

令和 3 年 6 月 30 日現在

機関番号：13101

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18H02173

研究課題名(和文)新規に開発した異種染色体置換部分解析ツールを用いたブラシカ作物の春化機構の解析

研究課題名(英文) Study on vernalization mechanism of Brassica crops using newly developed Intromap, a bioinformatic tool to identify alien genomic introgression regions

研究代表者

岡崎 桂一 (Okazaki, Keiichi)

新潟大学・自然科学系・教授

研究者番号：20270936

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,400,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、ブラシカ属の春化機構の解明を進めるため、ハクサイ×キャベツのF1に、BoFLC2遺伝子置換ハクサイ系統を反復親としてBC2F1を育成し、ハクサイの遺伝的背景でCゲノム添加染色体が春化形質に影響を調査した。ハクサイにおいては、FLC座のエピジェネティックな遺伝子発現調節についてRNA-seq, lncRNA解析, クロマチン免疫沈降法解析から明らかにした。また、キャベツのDH系統に対して低温処理の有無によって試験区を設け、葉におけるトランスクリプトーム解析を行なった。種子春化型ナタネ種×緑体春化型ナタネから育成したF2集団を用いて春化特性を決定するQTLの遺伝解析を実施した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

B. oleraceaでは、BoFLC1について、低温および葉齢依存的な発現パターンに明確な品種間差があることが明らかになった。BoFLC1と晩抽性との関連性が明らかになれば、晩抽性品種の育種の際にマーカー遺伝子として利用できる。B. rapaでは、FLCパラログの発現量と春化要求性との関連性を明らかにでき、BrFLC座のエピジェネティックな転写制御について新知見を得ることができた。農作物には、ムギ類、エンドウ、ソラマメ(種子春化)、タマネギ、セロリ、ニンジン(緑体春化)など春化特性を持つものも多く、本研究で明らかにしたブラシカ属の知見が他作物での研究の参考となる。

研究成果の概要(英文)：In order to elucidate the vernalization mechanism of the genus Brassica, we did the following studies. We produced C-genome chromosome addition lines using BoFLC2-introgressed B. rapa as a recurrent parent and a cabbage as a c-genome chromosome donor, and characterized those lines with respect to the parental cultivars. In Chinese cabbage, the epigenetic regulation of gene expression at the FLC locus was clarified by RNA-seq, lncRNA analysis, and chromatin immunoprecipitation analysis. In addition, transcriptome analysis was performed on the leaves of the cabbage DH strain with/without low temperature treatment. QTL analysis was performed to determine vernalization characteristics of rapeseed cultivars using F2 populations derived from the crossing between seed vernalization typed rapeseed x green plant vernalization typed rapeseed.

研究分野：植物育種学

キーワード：春化 Brassica エピジェネティクス 遺伝子発現

## 1. 研究開始当初の背景

植物の花成誘導は、一定期間の低温遭遇を必要とし、この低温要求性を春化という。播種後吸水した種子の段階で春化が進行するもの種子春化型、発芽して一定の大きさの植物体になってはじめて春化が進行するものを緑体春化型という。*Brassica* 属では同一属内の *B. rapa* が種子春化型、*B. oleracea* が緑体春化型である。また、セイヨウナタネでは同一種内に両方の春化型があり、*Brassica* 属植物は age-dependent な春化機構の研究に適している。シロイヌナズナでは、春化によって開花抑制遺伝子 *FLC* の発現が抑制され花成誘導タンパク質 FT が発現し開花に至る。世代更新により生殖細胞系を経ると *FLC* の抑制はリセットされ次世代で再び発現するが、*Brassica* 属作物の春化が同様な機構で行われているのかどうか不明である。

これまでの研究で、ハクサイ×キャベツの F<sub>1</sub> にハクサイを戻し交雑し、ハクサイの遺伝的背景にキャベツの開花抑制遺伝子 *BoFLC2* 領域を導入した異種染色体置換系統(以降、遺伝子置換ハクサイ系統)を育成した。この遺伝子置換ハクサイ系統では、第2染色体(A02)の上端にキャベツ由来の *BoFLC2* 領域が 6.5Mbp 置換されていることを、次世代シーケンサー(NGS)データを用い置換染色体領域が同定するアルゴリズム “Intromap” (Shea et al. 2018)を用いた解析より明らかにした。さらに、本系統の春化特性として、市販ハクサイ品種の子葉展開実生は4週および8週間の低温処理で開花に至るが、本系統の実生は、4週間の処理では開花せず8週間の処理で開花した。本系統の播種後2~12週齢へ生育ステージが進んだ植物を4週間低温処理すると(この処理ではハクサイは開花、キャベツは不開花)、週齢毎の試験区で16.7~50.0%の個体の開花にとどまり、遺伝子置換ハクサイ系統の春化特性はハクサイとキャベツの中間型であることが示唆された。これらの結果から、ハクサイへキャベツの緑体春化機構を付与するには、*BoFLC2* に加え、協働して作用する他の分子メカニズムが必要であることが示唆された。この遺伝子置換ハクサイ系統は、通常ハクサイより強い春化要求を示すため、2, 3月に播種する春ハクサイ栽培で問題となる低温で花成が誘導され不時抽苔する現象を防ぐ育種材料として期待される。

