

スギにおける胚の形成と球果の成長

横 山 敏 孝⁽¹⁾Toshitaka YOKOYAMA: Embryogenesis and Cone Growth
in *Cryptomeria japonica*

要 旨：スギの雌花が受粉してから胚が形態的に完成するまでの胚珠，配偶体および胚などの發育経過，また，これらの發育と球果の成長との時間的な関係について調べた。これらの組織学的・細胞学的な観察結果に，花芽の形成から胚が発芽力を現わすまでについての既報の知見を加えて，スギの胚が形成される過程を記述した。また，タネが成熟した時期の球果の大きさ，球果の大きさと球果あたりの胚を有するタネの数との関係についても調査した。

I はじめに

林木育種事業の進展に伴って，日本の代表的な造林樹種の一つであるスギの採種園が各地に設置され，タネの生産が進められている。人為的に管理された条件のもとでタネの生産を図る場合には，有性生殖についての理解を深めることが必要になる。また，育種や遺伝の実験を行なううえで，基礎的な手段となる各種の交配を支障なく進めるためにも，開花，受粉，タネの形成などに関する知識が要求される。スギにおけるこれらについての情報は，近年急速に蓄積されてきているけれども，まだ不明な点が多く残されている。

ここでは，スギの雌花が受粉してから胚が形態的に完成するまでの期間にわたって，胚珠，雌雄両配偶体および胚などの發育の時間的な経過を中心に組織学的，細胞学的観察を行なった。これらの観察結果に，花芽の形成からタネが発芽力を現わす時期までについての若干のレビューを加えて，スギの胚が形成される過程を記述する。

夏から秋にかけて形成され，冬を越して早春に開花した雌花は受粉後しばらくすると急速な成長を始め，6月上旬になると球果の成長速度は鈍ってくる。球果のこのような成長経過と，胚珠の中での花粉粒の発芽，花粉管の伸長，受精，胚形成などの時間的な関係を明らかにすることもこの実験の目的である。また，成熟期の球果の大きさ，球果の大きさと球果あたりの充実したタネの数との関係についても調査した。

II 材料と方法

この実験は，林業試験場構内の苗畑において，1971年に行なった。観察に用いた材料は，ボカスギの1個体からサン木で増殖したクローン（15本）から採取した。実験を行なった時の樹高はおよそ1.5mであ

った。

花芽分化を促進するため、開花前年の7月にジベレリン水溶液(100 ppm)を葉面に散布した。開花期前(2月19日)に交配袋で雌花を隔離し、3月11日に10数個体の混合花粉(混合割合は不定)を用いて、人工的に受粉した。交配袋は4月5日に取り除いた。隔離しただけで受粉しなかった雌花(後に無受粉の球果と呼ぶ)では、3月17日ごろに珠孔液の分泌が最も盛んであり、3月24日まで分泌が見られた。

雌花(球果)を時期別に20個前後採取してその直径、生重量を測定し、組織学的・細胞学的観察を行なう材料についてはすぐに FAA 液で固定した。一部については、球果を乾燥器で乾燥させ、球果(タネを含む)の含水率を測定した。なお、この実験で測定した球果の重さは、採取直後の球果、風乾させた(4週間室内に放置した)球果とも、タネを含めた重さである。また、球果の大きさに大差が見られるようになった時期以降は、非常に小さな球果は採取しなかった。

固定した雌花(球果)はパラフィンに包埋して、10~20 μ の厚さの切片を作り、サフラニンとファーストグリーンで2重染色し、顕微鏡で観察した。成熟球果から採取したタネは軟X線を利用して観察し、形態的に正常な胚を有するタネを充実したタネとして判定した。

III 胚の形成過程

スギの花芽は夏のころから形成され始める。雌花では珠心と珠皮とが分化したのちに、雄花では減数分裂を経て成熟花粉が形成されたのちに、冬の成長休止期に入る。早春に発育を再開した雌花では、ほぼ受粉の時期に胚の母細胞の減数分裂が起こる。雌雄両配偶体が成熟して、6月初めに受精、8月になると胚が完成し、発芽力ができてくる。10月中旬を過ぎると、球果から成熟したタネが飛散し始める(Fig. 1)。

最初に、胚が形成される過程を時間的経過にしたがって受粉前、受粉、受粉後から受精前、受精と胚形成、タネの成熟の各段階に区分して述べる。

1. 受粉前

スギの雌花は、その年に伸長した小枝の先端に形成される。成長点が葉芽に比べて肥厚し、その頂部がやや丸味をおび、成長点下部の維管束が外側に張り出してズイ部の面積が広くなるなどの分化の顕微鏡的標徴は、7月下旬~8月上旬に認められる。10月下旬になると、珠皮と珠心とに分化した胚珠が観察される⁸⁾。開花前の雌花は苞鱗のまわりを多数の緑色の葉で囲まれてほぼ球形をしている(Plate 1-1)。

雄花はその年に伸長した小枝の先端近くの葉腋に1個ずつ形成され、数個~10数個が集団をつくる。6月下旬~7月上旬に分化を開始して、10月上旬に花粉母細胞の減数分裂の最盛期があり、10月下旬~11月下旬になると成熟花粉がつくられる。成熟花粉には生殖細胞と花粉管核がみられる⁸⁾。マツ科などと異なっており前葉体細胞は形成されない。雄花の形は小楕円状である。

雌花の苞鱗は長三角形で先端は鋭くとがり、その向軸側の基部に直立した数個の胚珠を着けている。種鱗は胚珠と苞鱗との間に位置し、受粉のころにはまだ胚珠よりも小さい(Plate 1-4, 5)。苞鱗は果軸に5列のラセン状に着いており、各ラセンには3~8個(平均5.2個)、1個の球果では17~38個(平均26個)の苞鱗があり、また、苞鱗あたりの胚珠数(種子数)は0~7個(平均3個)、1個の球果では63~117個(平均84個)の胚珠(種子)がある(37クローンについての調査)⁶⁾。

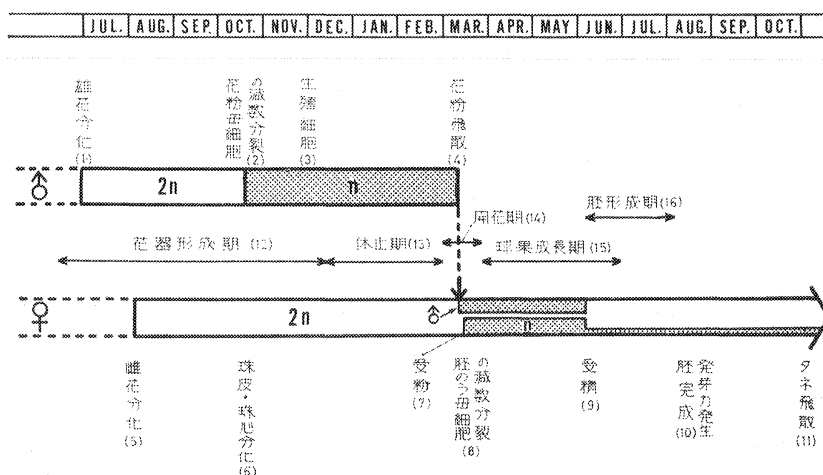


Fig. 1 スギにおける生殖過程の各段階とそのおよその時期

Reproductive cycle of *Cryptomeria japonica*.

- | | |
|--------------------------|---|
| 1) Male cone formation | 2) Meiosis of pollen mother cell |
| 3) Generative cell | 4) Pollen dispersal |
| 5) Female cone formation | 6) Differentiation of nucellus and integument |
| 7) Pollination | 8) Meiosis of megaspore mother cell |
| 9) Fertilization | 10) Maturation of embryo |
| 11) Seed dispersal | 12) Cone formation |
| 13) Period of rest | 14) Flowering |
| 15) Cone development | 16) Embryo development |

n : 胞子あるいは配偶体の存在する期間を示す。

n : Period of gametophytes (haploid-phase)

2. 受粉

冬を越した花芽は早春に開花を始める。開花の最盛期は、東京付近では3月上～中旬である。雌花の先端部の鱗片がまずゆるみ、徐々に外側に開いてきて、胚珠が見えてくる。やがて、珠孔から珠孔液（受粉液）が分泌して、胚珠の先端（珠孔口）で液滴状となっているのが観察される。すべての胚珠が露出して、珠孔液の分泌が最も盛んな時が満開であり、花粉受容性の最も高い時期である (Plate 1-2, 3)。この時期を過ぎると、珠孔液の分泌は見られなくなり、種鱗・苞鱗が急激に大きくなって胚珠はこれらの鱗片に隠されていく (Plate 2-4~7)。

雌花の満開の時期と同じころ、雄花から花粉が飛散する。花粉飛散期になると、雄花の軸が急速に伸長して鱗片の間が広がり、花粉のうが裂けて花粉粒を放出する。花粉の飛散した雄花は葉腋から落下する。1つの鱗片には3～5個の花粉のうを着けたものが多い⁷⁾。

珠孔液の分泌とその変化は、3つの面に分けて考えることができる。まず、雌花が開花を始めてある段階になると珠孔液が分泌される。この期間は比較的長く、17日間¹⁰⁾、9、27日間（分泌の最も盛んな期間）²⁰⁾、31～36日間（分泌の盛んな期間は約20日間）⁹⁾などの記録がある。分泌開始の時期やその期間は、気象条件の影響を受けて変動するらしい。

次に、分泌の盛んな期間内でも分泌の状況は一定ではなく、分泌している胚珠の割合や分泌液量は、外囲の条件によって変化する。吸水が盛んで蒸散の抑制される環境のなかでは、分泌が盛んであるようだ。おそらくこのことと関係して、日内の時刻による周期的な変化が観察されることがある。

さらに、胚珠先端の液滴状の珠孔液に風で運ばれてきた花粉粒が付着すると、この液滴が急速に珠孔内に引きこまれる現象がある。珠孔液のこの動きによって、花粉粒は珠孔内にとりこまれる。この変化は、珠孔液分泌における他の変化に比べると、著しく急激である。筆者の予備的な観察によると、花粉粒が付着すると早いものでは数秒で液滴の縮少が始まり、数分間で花粉粒の付着したほとんどの胚珠の液滴は、珠孔内に吸いこまれて消失する。花粉粒の付着を感じて珠孔液を吸いこむくみは、まだ解明されていない。

3. 受粉後から受精前

珠孔の閉鎖 雌花では、開花の後期になると珠孔内壁表面の細胞層（ほとんどの場合 1 層だけ）が内側に向かって伸長を始め、やがて珠孔が閉鎖される。受粉後 6 日め（3 月 17 日）あるいはそれより 1～2 日前から珠孔が閉鎖し始めており、受粉後 8 日め（3 月 19 日）には閉鎖が完了していた。珠孔の閉鎖は細胞の伸長によって起こるものであり、細胞数の増加によるものでないことは明白であった（Plate 2-1, 2, 3）。

珠孔の閉鎖は無受粉の球果でも起こるが、受粉した球果の胚珠の方が早く、完全に閉鎖する⁹⁾。この実験では、受粉後およそ 1 週間で珠孔の閉鎖完了が観察された。この時期は、後述するように、花粉粒の発芽が見られた時期にほぼ一致している。このことから考えると、胚珠に取り込まれた花粉粒は、発芽以前に胚珠に対して何らかの作用をしていることが想像される。

クロマツでは、珠孔内壁表面の細胞層ではなく、表層から 2～3 層めの細胞が伸長して珠孔を閉鎖する。また、珠孔管を構成している細胞層の全面ではなく、向かい合う 2 つの面（向軸側と背軸側）だけが伸長する²¹⁾。このように、珠孔の閉鎖様式は種によって違いが見られる。

