

令和 2 年 3 月 25 日現在

機関番号：14602

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2018

課題番号：15K07106

研究課題名(和文) 環境や時計によるシロイヌナズナの水輸送調節機構の研究

研究課題名(英文) The study on the mechanism of regulation of water transport in Arabidopsis thaliana by light and the circadian clock

研究代表者

奈良 久美 (Sato-Nara, Kumi)

奈良女子大学・自然科学系・准教授

研究者番号：30322663

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,900,000円

研究成果の概要(和文)：植物体内の水の輸送が、光や概日時計をはじめとした様々な外的・内的な因子によってどのように調節されているかをMRIや分子生物学的・生理学的手法によって調べた。MRIによるシロイヌナズナの流速測定には技術的な問題が多かったが、野生型と変異体の水の状態を簡便に可視化することには成功した。さらに、生体膜にある水チャンネル、アクアポリンの発現や翻訳後調節に対する光と概日時計の役割を、根の水透過性や蒸散、光形態形成とも関連付けながら示すことが出来た。光による根毛形成促進の仕組みに関する新発見も得られた。これらの成果は植物の組織・器官における水の輸送調節の仕組みを明らかにするために重要な基礎的知見である。

研究成果の学術的意義や社会的意義

地球温暖化による気温上昇や乾燥により、植生が変化したり、作物の栽培に向かない土地が増加している。植物の健全な成長に欠かせない水の輸送の仕組みが明らかになれば、環境の変化に対応した森林等の植生の維持や農業上の水管理の技術などに応用可能であると考えられる。本研究の成果は、植物における光や時計による水輸送や形態形成の調節の仕組みを解明するため、そして生体の水の状態を測定できるMRIを植物科学において有効に活用していくための基盤となるだろう。

研究成果の概要(英文)：Water transport in plants is regulated by various external and internal factors such as light and the circadian clock, but the exact mechanism to fine-tune the acquirement, utilization, and preservation of water in plants in the continuously changing surroundings remains unknown. We examined the effect of light and the circadian clock on water transport and morphogenesis in Arabidopsis thaliana using MRI, as well as molecular biological and physiological technics. A photoreceptor and a clock factor were found to be involved in the gene expression and post-translational regulation of aquaporins. The modulation of aquaporin expression and activity probably correlates the changes in root water permeability, transpiration, and plant growth. The results are a basis to clarify the mechanism of regulation of water transport in the tissues and organs of plants.

研究分野：植物科学

キーワード：シロイヌナズナ 環境応答 水輸送 概日時計 アクアポリン NMRイメージング(MRI) 根毛 RNAス  
プライシング

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

(1) アクアポリンは生体膜に存在する水チャネルであり、水以外にもアンモニアや CO<sub>2</sub> などの低分子を輸送する。アクアポリン遺伝子の発現は、光や乾燥、塩ストレスなどの環境要因や概日時計、ホルモンなどの内的要因によって調節される。またアクアポリンの翻訳後調節は孔の開閉や局在変化を引き起こす。これらアクアポリンの発現や翻訳後調節により、細胞の水透過性が変化し、植物体全体での水などの輸送や細胞成長が調節されると考えられている。本研究が開始するまでに光環境の変化によりリン酸化されたアクアポリンが増加すると、根や葉の水透過性が上昇することが報告されていたが、光によるアクアポリンのリン酸化・脱リン酸化の調節の仕組みやアクアポリンの翻訳後調節への概日時計の関与を示した研究例はなかった。さらに生きた無傷の植物体において、光や概日時計による水輸送（流速）の制御を分子メカニズムも予測可能な実験系で示した研究例もなかった。

