

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 growth orientation of roots in microgravity. To achieve the objectives, we examined 1) water-potential gradient to be established in microgravity, 2) Arabidopsis seeds and seedlings to be launched, handled and retrieved during spaceflight experiment, 3) the interaction between hydrotropism and gravitropism in Arabidopsis roots, 4) auxin involvement in the two tropisms, and 5) hardware and experimental system to be adopted for this experiment. Based on the results obtained, we established a hypothesis to be verified by spaceflight experiment and proposed the Experiment Requirement Document.

Keywords : Arabidopsis, Auxin, Auxin-inducible gene, Cucumber, Gravitropism, Hydrotropism, 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、国際評価パネルの指摘事項を中心に、疑似微小重力実験および重力屈性突然変異体によって、仮説の妥当性、および重力屈性と水分屈性におけるオーキシンの関与の仕方について検討した。また、ISSおよびEMCSの利用を前提にした宇宙実験系について、シロイヌナズナおよびキュウリを実験材料とした場合について検討し、宇宙実験計画書の改訂を行った。

1. はじめに

これまでの研究から、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[1,2]。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[1,3]。これらの成果は、宇宙実験で重力を排除し、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1G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[1,4,5]。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。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、本宇宙実験のベースライン化を行うために、国際パネルによる指摘事項ならびに宇宙実験系を検討し、以下の成果を得た。

2. 成果の概要

2.1. 宇宙実験のための水分勾配形成法と水分屈性実験系

2.1.1. 材料および方法

実験植物として、シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana* L.) の野生型 (Columbia)、重力屈性突然変異体 (*pgm-1*, *eir1-1*, *axr2-1*)、およびオーキシン誘導性遺伝子 *DR5:uidA* 遺伝子を導入した形質転換体を用いた。種子は滅菌溶液 (0.05% (v/v) Tween20, 10% (v/v) 次亜塩素酸ナトリウム) で5分間処理後、滅菌蒸留水で5回洗浄し、50 mLのMS無菌寒天培地 (pH5.7, 0.215% (w/v) MS塩, 0.3% (w/v) ゲランガム:SIGMA, 0.4% (w/v) Sucrose) を分注したプラスチック製角型シャーレ (10×14×1.5 cm) に播種した。これを暗黒下で2日間低温処理 (4℃) した後、23℃・明所で4日間、シャーレを垂直に静置し、根を培地表面に沿ってまっすぐ伸長させた。このようにして発芽・生育させた芽ばえ (根の長さが約1 cm) を実験に供試した。

これまで、根の水分屈性を誘導するために、密閉容器内に飽和塩溶液を置いて水分勾配を形成する手法が用いられてきた[4]。しかし、宇宙環境で溶液を用いた実験系は技術的に難しい。そこで微小重力下で水分屈性を誘導させるために、Takahashiら[5]が開発した、浸透圧の異なる2つの寒天を張り合わせることによって浸透圧勾配を形成させる実験系を用いることにした。すなわち、プラスチック製角形シャーレ (10×14×1.5 cm) を用いて、1.0%寒天とソルビトールを含んだ1.0%寒天を、境界線がシャーレの対角線 (45度) になるように張り合わせた。

上記のとおり生育させたシロイヌナズナの芽ばえ (根長が約1 cm) を、これらの寒天培地の境界から1 cm離れた1.0%寒天上に根端が位置するように移植し、芽ばえが直立するようにプラスチックシャーレを23℃に保った室内の暗箱内に静置した。その後、根をデジタルカメラで撮影し、その画像を元に画像解析ソフト (Macscope ver. 2.0) を用いて屈曲角度および伸長量を測定した。この実験系を用いて、水分勾配を形成させるためのソルビトール濃度、軌道上実験開始までの芽ばえの保存方法等について検討した。

上記の水分屈性実験系における水分勾配をモニターするために、水ポテンシャルにして-0.05 Mpaの1.0%の寒天と-2.0 Mpa相当のソルビトールを含んだ寒天を、上側から見て境界線が右下がり45度になるように張り合わせた。これをS\A区とし、ソルビトールを含まない1.0%寒天を両側に流し込んで張り合わせた寒天培地を対照区(A\A)とした。これらの寒天培地における水分勾配をモニターするために、培地中の浸透圧を以下のように測定した。張り合わせた寒天培地の境界線に対して平行に0.5, 1.0, 2.0, 3.0 cmの位置の寒天片 (7×2×5 mm) について、実験開始直後および24, 48, 72時間後にサンプリングした。切り出した寒天片を-20℃で凍結させた後、室温、13,000 rpmで20分間遠心し、得られた抽出液の浸透圧を浸透圧計 (蒸気圧法オズモメーター5520型; Wescor社) で測定した。

