

令和 2 年 6 月 5 日現在

機関番号：14603

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2015～2019

課題番号：15H02405

研究課題名(和文)花幹細胞におけるポリコム因子の導入、排除およびリン酸化シグナルによる活性調節

研究課題名(英文)Regulation of Polycomb activities in floral stem cell control

研究代表者

伊藤 寿朗(Ito, Toshiro)

奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・教授

研究者番号：90517096

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 30,900,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、植物の生殖過程において種子をつけるために複数の遺伝学的経路がどうやって花幹細胞の増殖を抑制するのかを解明した。特に転写因子であるKNUCKLESは、花幹細胞の維持に必須のWUSCHEL遺伝子をエピジェネティクスを介した多段階の制御により不活性化する(Plant Cell 2019)。また、それとは独立して働く2つの転写因子SUPERMAN, CRABS CLAWはともにオーキシシンシグナルの制御を介して、花幹細胞の増殖抑制に作用していることを示した(Nat Comm 2017, 2018, EMBO J, 2018; Front. Ecol. Evol.2019)。

研究成果の学術的意義や社会的意義

花がおしべやめしべをつくり、次世代の種を残すためには、花の元となる幹細胞が十分に増殖した後に、増殖を止める必要がある。私達は、花のつぼみの中心部にあり花の元となる幹細胞の増殖を止める詳細な仕組みを世界に先駆けて明らかにした。特にヒストン修飾やクロマチンの構造を変化させるエピジェネティック制御因子が作用することで、幹細胞制御因子や植物ホルモン制御因子の発現制御に働く。この成果により、花の大きさや数などが調節できるようになれば、園芸植物の花の改良や穀物類の増産などが期待できる。

研究成果の概要(英文)：In Arabidopsis flower development, expression of the stem cell determinant WUSCHEL (WUS) is negatively regulated by multiple genetic pathways, composed of receptor kinases and transcription factors (Plant Reproduction, 2018). We show that the zinc finger transcription factor KNUCKLES (KNU) directly binds to WUS and terminate WUS expression in two steps (Plant Cell 2019). KNU causes eviction of the SWI/SNF chromatin remodeling factor and then recruits Polycomb repressive complex 2 (PRC2) group complex to silence WUS. In parallel to KNU, two other transcription factors SUPERMAN (SUP) and CRABS CLAW (CRC) are expressed to surround the stem cells in two consecutive manners. SUP interacts PRC2 and fine-tunes local auxin signaling by negatively regulating the expression of the auxin biosynthesis genes (EMBO J, 2018). CRC controls floral meristem determinacy through the regulation of auxin homeostasis and biosynthesis, thus repressing WUS (Nature Comm 2017; 2018).

研究分野：植物発生分子遺伝学

キーワード：発現制御 発生・分化 エピジェネティクス

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

今や高校生物の教科書に載る花形成の ABC モデルが提唱されて、二十年あまりが経つ (Bowman et al. *Development* 112, 1, 1991; Coen & Meyerowitz *Nature* 353, 31, 1991)。シロイヌナズナを主とするモデル植物の遺伝学的解析から始まった花発生の研究は、その後の分子遺伝学、ゲノミクスにより大きく進展した。ABC 遺伝子がクローニングされ、下流遺伝子の発現プロファイル、ゲノムワイドな結合性も明らかにされつつある (Ito, *Current Opinion in Plant Biol.* 14, 53, 2011; Prunet & Jack, *Methods in Mol. Biol.* 1110, 3, 2014)。申請者らは ABC 遺伝子のうち、雄しべ、雌しべの決定、花幹細胞の増殖抑制の機能を持つ C クラスのホメオティック転写因子 AGAMOUS (AG) の活性誘導系を確立し、下流で器官形成にかかわる遺伝子カスケードを解明してきた (Ito et al. *Nature* 430, 356, 2004; Ito et al. *Plant Cell* 19, 3516, 2007; Ito, Ng et al. *PLoS Biology* 7, e1000251, 2009)。AG のターゲット遺伝子は、花発生過程において時期や細胞に特異的な発現をしている。しかし、一つのホメオティック転写因子が、複数の下流遺伝子をどのように時空間特異的に制御しているのかは、植物のみならず、動物の形態形成研究においてもほとんど明らかとされていない。

