

令和 2 年 6 月 27 日現在

機関番号：12401

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2017～2019

課題番号：17H05007

研究課題名(和文)新規顕微鏡法を用いた植物の重力センサーの解明

研究課題名(英文) Study of plant gravity sensors using a new microscope

研究代表者

豊田 正嗣 (Toyota, Masatsugu)

埼玉大学・研究機構・准教授

研究者番号：90714402

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 20,200,000円

研究成果の概要(和文)：植物は重力を感知し、根や茎などの器官を屈曲させる(重力屈性反応)。しかし、植物がどのような仕組みを用いて重力を感知し、器官を屈曲させるのかは明らかになっていない。本研究は、広視野蛍光顕微鏡や光ピンセット/共焦点レーザー顕微鏡法、遠心蛍光顕微鏡などの新しいイメージング技術を駆使し、重力感知および屈性に重要とされるアミロプラストの動態やオーキシン輸送体(PIN)の細胞内局在変化を可視化した。植物には、古くから想定されている細胞内情報伝達を介した重力(機械刺激)感知経路だけではなく、アミロプラストの重力依存的な運動が、直接的または間接的にPINの局在を変化させる経路も存在すると考えられる。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物の重力屈性に関する研究の歴史は古く、チャールズ・ダーウィンの時代まで遡る。本研究で得られた結果は、約100年前に提唱された重力屈性における2つの重要仮説である“デンブ平衡石仮説”と“コロドニー・ベントモデル”をつなぐ重要な知見であり、重力感知機構の全体像の解明に向けて大きな一歩となる。近年、メカノバイオロジーが動物学・医学的にも注目されており、細胞レベルでの重力(機械刺激)感知機構が解明されれば、動植物に普遍的に存在する新しい仕組みの解明にもつながる。また、植物の重力感知機構を遺伝子工学的に改良し耐倒伏性などを向上できれば、生産効率も向上し、農業的意義も大きい。

研究成果の概要(英文)：Plants sense the gravity vector and change their growth orientation accordingly, which is known as gravitropism. Based on the Starch-statolith hypothesis, sedimentation of the starch-filled organelle amyloplast in root columella cells or shoot endodermal cells is supposed to trigger gravity sensing in Arabidopsis. The Cholodny-Went model predicts that redistribution (polar transport) of the plant hormone auxin causes differential growth resulting in tropistic responses in roots and shoots. However, little is known about the mechanisms linking the two critical models: Starch-statolith hypothesis and Cholodny-Went model. Using novel imaging techniques (wide-field fluorescent microscope, confocal laser-scanning microscope equipped with optical tweezer and centrifuge fluorescent microscope), we propose a model that gravity-dependent movements of the amyloplasts directly/indirectly facilitate intracellular polar trafficking of the auxin efflux carrier PIN in shoot endodermal cells.

研究分野：植物生理

キーワード：重力感受 アミロプラスト カルシウム 光ピンセット 遠心顕微鏡

## 様式 C-19、F-19-1、Z-19（共通）

### 1. 研究開始当初の背景

多くの植物は重力を感知し、根や茎などの成長方向を変化させることができる。例えば、根は重力の方向に沿って地球の中心に向かって成長し、茎や胚軸などの地上部は重力の方向とは反対に空に向かって成長する。この現象を“重力屈性反応”と呼び、チャールズ・ダーウィンの時代から200年以上も研究されてきた。しかし、未だに植物がどのような仕組みを用いて重力を感知し、器官を屈曲させるのかは明らかになっていない。

現在、植物の重力感知機構の最も有力な仮説は、“デンプン平衡石説”であり、細胞内のデンプンが蓄積したオルガネラ（アミロプラスト）が沈降することで、植物は重力方向を感知すると考えられている。しかし、ライブセルイメージング技術を用いた解析によって、アミロプラストの動態は、いわゆる平衡石から連想されるような静的なものとは大きくかけ離れていることが明らかになった。シロイヌナズナの花茎・内皮細胞内のアミロプラストは、全体としては重力方向に偏って分布（沈降）しているが、個々に着目すると恒常的に激しく跳躍運動をしていた。これらの複雑な動態のため、アミロプラストのどのような運動や状態が植物の重力感知の引き金（トリガー）となるのかは明らかになっていない。

