

令和 2 年 6 月 9 日現在

機関番号：11501

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K07433

研究課題名(和文)水分屈性初期応答の分子機構 水分勾配刺激が生物学的情報へ変換される場と仕組み

研究課題名(英文) Identification of the root cells responsible for root hydrotropic response.

研究代表者

宮沢 豊 (Miyazawa, Yutaka)

山形大学・理学部・教授

研究者番号：00342858

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、シロイヌナズナを用いた分子遺伝学的手法に加え、キュウリを用いて、水分勾配情報がどこで、どのように生物学的情報(遺伝子発現、植物ホルモン応答)に変換されるかを解析した。その結果、シロイヌナズナにおいては、根の伸長域の皮層細胞で水分勾配情報がアブシシン酸応答や水分屈性制御遺伝子(MIZ1, MIZ2)の機能といった生物学的情報へ変換されることが明らかになった。一方、キュウリでも水分勾配情報の生物学的情報への変換が根の伸長域で起こることが明らかになった一方、水分勾配情報の変換先はアブシシン酸応答ではなく、オーキシン輸送体の局在変化によるオーキシン動態の変化であることが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

根の水分屈性は土壤中の水分勾配に応答して根が屈曲する現象で、植物の生存と生産に必須の機能である。本研究では、土壤中の水分勾配情報が根のどこでどのように生物学的情報へ変換されるかを研究し、根の皮層細胞において水分勾配という化学的情報が植物ホルモン応答や遺伝子発現といった生物学的情報へ変換されることを明らかにした。また、その情報変換機構には植物種間で異同があることも明らかにした。この成果を活用することで、温暖化により地球規模で拡大する乾燥地における効率的な作物育成などに応用できる可能性がある。さらに、植物根が持つ鋭敏な水分センサーの同定にもつながる可能性がある。

研究成果の概要(英文)：To identify the site where a chemical information, namely hydrotropism, is converted to biological information, such as hormone response and gene expression, we determined which tissues require MIZ1, an Arabidopsis protein previously identified as essential for hydrotropism and localized to cortex, epidermis and lateral root cap. Using transgenic miz1 mutant lines that express GFP-fused MIZ1 under control of tissue specific promoter, we found that cortex-specific expression of MIZ1-GFP was sufficient to rescue ahydrotropic response of miz1 mutant. In addition, we found that cortex-specific response to abscisic acid is necessary for full hydrotropic response. This result suggests that in Arabidopsis, cortex is the site of such information conversion.