我々は、複数の花が同調した発生過程を示すトランスジェニック植物体を作製し、発生時間特異的な制御機構の解析を行った。花の幹細胞の増殖活性を抑制するタイミングの制御には、KNUCKLES (KNU) と呼ばれる核タンパク質が重要な役割を果たす (Ito, Sun et al. *Genes & Development* 23, 1791, 2009)。花幹細胞では、AG が KNU を誘導し、2 日遅れて KNU が幹細胞の決定因子である WUSCHEL (WUS) を抑制するという転写経路を形成している。さらに我々は、KNU の発現タイミングの制御には、ポリコム因子によって導入・維持される抑制的ヒストン修飾 H3K27me3 が働いており、AG が KNU 座に直接結合することで、抑制的ヒストン修飾の維持に必要なポリコム因子を「排除」することを示した (Ito, Sun et al. *Science* 343, 505, 2014)。すなわち、ポリコム因子の排除後、抑制的ヒストン修飾は細胞周期の進行に伴って希釈される。これにより KNU 遺伝子が数日間のずれをともなって誘導されるというバイオタイマー機構を提唱した (Ito, Sun et al. *Science* 343, 505, 2014)。また、我々の当時の予備データより、KNU の発現制御以外にも、花幹細胞の増殖と分化をつかさどる転写因子の発現制御にはポリコム因子がかかわっており、転写の正負の制御はこれまで予想とはまったく異なった作用機構であることが示唆された。ポリコム因子はほぼすべての細胞において発現しているため、ポリコム標的遺伝子の時間軸に沿った空間特異的な発現はポリコム因子の導入と排除によりもたらされていると考えられたが、その分子機構はほとんど分かっていなかった。また、遺伝学的な解析から、花幹細胞の増殖抑制過程には AG 以外にも、機能しているリン酸化シグナル系や別の転写因子が作用していることが知られていた (Prunet & Jack, *Methods in Mol. Biol.* 1110, 3, 2014)。しかし、その分子遺伝学的な相互作用および下流の制御機構は未解明なままである。

2. 研究の目的

本研究の目的は、花幹細胞の増殖と分化制御にかかわる遺伝子系路を解明し、とくにポリコム因子に着目したエピジェネティック制御の分子機構を解明することである。ポリコム因子はほぼすべての細胞において発現しており、ポリコム標的遺伝子の時間軸に沿った空間特異的な発現は個々の遺伝子におけるポリコム因子の導入と排除によりもたらされていると考えられる。本提案では、ポリコム因子の特定ゲノム領域への導入、そこからの排除やタンパク質修飾を介した活性調節系路を解明することにより、時空間特異的な遺伝子発現制御にかかわるポリコム因子の活性調節機構を明らかにする。具体的には、花幹細胞の増殖抑制にかかわる転写因子として、

我々がこれまでに解析してきた KNU の他、遺伝学的に同定されながらも 20 年間もの間、その下流ターゲット遺伝子が解明されていない SUPERMAN および CRABS CLAW に着目する。それぞれの鍵ターゲット遺伝子の同定、その制御にかかわるポリコム因子の活性制御機構の解明を行う。以上の研究を通して、花幹細胞の増殖制御機構を解明し、さらに植物発生における時空間特異的な遺伝子発現制御のパラダイムシフトをめざす。

