

審 査 の 結 果 の 要 旨

氏 名 石 網 史 子

ハスは主にアジアで有用植物として栽培され、地下茎（レンコン）、葉、種子、花の各部位は、食用、薬用、観賞用と幅広く利用されてきた。日本におけるハスの園芸的価値は高く現在も利用されているが、必ずしも盛んではない。その理由の一つに、利用者が望む時期に開花を誘導する技術が確立されていないことが挙げられる。本研究では、まずハスの頂芽中に形成された各器官の形態と形成順序の観察を行い、器官形成と分枝について明らかにした。次にハスの花芽分化が生長過程のどの段階で起こるかを明らかにした。本論文は5章で構成されている。第1章では、本論文の背景を概説した。

第2章ではハスの器官形成と分枝について、走査型電子顕微鏡と光学顕微鏡を用いた形態観察と *SHOOT MERISTEMLESS (NnSTM)* 遺伝子発現を指標とした *in situ* ハイブリダイゼーション解析を行い頂芽と各器官の形成順序、器官の形態、SAMの位置について明らかにした。先行研究ではハスの器官形成と分枝についていくつかの相異なる解釈が述べられており、統一した理解が得られていなかった。本章の結果を先行研究の結果と比較し、先行研究間の相違点の2点について結論を示した。先行研究間の第1の相違点は、分枝様式が仮軸か単軸かである。第2の相違点は、前出葉の枚数と側枝の葉序である。

第1の相違点について、ハスは単軸生長と解釈した。主な理由は次の4点である。①種子中に形成されていた第4節までは、典型的な単軸生長である。②第5節以後、最初に花芽が形成されるまでの間は、花芽とは無関係な生長であり普通葉向軸側基部に形成される前出葉と見られる2枚の葉を生じるシュートを側枝とする単軸生長が続いていると考えられる。主軸の片側に1枚の鱗片葉、その反対側にもう1枚の鱗片葉と1枚の普通葉が同一側に形成される、すなわち主軸の両側に1枚ずつ規則的に葉が形成されないことは単軸生長におけるハス固有の葉序と考えられる。③花芽が形成されるようになってからの生長においても、このハス固有の葉序が継続されることから、単軸生長も継続していると考えられる。したがって花芽は側生であり、その発生位置から普通葉と軸の同一側に形成される鱗片葉の腋芽とみなされる。④ *NnSTM* の発現解析の結果、普通葉が花芽より先に分化し発達していることが示された。すなわち本論文で腋芽であると解釈する花芽が主軸上の器官よりも遅れて発達することを示しており、単軸説と矛盾しない。

第2の相違点について、本研究で観察したすべてのサンプルで2枚の前出葉が向軸側に形成され、側枝の1枚の鱗片葉は、背軸側に生じ、もう1枚の鱗片葉と側枝の普通葉は向

軸側に形成されていることを確認した。この性質についてはすべての側枝で変化がない事を確認した。

第3章では、ハスの花芽形成期の特定を目的とした。生育開始から休眠までの間のどの時点で花芽形成が開始するか、またすべての節に形成されるかは不明のままであった。本章では、これらの疑問点を明らかにするために、栄養繁殖した植物体と種子から栽培した植物体を経時的に掘り出し、各節における花芽形成の有無と花芽の形態を観察した。また、生長過程のどの時点から花芽形成が開始するかを明らかにするために、種子から栽培した植物体を経時的に形態観察するとともに花メリステムアイデンティティ遺伝子の一つである *APETALA1* (*NnAPI*) 遺伝子を指標とした発現解析を行った。

形態観察の結果、栄養繁殖で栽培し十分に生長した植物体では、形成されたすべての主軸の普通葉の背軸側基部に花芽の形成が認められた。また、休眠期にはいる直前の生育期終盤に形成された頂芽内の節にも花芽が形成されていた。生育期間中に形成されたすべての節で花芽が形成されているにもかかわらず、開花した数は限られていた。開花しなかった花芽は発達途中で枯死しており、枯死に至った花芽の発達ステージはそれぞれ異なっていた。完熟種子と発芽初期の植物体では、種子の中に形成されていた第1節から第4節までと発芽後形成された第5節から第10節には花芽形成は確認されなかった。第11節以降には花芽形成が確認された。

NnAPI の発現を定量 RT-PCR により経時的に調べた結果、播種後7日から14日にかけて、種子から第6節から第10節が形成されるのと同時期に *NnAPI* の発現も上昇していた。さらに、播種の時期を変えて同様の実験を行ったが、同じ結果が得られたことから、*NnAPI* の発現の変化は日長に依存していないことが示唆された。以上の結果から、発芽後、第6節から第10節が形成される過程で、生殖生長へ相転換し、それ以降常に各節に1つの花芽が形成されていくことがわかった。

第4章では、本論文で得られた結果を考察している。本研究の結果、ハスは単軸生長と解釈した。ハスは播種後生育が開始するとまもなく日長には関係なく相転換が起こり、花芽形成のプロセスが開始されることが示唆された。花芽は、十分に生長した植物体では形成されるすべての普通葉基部に形成されるが、その多くは発達途中で枯死したことがわかった。第5章では摘要として本論文全体をまとめた。

これらの研究成果は、ハスの園芸的に利用する上での基礎的知見として、学術上応用上寄与するところが少なくない。よって、審査委員一同は本論文が博士（農学）の学位論文として価値あるものと認めた。