

アジサイ (広義) の葉の解剖学的研究*

佐藤 嘉彦**

Anatomical Study of Leaves of *Hydrangea macrophylla* Group*

Yoshihiko SATO**

Summary: Leaves of five forma of *Hydrangea macrophylla* group listed below were anatomically investigated and many variations were found in the epidermal and mesophyll tissue.

- (1) *Hydrangea macrophylla* var. *macrophylla* forma *macrophylla*
- (2) *H. macrophylla* var. *macrophylla* forma *normalis*
- (3) *H. macrophylla* var. *megacarpa* forma *megacarpa*
- (4) *H. macrophylla* var. *acuminata* forma *acuminata*
- (5) *H. macrophylla* var. *angusta* forma *angusta*

There was no difference in the anatomical characters between two forma of *H. macrophylla* var. *macrophylla*. Their leaves were composed of one-layered epidermis, in which the outline of the cell walls was straight, and ten or more cell-layers of the mesophyll, of which adaxial two-three layers were palisadal. In other three forma, also, the epidermis was one layer of cells, but the outline of cell walls was curved inwardly or outwardly. The palisade tissue was composed of only one layer of cells. It is known that section *Hydrangea* possesses unicellular hairs with a hillock-like structure at their base (STERN, 1978). Besides the hairs, unicellular hairs without a hillock-like structure at their base were found. These variations are fully expected to have an important significance, when an intra-specific relationship of *H. macrophylla* or/and an inter-specific one of the genus *Hydrangea* will be discussed in future.

*横浜国立大学教育学部理科教育実習施設研究業績14号

**横浜国立大学教育学部理科教育実習施設 (Manazuru Marine Laboratory for Science Education, Faculty of Education, Yokohama National University)

アジサイ (*Hydrangea macrophylla*) の所属するアジサイ属 (*Hydrangea*) を、ENGLER (1928) と BENTHAM & HOOKER (HOOKER, 1865) は、ユキノシタ科 (Saxifragaceae) の一属として扱っている。近年でも、THORNE (1976) はアジサイ属のこの扱いを受け継いでいる。日本で出版されている図鑑や植物誌などでは、ENGLERの分類体系を採用しているものが多いために、アジサイ属をユキノシタ科の一属として扱っているものが多い。しかし、HUTCHINSON (1959) と AIRY SHAW (1966) は ENGLERのユキノシタ科を十数の科に細分し、その一つにアジサイ科 (Hydrangeaceae) を設け、これにアジサイ属を収容している。CRONQUIST (1981) は ENGLERのユキノシタ科を草本性の種によって構成される科 (Saxifragaceae, ユキノシタ科) と木本性の二科 (Hydrangeaceae, アジサイ科; Grossulariaceae, スグリ科) に分割し、アジサイ属をアジサイ科の代表的な属の一つとみなしている。TAKHTAJAN (1980) も CRONQUIST (1981) と同様にアジサイ科を設けてアジサイ属を収容している。しかし、TAKHTAJANはユキノシタ目 (Saxifragales) の、CRONQUISTはバラ目 (Rosales) の一科と、アジサイ科をみなしている。このように、アジサイ属はまだ分類学的な扱いが定まっていない分類群の一つであると考えることができる。

形態学はこれまでに植物群の類縁関係の解析におおいに貢献してきた (EAMUS, 1956)。しかし、アジサイ属を初めとし、これと近縁な関係にあると考えられている木本性の分類群たとえばウツギ属やバイカウツギ属などの形態学的な研究は十分ではなく、断片的なものばかりである (STERN, 1978)。STERNはアジサイ属の多くの種の葉の比較解剖学的研究を行い、Mc CLINTOCK (1957) が提唱したアジサイ属をアジサイ節 (Section *Hydrangea*) とコルニディア節 (Section *Cornidia*) に分ける考えを支持している。さらに、彼の研究から、アジサイ属の葉には種による変異がありそうに伺うことができる。筆者はアジサイ属とこれに近縁な関係にある分類群の比較形態学的研究、特に発生学的な立場からの調査を行っている (SATÔ & INOUE, 1985, 1986; INOUE, SATÔ & KO-BAYASHI, 1988) が、この一連の調査の一つとして、アジサイ (広義) の葉の解剖学的研究を始めた。この研究はまだ緒についたばかりであるが、葉の横断切片でみられる解剖学的構造に、変種毎に相違がみられることを推測できる事実を観察できた。そこでこれまでの調査の結果をここにまとめてみた。

材料及び方法

この論文では次の5種類の葉の解剖学的な比較を行う。

- (1) アジサイ *Hydrangea macrophylla* var. *macrophylla* forma *macrophylla*
- (2) ガクアジサイ *H. macrophylla* var. *macrophylla* forma *normalis*
- (3) エゾアジサイ *H. macrophylla* var. *megacarpa* forma *megacarpa*
- (4) ヤマアジサイ *H. macrophylla* var. *acuminata* forma *acuminata*
- (5) アマガリアマチャ *H. macrophylla* var. *angusta* forma *angusta*

これらの種類は落葉性の灌木である。材料として用いた葉は茎上ではほぼ成長を終えた普通葉で、1988年の9月末から11月初めに採集された。アジサイ (狭義) の葉は神奈川県