雄性配偶体の発育 珠孔内に取り込まれた花粉粒は、おそらく、すぐに外膜を脱ぐ。花粉粒を水中に投入した場合には、1 時間後には、内膜が急激に花粉粒直径の 2 倍くらいにまで膨張して、外膜を破り始めるのを観察できる（Plate 3-4）。

SINGH *et al.* (1963) は Western Himalayas に生育しているスギを材料に観察して、花粉粒が 1 核の段階で飛散し受粉して外膜を脱いだあとで、造精子細胞（antheridial cell）と花粉管細胞（tube cell）とに分裂すると報告している。しかしながら、日本に生育しているスギでは、橋詰（1973. a）の観察のように、花粉粒の飛散前に生殖細胞と花粉管核とを有している場合の方が普通であると思われる。

受粉後 8 日め（3 月 19 日）には花粉粒が発芽し、直径のおよそ 1.4 倍に伸長していた。しかし、花粉管は珠心表面にそって伸長しており、珠心組織内には侵入していなかった（Plate 3-8, 9）。

受粉後 13 日め（3 月 24 日）になると、少数の雄性配偶体は、花粉管の先端を珠心内部（珠心面から 1～2 細胞の所まで）に侵入させていた。受粉しなかった雌花では、3 月 24 日まで珠孔液の分泌が観察されている。無受粉の雌花が珠孔液を分泌して、受粉の可能性を持つと推定される間は、受粉した雌花のなかの雄性配偶体は、珠心の表面にとどまっていたことになる。

LAWSON (1904) は、スギの花粉管はすぐに珠心に侵入すると述べている。しかし、筆者の観察した材料では、*Sequoia sempervirens*¹⁶⁾ のように珠心の表面上をその側面まで長く伸長することはないけれども、花粉管は珠心の表面上で横に伸びていた。

花粉が発芽するころから花粉管が珠心に侵入するころにかけて、珠心の珠孔に面した表面近くの細胞では原形質が消失してきた。このことは、花粉管が珠心の組織内へ入り込むことを容易にするように思われ

る。なお、花粉管が珠心の組織内へ伸び始めるころでは、原形質の消失した細胞でも細胞壁は原形を保っており、花粉管の侵入に先だつてつぶれてはいなかった。珠心の表面近くの細胞が全体的につぶれてくるのは、もっと後の段階である。マツで見られるような花粉室⁴⁾は形成されなかった。

胚珠の発育がある段階に達するまでは、珠心組織内への花粉管の侵入が妨げられている。このように考えると、胚珠の受粉可能な期間が比較的長いことから、早い時期に受粉した場合は珠心の表面上での伸長が見られ、受粉の時期が遅くなると花粉粒は発芽して、すぐに花粉管を珠心の組織内へ侵入させ得るという可能性が考えられる。

受粉後22日目(4月2日)になると、花粉管はすでに珠心組織内に侵入していた。しかしながら、花粉管は珠心の基部(雌性配偶体が形成される部分)に向かって直進するのではなく、珠心の長軸と直交する方向に伸び、屈曲しており、枝分かれしているものがあつた(Plate 4-1, 2, 3)。Lawson (1904) は、花粉管が枝分れしないで発育中の雌性配偶体に向かってまっすぐに伸びると報告しており、筆者の観察結果と異なる。また、Singh *et al.* (1963) は、花粉管の枝分れ(branching) がたまに起こると述べている。なお、花粉の検性を調べる発芽試験の場合に、先端の分岐した花粉管が散見される。しかしながら、今回の実験のなかで人工培地(寒天0.8%, 25°C 前後)上で発芽させた場合には、139時間たつと花粉粒直径のおよそ7倍に伸長した花粉管が見られたが、この間に枝分れは観察できなかった(Plate 3-5, 6)。

受粉後27日目(4月7日)には、胚のう細胞は核分裂を始めて遊離核(雌性配偶体)が形成されつゝあつた。雄性配偶体は珠心の上部、珠心長のほぼ1/3の部分に存在しており、この部分は珠心の基部に比較してやや大型の細胞から成っていた。時間の経過とともに、この部分が珠心で占める割合は相対的に小さくなり、また、雄性配偶体の通過にともなつて、細胞が崩壊して空洞が増加してきた(Plate 4-5~9)。雄性配偶体の存在する部分と発育中の雌性配偶体との間の珠心の一部に、細胞壁がきわだつてははっきり見える(おそらく細胞壁の厚い)細胞層(2~4層)が観察された。この細胞層は、雄性配偶体の珠心内部への侵入にとって物理的な障害になるように思われる。

受粉時には、花粉粒は生殖細胞と花粉管核とを有していたが、この時期の雄性配偶体は生殖細胞が分裂して中心細胞と柄細胞になり、花粉管核とともに3個の核が見られた(Plate 4-4)。最初に花粉管の先端が、続いて花粉管核が珠心組織内へ侵入し、少し遅れて生殖細胞が続く。生殖細胞は珠心組織に侵入する直前、あるいは直後に分裂した(受粉後20~27日ころ)。その後、花粉管核と柄細胞(核)はほぼ並んで雌性配偶体の方向へ移動し、それらのうしろから中心細胞が増大しながら進んでいった。中心細胞の核の直径は柄細胞の核の2~3倍になる(Plate 4-4, 5, 6-2, 3)。

受粉後70日目(5月20日)に、雄性配偶体の先端が細胞壁の厚いと思われる細胞層の一部を破壊して、珠心のさらに内部に侵入し始めている胚珠が観察された。その後は、雄性配偶体は雌性配偶体に向かって直進した(Plate 6-2, 3)。受粉後76日目(5月26日)になると、造卵器群が形成されており、そのすぐ近くに到達しているものがあつた。雄性配偶体が珠心を貫通するころには、中心細胞がその最前部に位置して球形になっていた(Plate 6-4, 5, 6)。1個の胚珠に複数の雄性配偶体が存在するときに、珠心を貫通して造卵器群のすぐ近くに達しているものと、造卵器群からやや離れた珠心の組織内にいるものが見られる場合もあつた。

中心細胞は、造卵器群のすぐ上の、雌性配偶体の一部が崩壊してできるくぼみに到着した後に、2個の同大の精細胞に分裂した(Plate 6-7, 8)。これらの精細胞は別々の造卵器に入り、1個の雄性配偶体で2

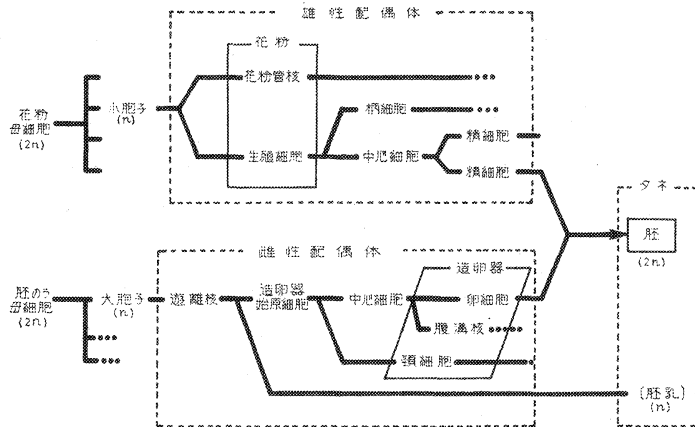


Fig. 2 スギにおける配偶体の發育
Stage in development of the male and female gametophytes
in *Cryptomeria japonica*.
() 内は核相 (n : 単相, 2n : 複相) を示す。

個の造卵器を受精させる可能性があると考えられている¹⁸⁾。スギ科、ヒノキ科では、一般に、1個の雄性配偶体から複数（多くは2個）の受精能力のある配偶子がつくられ、マツ科では1個の配偶子だけが受精能力を持つとされている²⁾。

雌性配偶体の發育 花粉母細胞の減数分裂は、開花前年の秋（10月中旬ころ）に起こるのに対して、雌花の胚のう母細胞は受粉の少し前に分化して開花期に減数分裂する¹⁷⁾。この実験における観察では、受粉時（3月11日）に胚のう母細胞は減数分裂の前期の状態であった。受粉後8日目（3月19日）になると、第1分裂中期の像および減数分裂によって形成された3個の大胞子が見られた。胚のう母細胞の減数分裂の期間は、3月上～中旬であったと推測される（Plate 1-7～9）。

LAWSON (1904) は、3～4個の胚のう母細胞（大胞子母細胞）があってそれぞれが4個の大胞子を形成し、そのうちの1個の大胞子だけが雌性配偶体に發育すると報告している。しかしながら、KURIHARA (1936), SINGH *et al.* (1963) はこれを否定して、胚のう母細胞は1個存在し、これが3個の大胞子をつくり、これらのうちの胚珠基部に最も近い（合点側の）1個の大胞子だけが胚のうとしての機能を持ち、雌性配偶体を形成していくと述べている。筆者の観察結果からは後者の記載を支持できる。ただ、SINGH *et al.* (1963) は、多数の胞子形成のもとになる細胞（sporogenous cells）ができて、この中の1個が増大して胚のう母細胞になるとしている。

その後、胚のう細胞（大胞子）は核分裂を開始し、それとともに周囲の細胞層（spongy tissue²⁰⁾, tapetum¹⁷⁾）が崩壊して液胞が形成された。多数の遊離核ができて液胞の周辺部に並び、やがて、これらの核間に仕切り（細胞壁）ができ（蜂窩状組織、第1次前葉体）、さらに核分裂を繰り返しながら、液胞の周辺部から中心部に向かって細胞が空間を埋めていった（Plate 5-2～6）。細胞が完全に液胞の空間を埋めてしまう前に、珠孔側の数個の細胞が造卵器始原細胞として分化してきた。これらの細胞は周囲の細胞に比べて大型となり、比較的密な細胞質で囲まれることから区別できる（Plate 5-7）。

造卵器始原細胞は頸細胞と中心細胞とに分裂し、後者はさらに分裂して卵核と腹溝核とになる。頸細胞

はその後分裂して4細胞となり、卵細胞とともに造卵器を構成する。腹溝核は退化し消失する (Fig. 2)。10数個 (9~13²⁴⁾, 8~15¹⁸⁾, 15~37²²⁾) の造卵器が共通の細胞層 (jacket cell²²⁾, 1~2層) で囲まれて1つの集団を形成し、雌性配偶体の珠孔に近い側に位置する。この実験では、受粉後76日め (5月26日) には造卵器が完成していた。減数分裂 (第1分裂中期) から9~10週間が経過した後であった (Plate 6-1)。

雌性配偶体は、胚のう母細胞の減数分裂によってつくられた大胞子の1個が発育したものであるから、卵核だけでなく造卵器を構成する頸細胞、套細胞層 (jacket cell) などのすべての細胞の核は単相 ($n=11$)¹⁴⁾である。雄性配偶体では、生殖細胞がつくられたのちこれが中心細胞と柄細胞に分裂するまでの間に、一時的な休止期がある。しかし、雌性配偶体の発育過程にはこのような休止期はない。また、胚が完成した時期の雌性配偶体では細胞壁が明りょうであり、一つの細胞に2個の核を持っている。その細胞は、胚に比較すると、大きく不整形であり、胚に見られるような整然とした並び方をしていない。

雌性配偶体形成の経過については、スギに全く特有であるという説 (LAWSON, 1904) と、マツ科などと同様な経過をとり、スギに特有な過程はないとする説 (KURIHARA, 1936) とがある。この実験では雌性配偶体形成の全過程をくわしく調べていないので、これらの説の当否は論じられない。しかし、観察した範囲内では、KURIHARA (1936) の説に近い結果が得られた。

