

## 山崎 敬\*：クワクサ（クワ科）の種子形成

Takasi YAMAZAKI\*：The seed formation of  
*Fatoua villosa* Nakai (Moraceae)

クワクサ属はクワ科の中では数少ない草であること、乳管が見られないこと、花被が果期に肥厚しないことなど特異な属であり、外観はクワ科よりイラクサ科のものに似ている。花序は集散花序で同一花序内に雄花と雌花とがつく。他のクワ科植物の多くは花序は穂状花序、穂状の総状花序、頭状花序、いちじく状花序などで、雄花序と雌花序の別があり、多くは花被や花序の軸が液質に肥大して果実を包む。このような違いはクワクサ属がクワ科の中では比較的原始的な性質をもつものと考えられる。

1982年6月20日から7月13日まで、小石川植物園内に雑草としてはえているクワクサの花や果実を FAA で固定し、12—14  $\mu$  の切片にしてヘマトキシリンで染色し観察した結果を報告する。

**観察** 雄花：雄花は二叉分枝を繰返す花序の末端につく傾向があり、また1個体の上部にできる花序は殆んど雄花となる。雄花は1枚の包葉の腋につき、4枚の花被とそれと対の位置にある4本の雄しべとからなり、花の中心に退化した1個の雌しべがある (Fig. 1. 4-5)。つぼみの時花被は擦合わせ状に重なり、花糸は内側に湾曲している。開花すると花糸は反転して花粉を散らす。

雌花：雌花は二叉の仮軸分枝を繰返す花序の二叉の基部につく傾向があり、1個体の下部にできる花序に多く作られる。したがって包葉を欠くことが多い。4枚の花被に包まれて1個の雌しべがある。子房は1室でその上部側壁に1個の半倒生胚珠がつく。花柱は2本に分れて子房の側部につき、その1本はごく小さく、1本は大きくて上部に柱頭組織がある (Fig. 1. 1-2)。

不稔雌花：茎の下部の花序の中には不稔の雌花が見られる。正常の雌花では花柱が子房の側方についているが、不稔の雌花では花柱が上端にあるので区別できる。成熟すると長さ1.5—2 mm ほどの液質でやや扁平な楕円体となり、やや透明な白色で、両側に薄い翼がある (Fig. 1. 3)。内部にはごく狭い中空の室があるが種子の痕跡はない。クワクサにこのような不稔雌花があり、液質の果実状のものが作られることは今まで知られていない。この不稔果がどのような役割を持つのかわからないが、果皮の構造は正常果の果皮と基本的には同じである。正常果では果皮の下半部が肥厚するが、不稔果では

\* 東京大学 理学部附属植物園。Botanical Gardens, Faculty of Science, University of Tokyo, Bunkyo, Hakusan 3-7-1, Tokyo 112.