研究分野：植物生理学

キーワード：水分屈性 環境応答

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

植物の水分環境に応じた成長制御に関する科学的記述として、1800年代より植物の主要な吸水器官である根が、水分の多い方へ向かい成長する水分屈性の存在が示唆されてきた (Knight 1811)。しかしながら、その重要性にも関わらず、近年に至るまで水分屈性を科学的に確証するものはなく、全く理解が進んでこなかった。その理由として水分屈性を誘導するための水分勾配の形成法の確立や、重力、光、接触といった種々の要因を排除して解析を行う実験系が確立されていなかったことにある。これに対し、我々は水分屈性の実験系を洗練させ、様々な植物種で水分屈性を観察できる実験系の開発に成功してきた。このうち、遺伝学的なモデルであるシロイヌナズナにおいては、水分屈性異常突然変異体 (*mizu-kussei: miz*) の取得と解析を進めることにより世界ではじめてとなる水分屈性制御分子 (MIZ1, MIZ2) を見出した (Kobayashi et al. 2007, Miyazawa et al. 2009)。これは、水分屈性が遺伝的に制御される現象であることを証明した成果である。このうち MIZ1 は陸上植物固有のモチーフ (MIZ ドメイン) を有する機能未知タンパク質を、MIZ2 は小胞輸送に必要な低分子量 G タンパク質の制御分子 GNOM をそれぞれコードしていた。水分屈性の仮説が発表されて 200 年以上が経つ現在において、水分屈性制御分子を同定したのは我々のみであるが、MIZ1, MIZ2 の発見を契機に世界中の研究者も水分屈性に注目した研究を開始した (Taniguchi et al. 2010, Saucedo et al. 2012, Antoni et al. 2013, Kreiger et al. 2016 など)。一方、我々も研究を展開し、MIZ1 が機能するためには MIZ2 が必要であること (Moriwaki et al. 2011)、MIZ1 が小胞体表面ではたらく水分屈性の正の制御因子であること (Yamazaki et al. 2012, Miyazawa et al. 2012)、MIZ1 の発現が光とアブシシン酸 (ABA) により誘導されることなどを見いだした (Moriwaki et al. 2012)。さらに、水分屈性を欠損する突然変異体と水分屈性が亢進する MIZ1 過剰発現体の解析から、水分屈性発現の強度が根系の発達と水分限定環境下における植物の生存とバイオマス生産に大きな影響を持つことを証明した (Iwata et al. 2012, Iwata et al. 2013)。このように、MIZ1, MIZ2 の発現や機能に関わる知見は増している。同時に、さまざまな植物種を用いた水分屈性発現機構の生理学的な実験から、水分屈性発現機構に種間で違いがあることも見出された。すなわち、水分勾配刺激依存的な偏差成長にオーキシンの偏差分布が必要な植物種 (エンドウマメ, キュウリ) と必要ない種 (シロイヌナズナ) があることが明らかになった。このことは、水分勾配刺激の生物学的情報への変換機構が植物種間で異なることを強く示唆している。しかし、いずれの植物種においても水分勾配刺激に対する初期応答の仕組みは全くの未知であった。

2. 研究の目的

水分勾配刺激に対する初期応答の仕組みが明らかにされてこなかった原因として、解析の起点となるべき細胞、すなわち水分勾配刺激という物理化学的情報が遺伝子発現のような生物学的情報に変換される細胞が明らかになっていないことがある。本研究では、シロイヌナズナを用いて、植物の水分環境応答と密接に関わり、MIZ1 の発現制御にも関与することが明らかになっている ABA に着目し、水分感受部位を初期 ABA 応答が起こる場として特定し、そこから発せられた信号が ABA を介して MIZ1 および MIZ2 の発現や機能を調節する仕組みを明らかにする。さらに、シロイヌナズナとは水分勾配情報の伝達機構の異なる植物種を用いて、水分勾配刺激の感受に必要な部位を特定し、オーキシン動態変化が生む出される仕組みを解明する。これらにより、水分勾配刺激がホルモンや遺伝子発現という生物学的情報へ変換される仕組みを理解することを目的とした。

3. 研究の方法

(1) 根の特定の細胞群の除去による水分屈性に必要な組織の特定

前述したように、水分勾配刺激の生物学的情報への変換機構は植物種によって異なることが示唆されている。そこで、様々な植物種の根において、特定の細胞群を破壊し、明瞭な水分屈性の低下を引き起こす部位を特定することとした。シロイヌナズナにおいては、顕微鏡下で根をレーザーで破壊し、その他の植物ではメス等で切除した。

(2) シロイヌナズナにおける MIZ1, MIZ2, ABA が機能する細胞群の分子生物学的特定

シロイヌナズナにおいては、MIZ1 の機能が必要とされる細胞を特定するために、組織特異的遺伝子発現を誘導するプロモーター (tissue specific promoter: TSP) の支配下で GFP 融合型 MIZ1 (MIZ1-GFP) を発現する *miz1-1* 系統を作出した。具体的にターゲットとした組織は、根の根端コルメラ細胞、側方根冠、皮層、内皮、表皮、中心柱である。それらを作出したのちに、各系統の水分屈性能を解析し、どこで MIZ1-GFP を発現させると、*miz1-1* の表現型が回復するかを検証した。こうして、MIZ1 機能が必要とされる細胞を特定した後に、この細胞での ABA 応答も完全な水分屈性発現に必須であるかを、ABA 信号伝達に必須の Snf1-related protein kinase (SnRK) を組織特異的に発現する系統を用いて検証した。同時に、MIZ1 機能に必要な MIZ2 についても、TSP の制御下で野生型 MIZ2 および変異型 *miz2* と GFP を融合したタンパク質 (MIZ2-GFP および *miz2*-GFP) を発現する系統を作出し、解析を行った。

