

令和 6 年 5 月 17 日現在

機関番号：33910

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2019～2023

課題番号：19K06730

研究課題名(和文) AS2と核小体タンパク質による発現抑制を介した葉の分化制御機構の解析

研究課題名(英文) Analysis of the regulatory mechanism of leaf differentiation via repression of expression by AS2 and nucleolar proteins.

研究代表者

小島 晶子 (Kojima, Shoko)

中部大学・応用生物学部・准教授

研究者番号：10340209

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：シロイヌナズナのAS2は、葉の発生・分化に重要な役割を果たす遺伝子である。AS2は葉の裏側因子を抑制し、葉の表側の細胞分化を促す。今回、AS2は核小体周縁部の塊状の局在が、その機能に重要であることから、核小体タンパク質遺伝子がAS2の機能に与える影響について解析した。その結果、NUCLEOLIN1 (NUC1)、RH10、RID2の変異体ではAS2タンパク質の局在、45S rDNAの核内の局在、45S rDNAのDNAメチル化レベルの低下が明らかとなった。従ってAS2は核小体因子とともにrDNAのエピジェネティックな制御に関わると考えられた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究では、植物の主要な光合成器官である葉の発生のメカニズムの一端を明らかにした。今回得られた研究成果は、植物が様々な環境変化にตอบสนองしながら発生する仕組みを理解した上で地球環境を維持するのに役立つと期待され、社会的な意義は大きい。

また、本研究で植物固有のAS2/LOBファミリータンパク質の1つ、AS2が葉の発生において機能する際に必要は核小体周縁部への局在には、正常な核小体が必要であり、45S rDNAメチル化の維持を介したエピジェネティックな調節に関わることを世界に先駆けて示した。

研究成果の概要(英文)：Arabidopsis ASYMMERIC LEAVES2 (AS2) is a gene that plays an important role in leaf development and differentiation; AS2 promotes adaxial cell differentiation of the leaf by repressing abaxial factors of the leaf primordia. In the present study, we analyzed the effects of nucleolar protein genes, NUCLEOLIN1 (NUC1) and RNA HELICASE10 (RH10) on AS2 function, because the localization of AS2 at the periphery of the nucleolus is important for its function. We found altered localization of AS2 protein and reduced levels of DNA methylation of 45S rDNA in as2, nuc1, rh10 mutants, that indicate perinucleolar localization of AS2 that requires normal nucleolar structure and/or its function. The localization pattern of the 45S rDNA foci was also altered in these mutants. These results indicate that perinucleolar regions function as scaffold for gene silencing.

研究分野：植物分子生物学

キーワード：エピジェネティック 核小体 AS2/LOBドメイン DNAメチル化 発現制御 シロイヌナズナ 45S rDNA
葉の発生・分化

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

シロイヌナズナの *ASYMMETRIC LEAVES2* (*AS2*)は葉の発生に重要な役割を果たす核タンパク質であり、植物で広く保存されている *AS2/LOB* ドメインを持つ。これまでの研究から、*AS2* は(1)葉の裏側因子 *ETT/ARF3* 遺伝子のプロモーター領域に結合し直接転写を抑制すること、(2)*ETT* 遺伝子エキソンの DNA メチル化を維持するのに関わること、(3)*AS2* タンパク質が機能するためには、核小体周縁部での塊状の局在が重要であること、(4)*AS2* は複数の核小体タンパク質 *NUCLEOLIN1*(*NUC1*), *RNA HELICASE10* (*RH10*), *RID2* とともに葉の発生に関わることが明らかになってきた(Iwakawa et al., 2002; Iwasaki et al., 2013; Matsumura et al., 2016; Vial-Pradel et al., 2018)。核小体周縁部は、ヒトにおいては細胞が分化する過程においてエピジェネティックな発現抑制の場として働くというモデルが提案されている。また、種々の核小体ストレスにより様々なタンパク質が局在を変え、*p53* シグナル等を介した細胞の応答に関わることが報告されている。一方、植物においては、核小体に関連した研究の報告例は非常に少なかった。そこで、植物の細胞分化に核小体機能と DNA メチル化を介した遺伝子発現制御に関する新しい知見が必要であった。