(2) 一方、研究代表者らは、これまでシロイヌナズナを用いてアクアポリンの発現が概日時計やフィトクロム A (phyA) による調節を受けること、Nuclear Magnetic Resonance (NMR) イメージングによって計測した根の水分量変動と相関することを明らかにしてきた。NMR イメージング (MRI) は生きた試料の水動態の解析に欠かせない技術であり、医療分野のみならず、植物科学分野においても MRI を使用した生体組織の可視化や流速の測定が行われてきた。しかし、モデル植物であるシロイヌナズナに関しては、個体が小さく MRI による細部の可視化には向かないため、当初から限定的な実験にしか用いられておらず、研究例が非常に少なかった。

(3) (2)に述べたように研究例が少ない中で、研究代表者らはシロイヌナズナの豊富な突然変異体リソースと栽培の容易さを利用し、MRI による根の水動態解析を行ってきた。野生型で見られる日周または概日のリズムカルなプロトンシグナルの変動が概日時計変異体において観察されない、及び光受容体の変異体において光によるプロトンシグナルの減少が観察されないという研究成果に基づき、水の流速の変化あるいは状態の変化（緩和時間の変化）がシグナル値の変動に寄与していると予測し、実生の根を用いた MRI 実験を実施してきた。しかし、昼夜、あるいは光による根のプロトンシグナル値の変動が具体的に水のどのような変化を表しているかは、明確になっていなかった。その理由として、シロイヌナズナを用いた流速の測定や組織・細胞別の緩和時間の計測が、現在利用可能な MRI 装置では困難であることが挙げられる。

(4) (3)で述べた概日時計変異体において、気孔が常に開いているという報告があったことや、根の原形質膜型アクアポリン (PIP) のリン酸化の状態や根の水透過性が野生型と異なるという観察から、私達はこの変異体では蒸散や根から地上部への水輸送の速度が変化しており、その原因の一つにアクアポリンの発現や機能制御の異常があると予測していた。言い換えれば、概日時計を介したアクアポリンの発現・機能制御は、植物体全体の水の吸収と輸送に大きな影響を与えると予測した。しかし、概日時計を介したアクアポリンの発現制御が、光などの環境要因による植物体全体の水輸送調節のどの時点でどのように関わるのかについての詳細は不明であった。

(5) 根から地上部に水や無機養分を活発に輸送するためには、地上部における蒸散や光合成などによる溶質の蓄積によって植物体内の水ポテンシャルを低下させ（水を引き込む力を増大させ）土壌から根の表皮細胞、さらに根の内部の道管へと水や無機養分を効率的に吸収・輸送させる必要がある。さらに、根毛を発達させ、根の表面積を増大させることも、水や無機養分の効率的な吸収に役立つ。根毛の形成は、発生段階において厳密に制御されている一方で、さまざまな環境要因によっても影響を受けるが、そのメカニズムには未だ不明な点が多かった。特に、研究代表者らは、光による根毛形成促進のメカニズムに着目し、シロイヌナズナにおいて新規の根毛形成促進変異体を単離し、研究を進めていたが、光や無機養分の欠乏を含むさまざまな環境要因がどのような仕組みで根毛の形成を促進するのかは不明であった。

### 2. 研究の目的

植物体における水や無機養分の輸送は、光や概日時計をはじめとした様々な外的・内的な因子によって調節されている。さらに、乾燥や無機養分の枯渇などのストレスにも影響される。本研究では、光や時計によるアクアポリンや根の水透過性の調節を軸として、植物体における物質輸送、及び植物の成長調節やストレスへの応答の仕組みを探ることを目的とした。さらに、Magnetic Resonance Imaging (MRI) を用いて生きた無傷の植物体の水の状態や流速を解析し、地上部と根が協調しながら環境に応答する仕組みの一端を明らかにすることを目指した。シロイヌナズナの MRI と平行して、将来的に地球温暖化に伴う様々な環境問題の解決へとつながる糸口を見つけるため、多方面から植物の水輸送と成長に関する新知見・新技術を得るために研究を行った。

