

微小重力下における根の水分屈性とオーキシン制御遺伝子の発現

Hydrotropism and auxin-inducible gene expression in roots grown under microgravity conditions

Abstract: Using space environment, we will separate the hydrotropic response mechanism from that of gravitropism for understanding the regulatory mechanisms of root growth orientation and determine whether hydrotropic response can be used for controlling orientation of root growth in microgravity. To achieve these objectives, we established an experimental system with cucumber seedlings and examined the role of auxin in root hydrotropism. In cucumber roots, hydrotropic response was separated from gravitropism by nullifying gravitropic response due to clinorotation. As reported for root gravitropism, it was confirmed that auxin transport and action played important roles in hydrotropism of cucumber roots. Auxin-inducible gene, *CsIAA1*, was indeed expressed more abundantly on the high-water potential side of the root than the lower-water potential side in the presence of moisture gradient. This implies that there is a competition in auxin redistribution due to gravistimulation and hydrostimulation in cucumber roots, which may account for counteracting effects of the two tropisms. Our results suggest that these two counteracting factors can be distinguished in microgravity. On the other hand, Arabidopsis roots may possess a regulatory mechanism for auxin dynamics different from that of gravitropism or cucumber roots. In addition, we identified a gene (*MIZ1*) specifically functional and essential for hydrotropism in roots. The *MIZ1*-involved pathway is therefore independent of gravitropic one. Furthermore, we developed experimental chambers to be used within EMCS or CBEF for hydrotropism experiments of cucumber roots and succeeded in inducing their hydrotropic curvature in the vessels.

Key words: Auxin, Auxin-inducible gene, Cucumber, Gravitropism, Hydrotropism, Microgravity, *MIZ1*, Roots, Spaceflight experiment

概 要

本研究では、微小重力下で根の水分屈性と重力屈性を分離し、水分屈性に対する重力屈性の干渉作用を検証し、それぞれの場合のオーキシン制御遺伝子の発現変化をオーキシン動態として捉え、両屈性におけるオーキシンの役割からそれぞれのメカニズムを明らかにするとともに、微小重力下における根の伸長方向を水分屈性により制御することを可能にするための宇宙実験を実施することを目的としている。そのために本年度は、宇宙実験計画書のベースライン化を行うとともに、これまでの検討・指摘事項を中心に、EMCS用 GRAVI チャンバー模型および CBEF/V-MEU 用チャンバーを試作し、供試植物材料としてキュウリ芽生えを用いて水分屈性実験を行った。またクリノスタット実験によって、キュウリ芽生えの根の重力屈性と水分屈性を分離し、両屈性におけるオーキシンの役割を検証した。その結果、本研究目的を達成するためにキュウリ芽生えを用いることが可能であること、キュウリの根の水分屈性にはオーキシンの輸送・作用が重要な役割を果たし、それらを重力屈性から分離して解析するために宇宙実験が有用であることが強く

示唆された。一方、シロイヌナズナにおいては、根の水分屈性にオーキシンが重要な役割を果たすが、そのためのオーキシン動態はキュウリの場合とは異なるメカニズムによって制御される可能性が見出された。加えて、根の水分屈性に特異的且つ必須の遺伝子 (*MIZ1*) を世界ではじめて同定した。