県藤沢市で永く栽植されている株から、そしてガクアジサイの葉は同じく藤沢市江ノ島の島内に自生している株から、アマギアマチャの葉は伊豆半島の八丁の池付近に自生している株からそれぞれ採集された。ヤマアジサイは山梨県清里の横浜国立大学教育学附属野外教育実習施設内に自生している株から、エゾアジサイは青森県酸ヶ湯温泉近くの東北大学理学部附属八甲田山植物実験所に栽植されていた株から、それぞれの枝を採集し、横浜市の横浜国立大学の構内に挿し木で増やし、それぞれの葉を採集した。なお、例えばヤマアジサイとエゾアジサイには移行形があり、同定の大変に難しい個体も知られている（倉田，1976）が、今回の調査にはそれぞれの典型的と思われる個体から得た材料を用いた。採集された葉は直ちに FAA で固定され、第3ブチルアルコール・エチルアルコールシリーズで脱水されたのちに、ヒストセック（Histosec, メルク製包埋剤）に包埋し、およそ10 μ mの厚さの連続切片を作り、それをヘマトキシリンとファストグリーンで染色し観察した。

観 察

(1) アジサイ（狭義）とガクアジサイ

アジサイ（狭義）とガクアジサイの葉の解剖学的な特徴には特筆すべき相違は認められない。表皮は向軸側及び背軸側ともに一層で、表皮細胞は直方体状で整然と配列しており、葉脈の肋の部分を除いて、葉身の両表面はほとんど凹凸はなく平坦である（Fig. 1A）。また、表皮と葉肉組織の境界にある細胞壁も直線的で、表皮細胞が葉肉組織の方向へ膨れることは少ない。向軸側の表皮細胞は背軸側のものに比べて大形で、大気と接している表面の細胞壁はかなり肥厚している。向軸側表皮の細胞には葉緑体はほとんどみられないが、背軸側表皮細胞には多少葉緑体が見られる。背軸側表皮には表皮細胞と同一レベルに気孔が散在している。孔辺細胞の腹側の細胞壁は背側に比べて極端に肥厚している（Fig. 1B）。アジサイ（狭義）とガクアジサイでは、双子葉植物の孔辺細胞ではよくみられる呼吸腔への開口部に作られる孔辺細胞のひさし状の構造（lower ledge）（ESAU, 1965）は作られないが、植物体外への開口部にはひさし状の構造（upper ledge）が必ずよく発達する。今回の調査に用いられたプレパラートでは、毛や毛の落ちた痕跡などをみることはできなかった。葉身は厚く、葉肉は十層以上の細胞層で構成されている（Fig. 1A）。横断切片の中央部の組織には大きな細胞間隙がみられ、構成する細胞も丸味を帯びている。背軸側の表皮下一二層の細胞群は中央部のものに比べて丸味が少なく、細胞間隙は小形である。この両細胞群は海綿状組織と考えられるが、細胞に含まれる葉緑体は大形であまり多くなく、染色性は低い。一方、向軸側の表皮下第一層の細胞群は、表皮と直角の方向に伸びた直方体状の形で、整然と密に並んでいる。葉緑体は海綿状組織に含まれるものに比べて、やや小形であるが染色性は高い。第二—三層目の細胞群には細胞間隙も侵入しており、その細胞は海綿状組織の細胞と表皮下第一層目の細胞の中間的な形状を呈している。しかし、その細胞は表皮下第一層の細胞群と同様に表皮と直角の方向にやや長く、小形で染色性の高い葉緑体を含んでいる。そのために向軸側の表皮下にある二—三層を柵状組織と考えることができる。網状脈の側脈は海綿状組織の上部に位置し、主脈に比べてあきらかに細く、一層の維管束鞘に包まれている。

