

シロイヌナズナにおける光周性花成を誘導する長距離シグナル

阿部 光知

東京大学 大学院総合文化研究科 広域科学専攻 生命環境科学系
〒153-8902 東京都目黒区駒場 3 丁目 8-1

Long-distance signals that induce photoperiodic flowering in *Arabidopsis thaliana*

Mitsutomo Abe

Department of Life Sciences, Graduate School of Arts and Sciences,
The University of Tokyo
3-8-1 Komaba, Meguro-ku, Tokyo, 153-8902, Japan

Keywords: *Arabidopsis thaliana*, flowering, florigen, FLOWERING LOCUS T, FD

DOI: 10.24480/bsj-review.14c2.00249

1. はじめに

茎頂分裂組織のアイデンティティ転換に端を発し、栄養器官である「葉」の代わりに生殖器官である「花」をつくり始める一連の分化プロセスの変化を「花成 (floral transition)」と呼ぶ。花成のタイミングは繁殖の成否に極めて大きな影響を及ぼす。そのため、後述する様々な環境要因によって花成時期は厳密に制御されている。なかでも好適な日長によって花成が誘導される光周性花成現象は、花成ホルモン (フロリゲン) の存在も相まって、これまでに多くの植物研究者の興味を惹きつけてきた。本稿では、シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) におけるフロリゲン研究を概説するとともに、最近の進展を紹介する。

2. 遺伝学的アプローチを用いたシロイヌナズナ花成研究のはじまり

1920 年に Garner と Allard によって発見された光周性花成現象は、花成生理学者による精力的な検証の結果、1937 年に Chailakhyan によって提唱されたフロリゲン仮説へと結実した。その結果、フロリゲンは単なる花成誘導物質ではなく、①適当な光周期を受容した葉で産生される、②篩管を通過して茎頂へと輸送される、③茎頂分裂組織で花芽形成を引き起こす、④種を超えて共通である、⑤接木面を介して伝達可能である、の要件を全て満たす難物に位置付けられてきた。シロイヌナズナの FLOWERING LOCUS T (FT) がフロリゲンの分子実体であることが見出されるまで 70 年もの歳月を必要としたのには (Abe et al. 2005; Corbesier et al. 2007; Wigge et al. 2005)、こうした背景が隠されている。

フロリゲンの分子実体の発見には、シロイヌナズナを用いた分子遺伝学的アプローチが大きな貢献を果たしてきた。なかでも、初めて花成遅延変異体を体系的に解析した Koornneef ら (1991) の報告 (11 遺伝子座に起因する 42 の花成遅延変異体の表現型解析) は、現代の花成研究における出発点と

もいうべき報告である。注目すべきは、日長や温度に対する各変異体の応答性をもとに、筆者らが 11 の変異体を 3 つのグループに分類し (表 1), 各遺伝子機能の関連性を予見した点にある。

植物は、花成時期の決定に際し、外部環境・体内環境からの情報を巧みに利用している。実際にシロイヌナズナの遺伝学的な解析によって、外的・内的環境情報の変化は複数の情報伝達経路 (光周期経路, 春化経路, ジベレリン経路, 自律的経路等) を経由し、各制御経路からの情報を統合する経路統合遺伝子の発現量へと還元されることが明らかになっている (Simpson and Dean 2002)。Koorneef らの予見の妥当性は、後に各変異体から原因遺伝子が同定され、各遺伝子間の分子的な機能連関が明らかにされたことによって改めて証明されることとなった。表 1 に挙げられた 11 の変異体 (遺伝子) は、シロイヌナズナの花成制御における情報伝達経路、経路の統合において、いずれもが重要な役割を担っている。