胚珠の成長 胚珠は球果の成長に並行して大きくなる。受粉時の胚珠の基部の部分、すなわち胚のう (この中で雌性配偶体が発育する) の周辺部で、盛んに細胞分裂が起こって胚珠の大きさが増していった (Fig. 3) (Plate 1-5, 8-7)。

珠心中央部について、胚のう母細胞あるいは大胞子を囲むタペート組織 (tapetum¹⁷⁾, spongy tissue²²⁾) の上端から、珠心先端 (珠孔側) までの間の細胞数を数えると、受粉のころには10~15個であった (Plate 1-6)。珠心上部 (上から3~5細胞の部分) の細胞は、基部の細胞に比べて大きかった。この部分のほと

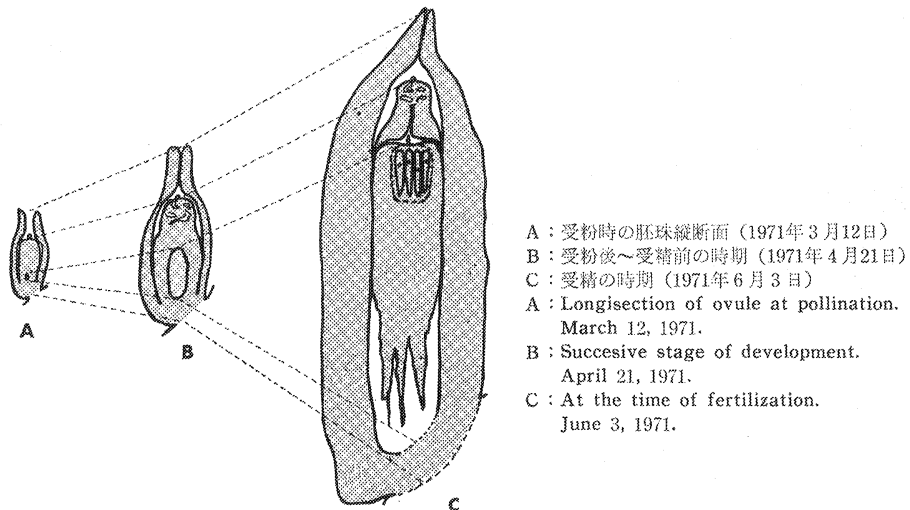


Fig. 3 受粉後の胚珠の成長

Development of ovule during the period between pollination and fertilization of *Cryptomeria japonica*.

んどの細胞は雄性配偶体の発育に伴って消失してしまった。この下側にある2~4層の細胞が、細胞壁が肥厚してきて雄性配偶体の通過に障害になると思われた部分である。これらの2つの部分はくびれて、これらの下の部分よりもやや細くなる。FERGUSON (1904) がマツ属 (*Pinus strobus* ほか) で観察している nucellar cap (nuc. 1) に相当するようだ (Plate 4-5~9)。これらのさらに下方の部分、なかでも胚のうに近いところでは細胞分裂が観察された。しかし、雌性配偶体よりも上の珠心部分については、受粉から受精のころまでの間に胚珠の長軸方向に増加する細胞の数はわずかであった。

胚珠の大きさが急激に増加する受粉後から受精前までの期間は、胚形成のための空間がつくられる過程だと見ることができる。

4. 受精と胚形成

受 精 造卵器の上方で形成された精細胞 (雄性配偶子) の1個が、頸細胞を破壊しながら1つの造卵器の中に入る。雄性配偶体の他の部分が造卵器内に入りこむことはない。なおマツ科の樹種では、一般に、2個の精細胞、柄細胞核、花粉管核などが造卵器中に入りこむ²⁾。

LAWSON (1904) によると、精細胞が卵核に向かって進んでいく途中で細胞質が消失し、核は大きさを増す。精核と卵核とが密着し、核膜が消失して内容物がまざりあう。精細胞の細胞質は、卵細胞の細胞質とともに融合した核の回りに集まって、デンプン粒を含む顆粒に富んだ細胞質の層 (さや) を形成する。

この実験では、受粉後83日め (6月2日) に精核と卵核の融合している造卵器が観察された。受粉から受精までおよそ12週間が経過していた。雄性配偶体は珠心の上半部で、すなわち珠心表面上で発芽し、細胞壁が厚いと思われる細胞層を突破するまでに、受粉から受精までに要する時間の大部分 (84%) を費や

していた (Plate 6-9, Fig. 4)。

前胚形成 スギの胚形成については DOGRA (1966) のすぐれた研究がある。

受精した卵核の最初の分裂は、精核と卵核とが融合した位置、すなわち造卵器の中央あるいは基部で起こる。遊離核の状態で分裂をくり返しながら下方に移動し、第3回目の分裂後に造卵器の基部で上、下層の2つのグループをつくり、隔膜が形成される。上側のグループは3~6細胞で平面状に並び、上方 (造卵器腔²⁴⁾の側) には細胞膜がつくられず開放されている。下方のグループは2~5細胞から成り、平面状には並ばない。

上側のグループはさらに分裂して開放細胞層 (upper tier²⁵⁾) と懸垂糸層 (suspensor tier²⁵⁾, prosuspensor¹⁾, 前懸垂糸層²⁴⁾) をつくる。下方のグループも細胞分裂を行ない胚原細胞群 (embryonal cells²⁵⁾, 胚源細胞層²⁴⁾) となるが、これらの細胞が同時に分裂するのではなく、分裂しない細胞もあり (懸垂糸の伸長中あるいはさらに後になって分裂する)、細胞数の

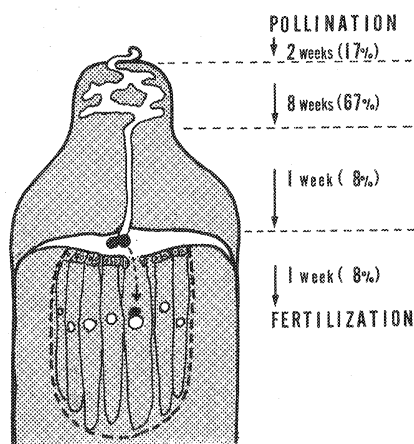


Fig. 4 受粉から受精までの間に雄性配偶体が発育する珠心内の場所とそこで要する時間

The time required for development of male gametophyte through portion of nucellus during the period between pollination and fertilization of *Cryptomeria japonica*.

() 内は受粉から受精までに要した12週間を100としたときの比率

Percentage in parenthesis shows the ratio to total period of 12 weeks.

変異が見られる。典型的な前胚はこれらの3層(16細胞)で構成される(Plate 7-2~4)。

後期胚形成 懸垂糸が伸長を始め、屈曲しながらかなり長く伸びる。この間に胚原細胞群の分裂によって、懸垂糸の先端に小さな球状の細胞塊(胚性細胞塊²⁴⁾)がつくられる。つづいて、細胞塊(embryonal mass²⁵⁾)の基部の細胞(embryonal tube²⁶⁾, 第二次懸垂糸)が伸長を始める。これらの細胞に伸長の差が生じて、その先端の細胞群(primary embryonal cells²⁷⁾)が互いに分離して分裂多胚の現象が起こる。分離したそれぞれの細胞群は、胚にまで発育する可能性を持っていると考えられる。しかし、これらのうちの1個だけが発育を続けて胚を完成し、他は消滅してしまう。胚の子葉は3枚(まれに2, 4, 5枚)である¹¹⁾(Plate 7-5, 7, 8, 8-4, 5, Fig. 5)。

この実験では、受精後8週間(受粉後20週間)たつと胚は形態的に完成していた。胚が完成した後は、タネの発芽に適した条件が与えられるまで、形態的に大きな変化はなく、発育は休止する(Plate 7-6, 9, 8-1~3, 6)。

BUCHHOLZ (1932), SINGH *et al.* (1963) は、懸垂糸が分離して分裂多胚を形成すると報告している。しかし、杉原(1947), DOGRA (1966) はこれを否定して、その後の段階(第2次懸垂糸の伸長過程)で分裂多胚が生ずると述べている。

発育が遅れ、後に消滅する胚性細胞塊もある程度まで細胞分裂を続け、あるものは大きくなる²⁸⁾。それゆえ、懸垂糸が伸長を始めてから一つの胚が他を圧倒するまでの間は、複雑な様相が見られる。多くの造卵器が受精した場合は、いっそう複雑になることが想像され、研究者によって後期胚形成について、細部の記載が異なる一因となっているように思われる。しかしながら、この実験では胚形成過程の記載に見られる細部についての相違点の解明を目的としていないので、詳細な調査は行っていない。

数個の花粉粒が1個の珠心に到達したとしても、最終的には1個の胚が形成される。このときに競争の

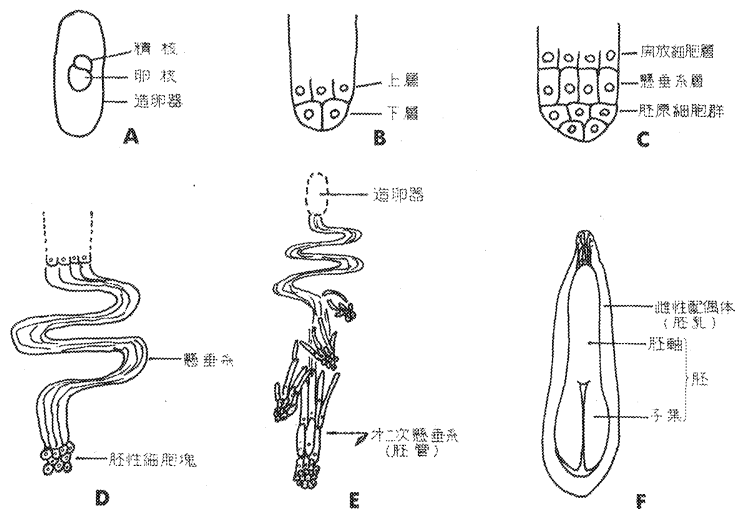


Fig. 5 胚形成の説明図
Embryo development of *Cryptomeria japonica*.