これまでに *B. rapa* の4つある *FLC* のオルソログのうち *BrFLC1*, *BrFLC2*, *BrFLC3* が開花抑制因子として働き、低温処理によりどれも発現が抑制されることを明らかにした。また、春化処理前の *BrFLC1/2/3* の発現量や、春化処理による *BrFLC1/2/3* の発現量の低下率には、系統間差があることを明らかにし、この多様性が *B. rapa* の系統間での春化要求量の相違と関連性があることを示した (Takada et al. 2019)。さらに、RNA-seq により春化処理によって発現が変動する mRNA や Non-coding RNA を網羅的に解析した結果、*BrFLC2* や *BrMAF1* では、低温によって誘導される Natural antisense transcripts (NATs) を同定できた (Shea et al. 2019)。また、*B. rapa* において、春化処理前後での H3K27me3 を網羅的に解析し、低温によって H3K27me3 蓄積量が増加する遺伝子を明らかにした。そして、*BrFLC* パラログや *BrMAF* パラログでは低温により第一エキソン近傍に H3K27me3 が蓄積し、低温から通常状態に戻ると H3K27me3 が遺伝子全体に広がることを明らかにした (Akter et al. 2019)。

キャベツ系統の低温感応試験における遺伝子発現を解析し、8週間の低温処理前、処理期間中、処理後の葉における遺伝子発現を比較した結果、*BoFLC1/2/3* は各々異なる低温応答を示すことを明らかにした。特に、*BoFLC2* の低温処理による安定した下方制御は生育ステージ依存的事であることが示唆された (Itabashi et al. 2019)。また、*BoFLC2* 座において、低温処理による NATs の発現誘導が確認されたが、生育ステージ依存性は見られなかった。RNA-seq 解析の結果、低温処理による発現変動遺伝子の中で、主にストレス応答、植物ホルモン応答、遺伝子発現制御、花成に関与するものの変動が生育ステージ依存的事であることが示唆された。

## 2. 研究の目的

本研究では、*Brassica* 属の春化機構の解明を進めるため、以下の課題を実施した。(1) これまでに、不完全ではあるが育種上有用な緑体春化を持つ遺伝子置換ハクサイ系統を育成できたが、本研究では完全な緑体春化を持つハクサイの育成を目指す。また、キャベツは緑体春化型なので、人工開花促進では低温処理する前に長期間かけ植物体を大きくしておく必要があり、ほとんど世代促進育種ができない欠点がある。そこで、2基3倍体(AAC, CCA)へ両親種を戻し交雑しハクサイへ緑体春化、キャベツへ種子春化特性を導入する育種を行う。(2) ハクサイにおいては、*FLC* 座のエピジェネティックな遺伝子発現調節が春化にどのように関与するか、RNA-seq, long non-coding RNA(lncRNA)解析や、ヒストンのメチル化修飾を見るクロマチン免疫沈降法(ChIP)解析から明らかにすることを、これまで実施してきたが、本研究では、データの整理と追加実験を行い、ハクサイの春化機構について、遺伝子発現やエピジェネティックな制御の面から明らかにする。(3) キャベツの age-dependent な春化機構を解明するため、キャベツが juvenile から adult ステージに相転換する前後に植物体を低温処理し、RNA-seq 解析を行うほか、開花関連遺伝子やその調節因子である lncRNA に注目してデータの解析を行う。(4) *B. rapa* (種子春化)と *B. oleracea* (緑体春化)との種間交雑から生じたセイヨウナタネは種子春化型であるという定説があったが、我々の解析によれば、緑体春化型セイヨウナタネが存在することがわかった。種子春化型ナタネ種×緑体春化型ナタネから育成した F<sub>2</sub> 集団を用いて春化特性を決定する QTL の遺伝解析を実施する。

## 3. 研究の方法

(1) これまでに育成した *BoFLC2* 遺伝子置換ハクサイ系統は、ハクサイ×キャベツの F<sub>1</sub> にハクサイを戻し交雑する過程において、子葉段階で 4 週間の低温処理後、開花しない系統を選抜すると同時に、*BoFLC2* が座乗する C2 染色体を含む染色体添加系統を選抜し育成した。本研究では、より強い春化要求性もつ遺伝子置換ハクサイ系統を育成するため、ハクサイを戻し交雑し BC<sub>2</sub>F<sub>1</sub>、BC<sub>2</sub>F<sub>2</sub> を育成する際に、植物を 3-4 葉ステージで 4°C、6 週間、14h 日長の低温処理をし、その後 60 日間に出蕾日の調査を行った。加えてハクサイの戻し交雑親に、遺伝子置換ハクサイ系統を用いて、戻し交雑を行う実験も行った。