### 3. 研究の方法

#### (1) 植物材料

シロイヌナズナ Columbia (Col-0)、Landsberg *erecta* (Ler)、Col (*gll*)系統を野生型 (変異体の親系統)として用いた。時計変異体として *elf3-1*、フィトクロム A 変異体として *phyA-201*、*tip2;2* 変異体として GT23847.Ds3 と SALK\_152463C、*tip2;3* 変異体として SALK\_000414 を用いた。*PIP2;1* プロモーター:GUS 系統は研究協力者の名古屋大学前島教授より分譲された。また、研究代表者らが単離した根毛形成促進変異体 *lrh1* を用いた。それ以外の系統は、SASSC、NASC、ABRC、CSHL より分譲された種子を用いた。MRI による流速測定の予備実験には市販 (食品用) のカイワレダイコンを用いた。

## (2) 植物栽培

シロイヌナズナは MS 寒天培地に無菌的に播種し、22 °C で栽培した。光条件は実験に応じて 12 時間明期 12 時間暗期、16 時間明期 8 時間暗期、連続光、または連続暗条件の何れかで栽培した。2 週間以上の栽培の場合は、ロックウールや水耕栽培装置に植え替えて栽培した。

## (3) MRI

JEOL 製の 9.4T 縦型超伝導磁石 MRI を用いて、2D スピンエコー法、3D スピンエコー法、位相シフト法、流れ検出グラジエント法により、シロイヌナズナ、カイワレダイコン、または一定流速で水を流している管 (フローファントム) の画像を取得した。茎の細い植物の MRI 取得に向け、コイル径を小さくした新しいプローブを作製して用いた。T<sub>2</sub> 分布は、TR を固定し、TE 3, 5, 10, 20 ms で連続して取得した 2D スピンエコー像から Mathematica、または Image J の MRI Analysis Calculator を用いて作成した。

## (4) アクアポリンの発現解析

転写産物量は、RT-qPCR 法により解析した。逆転写には、ReverTra Ace qPCR RT Master Mix with gDNA Remover (東洋紡) qPCR には、2×KAPA Master Mix (Kapa Biosystems) と StepOne™ Real-Time PCR Systems (Applied Biosystems)を用いた。タンパク質の量やリン酸化については、ウエスタンブロット解析により調べた。一次抗体として抗 PAQ2 抗体 (名古屋大学前島教授より分譲) 及び、抗 P-S280 抗体 (名古屋大学白武准教授より分譲) 二次抗体としてペルオキシダーゼ標識抗体を用い、イムノスターLD (和光純薬) と LAS-3000 (FUJIFILM)により検出した。

## (5) 根の水透過性や蒸散測定

シロイヌナズナの根の水透過性は、約 1 ヶ月齢の水耕栽培した植物を用い、プレッシャーチャンパー法により測定した。水蒸気に対する気孔コンダクタンスは、ロックウールで約 1.5 ヶ月栽培した植物のロゼット葉および茎生葉を用い、光合成蒸散測定装置 LI-6400 (LI-COR) を用いて測定した。

## 4. 研究成果

### (1) MRI を用いたシロイヌナズナの水の状態や流速の測定

研究協力者である筑波大学の巨瀬教授、寺田准教授、三浦准教授のご協力の下、シロイヌナズナの MRI 実験を実施した。まず初めに 2~3 週齢のシロイヌナズナや、より茎の直径が太いカイワレダイコンを用いて複数の手法で流速測定を試したが、精度の高い計測は困難であった。

そこで流速測定に代わり、MRI によるシロイヌナズナの地上部の水の状態の解析を行った。組織・細胞中の水の状態を知るための指標の一つである、横緩和時間 (T<sub>2</sub>) を測定したところ、野生型と時計変異体 (*elf3*) の両方において、数ミリ秒から十数ミリ秒という値となった (図)。