2.1.2. 結果

水分勾配を形成するために、ソルビトール濃度を水ポテンシャルにして-1.0 MPa から-2.5 MPaまでに段階的に変化させて48時間培養し、シロイヌナズナの根の水分屈性を解析した。その結果、根は水分勾配の強度に応じて顕著に発現したが、-2.0 MPaの寒天を用いて水分勾配を形成することで、その屈曲角度は飽和に達するものと考えられた。また、垂直におかれた根の伸長方向に対してソルビトールを右側および左側においた場合で比較すると、その水分屈性発現程度に顕著な差異がみられた。つまり、正面から観察してソルビトールを左下においた場合、根は水分屈性を発現させて反ソルビトール側 (正面から観察すると右側) に屈曲したが、ソルビトールを右下に置いた場合は、その

屈曲角度が著しく小さく、一度水分屈性を示しても、その後すぐに重力屈性で下側に屈曲する傾向がみられた。この現象はいままで報告されていないが、シロイヌナズナでは、根が重力屈性を消去させた条件で自発屈性的な成長を示すことも知られており、これと水分屈性による伸長方向が、それぞれ相反したときに競合する可能性が考えられる。さらに、対照区と比較して、ソルビトールによる水分勾配区における根の伸長速度の大きいことがわかった。そこで培地に1/2倍濃度のMurashige & Skoog (MS) を添加したところ、ソルビトール区と対照区の間の伸長量の差は小さくなった。

次に、水ポテンシャルが -0.05 MPaの1.0 %寒天と -2.0 MPaソルビトール入り1.0 %寒天を張り合わせた場合、実験開始時間となる、貼り合わせ30分後の寒天培地上の各位置の水ポテンシャルは -0.05 MPaから -1.83 MPaであった。その時点では、寒天の境界線と根端（ソルビトールを含まない寒天側1.0 cm）の水ポテンシャル差は約 1.6 MPa cm^{-1} であったが、24時間後には、その差は約 0.6 MPa cm^{-1} へと集束した。しかし、この水分勾配は、実験開始48時間後および72時間後も明確に維持された。したがって、根は、実験開始時は比較的大きな水ポテンシャル勾配にさらされるものの、根端を境界線より1.0 cm離しておくことにより、浸透圧ストレスの影響を受けることなく根を伸長させることができること、また、この水分勾配は24時間目までには小さくなって平衡状態に達するものの、比較的長時間維持されることがわかった。実際に、根は寒天の境界面にできる凹凸の影響を受けることなく水分屈性を速やかに発現し、実験開始120時間目においても、水分屈性による伸長方向を維持できることがわかった。

軌道上実験スケジュールに柔軟に対応し、クルータイムを削減するためには、植物材料の軌道上実験開始までの保存方法を検討する必要がある。そこで、種子および芽ばえを 4°C で異なる期間冷蔵保存し、それらの本実験系における生育を観察した。その結果、種子で保存した場合、短期間の冷温処理が発芽を促進するものの、10日間以上の保存では種子が発芽して芽ばえの伸長が起こること、芽ばえで保存した場合、根がほとんど伸長せず、その後実験条件においても根を伸長させる個体の少ないことがわかった。したがって、種子を地上または軌道上で短期間（10日間以内）冷蔵保存し、その後、伸長方向を制御するために光屈性または遠心機による人工重力を利用しながら4-5日間生育させて実験に供試する必要があるものと考えられた。

2.2. シロイヌナズナの根における水分屈性と重力屈性の相互作用

2.2.1. 材料および方法

根の水分屈性を擬似微小重力下（クリノスタットによる回転）あるいは宇宙環境下で解析するため、液体を使用せず固形寒天の張り合わせによって水分勾配を形成する方法が有用であると考えられた。尚、クリノスタットで回転させても、寒天培地の水分勾配（浸透圧勾配）は先述した静置区の場合とほぼ同様であった。そこで、シロイヌナズナの根において重力屈性が水分屈性に干渉するかどうかを明らかにするために、クリノスタットおよび重力屈性突然変異体を用いて、宇宙実験のシミュレーションを行った。野生型シロイヌナズナ（Columbia）に前項で述べた方法に準じて水分勾配刺激を与え、暗黒下で静置させるかクリノスタットで回転させ、水分屈性を誘導した。また、水分屈性と重力屈性を比較するために、芽ばえをのせた1%寒天容器を90度傾けて芽ばえに重力刺激処理を行った。これらの芽ばえをデジタルカメラで経時的に撮影し、その画像を画像解析ソフトで解析し、根の屈曲角度および伸長量を測定した。また、重力屈性突然変異体の *pgm-1*、*eir1-1*、*axr2-1* の水分屈性と重力屈性を上記と同様の方法で解析し、重力屈性能が水分屈性に及ぼす影響を検討した。