(2) ハクサイの近交系を用いて、2, 4, 6 週間の低温処理及び 6 週間の低温処理後 7 日間通常温度に戻したサンプルを用いて、RNA-seq を行い、低温処理により発現が変動する遺伝子の同定を行った。また、低温処理前の植物体のヒストンの修飾状態を明らかにするため、転写活性型のヒストン修飾である H3K4me3 と H3K36me3 の抗体を用いて ChIP-seq を行った。

(3) これまでに、キャベツの DH 系統を低温感応しない 4 葉齢と低温感応可能な 14 葉齢まで栽培し、それぞれの葉齢の植物体に対して 1) 低温処理なし、2) 8 週間の低温処理、3) 8 週間の低温処理後に室温で 2 週間栽培する 3 つの試験区を設定し、葉におけるトランスクリプトーム解析を行なってきた。2020 年度に新たに公開された *B. oleracea* ゲノム (*Brassica oleracea*\_JZS\_v2) を参照配列として、RNA シーケンスの再解析を行なった。

(4) a) セイヨウナタネの春化要求性の遺伝解析のため、種子春化型イスズナタネと緑体春化型ルタバガ(Wilhelm burger,略号 WH) の交雑から育成した F<sub>2</sub>、約 136 個体を、3-4 葉ステージで春化处理 (4°C, 14h 日長, 6 週間) し、処理後は植物体を温室で栽培し到花蕾日数を調査した。F<sub>2</sub> 集団のうち、早期開花個体と未開花個体 (開花したが晩生の個体も含む) をそれぞれ 25 個

体のバルク DNA を用意し、QTL-seq を実施した。b) 市販品種のハクサイと DH 系統のキャベツを交雑し、F<sub>1</sub> の染色体を倍加し、合成 *B. napus* (以降合成ナプス *syn-1*) を育成した。イスズナタネ×*syn-1* の交雑から得た F<sub>1</sub> の自家受粉により育成した F<sub>2</sub> 集団 132 個体を開花試験に用いた。F<sub>2</sub> 集団、親系統と F<sub>1</sub> 個体は、すべて子葉展開時から 6 週間の 4°C の低温処理を行った。低温処理後、(無処理の場合は播種後)、60 日間まで生育させ、出蕾が確認できた時点で、開花日とした。連鎖地図作成には *EcoRI* と *BglII* 制限酵素を用いた ddRADseq 法によって F<sub>2</sub> 各個体の PCR ライブラリーを作成し、Illumina HiSeq 2500 で 51 bp single-end (SE) short-read を得た。その後、得られたデータは、クオリティーコントロール、トリミングを実施した。トリミングされた fastq ファイルは、*Brassica napus* reference genome (version 4.1) にアライメントして、ジェノタイピングのためのカタログファイルを作成した。これによって作成した SAM alignment files を samtools を使って、*B. napus* のリファレンスゲノムへアライメントした。その後、各個体の SNP を決定するため、Stacks (version 1.48) software (Rochette and Catchen, 2017) を使って、ジェノタイピングした。その結果、得られたハプロタイプ遺伝子座から、両親の多型が取れる遺伝子座を、スクリーニングして、informative SNP を選抜した。加えて、イスズナタネ×*syn-1* の F<sub>2</sub> 集団の連鎖地図作成には、GRAS-Di 法も利用した。R ソフト

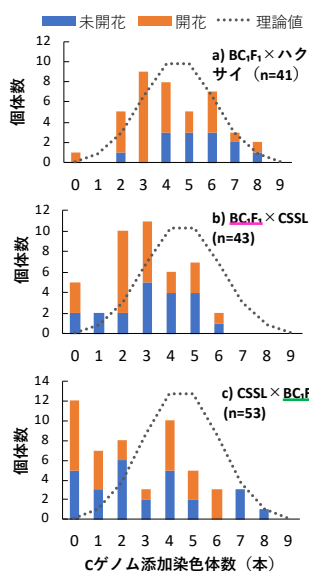


図1 BC<sub>2</sub>F<sub>1</sub>植物に含まれるCゲノム染色体数。n=供試個体数

ウェアパッケージ R / QTL を用いて、不十分なジェノタイピング情報 (遺伝子型の遺伝子座の 90%未満) を持つ F<sub>2</sub> の個体を削除して、残りの F<sub>2</sub> 個体をさらなる分析に用いた。さらに、遺伝子座の分離が、ホモ接合体 : ヘテロ接合体 : ホモ接合体の予想される 1 : 2 : 1 の比から分離の歪みを示すマーカーを削除し F<sub>2</sub> 連鎖地図の構築のために用いた。その後、R/QTL を用いて Broman ら (2003) に記載されたプロトコルに従って連鎖地図を作成し、QTL 解析を実施した。

