

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 6 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：2020～2023

課題番号：20H00470

研究課題名(和文)植物幹細胞の増殖・分化・老化のバランスによる花の数とサイズの制御機構

研究課題名(英文)Molecular mechanisms for the number and size control of flowers through the balance of proliferation, differentiation, and senescence of plant stem cells

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) 34,700,000円

研究成果の概要(和文)：高等植物では、花の幹細胞における増殖・分化・老化のバランスにより、花器官の数とサイズが決まる。花をつくる幹細胞において、花器官数の不変性、花弁サイズの決定、花の総数の決定機構にかかわる高精細なトランスクリプトーム、ヒストン修飾およびホルモンシグナルを示した。花器官数の決定には、細胞周期依存的に働くエピゲノム修飾にもとづくバイオタイマーが機能していた。また、花弁の大きさは、ジャスモン酸シグナルによって制御される細胞老化とオートファジーが制御していた。さらに花をつくる茎の幹細胞の増殖と老化のバランスは、老化に伴う活性酸素によるプログラム細胞死が作用することで、花の総数を決定していることを解明した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、花器官の数とサイズを決める増殖・分化・老化の遷移をつかさどる制御系を解明した。多細胞生物における器官の数やサイズを決める原理の多くは、まったく手つかずであり、多細胞体の発生研究分野における秩序形成の基本原則の理解に貢献するものである。植物発生研究におけるこれまでの増殖と分化の二元論的解析に、細胞の一生という時間軸をとおして3つ目の老化の視点を組み合わせることで、数とサイズの決定機構の一端を明らかにすることが出来た。さらに、人類の主食である穀物は花の産物である。本研究は、変動地球環境下において、花の産物である穀物類を安定的に供給し続けるための基盤技術の創出につながっている。

研究成果の概要(英文)：In plants, flowers exhibit a species-specific number of organs, while their size can vary within a certain range depending on environmental conditions. We discovered that the balance between proliferation, differentiation, and senescence in the floral stem cells determines the number and size of floral organs. We showed detailed quantitative analyses of the transcriptome, histone modifications, and hormone signaling. The research revealed that a bio-timer based on epigenomic modifications, which operate in a cell cycle-dependent manner, underlies the constancy of organ number. Additionally, the size of the petals is controlled by cell senescence and autophagy, regulated by jasmonic acid signaling. Moreover, the balance between proliferation and senescence in the stem cells of the flowering stem, influenced by programmed cell death driven by reactive oxygen species associated with aging, determines the total number of flowers.

研究分野：生物学

キーワード：発現制御 発生・分化

1. 研究開始当初の背景

高等生物において器官の数やサイズを決める原理の多くは、未解明である。高等植物の花は、種固有の器官数をもつ一方で、サイズは環境条件によって一定幅で変動する。花を作る幹細胞は、環境条件に応じて、増殖と分化のバランスを保ちながら維持され、やがて一生を終える。この細胞レベルではたらく増殖と分化、分化と老化、増殖と老化状態の動的なバランスによって秩序だった構造や機能がもたらされる。

花幹細胞の増殖が止まらない突然変異体では、そのバランスが崩れて花器官の数が増える。申請者らは、花幹細胞の増殖抑制因子である *KNUCKLES (KNU)* 遺伝子の発現のタイミングが花器官数を決めていることを示した (*Genes & Dev* 23: 1791, 2009)。さらにその時間特異的な発現として、細胞周期依存のヒストン修飾の変化による「バイオタイマー」機構を明らかにした (*Science* 343: 1248559, 2014)。興味深いことに、低温などの細胞周期の進行が遅れる条件では、*KNU* 誘導が遅れ、幹細胞は長時間維持されるが、花器官の数は一定のままである。すなわち、低温下において器官数を一定に保つために、増殖と分化を調和的に制御する仕組みが存在することが示唆されるが、分子実体はわかっていない。