この値は、他メーカーの MRI 装置を用いて研究代表者らが以前測定した値 (約 10 ミリ秒) と似かよっており、シロイヌナズナの実生の T<sub>2</sub> 値が他の植物に比べて低いことが実証できたと考えている。また、野生型の胚軸の T<sub>2</sub> が時刻に応じてだんだん減少する様子や時計変異体ではそれとは異なる挙動を示すという結果が得られた。この T<sub>2</sub> の変化は、時刻による流速や溶質濃度の変化等を反映している可能性がある。本研究で用いた MRI 装置では、シロイヌナズナの流速測定は困難であったが、より高磁場の MRI を利用すれば可能かもしれない。現状では、植物のイメージングに利用可能な高磁場の MRI 装置も、それを使いこなせる技術者も非常に少ない。生きたまま水の状態を測定できる MRI は、植物の水輸送調節の仕組みを研究するために大変有効であり、植物科学の研究者にも利用しやすいシステムを構築していくために、本研究の成果を活かしていきたい。

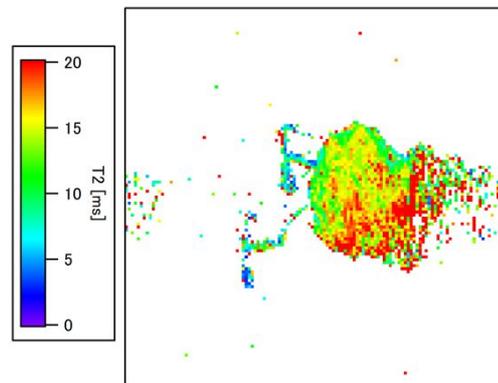


図 シロイヌナズナ実生の T<sub>2</sub> 画像  
野生型 (上) と *elf3* 変異体 (下) の子葉と胚軸の T<sub>2</sub> 分布を示す。植物の画像は横向きに示されており、左側に子葉、右側に根がある。根は寒天培地のシグナル (右側) に隠れて見えていない。

## (2) アクアポリンの翻訳後調節と根の水透過性の調節への概日時計の関与

水チャンネルタンパク質であるアクアポリンをコードする遺伝子の幾つかで、転写産物量が日周変動すること、時計変異体である *elf3* 変異体ではその日周変動が見られないことが、これまでの私達の研究から示されていた。さらに野生型でみられる根の水の状態 (MRI のシグナル) の変化が *elf3* 変異体では不明瞭になることから、アクアポリンの発現と根の水輸送が時計によって制御されていることが示唆されていた。

一方で、アクアポリンのはたらきは、タンパク質が翻訳された後にも、リン酸化などの修飾によって調節される。しかし時計がそのような翻訳後の調節に関与しているのかは明らかになっていなかった。そこでまず、*elf3* 変異体と野生型のシロイヌナズナで、リン酸化された PIP2 の量を調べた結果、リン酸化された PIP2s の割合が異なっていることがわかった。したがって、PIP2s の量や翻訳後修飾に違いがあることから、*elf3* 変異体では細胞・組織の水透過性が野生型と異なっていると予想し、次に根の水透過性に違いがあるかを調べた。その結果、*elf3* 変異体において根の水透過性が高いことがわかった。また、水蒸気に対する気孔コンダクタンスを調べたところ、*elf3* 変異体と野生型のロゼット葉では異なることがわかった。さらに、野生型と *elf3* 変異体の主要な原形質膜アクアポリン遺伝子の発現をリアルタイム PCR によって調べ、*elf3* 変異体において概日変動がみられなくなる遺伝子があることがわかった。以上のように、*elf3* 変異体において、アクアポリンの転写産物量やリン酸化に変化が見られたことから、時計因子 ELF3 はアクアポリンの転写調節と翻訳後の修飾に何らかの仕組みで影響を与え、それが根の水透過性や水蒸気に対する気孔コンダクタンスの差異を生み出していることが示唆された。ELF3 がアクアポリンの発現に影響を与える仕組みについてはわかっていないが、ELF3 が塩ストレス応答に関わる転写因子を抑制することで塩ストレス耐性を強めることや、塩ストレスによって PIP2 の発現や局在が調節されることから、塩ストレス応答と水透過性の調節には共通の仕組みがあるかもしれない。本研究の成果は時計による水輸送の調節やストレス耐性の調節の仕組みを解明するための基盤となるだろう。