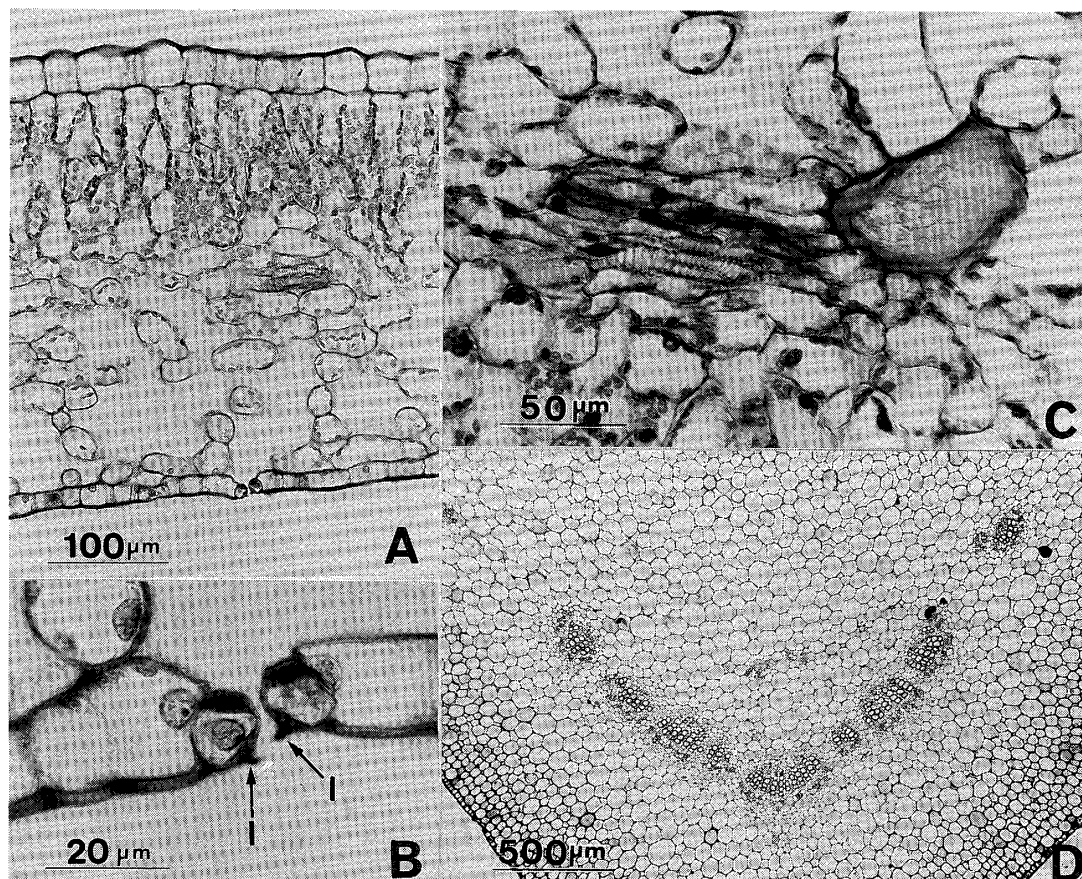


Fig. 1. *Hydrangea macrophylla* var. *macrophylla* forma *macrophylla* (C,D) and forma *normalis* (A, B)

A. Transverse section of blade. B. Stoma. (1: upper ledge) C. Vascular bundle and cell with crystal of calcium oxalate. D. Transverse section of midrib.

維管束鞘の細胞は海綿状組織の細胞と葉緑体の形状や数などに顕著な相違は認められないが、維管束の走行方向に長く伸びた形をしている。さらに、維管束鞘の細胞の中には凸レンズ状に特に大きくなり、その中に非常に大きな蔞酸カルシウムの結晶が含まれていることがある (Fig. 1C)。主脈は大変に太く、葉の背軸側に太い中肋の顕著な隆起がみられる。この中肋には、中肋の背軸側の表面にほぼ並行に多数の太い並立維管束の群があり、さらにこの維管束群の上部で、中肋の中心部に非常に細い数本の維管束群が認められる (Fig. 1D)。

(2) エゾアジサイ

表皮は向軸側及び背軸側ともに一層で、細胞は薄く偏平な形をしており、肋の部分を除いて、両表面は平坦である (Fig. 2A)。しかし、表皮細胞の葉肉側の壁はやや葉肉側に膨れている。大気と接している細胞壁では、アジサイ (狭義) とガクアジサイでみられるような顕著な肥厚はない。葉緑体は背軸側では多少存在しているが、向軸側の表皮細胞にはほとんどみられない。気孔 (Fig. 1B) は背軸側表皮にみられ、表皮細胞と同一レベルに存在している。また気孔の形状はアジサイ (狭義) やガクアジサイの気孔とまったく変わりはない。毛は向軸側及び背軸側の両表面に疎らに散在している。毛は、染色性が高く内部の詳細な構造の観察は十分でなかったが、その表面に小さな突起状構