器官サイズは、分化した細胞の数とサイズによって決まる。花卉における細胞分裂は発生初期に停止するため、花卉は、細胞サイズにもとづく器官サイズ解析の良いモデル系である。申請者らは、花のマスター制御因子 *AGAMOUS (AG)* のターゲットとして、花粉誘導に関わる転写因子や雄しべの成熟にかかわる植物ホルモンジャスモン酸の合成酵素 *DEFECTIVE IN ANther DEHISCENCE1 (DAD1)* などを同定した (*Nature* 430:356, 2004; *Plant Cell* 19: 3516, 2007)。さらに、*ag* や *dad1* 突然変異体の花卉では、老化関連遺伝子の発現が起きず、花卉の成長が続くことで、通常よりも大きくなることを見出した。すなわち、ジャスモン酸が花卉細胞に作用して老化を誘導すること、さらに老化によって花卉細胞の肥大成長が停止することで、分化と老化のバランスによって花卉サイズが決まるという新規の仮説に至った。

個体を作る花の総数は、茎幹細胞の増殖と老化のバランスによって決まる。花を作る茎幹細胞は基本、無限増殖をするが、老化とともに花形成能を失う。近年、「個全体の増殖停止」という概念が提唱され、幹細胞の増殖維持にかかわる *WUSCHEL (WUS)* 転写因子の発現が老化とともに消失することが示された (*Nature Comm.* 9: 565, 2018)。申請者らは、茎の幹細胞を含むメリステム領域が、比較的若い花茎伸長1週間目から縮小を開始し、3週目にはプログラム細胞死の *BFN1* 遺伝子が発現誘導されるという新たな知見を得た。これにより、茎の幹細胞はプログラムされた老化を受けると予想した。さらに幹細胞が異常増殖する *clavata3 (clv3)* 突然変異体では、老化が大幅に遅れて、花の総数が増えた。すなわち、老化により増殖が抑制されるだけでなく、増殖が老化を抑制しているという老化と増殖の拮抗作用によるバランスが花の総数を決定していることが示唆されるが、分子機構は未解明である。

2. 研究の目的

本研究は、花の数とサイズを決める増殖・分化・老化の遷移をつかさどる制御系の解明を主目的とする。本提案は有機的なつながりをもつ3つのオリジナルテーマから

なる。I)は、申請者らが独自に明らかにしたヒストン修飾を介したバイオタイマーを解析の軸として、種特異的な器官数の不変性をつかさどる増殖と分化を調和させる分子機構の解明を目的とする。II)では、花卉サイズの可変性にかかわる分化と老化のバランス機構を植物ホルモンシグナルの視点から解明する。申請者らは、新しい花発生ステージ決定法の開発および定量的な表現型解析を行うことで、これまでに比較の難しかった古典的な花突然変異体において新たに花卉サイズの異常を見出すことに成功した。さらに、同突然変異体の RNA-seq から糖輸送による老化制御が示唆され、新規の本提案にたどりついた。III)では、植物個体の作る花の総数の決定にかかわる増殖と老化の拮抗作用の分子機構を解明する。さらに、発生プログラムにあわせて、外的な環境や栄養の条件がどのように分化・増殖・老化のバランス制御に影響を及ぼすのかを包括的に考察する。以上、本研究の独自性は、植物発生研究におけるこれまでの増殖と分化の二元論的解析に、細胞の一生という時間軸をとおして3つ目の老化の視点を組み合わせることで、未解明の問いである数とサイズの決定機構に挑む点である。さらに、動物とは異なる植物の死を再定義することも目指した。また、本研究の社会貢献につながる目的としては、変動地球環境下において、花の産物である穀物類を安定的に供給し続けるための基盤技術の創出が挙げられる。

3. 研究の方法

本研究は、花の数とサイズの制御にかかわる鍵遺伝子の上流、下流の制御系を明らかにする。そのために発生時間の経過および環境・栄養条件に応じた花の細胞レベルでの表現型を観察し、鍵遺伝子の時空間特異的な発現およびヒストン修飾を定量的に計測する(図1)。RNA-seq で表現型に関係性の高い遺伝子を同定し、制御系における因果関係を鍵遺伝子および関連因子の突然変異体、誘導的 RNAi 発現操作および再構成系により検証する。異なった環境・栄養条件下での制御系の振る舞いから、数とサイズの不変性・可変性機構を探る。さらに数理モデル化により、植物幹細胞の増殖・分化・老化の遷移過程におけるバランス制御機構をシステムレベルで理解する。これらの解析から環境、発生プログラムに応じた花の数とサイズの決定機構を分子、細胞および個体レベルで解明する。