#### 4. 研究成果

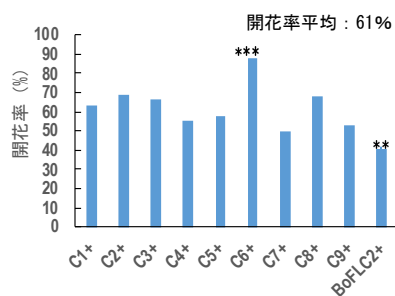


図2 BC<sub>2</sub>F<sub>1</sub> 個体における添加 C ゲノム染色体が開花に及ぼす影響。供試個体数は、全体で 41 個体。\*\*\*、\*\*それぞれ 0.001, 0.01% で有意であることを示す

(1) BC<sub>1</sub>F<sub>1</sub> から BC<sub>2</sub>F<sub>1</sub> への C ゲノム染色体の伝達率をそれぞれの C ゲノム染色体に特異的な DNA マーカーを用いて調査した。その結果、BC<sub>1</sub>F<sub>1</sub> (AAC) × 通常ハクサイ (AA) の組み合わせでは、ほぼ理論値どおりの C ゲノム染色体の伝達率であった (図 1a)。BC<sub>1</sub>F<sub>1</sub> (AAC) × *BoFLC2* 置換型ハクサイ (CSSL) の交雑では、2-3 本の C ゲノム染色体が添加された後代個体が多かった (図 1b)。その逆交雑では 0-2 本添加された後代個体が多く、C ゲノム添加染色体数が多い個体は少なかった (図 1c)。このことは、CSSL を使った交雑では、C ゲノムを多く持つ配偶子が淘汰されるか、あるいは受精後に C ゲノムを多く持つ胚の致死が起こることが考えられた。C ゲノム染色体と開花の関係については、*BoFLC2* を持つ個体が開花遅延、C6 染色体が開花促進を示すこと示された (図 2)。こ

の結果は、Shea ら(2018)の報告と同様であった。これまでの結果では、ハクサイへキャベツの緑体春化機構を付与するには、*BoFLC2*に加え、協働して作用する他の分子メカニズムが必要であることが示唆されていた。このため、本研究では、ハクサイ×キャベツのF<sub>1</sub>に*BoFLC2*置換型ハクサイを戻し交雑し、*BoFLC2*がイントログレーションされ、かつハクサイの遺伝的背景に戻ったCゲノム添加系統の育成を試みた。その一部を表1に示したが、上記のC2とC6添加染色体以外のCゲノム染色体が春化形質に及ぼす影響については明らかにできなかった。これは、春化特性については、Aゲノムの作用が優性であるからではないかと推測している。

キャベツへ種子春化特性を導入することを目的に、ハクサイ×キャベツ(*B. oleracea*)のF<sub>1</sub>に*B. oleracea*を戻し交雑し育成したBC<sub>1</sub>F<sub>1</sub>(CCA)へ、キャベツ(CC)を戻し交雑したが、通常交配でBC<sub>2</sub>を得ることはできなかった。AAC×AAの交雑は、極めて容易に種子が得られることとは対照的であった。CCA×CCの後代植物を得るためには、交雑種子の胚救出が必要と思われた。

表1 BC<sub>1</sub>F<sub>1</sub>×*BoFLC2*置換系統の後代における*BoFLC2*のホモ/ヘテロと添加Cゲノム染色体

個体番号	開花日数	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	<i>BoFLC2</i> / <i>BrFLC2</i>
55	未開花	A	A	A	A	A	A	A	A	A	<i>Bo/Bo</i>
58	未開花	AC	A	A	A	A	A	A	A	A	<i>Bo/Bo</i>
62	未開花	A	A	A	A	A	A	A	A	A	<i>Bo/Bo</i>
64	開花	A	A	A	A	A	A	A	AC	A	<i>Bo/Bo</i>
65	開花	A	A	A	A	A	A	A	A	A	<i>Bo/Bo</i>
42	開花	A	AC	A	AC	AC	A	A	A	AC	<i>Bo/Br</i>
43	開花	A	AC	A	A	A	AC	A	A	A	<i>Bo/Br</i>
44	未開花	A	AC	A	AC	AC	A	AC	AC	A	<i>Bo/Br</i>

ACは、当該のCゲノム染色体が添加されていることを示す。植物を3-4葉ステージで4°C、6週間、14h日長の低温処理をし、その後60日間に出土日の調査を行った。

(2) ハクサイを用いて、2, 4, 6週間の低温処理後の葉、6週間の低温処理後に7日間通常温度

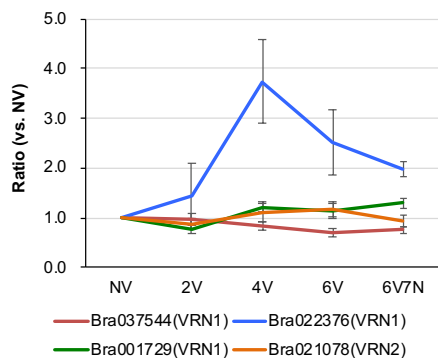


図3 低温処理期間中の*BrVRN1*と*BrVRN2*の発現パターン  
NV (低温処理前), 2, 4, 6V (2, 4, 6週間の低温処理後), 6V7N (6週間の低温処理7日間通常温度に戻したサンプル)