根や茎が、偏差成長を利用して屈曲するためには、植物ホルモンであるオーキシンの器官レベルでの非対称な分布（濃度勾配）が必要だと考えられている。この仮説は Cholodny-Went model として知られており、様々な分子遺伝学的・生理学的研究によって支持されている。器官レベルでのオーキシンの濃度勾配を作るためには、細胞レベルでの極性をもった輸送が重要であり、オーキシン輸送体と考えられている PIN タンパク質の細胞内局在が着目されてきた。すなわち、重力方向依存的に PIN の細胞内局在が変化することで、オーキシンの流れが変わり、器官レベルでの濃度勾配ができると予想されている。しかし、アミロプラストの沈降という物理的な現象が、どのような細胞内セカンドメッセンジャー（下流因子）を介して、PIN の局在変化につながるのか、という“デンプン平衡石説”と“Cholodny-Went model”をつなぐメカニズムに関しては、殆どわかっていない。

### 2. 研究の目的

植物の重力感知機構の全体像を明らかにするために、(1)新しいイメージング技術・顕微鏡法の開発と(2)これらの新しい技術を用いた細胞生物学的な解析を主な研究目的とする。

(1) 重力屈性は器官・個体レベルで起こる反応であるため、cm オーダーのスケール（視野の広さ）でカルシウム ( $\text{Ca}^{2+}$ ) シグナルをリアルタイムで計測できるイメージング技術を開発する。また、近赤外レーザーを用いて、アミロプラストをトラップし、遠隔操作しながら細胞内動態を高分解能でイメージングする光ピンセット/共焦点レーザー顕微鏡技術や、密度が高いアミロプラストに遠心過重力を負荷しながらリアルタイムでその動態を観察できる遠心蛍光顕微鏡技術の開発を目指す。

(2) これらの新しいイメージング技術・顕微鏡法に、伸展活性化 (SA) チャネルを阻害するクモ毒 (GsMTx-4) などの薬理学的手法を組み合わせることで、重力感知のトリガーとなるアミロプラストの動態や、アミロプラストと PIN をつなぐ下流因子の解明を目指す。

### 3. 研究の方法

(1) 組織・器官・個体レベルの  $\text{Ca}^{2+}$  シグナル (GFP 蛍光) を観察するための広視野蛍光顕微鏡を開発する。視野数の大きい実体蛍光顕微鏡光学系に、センサーサイズの大きい sCMOS カメラを搭載することで、4cm × 4cm 程度のシロイヌナズナ個体全体を高感度に可視化する。この顕微鏡を用いて、重力や接触、傷害などの様々な機械刺激感知機構および  $\text{Ca}^{2+}$  シグナルなどの下流因子を解析する。

(2) 光ピンセット用近赤外レーザーを共焦点レーザー顕微鏡に導入することで、アミロプラストをトラップし、遠隔操作しながら、高い時空間分解能で蛍光像を高速に撮影できるようにする (図1; 埼玉大学・吉川教授との共同研究)。また、小型落射蛍光ユニットにコリメーション済みの高輝度落射 LED 照明装置などを組み込んだ遠心蛍光顕微鏡を開発する。これらの新しい装置を用いて、重力感知のトリガーとなるアミロプラストの動態および PIN の細胞内局在を同時に可視化する。

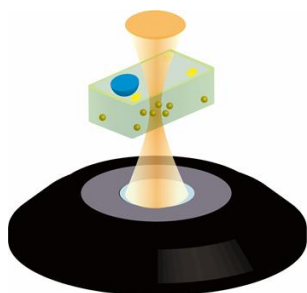


図1 光ピンセットを用いたアミロプラストの遠隔操作の模式図

シロイヌナズナの花茎・内皮細胞内のアミロプラスト（金色）が、1064 nm の波長の近赤外レーザー（橙色）の焦点に引き寄せられ、トラップされている状態を示している。