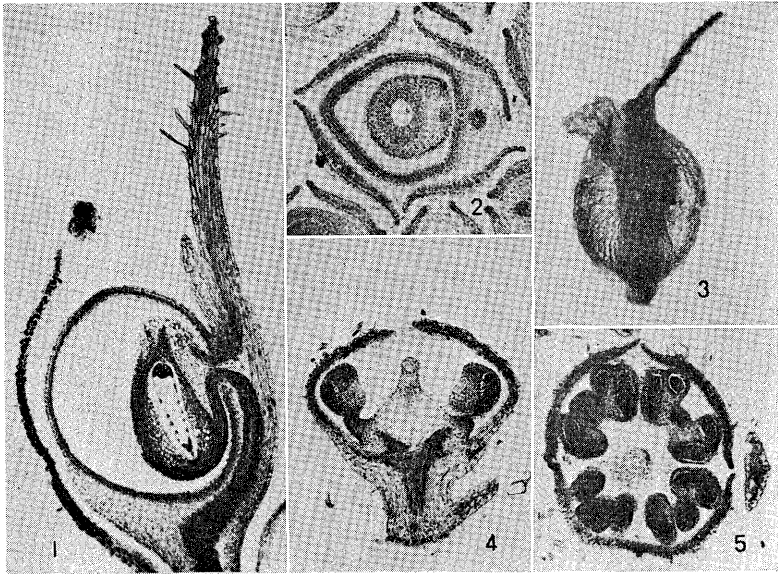


Fig. 1. *Fatoua villosa*. 1. Longitudinal section of young fruit,  $\times 70$ . 2. Transverse section of female flower,  $\times 90$ . 3. Sterile fruit,  $\times 18$ . 4, 5. Male flowers; 4, longitudinal section,  $\times 100$ ; 5, transverse section,  $\times 70$ .

果皮全体が肥厚する。2枚の薄い翼は果皮の表皮細胞層に由来する。

胚嚢形成：珠心の表皮細胞層の2—3層下の数個の細胞が大きくなって大孢子母細胞になる (Fig. 2. 1)。このうちの1個が減数分裂してもう1度分裂すると思われ、4個の細胞が1列に並んだ大孢子細胞が作られる。このうちの一番下の1個のみが発育して胚嚢母細胞となり、他は消失する。胚嚢母細胞は2核期、4核期、8核期を経て胚嚢が形成される (Fig. 2. 2, 3)。この胚嚢形成は被子植物に一般に見られる様式である。

胚乳：受精した胚嚢の極核は核分裂を繰返し、核が胚嚢の周辺に位置する多核の大きな1個の胚乳細胞が作られる (Fig. 1. 1)。多核の状態は胚発育のかなり進んだ時期までつづくが、胚に2枚の子葉が分化しはじめる頃になると細胞膜ができて1核づつをもつ多細胞の胚乳組織となり、中央に大きな液胞をもつ (Fig. 2. 4)。胚発育が行われている間は若い種子内になんかの量の胚乳があり、特に下半部に多い (Fig. 2. 5)。胚が胚軸と子葉の境で湾曲しはじめ、湾曲が次第に著しくなるにつれ湾曲した胚の内側に胚乳を残して、他の部分には胚乳がなくなる。胚発育が終了種子が成熟する頃には、胚乳は殆んど消失する。