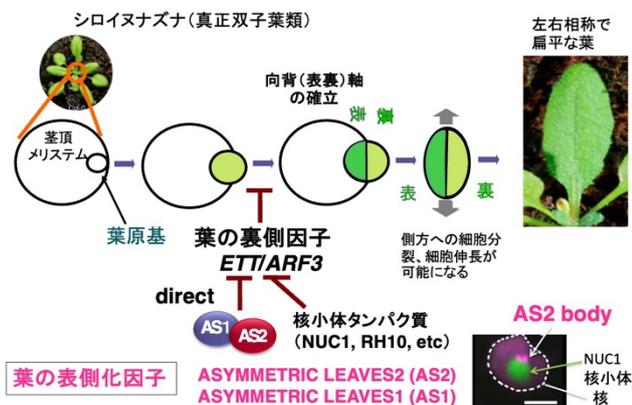


図1. シロイヌナズナの葉形成のモデル

2. 研究の目的

本研究では、シロイヌナズナの葉の発生過程において *AS1-AS2* 複合体が *ETT* 遺伝子領域を核小体周縁部へとリクルートし、DNA メチル化を介したエピジェネティックな発現抑制に関わるというモデルを検証することを目的として、以下のことを明らかにする。(1)*AS2* が DNA メチル化を介した発現制御に関わるか否かを検討するため、野生型、*as2* 変異体、*as2* 変異体の表現型を亢進する核小体タンパク質遺伝子の変異体のゲノムワイドな DNA メチル化レベルの変化を明らかにし、*ETT* 遺伝子以外の標的を探索する。(2) *AS2* の核小体周縁部への局在と DNA 結合、DNA メチル化の維持に必要な領域を明らかにする。また、核小体タンパク質遺伝子の変異が *AS2* body の局在に与える影響を明らかにする。(3) *AS2* の標的が実際に核内での位置が変化するかを明らかにするため、レポーター遺伝子や FISH により *AS2* の標的遺伝子座の可視化を試みる。

3. 研究の方法

AS2 や核小体タンパク質 *NUC1*, *RH10* が DNA メチル化の維持にどのような影響を与えるかを明らかにするため、(1)EM-seq 法により野生型、*as2* 変異体 3 系統と *nucl1* 変異体、*rh10* 変異体における①ゲノムワイドな DNA メチル化レベルの解析と②45S rDNA のメチル化レベルの解析を行った。(2) *AS2* タンパク質の核小体周縁部での局在、DNA 結合に必要なアミノ酸配列を明らかにするため、保存された *AS2/LOB* ドメイン内の変異 *as2* タンパク質と YFP の融合タンパク質の局在を共焦点レーザー顕微鏡で観察し、細胞内局在の変化を詳細に調べた。さらに *as2* 変異タンパク質の DNA 結合能を AlphaScreen 法により検証した。(3) *AS2* が相互作用すると考えられる rDNA 遺伝子領域を可視化するため、FISH での検出を行なった。これまでの解析から、*AS2* body の局在が 45S リボソーム DNA (rDNA)を含むクロモソームと部分的に重なることが明らかになっていたため、FISH 解析により 45S rDNA 遺伝子クラスターの分布についても解析を行った。