1. はじめに

これまでの研究で、われわれは重力刺激がオーキシン動態およびオーキシン制御遺伝子の発現を大きく変化させることを見出した [1-6]。また、われわれは、根の伸長方向を制御する因子の一つと想定されていた水分屈性が実際に存在し、これにもオーキシン動態の変化を伴うこと、ならびに重力屈性が水分屈性に干渉することを証明してきた [6, 7]。これらの成果は、宇宙実験で重力屈性を排除し、水分勾配の存在下で水分屈性を純粹に抽出するとともに、その結果としての重力屈性と水分屈性に伴うオーキシン制御遺伝子発現の変化を 1 G 環境下におけるデータと比較解析することによって、両屈性の発現機構および干渉作用の仕組みを明らかにできることを示している。さらに、われわれは微小重力下で水分勾配を形成させる実験系を開発し、水分屈性に関する宇宙実験を可能にするための基礎を確立した [8-10]。そこでわれわれは、宇宙実験において、微小重力下での根の水分屈性発現強度の重力依存的な変化を軌道上で撮影した形態写真より検証するとともに、オーキシン制御遺伝子の発現変化を水分屈性におけるオーキシン動態として捉え、水分屈性と重力屈性におけるオーキシン作用の違いを検証し、両屈性におけるオーキシンの役割および微小重力下における根の伸長方向を水分屈性により制御できることを明らかにする [11]。これらの成果は、根の姿勢と伸長方向を制御する重力屈性と水分屈性の分子機構の比較解析、および宇宙環境における植物育成のための新たな成長制御法の開発を可能にするものと期待される。本年度は、本宇宙実験計画のベースライン化を行うとともに、EMCS および CBEF の利用を前提とした宇宙実験系の検討を行った。また、供試植物材料としてキュウリ芽生えを用い、根の水分屈性におけるオーキシンの役割を明らかにし、宇宙実験で検証すべく仮説の提唱を行った。さらに、これらの結果をシロイヌナズナの場合と比較するとともに、将来的な宇宙実験の発展性を考慮し、シロイヌナズナの水分屈性突然変異体を単離し、水分屈性制御分子を明らかにすることを試みた。

2. 成果の概要

2.1. 疑似微小重力下 (クリノスタット上) におけるキュウリ根の水分屈性

2.1.1. 材料および方法

前年度までの検討で、本研究目的を達成するために、STS-95 宇宙実験に使用したキュウリ芽生えの実験系を用いることの有用性が指摘された。すなわち、ポリカーボネート製密閉容器内の水供与体 (吸水性プラスチック材) にキュウリ種子を取り付け、その反対側に飽和塩溶液を含ませた濾紙を取り付け、キュウリ芽生えの伸長方向に直交するように水分勾配を形成させる実験系である [6]。それを静置条件に置くと、根は重力屈性によって下側に伸長し、その結果水供与体から離れていく。一方、2 軸クリノスタット上で回転させて生育させると、根は水供与体側へ屈曲して伸長する。この結果は、地上では重力屈性が水分屈性に強く干渉することを示している。そこで、このクリノスタット実験系を用いて、キュウリ芽生えの水分屈性の経時変化を解析すると同時に、EMCS 用に開発された GRAVI 模擬チャンバーへの実験系の適用性を検討した。

2.1.2. 結果

飽和塩溶液として塩化ナトリウム (NaCl) を用いた場合に、根の伸長の阻害効果が比較的弱く水分屈性を顕著に発現することが分かった。その場合の経時的な変化をみると、静置条件下では、NaCl 区 (水分勾配処理区) でも H₂O 区 (水分勾配無処理区) と同様に、根は下側に伸長し、顕著な水分屈性を示さなかった。これに対してクリノスタットで回転させた場合は、H₂O 区でも水分屈性を発現させる傾向にあり、NaCl 区では、水分勾配処理開始の 3-6 時間目には約 15 度、9-12 時間目には約 25 度までに屈曲したが、その屈曲は 18 時間目までには静置区の程度までに戻った。一方、

クリノスタット・NaCl区では、水分勾配処理開始の3-6時間後には約30度、9-12時間後には約50-60度の飽和角度に達した。このようにクリノスタットを用いた疑似微小重力下で、小型容器内に水分勾配を形成させ、キュウリ芽生えの根に水分屈性を誘導できることを確認した。

次に、模擬GRAVIチャンバー(60.0×58.5×30 mm)に上記と同様な方法で水分勾配を形成させ、静置区とクリノスタット区の20時間後の水分屈性を比較した。その結果、静置区およびクリノスタット・H₂O区での根の屈曲角度は20度以下であったのに対し、クリノスタット・NaCl区における根の高水分側への屈曲は約45度であった。この場合、クリノスタット・NaCl区での根の伸長抑制がみられたものの、GRAVIチャンバーを用いたEMCS実験でも本宇宙実験を実施できるものと考えられた。