3 . 研究の方法

花幹細胞の増殖抑制過程における遺伝子カスケードと制御機構を分子遺伝学的に解明する。KNU によって、WUS プロモーター上にポリコム因子が導入される機構の解析として、KNU がどのようにして WUS 遺伝子の転写抑制を行うのかを解析する。まず、*knu* 突然変異体を用いたクロマチン免疫精製(ChIP)アッセイによりポリコム因子の結合性、および抑制的ヒストン修飾 H3K27me3 の導入が KNU 依存的であるかどうかを解析する。次に KNU タンパク質のタンパク質複合体を同定することにより、KNU とポリコム因子の結合性を解析する。さらに、ポリコム因子の突然変異体背景でのエピトープタグのついたポリコム因子による相補体を用いて、時間軸に沿ったポリコム因子の結合性を解析する。

SUPERMAN (SUP)および CRABS CLAW (CRC)転写因子の突然変異体および活性誘導系を用いて、発現プロファイリングを行う。とくに、SUP は花発生初期 (stages 3-4)、CRC は花発生中期 (stages 6-7)に機能するため、花発生同調系 (1 の背景に記載)を活用することで、それぞれの転写因子が機能する花芽をサンプリングすることが可能となり、これまでに実現されなかった高感度高精細プロファイリングを行う。ChIP により直接のターゲットを同定し、時間軸に沿ったヒストン修飾マーク、ポリコム因子の結合性を解析する。さらに、転写因子複合体を Y2H, IP-MS 法により解析する。

4 . 研究成果

花幹細胞の増殖抑制過程における CLAVATA リン酸化シグナル系路、AG 系路、SUP 系路の分子遺伝学的解析を行い、それぞれが独立した系路で機能することを示した (Uemura et al. *Plant Reproduction* 2017)。さらに遺伝学的に同定されながらも 20 年間もの間、その下流ターゲット遺伝子が解明されていなかった SUP や AG の直接の下流遺伝子である CRC はオーキシシグナルを制御することで花幹細胞の増殖抑制に機能していることを示した (Yamaguchi et al. *Nature Communications* 2017; Xu et al. *EMBO Journal* 2018; Yamaguchi et al. *Nature Communications* 2018)。特にポリコム因子を介した遺伝子発現制御に着目することにより、ポリコム因子の導入、維持および排除機構を明らかにしてきた (Xu et al. *EMBO Journal* 2018; Yamaguchi et al. *Nature Communications* 2018; Sun et al. *The Plant Cell* 2019)。以上の研究を通して、花幹細胞の増殖制御機構を解明し、さらに植物発生におけるポリコム因子を介した時空間特異的な遺伝子発現制御機構を解明することが出来た。また、ポリコム因子と拮抗的な機能をもつヒストン脱メチル化酵素による環境応答過程における発現制御機構も解明した (Wu et al. *Plant, Cell & Environment* 2019)。

本研究支援により計 22 報の論文報告を行った。うち、申請者である伊藤が責任著者として発表した原著論文は 10 報である。伊藤が共著者としての原著論文が 3 報、残りの 9 報は伊藤責任著者として、総説やコメントリーを公表した。次ページに伊藤が責任著者として発表した原著論文のうち、主な 6 報の成果について詳細をまとめる。

1. Sun, B., Zhou, Y., Cai, J., Shang, E., Yamaguchi, N., Xiao, J., Looi, L-S., Wee, W-Y., Gao, X., Wagner, D., and **Ito, T.** (2019) "Integration of transcriptional repression and Polycomb-mediated silencing of WUSCHEL in floral meristems" *The Plant Cell*, DOI: 10.1105/tpc.18.00450

遺伝学および生化学的解析により、KNUタンパク質によるWUS遺伝子の抑制にはKNUとポリコム因子の直接の相互作用による「導入」によりもたらされる抑制的ヒストン修飾H3K27me3が必要である。さらにH3K27me3の蓄積は抑制状態の維持に必要であるが、転写抑制の開始にはKNUによるSWI/SNF複合体であるSPRAYED (SYD)の結合阻害が機能していることを示した。KNUタンパク質のWUSプロモーターへの時間軸に沿った結合性の解明、遺伝学的な確証を得ることによりKNUによるWUSの二段階の転写抑制機構を明らかにした。すなわち、転写抑制はこれまでの予想とは異なり、活性化因子の結合阻害および抑制因子の導入という段階的に起きるという作用機構を解明した。(2019年6月9日付けの日経新聞にて、「めしべを作る遺伝子解明—食料増産に応用も」として紹介された)