表 1 Koorneef et al. 1991 で報告されたシロイヌナズナ花成遅延変異体

	変異体	タンパク質機能	参考文献
グループ 1	<i>fca</i>	RNA 結合タンパク質	Macknight et al. 1997
	<i>fpa</i>	RNA 結合タンパク質	Schomburg et al. 2001
	<i>fve</i>	WD40 タンパク質	Ausín et al. 2004
	<i>fy</i>	RNA 修飾因子	Simpson et al. 2003
グループ 2	<i>fe</i>	Myb 型転写制御因子	Abe et al. 2015
	<i>ft</i>	ホスファチジルエタノールアミン結合タンパク質	Kardailsky et al. 1999; Kobayashi et al. 1999
	<i>fd</i>	bZIP 型転写制御因子	Abe et al. 2005; Wigge et al. 2005
	<i>fwa</i>	HD-ZIPIV型転写制御因子	Soppe et al. 2000; Ikeda et al. 2007
グループ 3	<i>fg</i> ^a (<i>co</i>)	zinc-finger 型転写制御因子	Putterill et al. 1995
	<i>fb</i> ^a (<i>gi</i>)	核タンパク質	Fowler et al. 1999; Park et al. 1999
	<i>fha</i> ^b (<i>cry2</i>)	青色光受容体	Guo et al. 1998

a; Rédei 1962 において報告された *constans* (*co*), *gigantea* (*gi*) の異なるアレル

b; Guo et al. 1998 において後に報告された *cryptochrome 2* (*cry2*) の異なるアレル

3. シロイヌナズナにおけるフロリゲン研究

本稿で取り上げる光周性花成においては、日長感知に関わるグループ 3 (*co*, *gi*, *cry2*) とフロリゲン機能と密接に関連するグループ 2 (*fe*, *ft*, *fd*, *fwa*) が重要である。中でも CONSTANS (CO), FT, FD は、フロリゲンを介した光周性花成誘導において中心的なはたらきをする鍵因子である。この 3 つの花成制御因子は、長日条件特異的な花成遅延表現型を示し、図 1 (左) のような上下関係にあることが、遺伝学的解析によって判明している (Abe et al. 2005; Samach et al. 2000; Wigge et al. 2005)。また、詳細な発現解析、機能領域の探索、タンパク質間相互作用を中心とした生化学的解析によって CO, FT, FD の時空間的な発現パターン、生化学的機能も明らかにされている (図 1 (左))。CO-FT-FD モジ

ュールは、シロイヌナズナ以外の植物種においても保存性が高く、CO-FT の関係性が変化することによって光周性花成の多様性が生じる。いわば、光周性花成の心臓部に位置付けられる基本骨格である。

日長の変化は、葉の篩部伴細胞における CO タンパク質の蓄積量が増加することによって感知される。zinc-finger 型転写制御因子である CO タンパク質の発現は、概日リズムに依存したリズムを刻み、光環境との相互作用の結果、花成誘導条件である長日条件下の明期に安定化する (Valverde et al. 2004)。その結果、CO タンパク質の制御標的である FT 遺伝子は、長日条件依存的に転写活性化されることになる (詳細は久保田の稿参照)。

一方、花芽形成の場である茎頂分裂組織においては、FT と bZIP 型転写制御因子をコードする FD によるタンパク質複合体が形成され、花芽形成のスイッチ遺伝子である *APETALA 1* (*API*) をはじめとした下流遺伝子の転写が誘導される (Abe et al. 2005; Wigge et al. 2005)。*fd* 変異体は長日条件特異的な花成遅延表現型を示すだけでなく、FT 過剰発現体の早咲き表現型に対して強い抑圧効果を示す。生化学的な解析 (FT-FD 間のタンパク質間相互作用) に加えて、遺伝学的解析 (FT 過剰発現体への抑圧効果) から FD が FT の機能的パートナーであることは支持されている (Abe et al. 2005; Wigge et al. 2005)。

FD 遺伝子は茎頂分裂組織において発現するのに対して、FT 遺伝子は前述のように葉の篩部伴細胞で転写・翻訳される (Abe et al. 2005; Takada and Goto 2003; Wigge et al. 2005; Yamaguchi et al. 2005)。一方、*API* 遺伝子の転写調節領域には FT タンパク質および FD タンパク質が直接結合していることから (Wigge et al. 2005)、FT タンパク質が葉から茎頂分裂組織へと長距離移動する必然性が生じる。その裏付けとして、葉の篩部組織で FT を発現させた場合に加えて、茎頂分裂組織において FT を発現させた場合にも、*fd* 変異体表現型が相補されることが報告されている (Abe et al. 2005)。この結果は、転写・翻訳される葉の篩部伴細胞だけでなく、茎頂分裂組織においても FT が機能していることを示唆しており、すなわち FT がフロリゲンの分子実体であり、FD は茎頂においてフロリゲンを受容し、花芽形成を開始する役目を担っていることを示している。

