

## 微小重力環境における植物の成長と形態形成

保尊 隆享<sup>1</sup>・曾我 康一<sup>1</sup>・若林 和幸<sup>1</sup>・神阪 盛一郎<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>大阪市立大学大学院理学研究科

〒558-8585 大阪市住吉区杉本 3-3-138

<sup>2</sup>富山大学大学院理工学研究部

〒930-8555 富山市五福 3190

## Growth and morphogenesis of plants under microgravity conditions

Takayuki Hoson<sup>1</sup>, Kouichi Soga<sup>1</sup>, Kazuyuki Wakabayashi<sup>1</sup>, Seiichiro Kamisaka<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Graduate School of Science, Osaka City University,

3-3-138 Sugimoto, Sumiyoshi-ku, Osaka 558-8585, Japan

<sup>2</sup>Graduate School of Science and Engineering, University of Toyama,

3190 Gofuku, Toyama 930-8555, Japan

Key words: Automorphogenesis, Cell wall, Microtubule,  
Plant hormone, Space experiment

DOI: 10.24480/bsj-review.11a3.00175

### 1. はじめに

植物が効率的に生命活動を行うためには、適切な大きさと形を持つ必要があり、それを決定するしくみである成長と形態形成は、生活環全体の基盤となる生理過程であるといえる。植物の成長と形態形成は、他の生物の場合と同様に、遺伝的プログラムによって制御されている。植物では、同時に、周囲の環境によって強く影響されるという特徴がある。植物体を取りまく様々な環境要因の中で、地球上で最も安定しているのは重力である。特に陸上では、植物はいつも同じ方向から同じ大きさの重力ベクトルを受けている。植物は、そのような性質を持つ重力を最も信頼のおける基準情報として利用し、成長並びに形態形成過程を調節している。

成長や形態形成に対する重力の影響を解析するためには、重力を取り除いた環境下で植物を生育させて誘導される変化を調べることが効果的である。重力の持つ特性のうち、方向性の除去に関しては、クリノスタット(試料回転装置)が有効であり、1世紀以上にわたって広く使用されてきた。私たちは、直交する2軸の回転系を持ち、試料を三次元的に回転させることができる3-Dクリノスタットを新たに開発し、植物の形態形成の解析に適用した(Hoson *et al.* 1992, 1997, Hoson 2014)。その結果、後述のように、様々な新知見が得られた。ただし、クリノスタットは重力の方向性のみを相殺する装置であり、重力を消失させたり、その大きさを変えることはできない。そのため、重力の大きさに依存する成長の過程は、3-Dクリノ

表 1. 植物の成長と形態形成に関する宇宙実験(大阪市大)

OpNom	Theme	PI	Cultivation platform
RICE 	Growth regulation mechanisms in higher plants under microgravity conditions	Hoson, T.	BRIC, STS-95
Resist Wall 	Role of microtubule-membrane-cell wall continuum in gravity resistance in plants	Hoson, T.	EMCS, Columbus
Space Seed 	Life cycle of higher plants under microgravity conditions	Kamisaka, S.	CBEF, Kibo
Ferulate 	Regulation by gravity of ferulate formation in cell walls of rice seedlings	Wakabayashi, K.	CBEF, Kibo
Resist Tubule 	Mechanisms of gravity resistance in plants - From signal transformation and transduction to response	Hoson, T.	CBEF, Kibo
Aniso Tubule 	Roles of cortical microtubules and microtubule-associated proteins in gravity-induced growth modification of plant stems	Soga, K.	CBEF, Kibo

スタート上でも変化しなかった (Hoson *et al.* 1992, 1997)。一方、地上でも、自由落下やパラボリックフライトによって微小重力環境が設定できる。しかし、その持続時間は十数秒以下であり、成長過程に十分な変化を与えることは難しい。そこで、水浸法や遠心過重力が微小重力シミュレーションとして用いられてきたが、これらの手段により明らかにできることには限界があった (保尊 1999, Hoson & Soga 2003, Hoson 2014)。

以上のように、植物の成長と形態形成に対する重力の作用を解明するためには、真の微小重力環境である宇宙での生育実験が不可欠である。私たちは、今までに、スペースシャトルや国際宇宙ステーションを利用する機会を得て、表 1 に示す 6 テーマの宇宙実験を実施してきた。これらの実験の成果を中心にして、微小重力環境における植物の成長と形態形成の特徴、及びそのメカニズムについて紹介する。

## 2. 成長

水中では浮力のために物体にかかる重力の大きさを軽減でき、水浸法は地上で微小重力環境を長期間設定するための唯一の実用的な手段となっている。イネなどの水生植物を水中で生育させると、莖器官の伸長成長が著しく促進され、肥大成長が抑制された。この成長変化には、低酸素濃度やエチレンの蓄積などのガス性の要因が関わっているが、水に通気しても伸長成長促進が残ることから、微小重力もその原因の一つとなっていると考えられる (保尊 1999, Hoson 2014)。一方、微小重力とは逆の過重力環境は、遠心分離機によって比較的容易につくり出せる。そこで、様々な植物の成長に対する過重力の影響を調べたところ、重力の大きさに応じて、伸長成長が抑制され、肥大成長が促進されることが明らかになった。また、植物は過重力に対してかなりの抵抗能力を持ち、伸長成長速度を半減させるのには数十～数百 g 程度が必要であった (保尊 1999, Hoson & Soga 2003)。