4. 研究成果

(1) ① DNA メチル化のゲノムワイドな解析

野生型、*as2-1* 変異体、*as2-snp1* 変異体 (Zn finger モチーフの 1 番目のシステイン残基の前後に変異を持つ)、*as2-5* 変異体 (*AS2/LOB* ドメイン中央領域の保存されたグリシンが置換された変異を持つ)、*nucl1-1* 変異体、*rh10* 変異体について、14 日目の個体の地上部の DNA を抽出し、EM-seq により DNA メチル化の解析を行なった。この結果、ゲノムワイドな CG のメチル化に関しては、いずれの変異体も野生型のパターンを大きく変えるような変化は認められなかった。*ETT* の exon 6 については、これまで解析したバイサルファイト法と同様の結果が得られ、特異的な部位でのメチル化レベルの低下が認められた。また、*as2* 変異体、*nucl1* 変異体、*rh10* 変異体に共通した遺伝子領域の特定の部位でのメチル化レベルの低下が認められた。従って、*AS2* および核小体タンパク質 *NUC1*, *RH10* はゲノム全体ではなく、特定の遺伝子領域の CG メチル化の維持に共通に関わると考えられた。また、今回解析した大部分の系統は遺伝背景が *Col-0* だが、*as2-5* 変異体は *Ler* 背景である。野生型 *Ler* の系統での *ETT* exon 6 の CG メチル化部位やパターンは *Col-*

0 とはやや異なったが、*as2-5* 変異体では *Ler* に比べてメチル化レベルが低下していた。従って AS2 は、野生型の異なる系統でも DNA メチル化維持に関わると考えられる。

② 45S rDNA のメチル化パターンの解析

45S rDNA の繰り返し配列は、シロイヌナズナでは 2 番染色体と 4 番染色体短腕の端に位置し (nucleolus organizer regions, NOR2 and NOR4)、野生型 Col-0 ではハプロイドあたり 750 コピー程度存在する。しかし、①のゲノムワイドな解析に用いたデータベースには、ごく一部の繰り返ししか含まれていなかった。そこで、我々は繰り返し単位分のリファレンス配列をデータベースから構築し、先の EM-seq で得られたデータを用いて野生型と変異体における 45S rDNA のメチル化データを 2 万~3 万のリードカバリッジで取得することに成功した。解析の結果、45S rDNA のほとんどの CpG 部位は高度にメチル化されており、既報の論文 (Pontvianne et al., 2010) と矛盾しないものであった。Pontvianne らは転写開始部位から約 250 bp の領域において、*nucl1* 変異体でメチル化レベルの低下を報告していたが、今回我々はプロモーターと転写開始部位を含む 2 kp の領域について *nucl1-1* 変異体に加え、*as2-1* 変異体、*as2-5* 変異体、*rh10* 変異体においても、野生型に比べて CG メチル化レベルが低下していることを明らかにした。AS2 と RH10 が rDNA の CG メチル化レベルの維持に関わることを示したのは、本研究が初めてである。AS2 と NUC1, RH10 は rDNA の DNA メチル化を介して rDNA 遺伝子の発現調節に関わる可能性がある。

(2) AS2 タンパク質の局在と DNA 結合に必要な領域の解明

AS2 ファミリーで保存されたアミノ酸配列に変異を持つ *as2*-YFP 融合タンパク質をエストロゲン誘導で発現させ、AS2 body の局在を観察した。*as2-5* 変異体、*as2-snp1* 変異体では、核質に局在するが、AS2 body は観察されなかった。一方、AlphaScreen 法を用いた解析で *as2-5* 変異タンパク質は、DNA 結合能を持ち、*as2-snp1* 変異タンパク質は DNA 結合を持たなかった (Ando et al., 2023)。従って AS2 body への局在には DNA 結合以外の領域も必要であると考えられる。また、*nucl1* 変異体と *rh10* 変異体においては、核小体の構造と大きさに異常があり、AS2 body の局在パターンにも変化が認められることから、核小体が正常な状態にあることが AS2 の機能にとって重要であることが明らかとなった (Luo et al., 2020; Ando et al., 2023)。

(3) AS2 の標的領域の可視化

当初予定していた *ETT* 遺伝子領域の可視化については、結果を得られなかったが、*ETT* 以外の標的候補として AS2 body と部分的に共局在する 45S rDNA 配列が得られたことから、45S rDNA の FISH 解析を行った。FISH 解析では基礎生物学研究所の亀井教授との共同研究で超高解像度共焦点レーザー顕微鏡の AiryScan モードで取得した画像を用いて、45S rDNA の詳細な局在パターンを比較した。その結果、*as2* 変異体と核小体タンパク質遺伝子変異体のいずれにおいても、45S rDNA の局在パターンが野生型とはやや異なっていた。また変異体ごとに 45S rDNA の局在パターンが異なり、その違いはそれぞれの因子が核小体機能に果す役割の違いを反映しているかもしれない。