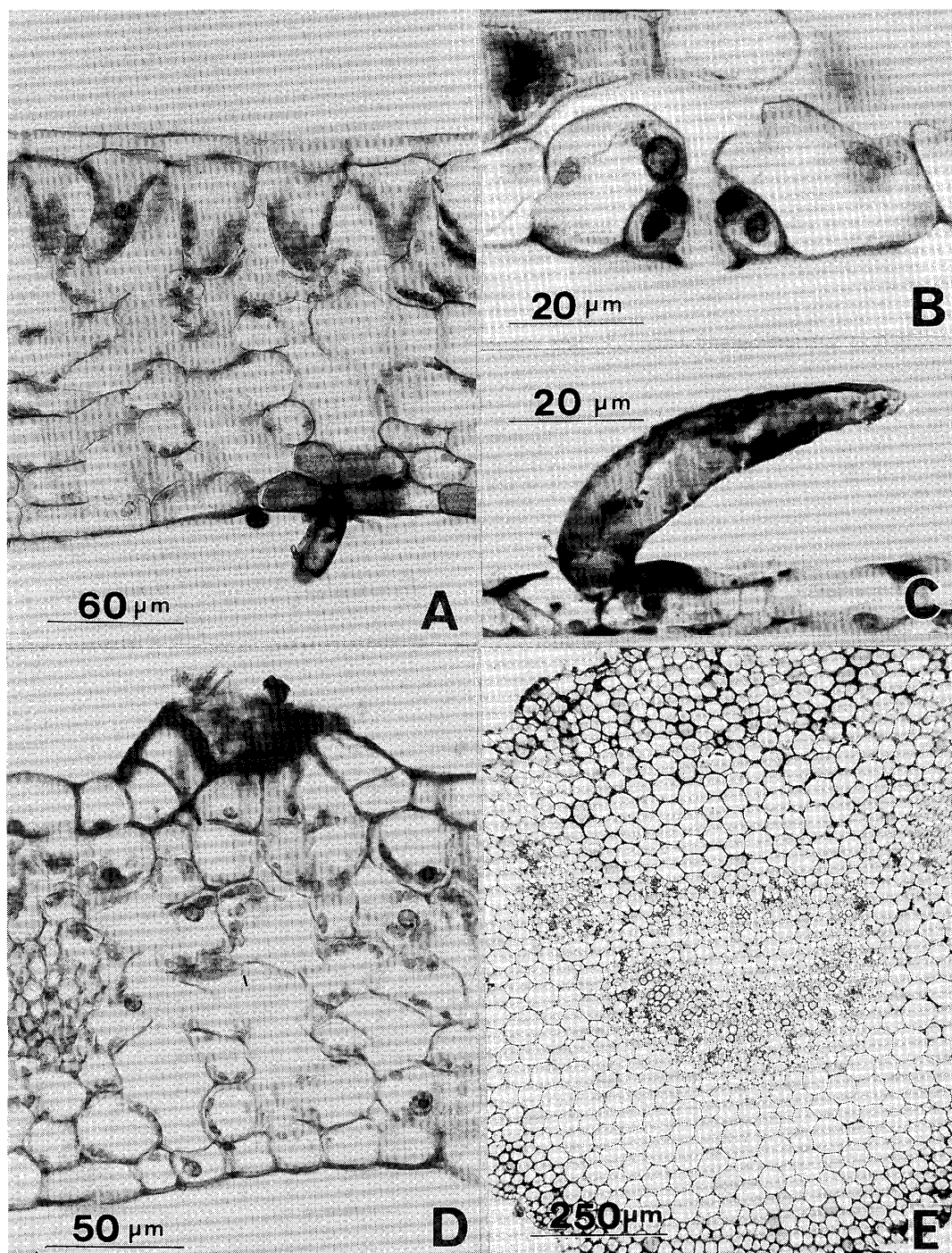


Fig. 2. *H. macrophylla* var. *megacarpa* forma *megacarpa*

- A. Transverse section of blade. B. Stoma. C. Hair without hillock-like structure at its base. D. Transverse section of blade near leaf margin. Note a hillock-like structure at the upper surface. E. Transverse section of midrib.

造を持つ単細胞である (Fig. 2C)。この単細胞性の毛のみられない葉縁部の両表面に、数細胞からなる小丘状の構造がみられる。この小丘状構造の頂部には何か構造があったことを推測させる痕跡が認められる (Fig. 2D)。葉身はアジサイ (狭義) やガクアジサイほど厚くはない。葉肉は通常は五―七層の細胞層で構成されており、細胞層が十層を超える葉肉を観察していない。向軸側の表皮下第一層目の細胞層はかなり大形の細胞で構成されており、アジサイ (狭義) やガクアジサイほど形が定まっておらず、細胞間隙の侵入もみられる (Fig. 2A)。この層の細胞には染色性の高い葉緑体が多数含まれている。第二層目よりも下部の葉肉組織では、細胞は表皮に沿って並行に伸びた扁平な形をしており、細胞間隙が目立って存在している。第一層目の細胞中の葉緑体に比べて、この細胞中の葉緑体は少数で染色性も低い。背軸側の表皮下第一―二層では、葉肉の中央部に比べて、細胞がやや密に配列し、細胞間隙も小形化している。エゾアジサイの葉肉組織では向軸側の表皮下第一層だけが柵状組織で、残りは海綿状組織とみなすことができる。アジサイ (狭義) とガクアジサイと同様に、脈系は網状脈で、主脈に比べて側脈はかなり細い。側脈と維管束鞘の形状はアジサイ (狭義) やガクアジサイと同じであり、蔞酸カルシウムの結晶を含む細胞もみられる。中肋の背軸側表面にほぼ並行に太い維管束群があることはアジサイ (狭義) とガクアジサイに変わりはないが、その上部で中肋の中心部にある維管束群は、アジサイ (狭義) とガクアジサイに比べて、かなり太く発達している (Fig. 2E)。

(3) ヤマアジサイ

表皮は向軸側及び背軸側ともに一細胞層 (Fig. 3A) で構成されており、細胞はアジサイ (狭義) やガクアジサイ、エゾアジサイより不定形で丸味を帯びている。向軸側の表皮細胞では、大気と接している細胞壁は他の部分よりも肥厚しており、細胞は外側にやや膨れる程度であるが、葉肉組織と接する細胞壁はエゾアジサイよりも顕著に内側 (葉肉側) に凸状に膨らんでいる (Fig. 3A)。背軸側の表皮細胞は向軸側の表皮細胞よりも小形のものが多く、各細胞は形が様々で、背軸側の表皮細胞以上に丸味を帯びている (Fig. 3C)。そのため背軸側の表面にはかなりの凹凸がみられる。向軸側及び背軸側の表皮細胞にはほとんど葉緑体はみられない。背軸側の表皮にみられる気孔は表皮細胞と同一レベルにあり、形状はアジサイ (狭義) やガクアジサイ、エゾアジサイとほとんど変わりはない。また、しばしば背軸側には毛がみられる (Fig. 3A)。毛は単細胞で、エゾアジサイの単細胞性の毛と同様に表面には多数の小さな突起状の構造がみられる。葉肉組織はエゾアジサイとほぼ同じように五―七層の細胞層で構成され、表皮下第一層だけが柵状組織で、残りは海綿状組織とみなすことができる。柵状組織では細胞はエゾアジサイほど不定形ではないが、アジサイ (狭義) やガクアジサイほど形は整っておらず、細胞間隙もしばしばみられる。網状脈の側脈の維管束や維管束鞘 (Fig. 3C) の形状はアジサイ (狭義) やガクアジサイ、エゾアジサイと変わりはなく、蔞酸カルシウムの結晶もみられる。中肋の中の維管束の群はエゾアジサイとよく似ており、中肋の背軸側表面に並行で並んでいる維管束群のほかに、中肋の中心部にある維管束群はアジサイ (狭義) やガクアジサイのものよりもかなり太く発達している (Fig. 3D)。