2.2. キュウリ根の水分屈性におけるオーキシンの役割

2.2.1. 材料および方法

キュウリの芽生えに対し、オーキシン排出キャリア阻害剤である2,3,5-triiodobenzoic acid (TIBA), 9-hydroxyfluorene-9-carboxylic acid (HFCA), オーキシン取り込みキャリア阻害剤である3-chloro-4-hydroxyphenylacetic acid (CHPAA), 1-naphthoxyacetic acid (1-NOA), オーキシン作用阻害剤である*p*-chlorophenoxyisobutylic acid (PCIB)を 10^{-6} Mから 10^{-3} Mの濃度で処理し、それらの水分屈性に対する影響を調べた。また、水分屈性発現時のキュウリの芽生えを固定し、オーキシン応答性遺伝子である*CsIAA1*をプローブとして、*in situ* hybridizationを行った。

2.2.2. 結果

キュウリの芽生えにTIBA, HFCA, CHPAA, 1-NOA, PCIBを処理して水分勾配刺激を与え、20時間後の根の屈曲角度を測定した。その結果、無処理区の根の高水分側への屈曲角度は約55度で飽和に達していたのに対し、オーキシン作用阻害剤のPCIB, オーキシン排出キャリア阻害剤であるTIBA, HFCAによって水分屈性が顕著に阻害された。PCIBの阻害作用は 10^{-3} Mの濃度で顕著で無処理区の約35%の屈曲角度であった。オーキシン排出キャリア阻害剤のTIBAおよびHFCAで処理された根の水分屈性は、 10^{-4} Mの濃度で無処理区の約18%で、 10^{-5} M, 10^{-6} Mでそれぞれ無処理区の約50%, 70%であった。これらの阻害剤処理区の水分屈性の発現を経時的に無処理区の水分屈性と比較した。その結果、無処理区では、水分勾配刺激開始3時間目に約20度、6時間目に約40度、9時間目に約45度の屈曲角度となり、12-18時間後には50-55度の飽和角度に達した。これに対してPCIB(10^{-3} M)処理区の屈曲角度は、3時間目で約10度、6-18時間目で約20度となった。またTIBA(10^{-4} M)処理区、HFCA(10^{-4} M)処理区では、いずれの場合も、水分勾配刺激開始後18時間目まで10度以下の屈曲角度にとどまった。一方、オーキシン取り込みキャリア阻害剤のCHPAAおよび1-NOAは水分屈性に顕著な影響を与えなかった。

さらに、*CsIAA1*遺伝子の発現を*in situ* hybridizationで解析した結果、そのシグナルは根端(伸長帯)の低水分側に比較して、高水分側で強く観察された。このように、キュウリ根の水分屈性の発現は、水分勾配刺激によって誘導されるオーキシンの不等分布を伴う。したがって、キュウリの根では、オーキシン排出キャリアを介したオーキシン動態が水分屈性の発現に重要な役割を果たすことがわかった。これは重力屈性の場合に類似するものである。

2.3. シロイヌナズナ根の水分屈性におけるオーキシンの役割

2.3.1. 材料および方法

植物材料として、シロイヌナズナ(*Arabidopsis thaliana* L.)の野生型であるColumbiaを用いた。また、水分屈性誘導は、Takahashiら[8]が開発した、飽和塩溶液と水分供与体との間に水分勾配を形成させる実験系を基にして行った。オーキシン輸送阻害剤(NPA, TIBA, CHPAA)および作用阻害剤(PCIB)の処理は、阻害剤を含む1% (v/v)寒天培地上でシロイヌナズナの芽生えを前培養(暗所, 24℃, 90分)することにより行った。これら阻害剤の重力屈性に対する影響も調べ、水分屈性の場合と比較解析した。

2.3.2. 結果

オーキシン作用阻害剤(PCIB)およびオーキシン極性輸送阻害剤(CHPAA・TIBA・1-N-naphthylphthalamic acid:

NPA) を処理し、その水分屈性および重力屈性に対する効果の比較解析を行った。その結果、PCIB を処理すると、重力屈性のみならず水分屈性においても顕著な低下を認めることができた。このことから、両屈性においてオーキシン効果が必須であることが示唆された。一方で、重力屈性や光屈性におけるオーキシンの偏差的な分布に必須であるとされるオーキシンの極性輸送の阻害剤は3種類とも重力屈性を阻害したが、水分屈性を阻害することはなかった。したがって、シロイヌナズナの根の水分屈性にはオーキシンの効果が必要である一方、その動態制御は他の屈性とは大きく異なることが示された。