水中及び遠心過重力環境下における成長解析の結果より、真の微小重力環境である宇宙では伸長成長が促進されることが予想される。しかし、1967年の Biosatellite II 以来の宇宙実験の結果を見ると、成長促進ばかりでなく、逆の成長抑制、あるいは影響なし、と一定の傾向が見られなかった。その主な原因は、以下のような宇宙実験特有の操作上の問題にあった(保尊 1999, Hoson & Soga 2003, Hoson 2014)。①温度：微小重力環境では対流がないため、温度が均一化するのに時間がかかり、冷蔵庫から室温に移した試料が長時間低温に曝されていた。また、多くの実験で生育環境の温度データが大雑把で、1g 対照と微小重力試料との厳密な比較が困難であった。②水：微小重力環境では、水の存在状態が変化するため、種子の吸水及び発芽が遅れるが、この点が無視されていた。③光：光と重力は伸長成長に同様な効果をもたらす、そのメカニズムのかなりの部分が重複している(Hoson 1999)が、光条件について十分考慮されていなかった。

そこで、RICE 実験では、これらの点を十分に考慮して、地上 1g と宇宙の微小重力下とを比較した。その結果、微小重力環境では、シロイヌナズナ胚軸並びにイネ幼葉鞘の伸長成長が促進されることが確認された(図 1)(Hoson *et al.* 2002, Soga *et al.* 2002)。イネ根の成長も、微小重力下で促進された(Hoson *et al.* 2003)。微小重力環境におけるシロイヌナズナ芽ばえの成長促進は、他のグループによる宇宙実験でも確認された(Matia *et al.* 2010)。また、Aniso Tubule 実験において、微小重力環境では、シロイヌナズナ胚軸の伸長成長の促進とともに、肥大成長の抑制がもたらされることが示された(Soga *et al.* 2018b)。さらに、前述の③の性質により、光強度の増加にともなって微小重力による伸長促進効果が減少することが予想されるが、Space Seed 実験及び Resist Tubule 実験において、矮性形質を示す変異体では、明所で長期間生育したシロイヌナズナ花茎でも成長が促進されることが明らかになった(Hoson *et al.* 2014, 2018)。

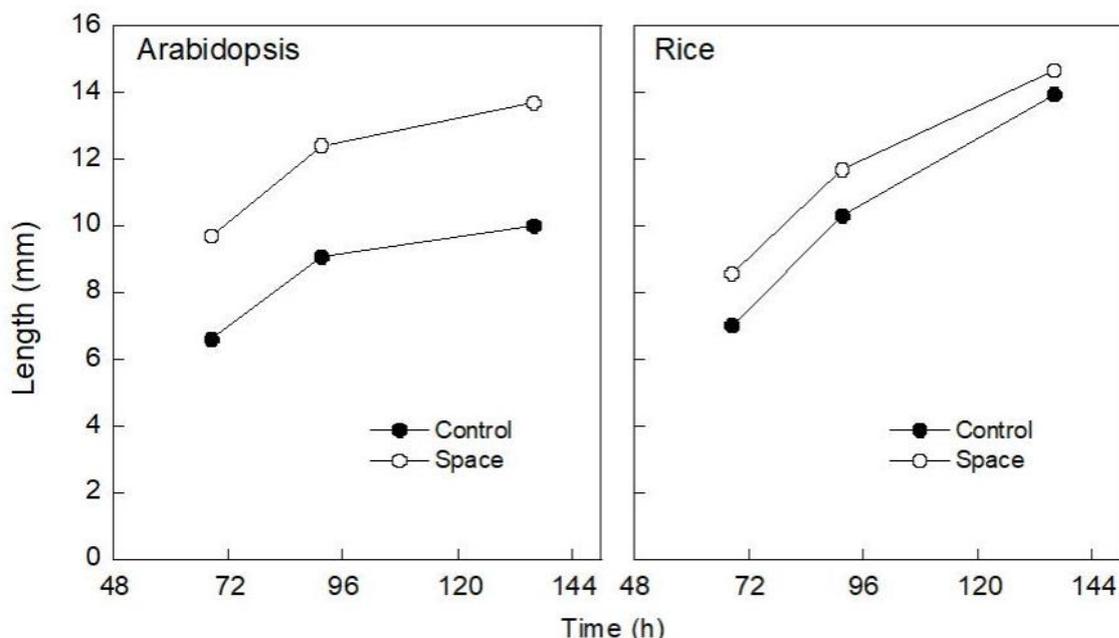


図 1. 微小重力環境におけるシロイヌナズナ胚軸とイネ幼葉鞘の成長

### 3. 成長促進のメカニズム

#### 3-1. 細胞壁

植物の成長を最も直接的に規定しているのは、力学的強度に優れた細胞壁である。また、細胞壁は、地上 1g の重力に抗して植物体を支える働きを担っているため、重力環境の違いによる成長変化には細胞壁が関わる可能性が高いと考えられる。実際、水中でイネ幼葉鞘の伸長成長が促進される時、細胞壁は非常に柔らかく伸びやすい性質を持っていた(保尊 1999, Hoson & Wakabayashi 2015)。逆に、過重力環境下で様々な植物の芽ばえの伸長成長が抑制される時には、細胞壁がかたくなり伸展性が低下した(保尊 1999, Hoson & Soga 2003, Soga 2013, Hoson & Wakabayashi 2015)。また、細胞壁伸展性の変化は、特に可塑的(不可逆的)な性質によるものであった。