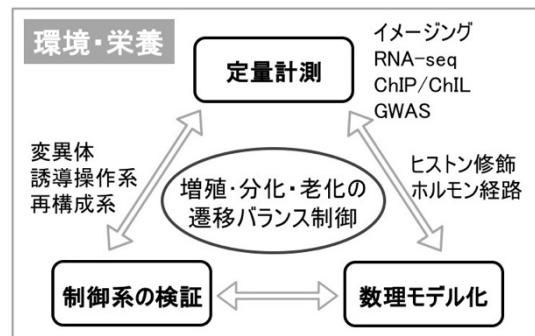


図1. 植物幹細胞の増殖・分化・増加のバランスによる花の数とサイズの制御機構の解析スキーム

4. 研究成果

本研究では、高等植物の花における種固有の器官数および、サイズを決める原理の解明を目指して研究を進めてきた。本研究は、花をつくる幹細胞に着目して、3つの関連しつつも独立したテーマ I) 花器官数の不変性を司るエピジェネティックなバイオタイマーの制御機構、II) 花卉サイズの決定を司るジャスモン酸シグナル系路、III) 花の総数の決定における茎頂幹細胞の老化制御の分子機構の解析を行った。以下に3つのテーマごとの実験成果を述べる。

I) 花器官数の不変性 (伊藤、山口、大学院生 Pelayo ら)

AGAMOUS 誘導系における下流ターゲット遺伝子の細胞周期依存性を細胞周期の阻害剤を使った RNA-seq および抑制的ヒストン修飾の有無、細胞周期阻害剤の影響を解析することにより、バイオタイマーによって制御される遺伝子を同定した。その中には複数の分化制御因子が含まれていた。すなわち、幹細胞の増殖抑制因子である *KNU* と複数の分化制御因子を同じバイオタイマー機構で制御することによって、増殖の停止と分化誘導を同調させることが可能となり、花器官の環境不変性を制御していることが予想された。さらに、*KNU* レポーターにおいて、抑制的ヒストン修飾領域を改変し、さらに改変型レポーターをポリコム変異体や細胞周期の変異体に導入することにより、ヒストン修飾の希釈モデルの実証実験を行った。これらの結果にもとづき、ヒストン修飾プロセスを確率過程によって記述した数理モデルを活用することで、細胞分裂によってヒストン修飾が希釈されるバイオタイマーを定量的に理解することが出来た。これらの花器官の数の制御にかかわる AGAMOUS 転写因子の下流において、バイオタイマーにより制御されている遺伝子の同定、バイオタイマー遺伝子の細胞周期依存性、エピゲノム制御、さらに代表的な遺伝子の機能解析、および数理モデル解析について、論文 (*Plant Cell* 35: 2821-2847, 2023, 共責任著者、図2 プレスリリースより)としてまとめた。



図2. 抑制的ヒストン修飾を増やした実証実験
(a) *KNU* 遺伝子の発現のタイミング
(b) ヒストン修飾を3つ増やした発現解析

さらに、花幹細胞制御における *KNU* の作用機序に関して、*PNASE 118, e2102826118*, doi:10.1073/pnas.2102826118 (2021)に国際共同研究の論文を報告した。AG の作用機序については、*Current Opinion in Plant Biology* 61:1020009, 2021 にて総説を発表した。

II) 花弁サイズの決定 (伊藤、山口、大学院生 古田ら)

野生型とジャスモン酸(JA)合成酵素の突然変異体 *dad1* の花弁を用いた RNA-seq を行い、*dad1* で有意に発現減少していた老化関連因子の花弁発生に伴う発現の時空間性をイメージングにより解析した。野生型と *dad1* の花弁における細胞生物、生化学的解析として、走査型および透過型電子顕微鏡による花弁細胞の老化状態の観察を行った。DAB 染色による活性酸素の可視化や JA レポーターにより、JA シグナルの活性化にともない、花弁の根元において、活性酸素種が蓄積することが分かった。花弁サイズにかかわる老化と脱離を制御するジャスモン酸 (JA)シグナル伝達機構において、JA シグナルのマスター制御因子である