に戻した葉、低温処理なしの葉の合計5つの条件について、RNA-seqによるトランスクリプトーム解析を行った。低温処理前後で発現が異なる遺伝子の数はおよそ2,600~3,900個であり、2, 4, 6週間の低温処理全てで発現が変動した遺伝子の数は176個であった。低温処理により発現が変動する遺伝子は、発現レベルが減少する遺伝子の方が多かった。シロイヌナズナでは、*VERNALIZATION1 (VRN1)*は低温処理によって発現が変動しないことが知られているが、ハクサイの3つのオーソログ遺伝子のうち、1つは発現レベルが上昇し、1つは発現レベルが減少し、もう1つは発現レベルが変動しておらず、オーソログ間およびパラログ間で低温に対する発現応答に違いが見られた(図3)。発現変動遺伝子を用いてGene Ontology解析を行った結果、「Response to heat」や「Regulation of transcription」に分類される遺伝子は発現レベルが上昇する傾向にあり、「Response

to biotic stimulus」や「Defense response」に分類される遺伝子は発現レベルが減少する傾向が見られた(Akter et al. 2020)。

また、低温処理前のサンプルを用いて転写活性型のヒストン修飾であるH3K4me3とH3K36me3についてChIP-seqを行った。H3K4me3とH3K36me3を有する遺伝子は発現レベルが高い傾向が見られ、この傾向はH3K36me3を有する遺伝子の方が顕著であった。3つの機能的な*BrFLC*パラログでは、H3K4me3とH3K36me3の蓄積が両方見られ、H3K4me3は第一エキソン領域に見られるのに対して、H3K36me3は遺伝子全体に見られることが明らかとなった(図4)(Mehraj et al. 2021)。

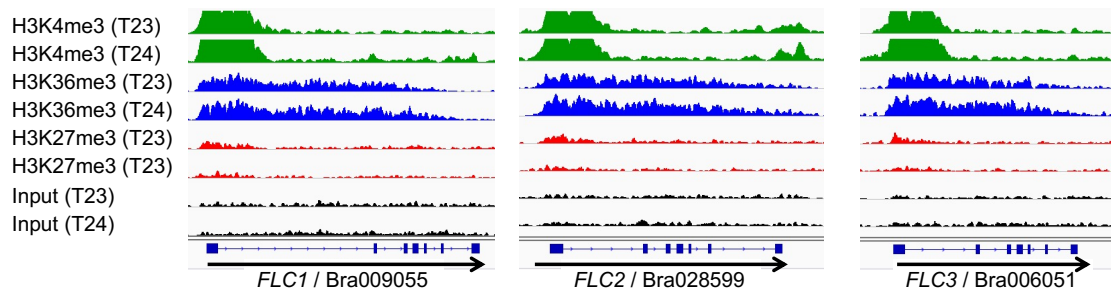


図4 低温処理前の*BrFLC*遺伝子座のヒストン修飾状態

(3) これまでに、キャベツの DH 系統を異なる葉齢（低温感応しない 4 葉齢と低温感応可能な 14 葉齢）まで栽培し、それぞれの葉齢の植物体に対して低温処理なし、8 週間の低温処理、8 週間の低温処理後に室温で 2 週間栽培する試験区を設定し、葉におけるトランスクリプトーム解析を行ってきた。2020 年度に新たに公開された *B. oleracea* ゲノム (*Brassica\_oleracea\_JZS\_v2*) を参照配列として、RNA シーケンスの再解析を行なった。その結果、*B. oleracea* のゲノムには *BoFLC1* に相同性の高い遺伝子座が *BoFLC1* の他に 3 座存在しており、そのうちで少なくとも 2 種類の遺伝子が発現していることが確認された。RT-qPCR によって、当該遺伝子群の発現量を低温処理前後および低温感応期への移行前後で調査し、春化応答性の異なる品種間での比較を行なった。その結果、*BoFLC1*（およびその相同遺伝子）の発現パターンには明確な品種間差があることが明らかとなった。

(4) イスズナタネは、子葉ステージの植物の 8 週間の低温処理後に、室温で栽培し 8~9 日で開花する早生系統である。WH は、8 週間の処理後では開花を示さない。この両系統から育成した