また、セイヨウアブラナ (*Brassica napus*) での実験ではあるものの、FT と相同なタンパク質が篩管液中に検出されることから、FT タンパク質が篩管を介して葉から茎頂への長距離輸送を達成していることが示されている (Giavalisco et al. 2006)。さらに、イネの *Heading date 3a* をはじめ、多くの植物から FT オーソログがクローニングされ、その花成促進効果も実証されている (Kojima et al. 2001)。したがって、シロイヌナズナを含む多くの植物種が、FT を介した極めて保存性の高い花成制御機構を有していることが推察され、FT はフロリゲンに求められる要件①から④を充たす存在として広く認知されることとなった。

フロリゲンに求められる要件の一つである「⑤接木面を介した伝達性」に関しても、FT タンパク質を用いた現代風の実験的検証がなされている。篩部伴細胞で FT-GFP を過剰発現させた植物の接木実験 (Corbesier et al. 2007)、あるいは野生型、FT-T7 過剰発現体を *fd* 変異体に接木した実験 (Notaguchi et al. 2008) によって、FT タンパク質が接木面を介して伝達されることが実証されている。

なお、シロイヌナズナには葉の篩部伴細胞で発現する FT パラログ *TWIN SISTER OF FT* (*TSF*) が存在する (Kardailsky et al. 1999; Kobayashi et al. 1999; Yamaguchi et al. 2005)。ホスファチジルエタノールアミン結合タンパク質をコードする *TSF* も FT 同様に花成経路統合遺伝子として機能するだけでなく、

光周期依存的長距離花成シグナルとしての機能を示すことから、「もう一つのプロリゲン」として光周性花成誘導において大きな貢献を果たしている。

図1に示した、葉の篩部伴細胞におけるCOを介したFTの発現誘導は、花成生理学における「花成誘導 (floral induction)」のプロセスに相当する。また、茎頂分裂組織におけるFT-FD複合体を介したAPIの転写誘導は「花成惹起 (floral evocation)」, 葉で作られたFTが篩管を介して茎頂へと運ばれる過程は「篩部輸送 (phloem transport)」の分子実態として理解可能である。したがって、シロイヌナズナを用いた花成研究によって抽出された光周性花成の基本骨格は、プロリゲン研究の現代における到達点とみなすことができる (図1)。