2.4. 水分屈性の発現に必須な遺伝子の同定

2.4.1. 材料および方法

根の水分屈性の分子機構を解明することを目的とし、シロイヌナズナの水分屈性突然変異体を単離し、それらの特性を解析するとともに、突然変異原因遺伝子を同定することによって、水分屈性制御因子を明らかにすることを試みた。そのため、突然変異誘発剤 (EMS) を処理したシロイヌナズナの M2 種子を用いて、Takahashi ら [8] の実験系を利用し、水分屈性を欠損または低下させた突然変異体を単離し、*mizu-kussei* (*miz*) と命名した。そのなかでも水分屈性を欠損した *miz1* について、水分屈性能、重力屈性能、光屈性能などの特性を詳細に解析するとともに、交配、マップベースクローニング、相補性試験、T-DNA 挿入系統の解析から、その変異原因遺伝子を同定することを試みた。また、*pMIZ1::GUS* 融合遺伝子の発現解析から、*MIZ1* 遺伝子の発現部位を特定した。

2.4.2. 結果

水分屈性を完全に欠損した *miz1* 突然変異体では、根の水分屈性が完全に欠損している一方で、その重力屈性および伸長成長に異常のないことが明らかになった。*miz1* 突然変異体の根の光屈性がわずかに低下しているものの、これによって少なくとも水分屈性と重力屈性には異なる分子機構が存在し、*MIZ1* が水分屈性特異的に働く遺伝子であることがわかった。*miz1* 突然変異体と野生型の交配実験から、この突然変異が単一劣性遺伝子によるものであることがわかった。そこでマップベースクローニングを行い、この変異原因遺伝子を第2染色体上長腕に見出した。同定した *MIZ1* は、陸上植物にのみ保存された機能未知ドメインを含む新規タンパク質をコードしており、植物が陸地環境へ適応するために進化させたものと推定された。また *MIZ1* は、*pMIZ1::GUS* を用いた解析から、根冠コルメラ細胞で発現することがわかり、*MIZ1* タンパク質は水分屈性の初期過程で機能するものと考えられた。このように、根の水分屈性に必須の遺伝子を世界ではじめて同定することに成功し、それが重力屈性とは独立した分子メカニズムを担うことを見出した。

3. まとめ

本宇宙実験計画に関しては、2006年6月20日に実験計画のベースライン化審査会が開催され、現在、フライト機会の確保に向けた作業を継続しているところである。これまでの検討に基づき、本研究目的を達成するためにキュウリ芽生えを用いることにした。そこで本年度は、キュウリ芽生えの根におけるオーキシンの役割に関するモデルを提唱すること、キュウリ芽生えの根に水分屈性を誘導するための条件とともに、EMCS 用 GRAVI チャンバーおよび CBEF 用 V-MEU を本研究に使用できるかどうかを検討することにした。

その結果、クリノスタットによる疑似微小重力下で、キュウリ根の水分屈性を誘導できることを確認した。すなわち、微小重力下で重力屈性と水分屈性を分離してそれぞれのメカニズムを解析できることを示した。また、EMCS 用 GRAVI チャンバー模型版において、キュウリ根の水分屈性を誘導することに成功した。すなわち、実験容器の形状は、利用する実験装置に比較的容易に適合させることができるものと考えられた。そのための水環境・水分勾配条件、温度条件、培養時間なども明らかになった。CBEF/V-MEU 用に試作したチャンバーにおける水分屈性誘導に関しては、現在実験中である。さらに、キュウリ根の水分屈性におけるオーキシン排出キャリアを介したオーキシン動態・作用の重要性が明らかになった。すなわち、水分屈性と重力屈性におけるオーキシンの関与の仕方は類似しており、両屈性におけるオーキシン動態を分離するために、微小重力環境を利用することが有効であると考えられた。しかし、シ

ロイヌナズナの根では、水分屈性発現のためにオーキシンを必要とすることは重力屈性の場合と同様であるが、水分屈性のためのオーキシン動態は重力屈性の場合と異なる可能性が示唆された。したがって、宇宙環境は、水分屈性と重力屈性の機構の種間差異を明らかにするためにも有用であると考えられる。一方、根の水分屈性に特異的且つ必須の遺伝子 *MIZ1* を同定することに成功した。これは宇宙実験をさらに発展させる意味で極めて重要で、重力屈性と水分屈性の分子機構を比較解析するうえで大きな成果である。