(3) GsMTx-4 などの  $\text{Ca}^{2+}$ 透過性イオンチャネルを標的としたクモ毒ペプチド・化合物をシロイヌナズナに処理し、花茎重力屈性や花粉管伸長を薬理学・生理学的に調べる。SA チャネル/ $\text{Ca}^{2+}$ シグナルの文脈で、重力を含む植物の機械刺激感知・情報伝達機構を解析する。

#### 4. 研究成果

(1) 独自に構築した広視野蛍光顕微鏡を用いて、シロイヌナズナの機械刺激誘導性  $\text{Ca}^{2+}$ シグナル伝搬を可視化した。シロイヌナズナのロゼット葉に、ピンセットなどを用いて接触刺激を与えると即座に細胞内の  $\text{Ca}^{2+}$ 濃度上昇が起こり、周辺の数細胞に拡散していくことがわかった。シロイヌナズナは、機械刺激によって発生する細胞膜の応力を感じ、 $\text{Ca}^{2+}$ シグナルを発生させることができると考えられる。次に、葉を切除するという傷害刺激を与えたところ、損傷した部位で即座に  $\text{Ca}^{2+}$ 濃度上昇が起こり、この  $\text{Ca}^{2+}$ シグナルは葉脈（維管束師部）を介して遠くの葉へと伝搬していくことがわかった。様々な分子遺伝学的・薬理的解析の結果、この傷害刺激誘導性・長距離・高速  $\text{Ca}^{2+}$ シグナルには、 $\text{Ca}^{2+}$ を透過すると考えられているグルタミン酸受容体 (GRL) が必要であることがわかった。植物は SA チャネル以外に GRL のようなリガンド駆動型イオンチャネルなどの様々な機械刺激センサーを有し、それぞれを使い分けることで異なる刺激を認識していると考えられる。広視野蛍光顕微鏡は、個体・器官レベルにおける機械刺激応答をリアルタイムで可視化するのに最適な技術であり、浸透圧（乾燥）などの様々な機械刺激へ応用が可能と考えられる。

(2) 近赤外レーザー (1064 nm) を用いて、植物のオルガネラであるアミロプラストをトラップできるか否かを調べた。光ピンセット用レーザーの出力を上げると、花茎・内皮細胞内のアミロプラストは (図2、矢印)、レーザーの焦点 (図2、黄点線) に引き寄せられるように集まり、自由に遠隔操作できることがわかった (図2)。

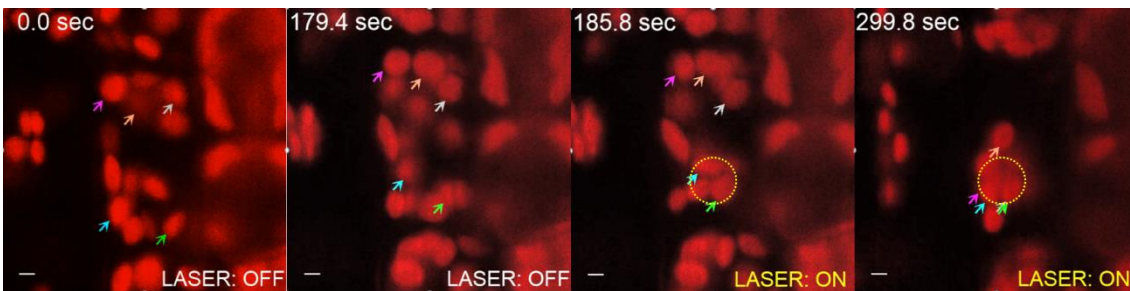


図2 光ピンセットを用いてアミロプラストを遠隔操作した時の共焦点レーザー顕微鏡像  
シロイヌナズナの花茎のアミロプラスト (自家蛍光;赤色) をレーザーでトラップし (185.8 sec)、内皮細胞内を遠隔操作した。

