ゴマの後期胚形成と組織分化

埴 順*

Jun HANAWA*: Late Embryogeny and Histogenesis
in *Sesamum indicum* L.

1960 年 2 月 26 日受付

種子植物の発生学においては、従来ほとんどすべての研究は孢子および配偶体の発達、胚乳形成、ならびに胚形成の初期における分割の様式などを主として扱ってきた^{1,2)}。これに反し胚形成の後期における組織分化を扱った研究は少なく、被子植物については Nast³⁾、Miller and Wetmore^{4,5)}、Reeve^{6,7)}、Buell⁸⁾、裸子植物については Allen^{9,10)}、Spurr^{11,12)}、Sterling¹³⁾ らがあげられるにすぎない。一方、生長点における生長と分化の問題についてはおびただしい研究がなされているが、胚における生長点の形成過程についての研究は極めて少ない。それゆえ、胚発生のすべての段階を通じての研究がなされ、そこにおいて組織系の分化と、殊に生長点の成立過程とが広く追求されることが必要であるろう。

本研究ではゴマにおける胚形成後期の組織分化を述べる。これにつづく報告において、めばえ以後生殖段階までの生長点の発達が述べられる予定である。なお、ゴマの胚のう形成と胚形成のやや簡略な記述は以前に報告されている¹⁴⁾。

材 料 と 方 法

開花後、種子が熟するまでの約 30 日間にわたって、蒴果から種々の発育段階にある胚珠をとりだしてホルマリン・酢酸・アルコール混液で固定し、パラフィン切片とした。切片は 8 μ に切り、デラフィールドのヘマトキシリンで染めた。

観 察

1. 初期の段階

前に報じた如く¹⁴⁾、ゴマの胚形成は Onagrad 型 (Johansen, 1950)²⁾ に従う。開花後 3~4 日で 8 細胞の胚球と 3 細胞の胚柄とから成る前胚ができる (Fig. 1)。胚球の八分円体はそれぞれ周辺に平行に分裂する (Fig. 2)。それによって作られた周辺細胞は、以後周辺に垂直な分裂のみを経て表皮を形成するに至ることは Fig. 2 ないし Fig. 7 によって明らかである。この表層細胞は、幼根の根冠がはじめて作り出されるとき 2, 3 の細胞が周辺に平行に分裂するのを除いては、胚の全表面で周辺に垂直な分裂のみをする。他方、八分円体の分裂によって生じた内側の細胞は周辺に平行ならびに垂直な分裂を経て (Fig. 3~7)、開花後 5 日には 5~6 層の横の細胞層と 8 列の縦の細胞列を作り、胚球は直径約 60 μ に達する (Fig. 5)。この段階では各細胞は等しくよく染まる。

他方、胚柄の上端の細胞は胚球の生長に伴ないその内部にはまりこむ。この細胞はまず横に分裂し、生じた 2 娘細胞は互に直交する 2 回の縦分裂によって 8 細胞になる (Fig. 5)。胚柄の細胞と共にこれらの細胞は、胚球の他の細胞よりも明らかに染まりが弱く、また形態的には胚の軸に対して横の方向に長いことによって、その他の細胞との区別が判然としている。これら 8 細胞のうち上段の 4 細胞は根の皮層の始原細胞となり、下の 4 つは根の表皮および根冠の始原細胞としてはたらくようになることは Fig. 6 ないし Fig. 9. によって明らかである。下の 4 細胞にはすぐに周辺平行な分裂が起る (Fig. 6)。これは根冠形成の最初の現われであって、外側の細胞が根冠、内側のが根の表皮を形成するようになる。染まりの弱い始原細胞からわかれた根冠細胞は、今度は胚の他の細胞よりもむしろ濃くそまる (Fig. 8)。このようにして根の皮層始原細胞と表皮-根冠始原細胞は、表層 (原初表皮) とともに胚形成の初期に確立する。