2.2.2. 結果

本宇宙実験のための第一の仮説は、地上では重力屈性が水分屈性に干渉するため、微小重力下では水分屈性がより顕著に発現するという考え方である。しかし、これまでのエンドウやキュウリの場合と異なり、シロイヌナズナの水分屈性は、地上重力下でも重力屈性に打ち勝って発現する。したがって、シロイヌナズナでは水分屈性に対する重力屈性の干渉がないのかどうかを、クリノスタットおよび重力屈性突然変異体を用いて検討した。

その結果、ソルビトールを含む寒天と含まない寒天を張り合わせ、水分勾配を形成させた寒天培地に芽ばえを移植してから24時間後に、根は10-20度屈曲し、48、72時間後には30-40度の屈曲を示した。一方、クリノスタットで回転させた芽ばえの屈曲角度は、水分勾配刺激を与えてから24時間後において静置区と差異が認められなかったが、48時間後で75度、72時間後では100度と増大し、静置区の2倍以上の屈曲角度を示した。ソルビトールを含

まない寒天区では、静置した場合とクリノスタット上で生育させた場合ともに、根はまっすぐに伸長した。

次に、デンプン合成能を欠損し、そのために根冠の重力感受細胞で機能するアミロプラストの沈降性が低下して重力応答性の低下した *pgm-1* 突然変異体、根冠から根の伸長領域へのオーキシンの輸送を担うPIN2オーキシン排出キャリアの異常な *eir1-1* 突然変異体、根の伸長領域を含む領域で発現している *AXR2/IAA7* 遺伝子の優性突然変異体である *axr2-1* の重力屈性を観察した。その結果、根の重力屈性は *pgm-1* において部分的に低下し、*eir1-1*、*axr2-1* において顕著に低下した。次いで、これら各突然変異体の水分屈性能を解析した結果、静置区では、*pgm-1*、*eir1-1* の根は、野生型に比較して有意に大きな屈曲を示した。一方、クリノスタットで回転させた場合、これらと野生型の根の水分屈性に顕著な差異がみられなかった。オーキシン耐性である *axr2-1* 突然変異体の水分屈性は、野生型に比較して著しく低下し、静置区とクリノスタット区で差異はなかった。

このように、シロイヌナズナにおいても、クリノスタットおよび突然変異体を用いて重力屈性を排除すると水分屈性の発現が増大することがわかった。また、*eir1-1* が重力屈性を欠損する一方で、水分屈性を顕著に発現させること、および *axr2-1* が水分屈性と重力屈性を低下させることは、水分屈性に伴うオーキシン分布が、重力屈性とは異なる仕組みによって制御される可能性を示している。

2.3. 水分屈性および重力屈性の発現時におけるオーキシン誘導性レポーター遺伝子の発現

2.3.1. 材料および方法

シロイヌナズナの根において、オーキシン誘導性レポーター遺伝子である *DR5:uidA* が表皮細胞で偏差的に発現することが知られている[6-8]。そこで根の重力屈性および水分屈性に伴うオーキシン分布を把握するために、オーキシン誘導性レポーター遺伝子(*DR5:uidA*) の経時的な発現変動をBaoら[9]の方法により解析した。重力屈性の場合、1.0%寒天溶液を入れた角型プレート(96×96×15 mm)のグリッドに沿って *DR5:uidA* を組み込んだシロイヌナズナの芽ばえを9個体並べ、それを横に倒して0, 0.5, 1, 2, 4, 8時間の重力刺激を与えた。水分屈性の場合、先述した方法で水分勾配を形成し、静置区とクリノスタット区において0, 0.5, 1, 2, 4, 8, 12, 24, 36, 48時間の水分勾配刺激処理を行った。それぞれの処理直後に、GUS染色バッファー(100 mM sodium phosphate, pH 7; 2 mM 5-bromo-4-chloro-3-indolyl- β -D-glucuronic acid, cyclohexylammonium salt; 0.5 mM $K_3Fe(CN)_6$; 0.5 mM $K_4Fe(CN)_6$; 0.5% Triton X-100)を含ませたろ紙で芽ばえを覆い、37°Cで18時間のGUS染色を行なった。染色後、100 mM sodium phosphate (pH7.0) で洗浄し、95% ethanol中、4°Cで24時間インキュベートし、さらに8:2:1 chloralhydrate:water:glycerol中で室温にて1時間、組織の透明化を行い、封入した。