この光ピンセット/共焦点レーザー顕微鏡技術を用いて、アミロプラストに疑似重力刺激を与えた時にどのような細胞内下流因子が活性化するかを調べた。アミロプラストを遠隔操作した時に、ごく希に  $\text{Ca}^{2+}$ 濃度上昇が観察されたが、殆どのケースで有意な反応は得られなかった。この原因として、①内皮細胞内のアミロプラストは恒常的に跳躍運動を示していることから、内皮細胞内の SA チャネルは不活性化していること、②現状のセットアップでは検出できない程度の微弱な反応であること、③花茎の切片を用いて実験を行っているため、この切断という刺激が悪影響を及ぼしていることなどが考えられるが、現段階では結論に至っていない。

一方で、非常に興味深いことに、アミロプラストを遠隔操作すると、オーキシン輸送体と考えられている PIN-GFP も同じような挙動を示すことが確認された。エンドソームなどのアミロプラスト以外のオルガネラの解析や、アミロプラストに作用する疑似重力の大きさのシミュレーションなどの結果から、アミロプラストの運動が直接的または間接的に PIN タンパク質を重力方向に輸送することで、細胞レベルでのオーキシンの流れを変化させているのではないか、という仮説を考えた。現段階で、アミロプラストと PIN タンパク質の直接的な相互作用は確認されていないが、液胞膜や細胞骨格、重力屈性変異体の解析を通して、“デンブ平衡石説”と“Cholodny-Went model”をつなぐ新しいシステムの提唱を目指している。

遠心蛍光顕微鏡の最大のメリットは、密度差があるすべてのアミロプラストに遠心過重力を負荷できることにある。sgr 変異体のような重力屈性変異体の遠心過重力下のアミロプラストを解析したところ、アミロプラストの重力方向への分布と重力屈性反応に高い相関があることがわかった。すなわち、個々のアミロプラストの複雑な運動の結果、全体として重力方向に分布しているという平衡状態が重力感知に重要なものかもしれない。この推察は、アミロプラストの重力依存的な運動が PIN タンパク質の細胞内局在において重要な役割を果たすというモデルと矛盾しない。

(3) 光ピンセット、広視野蛍光顕微鏡、遠心蛍光顕微鏡などの新しい技術と GsMTx-4 などの薬理学的手法を組み合わせることで、重力を含む植物の機械刺激感知・情報伝達機構を解析した。SA チャネルを特異的に阻害するペプチドである GsMTx-4 を含むクモ毒をシロイヌナズナ花茎に投

与したところ、重力屈性が著しく抑制されることがわかった。さらにこのクモ毒は、シロイヌナズナの花粉管の伸長および細胞内の  $\text{Ca}^{2+}$  オシレーション（振動）を抑制することがわかった。これらの結果は、シロイヌナズナの地上部の重力屈性には、SA チャネル/ $\text{Ca}^{2+}$  シグナル依存的なプロセスと、アミロプラストの物理的な変位（細胞内動態）依存的なプロセスが存在することを示唆している。

本研究結果から、植物には  $\text{Ca}^{2+}$  シグナルを介した機械刺激感知・情報伝達機構が存在し、接触や傷害、重力屈性、伸長成長などで重要な役割を果たしていると考えられる。さらに、これらの  $\text{Ca}^{2+}$  シグナルを生み出す仕組みとして、古くから知られている SA チャネル以外にも GLR といったリガンド駆動型イオンチャネルも関与しており、様々な機械刺激感知システムが存在することが示唆された。一方で、 $\text{Ca}^{2+}$  シグナル非依存的に機械刺激（重力）を感知し、ホルモン応答へと情報が伝達していく仕組みも見えつつあり、従来の文脈にはない新しいモデルの提唱が待たれる。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計16件（うち査読付論文 9件／うち国際共著 7件／うちオープンアクセス 6件）