A: 受精(配偶子の合体)。 B: 造卵器の基部で隔膜が形成される。上層3~6細胞, 下層2~5細胞。
C: 前胚の完成, 16前後の細胞で構成される。 D: 懸垂糸の伸長。 E: 第二次懸垂糸の伸長と分裂多胚形成。よく発達した1個が胚を完成する。 F: 完成した胚。

行なわれる場合は、2か所に分けて考えることができる。一つは花粉粒が発芽し珠心を通り抜けていく時の雄性配偶体間での競争である。他の一つは、受精してから胚が形成されていく過程における競争である。この場合は、遺伝的な組合せの異なる前胚(胚)の間での競争となる。いま仮りに、1個の胚珠が5個の花粉粒を受粉し、雄性配偶体の発育に差がないとすると、10個の精細胞ができ、スギの通常の造卵器数から考えると、10個の卵細胞が受精する可能性がある。造卵器数が多いということは、競争の行なわれる主要な場が後期胚形成の段階であることを想像させる。

5. タネの成熟

球果の成熟 濃緑色をしていた球果は10月中旬ころから黄色味を帯び始め、11月上、中旬には球果からタネが飛散するようになる。7月下旬以降は、球果やタネの重さ(生重量)に大きな変化は見られない²⁵⁾。球果とタネの含水率は、受精以後タネの飛散が始まるまで減少を続ける。この間で含水率が急激に減少する時期はなく、徐々に低下していく。タネが飛散するころの含水率は、球果で50%内外、タネでは25%以下である²⁶⁾。

胚の形成に併行して種皮が固くなってくる。種皮は珠皮に由来する部分であり、珠心と胚のうの壁の変化したものが内種皮を形成している。造卵器がつくられ胚形成の場となった雌性配偶体の組織には、貯蔵物質が蓄積してきてタネの発芽の際に胚の栄養源としての役割を果たすことになる。この時期の雌性配偶体は胚乳、あるいは被子植物の場合と区別して前胚乳、一次胚乳などと呼ばれることがある。

発芽力の発生 球果から取り出した直後の生のタネが発芽し始めるのは8月上旬(8月3日²⁶⁾、5日²⁶⁾、13日²⁶⁾)である。その後、9月中旬~10月中旬ころまで発芽率は上昇していく(Fig. 6)。

飛岡ら(1965)の実験によると、球果から取り出したタネを乾燥させると発芽の見られ始める日が30~40日遅れる。また、球果のままで低温(5°C, 15°C)に貯蔵したり、取り出したタネを低温処理(5°C)したりすると未熟なタネの発芽が促進され、7月13日で13%、27日で67%のタネが発芽した。

この実験では、発芽力の現われる時期について調査していない。しかしながら、受精後40日で発芽力を示し始めるという郷(1955)の推定や、8月上旬には発芽するという報告を考慮すると、胚が形態的に完

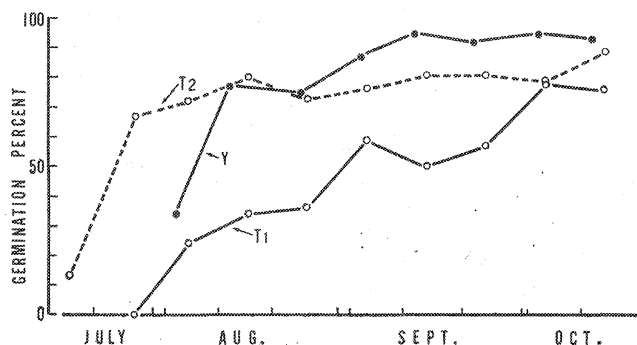


Fig. 6 時期別に採取したタネの発芽率
Germination percent of fresh seeds (Y₁, T₁) and seeds prechilled at 5°C for 8 weeks (T₂) of *Cryptomeria japonica*.

柳沢(1965, Yで示した)および飛岡ら(1972, T₁, T₂で示した)のデータの一部を用いて作成した。

Y, T₁ は球果からとりだした直後のタネの発芽率, T₂ は低温処理(5°C, 8週間)を加えたタネの発芽率。

T₁, T₂: Data from TOBIOKA *et al.* (1972), Y₁: Data from YANAGISAWA (1965).

成していた7月末の一部のタネでは、発芽力を有していたと推察される。

IV 球果の成長

1. 球果の成長と配偶体の発育

受粉した球果 球果は開花期の終わりのころ(3月下旬)から急速に大きさを増し始める。その後およそ10週間はおうせいな成長を続け、6月初めになると成長率が減少する (Fig. 7, 8)。

球果の成長率が急速に増加し始める時期は、受粉後2週間を経過するころ(3月下旬)であった。このころの胚珠内部では、花粉粒が発芽してほぼ1週間になり、花粉管(雄性配偶体)が珠心組織内に侵入を開始したところであった。やがて、生殖細胞が分裂して中心細胞と柄細胞が形成されていく。また、胚のうちでは遊離核の分裂(雌性配偶体の発育)が開始したばかりの状態であった。

球果の急激な増大とともに、胚珠はその大きさを増した (Fig. 3)。この期間に胚珠(胚のう)内部では雌性配偶体が盛んに発育して、造卵器が形成されていった。一方、雄性配偶体は珠心の上部にとどまっていた (Fig. 4)。

球果の成長率が減少して生重量、直径の増加が鈍ってきた6月初め(6月2日、受粉12週間後)に受精が観察された。つづいて胚が形成されていき、7月末(受粉20週間後、受精8週間後)になると胚は形態的に完成していた。この間では球果の形、大きさ、色などについて目だった変化は見られなかった。球果の含水率は受精後ゆるやかな減少傾向を示した。

受精の時期には、球果の大きさは成熟球果の大きさに近くなる。9月初めの球果の大きさを100とすると、この時期の球果は生重量で82、直径では88であった。受粉時の大きさに比べると生重量は32倍、直径は3.5倍になっていた。なお、長枝の伸長の最も盛んな時期は球果の成長率の大きな時期よりもおそかった。

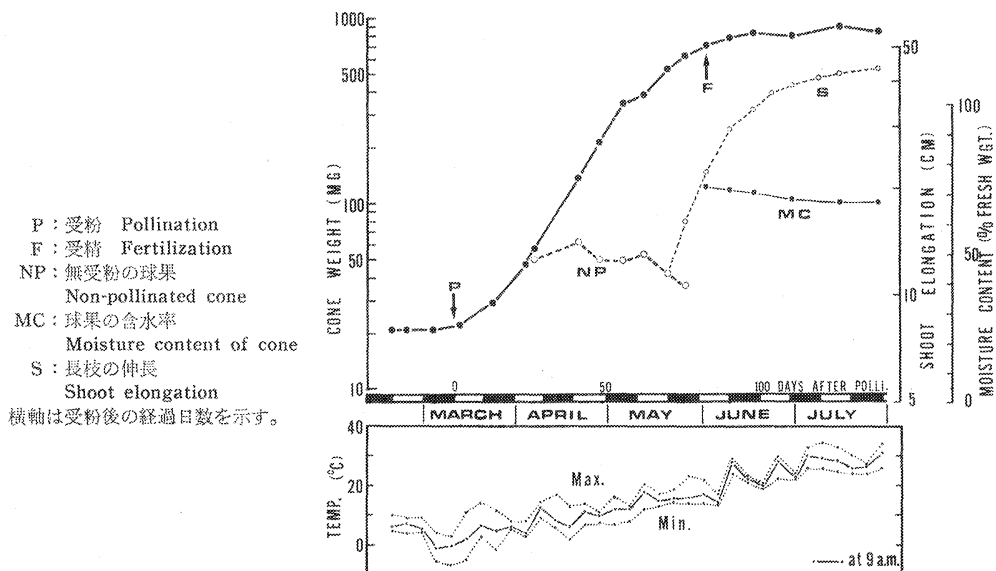


Fig. 7 球果の重量成長 (生重量)

Cone growth in fresh weight of *Cryptomeria japonica*.

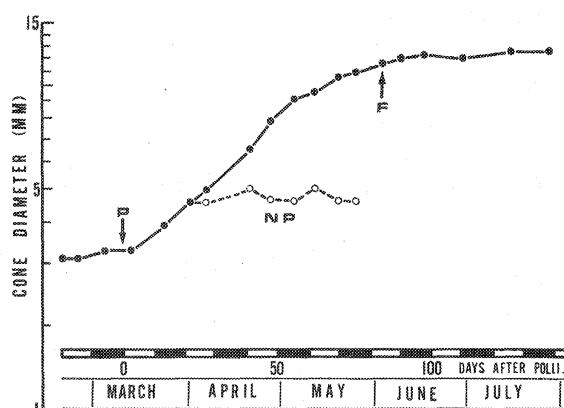


Fig. 8 球果の直径成長
Cone growth in diameter of *Cryptomeria japonica*.
(Fig. 7 の説明参照)
(See notes in Fig. 7)

環境条件の変化によって球果の成長は影響を受ける。たとえば、球果をつけた苗木を早春にガラス室に入れると、野外のものに比べて球果の成長が早くなる。この場合、雌雄両配偶体の発育が球果の成長に並行して早くになっているか否かを明らかにするための実験は、ここでは行っていない。しかし極端な条件下でなければ、球果の成長と配偶体発育との時間的な関係に大きな変化はないのではなかろうか。

無受粉の球果 球果成長の初期の段階では、無受粉の球果でも受粉した球果

と変わらない成長を示した。無受粉の雌花では、3月24日（受粉した球果の場合の受粉後13日目）まで珠孔液の分泌が観察された。珠孔液が見えなくなってほぼ1週間は、受粉した球果との間に大きな違いはない。このころまでに胚珠の珠孔が閉鎖し、胚のう内部では数個の遊離核が形成されていた (Plate 3-1, 3)。

受粉した球果と無受粉の球果との成長の差が明らかになってきたのは、受粉後3週間を経過したころ（4月初め）からであった。受粉した球果が、急速な成長を始めてまもない時期である。受粉した球果の胚珠では雄性配偶体（花粉管）がすでに珠心組織内に侵入している。このころになると、無受粉球果では珠皮や珠心の細胞の細胞質が消失し、胚のうとこれを取り囲む細胞層だけが正常な細胞であるのが観察された。胚のうの部分は最後に崩壊していくようである (Plate 2-9, 3-1~3)。

無受粉の球果は受粉時に比べて直径で1.5倍、生重量で2.8倍くらいにまで成長した。しかし、その後は成長をやめ、5月下旬（受粉した球果の受粉後70日のころ）を過ぎるとほとんどの球果が枯死してしまった。球果成熟時まで生存した球果は、雌花数のおよそ1%（結果率）であった。なお、無受粉の雌花の結果率は遺伝的な系統によって異なるらしく、かなり高い値を示すものがある¹³⁾¹⁴⁾。また、この実験と同じクローンでもっと高い結果率（10%）を示した場合があり、結果率は母樹の生理的な条件によっても影響される可能性がある。

2. 球果の大きさと充実粒

10月中旬にすべての球果を採取して、球果の最終的な大きさ、および球果の大きさと球果あたりの充実したタネ（胚を有するタネ）の数との関係を調査した。

スギの球果の大きさは、母樹によっても着生時の条件によっても変化する。この実験に用いたクローンは比較的小さい球果をつける。さらに、母樹が若いこと、ジベレリン処理によって花芽形成を促進したことなども、おそらく関与して小さな球果がつけられた。成熟時まで枯死しなかった球果でも風乾重が50 mg に達しないものがあり、大きいもので638 mg、最も多いのは200 mg 前後であった (Fig. 9)。比較のために一例を挙げると、球果の風乾重は0.52~1.35 g（自然受粉、8クローン）、直径は13.4~21.7 mm（162クローン、総平均17.4 mm）との記載がある⁶⁾。この値に比べるとかなり小さな球果だといえ

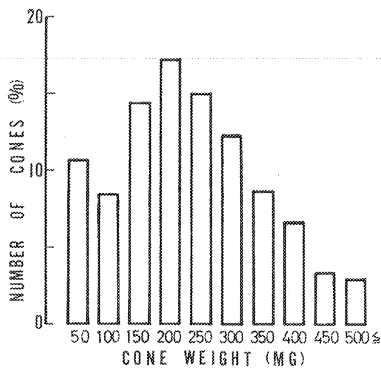


Fig. 9 球果の重さ(風乾重)の分布
Histogram of air dried weight of cone
with seeds of *Cryptomeria japonica*.
測定球果数 360個

る。

球果の大きさ(風乾重, 直径)と充実したタネの生産との関係を調べてみた。風乾重がモードのおよそ半分以下, すなわちおよそ 100 mg 以下の球果からは, 充実したタネが取れなかった。100 mg 以下の球果は全球果数の15%を占めた。また, 風乾重 100 mg 以下の球果の直径(開く前の直径)はおおよそ 9 mm 以下であった。球果の平均的な成長経過をみると, 球果の直径は受精の時期よりも前(5月中旬)に 10 mm 前後に達している。それゆえ, 充実したタネを生産しなかった球果は, 平均的な球果の受精時期以前の大きさ(直径)で成長をやめていることになる。なお, 無受粉の雌花でもごく少数のものは, この限界近くの大きさに成長していた(胚は形成されていない)(Fig. 10)。

1つの球果から生産されるタネの数は球果が大きいほど多く, また, 充実したタネも大きい球果から多くとれた。球果ごとの充実したタネの割合についてみると, 概して, 小さい球果よりも大きい球果の方が高い値を示した。しかし, 球果の大きさがある程度(250~300 mg)以上になると, 球果が大きいほど充実したタネの割合が高いとは必ずしもいえなかった(Fig. 11)。

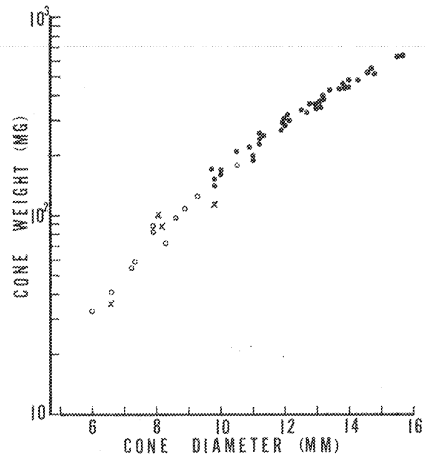


Fig. 10 充実したタネのとれる球果の大きさ
(風乾重と直径)

Relation between air dried weight and
diameter of *Cryptomeria japonica* cone.
黒丸: 充実したタネのとれた球果 白丸: 充実した
タネのできなかった球果 ×: 無受粉の球果
Painted circle: Cones bearing full seeds,
Circle: Cones without full seeds,
Cross: Non-pollinated cones survived till the
time of seed maturation.