開花後 6~7 日、胚が球形から橢円形 (長径約 70 μ 、短径約 60 μ) に変形してくると共に、胚球の細胞の胚球と 3 細胞の胚柄とから成る前胚ができる (Fig. 1)。胚球の八分円体はそれぞれ周辺に平行に分裂する (Fig. 2)。それによって作られた周辺細胞は、以後周辺に垂直な分裂のみを経て表皮を形成するに至ることは Fig. 2 ないし Fig. 7 によって明らかである。この表層細胞は、幼根の根冠がはじめて作り出されるとき 2, 3 の細胞が周辺に平行に分裂するのを除いては、胚の全表面で周辺に垂直な分裂のみをする。他方、八分円体の分裂によって生じた内側の細胞は周辺に平行ならびに垂直な分裂を経て (Fig. 3~7)、開花後 5 日には 5~6 層の横の細胞層と 8 列の縦の細胞列を作り、胚球は直径約 60 μ に達する (Fig. 5)。この段階では各細胞は等しくよく染まる。

開花後 6~7 日、胚が球形から橢円形 (長径約 70 μ 、短径約 60 μ) に変形してくると共に、胚球の細胞

* 東京都立大学理学部生物学教室 Department of Biology, Faculty of Science, Tokyo Metropolitan University, Setagaya-ku, Tokyo.

胞にはじめて分化が現われる。まず幼根の皮層始原細胞の上方に接する細胞のうちで、外側から第2および第3層の細胞のそまりが弱くなる (Fig. 6)。この変化は上方に向かってすすみ、上部では3~4列のそまりのうすい細胞が現われる。はじめ外から第2の層はこの染色性の低下を示さないが (Fig. 8), 結局表層を残してその内側の4層程の細胞は空胞化する。この変化によって、胚の中軸部に依然よくそまる細胞群が残される。この空胞化した組織は基本分裂組織 (ground meristem) であって、胚軸の皮層を形成することになる。中軸に残されたよく染まる細胞群は、胚の中心柱を構成するもので、中軸前形成層 (procambial core) と呼ぶことにする。Figs. 8, 9 に示された胚では、中軸の細胞は染色性においては周囲の基本分裂組織にまさるけれども、形状においてはまだいちじるしい相異を示さない。この時期の中軸組織は基本分裂組織と前形成層との中間的な状態を示している。この中軸組織は Hanstein (1870)¹⁵⁾ の“原中心柱”であるが、彼の原組織説の固定的、決定論的な性格は Foster (1939)¹⁶⁾ 以来批判されているところであり、この言葉に代っ

て、prodesmogen⁸⁾, procambial core⁴⁾, stele promeristem^{7,9)} などが使われている。組織学的には単に前形成層と呼ぶことも可能と思われる。し

かし、もう少しこの組織の性格をはっきりさせるために、中軸前形成層と呼ぶのが適当であろう。

中軸組織の上部中央にはまもなく染色性の減少し

Figs. 1-4. Embryos 5 days after flowering. Fig. 1. Octant-cell stage. Fig. 2. 16-cell stage of the spherical embryo. Figs. 3 and 4. Transections through the equator and the bottom, respectively, of a spherical embryo, Figs. 5-7. Embryos 6 days after flowering. Fig. 5. The largest stage of the spherical embryo. Fig. 6. Ellipsoidal embryo. Fig. 7. Transection of a spherical embryo of the same stage as in Fig. 5. Fig. 8. 7-day embryo, showing the primary tissue differentiation and root initials. Fig. 9. 8-day embryo. is: stele initials. ic: cortex initials. iec: epidermis-root cap initials. Fig. 10. 11-day embryo. Figs. 11, 12. More detailed drawings of the apical region and the radicle end of the embryo shown in Fig. 10. Arrows indicate the stepwise addition of the root-cap layer. Figs. 1-7. $\times 448$. Fig. 8. $\times 336$. Figs. 9, 11 and 12. $\times 224$. Fig. 10. $\times 52$.