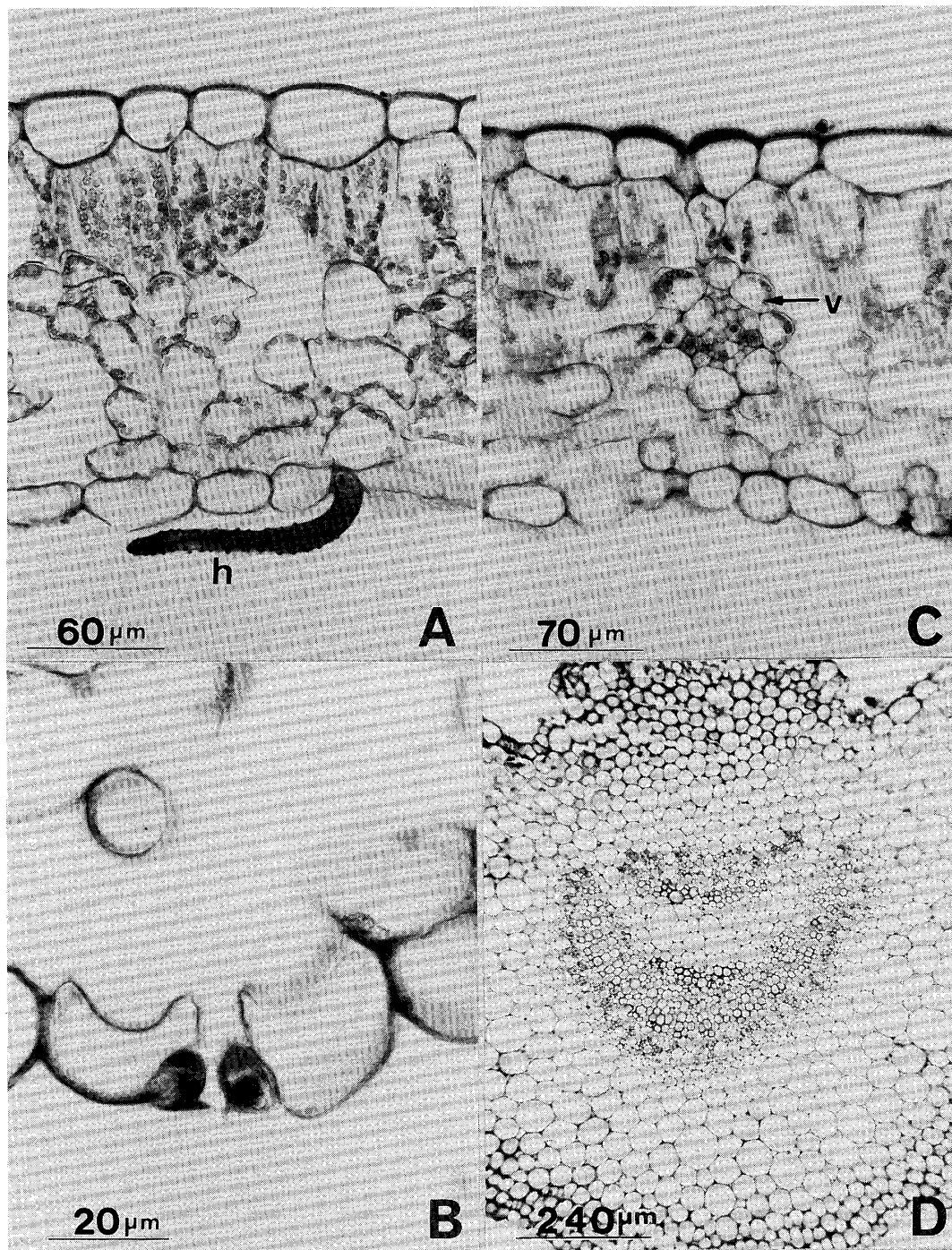


Fig. 3. *H. macrophylla* var. *acuminata* forma *acuminata*

A. Transverse section of blade. (h: hair without hillock-like structure at its base) B. Stoma. C. Transverse section of blade. (v: vascular sheath) D. Transverse section of midrib.