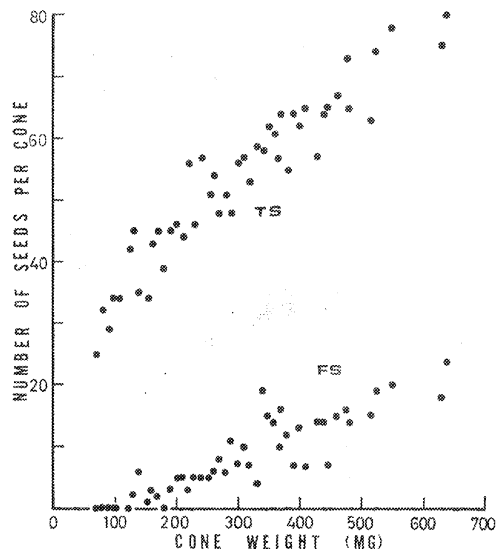


Fig. 11 球果の大きさ(風乾重)と球果1個あたりの
タネ総数(TS), 充実粒数(FS)との関係
Relation between air dried cone weight and
number of seeds per cone of *Cryptomeria
japonica*.

TS: Total seeds per cone, FS: Full seeds per
cone.

この実験では、落果（枯死）した球果および胚のあるタネをもたない球果の割合は、23%と比較的高かった。受粉した区の雌花の8%は発育途中で枯死している。無受粉の場合に球果が成長しなかったことを考えると、これらの雌花は花粉粒を取り込めなかったものであろう。熱を加えて殺した花粉粒で受粉しても、球果はある程度まで成長することが観察される（未発表）。それゆえ、枯死はしないが胚のあるタネを作れなかった球果は、少数の胚珠が受粉したけれども、何らかの原因で胚の形成にまで至らなかったものではないかと思われる。また、球果の大小と、正常に発育して胚を形成する胚珠の多少との間には、何らかの関係があるように思われる。しかしながら、これらの点の解明は今後の課題である。

V おわりに

スギの花芽が形成されてからタネが成熟するまでの過程を、形態学的、細胞学的な面から見ると、細部について不明な部分や、研究者間での不一致な点を残しながらもその大筋は明らかにされてきている。しかしながら、これらの有性生殖過程の背後にある物質代謝、あるいは雌雄両配偶体間の発育を調整するしくみ、前胚間の競争を支配する法則といったことなどについては、ほとんど何も知られていない。

スギのタネの発芽率は、一般的にいて、30%前後であり、残りの発芽しないタネの多くはシブダネである¹⁹⁾。発芽率の高低とシブダネ含有率の多少とは、密接な関係があるとの報告もある¹⁸⁾。タネを量産する立場からは、シブダネの成因解明とこれを減少させる方法の探索が期待されている。この実験を行なうなかでいくつかの胚珠の発育異常が観察され、そのなかにはシブダネに関連するのではないかと想像されるものもあった。しかし、これらの問題については、実験を進めたうえで改めて触れたい。

この研究を進めるに当たって終始懇篤な指導を与えられた造林部造林科種子研究室室長、浅川澄彦博士に対しここに謹んで感謝の意を表する。実験に用いたスギのクローンを提供された種子研究室、長尾精文技官に心からお礼申し上げる。

文 献

- 1) BUCHHOLZ, J. T.: The suspensor of *Cryptomeria japonica*. Bot. Gaz., **93**, 221~226, (1932)
- 2) COULTER, J. M. and C. J. CHAMBERLAIN: Morphology of gymnosperms. Univ. Chicago Press, Illinois, U. S. A., (1917)
- 3) DOGRA, P. D.: Embryogeny of the Taxodiaceae. Phytomorphology, **16**, 2, 125~141, (1966)
- 4) FERGUSON, M. C.: Contributions to the knowledge of the life history of *Pinus* with special reference to sporogenesis, the development of the gametophytes and fertilization. Proc. Washington Academy of Sciences, **6**, 1~202, (1904)
- 5) 郷 正士・平松 遥: タネのうれかたと発芽, 東大演報, **48**, 103~114, (1965)
- 6) 萩行治義・河野耕蔵・横山周一: スギの球果とタネ, 林木の育種, **60**, 12~16, (1970)
- 7) 萩行治義・河野耕蔵・横山周一: 交配実行者の立場からみたスギ雌雄花の生長に伴う外部形態の変化, 関東林木育種場年報, **7**, 89~98, (1971)
- 8) 橋詰隼人: 針葉樹の花芽分化, 花性分化とその調節に関する研究, 鳥取大演報, **7**, 1~139, (1973 a)
- 9) 橋詰隼人: 林木の交配に関する基礎的研究 (V) スギの開花と受粉, 鳥取大・農・研究報告, **25**, 81~96, (1973 b)

- 10) 福田知明: スギの交雑育種に関する研究, 埼玉県林試業務成績報告, **13**, 9~21, (1970)
- 11) 岩田利治・草下正夫: 邦産松柏類図説, 産業図書, 東京, p. 64, (1954)
- 12) 金川 侃: スギの人工交雑種子の発芽率, 84回日林講, 220~222, (1973)
- 13) 河村嘉一郎・山田二郎: スギの交配技術に関する基礎調査 (Ⅲ) 受粉の回数および時刻について, 81回日林講, 147~148, (1970)
- 14) KHOSHOO, T. N.: Chromosome numbers in gymnosperms. *Silvae Genet.*, **10**, 1~9, (1961)
- 15) 小林 隆・今井元政・阿部正博・鈴木正平: スギ精英樹間交雑試験 (第一報) 1956~1961年の交雑経過及び採取球果, 種子の特性と交雑稔性について, 新潟県林試研報, **8**, 1~21, (1962)
- 16) KONAR, R. N. and Y. P. OBEROI: Recent work on reproductive structures of living conifers and taxads—a review. *Bot. Rev.*, **35**, 2, 89~116, (1969)
- 17) KURIHARA, H.: The endosperm formation in *Cryptomeria japonica*. *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. (Ser. 4)*, **11**, 185~189, (1936)
- 18) LAWSON, A. A.: The gametophyte, fertilization, and embryo of *Cryptomeria japonica*. *Ann. Bot.*, **18**, 417~444, (1904)
- 19) 小沢準二郎: 針葉樹のタネ—生産と管理—, 地球出版, 東京, p. 136, p. 145, (1962)
- 20) 太田 昇・安食勝行: スギの開花・花粉飛散期について, 17回日林東北支講, 29~31, (1966)
- 21) 斎藤幹夫: (未発表)
- 22) SINGH, H. and J. CHATLERJEE: A contribution to the life history of *Cryptomeria japonica* D. Don. *Phytomorphology*, **13**, 4, 429~45, (1963)
- 23) SPORNE, K. R.: The morphology of gymnosperms. Hutchinson, London, p. 142, (1965)
- 24) 杉原美徳: スギの胚発生について, 植物学雑誌, **60**, 47~52, (1947)
- 25) 飛岡完治・山本潔美・永田 洋: クロマツ・スギのタネの成熟と発芽, 三重大演報, **8**, 1~8, (1973)
- 26) 柳沢聡雄: 針葉樹のタネの発芽と寿命に及ぼす球果の成熟度の影響, 林試研報, **172**, 45~94, (1965)

図 版 説 明

Explanation of plates

説明文中の () 内の数字はおのおの写真の左下にある横棒が示す長さである。

Numeral in parenthesis shows the length of bar in the lower portion of each photograph.

Plate 1

1. 開花直前の雌花。上は雌花を側方から, 下は上方から見た状態。
Female cones shortly before flowering.
2. 開花した雌花。
Female cone at the time of pollination.
3. 開花した雌花の一部。珠孔液 (矢印) が見え受粉の適期である。
A part of female cone at the time favourable for pollination, showing micropyle fluid (arrows).
4. 開花期の雌花の縦断面。o: 胚珠, b: 苞鱗。1971年3月25日。(0.5 mm)
A longitudinal section of a female cone at the time of pollination. o: ovule, b: bract. March 25, 1971. (0.5 mm)
5. 受粉のころの胚珠の縦断面。矢印: 花粉粒, i: 珠皮, os: 種鱗, n: 珠心, b: 苞鱗。1971年3月13日。(40 μ)
A longitudinal section of a pollinated ovule. arrow: pollen grain, os: ovuliferous

- scales, i: integument, n: nucellus, b: bract. March 13, 1971. (40 μ)
6. 珠心と外膜 (ex) を脱いだ花粉粒 (矢印)。珠心の上部の細胞は基部の細胞に比較して大きい。
m: 胚のう母細胞の位置。1971年 3 月13日。(40 μ)
A longitudinal section of nucellus, showing pollen grains (arrows) got out exine (ex). Cells in the micropylar end of nucellus are larger than those in the chalazal end.
m: portion of a megaspore mother cell. March 13, 1971. (40 μ)
 7. 開花期の胚のう母細胞。減数分裂の前期である。1971年 3 月15日。(10 μ)
A megaspore mother cell at the time of pollination. March 15, 1971. (10 μ)
 8. 胚のう母細胞の減数分裂の第 1 分裂中期。珠心の横断面である。1971年 3 月19日。
A transverse section of a nucellus showing a megaspore mother cell at the metaphase of the first division of meiosis. March 19, 1971.
 9. 3 個の大孢子 (胚のう細胞) (矢印) とそれらを囲む細胞層 (タペート組織)。
Three megaspores (arrows) and spongy tissue surrounding them.