た細胞が現われる (Fig. 8). これは内部基本分裂組織であって、のちに胚軸の髄を形成する。

外部と内部の基本組織の出現によって、胚の頂部に、もとのままの性質を保っている細胞群が区別される。これがのちに子葉と幼芽を生ずる細胞群である。

このようにして子葉出現前の胚には、外部および内部基本分裂組織によって、表層、中軸前形成層、および子葉—幼芽形成部域が区画され、幼根の皮層および表皮—根冠始原細胞が確定している。なお、根の中心柱始原細胞は、のちに述べるように、もう少しのちに中軸前形成層の最下端の細胞から組織される。

2. 子 葉

胚は開花後5日までは球形であるが、それ以後、縦の方向に短径をもつ楕円形となる、胚の上半分では縦の分裂が多く起るため、その部分が横にひろがり胚の上面が平らになる。そのため上面の両端は肩と称すべき形となる (Fig. 8). この肩の上に子葉が

形成される。この肩は子葉のバットレス (buttress) である。従って胚の先端が平らになって肩が作られたことは、子葉形成の過程が始まっていることを意味するが、この過程の始まるの時期を定めることは困難である。また一般に双子葉植物で葉の発生に際して、発生位置の第2層以下の1~2層に見られる周辺平行な分裂は、今の場合認められない。

子葉原基の頂端では分裂活性が続いて、それによって頂端分裂組織が構成される。子葉の伸長とともに、その中軸には、頂端分裂組織と胚軸の前形成層とをつなぐ濃くそまる前形成層が伸びる。これによって胚軸と子葉の維管束系ははじめから一体のものとして出現する。これは、のちに述べる維管束移行にとって重要である。子葉の幅の増大に際しては、普通葉におけると同じく葉縁分裂組織がつくられる。そこには周辺に平行と垂直な分裂を交互にくりかえす1個の次周縁始原細胞が見られる。

3. 幼 根

開花後8日以後、子葉の伸長が進むと共に胚軸—

Figs. 13-18.

Fig. 13. 11-day embryo. Fig. 14. 14-day embryo. Fig. 15. 20-day embryo. Fig. 16. Apical region of the embryo of Fig. 13. Fig. 17. Shoot apex of a 19-day embryo. Fig. 18. Radicle tip of the embryo of Fig. 14. Arrows indicate the stepwise addition of the root-cap layer. Figs. 13-15. $\times 23$. Figs. 16-18. $\times 224$.

幼根はその細胞の若干の縦分裂によって太さをまし、同時に中介生長によって伸びる。皮層には顕著なリブメリステム (rib-meristem) が現われる。中軸前形成層は伸長しつつ胚の中心柱へと分化する。その先端の数個の細胞が根の中心柱始原細胞となる。それは縦断切片で見ると、最初は縦にやや長い (Figs. 8, 9), のちには等径的になる (Fig. 18)。

皮層始原細胞は8日ごろまで分裂しないでもとのままの形を保っている (Figs. 8, 9)。そのち分裂して横方向に細胞をわかつ (Fig. 12)。しかし、胚形成を通じて皮層始原細胞は識別しやすい形を保っている。

表皮-根冠始原細胞は、始めは4細胞より成るが、周辺に垂直な分裂によって表皮細胞を生み出すようになると、始原細胞の数は多くなり、縦断面において6箇ほど認められる。この始原細胞の最初の分裂は周辺平行に起こり、外側に根冠細胞をわかつ (Fig. 6)。周辺平行な分裂はこの始原細胞に接する表層細胞の若干のものにも起こる (Fig. 8)。始原細胞は、以後しばらく周辺に垂直にのみ分裂して根の表皮を作り出す。ついで再び周辺平行な分裂が根冠細胞をわかつ。その結果、根冠の細胞層の増加は階段状である (Figs. 12, 18, 矢印)。

幼根の頂端分裂組織はこのようにして割合に早く組織され、中心柱始原細胞、皮層始原細胞および表皮-根冠始原細胞を中心として明らかな組織帯の構成を示す (Figs. 9, 12)。しかし、これら始原細胞群においては胚の生長を通じて分裂は少なく、幼根が胚の伸長に寄与する割合は小さい。胚の主軸の伸長量の多くの割合は、胚軸部の中介生長に負う。幼根の組織と胚軸のそれとの間には明らかな区別はないが、幼根が頂端生長によって伸長した量は、胚のうちで剥落せずに残っている根冠の先端から上縁部までの高さに相当する。その割合は胚軸-幼根の長さの約1/4になる (Figs. 10, 13, 14, 15)。