地上実験の結果より、宇宙の真の微小重力環境では、細胞壁代謝が変化し、細胞壁が柔らかく伸びやすくなることが予想される。しかし、従来の宇宙実験で植物細胞壁の物性を測定した例はなく、細胞壁構成成分についても予備的な分析の報告がわずかにあるだけであった。そこで、私たちが行った 6 テーマの宇宙実験では、細胞壁の力学的及び化学的性質の解析に集中して取り組んだ。

宇宙の微小重力下で生育したシロイヌナズナ芽ばえの細胞壁物性を詳細に解析したところ、基本的に 1g 対照と同様の性質を示し、微小重力環境でも細胞壁構築が正常になされていることが示された(保尊 2003, Hoson *et al.* 2009)。そこで、両環境で生育した植物を比較すると、図 2 に示すように、微小重力環境で生育したシロイヌナズナ胚軸及びイネ幼葉鞘の細胞壁は、柔らかく伸びやすい性質を持つことが明らかになった(Hoson *et al.* 2002, Soga *et al.* 2002)。また、このような細胞壁物性の変化は、ほとんどが可塑的な性質によるものであった(保尊 2003)。微小重力環境で生育したイネ幼葉鞘の細胞壁が伸びやすくなるという結果は、

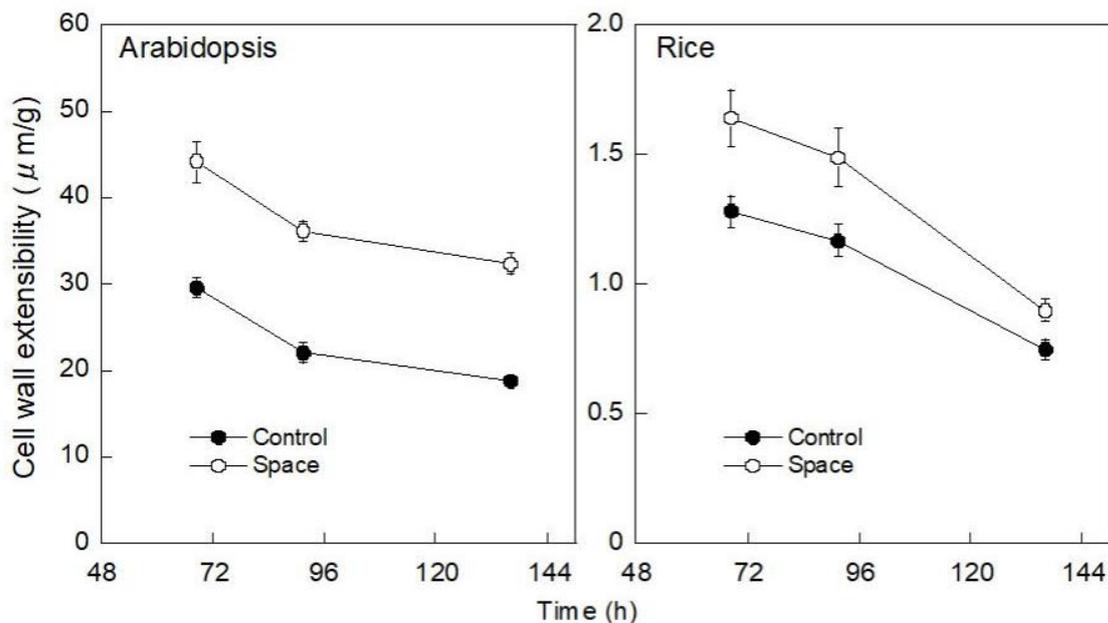


図 2. 微小重力環境で生育したシロイヌナズナ胚軸とイネ幼葉鞘の細胞壁伸展性

応力緩和法による解析でも確認された(Wakabayashi *et al.* 2015)。さらに、明所で長期間生育したシロイヌナズナ花茎でも、微小重力環境下では細胞壁伸展性が増加することが明らかになった(Hoson *et al.* 2014, 2018)。

植物細胞壁は、骨格に相当するセルロース繊維と、セルロース間を埋めているマトリックス、そして多糖間に架橋するフェノールや構造的タンパク質から構成される。宇宙の微小重力環境で生育した植物では、図3に示すように、細胞壁構成成分の代謝に広範な変化がおこっていた(Hoson & Wakabayashi 2015)。様々な試料に共通する変化として、微小重力環境では、単位長さ当たりの細胞壁多糖レベル、すなわち厚みの減少が起きていることがわかった。芽ばえなどの若い組織ではキシログルカンなどのマトリックス多糖、一方、成熟組織である花茎基部はセルロース量の減少が顕著であった。また、シロイヌナズナ胚軸では、キシログルカンの低分子化及びキシログルカン分解活性の上昇(Soga *et al.* 2002)、イネ幼葉鞘では、(1→3),(1→4)- $\beta$ -グルカンの低分子化(Hoson *et al.* 2002)並びにフェノールを介した架橋形成の抑制(Wakabayashi *et al.* 2015)が認められた。さらに、マイクロアレイ及びRNAseq解析により、微小重力環境では、細胞壁代謝変化の原因となる遺伝子発現レベルの変化が起きていることがわかった(Hoson *et al.* 2014, 2018, Wakabayashi *et al.* 2015)。これらの様々な変化が統合され、細胞壁が柔らかく伸びやすく保たれるものと考えられる。