以上の結果から、AS2 は核小体の正常な機能に依存して、核小体周縁部に局在すること、*ETT* 遺伝子および 45S rDNA リピートの DNA メチル化の維持に関わることが明らかになった (図 2)。rDNA のコピー数や発現量の調節は、酵母の寿命やヒトの細胞周期や細胞分化に伴うエピジェネティックな調節、ストレス応答のセンサーとして働くことが示唆されている。また、ヒトのがんの進行、予後、細胞老化と rDNA のメチル化とがんの進行、予後との関連が報告されている (Yan et al., 2000; Powell et al., 2002; Shao et al., 2020)。ヒトの核小体ストレス応答に関わる p53 に対応する因子は植物には存在せず、植物での rDNA の発現調節や核小体ストレスに関する研究は少ないが、最近転写因子 ANAC082 が核小体ストレス応答に関連する因子の候補として挙げられている (Ohbayashi et al., 2017)。また、最近の研究でシロイヌナズナでは CG メチル化と rDNA のサイレンシングとの関連や、核小体周縁部の 45S rDNA クラスターにメチル CG 結合タンパク質 MBD5, MBD6 が局在することが示されている (Flutz et al., 2023; Ren et al., 2024)。本研究で得られた成果は、植物の核小体機能やストレス応答を知るうえで学術的な意義が大きいと考える。

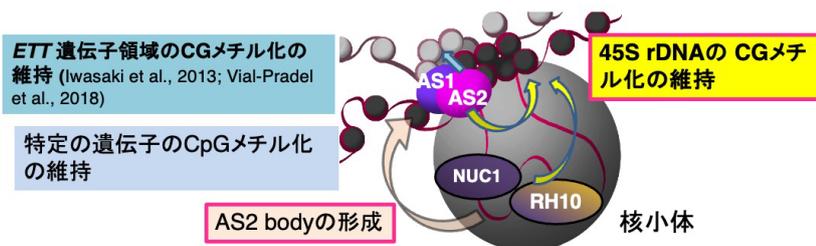


図2. モデル図

AS2 は、核小体の構造(機能)に依存して、葉の裏側因子 *ETT* および 45S rDNA の CG メチル化の維持を通して、これらの遺伝子の抑制に関わると考えられる。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計7件（うち査読付論文 7件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 7件）