(4) アマギアマチャ

向軸側及び背軸側の表皮はもとに一層で、非常に丸味を帯びた不定形の細胞で構成されている (Fig. 4A)。両側の表皮細胞とも細胞壁は薄く、葉肉組織に接している細胞壁は葉肉側にはほとんど膨らんでいないが、ヤマアジサイの向軸側表皮の細胞とは逆に外側に向かって膨らんでいる。そのため葉身の両表面ともかなり凹凸がある。向軸側表皮細胞の大気側表面の細胞壁には細かい縞状の模様が顕著にみられる (Fig. 4C)。気孔 (Fig. 4B) はアジサイ (狭義) やガクアジサイ, エゾアジサイ, ヤマアジサイと同じ形状を持っているが、表皮細胞より高いレベルに存在するものが多い。中肋の向軸側の表面にヤマアジサイと同じ小突起状構造を持つ毛が存在している (Fig. 4D) が、今回の調査ではほかの部位に毛をみることはできなかった (Fig. 4E)。葉肉組織が五層以上の細胞層で構成されていることは稀で、ヤマアジサイやエゾアジサイよりも通常は薄い。柵状組織は不定形の大形の細胞で構成され、細胞間隙も介在しており、エゾアジサイの柵状組織によく似ている。海綿状組織全体に細胞間隙が非常によく発達し、アジサイ (狭義) やガクアジサイ, エゾアジサイ, ヤマアジサイでみられる海綿状組織内での細胞配列や細胞間隙の大きさの部域的な相違はみられない。葉脈は網状脈であるが、その側脈

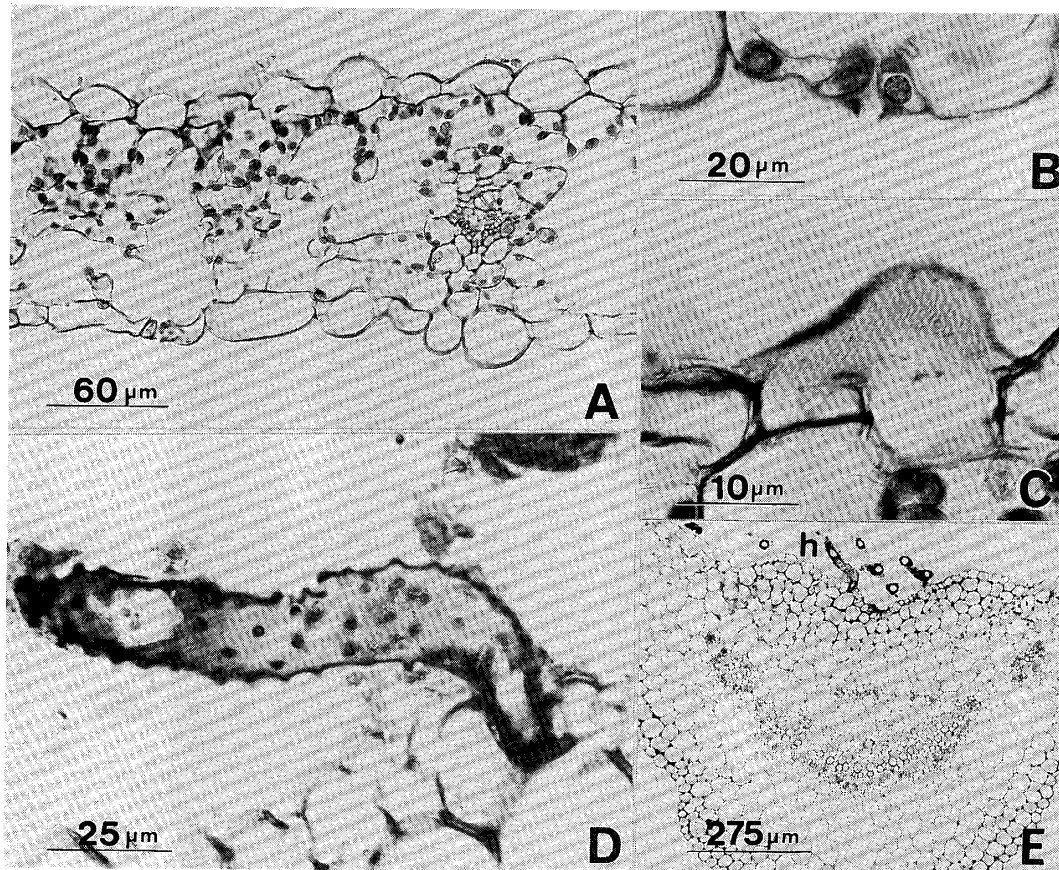


Fig. 4. *H. macrophylla* var. *angusta* forma *angusta*

A. Transverse section of blade. B. Stoma. C. Epidermal cell with fine stripe at its surface. D. Hair without hillock-like structure at its base. E. Transverse section of midrib. (h: hair without hillock-like structure at its base)

の維管束や維管束鞘の形状はアジサイ（狭義）やガクアジサイ、エゾアジサイ、ヤマアジサイと同じであり、蔕酸カルシウムの結晶もみられる。中肋の中の維管束群はエゾアジサイやヤマアジサイよりもアジサイ（狭義）やガクアジサイに似ており、中肋の背軸側表面にはほぼ並行に並んでいる維管束群に比べて、この維管束群の上部で中肋の中心部に位置する維管束群の発達はきわめて悪い (Fig. 4E)。