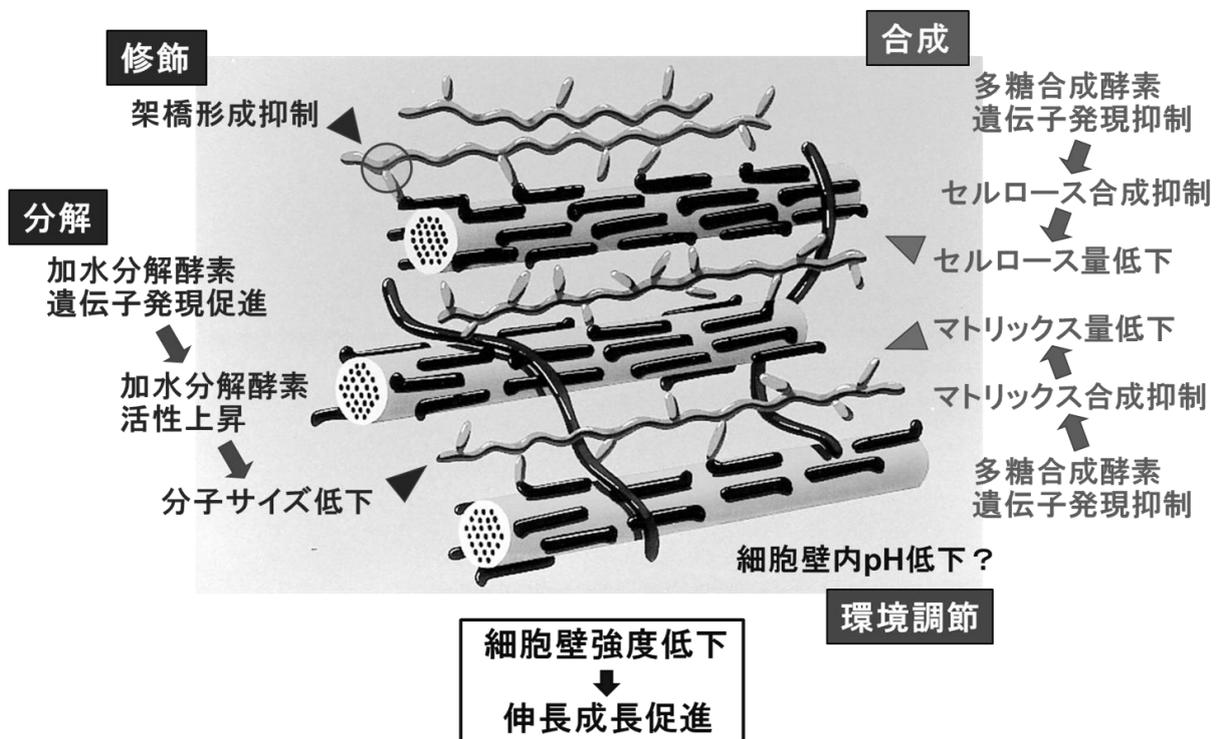


図3. 微小重力環境における細胞壁変化

### 3-2. 表層微小管

植物細胞の成長方向は、細胞壁中のセルロース繊維の配向によって決定されるが、その配向はさらに表層微小管によって制御されている。過重力環境下では、伸長成長が抑制されるとともに肥大成長が促進され、逆に、微小重力環境では、伸長成長の促進と肥大成長の抑制がもたらされることから (Soga *et al.* 2018a)、重力環境に応じた成長変化には表層微小管が関わるものと考えられる。表層微小管の性質に関わる過重力の影響を解析したところ、細胞短軸に平行な(横向きの)微小管の割合の減少、並びに細胞短軸と直角な(縦向きの)微小管の増加がもたらされることが示された (Soga *et al.* 2006)。また、微小管を横向きに維持するはたらきを持つ微小管結合タンパク質である MAP65-1 のタンパク質レベルが過重力により減少した (Murakami *et al.* 2016)。さらに、過重力下では、チューブリン遺伝子の発現が上昇し (Matsumoto *et al.* 2007)、チューブリン変異体のねじれ形質が強くなる (Matsumoto *et al.* 2010) ことも明らかになった。そこで、宇宙実験において、微小重力環境における微小管動態を解析した。

シロイヌナズナ胚軸の表皮細胞では、表層微小管の配向が細胞ごとにおおむね揃っていることから、細胞を横(T)、斜め(O)、縦(L)そして、ランダムな向きの表層微小管を持つものの4通りにわけ、その割合を算出した。その結果、図4のように、横向きの微小管の割合が増加し、縦向きの微小管の割合が減少することが明らかになった (Soga *et al.* 2018b)。また、細胞短軸に対する表層微小管の角度を測定したところ、微小重力環境では角度が低下した。さらに、MAP65-1 のタンパク質レベルが微小重力環境において増加した。また、チューブリン遺伝子の発現低下、並びにチューブリン変異体の矮性形質の回復が認められた (Hoson *et al.* 2014, 2018)。これらの変化は、過重力環境下で見られたものと正反対であった。これらの結果から、微小重力環境では、チューブリンのレベルが低下するとともに、MAP65-1 のレベルが増加し、横向きから縦向きへの表層微小管の配向変化が抑制されるため、茎器官の伸長成長が長期間維持されることが示唆された。