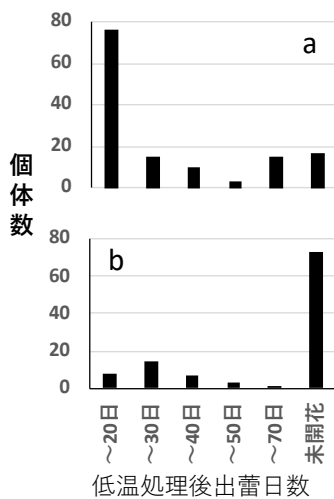


図5 *B. napus* の F<sub>2</sub> 交雑集団における出蕾日. (a)種子春化型(イスズナタネ) × 緑体春化型(WH), (b) 種子春化型(イスズナタネ) × 緑体春化型(合成ナプス)。子葉ステージの植物を6週間、低温処理し、その後、室温に戻し、出蕾日を調査した。

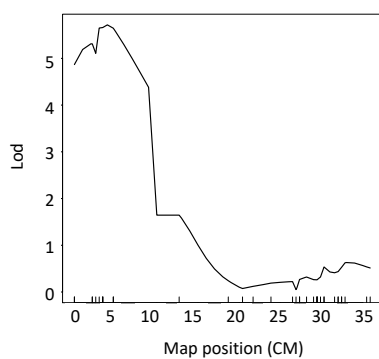


図6 *B. napus* の F<sub>2</sub> 交雑集団種子春化型(イスズナタネ) × 緑体春化型(合成ナプス)の F<sub>2</sub> 集団における春化特性を制御する QTL の検出。

した F<sub>2</sub> 個体を 3-4 葉ステージで 6 週間低温処理した春化処理後の開花調査を行った。その結果、F<sub>2</sub> の 136 個体のうち、春化処理後 20 日までに開花した個体が 76 個体で、その後 50 日までは 10 日毎に 3-16 個体開花し、春化処理後 50 日以降に開花した個体は 16 個体で、17 個体が未開花だった (図 5a)。QTL-seq では、春化処理後 20 日までに開花した早生個体 25 個体、未開花 16 個体と春化処理後 70 日までの個体を含む晩生個体 25 個体ずつを用いた。QTL-seq の結果、C2 染色体上の 0-10Mb と C6 染色体上の 20-30Mb に有意ではないがピークがみられた。LOD ピークが検出できた C6 領域には、*B. napus* の FT オルソログ (*B. napus FT2*) が含まれていた。LOD ピークが検出できた C2 領域の近傍に、開花関連遺伝子の 1 つである *B. napus FLC2* と *B. napus FT1* が座乗していたが、LOD ピークの外側であった。イスズナタネ × WH の交雑から得た F<sub>2</sub> 集団の 到花日数の分布は、両系統の春化特性には複数の遺伝子が関与することが示唆されたが、本集団の解析には、QTL-seq の分析条件の検討のほか、通常の QTL 解析が必要と思われた。

前述したようにイスズナタネは、種子春化型の早生系統である。合成ナプス *syn1* は、子葉ステージの 8 週間低温処理では、室温に戻した後も開花せず、7-8 葉ステージ植物体を 8 週間の低温処理後に室温で栽培すると 10~16 日で開花する。F<sub>2</sub> 世代の春化特性調査では、6 週間の低温処理で 132 個体中 40 個体が開花した (図 5b)。F<sub>2</sub> 集団の連鎖地 GRAS-Di 法及び RAD 法で作成したところ、37 の連鎖群からなるマップが作成できた。*B. napus* の染色体数は 19 本であるので、今後、各連鎖群を連結するため、さらに新規マーカーの追加など修正が必要があるが、このマップと至花日数の表現型を用いて QTL 解析したところ、C ゲノム染色体の一つに QTL が検出された (図 6)。

本研究の結果、種子春化タイプのイスズナタネと中程度の緑体春化特性を持つ合成ナプスの交雑から、age-dependent な低温感応性獲得には、C2 に座乗する *FLC* が関与するのではなく、C ゲノムに存在する未知の遺伝子が関与することが示唆された。本実験で作成された連鎖地図は、19 本に収束しておらず、不十分なものであり、到花日数を決定する QTL を見落としている可能性もあり、引き続き連鎖地図を作成して、QTL 解析を再度実行する必要がある。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 4件/うちオープンアクセス 6件）

