wildl. Mgmt.*, 41, 70-77.
74. Hacker, J.B. & Minson, D.J. (1981). The digestibility of plant parts, *Herbage Abstr.*, 51, 459-482.
75. Tilley, J.M.A. & Terry, R.A. (1963). A two-stage technique for the *in vitro* digestion of forage crops, *J. Br. Grassld. Soc.*, 18, 104-111.
76. Pritchard, G.I., Folkins, L.P. & Pigden, W.J. (1963). The *in vitro* digestibility of whole grass and their parts at progressive stages of maturity, *Can. J. Pl. Sci.*, 43, 79-87.
77. Terry, R.A. & Tilley, J.M.A. (1964). The digestibility of the leaves and stems of perennial ryegrass, cocksfoot, timothy, tall fescue, lucerne and sainfoin, as measured by an *in vitro*

- procedure, *J. Br. Grassld. Soc.*, 19, 363-372.
78. Laredo, M.A. & Minson, D.J. (1975). The voluntary intake and digestibility by sheep of the leaf and stem fractions of *Lolium perenne*, *J. Br. Grassld. Soc.*, 30, 73-77.
 79. Minson, D.J., Raymond, W.F. & Harris, C.E. (1960a). Studies in the digestibility of herbage. VIII. The digestibility of S37 cocksfoot, S23 ryegrass and S24 ryegrass, *J. Br. Grassld. Soc.*, 15, 174-180.
 80. Dent, J.W. (1963). Application of the two-stage *in vitro* digestibility method to variety testing, *J. Br. Grassld. Soc.*, 18, 181-189.
 81. Minson, D.J., Harris, C.E., Raymond, W.F. & Milford, R. (1964). The digestibility and voluntary intake of S22 and H1 ryegrass, S170 tall fescue, S48 timothy, S215 meadow fescue and germinal cocksfoot, *J. Br. Grassld. Soc.*, 19, 298-305.
 82. Wilman, D., Koocheki, A., Lwoga, A.B. & Samaan, S.F. (1977). Digestion *in vitro* of Italian and perennial ryegrass, red clover, white clover and lucerne, *J. Br. Grassld. Soc.*, 32, 13-24.
 83. Minson, D.J., Raymond, W.F. & Harris, C.E. (1960b). The digestibility of grass species and varieties, *Proc. 8th Internat. Grassld. Congr.*, 470-474.
 84. Harkess, R.D. (1963). Studies in herbage digestibility, *J. Br. Grassld. Soc.*, 18, 62-68.
 85. Wilman, D. (1975). Nitrogen and Italian ryegrass. 1. Growth up to 14 weeks: dry-matter yield and digestibility, *J. Br. Grassld. Soc.*, 30, 141-147.
 86. Heard, C.A.H. (1980). Interrelationships between the factors influencing the intake and digestibility of forage by ruminants, *Proc. Grassld. Soc. Sth. Afr.*, 15, 123-128.
 87. Robles, A.Y., Belyea, R.L., Martz, F.A. & Weiss, M.F. (1980). Effect of particle size upon digestible cell wall and rate of *in vitro* digestion of alfalfa and orchard grass forages, *J. Anim. Sci.*, 51, 798-803.
 88. McLeod, M.N. & Minson, D.J. (1969). Sources of variation in the *in vitro* digestibility of tropical grasses, *J. Br. Grassld. Soc.*, 24, 244-249.
 89. Talbot, L.M. (1962). Food preferences of some East African wild ungulates, *E. Afr. agric. For. J.*, 27, 131-138.
 90. Kiley, M. (1966). A preliminary investigation into the feeding habits of the waterbuck by faecal analysis. *E. Afr. Wildl. J.*, 1, 63-92.
 91. Van Dyne, G.M. (1968). Measuring quantity and quality of the diet of large herbivores. In *A practical guide to the study of the productivity of large herbivores*, Golley, F.B. & Buechner, H.K. eds. (Blackwells, Oxford).
 92. Liversidge, R. (1972). Grasses grazed by springbok and sheep. *Proc. Grassld. Soc. Sth. Afr.*, 7, 32-38.
 93. Leader-Williams, N., Scott, T.A. & Pratt, R.M. (1981). Forage selection by introduced reindeer on South Georgia, and its consequences for the flora, *J. appl. Ecol.*, 18, 83-106.
 94. Kok, P.D.F. & Van der Schijff, H.P. (1971). *The use of anatomical characteristics to identify food plants in the faeces of South African wild animals*, Res. Project Pt. 3 (v) Final Res. Rep.
 95. Dunnet, G.M.A., Harvie, A.E. & Smit, T.J. (1973). Estimating the proportions of various leaves in the diet of the opossum *Trichosomus vulpecula* Fen. by faecal analysis, *J. appl. Ecol.*, 10, 737-745.
 96. Ivins, J.D. (1960). Digestibility data and grassland evaluation. *Proc. 8th Internat. Grassld. Congr.*, 459-461.
 97. Heady, H.F. & Van Dyne, G.M. (1965). Prediction of weight composition from point samples on clipped herbage, *J. Range Mgmt.*, 18, 144-148.