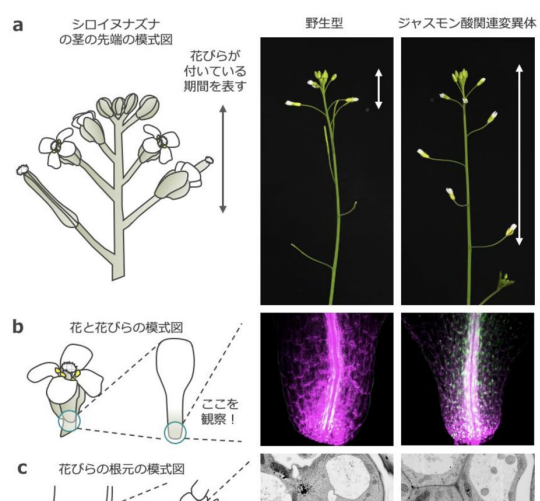


図3. 花弁が散るタイミングが遅れる変異体での変化
(a) 野生型と変異体での花弁が散る時期の比較
(b) 野生型と変異体での花弁でのJAの蓄積
(c) 野生型と変異体での花弁の根元の細胞のTEM像

MYC およびその下流の NAC 転写因子の遺伝学的な解析、ターゲット解析を行った。野生型と比べて *myc2,3,4* では花卉が大きくなり、さらに脱離時期が遅延することがわかった。また、JA による花卉脱離の時期と花卉基部のダメージとの関係を明らかにするため、DAB 染色により花卉基部の活性酸素種 (ROS) の蓄積を可視化したところ、*myc2,3,4* 変異体では、花卉基部における ROS の蓄積範囲が狭くなっていた。さらに、NAC 転写因子の下流では複数のオートファジー因子 ATGs が制御されていた。オートファジーが進行しない *autophagy7 (atg7)* 変異体では、花卉の脱離が遅延した。さらに 35S::GFP-ATG8 の蛍光観察と cleavage assay から、JA 関連変異体ではオートファジーの進行が遅れることがわかった。以上の知見を JA の下流で花卉の脱離にかかわるオートファジーの誘導機構として論文としてまとめた (*Nature Commun.* 15: 1098, 2024. 共責任著者、図 3 プレスリリースより)。

III) 花の総数の決定 (伊藤、白川、大学院生 Wang ら)

野生型および老化の遅れる *clv3* 突然変異体をもちいて、加齢におよぼす茎頂の形態変化の細胞レベルでの観察を行い、さらに幹細胞の決定因子である *WUS* レポーターおよび幹細胞マーカーである *CLV3* レポーターや細胞周期のマーカーにより解析した。茎頂幹細胞は、増殖期を経た後に全体として数を減らしつつも、分裂能を維持したまま細胞レベルでの液胞の肥大などの老化形質を示すことが分かった。同時に、細胞分裂には、一定量の細胞質量が必要であることが報告されており、液胞化により幹細胞が分裂能力を失う可能性が示唆された。時間軸に沿った茎頂の幹細胞領域での単一細胞レベルの RNA-seq を行ったところ、*CLV3* および *WUS* の発現減少に相関して、活性酸素シグナル関連遺伝子、ホルモン関連遺伝子やプログラム細胞死(PCD)の制御因子を同定した。特に、老化に伴い、 O_2^- が減少し、 H_2O_2 が増加した。この ROS の種類の転換が PCD マーカーの発現時期と非常によく一致することから、ROS の種類の転換が PCD 実行因子の発現を誘導している可能性が予想された。さらに H_2O_2 の投与により *WUS* の発現が抑制され、一方で PCD の上流転写因子である *ORE1* の発現を促進した。これらの実験から茎頂幹細胞の老化過程における活性酸素のシグナル系がメリステム制御因子の発現を介して、茎頂の老化を制御していることを明らかにした。以上の加齢による花の総数の決定機構として活性酸素による幹細胞の制御系の関与について、論文報告した (*Inter. J. Mol Sci.*, 23, 3864. doi.org/10.3390/ijms2307386, 2022)。また、これまでの知見と今後の課題についてまとめた総説を発表した(*Plant Cell Physiol.*(2023)10.1093/pcp/pcac1552023; 植物科学の最前線 BSJ-Review vol. 4, pp152 -160, 2023、図 4)。この中で茎頂の老化、分裂の停止、幹細胞死をはっきりと区別して定義した。