2. Wu, J., Ichihashi, Y., Suzuki, T., Shibata, A., Shirasu, K., Yamaguchi, N., and **Ito, T.** (2019) "Abscisic acid-dependent histone demethylation during post-germination growth arrest in Arabidopsis" *Plant, Cell & Environment*, <https://doi.org/10.1111/pce.13547>, 2019

芽生えが外界ストレスにより成長停止する時のヒストン修飾酵素の働きを解明した。ABAシグナル系におけるヒストン脱メチル化酵素の働き、およびヒストンの脱メチル化酵素によるABAシグナルにおける新規フィードバック系を解明した。

3. Yamaguchi, N., Huang, J., Tatsumi, Y., Abe, M., Sugano, S.S., Kojima, M., Takebayashi, Y., Kiba, T., Yokoyama, R., Nishitani, K., Sakakibara, H., and **Ito, T.** (2018) "Chromatin-mediated feed-forward auxin biosynthesis in floral meristem determinacy" *Nature Communications* 9, DOI 10.1038/s41467-018-07763-0.

花幹細胞の増殖抑制に機能するCRCによるクロマチンを介したオーキシン合成酵素YUC遺伝子の発現制御機構を解明した。CRCは、CRCの上流因子であるAGと協調的に作用することでYUC遺伝子を制御している。(2018年12月11日付けの日経新聞にて、「花がめしべづくりを開始するためのDNAの折りたたみ構造変化を解明~食料増産や安定供給に期待~」として紹介された。)

4. Xu, Y., Prunet, N., Gan, E-S., Wang, Y., Stewart, D., Wellmer, F., Huang, J., Yamaguchi, N., Tatsumi, Y., Kojima, M., Kiba, T., Sakakibara, H., Jack, T.P., Meyerowitz, E.M., **Ito, T.** (2018) "SUPERMAN regulates floral whorl boundaries through control of auxin biosynthesis." *EMBO Journal* DOI: 10.15252/embj.201797499

花幹細胞の増殖抑制に機能するSUPはポリコム因子CLFと直接結合することで、ヒストン修飾状態を変化させてオーキシン合成を抑制している。実際にオーキシンの生合成を介して花幹細胞の増殖を抑制していることを示した同内容は、12th Congress of the International Plant Molecular Biology (IPMB) (Aug, 2018@France)でも招待講演し、ホルモンオーキシンによる器官数の新しい決定機構として高評価を得た。

5. Yamaguchi, N., Huang, J., Xu, Y., Tanoi, K., and **Ito, T.** (2017) "Fine-tuning of auxin homeostasis governs the transition from floral stem cell maintenance to gynoecium formation." *Nature Communications* 8:1125 (#equal contribution). DOI: 10.1038/s41467-017-01252-6

YABBYタイプの転写因子であるCRC転写因子は、TORNADO2 (TRN2)遺伝子の発現制御を行うことで、オーキシンのホメオスタシスを調節する。TRN2はオーキシンを細胞外に排出する作用がある。CRCはオーキシン量を維持することで、雌しべの分化および花幹細胞の増殖抑制に機能している。