1. 著者名 Ando Sayuri, Nomoto Mika, Iwakawa Hidekazu, Vial-Pradel Simon, Luo Lilan, Sasabe Michiko, Ohbayashi Iwai, Yamamoto Kotaro T., Tada Yasuomi, Sugiyama Munetaka, Machida Yasunori, Kojima Shoko, Machida Chiyoko	4. 巻 12
2. 論文標題 Arabidopsis ASYMMETRIC LEAVES2 and Nucleolar Factors Are Coordinately Involved in the Perinucleolar Patterning of AS2 Bodies and Leaf Development	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 3621 ~ 3621
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants12203621	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 Ayami Nakagawa, Kazuaki Kawasaki, Sayuri Ando, Haruka Funahashi, Kaname Tsutsumiuchi, Shoko Kojima, Satsuki Miwa, Johji Miwa, Chiyoko Machida	4. 巻 22
2. 論文標題 Establishment of the optimal condition for shoot regeneration in Vitis vinifera 'Koshu'	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Annual Report of Research Institute for Biological Function (Chubu University)	6. 最初と最後の頁 48-56
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 オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Machida Yasunori, Suzuki Takanori, Sasabe Michiko, Iwakawa Hidekazu, Kojima Shoko, Machida Chiyoko	4. 巻 135
2. 論文標題 Arabidopsis ASYMMETRIC LEAVES2 (AS2): roles in plant morphogenesis, cell division, and pathogenesis	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 3 ~ 14
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-021-01349-6	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 Takahashi Hiro, Hayashi Noriya, Hiragori Yuta, Sasaki Shun, Motomura Taichiro, Yamashita Yui, Naito Satoshi, Takahashi Anna, Fuse Kazuyuki, Satou Kenji, Endo Toshinori, Kojima Shoko, Onouchi Hitoshi	4. 巻 21
2. 論文標題 Comprehensive genome-wide identification of angiosperm upstream ORFs with peptide sequences conserved in various taxonomic ranges using a novel pipeline, ESUCA	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 BMC Genomics	6. 最初と最後の頁 260
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s12864-020-6662-5	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 Luo Lilan, Ando Sayuri, Sakamoto Yuki, Suzuki Takanori, Takahashi Hiro, Ishibashi Nanako, Kojima Shoko, Kurihara Daisuke, Higashiyama Tetsuya, Yamamoto Kotaro T., Matsunaga Sachihiro, Machida Chiyoko, Sasabe Michiko, Machida Yasunori	4. 巻 101
2. 論文標題 The formation of perinucleolar bodies is important for normal leaf development and requires the zinc finger DNA binding motif in Arabidopsis ASYMMETRIC LEAVES2	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 1118 ~ 1134
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tpj.14579	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 Vial-Pradel Simon, Hasegawa Yoshinori, Nakagawa Ayami, Miyaki Shido, Machida Yasunori, Kojima Shoko, Machida Chiyoko, Takahashi Hiro	4. 巻 36
2. 論文標題 SIMON: Simple methods for analyzing DNA methylation by targeted bisulfite next-generation sequencing	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 213 ~ 222
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.19.0822a	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 Kanamasa Shin, Yamaguchi Daiki, Machida Chiyoko, Fujimoto Tsukasa, Takahashi Anna, Murase Masataka, Fukuyoshi Shuichi, Oda Akifumi, Satou Kenji, Takahashi Hiro	4. 巻 8
2. 論文標題 Draft Genome Sequence of Saccharomyces cerevisiae Strain Pf-1, Isolated from Prunus mume	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Microbiology Resource Announcements	6. 最初と最後の頁 e01169-19
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1128/MRA.01169-19	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31件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 3件)