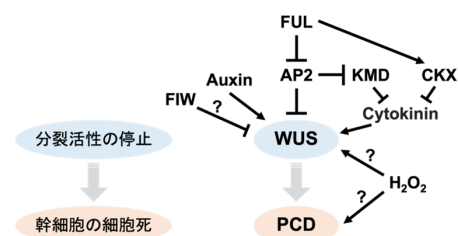


図 4. 茎頂幹細胞の増殖停止と細胞死を制御する分子ネットワーク

これらの実験から茎頂幹細胞の老化過程における活性酸素のシグナル系がメリステム制御因子の発現を介して、茎頂の老化を制御していることを明らかにした。以上の加齢による花の総数の決定機構として活性酸素による幹細胞の制御系の関与について、論文報告した (*Inter. J. Mol Sci.*, 23, 3864. doi.org/10.3390/ijms2307386, 2022)。また、これまでの知見と今後の課題についてまとめた総説を発表した(*Plant Cell Physiol.*(2023)10.1093/pcp/pcac1552023; 植物科学の最前線 BSJ-Review vol. 4, pp152 -160, 2023、図 4)。この中で茎頂の老化、分裂の停止、幹細胞死をはっきりと区別して定義した。

上記研究関連分野において、計 20 報の論文発表、9 件の学会報告、4 報の図書発表を行った。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計20件（うち査読付論文 20件／うち国際共著 10件／うちオープンアクセス 15件）

1. 著者名 Pelayo Margaret Anne, Morishita Fumi, Sawada Haruka, Matsushita Kasumi, Iimura Hideaki, He Zemiao, Looi Liang Sheng, Katagiri Naoya, Nagamori Asumi, Suzuki Takamasa, Sirl Marek, Soukup Ales, Satake Akiko, Ito Toshiro, Yamaguchi Nobutoshi	4. 巻 35
2. 論文標題 AGAMOUS regulates various target genes via cell cycle-coupled H3K27me3 dilution in floral meristems and stamens	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 The Plant Cell	6. 最初と最後の頁 2821 ~ 2847
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plcell/koad123	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 Wang Xuejing, Tan Nicholas Wui Kiat, Chung Fong Yi, Yamaguchi Nobutoshi, Gan Eng-Seng, Ito Toshiro	4. 巻 24
2. 論文標題 Transcriptional Regulators of Plant Adaptation to Heat Stress	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 13297 ~ 13297
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms241713297	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 Wang Xuejing, Tan Nicholas Wui Kiat, Chung Fong Yi, Yamaguchi Nobutoshi, Gan Eng-Seng, Ito Toshiro	4. 巻 24
2. 論文標題 Transcriptional Regulators of Plant Adaptation to Heat Stress	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 13297 ~ 13297
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms241713297	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 Furuta Yuki, Yamamoto Haruka, Hirakawa Takeshi, Uemura Akira, Pelayo Margaret Anne, Iimura Hideaki, Katagiri Naoya, Takeda-Kamiya Noriko, Kumaishi Kie, Shirakawa Makoto, Ishiguro Sumie, Ichihashi Yasunori, Suzuki Takamasa, Goh Tatsuaki, Toyooka Kiminori, Ito Toshiro, Yamaguchi Nobutoshi	4. 巻 15
2. 論文標題 Petal abscission is promoted by jasmonic acid-induced autophagy at Arabidopsis petal bases	5. 発行年 2024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/s41467-024-45371-3	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 Maeda Taro, Sugano Shigeo S, Shirakawa Makoto, Sagara Mayu, Ito Toshiro, Kondo Satoshi, Nagano Atsushi J	4. 巻 64
2. 論文標題 Single-Cell RNA Sequencing of Arabidopsis Leaf Tissues Identifies Multiple Specialized Cell Types: Idioblast Myrosin Cells and Potential Glucosinolate-Producing Cells	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 234 ~ 247
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcac167	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 Maruoka Takashi, Gan Eng-Seng, Otsuka Nana, Shirakawa Makoto, Ito Toshiro	4. 巻 13
2. 論文標題 Histone Demethylases JMJ30 and JMJ32 Modulate the Speed of Vernalization Through the Activation of FLOWERING LOCUS C in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	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/fpls.2022.837831	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 Zhou Yusen, Zhang Xiaomin, Chen Jing, Guo Xiaopeng, Wang Hongyan, Zhen Weibo, Zhang Junli, Hu Zhubing, Zhang Xuebing, Botella Jose Ramon, Ito Toshiro, Guo Siyi	4. 巻 22
2. 論文標題 Overexpression of AHL9 accelerates leaf senescence in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 BMC Plant Biology	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) 10.1186/s12870-022-03622-9	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 Wang Yukun, Shirakawa Makoto, Ito Toshiro	4. 巻 64
2. 論文標題 Arrest, Senescence and Death of Shoot Apical Stem Cells in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 284 ~ 290
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcac155	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 Wang Yukun, Shirakawa Makoto, Ito Toshiro	4. 巻 23
2. 論文標題 Dynamic Changes in Reactive Oxygen Species in the Shoot Apex Contribute to Stem Cell Death in <i>Arabidopsis thaliana</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 3864 ~ 3864
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms23073864	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 Shirakawa Makoto, Tanida Mai, Ito Toshiro	4. 巻 12
2. 論文標題 The Cell Differentiation of Idioblast Myrosin Cells: Similarities With Vascular and Guard Cells	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	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/fpls.2021.829541	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 Erlei, Wang Xin, Li Tinghan, Guo Fengfei, Ito Toshiro, Sun Bo	4. 巻 118
2. 論文標題 Robust control of floral meristem determinacy by position-specific multifunctions of KNUCKLES	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	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) 10.1073/pnas.2102826118	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 Yamaguchi Nobutoshi, Ito Toshiro	4. 巻 16
2. 論文標題 Expression profiling of H3K27me3 demethylase genes during plant development and in response to environmental stress in <i>Arabidopsis</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Signaling & Behavior	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) 10.1080/15592324.2021.1950445	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 Yasuda Shinsuke, Kobayashi Risa, Ito Toshiro, Wada Yuko, Takayama Seiji	4. 巻 22
2. 論文標題 Homology-Based Interactions between Small RNAs and Their Targets Control Dominance Hierarchy of Male Determinant Alleles of Self-Incompatibility in Arabidopsis lyrata	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 6990 ~ 6990
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms22136990	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 Yamaguchi Nobutoshi, Matsubara Satoshi, Yoshimizu Kaori, Seki Motohide, Hamada Kouta, Kamitani Mari, Kurita Yuko, Nomura Yasuyuki, Nagashima Kota, Inagaki Soichi, Suzuki Takamasa, Gan Eng-Seng, To Taiko, Kakutani Tetsuji, Nagano Atsushi J., Satake Akiko, Ito Toshiro	4. 巻 12
2. 論文標題 H3K27me3 demethylases alter HSP22 and HSP17.6C expression in response to recurring heat in Arabidopsis	5. 発行年 2021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/s41467-021-23766-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 -