Plate 2

1. 珠孔の縦断面。受粉の時期で珠孔が開いている状態。p: 花粉粒。1971年 3 月13日。(20 μ)
A longitudinal section of micropyle which is open at the time of pollination.
p: pollen grain. March 13, 1971. (20 μ)
2. 珠孔の閉鎖状態。珠孔を形成する珠皮の最内層の細胞層が伸長してきて珠孔を閉じている。p: 花粉粒。1971年 3 月19日。(20 μ)
A longitudinal section of closed micropyle. Inner cells of integument elongate and close micropyle. p: pollen grain. March 19, 1971. (20 μ)
3. 閉鎖した珠孔の横断面。1971年 3 月19日。(20 μ)
A transverse section of closed micropyle. March 19, 1971. (20 μ)
4. 幼球果の縦断面。o: 胚珠。1971年 4 月 2 日。
A longitudinal section of young cone. o: ovule. April 2, 1971.
5. 幼球果の横断面。o: 胚珠。1971年 4 月 2 日。
A transverse section of young cone. o: ovule. April 2, 1971.
6. 幼球果の縦断面の一部分。o: 胚珠。1971年 4 月 2 日。(0.5mm)
A part of longitudinal section of young cone. o: ovule. April 2, 1971. (0.5 mm)
7. 球果成長期の初めのころの幼球果外観。上は無受粉球果, 下は受粉した球果。1971年 4 月 3 日。
Young cones at the beginning of cone growth stage showing a non-pollinated cone (upper) and a pollinated cone (lower). April 3, 1971.
8. 胚珠の横断面。n: 珠心, i: 珠皮。1971年 4 月21日。(80 μ)
A transverse section of a ovule. n: nucellus, i: integument. April 21, 1971. (80 μ)
9. 無受粉球果の胚珠の縦断面。1971年 4 月 7 日。(80 μ)
A longitudinal section of a ovule in a non-pollinated cone. April 7, 1971. (80 μ)

Plate 3

- 1~3. 無受粉球果の胚珠。胚のうとそれを囲む細胞層を除いた珠心, 珠皮の細胞では細胞質が消失してきている。1971年 4 月 7 日。(20 μ) 1: 珠孔の閉鎖, 2: 珠心上部のくびれ, 3: 胚のう内の遊離核 (雌性配偶体) の形成 (矢印)。
A longitudinal section of a ovule in a non-pollinated cone. Cytoplasm has been losing in cells of the ovule except embryo sac and spongy tissue. 1: closed micropyle. April 7, 1971. (20 μ), 2: constriction of nucellus. April 7, 1971. (20 μ), 3: a few free

nuclei (arrow) are formed in a embryo sac before collapse. April 7, 1971. (20 μ)

- 4~6. 人工培地 (寒天) 上での花粉粒の発芽。(20 μ) 4: 花粉粒の内膜 (in) が膨張して外膜 (ex) を破る。5, 6: 花粉管の伸長。

Pollen germination on agar bed. 4: an exine was broken by swelling of intine. 5, 6: elongation of pollen tubes. in: intine. (20 μ)

7. 珠心上の花粉粒 (矢印)。1971年3月19日。(10 μ)
 8. 珠心上での花粉粒の発芽。g: 生殖細胞, tn: 花粉管核。1971年3月19日。(10 μ)
 9. 珠心頂部の表面にそって花粉管 (矢印) が伸長している。n: 珠心, i: 珠皮。1971年3月24日。(10 μ)

7~9 Pollen germination on the nucellus.

7: a pollen grain (arrow) before germination. March 19, 1971. (10 μ)

8: germinated pollen grains. tn: pollen tube nucleus, g: generative cell. March 19, 1971. (10 μ)

9: the elongation of pollen tube (arrow) on the surface of nucellus. i: integument, n: nucellus. March 24, 1971. (10 μ)

Plate 4

1. 珠心の横断面。雄性配偶体 (矢印) が胚珠の長軸と直交する方向に伸びている。1971年4月21日。(20 μ)

A transverse section of a nucellus, showing the growth of male gametophyte (arrow) in the direction intersecting perpendicularly to the long axis of ovule. April 21, 1971. (20 μ)

- 2~3. 雄性配偶体 (花粉管) の先端部 (矢印) の状態。枝分れを始めている。1971年4月21日。(20 μ)

A part of longitudinal section of nucellus, showing the branched tip of male gametophyte (arrows). April 21, 1971. (20 μ)

- 4~5. 珠心組織内の雄性配偶体。c: 中心細胞, tn: 花粉管核, sn: 柄細胞の核, 矢印: 花粉粒の発芽した位置。1971年5月20日。(20 μ)

A longitudinal section of nucellus, showing male gametophyte. c: central cell, tn: pollen tube nucleus, sn: stalk cell nucleus, arrow: the location where pollen grain germinated. May 20, 1971. (20 μ)

- 5~9. 珠心組織の変化。細胞壁が肥厚して雄性配偶体の通過に対して障害になると思われる部分は 8, 9 で白く見え, 5, 6, 7 で黒く見える細胞層である。7 と 8 は同一切片。8, 9 はパラフィン法によって作製されたプレパラート (サフラニンとファーストグリーンで2重染色) を微分干渉顕微鏡を用いて観察した。mg: 雄性配偶体。6: 1971年4月21日。(20 μ), 7: 1971年5月20日。(20 μ), 8, 9: 1971年5月20日。

A longitudinal section of nucellus, showing the change in nucellus tissue. The thickening of cell walls in the middle part, stained densely in 5, 6, 7, and brightened in 8, 9 seems to prevent the movement of male gametophyte toward female gametophyte. mg: male gametophyte, 7, 8: identical section, 8, 9: photographs taken using a differential-interference microscope (Nikon model T). 6: April 21, 1971. (20 μ), 7: May 20, 1971 (20 μ), 8, 9: May 20, 1971.

Plate 5

1. 胚珠の先端部。1971年5月20日。(80 μ)

A longitudinal section of ovule showing the closed micropyle. May 20, 1971. (80 μ)

2~9. 雌性配偶体の発育。

The development of female gametophyte.

2. 胚珠の縦断面。珠心内部に形成された液胞と胚のう内の遊離核 (矢印)。n: 珠心, i: 珠皮。
1971年4月21日。(40 μ)

A longitudinal section of nucellus, showing the large central vacuole and the free nuclear stage of female gametophyte in the embryo sac. n: nucellus, i: integument.
April 21, 1971. (40 μ)

3. 胚珠の横断面。1971年4月21日。(40 μ)

A transverse section of nucellus. n: nucellus. April 21, 1971. (40 μ)

4. 遊離核の一部分 (矢印)。n: 珠心。1971年5月20日。(20 μ)

Enlarged view of the free nuclear stage of female gametophyte, showing the thin layer of cytoplasm in which free nuclei (arrow) are scattered. n: nucellus. May 20, 1971. (20 μ)

5. ひも状に連なった遊離核の数の増加。mw: 胚のうの壁。1971年5月20日。(40 μ)

The later free nuclear stage of female gametophyte. mw: megaspore wall. May 20, 1971. (40 μ)

6. 遊離核間にしきりが形成された段階。1971年5月20日。(40 μ)

Membranes begin to be formed between free nuclei inward from circumference of female gametophyte. May 20, 1971. (40 μ)

7. 造卵器の始原細胞群 (大型の細胞) (矢印)。雌性配偶体上の珠孔側に造卵器が形成されてくる。1971年5月20日。(40 μ)

A longitudinal section of micropylar half of female gametophyte, showing archegonial initial cells (arrow). May 20, 1971. (40 μ)

8. 雌性配偶体の一部分。細胞は2個の核を有している。1971年6月17日。(20 μ)

9. 雌性配偶体における核分裂。1971年6月17日。(5 μ)

8~9. A part of the female gametophyte after fertilization, showing two nuclei in a cell. 8: June 17, 1971. (20 μ), 9: June 17, 1971. (5 μ)

Plate 6

1. 完成した造卵器群。nc: 頸細胞, en: 卵核。1971年6月3日。(20 μ)

A longitudinal section of archegonia. nc: neck cell, en: egg nucleus. June 3, 1971. (20 μ)

- 2~3. 雄性配偶体 (矢印)。珠心組織内を造卵器群に向かって進んでいる。1971年5月26日。(20 μ)

A longitudinal section of nucellus (arrows), showing developing male gametophytes toward archegonia. May 26, 1971. (20 μ)

- 4~5. 造卵器群の上方に到達した雄性配偶体 (矢印)。c: 中心細胞, 小さな方の2個の核は柄細胞の核と花粉管核。

The male gametophyte (arrow) which has penetrated nucellus tissue, showing a large central cell (c) and two small nuclei, pollen tube and stalk cell. 4: May 26, 1971. (40 μ), 5: May 26, 1971. (20 μ)

6. 造卵器群上方の中心細胞 (矢印)。1971年6月3日。(20 μ)

Central cells (arrow) above archegonia. June 3, 1971. (20 μ)

- 7~8. 中心細胞が分裂して形成された2個の精細胞 (矢印)。fg: 雌性配偶体, n: 珠心, en: 卵核。1971年6月3日。7: (40 μ), 8: (20 μ)

Two spermatids (arrow) formed above archegonia by the division of a central cell.

n: nucellus, en: egg nucleus. 7: June 3, 1971. (40 μ), 8: June 3, 1971. (20 μ)

9. 精核 (sn) と卵核 (en) との合体。1971年6月3日。(10 μ)

Fusion of male (sn) and female nuclei (en). June 3, 1971. (10 μ)

Plate 7

- 1~3. 前胚の形成。st: 懸垂糸層, u: 開放細胞層, ec: 胚原細胞群。1971年6月3日。(20 μ)

4. 造卵器群の縦断面。1個の雌性配偶体上に少なくとも4個の前胚(矢印)が形成されている。1971年6月3日。(20 μ)

1~4. Formation of proembryo.

4: Four proembryos (arrows) are observed in a female gametophyte. st: suspensor tier, u: upper tier, ec: embryonal cells. June 3, 1971. (20 μ)

5. 懸垂糸が伸長して雌性配偶体 (fg) に押し込まれた胚性細胞塊 (矢印)。1971年6月17日。(80 μ)

A longitudinal section of female gametophyte, showing a embryonal mass (arrow) pushed into the female gametophyte by elongation of suspensor cells and embryonal tube cells. fg: female gametophyte. June 17, 1971. (80 μ)

- 6, 9. 完成した胚の縦断面。co: 子葉, sa: 茎頂, ra: 根端, fg: 雌性配偶体 (胚乳)。1971年7月28日。(80 μ)

A longitudinal section of a completed embryo. sa: shoot apex, ra: root apex, co: cotyledon, fg: female gametophyte. July 28, 1971. (80 μ)

- 7~8. 発育中の胚。1971年6月17日。(20 μ)

Early embryo development. June 17, 1971. (20 μ)

Plate 8

- 1~3. 完成した胚の一部分。1971年7月28日。(20 μ) 1: 茎頂, 2: 雌性配偶体 (胚乳), 3: 皮層の一部分。

1. Shoot apex of a mature embryo. July 28, 1971. (20 μ)

2. A part of a female gametophyte at the time when the embryo has completed, July 28, 1971. (20 μ)

3. A part of a cortex of embryo. July 28, 1971. (20 μ)

- 4~6. 実体顕微鏡で観察した幼胚の外観。4: 1971年7月5日。5: 子葉 (矢印) が分化してきている。1971年7月11日。6: 形態的にはほぼ完成した胚。右側の胚は左側の雌性配偶体 (胚乳) から取り出された。1971年7月20日。

4. The early embryo. July 5, 1971.

5. The embryo at the time of cotyledon (arrows) initiation. July 11, 1971.

6. The embryo almost completed, which was taken out from the left female gametophyte. July 20, 1971.

7. 胚が発育している時期の胚珠の縦断面。s: 懸垂糸, i: 珠皮, n: 珠心, fg: 雌性配偶体。1971年6月7日。(80 μ)

A longitudinal section of ovule at the time of early embryo development. i: integument, n: nucellus, fg: female gametophyte, s: suspensor. June 7, 1971. (80 μ)

Embryogenesis and Cone Growth in *Cryptomeria japonica*Toshitaka YOKOYAMA⁽¹⁾

The developmental process of gametophytes was observed histologically and cytologically from the pollination stage to the morphological completion of embryo. The relation between cone growth and development of ovule, gametophytes, and embryo was studied. The process of seed formation was described on the basis of these experimental results and the literature on the cone and seed formation. The cone size at the time of seed maturation, and the relation between the cone size and the number of full seeds per cone were investigated.