胚形成：受精卵はまず横に分裂して上下の2細胞 ca, cb を作る (Fig. 3. 2)。ca 細

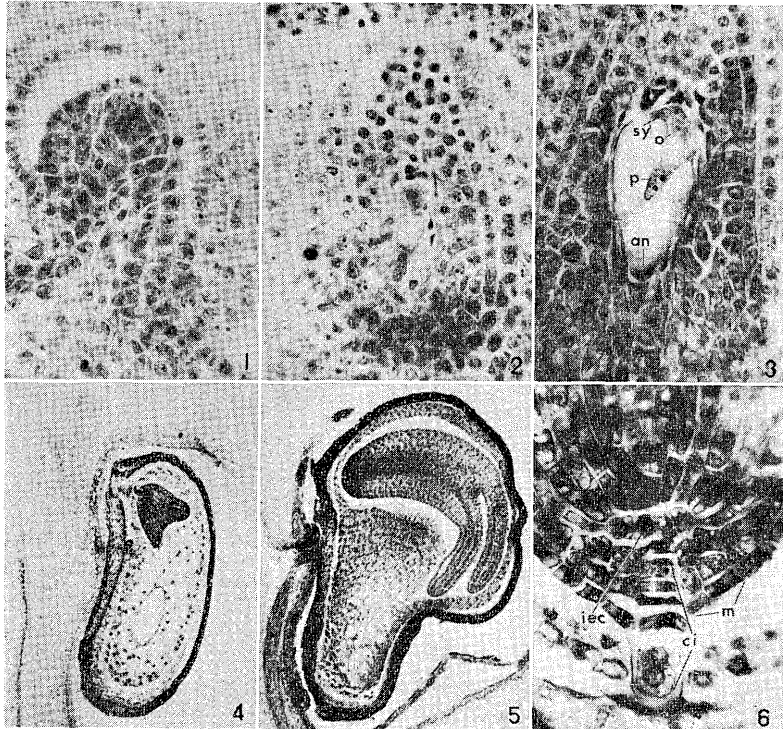


Fig. 2. *Fatoua villosa*. 1. Young ovule with megaspore mother cells,  $\times 480$ . 2. Young ovule with a two nucleate embryo sac,  $\times 480$ . 3. Embryo sac,  $\times 690$ . 4, 5. Young fruits,  $\times 70$ . 6. Lower part of young embryo,  $\times 450$ . o, egg cell; an, antipodals; p, pole nuclei; sy, synergids; iec, initial of root cortex; for other abbreviations see text.

胞は縦に分裂し次に横に分裂して 1, 1' 層を作る。cb 細胞は横に分裂して m, ci 細胞となる (Fig. 2. 4-5)。1 層の 2 細胞は 1 回縦分裂して 4 細胞となった後、斜の分裂が起り  $\alpha$  層,  $\beta$  層を作る (Fig. 3. 6-7)。 $\alpha$ ,  $\beta$  層にはそれぞれ表面に平行な分裂面ができて外側に原表皮層を作る。その内側の細胞は分裂を繰返して主に子葉と茎頂組織の形成に関与する。1' 層の 2 細胞は 1 回縦分裂して 4 細胞となり、次にそれぞれの細胞に表皮に平行な縦分裂が起り、外側に原表皮層を作る (Fig. 3. 8)。内側に作られた細胞層は縦横の分裂を繰返し胚軸を形成する。m 細胞は 2 回縦分裂を行って 4 細胞となり (Fig. 3. 10)、次に斜めの分裂面ができて内外層に分れる (Fig. 3. 11)。この外側の層は数回の表皮に直角の分裂と、1-2 回の表皮に平行な分裂を行って、根冠組織の一部となる。

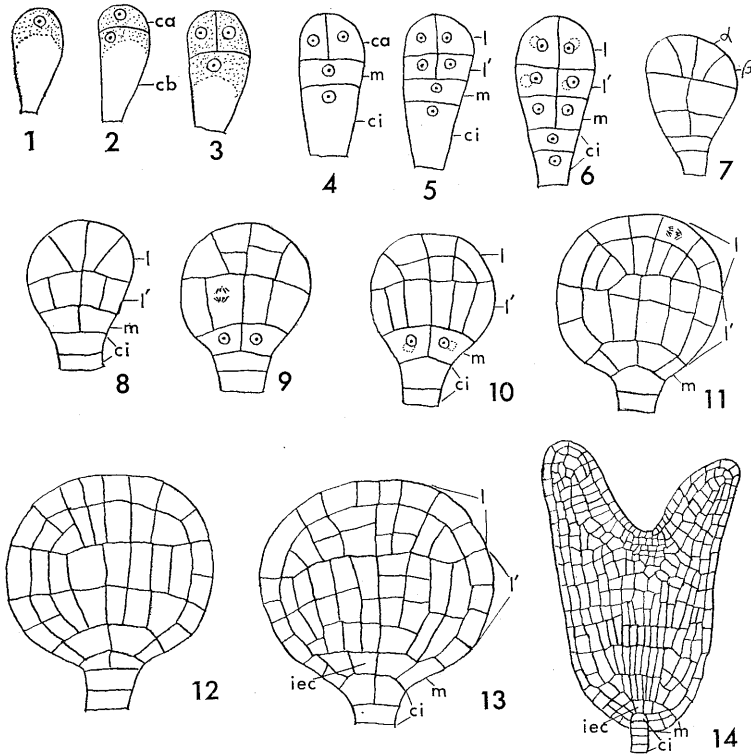


Fig. 3. *Fatoua villosa*. Stages of development of embryo. 1-13,  $\times 550$ ; 14,  $\times 250$ . iec, initial of root cortex; for other abbreviations see text.