2.3.2. 結果

芽ばえを横に倒して重力刺激を与えて0, 0.5, 1, 2, 4, 8時間後の根におけるGUS染色を解析した結果、根では根端にGUSの染色が認められたのに加え、重力刺激処理により伸長領域よりも根冠側の下側の表皮・皮層細胞でGUS染色が認められた。この重力刺激による偏差的なGUS染色が認められた個体の割合は、重力刺激処理4時間目の芽ばえにおいて最も多く、約40%であった。この結果は、重力刺激処理3時間後と5時間後で *DR5:uidA* シロイヌナズナ形質転換体の約30%の個体の根で偏差的なGUS染色がみられたという、Houら[8]の結果とほぼ同様であった。次に、水分屈性時における *DR5:uidA* 遺伝子の発現をみると、水分勾配刺激処理後0, 0.5, 1, 2, 4, 8, 12, 24, 36, 48時間のいずれにおいても、全ての個体において、根冠におけるGUSの染色は認められたものの、伸長領域よりも根冠側の表皮・皮層細胞におけるGUS染色は検出されず、重力屈性時に認められたGUSの偏差的な染色は認められなかった。

これらの結果から、オーキシン動態は重力屈性と水分屈性で異なり、前者は根冠に近い領域におけるオーキシンの偏差分布を伴うが、それが後者ではみられないことがわかった。これは根の重力屈性におけるオーキシンの不均等分布にPIN2を必要とするが、水分屈性にはそれを必要としないという先述の結果を支持するものである。

3. まとめ

本年度は、根の水分屈性と重力屈性を宇宙環境と比較解析するために、シロイヌナズナを材料とした場合の、実験

系について検討した。その結果、本研究で改良を加えたソルビトール寒天を用いた水分勾配形成法は、宇宙環境で水分屈性を発現させるために有用であることが検証された。とくに、寒天培地上における浸透圧マップを詳細に作成し、水分勾配と水分屈性発現の関係、それら水分勾配上におく芽ばえ（根端）の位置と水分屈性発現の関係を明確にしたことの意義は大きい。また、軌道上実験の開始までに、種子に短期間の低温処理を行う必要があるが、長期間の低温保蔵あるいは芽ばえの低温保蔵は適さないことがわかった。したがって、本実験は、種子を低温で保存する場合は打ち上げ後10日以内に軌道上実験を開始するか、軌道上で種子に吸水させるのが適切であると考えられた。さらに、シロイヌナズナの根の伸長方向に自発屈性的制御機構の存在する可能性が示され、それが宇宙実験によって明確になることも考えられた。ただし、この自発屈性が水分屈性に干渉する可能性が強いことから、宇宙実験では根の伸長方向に対する水分勾配の方向を考慮する必要のあることもわかった。

シロイヌナズナは、分子遺伝学的研究のモデル生物のひとつであるが、これまでにエンドウやキュウリと異なり、その根の水分屈性は重力屈性の干渉を受けにくいことがわかっている。すなわち、地上でも水分屈性が重力屈性に打ち勝って発現する。一方、本宇宙実験では、水分屈性に対する重力屈性の干渉作用を検証することが目的のひとつである。この仮説の妥当性を検討するために、シロイヌナズナを用いて、クリノスタット回転で重力屈性を排除した条件で水分屈性を発現させたところ、静置区に比較して、水分屈性の大きさが2倍近くになり、シロイヌナズナにおいても水分屈性と重力屈性の間に強い干渉作用のあることが証明された。これは、重力屈性の異常な突然変異体においても、野生型に比較して、それらの水分屈性能が大きい事実からも支持された。