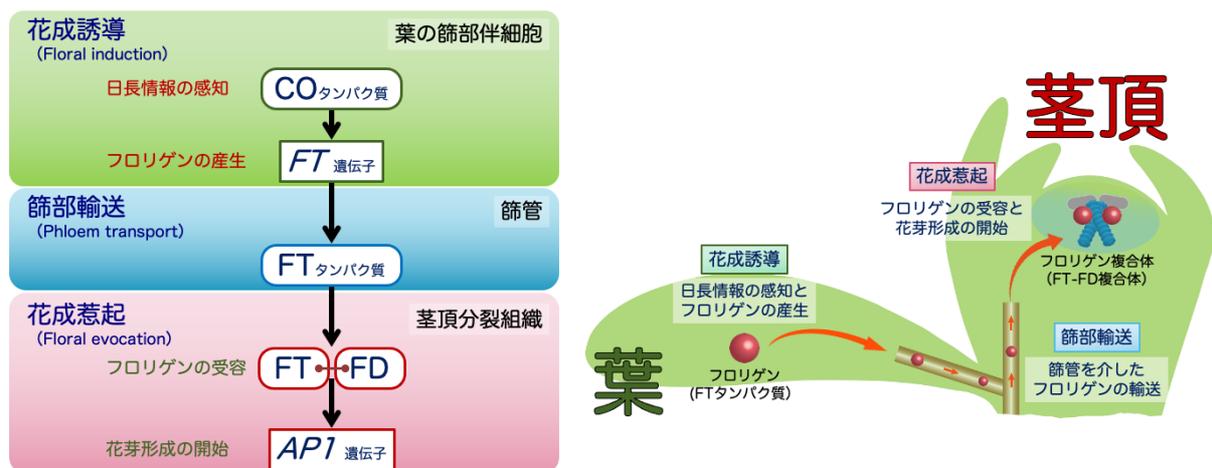


図1 シロイヌナズナにおける光周期依存的な花成制御の枠組み

(左) シロイヌナズナにおける光周期依存的な花成誘導の基本モジュール。プロリゲンを介した花成制御は、葉における「花成誘導」、茎頂における「花成惹起」両者をつなぐ篩管を介した「篩部輸送」の素過程から構成される。花成誘導では、COによるFTの誘導が、花成惹起ではFDによるFTの受容と花芽形成のスイッチであるAPI遺伝子の転写誘導がおこる。(右) 花成生理学によって提唱されたプロリゲン仮説のイメージ図。

4. FTタンパク質の長距離輸送

プロリゲンの葉から茎頂への長距離輸送は、①葉における篩部伴細胞から篩管への積み込み (loading), ②篩管内輸送 (phloem transport), ③茎頂分裂組織基部における篩管からの積み降ろし (unloading), ④茎頂内部への細胞間移行 (cell-cell movement), の各素過程を辿ると考えられている。現時点では、①「積み込み」に関わる輸送制御因子として、葉の篩部伴細胞で発現する FT-INTERACTING PROTEIN 1 が、②「篩管内輸送」に関わる制御因子として SODIUM POTASSIUM ROOT DEFECTIVE 1 が報告されている (Liu et al. 2012; Zhu et al. 2016)。加えて、表1のグループ2に属するFEは、篩部伴細胞で発現する Myb 型転写制御因子をコードし、これら輸送制御因子の転写制御を介してプロリゲン輸送制御と密接に関わっている (Abe et al. 2015; Shibuta et al. 2017)。しかしながら、未だ FT の輸送制御に関する基本的な情報は不足しており、葉での転写制御に関する理解に比べ、分子レベルでの理解はほぼ進展していない状況にある。

葉における FT の人為的な誘導実験から、FT は半日から 1 日後には茎頂周辺へと到達し、その後約 2 日かけて予定花芽原基領域まで細胞間を移動し、*API* の発現誘導をすることが報告されている (Abe et al. 2015; Endo et al. 2018)。また、日長シフト実験 (短日条件下で生育させたシロイヌナズナを数日間長日条件に暴露した後、再び短日条件下に戻す実験) の結果からは、3~4 日の長日条件で花成誘導が十分可能である (Abe et al. 2015; Corbesier et al. 2007)。一連の知見を総合すると、葉が展開し、FT の発現量が花成惹起に十分な量に到達するまでの日数を考慮しても、実験室環境下に置かれた野生型植物では、発芽後 10 日前後で花芽形成の初発イベントが開始されると推察される。

5. フロリゲン複合体の可視化による FT 輸送の評価

解剖学的な観察結果によれば、花芽形成の初発イベントは、茎頂分裂組織内部 (L3 層) における並層分裂だとされる (Vaughan 1955)。つまり、葉から篩管を介して運ばれて来た FT は、最終的に茎頂分裂組織 L3 層の細胞 (予定花芽原基細胞) に到達し、FT-FD 複合体を形成した上で *API* 遺伝子の発現を誘導すると期待される。しかしながら、既報における篩部特異的プロモーターで発現させた FT-GFP の観察結果は、輸送能の低下に起因して L3 層細胞まで到達することなく、茎頂基部にとどまっておき、FT 単独よりも弱い花成誘導能しか示さない (Corbesier et al. 2007; Liu et al. 2012)。輸送過程の分子的理解が進展しなかった理由の一つとして、こうした FT 輸送を評価する実験系の整備が困難であった点が挙げられる。