これらの成果に基づき、次年度以降は、JEM/CBEF 用水分屈性実験容器の Bread Board Model ともいうべき完成度の高いものを試作・検証し、容器内の水分勾配と対流に及ぼす重力変動の影響を解析すること、赤外線カメラ等による画像データ取得法や温湿度分布モニター法を検討すること、そしてオーキシン誘導遺伝子発現解析のための条件検討、並びに、オーキシン動態制御分子・水分屈性制御分子の探索を継続することが重要である。

4. 成果発表

4.1. 学術論文

- [1] Shimizu M, Suzuki K, Miyazawa Y, Fujii N and Takahashi H, "Differential accumulation of the mRNA of the auxin-repressed gene *CsGRP1* and the auxin-induced peg formation during gravimorphogenesis of cucumber seedlings", *Planta*, 225, 13-22, 2006.
- [2] Kitaya Y, Kawai M, Takahashi H, Tani A, Goto E, Saito T, Shibuya T and Kiyota M, "Heat and gas exchanges between plants and atmosphere under microgravity conditions", *Annals of New York Academy of Sciences*, in press, 2006.
- [3] Kobayashi A, Takahashi A, Kakimoto Y, Miyazawa Y, Fujii N, Higashitani A and Takahashi H, "A gene essential for hydrotropism in roots", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*, 104, 4724-4729, 2007.
- [4] Kaneyasu T, Kobayashi A, Nakayama M, Fujii N, Takahashi H and Miyazawa Y, "Auxin response, but not its polar transport, plays a role in hydrotropism of *Arabidopsis* roots", *Journal of Experimental Botany*, in press, 2007.
- [5] Fujii N, Saito Y, Miyazawa Y and Takahashi H, "Light inhibits gravity-regulated peg formation and asymmetric mRNA accumulation of auxin-inducible *CsIAA1* in the cortex of the transition zone in cucumber seedlings", *Advances in Space Research*, in press, 2007.

4.2. 学会発表

- [1] Kaneyasu T, Negishi H, Miyazawa Y, Nakamura K, Fujii N, Kakimoto K and Takahashi H, "Interactions between gravitropism and hydrotropism in roots: Comparative studies on the stimulus-sensing cells and the role of auxin", 27th Annual International Gravitational Physiology Meeting, April 2006, Osaka.
- [2] 金安智子, 根岸洋, 宮沢豊, 仲村和子, 藤井伸治, 柿本洋子, 高橋秀幸, "根の水分屈性と重力屈性に機能する細胞群とオーキシン", 第24回根の研究会, 2006年5月, 八王子.
- [3] 宮沢豊, 根岸洋, 坂下哲哉, 小林啓恵, 金安智子, 大庭淳, 舟山知夫, 和田成一, 浜田信行, 柿崎竹彦, 小林泰彦, 藤井伸治, 高橋秀幸, "重イオンマイクロビームおよびレーザー照射による根の水分屈性を制御する細胞群の同定", 第1回高崎量子応用研究シンポジウム, 2006年6月, 高崎.
- [4] Kobayashi A, Takahashi A, Kakimoto, Miyazawa Y, Fujii N and Takahashi H, "Identification of a gene specifically responsible for hydrotropism in *Arabidopsis* roots", The 53rd NIBB Conference: Dynamic Organelles in Plants, June 2006, Okazaki.
- [5] Miyazawa Y, Kaneyasu T, Kobayashi A, Fujii N and Takahashi H, "Hydrotropic stimulus facilitates amyloplast degradation and auxin response distinguishable from the gravistimulated one in *Arabidopsis* roots", The 53rd NIBB Conference: Dynamic Organelles in Plants, June 2006, Okazaki.
- [6] Saito Y, Shimizu M, Hotta T, Dai-Hee K, Yanai K, Kamada M, Fujii N, Miyazawa Y and Takahashi H, "Roles of auxin transport and action in the gravity-regulated morphogenesis of cucumber seedlings", 36th COSPAR (Commission on Space Research) Scientific Assembly, July 2006, Beijing.
- [7] 宮沢豊, 大庭淳, 小林啓恵, 中山真由美, 藤井伸治, 高橋秀幸, "根の水分屈性時に発現の変動するシロイヌナズナ遺伝子の探索", 日本植物学会第70回大会, 2006年9月, 熊本.
- [8] 小林啓恵, 高橋あき子, 柿本洋子, 宮沢豊, 藤井伸治, 高橋秀幸, "シロイヌナズナの水分屈性欠損突然変異体における変異原因遺伝子の同定", 日本植物学会第70回大会, 2006年9月, 熊本.
- [9] 大庭淳, 宮沢豊, 小林啓恵, 高橋あき子, 藤井伸治, 高橋秀幸, "シロイヌナズナにおける根の水分屈性欠損突然変異体 *miz4* の特性", 日本植物学会第70回大会, 2006年9月, 熊本.
- [10] 斉藤綿子, 宮沢豊, 藤井伸治, 高橋秀幸, "キュウリ芽生えの重力形態形成に伴う CsARF5 タンパク質の偏差的蓄積", 日本植物学会第70回大会, 2006年9月, 熊本.
- [11] 藤井伸治, 中村和子, 宮沢豊, 高橋秀幸, "シロイヌナズナの根における重力屈性と水分屈性の干渉作用", 日本宇宙生物科学会第20回大会, 2006年9月, 大阪.