本宇宙実験のもう一つの目的は、根の水分屈性と重力屈性におけるオーキシン動態を宇宙環境で分離して解析し、両屈性のメカニズムを比較解析することである。そのために、重力および水分勾配によってオーキシン分布が変化するかどうか、もしオーキシンの不均等分布が両屈性で重要な役割を果たすとしたら、その不均等分布は両屈性で共通のメカニズムによって誘導されるのかどうかを明らかにする必要がある。この点に関して、重力屈性突然変異体を用いた本研究から、きわめて興味深い事実が明らかになった。すなわち、根冠から基部へのオーキシン輸送を担うオーキシン排出キャリア (PIN2) に異常が生じて重力屈性を欠損する突然変異体の根が、顕著な水分屈性を発現した。これは、水分屈性において根冠で感受された刺激を伸長領域へ伝達する経路は、PIN2依存的な重力屈性と異なることを示唆するものである。一方、根の伸長領域で発現してオーキシン応答性転写抑制因子として機能する AXR2/IAA7 タンパク質がオーキシン依存的に分解されない AXR2/IAA7 遺伝子の優性突然変異で、根の重力屈性が異常な *axr2-1* 突然変異体では、水分屈性能が野生型に比較して小さなものであった。これは、重力屈性、水分屈性ともに伸長領域でのオーキシン応答を必要とすることを示唆するものと考えられた。これらの結果を支持するように、オーキシン誘導性レポーター遺伝子である *DR5:uidA* を導入した形質転換シロイヌナズナの根におけるGUS染色は、重力屈性時には、根冠から伸長帯につながる表皮・皮層細胞において偏差的なオーキシン分布を示し、水分屈性時には、このような偏差分布を示さない結果となった。したがって、伸長領域でのオーキシン応答は重力屈性と水分屈性で共通の分子で担われているものの、重力屈性の場合には根冠に近い領域でオーキシンが偏差的に分布するのに対し、水分屈性の場合にはこの領域ではオーキシンは偏差的に分布しないものと推測された。この差異は、重力屈性ではPIN2が根冠から伸長領域へのオーキシン輸送を担うのに対し、水分屈性ではPIN2非依存的経路が担うことに起因するものと考えられた。今後、根の伸長帯全域におけるオーキシン分布をモニターできるプローブの検討が必要である。ここで明らかになった重力屈性と水分屈性におけるオーキシン動態制御の違いは、オーキシン輸送阻害剤が重力屈性を抑制するものの水分屈性を抑制せず、オーキシン作用阻害剤が重力屈性と水分屈性の両方を抑制するという事実(未発表)からも支持されている。これらに加えて、われわれは水分屈性の発現に不可欠な新規の遺伝子の同定にも成功している(未発表)。これらの因子は重力屈性には必要でないことから、上記の両屈性の発現機構の違いに関与する可能性もある。これらの新規因子の機能を宇宙実験で解析することによっても、重力屈性と水分屈性のメカニズムの解明に向けた糸口が見出されるであろう。

このように、本宇宙実験を実現するための実験系および仮説の検証を着実に進める一方で、ISSおよびEMCSを利用した本テーマの宇宙実験の実現性についても検討を行った。その過程で、シロイヌナズナは分子生物学的研究には有用であるが、本宇宙実験の目的・計画の観点からすると、技術的課題がみえてきた。すなわち、シロイヌナズナが小型植物であることから、サンプリング時に根の屈曲および凹側・凸側を維持したままで回収することがきわめて困難

であると考えられた。そこで、これまで宇宙実験で使用実績があり、根の水分屈性とオーキシン分布に関する実験系の確立されているキュウリ芽ばえを用いた宇宙実験系を検討し、Experiment Requirement Document (ERD)としてまとめた。次年度は、本研究に必要なキュウリ由来の遺伝子プローブ、およびEMCS・GRAVIチャンパーにインストールできるキュウリ芽ばえの実験系・装置を検討する。

成 果 発 表

学術論文

- [1] 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” 生物学, 83, 560-564, 2005