我々は、FT が FD と複合体を形成する点に注目し、*in vivo* タンパク質間相互作用を可視化可能な二分子蛍光補完法 (Bimolecular Fluorescence Complementation (BiFC) 法) を改良することによって、*in planta* で FT 輸送を評価する実験系 (iBiFC 法) の整備に取り組んだ (Abe et al. 2019)。iBiFC 法では、stEYFP の C 末端 17 アミノ酸を FT に付加し (S-FT)、残りの N 末端断片を FD に付加する (L-FD)。したがって、iBiFC 法では FT 輸送能が損なわれることなく FT 本来の輸送動態が評価可能になると期待される。実際に S-FT を篩部伴細胞で、L-FD を *FD* 発現領域で発現させる植物を作出したところ、S-FT 過剰発現による早咲き表現型と、茎頂分裂組織の細胞核内における YFP 蛍光が観察された (Abe et al. 2019; 図 2 (左))。このことは、S-FT タンパク質が篩部伴細胞から細胞間移行し、*FD* 発現領域において L-FD と共に核内で FT-FD 複合体を形成することを意味している。また、FT-FD 複合体形成領域の一部 (予定花芽原基細胞) で *API* の共発現も確認できたことから (Abe et al. 2019)、iBiFC 法によって内生の FT 輸送動態を評価可能であると期待している。

最近になり、低温環境下では葉の篩部伴細胞における FT タンパク質局在が変化し、篩管への FT の積み込みが抑制されることが報告された (Susila et al. 2021)。今後、FT 輸送の分子メカニズムや輸送経路の解明はもちろんのこと、外的・内的環境要因を介した輸送制御に関する知見が蓄積することによって、フロリゲン機能制御の新たな制御階層を見出すことにつながるものと期待している (図 2 (右))。また、古くからの通説では、茎頂におけるフロリゲンの細胞間輸送は、原形質連絡を介したシンプラスティックな経路によるものであるとされている。シロガラシ (*Sinapis alba*) の先行研究によれば、成長相転換時の茎頂では原形質連絡数が増加し、Central Symplasmic Field (CSF) 領域が拡大する。CSF 領域の拡大は、フロリゲンを含むシグナル分子によるシンプラスティックな情報伝達の活発化を引き起こし、相転換に伴うメリステム内部環境の劇的な変化を速やかに達成すると考えられている (Ormenese et al., 2002)。FT タンパク質がフロリゲンの分子実体だと判明した現在、フロリゲ

ン輸送に関する通説を現代的に検証し、最終的には、相転換に伴う茎頂でのイベントの分子的理解が加速化することを楽しみにしている。

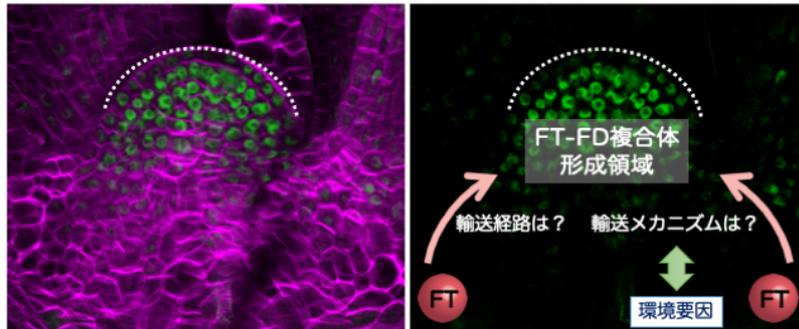


図2 フロリゲン複合体の可視化とフロリゲン輸送制御機構の理解に向けて

(左) iBiFC 法によって可視化された FT-FD 複合体。篩部伴細胞で発現させた FT は茎頂分裂組織内部へと輸送され、核内で FD と FT-FD 複合体を形成する。詳細は Abe et al. (2019) を参照。(右) FT 輸送機構の理解に向けての展望。茎頂分裂組織基部を細胞間移行する FT は、どのような輸送経路を介しているのか？輸送メカニズムはどのようなものか？環境の変化は輸送に影響を及ぼすのか？が今後の課題である。

6. おわりに～フロリゲン研究の今後～

2000 年代初頭までは、花成表現型は、現象の総体として栄養成長期に形成された葉の枚数（栄養成長期の長さ）を指標に議論されてきた。その後、FT をはじめとする鍵遺伝子の分子実体が明らかになるにつれ、花成表現型の評価は次第に遺伝子発現へと移り変わり、現在に至る。発現解析手法の変遷とともに精緻な解析が可能になったものの、最近 20 年の流れに大きな変化は見られない。フロリゲン研究の醍醐味は、「産生」と「受容」という時空間的に乖離したイベントが、シグナル分子の「輸送」によって結びつく、その総体としての面白さにある。一方で、フロリゲン機能の理解をより深めるためには、3 つの素過程を個別に評価する実験手法の確立が不可欠である。葉から茎頂へと運ばれる FT 輸送の理解は、まさにフロリゲン機能の本質である細胞非自律性を理解することである。今後、可視化手法を採用し、未知なる FT 輸送機構の評価、分子メカニズムの解明に取り組むことによって、フロリゲン研究に新たな息吹をもたらすことを期待している。