議 論

広義のアジサイには多くの変種や品種が記載されている。その中でアジサイ（狭義）とガクアジサイ、エゾアジサイ、ヤマアジサイ、アマギアマチャの四変種五品種の成熟した普通葉の葉身の横断切片でみられる構造的な特徴の記載を試みた。アジサイ（狭義）は関東地方南部の海岸に沿っておもに分布しているガクアジサイを品種改良することによって作り出された栽培品種と言われている（大場, 1988）が、そのためか、葉の組織学的な構造上、少なくとも今回の調査では、アジサイ（狭義）とガクアジサイには相違は認められなかった。また、今回調査した五品種では、孔辺細胞は upper ledge だけを持ち、lower ledge を欠いていること、中肋の中の維管束が二つの群に分かれていること、維管束鞘に蔕酸カルシウムの結晶がみられることなど、共通する特徴 (METCALFE & CHALK, 1950; STERN, 1978) を確認することができた。しかし一方では、次のように興味深い種内変異があることもいくつかみいだすことができた。

今回の調査では、アジサイ（狭義）とガクアジサイでは毛はみられなかったが、エゾアジサイやヤマアジサイ、アマギアマチャでは毛を確認できた。STERN (1978) によると、アジサイ属の毛には二種類ある。その一つは基部に低い小丘状の構造を持ち表面に小突起のみみられる単細胞性の毛である。他のものは基部の小丘状の構造がやや高く、その頂部に枝分かれをして平滑な表面を持つ多細胞性の毛である。さらに STERN (1978) は、一種だけ例外はあるが、アジサイ節の種の葉には前者の、コルニディア節には後者の毛がみられると報告している。STERN (1978) の報告した二種類の毛を、今回の観察では確認できなかった。しかし、エゾアジサイの葉の縁付近で、小丘状の構造を観察することができた。これは STERN (1978) の報告した単細胞性の毛の基部にある小丘状の構造 (STERN の Fig. 21-A) とまったく違いはない。アジサイ節で普遍的にみられる毛が、アジサイ（広義）でもみられることが確認できたと考えられる。さらに、今回の調査では、STERN (1978) もまったく報告していない基部に小丘状の構造を持たず表面に小突起を持つ単細胞性の毛が、エゾアジサイとヤマアジサイ、アマギアマチャで観察された。この毛がアジサイ属の他の種にも存在しているのか、さらにアジサイ属に近縁な属にもみられるのか、今後の詳細な調査が待たれる。

STERN (1978) は、アジアにおもに分布するアジサイ節と南北アメリカ大陸の亜熱帯地方におもに分布するコルニディア節を構成する種では、葉の組織学的な特徴がかなり違っていることを指摘している。彼によると、アジサイ節に属する種の普通葉は紙質の薄い葉身を持ち、向軸側表皮は一層で、柵状組織も一層で構成されているが、コルニディア節のものは革質の厚い葉身を持ち、向軸側表皮は二—三層で、柵状組織も二—三層で構成されている。アジサイ（広義）はアジサイ節の種である。エゾアジサイとヤマアジ

サイ、アマギアマチャの葉は、STERN (1978)が指摘しているアジサイ節の葉の組織学的な特徴をそのまま持っているが、アジサイ (狭義) とガクアジサイの葉は、向軸側の表皮は一層であるものの、他の三品種に比べると革質の厚い葉身を持ち、柵状組織は二―三層である。アジサイ (狭義) 及びガクアジサイでは、他の三品種に比べて、葉肉組織は二―三倍の厚さを持っている。これがアジサイ (狭義) とガクアジサイで柵状組織が他の三品種より厚いことに関係していると思われる。しかし、STERN (1978)の指摘があるので、アジサイ (広義) という種の中にこのような変異がみられることは大変に興味深い。種や節の間の類縁関係を考えるときに、アジサイ (広義) は今後興味ある存在になると期待される。さらにヤマアジサイやアマギアマチャの柵状組織には、エゾアジサイでは目立たないが、細胞間隙の侵入が目立ち、細胞は不定形化している。葉質の違いは葉肉組織の厚さばかりではなく、このような組織学的変異にも関係しているとみなすことができる。

アジサイ (広義) には表皮細胞の形態に変異がみられる。アジサイ (狭義) とガクアジサイの向軸側と背軸側表皮細胞の壁は直線的で、外側や葉肉側 (内側) に膨れて曲線的となるところはごく限られている。エゾアジサイでも、向軸側と背軸側の表皮細胞とも外側に膨れることはなく直接的であるが、内側の細胞壁はやや葉肉組織側へ膨れている。ヤマアジサイでは、向軸側表皮細胞と背軸側表皮細胞ではあきらかに形が異なっている。向軸側表皮細胞の外側の細胞壁は直線的であるが、内側の壁は顕著に葉肉側に膨らんでいる。一方、背軸側の表皮細胞は外側にも内側にも顕著に膨らんでいる。アマギアマチャの両側の表皮細胞とも、細胞壁は外側にも内側にも膨らんで、壁には直線的なところは少ない。