## (3) 光によるアクアポリンの発現調節と光形態形成

生体膜を介した水の輸送を担うアクアポリンのうち、原形質膜に局在する PIPs の量や活性が組織や細胞の水透過性と密接に相関することが明らかになってきている。私達はこれまで、フィトクロム A (phyA) を介した光による水輸送調節の仕組みを調べるために、MRI を用いたシロイヌナズナの根の水動態の解析やアクアポリン遺伝子の発現解析を行い、遠赤色光 (FR) 照射に応じた根の水動態の変化と地上部のアクアポリン遺伝子 *PIP2;1* の迅速な発現誘導がおきることを示してきた。FR 照射によって *PIP2;1* 遺伝子の発現誘導がおきる組織を調べたところ、地上部の維管束で *PIP2;1* プロモーター活性が上昇することがわかった。そこで FR による *PIP2;1* 遺伝子の誘導が水輸送を促進し、実生の形態形成、特に子葉の発達に影響を与えている可能性があるかを検討した。赤外マイクロスコープを用いた観察により、FR 照射による子葉の発達の過程を追跡し、phyA との関連も調べたところ、MRI で示されていた FR 照射による根の水動態の変化と、維管束の細胞での *PIP2;1* 遺伝子発現の誘導、地上部の発達の変化との関連を示唆する結果が得られた。

他にも高温と光によって発現誘導される原形質膜アクアポリン遺伝子 *PIP2;3* に関して、転写促進に関わる光の波長と光受容体を探る研究を展開し、複数の波長の光において高温誘導の促進が見られることが示された。これらの成果は光によるアクアポリン遺伝子の発現調節がどのような仕組みでおこり、組織・器官における水の輸送をどのように調節しているかを知るために重要な基礎的知見である。

## (4) 液胞膜型アクアポリンの成長やストレスに対する役割

植物細胞の大部分を占めている液胞は、様々な物質の貯蔵、分解、吸水による細胞成長、細胞のホメオスタシスの維持等を担う細胞小器官である。この液胞の機能は、液胞膜にある輸送体に支えられている。中でも、水分子や非荷電の低分子を選択的に透過させる液胞膜型アクアポリン TIP は、細胞の吸水成長やストレス下での代謝の最適化に重要な役割を果たしていると考えられている。これまで幾つかの TIP の成長や塩ストレス耐性への役割を調べる研究が行われてきたが、TIP には複数の分子種が存在するため、個々の分子種の機能についてはまだ不明な点が多い。特に、シロイヌナズナの根で強く発現している TIP2;2 と TIP2;3 に関しては、植物の成長やストレス応答に対する役割についてほとんど調べられていなかった。そこで TIP2;2 及び TIP2;3 の成長やストレス応答への役割を探るために、これらを欠損する変異体 (以下、*tip2;2* 及び *tip2;3*) を用いて、成長解析を行った。その結果、糖や窒素を含まない条件で *tip2;2* の根や胚軸が野生型よりも長くなることや、*tip2;2* が野生型よりも塩ストレスを受けにくいことが示された。*tip2;3* にはこのような表現型がみられなかったことから、TIP2;2 と TIP2;3 は成長やストレス応答に対して異なる役割をもつと考えている。私達が用いた系統とは別の対立遺伝子をもつ *tip2;2* ノックアウト系統を用いて、Feng らも同様の表現型を報告しているが、なぜストレスに強いのか、TIP2;2 の細胞内での役割については未だ明らかになっていない。さらに TIP2;2 が具体的に何を通すかについては実験的に証明されていなかった。そこで、本研究と平行して、TIP2;2 や TIP2;3 の機能解析を岡山大学の且原教授と共に進めてきた。今後、