(3) 水分屈性発現にオーキシン偏差分布を必要とする植物における水分屈性発現機構の比較解析

これまでの解析から、キュウリおよびエンドウマメでは水分屈性に伴う根の屈曲にオーキシンの偏差分布が必要であることが明らかにされている。そこで、これら植物種ではどのような仕組みで水分勾配刺激がオーキシン動態変化という生物学的情報へ変換されるのかを薬理学的に解析した。このとき、エンドウマメと同じマメ科植物であるミヤコグサと単子葉植物のイネも用いて、水分屈性発現機構にシロイヌナズナやキュウリ、エンドウマメと違いがあるのかを解析した。さらに、キュウリにおいては重力屈性時にオーキシンの偏差分布形成に必須の役割を果たすオーキシン排出輸送体の局在変化が、水分屈性においても必須の役割を果たすのかを、抗 PIN 抗体の作出とそれを用いた細胞生物学実験により解析した。

4. 研究成果

(1) シロイヌナズナにおける水分勾配情報の生物学的情報への変換部位の特定

まずシロイヌナズナにおいて顕微レーザー照射による根端細胞破壊を行い、その水分屈性に対する影響を解析した。その結果、シロイヌナズナの水分屈性には根端細胞は必要ではないことが明らかになった。そこで、根において TSP の制御下で MIZ1-GFP を発現する系統を用いて、水分屈性に必要な組織の特定を行った。その結果、根の皮層組織における MIZ1 の発現によって *miz1-1* の表現型が相補されることを明らかにした。一方、細胞破壊で水分屈性能に影響を与えなかった根端はもちろん、根の表皮、内皮、中心柱、側方根冠での MIZ1-GFP の発現は、*miz1-1* 変異による水分屈性欠損を相補できないことが明らかになった(図1)。このことは、皮層細胞における MIZ1 の発現がシロイヌナズナの水分屈性発現に必要十分であることを強く示唆している。加えて、*snrk* の多重変異体における水分屈性低下の表現型も皮層細胞における SnRK の発現によって回復することが共同研究の結果明らかになった。これらの結果から、シロイヌナズナの根における水分勾配情報の生物学的情報への変換は、根の皮層細胞で起こることが明らかになった (Dietrich et al. 2017)。

さらに、*miz2* 変異体背景で MIZ2-GFP 遺伝子、*miz2-GFP* 遺伝子を、それぞれ表皮細胞、表皮細胞と皮層細胞、内皮細胞、根端で発現させた形質転換体の水分屈性能を、MIZ2-GFP または *miz2-GFP* を MIZ2 自身のプロモーターの制御下で発現する *miz2* 系統のそれと比較した。その結果、皮層細胞および表皮細胞において MIZ2-GFP を発現する系統で *miz2* 変異体と比べ有意な水分屈性の回復が認められた。しかしながら、その回復の程度は MIZ2 プロモーターの下流で MIZ2-GFP を発現する *miz2* 系統には及ばなかった。一方、内皮細胞、根端のみでの MIZ2-GFP の発現は、*miz2* 変異による水分屈性欠損の表現型に全く影響を及ぼさなかった。また、変異型 *miz2-GFP* を発現する系統はその発現を制御するプロモーターに関わらず、*miz2* 変異を相補できなかった。これらの結果から、水分屈性発現には、MIZ2 も皮層細胞で機能することが必須であることが明らかになったとともに、完全な水分屈性の発現には、皮層以外における MIZ2 の機能も必要であることを示唆している。