Female cones which had been isolated by bags were artificially pollinated only once on March 11. Cones were collected regularly after the pollination, and their diameter and fresh weight with seeds were measured. Then, cones were fixed in FAA and embedded in paraffin. Their sections were cut at 10~12 μ thick in series with a rotary microtome and stained with safranin-first green combination.

On the surface of nucellus, pollen grains germinated and pollen tubes elongated slightly after a week from pollination. Pollen tubes began to enter into the tissue of nucellus after two weeks from pollination. From this time, the growth rate of cone increased rapidly. The difference in growth between pollinated and non-pollinated cones began to be appreciable after three weeks from pollination. Non-pollinated cones increased in size slightly, but in mid-May nearly all cones died.

Cones and ovules grew vigorously for about nine weeks between pollination and fertilization. The space for embryogenesis was formed in ovules during this period.

Meiosis of megaspore mother cells were observed during flowering stage, and female gametophyte developed in enlarging ovules. The fusion of male and female gametes occurred in archegonia after twelve weeks from pollination.

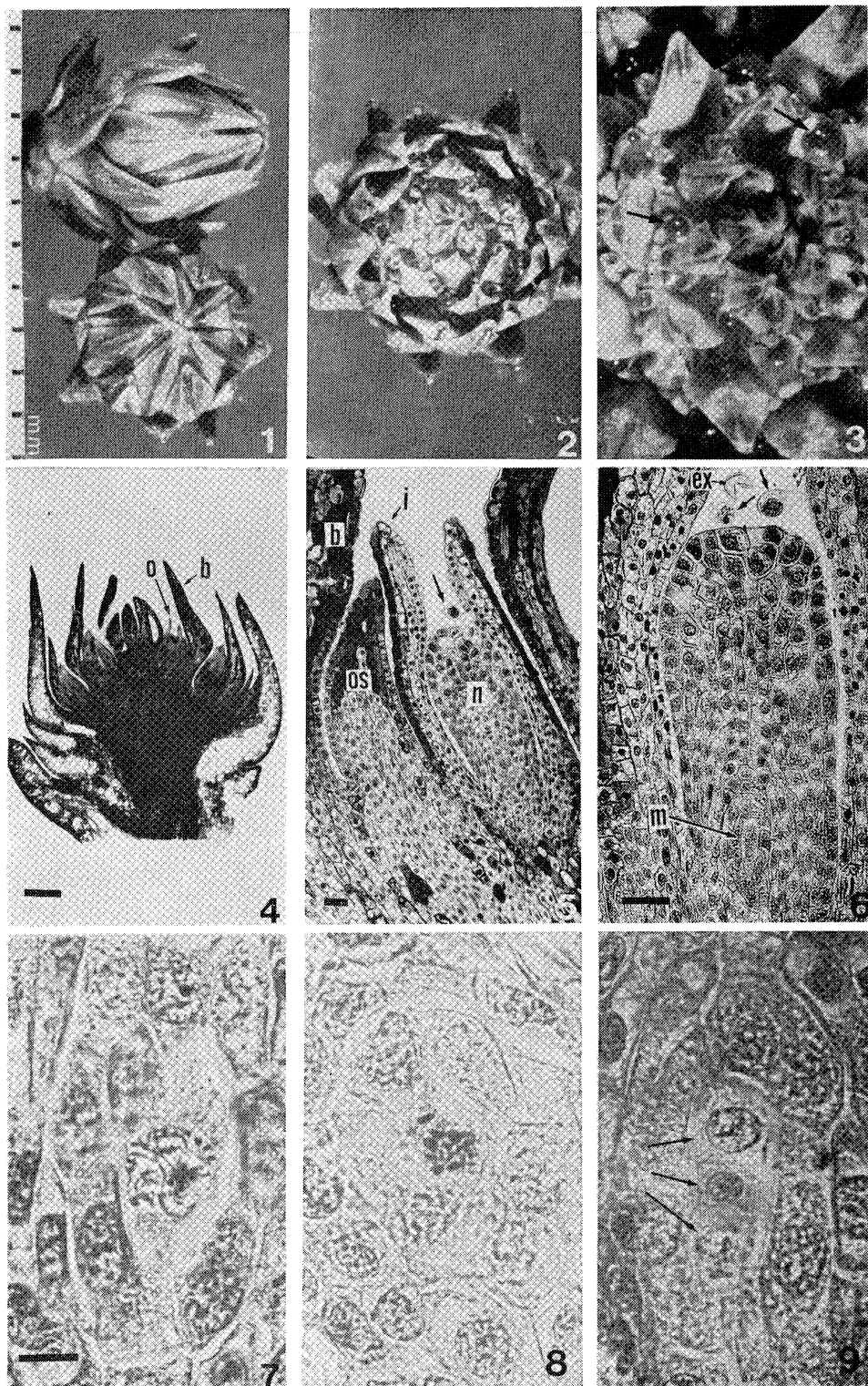
In a few weeks prior to fertilization the growth rate of cone decreased and soon after fertilization nearly final size of cone was attained.

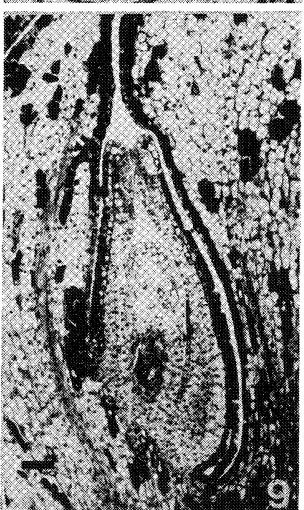
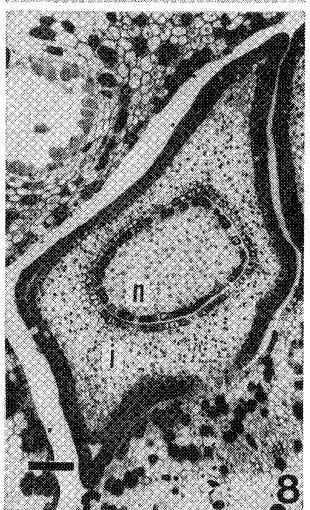
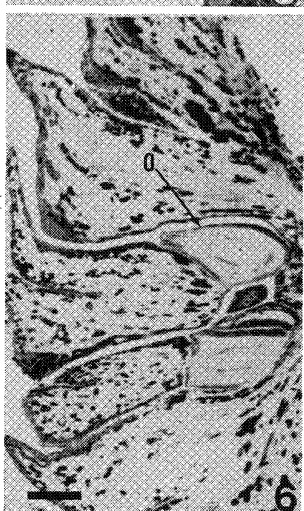
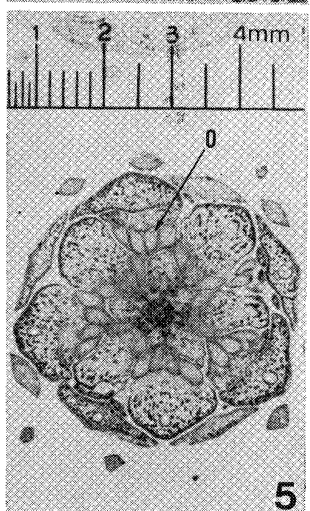
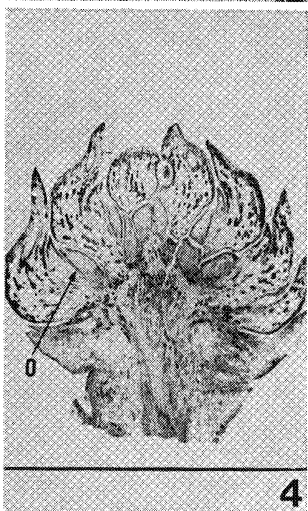
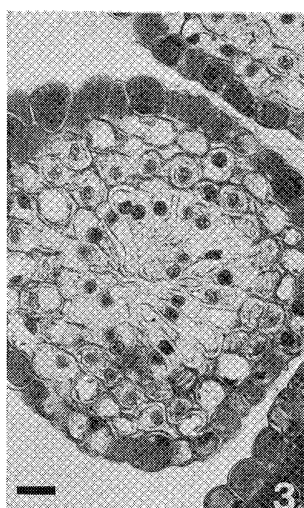
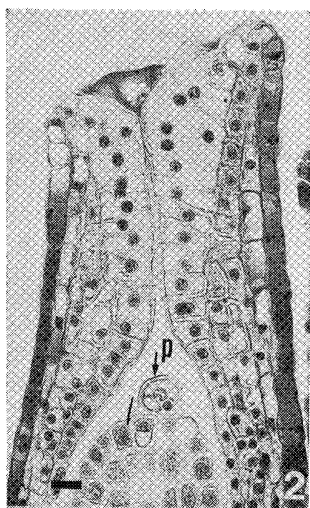
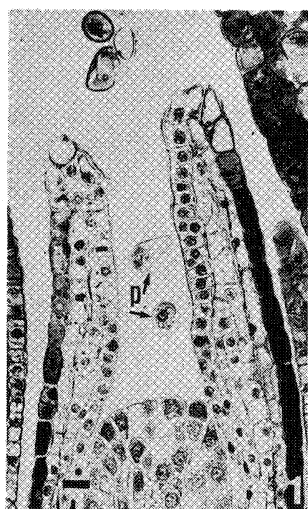
A male gametophyte had a generative cell and a pollen tube nucleus at pollination time. When it was entering into the tissue of nucellus, a central cell and a stalk cell were formed. A male gametophyte was staying in an upper part of nucellus during the development of female gametophyte. Spermatids were formed between nucellus and a group of archegonia by division of a central cell.