6. Uemura, A., Yamaguchi, N., Xu, X., Wee, W., Ichihashi, Y., Suzuki, T., Shibata, A., Shirasu, K., and **Ito, T.** (2017) Regulation of floral meristem activity through the interaction of AGAMOUS, SUPERMAN, and CLAVATA3 in Arabidopsis. *Plant Reproduction* DOI 10.1007/s00497-017-0315-0 シロイヌナズナにおいて、独立に花幹細胞を抑制すると考えられている3つの経路を構成する主要因子：AGAMOUS (AG)、SUPERMAN (SUP)の2つの転写因子と、CLAVATA3 (CLV3) ペプチドリガンドの多重変異体による遺伝学的な相互作用を解明した。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計22件（うち査読付論文 22件／うち国際共著 4件／うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Kobayashi, M., Wang, Y., Kumagai, S., Uraoka, Y., Ito, T.	4. 巻 59
2. 論文標題 Effects of cold atmospheric plasma irradiation on Arabidopsis seedlings	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Japanese Journal of Applied Physics	6. 最初と最後の頁 SAAB09 ~ SAAB09
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7567/1347-4065/ab4e7b	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Lee, Z. H., Tatsumi, Y., Ichihashi, Y., Suzuki, T., Shibata, A., Shirasu, K., Yamaguchi, N., Ito, T.	4. 巻 7
2. 論文標題 CRABS CLAW and SUPERMAN Coordinate Hormone-, Stress-, and Metabolic-Related Gene Expression During Arabidopsis Stamen Development	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Frontiers in Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fevo.2019.00437	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Shang, E., Ito, T., Sun, B.	4. 巻 14
2. 論文標題 Control of floral stem cell activity in Arabidopsis	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant Signaling & Behavior	6. 最初と最後の頁 1659706 ~ 1659706
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/15592324.2019.1659706	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Lee, Z. H., Hirakawa, T., Yamaguchi, N., Ito, T.	4. 巻 20
2. 論文標題 The Roles of Plant Hormones and Their Interactions with Regulatory Genes in Determining Meristem Activity	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 4065 ~ 4065
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms20164065	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Ito, T.	4. 巻 60
2. 論文標題 Functional Dissection of Class C Genes in Rice	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1164 ~ 1165
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcz093	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Sun, B., Zhou, Y., Cai, J., Shang, E., Yamaguchi, N., Xiao, J., Looi, L-S., Wee, W-Y., Gao, X., Wagner, D., Ito, T.	4. 巻 31
2. 論文標題 Integration of Transcriptional Repression and Polycomb-Mediated Silencing of WUSCHEL in Floral Meristems	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The Plant Cell	6. 最初と最後の頁 1488 ~ 1505
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1105/tpc.18.00450	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Wu, J., Yamaguchi, N., Ito, T.	4. 巻 14
2. 論文標題 Histone demethylases control root elongation in response to stress-signaling hormone abscisic acid	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant Signaling & Behavior	6. 最初と最後の頁 1604019 ~ 1604019
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/15592324.2019.1604019	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Wu, J., Ichihashi, Y., Suzuki, T., Shibata, A., Shirasu, K., Yamaguchi, N., Ito, T.	4. 巻 42
2. 論文標題 Abscisic acid dependent histone demethylation during postgermination growth arrest in Arabidopsis	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant, Cell & Environment	6. 最初と最後の頁 2198 ~ 2214
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/pce.13547	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Xu, Y., Yamaguchi, N., Gan, E-S., Ito, T.	4. 巻 70
2. 論文標題 When to stop: an update on molecular mechanisms of floral meristem termination	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal Of Experimental Botany	6. 最初と最後の頁 1711 ~ 1718
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yamaguchi, N., Huang, J., Tatsumi, Y., Abe, M., Sugano, S., Kojima, M., Takebayashi, Y., Kiba, T., Yokoyama, R., Nishitani, K., Sakakibara, H., Ito, T.	4. 巻 9
2. 論文標題 Chromatin-mediated feed-forward auxin biosynthesis in floral meristem determinacy	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-018-07763-0	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Xu, Y., Ito, T.	4. 巻 3
2. 論文標題 Meristem Termination and Organ Number Control in Early Stage of Arabidopsis Flower Development	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Cell Signaling	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.4172/2576-1471.1000186	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Xu, Y., Gan, E-S., Ito, T.	4. 巻 1830