これらの結果から、シロイヌナズナにおいては、アブシシン酸応答による MIZ1 発現上昇、そして MIZ2 による MIZ1 機能の制御がともに皮層細胞で起こることが水分屈性発現に必須であること、すなわち皮層細胞が水分勾配刺激情報の生物学的情報への変換にはたらく場であることが明らかになった。

(2) 水分屈性発現にオーキシン偏差分布を必要とする植物における水分屈性発現機構の比較解析

前述したように、エンドウマメおよびキュウリにおいては、水分屈性時に根の屈曲部位におけるオーキシンの偏差分布が生じることが明らかにされている。一方、シロイヌナズナでは、オーキシンの偏差分布は観察されず、重力屈性が異常となるオーキシン関連の突然変異体は野生型と同程度に水分屈性を発現する。また、エンドウマメにおいては根端の切除により水分屈性能が完全に欠損することが明らかにされている。このことから、エンドウマメやキュウリにおいては、根端で水分勾配が感受され、それに付随して生じるオーキシン動態変化によって水分屈性が発現するものと考えられた。これを検証するために、エンドウマメにオーキシンの極性輸送阻害剤やオーキシンアンタゴニストを処理し、水分屈性に影響が出るかを解析した。その結果、オーキシンの極性輸送阻害剤、オーキシンアンタゴニストともに水分屈性を強く阻害した (Nakajima et al. 2017) 。このことから、エンドウマメにおいて水分勾配刺激の生物学的情報への変換は、根端

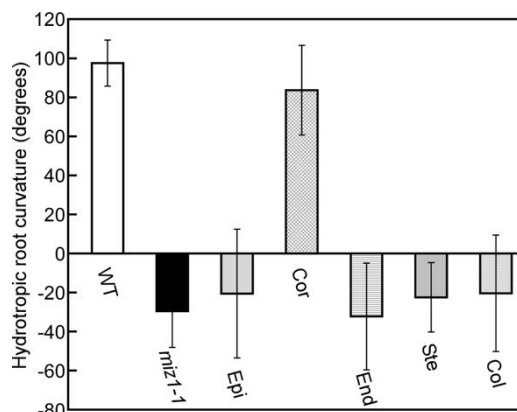


図1: MIZ1-GFP の組織特異的発現による *miz1-1* 表現型の相補

miz1-1 変異体において MIZ1-GFP を TSP で組織特異的 (Epi: 表皮細胞, Cor: 皮層細胞, End: 内皮細胞, Ste: 中心柱, Col: コルメラ細胞) に発現させ、水分屈性能を解析した。横軸は系統、縦軸は水分屈性時の屈曲角度を示す。MIZ1-GFP を皮層細胞で発現させたときのみ、*miz1-1* の水分屈性能の回復が認められた。なお、全ての系統における組織特異的発現は共焦点顕微鏡で確認している。

においてオーキシンの輸送方向の変化によって起こることが考えられた。同様の情報変換機構がキュウリの水分屈性発現に伴い発動するのかを検証するために、まずキュウリにオーキシン極性輸送阻害剤やオーキシンアンタゴニストを処理し、水分屈性能の変化を解析した。その結果、キュウリにおいてもエンドウマメと同様に両阻害剤は水分屈性を阻害することが明らかとなった (Nakajima et al. 2017)。一方、キュウリ根端を切除して水分屈性への影響を解析したところ、キュウリにおいては、根端を切除しても水分屈性を発現することが明らかとなった。また、根端を切除したキュウリにおいても、オーキシン極性輸送やオーキシン応答の阻害剤の処理は水分屈性を強く抑制した (Fujii et al. 2018)。よって、キュウリにおいては、根端が唯一の水分勾配刺激感受部位ではなく、根端以外でのオーキシン動態変化が水分勾配情報の生物学的情報変換に必須であると考えられた。そこで、キュウリ根の伸長域においてオーキシン排出に関わると考えられる PIN タンパク質の細胞学的解析を行った。その結果、水分勾配刺激過程で、キュウリ根の表皮細胞で発現する PIN タンパク質 (CsPIN5) が、水分勾配刺激に伴い、水の少ない側で減少することが明らかになった。一方、水分の多い側ではタンパク質量、局在に大きな変化は認められなかった。よって、キュウリ根の水分屈性においては、水分勾配刺激情報は根の伸長領域で感受され、オーキシン排出輸送体 CsPIN5 の動態変化を誘導し、結果としてオーキシンの偏差分布とそれに伴う偏差成長が誘導されると結論づけられた (Morohashi et al. 2017)。