内側の層は1—2回の縦分裂を行うがあまり活発な分裂はせず、幼根の始原細胞(iec)となる(Figs. 2. 6; 3. 13-14)。ci細胞は数回の横分裂を行って、5—6細胞が一列に並んだ胚柄となり、その上部は根冠組織に食い込んでいる(Fig. 2. 6)。子葉が生長するにつれ次第に胚軸の方へ湾曲し(Fig. 2. 5)、成熟した種子の中では、子葉は180°湾曲して胚軸と平行する。

種皮：受精直前の珠皮はその位置によって厚さが異なり、外珠皮は胎座側が厚く側面から背面にかけて薄くなる。内珠皮は逆に胎座側が薄く側面から背面にかけて厚くなる。背面では外珠皮、内珠皮はそれぞれ3層からなる。胚が発育し胚乳が形成されると共に、外珠皮の最外層とその下の層、及び内珠皮の最外層の細胞膜が角質化しはじめ、他の層は消失する。完成した種皮は外側に大きな細胞からなる外珠皮の最外層に由来する1層

があり、その下に外珠皮に由来する角皮のよく発達した 1 層があり、その下に内珠皮に由来する 1 層がある (Fig. 4)。

**考察** クワクサは外見はイラクサ科のものに似ているが、胚珠は子房壁の上部側方につき半倒生胚珠である。また胚は著しく湾曲して、胚軸と子葉とが平行に並ぶ。このような性質はクワクサがイラクサ科でなくクワ科に属することを示す。胚乳形成は多核型であり、種子が成熟する頃には胚乳が殆んど消失することなどは、今まで報告されているクワ科植物の場合と同じである。

胚形成については今まで断片的な報告しかなかったが、それらの図から判断して Asterad type の *Urtica* variation であろうとされていた (Davis 1966)。クワクサの胚形成は Asterad type ではあるが、分化の仕方はイラクサ科とやや異なる。イラクサ科の場合は Souèges (1921) や Lebègue & Poix (1956) が詳細に報告している。それによると 2 細胞期の ca 細胞は子葉と茎頂組織の分化のみに関係し、胚軸は

cb 細胞の上部に作られる m 細胞に関係する。またその下に作られる n 細胞から幼根の始原細胞が分化してくる。クワクサでは ca 細胞が上下に分れて l, l' 層を作り、l 層が子葉と茎頂組織の分化に関係し、l' 層が胚軸の形成に関係する。幼根の始原細胞は m 細胞に由来する。このような胚分化の仕方はクワ科全体の特徴ではないかと思われ、断片的であるが *Ficus religiosa* (Johri & Konar 1956) で報告された胚の図からも同じ様式がうかがえる。またアサ科のアサ (Ram & Nath 1964) も同じ様式と思われる。クワ科に見られるような胚分化の様式は Asterad type の分化をする他の植物では知られていない。

イラクサ目の一員であるニレ科の胚形成は *Ulmus campestris* (Crété et al. 1966) のくわしい報告がある。この胚分化の様式は Geraniad type の *Myrtus* variation に該当する (Yamazaki 1982)。Asterad type は Geraniad type の特殊化した型と考えられるから、イラクサ

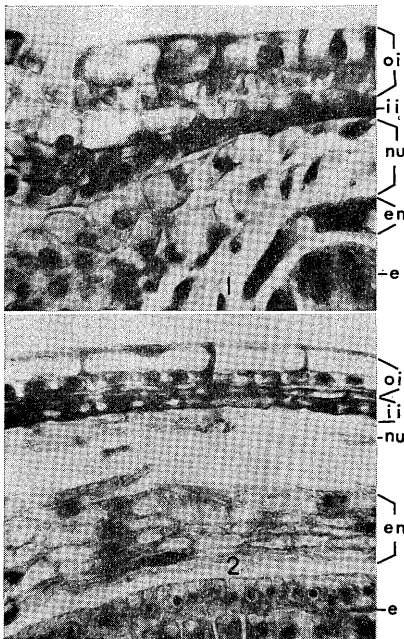


Fig. 4. *Fatoua villosa*. Development of seed coat,  $\times 600$ . 1. Early stage of seed formation. 2. Young seed. oi, outer integument; ii, inner integument; nu, nucellus; en, endosperm; e, embryo.