シロイヌナズナの花成研究に関する良質な総説 (Amasino 2010; Kinoshita and Richter 2020; Kobayashi and Weigel 2007; Song et al. 2015; Turck et al. 2008; 阿部 2018; 海老原と井澤 2009; 木下 2022 等) が、世に多数存在している。豊富な選択肢の中から、読者のレベルに応じた一編を是非一度手にすることをお勧めする。花成研究のみならず、広く発生・生理研究にも役立つ、興味深い知見が必ず得られるにちがいない。

謝辞

本稿で紹介した研究は、科研費 (19K06703, 22H02639) , 大隈基礎科学創生財団, 三菱財団のサポートを受けて実施されました。この場を借りて御礼申し上げます。

引用文献

- Abe M, Kobayashi Y, Yamamoto S, Daimon Y, Yamaguchi A, Ikeda Y, Ichinoki H, Notaguchi M, Goto K, Araki T (2005) FD, a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator FT at the shoot apex. *Science* 309: 1052–1056. doi: 10.1126/science.1115983
- Abe M, Kaya H, Watanabe-Taneda A, Shibuta M, Yamaguchi A, Sakamoto T, Kurata T, Ausín I, Araki T, Alonso-Blanco C (2015) FE, a phloem-specific Myb-related protein, promotes flowering through transcriptional activation of *FLOWERING LOCUS T* and *FLOWERING LOCUS T INTERACTING PROTEIN 1*. *Plant J.* 83: 1059–1068. doi: 10.1111/tpj.12951
- Abe M, Kosaka S, Shibuta M, Nagata K, Uemura T, Nakano A, Kaya H (2019) Transient activity of the florigen complex during the floral transition in *Arabidopsis thaliana*. *Development* 146: dev171504. doi: 10.1242/dev.171504
- Amasino R (2010) Seasonal and developmental timing of flowering. *Plant J.* 61: 1001–1013. doi: 10.1111/j.1365-313X.2010.04148.x
- Ausín I, Alonso-Blanco C, Jarillo JA, Ruiz-García L, Martínez-Zapater JM (2004) Regulation of flowering time by FVE, a retinoblastoma-associated protein. *Nat Genet.* 36: 162–166. doi: 10.1038/ng1295
- Corbesier L, Vincent C, Jang S, Fornara F, Fan Q, Searle I, Giakountis A, Farrona S, Gissot L, Turnbull C. et al. (2007) FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis*. *Science* 316: 1030–1033. doi: 10.1126/science.1141752
- Endo M, Yoshida M, Sasaki Y, Negishi K, Horikawa K, Daimon Y, Kurotani KI, Notaguchi M, Abe M, Araki T (2018) Re-evaluation of florigen transport kinetics with separation of functions by mutations that uncouple flowering initiation and long-distance transport. *Plant Cell Physiol.* 59: 1621–1629. doi: 10.1093/pcp/pcy063
- Fowler S, Lee K, Onouchi H, Samach A, Richardson K, Morris B, Coupland G, Putterill J (1999) GIGANTEA: a circadian clock-controlled gene that regulates photoperiodic flowering in *Arabidopsis* and encodes a protein with several possible membrane-spanning domains. *EMBO J.* 18: 4679–4688. doi: 10.1093/emboj/18.17.4679
- Garner WW, Allard HA (1920) Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *J Agric Res* 18: 553–606
- Giavalisco P, Kapitzka K, Kolasa A, Buhtz A, Kehr J (2006) Towards the proteome of *Brassica napus* phloem sap. *Proteomics* 6: 896–909. doi: org/10.1002/pmic.200500155
- Guo H, Yang H, Mockler TC, Lin C. (1998) Regulation of flowering time by *Arabidopsis* photoreceptors. *Science* 279:1360-1363. doi: 10.1126/science.279.5355.1360
- Ikeda Y, Kobayashi Y, Yamaguchi A, Abe M, Araki T. (2007) Molecular basis of late-flowering phenotype caused by dominant epi-alleles of the *FWA* locus in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol.* 48: 205–220. doi: 10.1093/pcp/pcl061
- Kardailsky I, Shukla VK, Ahn JH, Dagenais N, Christensen SK, Nguyen JT, Chory J, Harrison MJ, Weigel D (1999) Activation tagging of the floral inducer FT. *Science* 286: 1962–1965. doi: 10.1126/science.286.5446.1962
- Kinoshita A, Richter R (2020) Genetic and molecular basis of floral induction in *Arabidopsis thaliana*. *J Exp Bot.* 71: 2490–2504. doi: 10.1093/jxb/eraa057
- Kobayashi Y, Kaya H, Goto K, Iwabuchi M, Araki T (1999) A pair of related genes with antagonistic roles in mediating flowering signals. *Science* 286: 1960–1962. doi: 10.1126/science.286.5446.1960