このように、真正双子葉類において水分屈性発現機構に多様性が認められたことから、この多様性がどのように生まれたかについてエンドウマメと同じマメ科植物のミヤコグサと単子葉植物のイネを用いて生理学的に解析した。その結果、ミヤコグサの水分屈性はオーキシン極性輸送阻害剤、オーキシンアンタゴニストいずれを処理しても抑制されることはなかった。この結果は、エンドウマメの結果と対照的であり、同じ科に属する植物でも水分屈性発現機構に大きな多様性が生じていることを示唆している。また、イネにおいては、オーキシン極性輸送阻害剤、オーキシンアンタゴニストのいずれの処理によっても、水分屈性能は大きく減少した。一方、根端の切除は水分屈性に影響することはなく、キュウリにおける水分屈性発現機構と類似していることが示唆された (Nakajima et al. 2017)。

これらの結果から、水分勾配刺激の生物学的情報への変換は植物種間で多様であることが明らかになり、少なくとも2つの多様化プロセスを経ていることが強く示唆された。すなわち、水分屈性発現機構のもっとも祖先的な形は重力屈性と類似した機構であり、根端で水分勾配刺激が感受され、オーキシン極性輸送を変化させることで伸長域の表皮細胞の伸長を制御し、結果として水分の多い側と少ない側で偏差成長が生じ、最終的に根が屈曲するものである (エンドウマメ型)。

これに対して、水分勾配感受部位が種分化の過程で根端から伸長領域へと拡張し (多様化プロセス 1)、伸長領域での水分勾配刺激感受とオーキシン極性輸送の変化による偏差成長を誘発できるようになった種が出現した (イネ、キュウリ型)。さらに、情報変換に用いるホルモンのオーキシンから ABA への変換と伸長に対する作用部位の変化 (多様化プロセス 2) が生じ、シロイヌナズナ型の水分屈性発現機構が誕生したと推定された (Miyazawa et al. 2020: 図 2)。