科やクワ科の胚分化はニレ科よりも特殊化したものといえよう。

クワクサの種皮は外珠皮に由来する2層と内珠皮に由来する一層とからなる。*Ficus religiosa* (前出) では外珠皮の最外層と内珠皮の最外層に由来する2層で種皮が作られていて、クワクサの方が1層多い。これが系統的に何を意味するかは、クワ科の他の例が殆んど知られていないので今後の問題である。

### Summary

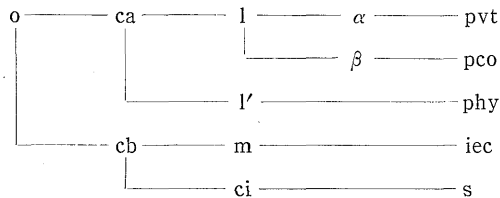
In *Fatoua villosa*, the female and male flowers are found in a single inflorescence. The female flowers predominate in number in the inflorescences of lower and middle positions on the stem, and in the upper inflorescences larger numbers of male flowers are generally found. The sterile female flowers are usually produced in the lower inflorescences. These sterile female flowers are characterized by the lack of ovule and the presence of style situated on the top of the ovary. The sterile fruits are ellipsoidal, 1.5–2 mm long, more or less hyaline and white, juicy, with two membranaceous wings. The female flowers consist of 4 perianths and a single pistil. The male flowers consist of 4 perianths, 4 stamens and one sterile pistil. Each stamen is situated at the position opposite to the perianth. The pistil shows a single bundle at its base. This trace enters the ovule and reaches at the hypostase. The ovule is hemianatropous, bitegmic and crassinucellate. The outer integument remains shorter, thus the inner integument alone forms the micropyle.

Three or four hypodermal archesporial cells differentiate in the tissue of young nucellus (Fig. 2. 1). One of them develops into a megaspore mother cell and forms a linear tetrad of megaspores. The chalazal one is functional and its enlargement is accompanied by 2-, 4- and 8-nucleate stages to form the mature embryo sac showing the usual organization (Fig. 2. 2, 3). The development of endosperm is by free nuclear divisions at first. The free nuclei take up a peripheral position (Fig. 1. 1). The wall formation begins at the late globular stage of the embryo. The entire embryo sac is filled with cellular endosperm at the early heartshaped stage of the embryo (Fig. 2. 4).

The development of the embryo is conformed to a variation of the Asterad type (Fig. 3). The upper cell (ca) of the two celled embryo is divided longitudinally, followed by transverse division to form two tiers, I and I'. Tier I is divided obliquely to form  $\alpha$  and  $\beta$  tiers and produces the cotyledons (pco) and the stem apex (pvt). Tier I' produces the hypocotyl (phy). The lower cell

(cb) of the two-celled embryo is divided transversely to form two cells, m and ci. The cell m produces the root cortex (iec) at the center. The cell ci repeats some transverse divisions to form a 5-6-celled suspensor (s) (Fig. 2. 6).

The early development of embryo in *F. villosa* seems to be the same as in *Ficus religiosa* (Johri & Konar 1956) and *Cannabis sativa* (Ram & Nath 1964). The schematic formula of embryo development is shown as follows:



This formula differs from those of the allied families of the Urticales such as the Urticaceae and the Ulmaceae and shows a peculiar type. In the Urticaceae (Souèges 1921, Lebègue & Poix 1956), the cell ca produces the cotyledons and the stem apex alone, the hypocotyl is derived from the cell m and the root cortex from the cell n of an upper daughter cell of ci. This formula is conformed to the *Urtica* variation of Asterad type. In the Ulmaceae (Crété, Guignard & Mestre 1966), the development of embryo is conformed to the *Myrtus* variation of Geraniad type which seems to be the original form of the Asterad type (Yamazaki 1982).