1. 著者名 Kimura Sachie, Hunter Kerri, Vaahtera Lauri, Tran Huy Cuong, Citterico Matteo, Vaattovaara Aleksia, Rokka Anne, Stolze Sara Christina, Harzen Anne, Meißner Lena, Wilkens Maya Melina, Tabea, Hamann Thorsten, Toyota Masatsugu, Nakagami Hirofumi, Wrzaczek Michael	4. 巻 32
2. 論文標題 CRK2 and C-terminal Phosphorylation of NADPH Oxidase RBOHD Regulate Reactive Oxygen Species Production in Arabidopsis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The Plant Cell	6. 最初と最後の頁 1063 ~ 1080
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1105/tpc.19.00525	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 Hunter Kerri, Kimura Sachie, Rokka Anne, Tran Huy Cuong, Toyota Masatsugu, Kukkonen Jyrki P., Wrzaczek Michael	4. 巻 180
2. 論文標題 CRK2 Enhances Salt Tolerance by Regulating Callose Deposition in Connection with PLD 1	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 2004 ~ 2021
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.19.00560	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 豊田正嗣	4. 巻 39
2. 論文標題 「かじられた!」とべんぺん草もシグナルを送る	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nextcom	6. 最初と最後の頁 42-43
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 無
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 Toyota M, Spencer D, Sawai-Toyota S, Wang J, Zhang T, Koo AJ, Howe GA, Gilroy S	4. 巻 361
2. 論文標題 Glutamate triggers long-distance, calcium-based plant defense signaling	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Science	6. 最初と最後の頁 1112-1115
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/science.aat7744	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 Toyota M, Furuichi T, Iida H	4. 巻 -
2. 論文標題 Molecular Mechanisms of Mechanosensing and Mechanotransduction	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant Biomechanics	6. 最初と最後の頁 375-397
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.1007/978-3-319-79099-2_17">https://doi.org/10.1007/978-3-319-79099-2_17</a>	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 豊田正嗣	4. 巻 53(2)
2. 論文標題 グルタミン酸とカルシウムシグナルを介した傷害応答	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 植物の生長調節	6. 最初と最後の頁 146-151
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 無
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 豊田正嗣	4. 巻 73(11)
2. 論文標題 植物が傷つけられたことを全身へ伝えるしくみを解明!	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 月刊「化学」	6. 最初と最後の頁 73
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 無
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 豊田正嗣	4. 巻 902
2. 論文標題 植物の全身を流れる高速シグナルを見る	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 日経バイオテク	6. 最初と最後の頁 44-46
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 無
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 豊田正嗣	4. 巻 77(2)
2. 論文標題 グルタミン酸はカルシウムシグナルを介して植物の全身性傷害防御を引き起こす	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 バイオサイエンスとインダストリー	6. 最初と最後の頁 134-135
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 無
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 豊田正嗣	4. 巻 77(2)
2. 論文標題 植物におけるカルシウム / グルタミン酸のリアルタイムイメージング	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 バイオサイエンスとインダストリー	6. 最初と最後の頁 110-111
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 無
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 豊田正嗣	4. 巻 3(2)
2. 論文標題 植物の全身カルシウムイメージング	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 アグリバイオ	6. 最初と最後の頁 23 - 27
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 無
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 Taniguchi Masatoshi, Furutani Masahiko, Nishimura Takeshi, Nakamura Moritaka, Fushita Toyohito, Iijima Kohta, Baba Kenichiro, Tanaka Hirokazu, Toyota Masatsugu, Tasaka Masao, Morita Miyo Terao	4. 巻 29
2. 論文標題 The Arabidopsis LAZY1 Family Plays a Key Role in Gravity Signaling within Statocytes and in Branch Angle Control of Roots and Shoots	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 The Plant Cell	6. 最初と最後の頁 1984 ~ 1999
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1105/tpc.16.00575	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 Vincent Thomas R, Avramova Marieta, Canham James, Higgins Peter, Bilkey Natasha, Mugford Sam T, Pitino Marco, Toyota Masatsugu, Gilroy Simon, Miller Tony J., Hogenhout Saskia, Sanders Dale	4. 巻 29
2. 論文標題 Interplay of Plasma Membrane and Vacuolar Ion Channels, Together with BAK1, Elicits Rapid Cytosolic Calcium Elevations in Arabidopsis during Aphid Feeding	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 The Plant Cell	6. 最初と最後の頁 1460 ~ 1479
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1105/tpc.17.00136	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 Lenglet Aurore, Jasan Dawid, Toyota Masatsugu, Mueller Matthias, Muller Thomas, Schonknecht Gerald, Marten Irene, Gilroy Simon, Hedrich Rainer, Farmer Edward E.	4. 巻 216
2. 論文標題 Control of basal jasmonate signalling and defence through modulation of intracellular cation flux capacity	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 1161 ~ 1169
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.14754	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 Vincent Thomas R., Canham James, Toyota Masatsugu, Avramova Marieta, Mugford Sam T., Gilroy Simon, Miller Anthony J., Hogenhout Saskia, Sanders Dale	4. 巻 126
2. 論文標題 Real-time In Vivo Recording of Arabidopsis Calcium Signals During Insect Feeding Using a Fluorescent Biosensor	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Visualized Experiments	6. 最初と最後の頁 56142
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3791/56142	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 DeFalco Thomas A., Toyota Masatsugu, Phan Van, Karia Purva, Moeder Wolfgang, Gilroy Simon, Yoshioka Keiko	4. 巻 58
2. 論文標題 Using GCaMP3 to Study Ca <sup>2+</sup> Signaling in Nicotiana Species	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1173 ~ 1184
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcx053	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