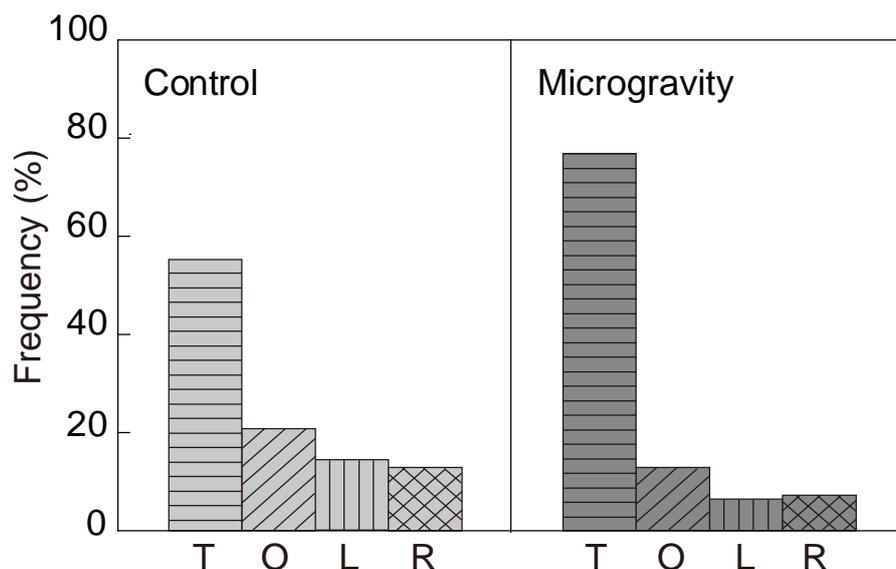


図4. 微小重力環境で生育したシロイヌナズナ胚軸の表層微小管配向

### 3-3. 植物ホルモン

以上で示した細胞壁の特性や表層微小管の配向の制御には、植物ホルモンが深く関わっている。しかし、従来の宇宙実験では、トウモロコシ芽ばえにおけるオーキシシン及びアブシシン酸の定量(Schulze *et al.* 1992)を除いて、植物ホルモンレベルの研究例は見られなかった。そこで、Ferulate 実験では、イネ芽ばえを試料として、理研の高分解能質量分析装置を用いた植物ホルモンレベルの網羅的解析を行った。その結果、宇宙の微小重力環境下でも、主要な植物ホルモンのレベルやプロファイルには大きな変化は起こらないことが初めて明らかになった(Wakabayashi *et al.* 2017)。この結果は、予想外のものであったが、逆に、微小重力環境下でも植物の成長を維持するメカニズムが正常に働くことを示している。また、同じ宇宙実験の遺伝子発現解析により、オーキシシン及びエチレン代謝の一部に変化が起きていることが示唆された(Wakabayashi *et al.* 2017)。なお、オーキシシンの極性移動に対する微小重力の影響に関しては、本シリーズの宮本らによる総説(宮本ら 2020)を参照されたい。

## 4. 形態形成

### 4-1. 成長方向の変化

前項で示した植物細胞の成長方向の変化は、微小重力環境でおこる形態形成の主な特徴の1つである。植物は、一般に、環境シグナルが強くなったり、ストレス状態に曝されると、伸長成長を抑制し、肥大成長を促進する。これは、不利な環境に耐えるためのしくみであると考えられる。重力に関しても同様であり、地上の1gの下では重力に対抗するための形態を構築していた植物が、宇宙の微小重力環境ではその圧力から解放され、よりスリムな形に変化するものと理解することができる。

### 4-2. 自発的形態形成

微小重力環境における植物のもう1つの特徴的な形づくりが、自発的形態形成である。3-Dクリノスタット上で芽ばえを生育させると、その形態が大きく変化した(Hoson *et al.* 1992, 1997, Hoson 2014)。一般に、シュートは種子の軸から傾いた向きに成長するとともに、成長部域で背腹性に基づく自発的な屈曲を示した。一方、根は、原基の先端方向に沿って成長を始めるが、やがてランダムな向きに成長するようになった。シュート器官の成長方向や自発的屈曲の向き、根がランダム方向への成長を始めるタイミングは、種や器官によって様々であった。また、自発的屈曲や成長方向のランダム性は若い時期に明瞭であり、齢の進行に伴って減少した。シュート器官の自発的屈曲は、従来の1軸クリノスタットを用いた研究でも報告されてきたが、3-Dクリノスタットを導入することによって、回転そのものの影響を除去し、より一般化、詳細化することができた。なお、自発的屈曲は、*automorphic curvature*, *spontaneous curvature*, *nastic curvature*, *autotropism* など様々な名称で呼ばれてきたが、成長方向の変化と合わせて、自発的形態形成(*automorphogenesis* または *automorphosis*)として再定義した。