本研究の成果を踏まえ、TIP2;2 が成長、ストレス応答に対してどのようなはたらきをしているかを明らかにしていきたい。

#### (5) pre-mRNA スプライシングの異常と根毛形成促進

根の表皮細胞の一部が突出して形成される根毛は、根の表面積を増大させ、水や無機養分を効率的に吸収するのに役立つ。根毛の形成は、発生段階において厳密に制御されている一方で、さまざまな環境要因によっても影響を受ける。土壌中のリンや窒素の欠乏に加えて、光も根毛形成を促進するが、光による根毛形成促進のメカニズムには未だ不明な点が多い。そこで研究代表者らは光によって根毛形成が促進されやすいシロイヌナズナの変異体 (*lrh1*) を単離し、研究を進めてきた。*lrh1* 変異の原因因子は、pre-mRNA スプライシングではたらく U2 snRNP の構成因子の一つ、P14-1 であった。本研究により、*lrh1* 変異体では多数の遺伝子において野生型と異なるスプライスイベントがおきており、その中には光シグナリングや概日時計に関わる遺伝子も多く含まれていることがわかった。加えて、*lrh1* 変異体では、*RSL2*、*RHD2* などの根毛形成関連遺伝子も上方制御されていた。興味深いことに、細胞膜型、及び液胞膜型アクアポリンの遺伝子のスプライシングパターンや転写産物量も変化していた。これらの結果は、植物が、光などの環境要因に応じてどのようなメカニズムで根毛形成を促進し、水や無機養分の吸収の効率化を図っているのかを理解するのに役立つだろう。

#### <引用文献>

- Chaumont, F. and Tyerman, S.D. (2014) Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations. *Plant Physiol* 164: 1600-1618.
- Prado, K., Boursiac, Y., Tournaire-Roux, C., Monneuse, J.-M., Postaire, O., Da Ines, O., et al. (2013) Regulation of Arabidopsis leaf hydraulics involves light-dependent phosphorylation of aquaporins in veins. *Plant Cell* 25: 1029-1039.
- Takase, T., Ishikawa, H., Murakami, H., Kikuchi, J., Sato-Nara, K. and Suzuki, H. (2011) The circadian clock modulates water dynamics and aquaporin expression in Arabidopsis roots. *Plant Cell Physiol* 52: 373-383.
- Van As, H., Scheenen, T. and Vergeldt, F.J. (2009) MRI of intact plants. *Photosynthesis research* 102: 213-222.
- Geya, Y., Kimura, T., Fujisaki, H., Terada, Y., Kose, K., Haishi, T., et al. (2013) Longitudinal NMR parameter measurements of Japanese pear fruit during the growing process using a mobile magnetic resonance imaging system. *J Magnet Resonan* 226: 45-51.
- Kinoshita, T., Ono, N., Hayashi, Y., Morimoto, S., Nakamura, S., Soda, M., et al. (2011) FLOWERING LOCUS T regulates stomatal opening. *Curr Biol* 21: 1232-1238.
- Horie, T., Kaneko, T., Sugimoto, G., Sasano, S., Panda, S.K., Shibasaka, M., and Katsuhara, M. (2011). Mechanisms of water transport mediated by PIP aquaporins and their regulation via phosphorylation events under salinity stress in barley roots. *Plant Cell Physiol* 52, 663-675
- Sakuraba, Y., Bulbul, S., Piao, W., Choi, G. and Paek, N.C. (2017) Arabidopsis EARLY FLOWERING3 increases salt tolerance by suppressing salt stress response pathways. *Plant J* 92: 1106-1120.
- Boursiac, Y., Chen, S., Luu, D.T., Sorieul, M., van den Dries, N. and Maurel, C. (2005) Early effects of salinity on water transport in Arabidopsis roots. Molecular and cellular features of aquaporin expression. *Plant Physiol* 139: 790-805
- Feng, Z.-J., Xu, S.-C., Liu, N., Zhang, G.-W., Hu, Q.-Z., Xu, Z.-S., et al. (2018) Identification of the AQP members involved in abiotic stress responses from Arabidopsis. *Gene* 646: 64-73.