- Kobayashi Y and Weigel D (2007) Move on up, it's time for change--mobile signals controlling photoperiod-dependent flowering. *Genes Dev.* 21: 2371–2384. doi: 10.1101/gad.1589007
- Kojima S, Takahashi Y, Kobayashi Y, Monna L, Sasaki T, Araki T, Yano M (2002) *Hd3a*, a rice ortholog of the *Arabidopsis FT* gene, promotes transition to flowering downstream of *Hdl* under short-day conditions. *Plant Cell Physiol.* 43: 1096–1105. doi: 10.1093/pcp/pcf156
- Koornneef M, Hanhart CJ, van der Veen JH (1991) A genetic and physiological analysis of late flowering mutants in *Arabidopsis thaliana*. *Mol. Gen. Genet.* 229: 57–66. doi: 10.1007/BF00264213
- Liu L, Liu C, Hou X, Xi W, Shen L, Tao Z, Wang Y, Yu H (2012) FTIP1 is an essential regulator required for florigen transport. *PLoS Biol.* 10: e1001313. doi: 10.1371/journal.pbio.1001313
- Macknight R, Bancroft I, Page T, Lister C, Schmidt R, Love K, Westphal L, Murphy G, Sherson S, Cobbett C et al. (1997) *FCA*, a gene controlling flowering time in *Arabidopsis*, encodes a protein containing RNA-binding domains. *Cell* 89: 737–745. doi: 10.1016/s0092-8674(00)80256-1
- Notaguchi M, Abe M, Kimura T, Daimon Y, Kobayashi T, Yamaguchi A, Tomita Y, Dohi K, Mori M, Araki, T (2008) Long-distance, graft-transmissible action of *Arabidopsis* FLOWERING LOCUS T protein to promote flowering. *Plant Cell Physiol.* 49: 1645–1658. doi: org/10.1093/pcp/pcn154
- Ormenese S, Havelange A, Bernier G, van der Schoot C (2002) The shoot apical meristem of *Sinapis alba* L. expands its central symplasmic field during the floral transition. *Planta* 215: 67–78. doi: 10.1007/s00425-002-0746-0
- Park DH, Somers DE, Kim YS, Choy YH, Lim HK, Soh MS, Kim HJ, Kay SA, Nam HG (1999) Control of circadian rhythms and photoperiodic flowering by the *Arabidopsis GIGANTEA* gene. *Science* 285: 1579–1582. doi: 10.1126/science.285.5433.1579
- Putterill J, Robson F, Lee K, Simon R, Coupland G (1995) The *CONSTANS* gene of *Arabidopsis* promotes flowering and encodes a protein showing similarities to zinc finger transcription factors. *Cell* 80: 847–857. doi: 10.1016/0092-8674(95)90288-0
- Rédei GP (1962) Supervital mutants of *Arabidopsis*. *Genetics* 47: 443–460. doi: 10.1093/genetics/47.4.443
- Samach A, Onouchi H, Gold SE, Ditta GS, Schwarz-Sommer Z, Yanofsky MF, Coupland G (2000) Distinct roles of *CONSTANS* target genes in reproductive development of *Arabidopsis*. *Science* 288: 1613–1616. doi: 10.1126/science.288.5471.1613
- Schomburg FM, Patton DA, Meinke DW, Amasino RM (2001) *FPA*, a gene involved in floral induction in *Arabidopsis*, encodes a protein containing RNA-recognition motifs. *Plant Cell* 13: 1427–1436. doi: 10.1105/tpc.13.6.1427
- Shibuta M and Abe M (2017) FE controls the transcription of downstream flowering regulators through two distinct mechanisms in leaf phloem companion cells. *Plant Cell Physiol.* 58: 2017–2025. doi: org/10.1093/pcp/pcx133
- Simpson GG, Dean C (2002) *Arabidopsis*, the Rosetta stone of flowering time? *Science* 296: 285–289. doi: 10.1126/science.296.5566.285
- Simpson GG, Dijkwel PP, Quesada V, Henderson I, Dean C (2003) *FY* is an RNA 3' end-processing factor that interacts with *FCA* to control the *Arabidopsis* floral transition. *Cell* 113: 777–787. doi: 10.1016/s0092-8674(03)00425-2