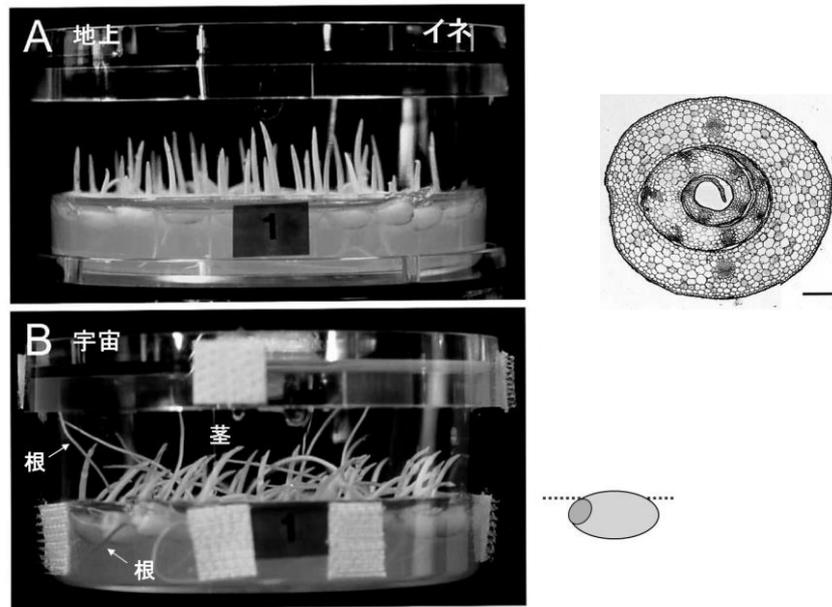


図5. 地上及び微小重力環境で生育したイネ芽ばえ

植物が真の微小重力環境でも自発的形態形成を行うかどうか、宇宙実験により検証した (Hoson et al. 1999, Hoson 2014)。図5は、RICE 実験において、地上及び宇宙軌道上で生育したイネ芽ばえである。イネ幼葉鞘は、地上では重力ベクトルに沿って上方にほぼまっすぐに成長したのに対して、宇宙では図の右寄りに自発的に屈曲した。この実験では穎果は胚が左側に位置するように培地上に横たえられており、屈曲は穎果に近づく向き、すなわち向軸方向に起こったことになる。一方、イネ根は、地上では培地中を下方に向かって成長したのに対して、宇宙では様々な方向へ成長し、全体の約 20%は培地から飛び出して空中に向かって伸びた。このような芽ばえの形態は、3-D クリノスタット上で観察されたものと一致しており、真の微小重力環境下でも自発的形態形成を行うことが確認された。自発的形態形成は、他の宇宙実験でも報告されている (Heathcote et al. 1995, Ueda et al. 1999, Wakabayashi et al. 2015)。

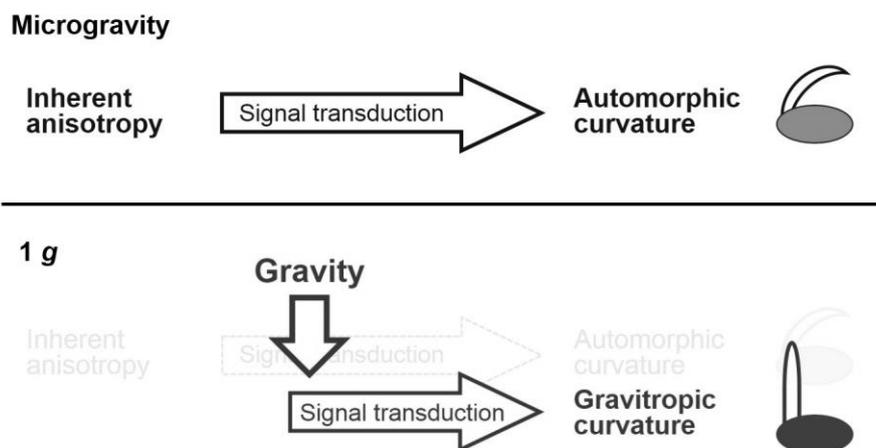


図6. 微小重力環境におけるイネ幼葉鞘の自発的屈曲のメカニズム

自発的形態形成の中で、幼葉鞘の自発的屈曲については、そのメカニズムが明らかになった。幼葉鞘は、葉が変形して筒状となった器官であり、構造的な背腹性が認められる。成長初期のイネ幼葉鞘では、背軸側の細胞は向軸側より小さく、本来、より高い成長能力を持っている(図5右)。実際、背軸側の細胞壁伸展性は向軸側より大きく、細胞壁多糖のレベルや分子サイズにもそれと見合う違いが認められた(Hoson *et al.* 2004)。また、背軸側の表皮細胞では、細胞短軸に平行な表層微小管の割合が高かった(Saiki *et al.* 2005)。以上の結果より、イネ幼葉鞘は本来、背軸側の成長速度が大きい特性を持っており、外部からの刺激がない微小重力環境下では、向軸側への自発的屈曲を示すが、地上では、重力ベクトルの存在により上方への成長を強いられているものと理解できる(図6)。なお、自発的形態形成とオーキシン極性移動の関係については、本シリーズの宮本らによる総説(宮本ら 2020)を参照されたい。