1. 著者名 Yamaguchi Nobutoshi, Ito Toshiro	4. 巻 11
2. 論文標題 JMJ Histone Demethylases Balance H3K27me3 and H3K4me3 Levels at the HSP21 Locus during Heat Acclimation in Arabidopsis	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Biomolecules	6. 最初と最後の頁 852 ~ 852
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/biom11060852	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 Umeda Masaaki, Ikeuchi Momoko, Ishikawa Masaki, Ito Toshiro, Nishihama Ryuichi, Kyojuka Junko, Torii Keiko U., Satake Akiko, Goshima Gohta, Sakakibara Hitoshi	4. 巻 106
2. 論文標題 Plant stem cell research is uncovering the secrets of longevity and persistent growth	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 326 ~ 335
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tpj.15184	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 Pelayo Margaret Anne, Yamaguchi Nobutoshi, Ito Toshiro	4. 巻 61
2. 論文標題 One factor, many systems: the floral homeotic protein AGAMOUS and its epigenetic regulatory mechanisms	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Current Opinion in Plant Biology	6. 最初と最後の頁 102009 ~ 102009
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.pbi.2021.102009	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 Shirakawa Makoto, Morisaki Yukaho, Gan Eng-Seng, Sato Ayato, Ito Toshiro	4. 巻 12
2. 論文標題 Identification of a Devernalization Inducer by Chemical Screening Approaches in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	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/fpls.2021.634068	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 Wu Jinfeng, Yan Mingli, Zhang Dawei, Zhou Dinggang, Yamaguchi Nobutoshi, Ito Toshiro	4. 巻 11
2. 論文標題 Histone Demethylases Coordinate the Antagonistic Interaction Between Abscisic Acid and Brassinosteroid Signaling in Arabidopsis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	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/fpls.2020.596835	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 Wang Yukun, Kumaishi Kie, Suzuki Takamasa, Ichihashi Yasunori, Yamaguchi Nobutoshi, Shirakawa Makoto, Ito Toshiro	4. 巻 11
2. 論文標題 Morphological and Physiological Framework Underlying Plant Longevity in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	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/fpls.2020.600726	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9件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 3件）