2. 論文標題 In Situ Proximity Ligation Assay to Detect the Interaction Between Plant Transcription Factors and Other Regulatory Proteins	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant Transcription Factors.Methods in molecular biology (Clifton, N.J.)	6. 最初と最後の頁 325 ~ 335
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/978-1-4939-8657-6_19	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Lee, Z. H., Yamaguchi, N., Ito, T.	4. 巻 1830
2. 論文標題 Using CRISPR/Cas9 System to Introduce Targeted Mutation in Arabidopsis	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant Transcription Factors.Methods in molecular biology (Clifton, N.J.)	6. 最初と最後の頁 93~108
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/978-1-4939-8657-6_6	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Arai, S., Kriszt, R., Harada, K., Looi, L-S., Matsuda, S., Wongso, D., Suo, S., Ishiura, S., Tseng, Y-H., Raghunath, M., Ito, T., Tsuboi, T., Kitaguchi, T.	4. 巻 130
2. 論文標題 RGB-Color Intensiometric Indicators to Visualize Spatiotemporal Dynamics of ATP in Single Cells	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Angewandte Chemie	6. 最初と最後の頁 11039~11044
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ange.201804304	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Xu, Y., Prunet, N., Gan, E-S., Wang, Y., Stewart, D., Wellmer, F., Huang, J., Yamaguchi, N., Tatsumi, Y., Kojima, M., Kiba, T., Sakakibara, H., Jack, T.P., Meyerowitz, E.M., Ito, T.	4. 巻 -
2. 論文標題 SUPERMAN regulates floral whorl boundaries through control of auxin biosynthesis.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 EMBO Journal	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.15252/embj.201797499	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Guo, S., Dai, S., Singh, P.K., Wang, H., Wang, Y., Tan, J. L. H., Wee, W., Ito, T.	4. 巻 9
2. 論文標題 A Membrane-Bound NAC-Like Transcription Factor OsNTL5 Represses the Flowering in Oryza sativa	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 555
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2018.00555	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Uemura, A., Yamaguchi, N., Xu, X., Wee, W., Ichihashi, Y., Suzuki, T., Shibata, A., Shirasu, K., and Ito, T.	4. 巻 31
2. 論文標題 Regulation of floral meristem activity through the interaction of AGAMOUS, SUPERMAN, and CLAVATA3 in Arabidopsis.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant Reproduction	6. 最初と最後の頁 89-105
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00497-017-0315-0	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yamaguchi, N., Huang, J., Xu, Y., Tanoi, K., and Ito, T.	4. 巻 8
2. 論文標題 Fine-tuning of auxin homeostasis governs the transition from floral stem cell maintenance to gynoecium formation.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 1125
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-017-01252-6	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Kadoya, Y., Yamaguchi, N., Ito, T.	4. 巻 55
2. 論文標題 Gene network controlling flower development in Arabidopsis	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 生物と化学	6. 最初と最後の頁 602-610
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Breuil-Broyer, S., Trehin, C., Morel, P., Boltz, V., Sun, B., Chambrier, P., Ito, T., Negrutiu, I.	4. 巻 -
2. 論文標題 Analysis of the Arabidopsis superman allelic series and the interactions with other genes demonstrate developmental robustness and joint specification of male-female boundary, flower meristem termination, and carpel compartmentalization.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Annals of Botany	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Gan, E-S., Xu, Y., and Ito, T.	4. 巻 10
2. 論文標題 Dynamics of H3K27me3 methylation and demethylation in plant development	5. 発行年 2015年
3. 雑誌名 Plant Signaling & Behavior	6. 最初と最後の頁 e1027851
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/15592324.2015.1027851	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Guo, S., Sun, B., Looi, L-S., Xu, Y., Gan, E-S., Huang, J. and Ito, T.	4. 巻 56
2. 論文標題 Co-ordination of flower development through epigenetic regulation in two model species: rice and Arabidopsis.	5. 発行年 2015年
3. 雑誌名 Plant Cell & Physiology	6. 最初と最後の頁 830-842
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcv037	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計29件 (うち招待講演 24件 / うち国際学会 13件)