学会発表

- [1] 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制御遺伝子の発現 —第5回ライフサイエンス国際公募宇宙実験の概要—” 第2回 東北大学バイオサイエンスシンポジウム 2005年5月16日 仙台
- [2] Akie Kobayashi, Akiko Takahashi, Yoko Kakimoto, Yutaka Miyazawa, Nobuharu Fujii, Atsushi Higashitani, Hideyuki Takahashi “Novel mutants for the study of hydrotropism in seedling roots of *Arabidopsis thaliana*” XVII International Botanical Congress 2005年7月 Vienna, Austria
- [3] 金安智子, 小林啓恵, 高橋あき子, 宮沢豊, 藤井伸治, 高橋秀幸 “植物の成長を制御する水分屈性と重力屈性の発現機構の比較解析” 日本植物学会第69回大会 2005年9月 富山
- [4] 宮沢豊, 藤井伸治, 高橋秀幸 “水分屈性と重力屈性の相互作用の解析と宇宙実験系の構築” 日本植物学会第69回大会 2005年9月 富山
- [5] 小林啓恵, 高橋あき子, 宮沢豊, 藤井伸治, 高橋秀幸 “シロイヌナズナの水分屈性突然変異体における根の成長運動” 日本植物学会第69回大会 2005年9月 富山
- [6] 宮沢豊, 柿本洋子, 金安智子, 中村和子, 藤井伸治, 高橋秀幸 “水分屈性と重力屈性の相互作用の解析へ向けた宇宙実験系の構築” 日本宇宙生物科学会第19回大会 2005年9月 東京
- [7] 金安智子, 小林啓恵, 高橋あき子, 宮沢豊, 藤井伸治, 高橋秀幸 “重力屈性と水分屈性の相互作用を担う生体内因子の探索および同定” 植物化学調節学会第40回大会 2005年10月 東京
- [8] 藤井伸治, 堀田拓哉, Dai-Hee Kim, 宮沢豊, Kyung-Min Kim, 高橋秀幸 “根の重力屈性および水分屈性とオーキシンの輸送・分布” 第23回根研究集会 2005年11月 京都
- [9] 宮沢豊, 根岸洋, 金安智子, 藤井伸治, 高橋秀幸 “シロイヌナズナを用いた根の重力屈性と水分屈性の相互作用機作” 第23回根研究集会 2005年11月 京都
- [10] 根岸洋, 宮沢豊, 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 “重力屈性と水分屈性に機能する細胞群の同定—重イオンマイクロビームとレーザー照射を用いた比較解析—” 日本植物学会東北支部第18回岩手大会 2005年12月 盛岡
- [11] 宮沢豊, 藤井伸治, 高橋秀幸 “根の水分屈性と重力屈性におけるオーキシン作用の比較解析のための宇宙実験” 第22回宇宙利用シンポジウム 2006年1月 東京
- [12] 根岸洋, 宮沢豊, 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 “シロイヌナズナの根の水分屈性発現を担う細胞群の同定” 日本植物生理学会第47回年会 2006年3月 筑波

参 考 文 献

- [1] 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” 生物学, 83, 560-564, 2005
- [2] Kamada, M., Fujii, N., Aizawa, S., Kamigaichi, S., Mukai, C., Shimazu, T., 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] Mizuno, H., Kobayashi, A., Fujii, N., Yamashita, M., Takahashi, H. “Hydrotropic response and expression pattern of auxin-inducible gene, *CS-IAA1*, in the primary roots of clinorotated cucumber seedlings.” *Plant Cell Physiol.*, 43, 793-801, 2002
- [4] Takahashi, H. “Hydrotropism: the current state of our knowledge.” *J. Plant Res.*, 110, 163-169, 1997
- [5] Takahashi, N., Goto, N., Okada, K., Takahashi, H. “Hydrotropism in abscisic acid, wavy, and gravitropic mutants of *Arabidopsis thaliana*.” *Planta*, 216, 203-211, 2002
- [6] Rashotte, A.M., DeLong, A., Muday, G.K. “Genetic and chemical reductions in protein phosphatase activity alter auxin transport, gravity response and alteral root growth.” *Plant Cell*, 13, 1683-1697, 2001
- [7] Boonsirichai, K., Sedbrook, J.C., Chen, R., Giroy, S., Masson, P.H. “ALTERED RESPONSE TO GRAVITY is a peripheral membrane

- protein that modulates gravity-induced cytoplasmic alkalization and lateral auxin transport in plant statocytes." *Plant Cell*, 15, 2612-2652, 2003
- [8] Hou, G., Kramer, V.L., Wang, Y.S., Chen, R., Perbal, G., Gilroy, S., Blancaflor, E.B. "The promotion of gravitropism in *Arabidopsis* roots upon actin disruption is coupled with the extended alkalization of the columella cytoplasm and a persistent lateral auxin gradient." *Plant J.*, 39, 113-125, 2004
- [9] Bao, F., Shen, J., Brady, S.R., Muday, G.K., Asami, T., Yang, Z. "Brassinosteroids interact with auxin to promote lateral root development in *Arabidopsis*." *Plant Physiol.*, 134, 1624-1631, 2004