4. 茎 頂

茎頂分裂組織の発現は胚の上端に子葉-幼芽形成部域として、もとのままの胚的な細胞群が空胞化をこうむらずに残ることによってはじまる。最初この細胞群から子葉原基がわかれたる。子葉原基が生長をはじめるとその基部に、胚軸の内部基本分裂組織 (髄) につづいた染まりのうすいリブメリステムが現われ、子葉原基の伸長と共に求頂的に拡張される。

このリブメリステムの出現によって、子葉の間のへこんだところに依然として染色性を保つ細胞の一群が残される (Fig. 9)。これは表層をも含めて3層ほどの深さをもつ。これらの細胞は胚の中でも最も分化していない細胞であって、もとの胚球の細胞が最後に残ったものと見なすことができる。Souèges (1934)¹⁷⁾ は子葉の間にあって、そこから茎頂が生じてくる細胞群を *epiphysis* と呼んで双子葉類の胚に共通なものであるとした。今の場合、子葉原基の間にある、染色性を保っている細胞群がそれである。これはまだ組織帯への分化のないことと、葉原基を作っていないことにおいて茎頂とは異なるものであるという見方もあるが¹⁸⁾、現研究では、子葉発現前の子葉-幼芽形成部域を茎頂と見なす故に、“*epiphysis*”を頂端分裂組織の一発達段階と見なす。このことについては後に論ずる。

この細胞群はまだ明白な層状構造を示さないが、表層 (*tunica*) の1層は常に保たれていて、そこでは周辺に垂直な分裂しか行なわれない。第1葉原基の出現する前にこの分裂組織は子葉の間の、幅18 μ 、長さ110 μ 程の広さを占め、4~5層の厚さを持つようになる (Figs. 11, 16)。子葉を通る正中縦断面で見ると、この分裂組織は、周囲の空胞化した細胞によって胚軸の前形成層から遮断されているが (Fig. 11)、子葉に直角な断面で見ると、割合によく染まる2本の索によってそれと接続されている (Fig. 16)。この索は空胞化をこうむらずに残された細胞のつながりである。第1葉原基の形成がはじまると、この索を通して第1葉葉跡として前形成層が下方の胚軸の前形成層から求頂的に分化する。

第1葉原基の位置は2本の索 (前形成層) のほぼ上方にあたる。第1葉のバットレスが隆起してくる前、その出現位置の第2層または第3層の細胞に周辺平行な分裂は見られない。ゴマにおいては、第2葉以後については一般に双子葉類でそうであるように、葉の発生の兆候は、発生位置の表層下の第2~3層に起った周辺平行な分裂によって明らかである。ところが第1葉の発現に際してはそのような顕著な分裂は見られない (Figs. 16, 17)。ただし、第2層に周辺平行な分裂が皆無なのではなく、しばしば起る。しかしそれは第1葉形成に関係したものとは思われないものである。

第1葉原基は11~20日の胚において徐々に隆起

するが、胚の発達の最後の段階にあってもバットレスの状態にある (Figs. 15, 17). 生長を終えた胚においても、茎頂はまだ明白な層状構造を示さないうで、いわば未完成にとどまっている。胚形成の終りの時期に、胚軸の皮層および髓の細胞がいちじるしく横に伸びる。そのため2本の第1葉葉跡を構成している細胞は、皮層や髓の細胞から、染色性のみならず形においても明らかに識別されるようになる (Fig. 17).

5. 胚中心柱

胚中心柱は前述のごとく、はじめ中軸前形成層として現われる (Figs. 8, 19). 胚軸-幼根の長さが約 300μ に達すると、中軸前形成層の上部中心に空胞化した部分(髓)が発達して、円筒形の前形成層となる (Fig. 20a).

この時期には、それは一様な円筒に見える。中軸組織の下半部では中心に空胞化が起らないで一様な中実の円柱である (Fig. 20b). Fig 20a と b はそれぞれ Fig. 10a と b に相当する断面である。胚の生長は 10 日ごろから急増するが、胚軸の伸長は大部分を中介生長に負っている。胚中心柱の伸長も同じである。