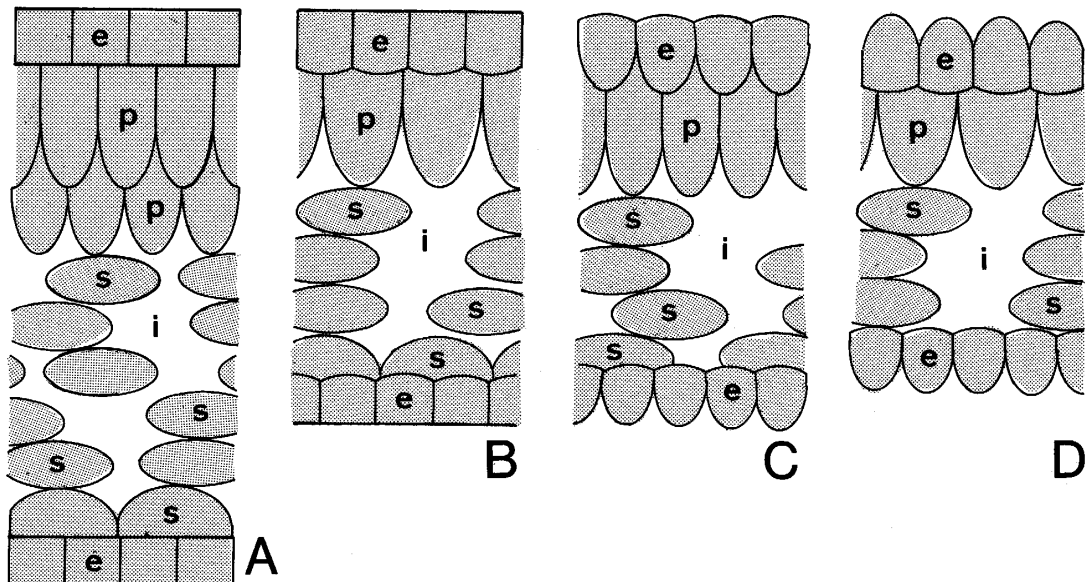


Fig. 5. Diagrams indicating anatomical variations of leaves of *Hydrangea macrophylla* group. (e; epidermis, i; intercellular space, p; palisade cells, s; spongy cells) A. *Hydrangea macrophylla* var. *macrophylla* forma *macrophylla* and forma *normalis* B. *H. macrophylla* var. *megacarpa* forma *magacarpa* C. *H. macrophylla* var. *acuminata* forma *acuminata* D. *H. macrophylla* var. *angusta* forma *angusta*

葉肉組織と表皮と組織学的な変異をまとめると Fig. 5のように模式化できる。この図から、エゾアジサイとヤマアジサイの葉の組織学的特徴はアジサイ（狭義）とガクアジサイの葉の組織学的な特徴とアマギアマチャの特徴をほぼ連続的に結び付けるものとみなすことができる。その変異の方向を決めることはできないが、変異に連続性がみられることは大変に興味深い。アジサイ属の種間のまたはアジサイ（広義）の種内の類縁関係を考える際に、葉の構造の比較は大きな意味を持つものと期待できる。

今回議論の対象とした特徴以外にも（例えば毛の微細な形態など）、アジサイ（広義）では表皮系に様々な変異がみられることが期待できる。表皮系の構造をさらに詳細に比較検討すべく今準備中である。近い将来その報告をするつもりでいる。

引用文献

- AIRY SHAW, H.K. (Reviser) 1973 A dictionary of the flowering plants & ferns, by J. C. WILLIS, 8th ed. Cambridge University Press, London.
- CRONQUIST, A. 1981 An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.
- EEMUS, A.J. 1956 Morphology of the angiosperms. McGraw-Hill, New York.
- ENGLER, A. 1928 Saxifragaceae. In A. ENGLER & K. PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2nd ed. 18a: 74-226.
- ESAU, K. 1965 Plant anatomy, 2nd ed. John Wiley & Sons, New York.
- HOOKE, J.D. 1865 Saxifragaceae. In G. BENTHAM & J.D. HOOKE, Genera plantarum 1. Lovell Reeve & Company, London.
- HUTCHINSON, J. 1959 The families of flowering plants. Vol. I. Dicotyledons, 2nd ed. Clarendon Press, Oxford.
- INOUE, S., Y. SATŌ & T. KO-BAYASHI, 1988 Embryo sac formation in one cultivar of *Philadelphus*. Bull. Yokohama City Univ. (Nat. Sci.), 39: 129-137.
- 倉田 悟 1976 原色日本林業樹木図鑑 第五巻 地球社, 東京.
- 大場章秀 1988 アジサイ. 園芸植物大事典 第一巻(塚本洋太郎総監修) 小学館, 東京.
- SATŌ, Y. & S. INOUE, 1985 Embryo sac formation of *Deutzia scabra*, *D. crenata* and *Philadelphus satsumi*. Journ. Jap. Bot., 60: 193-201.
- & ——— 1986 Embryo sac formation of *Deutzia crenata* forma *bicolor*. Journ. Jap. Bot., 61: 33-40.
- STERN, W.L. 1978 Comparative anatomy and systematics of woody Saxifragaceae. *Hydrangea*. Bot. Journ. Linnean Soc., 76: 83-113.
- TAKHTAJAN, A. 1980 Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). Bot. Rev., 46: 225-359.
- THORNE, R.F. 1976 A phylogenetic classification of the Angiospermae. Evolutionary Biology, 9: 35-106.