1. 発表者名 岩川秀和・安藤沙友里・小島晶子・笹部美知子・伊藤正樹・町田泰則・町田千代子
2. 発表標題 葉の形成に関わるAS2遺伝子およびAS2/LOBファミリーの起源をゲノムデータベースから探る
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会 京都府京都市 (口答発表)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 小島晶子・西浜竜一・石田咲子・安藤沙友里・河内孝之・町田千代子・町田泰則
2. 発表標題 ゼニゴケのclass II AS2 ファミリー遺伝子の解析
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会 京都府京都市（口答発表）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 安藤沙友里・野元美佳・岩川秀和・Simon Vial-Prade11・多田安臣・山本興太郎・町田泰則・小島晶子・町田千代子
2. 発表標題 葉の向背軸分化に関わる AS2のAS2/LOBサブドメインの分子的機能解析
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会 京都府京都市（口答発表）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 安藤沙友里・野元美佳・岩川秀和・Simon Vial-Prade11・多田安臣・山本興太郎・町田泰則・小島晶子・町田千代子
2. 発表標題 植物のCxxC-type zinc fingerタンパク質AS2の分子的機能の解析
3. 学会等名 第45回分子生物学会 千葉県千葉市（ポスター発表）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 町田千代子・安藤沙友里・岩川秀和・栗原大輔・東山哲也・笹部美知子・小島晶子・町田泰則
2. 発表標題 AS2 bodyが関わる葉の発生分化における核小体の新しい機能
3. 学会等名 第45回分子生物学会 千葉県千葉市（ポスター発表）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 鈴木崇紀・岩川秀和・安藤沙友里・小島晶子・町田千代子・笹部美智子・栗原大輔・東山哲也・町田泰則
2. 発表標題 ウイルス病原性遺伝子を利用した葉形成に関するASYMMETRIC-LEAVES2 遺伝子の機能解明
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会 宮城県仙台市（ポスター発表）
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 小島晶子・岩川秀和・日比野哲紀・高橋広夫・安藤沙友里・笹部美知子・伊藤正樹・町田泰則・町田千代子
2. 発表標題 シロイヌナズナの葉の発生分化に関わるAS2と核小体タンパク質によるDNAメチル化維持機能の解明
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会 宮城県仙台市（ポスター発表）
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Ando S., Iwakawa H., Kojima S., Machida Y., Machida C.
2. 発表標題 Roles of ASYMMETRIC LEAVES2 (AS2) and NUCLEOLIN1 in the Adaxial-Abaxial Polarity Specification at the Perinucleolar Region in Arabidopsis.
3. 学会等名 The Mechanisms of Plant Development. FASEB SRC (USA) WEB (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 町田千代子、安藤沙友里、日比野哲紀、岩川秀和、笹部美知子、小島晶子、町田泰則
2. 発表標題 葉の発生分化における核小体の役割の解明
3. 学会等名 第38回日本植物バイオテクノロジー学会つくば大会（オンライン開催）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 日比野哲紀・高橋広夫・岩川秀和・杉山宗隆・町田泰則・町田千代子・小島晶子
2. 発表標題 葉の発生分化におけるDNAメチル化を介したエピジェネティック制御
3. 学会等名 日本植物学会第85回大会 東京都八王子市（オンライン開催）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 安藤沙友里・野元美佳・多田安臣・笹部美知子・山本興太郎・小島晶子・町田泰則・町田千代子
2. 発表標題 シロイヌナズナのAS2のzinc-finger motifの分子機能の解析
3. 学会等名 日本植物学会第85回大会 東京都八王子市（オンライン開催）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 町田千代子・安藤沙友里・日比野哲紀・岩川秀和・栗原大輔・東山哲也・笹部美知子・小島晶子・町田泰則
2. 発表標題 植物の葉の発生分化に関わるAS2 body形成における核小体の役割の解明
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会 神奈川県横浜市（オンライン開催）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 岩川秀和・小島晶子・松本省吾・町田泰則・町田千代子
2. 発表標題 ゲノムデータベースを利用した植物に特有のAS2/LOBファミリーの分子系統解析
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会 神奈川県横浜市（オンライン開催）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 岩川秀和・小島晶子・笹部美知子・松本省吾・町田泰則・町田千代子
2. 発表標題 ゲノムデータベースからシロイヌナズナ ASYMMETRIC LEAVES2 (AS2) の起源を探る
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会 茨城県つくば市 (オンライン開催)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 安藤沙友里・岩川秀和・小島晶子・杉山宗隆・町田泰則・町田千代子
2. 発表標題 シロイヌナズナの葉の向背軸性確立におけるAS2と核小体タンパク質の役割
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 日比野哲紀・高橋広夫・鈴木雅貴・Pradel S. Vial・町田泰則・小島晶子・町田千代子
2. 発表標題 シロイヌナズナの葉の発生・分化におけるzinc-finger protein AS2によるエピジェネティック制御
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 笹部美知子・雪森桃花・吉田みのり・三石萌・小島晶子・栗原大輔・東山哲也・町田千代子・町田泰則