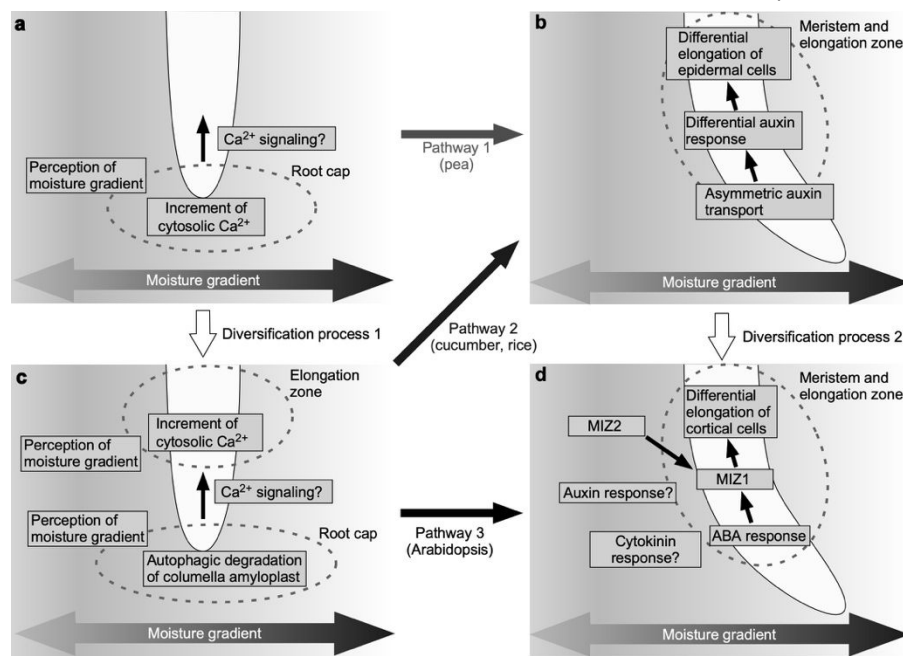


図 2: 水分勾配刺激情報の生物学的情報への変換から推定される水分屈性発現機構の多様化プロセス

a b の過程はエンドウマメで見られる最も祖先的な水分勾配刺激情報伝達経路で、様々な植物で見られる重力屈性発現経路と類似した経路を示す。種分化に伴い、まず多様化プロセス 1 (a c) が生じ、c b の過程 (イネ、キュウリ型の水分勾配刺激情報伝達経路) が出現する。次に、多様化プロセス 2 (b d) が生じ水分勾配刺激情報を伝達する生物学的情報がオーキシンから ABA と変化するプロセス (多様化プロセス 2) が生じ、シロイヌナズナで見られる c d の過程で水分屈性を発現する植物が出現した。

< 引用文献 >

- Antoni R, Gonzalez-Guzman M, Rodriguez L, Peirats-Llobet M, Pizzio GA, Fernandez MA, De Winne N, De Jaeger G, Dietrich D, Bennet MJ, Rodriguez PL (2013) PYRABACTIN RESISTANCE1-LIKE8 plays an important role for the regulation of abscisic acid signaling in root. *Plant Physiol.* 161: 931-941
- Dietrich D, Pang L, Kobayashi A, Fozard JA, Boudolf V, Bhosale R, Antoni R, Nguyen T, Hiratsuka S, Fujii N, Miyazawa Y, Bae T-W, Wells DM, Owen MR, Band LR, Dyson RJ, Jensen OE, King JR, Tracy SR, Strurrock CJ, Mooney SJ, Roberts JA, Bhalerao RP, Dinney JR, Rodriguez PL, Nagatani A, Hosokawa Y, Baskin TI, Pridmore TP, De Veylder L, Takahashi H, Bennet MJ (2017) Root hydrotropism is controlled via a cortex-specific growth mechanism. *Nat Plants* 3: 17057
- Iwata S, Miyazawa Y, Takahashi H (2010) *MIZU-KUSSEI1* plays an essential role in the hydrotropism of lateral roots in *Arabidopsis thaliana*. *Environ. Exp. Bot.* 75: 167-172
- Iwata S, Miyazawa Y, Fujii N, Takahashi H (2013) MIZ1-regulated hydrotropism functions in the growth and survival of *Arabidopsis thaliana* under natural condition. *Ann. Bot.* 112: 103-114
- Kobayashi A, Takahashi A, Kakimoto Y, Miyazawa Y, Fujii N, Higashitani A, Takahashi H (2007) A gene essential for hydrotropism in roots. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 4724-4729
- Miyazawa Y, Takahashi A, Kobayashi A, Kaneyasu T, Fujii N, Takahashi H (2009) GNOM-mediated vesicular trafficking plays an essential role in hydrotropism of *Arabidopsis* roots. *Plant Physiol.* 149: 835-840
- Miyazawa Y, Moriwaki T, Uchida M, Kobayashi A, Fujii N, Takahashi H (2012) Overexpression of *MIZU-KUSSEI1* enhances the root hydrotropic response by retaining cell viability under hydrostimulated conditions in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 53: 1926-1933
- Miyazawa Y, Takahashi H (2020) Molecular mechanisms mediating root hydrotropism: What we have observed since the rediscovery of hydrotropism. *J. Plant Res.* 133: 3-14
- Morohashi K, Okamoto M, Yamazaki C, Fujii N, Miyazawa Y, Kamada M, Kasahara H, Osada I, Shimazu T, Fusejima Y, Higashibata A, Yamazaki T, Ishioka N, Kobayashi A, Takahashi H (2017) Gravitropism interferes with hydrotropism via counteracting auxin dynamics in cucumber roots: clinorotation and spaceflight experiments. *New Phytol.* 215: 1476-1489
- Moriwaki T, Miyazawa Y, Fujii N, Takahashi H (2012) Light and abscisic acid signalling are integrated by MIZ1 gene expression and regulate hydrotropic response in roots of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ.* 35: 1359-1368
- Nakajima Y, Nara Y, Kobayashi A, Sugita T, Miyazawa Y, Fujii N, Takahashi H (2017) Auxin transport and response requirements for root hydrotropism differ between plant species. *J. Exp. Bot.* 68: 3441-3456
- Saucedo M, Ponce G, Campos ME, Eapen D, Garcia E, Luján R, Sánchez Y, Cassab GI (2012) An altered hydrotropic response (*ahr1*) mutant of *Arabidopsis* recovers root hydrotropism with cytokinin. *J. Exp. Bot.* 63: 3587-3602
- Taniguchi YY, Taniguchi M, Tsuge T, Oka A, Aoyama T (2010) Involvement of *Arabidopsis thaliana* phospholipase D ζ 2 in root hydrotropism through the suppression of root gravitropism. *Planta* 231: 491-497
- Yamazaki T, Miyazawa Y, Kobayashi A, Moriwaki T, Fujii N, Takahashi H (2012) MIZ1, an essential protein for root hydrotropism, is associated with the cytoplasmic face of the endoplasmic reticulum membrane in *Arabidopsis* root cells. *FEBS Lett.* 586: 398-402