- [12] 小林啓恵、高橋あき子、柿本洋子、宮沢豊、藤井伸治、東谷篤志、高橋秀幸、“シロイヌナズナにおける水分屈性を制御する遺伝子の同定”、日本宇宙生物科学会第20回大会、2006年9月、大阪。
- [13] 宮沢豊、大庭淳、小林啓恵、中山真由美、藤井伸治、高橋秀幸、“マイクロアレイを用いたシロイヌナズナ根の水分屈性関連遺伝子の探索”、日本宇宙生物科学会第20回大会、2006年9月、大阪。
- [14] 諸橋恵太、柿本洋子、宮沢豊、藤井伸治、高橋秀幸、“キュウリ根の水分屈性におけるオーキシンとオーキシン排出キャリアの役割”、日本宇宙生物科学会第20回大会、2006年9月、大阪。
- [15] 矢内健一、堀田拓哉、宮沢豊、藤井伸治、高橋秀幸、“キュウリ芽生えのベグ形成部位におけるオーキシン排出キャリアCsPIN1の局在”、日本宇宙生物科学会第20回大会、2006年9月、大阪。
- [16] 清水美順、宮沢豊、藤井伸治、高橋秀幸、“キュウリ芽生えの重力形態形成に対するオーキシン作用阻害剤の影響”、日本宇宙生物科学会第20回大会、2006年9月、大阪。
- [17] 諸橋恵太、柿本洋子、宮沢豊、藤井伸治、高橋秀幸、“キュウリ根の水分屈性におけるオーキシン排出キャリアの役割”、第25回根の研究会、2006年10月、富山。
- [18] 大庭淳、宮沢豊、小林啓恵、高橋あき子、藤井伸治、高橋秀幸、“シロイヌナズナにおける根の水分屈性欠損突然変異体 *miz4* の特性”、日本植物学会東北支部会第19回青森大会、2006年12月、弘前。
- [19] 矢内健一、堀田拓哉、宮沢豊、藤井伸治、高橋秀幸、“キュウリ芽生えのベグ形成部位におけるオーキシン排出キャリアCsPIN1タンパク質の重力刺激による変動”、日本植物学会東北支部会第19回青森大会、2006年12月、弘前。
- [20] 宮沢豊、諸橋恵太、柿本洋子、藤井伸治、高橋秀幸、“微小重力下での根の水分屈性におけるオーキシン動態制御の重要性”、第23回宇宙利用シンポジウム、2007年1月、東京。
- [21] 高橋秀幸、“フロンティア生物の戦略ー植物の成長と重力受容システムー”、第23回宇宙利用シンポジウム、2007年1月、東京。
- [22] 藤井伸治、矢内健一、堀田拓哉、宮沢豊、高橋秀幸、“キュウリ芽生えの内皮におけるオーキシン排出キャリアCsPIN1タンパク質の重力応答性”、第23回宇宙利用シンポジウム、2007年1月、東京。
- [23] 藤井伸治、矢内健一、堀田拓哉、宮沢豊、高橋秀幸、“キュウリ芽生えの内皮でのオーキシン排出キャリアCsPIN1タンパク質局在パターンの重力応答性”、日本植物生理学会2007年度年会、2007年3月、松山。
- [24] 清水美順、宮沢豊、藤井伸治、高橋秀幸、“キュウリ芽生えの重力形態形成およびオーキシン応答遺伝子の発現に及ぼすオーキシン作用阻害剤(PCIB)の影響”、日本植物生理学会2007年度年会、2007年3月、松山。
- [25] 金安智子、小林啓恵、中山真由美、藤井伸治、高橋秀幸、宮沢豊、“シロイヌナズナ根の水分屈性におけるオーキシン動態制御機構は重力屈性とは異なる”、日本植物生理学会2007年度年会、2007年3月、松山。
- [26] 小林啓恵、高橋あき子、柿本洋子、宮沢豊、藤井伸治、東谷篤志、高橋秀幸、“シロイヌナズナの水分屈性を調節する遺伝子 *MIZI*”、日本植物生理学会2007年度年会、2007年3月、松山。