この伸長の過程で前形成

層の中に原生木部極と原生篩部極とが決定される。極の出現によって、前形成層は円筒から六角形に変

わる (Fig. 21a). 原生木部は子葉を通る面内で前形

Fig. 19. Transsection of a 7-day embryo, showing the procambial core. Fig. 20a, b. Transsections of a 11-day embryo, corresponding to the levels a and b in Fig. 10, showing the procambial cylinder and the procambial core respectively. Fig. 21a-c. Transsections of a 14-day embryo, cut at the levels e-g in Fig. 22, showing different positions of the protoxylem and protophloem poles according to different levels along the hypocotyl-radicle axis. Fig. 22. Longitudinal section of a 14-day embryo. Fig. 23a-g. Transsections of a 14-day embryo, corresponding to the levels a-g in Fig. 22, showing the vascular transition between the cotyledons and the root. Figs. 19-21. $\times 224$. Fig. 22. $\times 23$. Fig. 23. $\times 52$.

成層円筒の両側に生ずる。原生篩部は他の4つの角に位置する。原生木部の細胞は、現研究での処理条件の下では、原形質の収縮を起しやすく、それによって早く識別される。原生篩部極の細胞も、木部よりやや程度は低いと同様に原形質の収縮を示し、また縦分裂によって前形成層の他の細胞よりも直径が小さいことで見分けられる。連続切片によって胚軸を下にたどれば、原生篩部極は2個ずつ互いに接近し、終に合一する (Fig. 21b, c)。幼根部では原生木部の内側に後生木部の細胞が同様に原形質収縮を示し、幼根では胚軸におけるよりも早く後生木部が現われることが知られる。Fig. 21a, b, c はそれぞれ Fig. 23e, f, g に同じものである。Fig. 23 において、連続切片を上方にたどると、幼根においては合一した2つの篩部極は上方に向かってはわかれて別の子葉に入っていくことが示される。そして幼根にあっては相対する極に位置した2つの原生篩部が、子葉の中に入ってから次第に接近して、子葉基部よりわずかに上方で終に合一する (Fig. 23d, c, b, a)。この過程で木部は向軸側に、篩部は背軸側に位置するようになり、ここに並立維管束となる。このようにして、放射型から並立型への維管束型の転換は、胚形成の途上、幼根—胚軸—子葉の維管束系の中で行なわれる。Figs. 22, 23 は14日の胚からの切片を示したもので、維管束内の木部と篩部は未熟であるが、移行部の基本的な構造は決定されている。

論 議

1. 残余分裂組織

胚における最初の組織分化は、空胞化した基本組織が局所的に現われることによって、もとのままの性質を保った細胞群が区画されることである。Meyer (1958)¹⁹ はリンゴの胚でそのような細胞群を残余分裂組織 (residual meristem) と呼んだ。この言葉は Kaplan (1937)²⁰ が茎の生長点において、もとの分裂組織的性質を保っているよく染まる組織を記載するのに用いたもの (Restmeristem) である。胚組織の分化においてこれを使う場合は多少含蓄は異なるかも知れない。しかし胚における最初の組織分化の特色は、もとのままの、いわゆる胚的 (embryonal) な細胞が特殊化をこうむらずに残って行くことにあるのであるから、それらの細胞群に対して残余分裂組織という呼び名を使うことは、説明

に有効であり便利でもある。すなわち、中軸前形成層、および子葉—幼芽原基はそれぞれの位置に残された残余分裂組織である。それらはそれぞれの組織へ分化して行くが、最後に幼芽原基 (epiphysis) が未分化のまま残る。これは胚における最後の残余分裂組織である。

2. 表 層

ゴマの胚では、八分円体の周辺平行な分裂によって外側に作られた細胞層が“原表皮”となる。以後この表層は根冠形成の際に、ごく一部の基部の細胞が周辺平行に分裂するのを除いては、胚形成を通じて必ず周辺に垂直に分裂する。ところが *Phlox*⁴⁾ や *Pisum*⁷⁾ では胚の表層は、初期には周辺平行な分裂をも行なう。特に子葉や茎頂の発現に際してそれが起る。それ故これらの植物では表皮の成立はゴマにおけるよりもおそい。Reeve⁷⁾ は、球形の胚の表層細胞は単に原初表皮 (protoderm) の前身であって、原初表皮はもっと後になって周辺平行分裂によって成立するものと考えている。ゴマの胚形成の型である *Onagrad* 型の発生をする胚ではおそらく表皮の成立はゴマと同じであると思われる。この他の発生型の胚でも原表皮 (Dermatogen) が記載されている¹⁾。しかしこれが果してそのまま表皮へ発展するかどうかについて徹底的にはしられていない。表皮の成立には種々の型があると考えられる。