## 5. おわりに

宇宙実験の結果、微小重力環境で植物は、自発的屈曲を伴う柔らかく細長い体を形成し、その変化には、細胞壁代謝と微小管配向の変化が深く関わっていることがわかった。重力は、地球上で最も安定した環境要因であり、ふだん他の要因ほどはその影響が注目されないが、実際には強いシグナル、ストレッサーとして作用しており、植物は宇宙ではそのくびきから開放され、本来持っている特性を表すものと理解される。また、このような微小重力環境での植物の成長や形態には、植物が数億年前に陸に上がる以前の特徴と類似点があり、植物は数億年間、重力の影響が少ない環境を記憶していたということもできる。宇宙実験により、植物が持つ柔軟性や高い環境適応能力が改めて明らかになった。

宇宙の微小重力環境で生育した植物の成長と形態は、1g 下で生育したより若い植物が示す形質と概ね一致した。また、本稿では述べなかったが、微小重力環境では生殖成長や老化過程の抑制が認められた。これらの結果を総合すると、宇宙の微小重力環境では、植物体が若い齢に保たれ、栄養成長が長期間継続することが示唆される。現在構想されている月面や火星での人類の持続的宇宙活動には、食料供給と環境の維持・浄化を担う植物の効率的な栽培が不可欠であり、このような宇宙実験の成果を最大限取り入れることが重要である。

## 謝辞

本稿で紹介した6テーマの宇宙実験に携わった多くの共同研究者や研究室のメンバーに深く感謝する。また、宇宙実験の機会を提供し、その実施に当たってご尽力とご支援をいただいた JAXA (NASDA) をはじめとする関連機関の皆さん、特に、以下の宇宙飛行士の方々に、心からの謝意を表す：Chiaki Mukai, Garrett Reisman, Nicole Stott, Tracy Caldwell Dyson, Steve Swanson, Akihiko Hoshide, Karen Nyberg, Koichi Wakata, Terry Virts, Samantha Cristoforetti。

## 引用文献

Heathcote, D.G., Chapman, D.K., & Brown, A.H. 1995. Nastic curvatures of wheat coleoptiles that develop in true microgravity. *Plant Cell Environ.* 18: 818-822.

- Hoson, T., Kamisaka, S., Masuda, Y., & Yamashita, M. 1992. Changes in plant growth processes under microgravity conditions simulated by a three-dimensional clinostat. *Bot. Mag.* 105: 53-70.
- Hoson, T., Kamisaka, S., Masuda, Y., Yamashita, M., & Buchen, B. 1997. Evaluation of the three-dimensional clinostat as a simulator of weightlessness. *Planta* 203: S187-S197.
- Hoson, T. 1999. Interaction of gravity with other environmental factors in growth and development: an introduction. *Adv. Space Res.* 23: 1971-1974.
- Hoson, T., Soga, K., Mori, R., Saiki, M., Wakabayashi, K., Kamisaka, S., Kamigaichi, S., Aizawa, S., Yoshizaki, I., Mukai, C., Shimazu, T., Fukui, K. & Yamashita, M. 1999. Morphogenesis of rice and Arabidopsis seedlings in space. *J. Plant Res.* 112: 477-486.
- 保尊隆享 1999. 微小重力環境における植物の成長と形態形成. 植物の化学調節 34: 226-235.
- Hoson, T., Soga, K., Mori, R., Saiki, M., Nakamura, Y., Wakabayashi, K. & Kamisaka, S. 2002. Stimulation of elongation growth and cell wall loosening in rice coleoptiles under microgravity conditions in space. *Plant Cell Physiol.* 43: 1067-1071.
- Hoson, T. & Soga, K. 2003. New aspects of gravity responses in plant cells. *Int. Rev. Cytol.* 229: 209-244.
- Hoson, T., Soga, K., Wakabayashi, K., Kamisaka, S., & Tanimoto, E. 2003. Growth and cell wall changes in rice roots during spaceflight. *Plant Soil* 255: 19-26.
- 保尊隆享 2003. 宇宙環境における細胞壁変化. 日本バイオレオロジー学会誌 17: 87-91.
- Hoson, T., Soga, K., Mori, R., Saiki, M., Nakamura, Y., Wakabayashi, K., & Kamisaka, S. 2004. Cell wall changes involved in the automorphic curvature of rice coleoptiles under microgravity conditions in space. *J. Plant. Res.* 117: 449-455.
- Hoson, T., Matsumoto, S., Soga, K., Wakabayashi, K., Hashimoto, T., Sonobe, S., Muranaka, T., Kamisaka, S., Kamada, M., Omori, K., Ishioka, N. & Shimazu, T. 2009. Growth and cell wall properties in hypocotyls of Arabidopsis *tua6* mutant under microgravity conditions in space. *Biol. Sci. Space* 23: 71-76.
- Hoson, T. 2014. Plant growth and morphogenesis under different gravity conditions: Relevance to plant life in space. *Life* 4: 205-216.
- Hoson, T., Soga, K., Wakabayashi, K., Hashimoto, T., Karahara, I., Yano, S., Tanigaki, F., Shimazu, T., Kasahara, H., Masuda, D., & Kamisaka, S. 2014. Growth stimulation in inflorescences of an Arabidopsis tubulin mutant under microgravity conditions in space. *Plant Biol.* 16 (S1): 91-96.
- Hoson, T. & Wakabayashi, K. 2015. Role of the plant cell wall in gravity resistance. *Phytochemistry* 112: 84-90.
- Hoson, T., Murakami, M., Kato, S., Tanimura, Y., Mabuchi, A., Soga, K., Wakabayashi, K., Hashimoto, H., Higashibata, A., Yano, S., Matsumoto, S., Kasahara, H., Osada, I., Kamada, M., Yamazaki, C., Shimazu, T., Muranaka, T. & Hashimoto, T. 2018. Mechanisms of plant resistance to 1 g gravity - the analysis by the Resist Tubule space experiment. *42nd COSPAR Scientific Assembly* F1.1-0006.