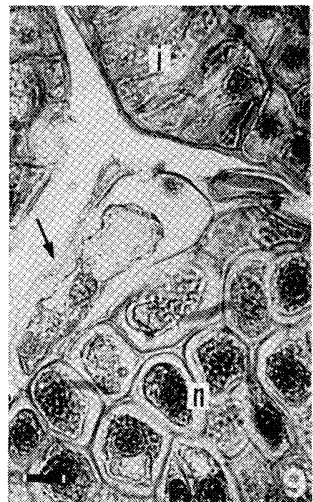
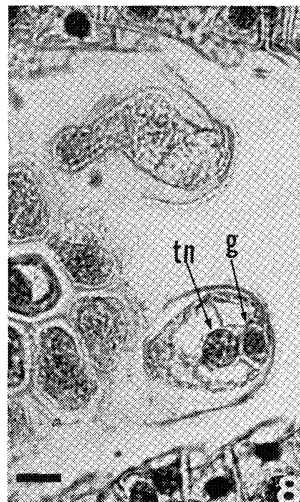
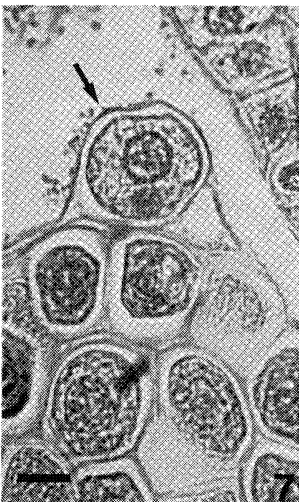
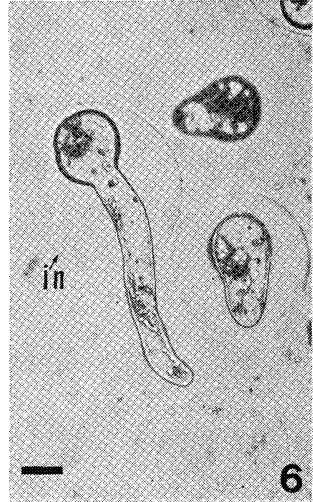
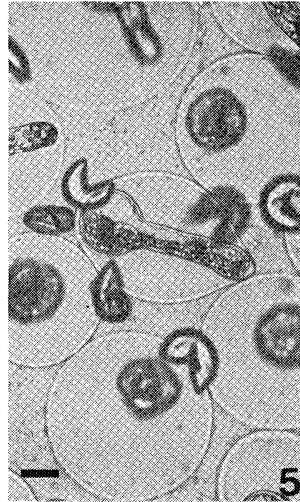
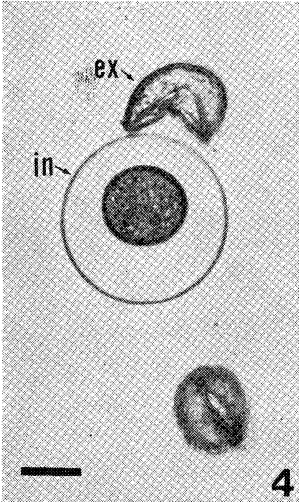
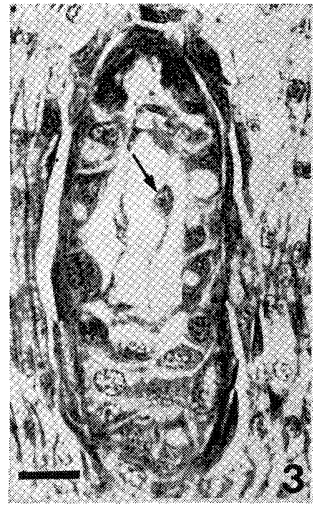
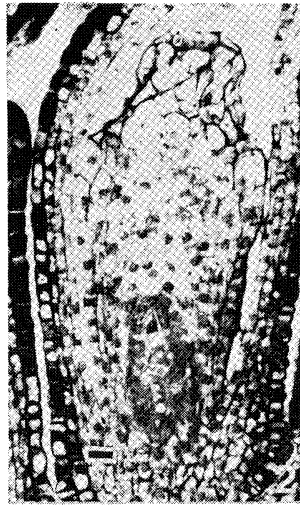
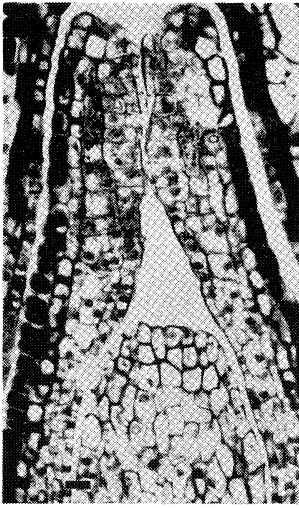
The tissue of nucellus between archegonia and micropylar end, where male gametophytes developed, was classified into the following three parts according to their characteristics. In the upper part near the micropylar surface of nucellus, protoplasm of surface cells disappeared shortly before male gametophyte entered into the nucellus tissue, and then nearly all cells collapsed with development of male gametophyte. It seemed that middle part prevented the movement of male gametophyte toward female gametophyte with the thickening of cell walls. The branching and bending of a male gametophyte were observed in these two parts, but it moved straight toward archegonia in the lower part. A male gametophyte spent nearly 80% of total developmental period from pollination to fertilization, both in the upper and middle parts of nucellus.

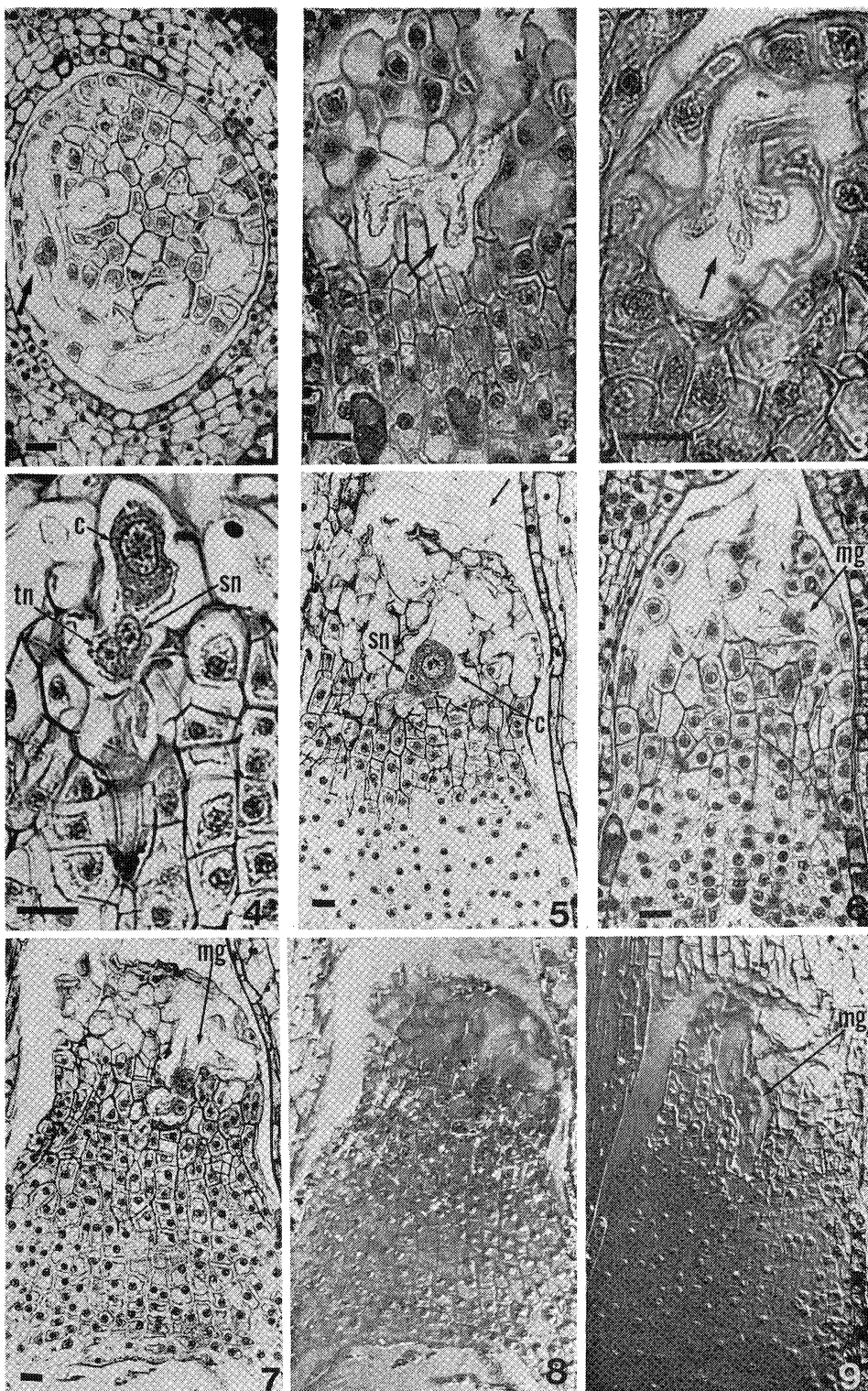
Received April 26, 1975

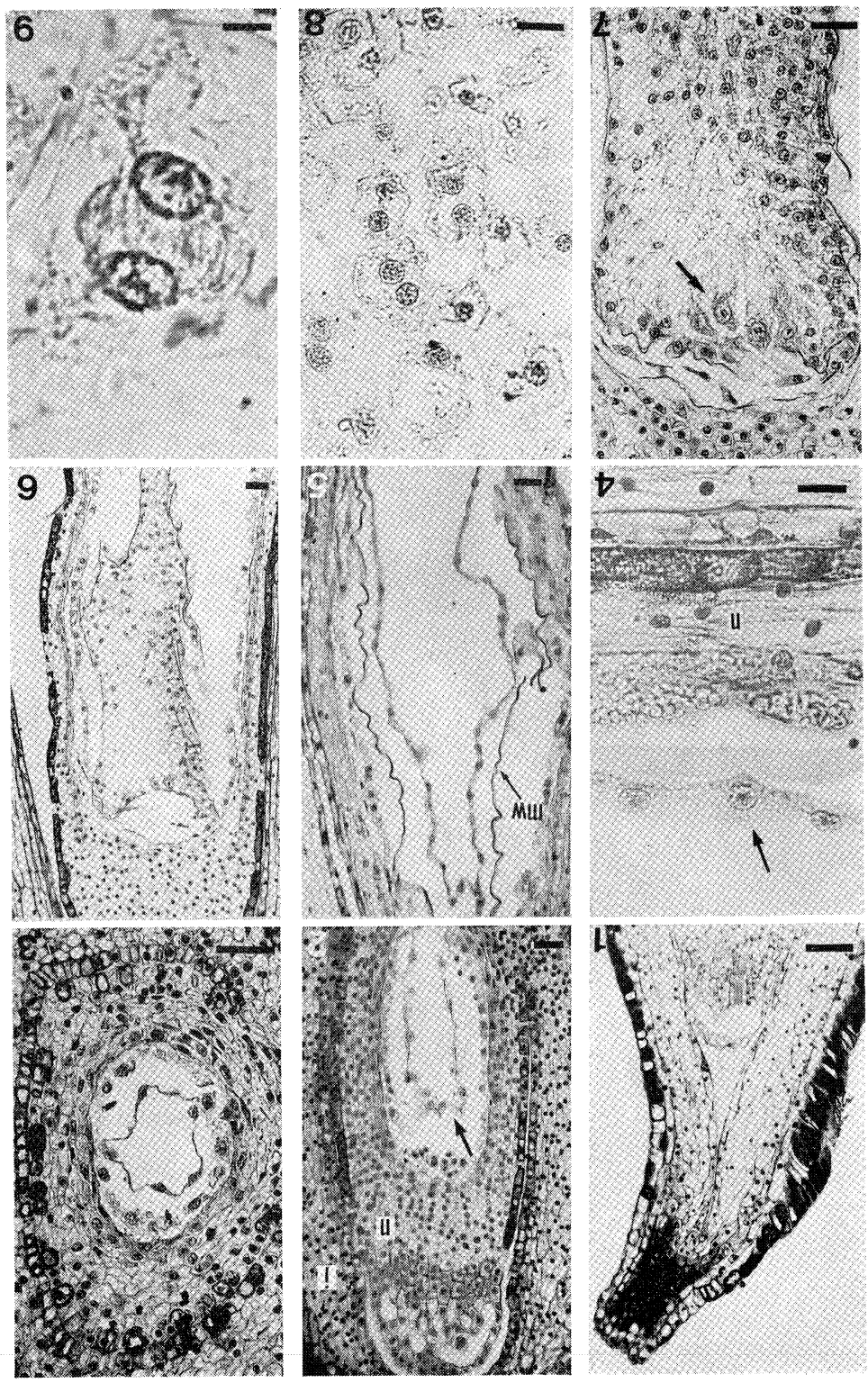
(1) Silviculture Division











—Plate 5—
スギにおける胚の形成と球果の成長 (横山)