The seed coat consists of three cuticized layers derived from two of the outer layers of the outer integument and one of the outer layers of the inner integument (Fig. 4).

### 参 考 文 献

- Crété, P., J.L. Guignard & J.C. Mestre (1966) Embryogénie des Ulmacées. Développement de l'embryon chez l'*Ulmus campestris* L. C.R. Acad. Sc. Paris 262: 986-988. Davis, G. (1966) Systematic embryology of the Angiosperms. New York. Johri, B.M. & R.N. Konar (1956) The floral morphology and embryology of *Ficus religiosa* L. Phytomorphology 6: 97-111. Lebègue, A. & M.R. Poix (1956) Le développement embryonnaire chez l'*Urtica urens* L. Bull. Soc. Bot. France 103: 587-590. Ram, H.Y.M. & R. Nath (1964) The morphology and embryology of *Cannabis sativa* L. Phytomorphology 14: 414-

429. Souèges, R. (1921) Développement de l'embryon chez l'*Urtica pilulifera* L. Bull. Soc. Bot. France 68: 172-188, 280-294. Treub, M. (1902) L'organe femelle et embryogénèse dans le *Ficus hirta* Vahl. Ann. Jard. Bot. Buitenz. 18: 124-154. Yamazaki, T. (1982) Recognized types in early development of the embryo and the phylogenetic significans in the Dicotyledons. Act. Phytotax. Geobot. 33: 400-409.

□平田眠翁 (著) 生駒義博・生駒義篤 (校訂) : 因伯産物薬効録 431+24 pp.+7 pls. 雄松堂書店, 東京, ¥8,000. 著者の平田景順は晩年に眠翁と号したが, 鳥取池田藩医で山本亡羊に学び, 藩の薬園掛をつとめ, 鳥取県医学校の教授ともなった (文化4年—明治15年)。因幡, 伯耆の両国で広く採薬し, 著書もたくさんあるが何れも出版されていない。本書はその中の最たるもので, 白井光太郎旧蔵, 国立国会図書館所蔵のものを複製したものである。12巻と附録因伯名産之部を各ページの上半に原本を写真にとって入れ, 下半にはそれを活字に直して載せている。各条下には翁が得た形態や土名などを附記していて, たとえば杜衡にはトコザインシという私の知らなかった名があったり, 八橋郡三本杉, 奥日野郡菅沢村奥等に別して多し云々など面白く役立つことが多い。また各巻には生駒氏の細かい注記があがっている。なお附録として, 山陰四州採薬記 (山本篤慶, 28頁), 因伯産物薬効録解説 (北村四郎, 7頁), 平田眠翁の著作について (中島路可, 6頁), 平田眠翁の人と業績 (生駒義篤, 26頁), 眠翁の縁 (田中澄江, 9頁) とつづいて, 著者夫々の人柄を偲ばせてまことに味がある。 (前川文夫)

□白旗史朗 : カラー高山植物 349+23 pp. 1982. 東京新聞出版局, 東京, ¥5,000. 高山植物の図鑑はいくつか出版されているが, これはその図の示し方に於て, また索引に於て変っているのが特色であろう。左の頁を2分して図を示し, 右の頁に解説をしているが, 左側の図は一つを大きくしてその花を明瞭にし, 付け足りの小さな図に実や近似種をあげて説明の参考にしてている。右側の説明は中々丁寧だが, 少しはっきりしない憾みがあるものもある。配列は著者独特で, キク科の次にキンポウゲ科, こんどはツツジ科が来てそのあとにアヤマ科が来るという風で一寸わかりにくい。索引には, 五十音順, 科属と種別, 花期別, それに花色別と四通りも作ってあるのは苦心したところと思う。これは山岳雑誌「岳人」に1979年から満3年にわたって連載した「花の手帳」に多くの追加をして675種としたものであり, 中にはネジバナやクサノオウのような平地のものもままあるけれども, 全部高山地で撮った写真を使っている。 (前川文夫)