〔学会発表〕 計15件（うち招待講演 15件 / うち国際学会 8件）

1. 発表者名 Toyota M
2. 発表標題 Glutamate is a wound signal triggering systemic calcium propagation
3. 学会等名 The 23rd International Conference on Plant Growth Substances (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Toyota M
2. 発表標題 Real-time imaging of whole-plant calcium and glutamate dynamics
3. 学会等名 The 6th International Symposium on Bioimaging The 28th Annual Meeting of the Bioimaging Society of Japan BIOIMAGING 2019 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Toyota M
2. 発表標題 Long-range, rapid calcium signaling in plants
3. 学会等名 ViPS Seminar (Viikki Plant Science Centre) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Toyota M
2. 発表標題 Long-distance, rapid calcium signaling in plant
3. 学会等名 Frontiers in plant environmental response research: local signaling, long-distance communication and memory for developmental plasticity (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Toyota M
2. 発表標題 Calcium-based intra- and inter-plant communication system
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 植物のメカノバイオロジー -傷害受容を例にして-
3. 学会等名 日本メカノバイオロジー研究会 2019（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 Ca <sup>2+</sup> シグナルを介した植物の全身性傷害応答
3. 学会等名 第32回植物脂質シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 グルタミン酸受容体/カルシウムシグナルを介した植物の全身性傷害応答
3. 学会等名 令和元年度 日本植物病理学会関東部会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 グルタミン酸受容体を介した植物の長距離カルシウムシグナル
3. 学会等名 日本顕微鏡学会 第62回シンポジウム (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Toyota M
2. 発表標題 Long-distance Ca <sup>2+</sup> transmission via glutamate receptor channels in plants
3. 学会等名 第57回日本生物物理学会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 豊田正嗣
2. 発表標題 植物の機械(重力)刺激受容機構の生物物理学的研究
3. 学会等名 日本植物学会 (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Toyota M
2. 発表標題 Systemic calcium signaling via glutamate receptor channels in response to mechanical wounding
3. 学会等名 IPSR symposium (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Hagihara T, Miura T, Mano H, Hasebe M, Toyota M
2. 発表標題 Long-distance rapid Ca <sup>2+</sup> and electrical signals in Mimosa pudica
3. 学会等名 Japan-Taiwan Plant Biology 2019 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Toyota Masatsugu
2. 発表標題 Systemic calcium waves in plants
3. 学会等名 EMBO Workshop -Intercellular communication in development and disease- (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Toyota Masatsugu
2. 発表標題 Long-range calcium transmission as revealed by whole-plant imaging
3. 学会等名 "Frontiers in whole-brain/whole-organ imaging of cellular activities" Saitama University Brain and Body System Science Institute (BBSSI) International Symposium (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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