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Miyazawa Yutaka, Takahashi Hideyuki	4. 巻 133
2. 論文標題 Molecular mechanisms mediating root hydrotropism: what we have observed since the rediscovery of hydrotropism	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 3~14
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10265-019-01153-3	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 Kobayashi Akie, Kim Hye-Jeong, Tomita Yuta, Miyazawa Yutaka, Fujii Nobuharu, Yano Sachiko, Yamazaki Chiaki, Kamada Motoshi, Kasahara Haruo, Miyabayashi Sachiko, Shimazu Toru, Fusejima Yasuo, Takahashi Hideyuki	4. 巻 165
2. 論文標題 Circumnutational movement in rice coleoptiles involves the gravitropic response: analysis of an agravitropic mutant and space-grown seedlings	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Physiologia Plantarum	6. 最初と最後の頁 464~475
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） doi:10.1111/pp1.12824	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 Fujii Nobuharu, Miyabayashi Sachiko, Sugita Tomoki, Kobayashi Akie, Yamazaki Chiaki, Miyazawa Yutaka, Kamada Motoshi, Kasahara Haruo, Osada Ikuko, Shimazu Toru, Fusejima Yasuo, Higashibata Akira, Yamazaki Takashi, Ishioka Noriaki, Takahashi Hideyuki	4. 巻 13
2. 論文標題 Root-tip-mediated inhibition of hydrotropism is accompanied with the suppression of asymmetric expression of auxin-inducible genes in response to moisture gradients in cucumber roots	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 1-25
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1371/journal.pone.0189827	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 Morohashi Keita, Okamoto Miki, Yamazaki Chiaki, Fujii Nobuharu, Miyazawa Yutaka, Kamada Motoshi, Kasahara Haruo, Osada Ikuko, Shimazu Toru, Fusejima Yasuo, Higashibata Akira, Yamazaki Takashi, Ishioka Noriaki, Kobayashi Akie, Takahashi Hideyuki	4. 巻 215
2. 論文標題 Gravitropism interferes with hydrotropism via counteracting auxin dynamics in cucumber roots: clinorotation and spaceflight experiments	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 1476 ~ 1489
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.14689	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 Nakajima Yusuke, Nara Yoshitaka, Kobayashi Akie, Sugita Tomoki, Miyazawa Yutaka, Fujii Nobuharu, Takahashi Hideyuki	4. 巻 68
2. 論文標題 Auxin transport and response requirements for root hydrotropism differ between plant species	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Botany	6. 最初と最後の頁 3441 ~ 3456
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jxb/erx193	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 Dietrich D., Pang L., Kobayashi A., Fozard J.A., Boudolf V., Bhosale R., Antoni R., Nguyen T., Hiratsuka S., Fujii N., Miyazawa Y., 他21名	4. 巻 3
2. 論文標題 Root hydrotropism is controlled via a cortex-specific growth mechanism	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 17057 ~ 17057
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/nplants.2017.57	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9件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件)