1. 発表者名 Toshiro Ito
2. 発表標題 Erasure of Epigenetic Memory in Arabidopsis Flowering Control
3. 学会等名 The 33rd International Conference on Arabidopsis Research (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Toshiro Ito
2. 発表標題 From AGAMOUS to Petals: Senescence and Size Dynamics in Flowers.
3. 学会等名 2023 International Symposium on Plant Cell & Developmental Biology-Future Agriculture (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Toshiro Ito
2. 発表標題 Chemical manipulation of epigenome towards flowering control
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会 (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 古田 優生, 山本 春香, 山口 暢俊, 伊藤 寿朗
2. 発表標題 シロイヌナズナの花弁脱離を制御するジャスモン酸を介したエピゲノム制御機構
3. 学会等名 第63回 日本植物生理学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 海老原 諒子, 下保 瑤己, 山田 慧士朗, 山口 翔, 山口 京, 和田 七夕子, 高山 誠司, 伊藤 寿朗
2. 発表標題 父方インプリント遺伝子欠損株における種子および胚乳発達の解析
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 古田 優生, 山口 暢俊, 伊藤 寿朗
2. 発表標題 シロイヌナズナのNAC102転写因子による花弁脱離の制御機構の解析
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 福地 正弥, 白川 一, 伊藤 寿朗
2. 発表標題 ケミカルバイオロジーによる植物の脱春化を促進する低分子化合物の探索とその構造
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 森下 史, 山口 暢俊, 伊藤 寿朗
2. 発表標題 花メリステムにおけるSUPERMANのステージ特異的下流遺伝子の解析
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 谷田 舞, 白川 一, 伊藤 寿朗
2. 発表標題 生体防御を担うミロシン細胞の分化に関わる新規転写因子WASABI MAKERの機能解析
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計4件

1. 著者名 Yifeng Xu, Eng-Seng Gan, Toshiro Ito	4. 発行年 2023年
2. 出版社 Springer Nature	5. 総ページ数 23
3. 書名 "Misexpression Approaches for the Manipulation of Flower Development," Flower Development	

1. 著者名 白川 一, 伊藤 寿朗	4. 発行年 2023年
2. 出版社 (公社)日本植物学会 電子出版物編集委員会	5. 総ページ数 9
3. 書名 "頂端分裂組織における幹細胞の分裂活性の停止と細胞死," 植物科学の最前線 (BSJ-Review)	

1. 著者名 古田 優生, 山口 暢俊, 伊藤 寿朗	4. 発行年 2023年
2. 出版社 北隆館	5. 総ページ数 6
3. 書名 "AGAMOUSによる花メリステムの細胞増殖停止機構," アグリバイオ	

1. 著者名 宮嶋 渚, 本郷達也, 伊藤寿朗, 山口暢俊	4. 発行年 2023年
2. 出版社 日本農芸化学会	5. 総ページ数 49
3. 書名 化学と生物	

〔産業財産権〕

〔その他〕

奈良先端科学技術大学院大学 バイオサイエンス領域 花発生分子遺伝学研究室 https://bsw3.naist.jp/ito/ 挑戦的両性花原理 https://www.ige.tohoku.ac.jp/prg/flower/
--

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	和田 七夕子 (Wada Yuko) (50379541)	奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・助教 (14603)	
研究分担者	佐竹 暁子 (Satake Akiko) (70506237)	九州大学・理学研究院・教授 (17102)	
研究分担者	白川 一 (Shirakawa Makoto) (70636969)	奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・助教 (14603)	

6. 研究組織（つづき）

	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	山口 暢俊 (Yamaguchi Nobutoshi) (90767899)	奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・准教授 (14603)	

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