- Matia, I., Gonzalez-Camacho, F., Herranz, R., Kiss, J.Z., Gasset, G., van Loon, J.J., Marco, R., & Medina, F.J. 2010. Plant cell proliferation and growth are altered by microgravity conditions in spaceflight. *J. Plant Physiol.* 167: 184-193.
- Matsumoto, S., Saito, Y., Kumasaki, S., Soga, K., Wakabayashi, K. & Hoson, T. 2007. Up-regulation of expression of tubulin genes and roles of microtubules in hypergravity-induced growth modification in Arabidopsis hypocotyls. *Adv. Space Res.* 39: 1176-1181.
- Matsumoto, S., Kumasaki, S., Soga, K., Wakabayashi, K., Hashimoto, T. & Hoson, T. 2010. Gravity-induced modifications to development in hypocotyls of Arabidopsis tubulin mutants. *Plant Physiol.* 152: 918-926.
- 宮本健助, 岡真理子, 鎌田源司, 上田純一 2020. 植物の自発的形態形成とオーキシン動態—ISS 宇宙実験を中心として—. *BSJ Review* 11A5: 47-59.
- Murakami, M., Soga, K., Kotake, T., Kato, T., Hashimoto, T., Wakabayashi, K. & Hoson T. 2016. Roles of MAP65-1 and BPP1 in gravity resistance of Arabidopsis hypocotyls. *Biol. Sci. Space* 30: 1-7.
- Saiki, M., Fujita, H., Soga, K., Wakabayashi, K., Kamisaka, S., Yamashita, M. & Hoson, T. 2005. Cellular basis for the automorphic curvature of rice coleoptiles on a three-dimensional clinostat: Possible involvement of reorientation of cortical microtubules. *J. Plant Res.* 118: 199-205.
- Schulze, A., Jensen, P.J., Desrosiers, M., Buta, J.G., & Bandurski, R.S. 1992. Studies on the growth and indole-3-acetic acid and abscisic acid content of *Zea mays* seedlings grown in microgravity. *Plant Physiol.* 100: 692-698.
- Soga, K., Wakabayashi, K., Kamisaka, S. & Hoson, T. 2002. Stimulation of elongation growth and xyloglucan breakdown in Arabidopsis hypocotyls under microgravity conditions in space. *Planta* 215: 1040-1046.
- Soga, K., Wakabayashi, K., Kamisaka, S. & Hoson, T. 2006. Hypergravity induces reorientation of cortical microtubules and modifies growth anisotropy in azuki bean epicotyls. *Planta* 224: 1485-1494.
- Soga, K. 2013. Resistance of plants to gravitational force. *J. Plant Res.* 126: 589-596.
- Soga, K., Wakabayashi, K. & Hoson, T. 2018a. Growth and cortical microtubule dynamics in shoot organs under microgravity and hypergravity conditions. *Plant Signal. Behav.* 13: e1422468.
- Soga, K., Yamazaki, C., Kamada, M., Tanigawa, N., Kasahara, H., Yano, S., Kojo, K.H., Kutsuna, N., Kato, T., Hashimoto, T., Kotake, T., Wakabayashi, K. & Hoson, T. 2018b. Modification of growth anisotropy and cortical microtubule dynamics in Arabidopsis hypocotyls grown under microgravity conditions in space. *Physiol. Plant.* 162: 135-144.
- Ueda, J., Miyamoto, K., Yuda, T., Hoshino, T., Fujii, S., Mukai, C., Kamigaichi, S., Aizawa, S., Yoshizaki, I., Shimazu, T., & Fukui, K. 1999. Growth and development, and auxin polar transport in higher plants under microgravity conditions in space: BRIC-AUX on STS-95 space experiment. *J. Plant Res.* 112: 487-492.

- Wakabayashi, K., Soga, K., Hoson, T., Kotake, T., Yamazaki, T., Higashibata, A., Ishioka, N., Shimazu, T., Fukui, K., Osada, I., Kasahara, H. & Kamada, M. 2015. Suppression of hydroxycinnamate network formation in cell walls of rice shoots grown under microgravity conditions in space. *PLoS ONE* 10: e0137992.
- Wakabayashi, K., Soga, K., Hoson, T., Kotake, T., Kojima, M., Sakakibara, H., Yamazaki, T., Higashibata, A., Ishioka, N., Shimazu, T. & Kamada, M. 2017. Persistence of plant hormone levels in rice shoots grown under microgravity conditions in space: its relationship to maintenance of shoot growth. *Physiol. Plant.* 161: 285-293.