1. 発表者名 久家徳之, 渥美友夏, 高橋秀幸, 宮沢 豊
2. 発表標題 MIZ2/GNOMは根の皮層細胞において水分屈性発現特異的に生じるMIZ1の細胞内局在変化に必要である
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 渥美友夏, 高橋秀幸, 宮沢 豊
2. 発表標題 シロイヌナズナ水分屈性制御分子MIZ2が機能する組織の特定
3. 学会等名 東北植物学会第9回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 宮沢豊, 多田裕樹, 高橋秀幸
2. 発表標題 シロイヌナズナにおける水分屈性制御遺伝子MIZ1の相同遺伝子の特性解析
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 山崎誠和, 小泉日輪, 小林啓恵, 藤井伸治, 宮沢豊, 高橋大輔, 河村幸男, 上村松生, 高橋秀幸
2. 発表標題 HSP90とNPH3がシロイヌナズナの根の水分屈性をMIZ1と協調的に制御する可能性
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 藤井伸治, 宮林彩智子, 小林啓恵, 山崎千秋, 宮沢豊, 鎌田源司, 笠原春夫, 長田 郁子, 嶋津徹, 東端晃, 山崎丘, 石岡憲昭, 高橋秀幸
2. 発表標題 キュウリの芽生えの発芽時の重力条件により発現が変動する遺伝子の探索
3. 学会等名 日本宇宙生物科学会第32回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Yutaka Miyazawa
2. 発表標題 Physiological analyses on the ecological significance of root hydrotropism
3. 学会等名 The International Symposium on Rapid Evolutionary Change of Invertebrates, Plants, and their Interactions under Ecological Disturbance. (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 及川睦未, 高橋秀幸, 宮沢 豊
2. 発表標題 シュートの回旋転頭運動の定量的評価による重力応答依存性の検証
3. 学会等名 日本植物学会第81回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 藤井伸治, 宮林彩智子, 小林啓恵, 山崎千秋, 宮沢 豊, 鎌田源司, 笠原春夫, 長田郁子, 嶋津 徹, 伏島康男, 東端 晃, 山崎 丘, 石岡憲昭, 高橋秀幸
2. 発表標題 キュウリの根の重力屈性と水分屈性時に偏差的に発現する遺伝子のオーキシン応答性の解析
3. 学会等名 日本宇宙生物科学会第31回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 小林 啓恵, 庄司千捷, 櫛 聖奈, 岩田 悟, 内田真弓, 宮沢 豊, 小菅慎之助, 藤井伸治, 高橋秀幸
2. 発表標題 シロイヌナズナ根の水分屈性欠損突然変異体mizu-kussei1のサブレッサーの探索
3. 学会等名 東北植物学会第7回大会
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
--	---------------------------	-----------------------	----