- Song YH, Shim JS, Kinmonth-Schultz HA, Imaizumi T (2015) Photoperiodic flowering: time measurement mechanisms in leaves. *Annu Rev Plant Biol.* 66: 441–464. doi: 10.1146/annurev-arplant-043014-115555
- Soppe WJ, Jacobsen SE, Alonso-Blanco C, Jackson JP, Kakutani T, Koornneef M, Peeters AJ (2000) The late flowering phenotype of *fwa* mutants is caused by gain-of-function epigenetic alleles of a homeodomain gene. *Mol Cell.* 6: 791–802. doi: 10.1016/s1097-2765(05)00090-0
- Susila H, Jurić S, Liu L, Gawarecka K, Chung KS, Jin S, Kim SJ, Nasim Z, Youn G, Suh MC et al. (2021) Florigen sequestration in cellular membranes modulates temperature-responsive flowering. *Science* 373: 1137–1142. doi: 10.1126/science.abh4054
- Takada S, Goto K (2003) TERMINAL FLOWER2, an Arabidopsis homolog of HETEROCHROMATIN PROTEIN1, counteracts the activation of *FLOWERING LOCUS T* by CONSTANS in the vascular tissues of leaves to regulate flowering time. *Plant Cell.* 15: 2856–2865. doi: 10.1105/tpc.016345
- Turck F, Fornara F, Coupland G (2008) Regulation and identity of florigen: *FLOWERING LOCUS T* moves center stage. *Annu Rev Plant Biol.* 59: 573–594. doi: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092755
- Valverde F, Mouradov A, Soppe W, Ravenscroft D, Samach A, Coupland G (2004) Photoreceptor regulation of CONSTANS protein in photoperiodic flowering. *Science* 303: 1003–1006. doi: 10.1126/science.1091761
- Vaughan JG. (1955) The morphology and growth of the vegetative and reproductive apices of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heyhn., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic and *Anagallis arvensis* L. *J Linn Soc Lond Bot* 55: 279–300.
- Wigge PA, Kim MC, Jaeger KE, Busch W, Schmid M, Lohmann JU, Weigel D (2005) Integration of spatial and temporal information during floral induction in Arabidopsis. *Science* 309: 1056–1059. doi: 10.1126/science.1114358
- Yamaguchi A, Kobayashi Y, Goto K, Abe M, Araki T (2005) TWIN SISTER OF FT (TSF) acts as a floral pathway integrator redundantly with FT. *Plant Cell Physiol.* 46: 1175–1189. doi: org/10.1093/pcp/pci151
- Zhu Y, Liu L, Shen L, Yu H (2016) NaKR1 regulates long-distance movement of *FLOWERING LOCUS T* in *Arabidopsis*. *Nat Plants* 2: 16075. doi: 10.1038/nplants.2016.75
- 阿部光知 (2018) 花成制御の分子メカニズム. 平野博之, 阿部光知 (共著) 花の分子生物学. 58–81. 裳華房, 東京
- 海老原史樹文, 井澤毅 (2009) 光周性の分子生物学. シュプリンガー・ジャパン, 東京
- 木下温子 (2022) イメージングで明らかになる茎頂メリステムにおける生理活性物質の時空間的パターン. *BSJ Review* 13B7: 99–112. doi: 10.24480/bsj-review.13b7.00230