2. 発表標題 葉形成に関するAS2タンパク質の動態変化と機能の関係
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 町田千代子・岩川秀和・高橋広夫・安藤沙友里・日比野哲紀・坂本卓也・坂本勇貴・松永幸大・野元美佳・多田正臣・小島晶子・町田泰則
2. 発表標題 シロイヌナズナの葉の向背軸分化におけるエピジェネティック因子AS2 と核小体タンパク質の役割
3. 学会等名 第43回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 安藤沙友里・岩川秀和・高橋広夫・栗原大輔・東山哲也・笹部美知子・町田泰則・町田千代子・小島晶子
2. 発表標題 シロイヌナズナの葉の向背軸性確立におけるAS2 bodyと核小体の役割の葉の向背軸性確立におけるAS2 bodyと核小体の役割
3. 学会等名 第43回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 町田千代子・高橋広夫・日比野哲紀・安藤沙友里・岩川秀和・野元美佳・多田正臣・杉山宗隆・小島晶子・町田泰則
2. 発表標題 シロイヌナズナの葉の発生分化におけるエピジェネティック因子AS2と核小体タンパク質の役割の解明
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 岩川秀和・坂本卓也・坂本勇貴・野元美佳・松永幸大・多田安臣・安藤沙友里・小島晶子・町田泰則・町田千代子
2. 発表標題 核小体周縁部でrDNA領域を含むクロモセンターと共局在する顆粒AS2-bodyの解析
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Machida C., Vial-Pradel S., Nomoto M., Takahashi H., Kojima S., Tada Y. and Machida Y.
2. 発表標題 Roles of Nucleolar Proteins and Zinc-Finger Protein ASYMMETRIC LEAVES2 in establishment of leaf adaxial-abaxial polarity in <i>Arabidopsis thaliana</i>
3. 学会等名 Plant Organ Growth Symposium (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ando S., Ogawa T., Kojima S. Sakamoto Y., Matsunaga S., Machida Y. and Machida C.
2. 発表標題 Roles of perinucleolar AS2 bodies and the nucleolus in the establishment of leaf polarity in <i>Arabidopsis thaliana</i> .
3. 学会等名 Plant Organ Growth Symposium (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 安藤沙友里・岩井雅斗・小島晶子・町田泰則・町田千代子
2. 発表標題 シロイヌナズナの葉の発生に関わるAS2の核内局在における核小体タンパク質RNA HELICASE10の役割の解析
3. 学会等名 第37回日本植物細胞分子生物学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 小島晶子・吉田みのり・吉野有紀・水野 翠・笹部美知子・町田泰則・町田千代子
2. 発表標題 イネとトマトのAS2相同遺伝子の解析
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 町田千代子・Vial-Pradel Simon・安藤沙友里・野元美佳・高橋広夫・多田 安臣・小島晶子・町田泰則
2. 発表標題 葉の発生分化における核小体の役割の解明
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Machida C., Ando S., Sakamoto Y., Matsunaga S., Kurihara D., Higashiyama T., Takahashi H., Kojima S. and Machida Y.
2. 発表標題 Epigenetic role of zinc-finger protein AS2 and nucleolar proteins in the specification of adaxial cell fate of leaves in <i>Arabidopsis thaliana</i>
3. 学会等名 Workshop Epigenetic mechanisms of cellular differentiation 第42回日本分子生物学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 安藤沙友里・岩井雅斗・小島晶子・栗原大輔・東山哲也・町田泰則・町田千代子
2. 発表標題 AS2と協調的に働く核小体局在タンパク質 RNA HELICASE10のAS2 bodyの局在における機能の解析
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 町田千代子・日比野哲紀・三谷恭平・水谷優斗・ヴィアルプラデルシモン・高橋広夫・小島晶子・町田泰則
2. 発表標題 シロイヌナズナのAS2が関わる葉の向背軸分化とAS2の標的遺伝子のDNAメチル化における核小体タンパク質の役割の解明
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 岩井雅斗・西井秀太・森田留那・水野摩啓・小島晶子・笹部美知子・町田泰則
2. 発表標題 シロイヌナズナの葉の向背軸分化におけるASYMMETRIC LEAVES2の AS2 domainの機能解明
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 小島晶子・雪森桃花・吉野有紀・水野翠・笹部美知子・町田泰則・町田千代子
2. 発表標題 シロイヌナズナの葉形成におけるASYMMETRIC LEAVES2相同遺伝子の機能解析
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>中部大学応用生物学部環境生物科学科 小島研究室 https://pfs.chubu.ac.jp/faculty/kojima-shoko/</p>

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	高橋 広夫 (Takahashi Hiro) (30454367)	金沢大学・薬学系・准教授 (13301)	

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	松本 省吾 (Matsumoto Shogo) (90241489)	名古屋大学・生命農学研究科・教授 (13901)	

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			