3. 幼 根

幼根の分裂組織は胚形成の割合に早い時期に、子葉の出現と同じころに、構成される。そして中心柱、皮層および表皮—根冠の3始原細胞群は、その出現のはじめから明瞭に識別される。これら始原細胞の分裂能力について、Clowes^{21,22,23)} は、いわゆる始原細胞は、ほとんどあるいは全く分裂しないで静止域 (quiescent center) をなしているといっている。しかしまた彼²⁴⁾ は *Sinapis* の胚において、根端の細胞はすべて活性であって、静止状態は種子の発芽中に現われてくることを示した。生長した根における静止域の存在についてはこれを支持する研究²⁵⁾ も、また否定する研究²⁶⁾ もある。ゴマではそれについてはまだ研究されていないが、胚の幼根においては *Sinapis* の胚と同じく細胞はすべて活性である。

4. 茎 頂

*Pisum*⁷⁾ や *Pseudotsuga*⁹⁾ では茎頂の形成は子

葉の出現よりも早く、表層細胞の周辺平行分裂によってはじめられるが、ゴマではそのような明らかな兆候がないから、茎頂発現を定義することが難かしい。一方 Spurr¹¹⁾ は子葉と幼芽とを生ずる胚上端部を茎頂として解釈する。それは、子葉は‘葉’であり、茎頂の第一義的な属性の一つは葉を形成する能力である、という見解に基づく。ゴマにおいても、胚の上端部を最も若い茎頂と見なし、子葉-幼芽形成部域を、胚に現われた最初の頂端分裂組織と見なす方が便利である。したがって茎頂は胚の上に創始されるのではなくて、最初に“未熟な”頂端分裂組織があって、それが発育を通じて一定の構造をもつように発展する、と解釈される。したがって、epiphysis (Souèges, 1934)¹⁷⁾ は頂端分裂組織の一発達段階と見なされる。Epiphysis は胚細胞の分化の面から見れば、前述のように、胚における最後の残余分裂組織である。

ここまでの段階は、茎頂発達の第一期であって、子葉の形成はこの幼ない茎頂において行なわれる。次の段階で、十分に構成された茎頂への発展が行なわれるが、ゴマでは胚形成の間にはこの過程は完成されないで、発芽後数日たつてはじめて完全な層状構造を示すようになる。この茎頂発達の第2段階で第1葉が形成される。

茎頂と胚軸の前形成層との維管束系による連絡については *Juglans*⁸⁾、*Phlox*^{4,5)} などの胚で記載されているが、その接続の最初の状態はよく見られてはいない。ゴマで観察されたところでは、頂端分裂組織が子葉基部の空胞化した細胞によって隔離されたように見えたとき、子葉と直角な面内においては、

残余分裂組織の2本の索によって胚軸の前形成層と連絡されている。第1葉の形成と共に、この索は求頂的に前形成層化し、胚軸と頂端分裂組織との維管束による連絡が作られる。

5. 胚中心柱

胚軸における中心柱形成の重要な点は、維管束の移行部 (transition region) の成立にある。ここにおいて、茎部と根部とが接続されているのであるが、その移行組織の基本的配列は、その形成の最初の時期に決定される。すなわち中軸前形成層が維管束化する際、横断面に見られる原生木部と原生篩部の分化する位置は、胚軸における横断面のレベルに応じてきまっている。中心柱の下端、幼根の分裂組織と接するレベルでは2原型の放射維管束が現われるが、上方に進むにしたがって木部と篩部の位置が移動して、胚軸上部では2木部極と4篩部極を含む筒状の前形成層が見られる。更に子葉の中へ進むと、背軸側に篩部、向軸側に木部をもつ並立維管束が現われる。このような維管束型の移行が、中介生長をする胚軸で行なわれるためには、そのような順次に変化した配列が、その分化のはじまりから胚軸のレベルに応じて決定されていなければならない。