1. 著者名 Ayasha Akter, Satoshi Takahashi, Weiwei Deng, Daniel J Shea, Etsuko Itabashi, Motoki Shimizu, Naomi Miyaji, Kenji Osabe, Namiko Nishida, Yutaka Suzuki, Chris A Helliwell, Motoaki Seki, William James Peacock, Elizabeth S Dennis, Ryo Fujimoto	4. 巻 26(5)
2. 論文標題 The histone modification H3 lysine 27 tri-methylation has conserved gene regulatory roles in the triplicated genome of Brassica rapa L.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 DNA research : an international journal for rapid publication of reports on genes and genomes	6. 最初と最後の頁 433 - 443
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/dnares/dsz021	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 該当する
1. 著者名 Satoko Takada, Ayasha Akter, Etsuko Itabashi, Namiko Nishida, Daniel J Shea, Naomi Miyaji, Hasan Mehraj, Kenji Osabe, Motoki Shimizu, Takeshi Takasaki-Yasuda, Tomohiro Kakizaki, Keiichi Okazaki, Elizabeth S Dennis, Ryo Fujimoto	4. 巻 9(1)
2. 論文標題 The role of FRIGIDA and FLOWERING LOCUS C genes in flowering time of Brassica rapa leafy vegetables.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientific reports	6. 最初と最後の頁 13843 - 13843
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-019-50122-2	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 該当する
1. 著者名 Daniel J Shea, Namiko Nishida, Satoko Takada, Etsuko Itabashi, Satoshi Takahashi, Ayasha Akter, Naomi Miyaji, Kenji Osabe, Hasan Mehraj, Motoki Shimizu, Motoaki Seki, Tomohiro Kakizaki, Keiichi Okazaki, Elizabeth S Dennis, Ryo Fujimoto	4. 巻 9(1)
2. 論文標題 Long noncoding RNAs in Brassica rapa L. following vernalization.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientific reports	6. 最初と最後の頁 9302 - 9302
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-019-45650-w	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 該当する
1. 著者名 Etsuko Itabashi, Daniel J. Shea, Nobuko Fukino, Ryo Fujimoto, Keiichi Okazaki, Tomohiro Kakizaki, Takayoshi Ohara	4. 巻 88(4)
2. 論文標題 Comparison of cold responses for orthologs of cabbage vernalization-related genes.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The Horticulture Journal	6. 最初と最後の頁 462 - 470
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2503/hortj.UTD-059	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 Ayasha Akter, Etsuko Itabashi, Tomohiro Kakizaki, Keiichi Okazaki, Elizabeth S. Dennis and Ryo Fujimoto Ayasha Akter, Etsuko Itabashi, Tomohiro Kakizaki, Keiichi Okazaki, Elizabeth S. Dennis and Ryo Fujimoto	4. 巻 11
2. 論文標題 Genome Triplication Leads to Transcriptional Divergence of FLOWERING LOCUS C Genes During Vernalization in the Genus Brassica	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Front. Plant Sci.	6. 最初と最後の頁 2315
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2020.619417	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 該当する

1. 著者名 Ayasha Akter, Junji Miyazaki, Daniel J. Shea, Namiko Nishida, Satoko Takada, Naomi Miyaji, Hasan Mehraj, Motoki Shimizu, Md. Asad-ud Doullah, Takeshi Takasaki Yasuda, Keiichi Okazaki, Ryo Fujimoto	4. 巻 89
2. 論文標題 Gene Expression Analysis in Response to Vernalization in Chinese Cabbage (Brassica rapa L.) Gene Expression Analysis in Response to Vernalization in Chinese Cabbage (Brassica rapa L.)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The Horticulture Journal	6. 最初と最後の頁 268-277
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2503/hortj.UTD-150	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 -

〔学会発表〕 計17件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 7件)

1. 発表者名 Ayasha Akter, Satoshi Takahashi, Namiko Nishida, Naomi Miyaji, Takeshi Yasuda, Yutaka Suzuki, Motoaki Seki, Ryo Fujimoto
2. 発表標題 Vernalization alters histone H3 lysine 27 trimethylation at FLC locus in Brassica rapa
3. 学会等名 2019 KSBB & SABRAO International Conference on Plant Breeding for Sustainable Development (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ayasha Akter, Ryo Fujimoto
2. 発表標題 Characterization of FLOWERING LOCUS C paralogs in a late flowering line of Brassica rapa.
3. 学会等名 Improvement of important agricultural traits based on genomic information of horticultural crops (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 西田菜美子, アクタ アヤシャ, 板橋悦子, 宮路直実, メエラジ ハサン, 柿崎 智博, 岡崎 桂一, 藤本龍
2. 発表標題 アブラナ科におけるFLCパラログ間の発現量比について
3. 学会等名 日本育種学会第136回講演会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 西田菜美子, シェア ダニエル, 高橋聡史, 板橋悦子, アクタ アヤシャ, 宮路直実, メエラジ ハサン, 安田剛志, 柿崎智博, 関原明, 岡崎桂一, 藤本龍
2. 発表標題 ハクサイにおける長鎖非コードRNAとエピジェネティクスとの関係性
3. 学会等名 園芸学会令和元年度秋季大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 アクタアヤシャ・西田菜 美子・宮路直実・安田剛志・藤本龍
2. 発表標題 Characterization of FLOWERING LOCUS C parlors in a late flowering line of Brassica rapa
3. 学会等名 園芸学会令和元年度秋季大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 西田菜美子, シェア ダニエル, 板橋悦子, 安田剛志, 柿崎智博, 岡崎桂一, 藤本龍
2. 発表標題 春化によりキャベツ由来のFLC2がハクサイの遺伝的背景でどのように機能するか
3. 学会等名 園芸学会令和元年度秋季大会
4. 発表年 2019年