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 花幹細胞の増殖終結機構におけるオーキシン作用の二面性
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会大阪年会 (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 花の儂さの分子機構
3. 学会等名 2019年度 近畿植物学会講演 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 Epigenetic regulation in floral meristem determinacy
3. 学会等名 2019 Collaborative Research Meeting National Institute of Genetics (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 Multistep termination of floral stem cell activities
3. 学会等名 ICAR2019(The 30th International Conference on Arabidopsis Research) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 Auxin-mediated termination of floral stem cell activities
3. 学会等名 Principles of pluripotent stem cells underlying plant vitality (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 Multistep termination of floral stem cell activities
3. 学会等名 Japan-Taiwan Plant Biology 2019 (JTPB2019) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 Spatio-temporal regulation of floral stem cell activities
3. 学会等名 PSDB 10th Annual National Convention (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 Memory and induced forgetting in plants
3. 学会等名 University of the Philippines-Diliman Ateneo de University 大学訪問セミナー
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 Spatio-temporal regulation of floral stem cell activities
3. 学会等名 Henan University大学訪問セミナー (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 Multi-step termination of floral stem cell activities
3. 学会等名 福建農林大学さくらサイエンスプラン
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 Auxin-mediated multistep termination of floral stem cell activities
3. 学会等名 IPMB 2018 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 花幹細胞の時空間的な運命制御
3. 学会等名 京都大学形態統御学分科セミナー (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 Auxin-mediated floral meristem determinacy control
3. 学会等名 25th ICSPR 2018 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 Auxin-mediated multistep termination of floral stem cell activities
3. 学会等名 Meristem 2018 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 花幹細胞の多段階での終結機構
3. 学会等名 日本植物生理学会 (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 花幹細胞の時空間的な運命制御
3. 学会等名 東京大学 生物科学セミナー (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 Floral stem cell termination and differentiation
3. 学会等名 Temasek Life Sciences Laboratory (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 Multi-step termination of floral stem cell activities in Arabidopsis
3. 学会等名 University of Georgia & University of California Davis (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 Multi-step termination of floral stem cell activities in Arabidopsis
3. 学会等名 Cold Spring Harbor meeting “ Plant Genome & biotechnology ” (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 Multi-step termination of floral stem cell activities
3. 学会等名 Philippine Ateneo De Manila University and University of Philippine, Diliman (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 Multi-step termination of floral stem cell activities
3. 学会等名 Japan-France Meeting GDR1 Integrative Plant Biology “ The developing plant in its environment ” (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 Coordination of plant growth and differentiation at fluctuating temperatures
3. 学会等名 The 3rd TLL-NAIST-Joint symposium (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 Auxin-mediated dual-step termination of floral stem cells
3. 学会等名 CSH-Asia Conference: Plant Cell & Developmental Biology (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 Epigenetic timer to coordinate growth and differentiation in plants
3. 学会等名 The 50th Japan Developmental Biology Conference (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Toshiro Ito
2. 発表標題 Epigenetic processor to coordinate growth and differentiation in ever-changing environment
3. 学会等名 International Conference on Molecular Biology & Biotechnology (ICMBB) in conjunction with the 23rd MSMBB Scientific Meeting (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Toshiro Ito
2. 発表標題 Spatiotemporal-specific Regulation of Floral Stem Cells
3. 学会等名 Keystone Symposia on Plant Epigenetics: From Genotype to Phenotype (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 An epigenetic processor to coordinate growth and differentiation of floral stem cells
3. 学会等名 日本分子生物学会 (招待講演)
4. 発表年 2015年

1. 発表者名 伊藤 寿朗
2. 発表標題 Multi-step regulation of floral stem cells
3. 学会等名 国立遺伝学研究所研究会「植物の生殖成長期の発生を制御する分子機構」(招待講演)
4. 発表年 2015年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

伊藤研究室ホームページ http://bsw3.naist.jp/ito/
--

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	石濱 泰 (Ishihama Yasushi) (30439244)	京都大学・薬学研究科・教授 (14301)	