子葉と幼根は頂端生長をしつつ、それぞれ、茎部の特徴である並立維管束と、根の特徴である放射維管束とを形成する。これに対し胚軸は両者の間にあって、上端に近い程茎的であり、下端に近い程根の特徴に近い維管束系を形成する。それ故、上下両端からの、相反する影響が胚軸において作用し合って、この移行組織が決定される、という印象をうける。

文 献

- 1) Maheshwari, P., An Introduction to the Embryology of Angiosperms (1950).
- 2) Johansen, D. A., Plant Embryology (1950).
- 3) Nast, C. G., Lilloa 6: 163 (1941).
- 4) Miller, H. A., and Wetmore, R. H., Amer. Jour. Bot. 32: 588 (1945).
- 5) —, and —, ibid. 32: 628 (1945).
- 6) Reeve, R. M., ibid. 35: 65 (1948).
- 7) —, ibid. 35: 591 (1948).
- 8) Buell, K. M., ibid. 39: 194 (1952).
- 9) Allen, G. S., ibid. 34: 73 (1947).
- 10) —, ibid. 34: 204 (1947).
- 11) Spurr, A. R., ibid. 9: 36: 629 (1949).
- 12) —, ibid. 37: 185 (1950).
- 13) Sterling, C., ibid. 36: 184 (1949).
- 14) Hanawa, J., Bot. Mag. Tokyo 66: 98 (1953).
- 15) Hanstein, J., Bot. Abhandl. Bonn 1: 1 (1870).
- 16) Foster, A. S., Bot. Rev. 5: 454 (1939).
- 17) Souèges, R., Bull. Soc. bot. Fr. 81: 769 (1934).
- 18) Philipson, W. R., Biol. Rev. 24: 21 ((1949).
- 19) Meyer, C. F., Amer. Jour. Bot. 45: 341 (1958).
- 20) Kaplan, R., Planta 27: 224 (1937).
- 21) Clowes, F. A. L., New Phytol. 53: 108 (1954).
- 22) —, ibid. 55: 29 (1956).
- 23) —, Biol. Rev. 34: 501 (1959).
- 24) —, New Phytol. 57: 85 (1958).
- 25) Jensen, W. A., and Kavaljian, L. G., Amer. Jour. Bot. 45: 365 (1958).
- 26) Shimabuku, K., Bot. Mag. Tokyo 73: 22 (1960).

Summary

- 1) Late embryogeny and histogenesis in *Sesamum indicum* L. were described.
- 2) The protoderm of the embryo is established early by the periclinal division of the cells of the 8-celled embryo-globe: the cells of the surface layer produced by this division are divided only anticlinally thereafter, except for a few cells participating in the root-cap formation.
- 3) The tissue differentiation in the embryo starts with the appearance of cells with decreased stainability. The first such cells appear in the outer ground meristem, which makes the embryonic cortex, then follows the appearance of such cells in the inner ground meristem, which makes the pith in the hypocotyl. In consequence of the appearance of these less-staining regions, tissues whose cells are dark-staining and appear unaltered are blocked out as a procambial core and a presumptive region of cotyledons and plumule. The procambial core differentiates into the embryonic stele.
- 4) The presumptive region of cotyledons and plumule is regarded as an incipient, juvenile shoot apex. The shoot apex develops from the juvenile to the advanced structure through embryogeny. Even in the full-grown embryo, however, the apical meristem remains incompletely developed. No periclinal division occurs in the 2nd or 3rd cell layer at the leaf position prior to the formation of the first foliage leaves. This makes a contrast with the initiation of later leaves, which is preceded by periclinal divisions in the 2nd and 3rd layers. The apical meristem is connected with the procambium of the hypocotyl by two meristematic strands at opposite sides of the procambial cylinder in the intercotyledonary plane before the first leaf primordia are initiated.
- 5) The apical meristem of the radicle is organized at about the same stage with the cotyledons, earlier than the formation of the plumule. Initials of the root cortex and those of the epidermis and root-cap are distinguished from other cells, from the time of their very origin. The undermost cells of the procambial core, which are contiguous with the cortex initials, function as the initials of the root stele.
- 6) The embryonic stele is differentiated as a structure having the transitional pattern of vascular system between the cotyledons and the root: its fundamental tissue pattern is already determined when the first protoxylem and protophloem poles appear.