 98. Theurer, C.B. 1970. Determination of botanical and chemical composition of the grazing animal's diet, *Proc. Natl. Conf. For. Qual. Eval. Util.*, J-1 - J-17.
 99. Voth, E.H. & Black, H.C. (1973). A histological technique for determining feeding habits of small herbivores, *J. Wildl. Mgmt.*, 37, 223-231.
 100. Dearden, B.L., Pegau, R.E. & Hansen, R.M. (1975). Precision of microhistological estimates of ruminant food habits, *J. Wildl. Mgmt.*, 39, 402-407.
 101. Roos, J.H. (1974). *Anatomiese blaarkenmerke van sekere Suidoos-Transvaalse grasspesies*, M.Sc.(Agric.)-verhandeling, Univ. Pretoria.
 102. Barthlott, W. & Martens, B. (1979). Cuticular-Taxonomie der Gräser eines West-afrikanischen Savannengebietes unter dem Aspekt der Futterpräferenz-Analyse wildlebende Großsäuger, *Tropische und subtropische Pflanzenwelt*, 30, 687-793.
 103. Lensing, J.E. (1980). Leaf blade epidermal anatomy of 39 monocotyledon species from southern South West Africa, *Madoqua*, 12, 71-122.
 104. Lorimer, M.S. (1978). Forage selection studies. 1. The botanical composition of forage selected by sheep grazing *Astrebula* species pasture in North West Queensland, *Trop. Grassld.*, 12, 97-108.
 105. Bonnier, G. (1875). Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes, *Rev. Gén. Bot.*, 332.
 106. Linsbauer, K. (1930). Die epidermis, In *Handbuch der Pflanzenanatomie*, Linsbauer, K. ed. Bd. 4, Lfg. 27.
 107. Prat, H. (1932). L'Épiderme des Gramenées. Étude anatomique et systématique, *Am. Sci. Nat. Bot.*, Ser. 10. 14, 117-324.
 108. Watson, R.W. (1942). The effect of cuticular hardening on the form of epidermal cells, *New Phytol.*, 41, 223-229.
 109. Davies, I. (1959). The use of epidermal characteristics for the identification of grasses in the leafy stage, *J. Br. Grassld. Soc.*, 14, 7-16.
 110. Brusven, M.A. & Mulkern, G.M. (1960). The use of epidermal characteristics for the identification of plants recovered in fragmentary condition from the crops of grasshoppers, *N. Dak. Agr. Exp. Sta. Res. Rep.*, 3, 1-11.
 111. Parry, D.W. & Smithson, F. (1964). Types of opaline silica depositions in the leaves of British grasses, *Ann. Bot.*, 28, 169-185.
 112. Wilkens, W.E. (1928). Anatomical studies of certain Gramineae, *Ann. Bot.*, 42, 305-316.
 113. Günzel, F. (1913). Blattanatomie Südwestafrikanischer Gräser, *Bot. Jb.*, 48, Beibl. 108, 1-55.
 114. Thomson, D.J. (1971). The voluntary intake of diploid (S22) and tetraploid (*Tetila tetrone*) Italian ryegrass, and white clover by sheep, *J. Br. Grassld. Soc.*, 26, 149-155.
 115. Steyn, T.J. (1942). *Die genus Elyonurus in Suid-Afrika met spesiale verwysing na anatomie*, M.Sc.-verhandeling, Univ. Pretoria.
 116. Zalenski, V. (1904). Materials for the study of the quantitative anatomy of different leaves of the same plant, *Mem. Polytech. Inst. Kiev.*, 4, 1-203.
 117. Yapp, R.H. (1912). *Spiraea ulmaria* and its bearing on the problem of xeromorphy in marsh plants, *Ann. Bot.*, 26, 815-870.
 118. Hueser, W. (1915). Untersuchungen über den anatomischen Bau des Weizenblattes je nach der Höhe seines Standortes am Halme und unter dem Einfluss ausserer Bedingungen, *KühnArchiv*, 6, 391.
 119. Rippel, A. (1919). Der Einfluss der Bodentrockenheit auf den anatomischen Bau der Pflanzen, insbesondere von *Sinapsis alba*, ect., *Beih. bot. Zbl.*, 36, 187-260.
 120. Rübel, E. (1920). Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Wasserleitungsbaan und Transpirationsverhältnissen bei *Helianthus annuus*, *Beih. bot. Zbl.*, 37, 1-61.
 121. Baoud, H.S. & Brown, W.V. (1956). Histological studies on xeromorphism in grasses: the relation of leaf position to structure, *Phytomorphology*, 6, 185-195.
 122. Harris, T.M. (1956). The fossil plant cuticle. *Endeavour* 15, 210-214.
 123. Lee, B. & Priestley, J.H. (1924). The plant cuticle. 1. Its structure, distribution and function, *Ann. Bot.*, 38, 525-545.
 124. Schieferstein, R.H. & Loomis, W.E. (1959). Development of the cuticular layers in angiosperm leaves, *Am. J. Bot.*, 46, 625-635.
 125. Skoss, J.D. (1955). Structure and composition of plant cuticle in relation to environmental factors of permeability, *Bot. Gaz.*, 177, 55-72.