5. 参考文献

- [1] Fujii N, Kamada M, Yamasaki S and Takahashi H, “Differential accumulation of *Aux/IAA* mRNA during seedling development and gravity response in cucumber (*Cucumis sativus* L.)”, *Plant Molecular Biology*, 42, 731-740, 2000.
- [2] Kamada M, Fujii N, Aizawa S, Kamigaichi S, Mukai C, Shimazu T and Takahashi H, “Control of gravimorphogenesis by auxin: accumulation pattern of *CS-IAA1* mRNA in cucumber seedlings grown in space and on the ground”, *Planta*, 211, 493-501, 2000.
- [3] Kamada M, Yamasaki S, Fujii N, Higashitani A and Takahashi H, “Gravity-induced modification of auxin transport and distribution for peg formation in cucumber seedlings: possible roles for CS-AUX1 and CS-PIN1”, *Planta*, 218, 15-26, 2003.
- [4] Saito Y, Yamasaki S, Fujii N, Hage G, Guilgoyle T and Takahashi H, “Isolation of cucumber *CsARF* cDNAs and expression of the corresponding mRNAs during gravity-regulated morphogenesis of cucumber seedlings”, *Journal of Experimental Botany*, 55, 1315-1323, 2004.
- [5] Saito Y, Yamasaki S, Fujii N and Takahashi H, “Possible involvement of CS-ACS1 and ethylene in auxin-induced peg formation of cucumber seedlings”, *Annals of Botany*, 95, 413-422, 2005.
- [6] Mizuno H, Kobayashi A, Fujii N, Yamashita M and Takahashi H, “Hydrotropic response and expression pattern of auxin-inducible gene, *CS-IAA1*, in the primary roots of clinorotated cucumber seedlings”, *Plant and Cell Physiology*, 43, 793-801, 2002.
- [7] Takahashi H, “Hydrotropism: the current state of our knowledge”, *Journal of Plant Research*, 110, 163-169, 1997.
- [8] Takahashi N, Goto N, Okada K and Takahashi H, “Hydrotropism in abscisic acid, wavy, and gravitropic mutants of *Arabidopsis thaliana*”, *Planta*, 216, 203-211, 2002.
- [9] Takano M, Takahashi H, Hirasawa H and Suge H, “Hydrotropism in roots: sensing of a gradient in water potential by the root cap”, *Planta*, 197, 410-413, 1995.
- [10] Takahashi H, Mizuno H, Kamada M, Fujii N, Higashitani A, Kamigaichi S, Aizawa S, Mukai C, Shimazu T, Fukui K and Yamashita M, “A spaceflight experiment for the study of gravimorphogenesis and hydrotropism in cucumber seedlings”, *Journal of Plant Research*, 112, 497-

505, 1999.

- [11] 高橋秀幸, 藤井伸治, 宮沢豊, “微小重力下における根の水分屈性とオーキシン動態”, 生物工学, 83, 560-564, 2005.