1. 発表者名 西田 菜美子, 岡崎 桂一, 藤本 龍
2. 発表標題 キャベツ BoFLC2 導入ハクサイ系統の春化特性
3. 学会等名 日本育種学会第137回講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 板橋悦子
2. 発表標題 アブラナ科野菜の難抽だい性品種育成に向けた春化研究
3. 学会等名 園芸学会令和元年度秋季大会シンポジウム, 園芸学研究18 (別2) P.48-49
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 板橋 悦子, シェイ・ダニエル, 吹野 伸子, 藤本 龍, 岡崎 桂一, 柿崎 智博, 小原 隆由
2. 発表標題 キャベツにおける春化応答性の品種間差とBoFLC2遺伝子の関係
3. 学会等名 日本育種学会第137回講演会, 育種学研究22 (別1) P.137
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Ryo Fujimoto, Ayasha Akter, Satoshi Takahashi, Namiko Nishida, Takashi Takasaki-Yasuda, Yutaka Suzuki, Motoaki Seki, Elizabeth S. Dennis
2. 発表標題 Characterization of histone H3 lysine 27 tri-methylation in Brassica rapa L.
3. 学会等名 The 25th International Congress on Sexual Plant Reproduction (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Namiko Nishida, Daniel J. Shea, Satoko Takada, Etsuko Itabashi, Takeshi Takasaki-Yasuda, Keiichi Okazaki, Elizabeth S. Dennis, Ryo Fujimoto
2. 発表標題 Identification of long non-coding RNAs before and after prolonged cold treatment in Brassica rapa L.
3. 学会等名 The 25th International Congress on Sexual Plant Reproduction (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Ryo Fujimoto, Ayasha Akter, Satoshi Takahashi, Takeshi Takasaki-Yasuda, Yutaka Suzuki, Elizabeth S. Dennis, Motoaki Seki
2. 発表標題 Characterization of epigenetic states in Brassica rapa L.
3. 学会等名 Brassica 2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Ryo Fujimoto, Ayasha Akter, Namiko Nishida, Takashi Takasaki-Yasuda, Elizabeth S. Dennis
2. 発表標題 Characterization of FLOWERING LOCUS C genes in leafy Brassica rapa vegetables
3. 学会等名 AusCano1a2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Namiko Nishida, Daniel J. Shea, Keiichi Okazaki, Ryo Fujimoto
2. 発表標題 How Brassica oleracea FLOWERING LOCUS C 2 works in a Brassica rapa genetic background
3. 学会等名 AusCano1a2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 アクタ アヤシャ, 宮路 直実, 安田 剛志, 藤本 龍
2. 発表標題 Distribution of histone H3 lysine 27 trimethylation in different tissues of Brassica rapa
3. 学会等名 園芸学会平成31年度春季大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 西田菜美子, Daniel J Shea, 板橋 悦子, Ayasha Akter, 宮路 直美, Hasan Mehraj, 柿崎 智博, 岡崎 桂一, 藤本 龍
2. 発表標題 ハクサイにおけるノンコーディングRNAの同定
3. 学会等名 日本育種学会第135回講演会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 板橋 悦子, シェイ・ダニエル, 吹野 伸子, 藤本 龍, 岡崎 桂一, 柿崎 智博, 小原 隆由
2. 発表標題 キャベツにおける葉齢依存的な春化応答性のトランスクリプトーム解析
3. 学会等名 日本育種学会第133回講演会, 育種学研究20(別2) P.212
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 Honghao Lv, Naomi Miyaji, Kenji Osabe, Ayasha Akter, Hasan Mehraj, Daniel J. Shea and Ryo Fujimoto	4. 発行年 2020年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 161-256
3. 書名 The Importance of Genetic and Epigenetic Research in the Brassica Vegetables in the Face of Climate Change	

1. 著者名 Ayasha Akter, Namiko Nishida, Satoko Takada, Etsuko Itabashi, Kenji Osabe, Daniel J Shea, Ryo Fujimoto	4. 発行年 2018年
2. 出版社 IntechOpen	5. 総ページ数 75-94
3. 書名 Genetic and Epigenetic Regulation of Vernalization in Brassicaceae	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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	深井 英吾 (Fukai Eigo) (00570657)	新潟大学・自然科学系・准教授  (13101)	
研究分担者	柿崎 智博 (Kakizaki Tomohiro) (30547229)	国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構・野菜花き研究部門・主任研究員  (82111)	
研究分担者	藤本 龍 (Fujimoto Ryo) (60620375)	神戸大学・農学研究科・准教授  (14501)	
研究分担者	板橋 悦子 (Itabashi Etsuko) (70783273)	国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構・野菜花き研究部門・主任研究員  (82111)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------