#### 5 . 主な発表論文等

[雑誌論文](計 1 件)

- Ishizawa, M., Hashimoto, K., Ohtani, M., Sano, R., Kurihara, Y., Kusano, H., Demura, T., Matsui, M., Sato-Nara, K. (2019) Inhibition of Pre-mRNA Splicing Promotes Root Hair Development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol* 査読あり 60: 1974-1985. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcz150>

[学会発表](計 12 件)

- 石澤 未来、橋本 佳世、大谷 美沙都、草野 博彰、松井 南、奈良 久美  
pre-mRNA スプライシングの阻害によるシロイヌナズナの根毛形成の促進、  
日本植物学会 第 83 回大会、2019  
藤田 知美、奥村 綾子、土平 絢子、前島 正義、且原 真木、奈良 久美  
時計因子 ELF3 は胚軸における水輸送調節にどのように関連しているのか？  
日本植物学会 第 83 回大会、2019

山成 由佳子、中原 由揮、且原 真木、奈良 久美  
シロイヌナズナ液胞膜型アクアポリン AtTIP2;2 の過酸化水素透過性の検討、  
日本植物学会 第 83 回大会、2019  
石澤 未来、橋本 佳世、大谷 美沙都、松井 南、奈良 久美  
シロイヌナズナの光による RNA スプライシングの調節と根毛形成促進との関連性の検討、  
日本植物学会 第 82 回大会、2018  
藤田 知美、奥村 綾子、且原 真木、奈良 久美  
シロイヌナズナの根と根細胞の水透過性測定、  
日本植物学会 第 82 回大会、2018  
山成 由佳子、中原 由揮、且原 真木、奈良 久美  
シロイヌナズナの液胞膜型アクアポリン AtTIP2;2 と AtTIP2;3 の水透過性、  
日本植物学会 第 82 回大会、2018  
加藤 未来、山成 由佳子、奈良 久美  
シロイヌナズナのアクアポリン TIP2;2 の欠損による根の細胞伸長促進と塩ストレス耐性  
の向上、第 59 回日本植物生理学会年会、2018  
吉川 美保、菰田 雅子、土平 絢子、前島 正義、奈良 久美  
シロイヌナズナの原形質膜アクアポリン遺伝子 *PIP2;3* の高温誘導を増大させる光の波長  
の検討、日本植物学会第 81 回大会、2017  
榎野 智穂、土平 絢子、丹後 真奈実、前島 正義、奈良 久美  
シロイヌナズナの原形質膜アクアポリン *PIP2;1* 遺伝子の光による発現調節、  
日本植物学会 第 80 回大会、2016  
奥村 綾子、且原 真木、金子 智之、奈良 久美  
シロイヌナズナ概日時計変異体 *elf3* の根の水透過性、  
日本植物学会 第 80 回大会、2016  
加藤 未来、奈良 久美  
シロイヌナズナのアクアポリン *tip2;2* 及び *tip2;3* 変異体のストレス応答の解析  
日本植物学会 第 80 回大会、2016  
加藤 未来、奈良 久美  
シロイヌナズナのアクアポリン TIP2;2 及び TIP2;3 の欠損による成長への影響  
日本植物学会 第 79 回大会、2015

## 6 . 研究組織

研究協力者氏名：巨瀬 勝美  
ローマ字氏名：Kose, Katsumi

研究協力者氏名：寺田 康彦  
ローマ字氏名：Terada, Yasuhiko

研究協力者氏名：三浦 謙治  
ローマ字氏名：Miura, Kenji

研究協力者氏名：長田 晃佳  
ローマ字氏名：Nagata, Akiyoshi

研究協力者氏名：堀川 友輔  
ローマ字氏名：Horikawa, Yusuke

研究協力者氏名：且原 真木  
ローマ字氏名：Katsuhara, Maki

研究協力者氏名：前島 正義  
ローマ字氏名：Maeshima, Masayoshi

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、研究者個人に帰属されます。