

●総説

植物の重力宇宙生物学から宇宙園芸学研究に向けて

高橋秀幸

千葉大学大学院園芸学研究院附属宇宙園芸研究センター

Plant Gravitational and Space Biology: Toward establishing Space Horticulture

Hideyuki, TAKAHASHI

Research Center for Space Agriculture and Horticulture, Graduate School of Horticulture, Chiba University

Abstract

There have been many studies on the effects of space environment on plant growth and development. Since the era of space stations such as Salyut, Skylab, Mir, and International Space Station (ISS), in particular, long duration experiments have advanced our understanding of plant growth under spaceflight conditions. Also, the high-precision experimental instruments installed in Space Shuttle or ISS, together with modern advanced analytical methods for biology, made the results of spaceflight experiments more accurate, reliable, and interesting. It has been particularly focused on gravitational plant biology, which could be studied by means of space utilization, because plants evolutionally obtained various strategies to survive in terrestrial environment, being adapted to Earth gravity. Now, human beings challenge the exploration of deeper space including Moon and Mars by manned missions. It is pointed out that local production for local consumption of foods is necessary for our long duration stay or habitation in space. Aiming at research and development of the plant-based food production system with sustainable material circulation to support human life in space, Chiba University established the Research Center for Space Agriculture and Horticulture, affiliated to the Graduate School of Horticulture. This review summarizes major accomplishments in spaceflight experiments with plants and addresses some issues in future space horticulture.

Key words : Human habitation in space, Microgravity, Plant growth under spaceflight conditions, Plant response to gravity, Space horticulture

キーワード : 宇宙居住, 微小重力, 宇宙環境における植物生育, 植物の重力応答, 宇宙園芸

はじめに一植物と宇宙環境利用—

植物を宇宙で生育させて本格的な科学実験が行われるのは1970年代に入ってからで、1980年代初頭まで、その多くは米国と旧ソビエト連邦によるものであった (Halstead and Dutcher 1987; 高橋・菅1987)。しかし、スペースシャトルや国際宇宙ステーション (International Space Station; ISS) の開発によって、欧州や日本をはじめ、多くの国が宇宙実験を実施できるようになった。近年は、中国が独自の宇宙開発を行い、植物を含む生命科学の宇宙実験を展開していることは周知の通りである。そうした背景の下、これまで実験機器や環境制御法の改良が繰り返され、宇宙実験の精度も高まった。重力宇宙生物学は、方法論的には地上研究と宇宙実験を含み、とくに後者においては微小重力 ($10^{-6}g-10^{-4}g$) など宇宙にユニークな環境を利用して新たな生物学的知見を見出し、それらを人類の宇宙探査・生命圏拡大とともに、地球上の環境・食料・エネルギーなどに関連する諸課題の解決に貢献するこ

とを目的としている。植物の重力宇宙生物学としては、地球重力を感知して成長を制御するさまざまな重力応答現象が研究者を魅了してきた。また、宇宙環境は植物の細胞機能や代謝など、広範囲にわたって影響することが報告されている。さらに、これまではイネやキュウリやエンドウなどの芽生え、シロイヌナズナ、コケや藻類などの小型植物を用いた栄養成長期の宇宙実験がほとんどであるが、ミール宇宙ステーションやISSに搭載された米口の植物栽培装置では、コムギなどの穀類を含めて、宇宙環境で生殖成長や種子形成までの生活環を完結させる実験も繰り返されてきた。

今日、人類は地球低軌道上から月・火星へと有人宇宙活動を拡大し、より遠い宇宙に長期滞在・居住することに挑戦しようとしている。とりわけ、アルテミス計画では月軌道に建設する宇宙ステーション (Lunar Orbital Platform-Gateway; LOP-G) をプラットフォームにして、月面探査と月居住とともに、火星有人探査を実現する計画である (JAXA国際宇宙探査ロードマップ2020)。その過程でクローズアップされてきたのが、宇宙における食料の生産・供給で、それなくして人類

代表著者：高橋秀幸

千葉大学大学院園芸学研究院附属宇宙園芸研究センター hideyukitakahashi@chiba-u.jp

doi : 10.20776/S18808824-78-P1

近の知見を示す (図 1)。根は、先端から基部側に根冠、静止中心・分裂組織、伸長域、そして成熟域を有する (図 1a)。根冠にはコルメラ細胞と呼ばれる重力感受細胞が存在し、コルメラ細胞はデンプン粒を含んで沈降する比較的大型のアミロプラストを有する (宮崎・藤井 1987; Sack 1991; 西村ほか 2019; Takahashi et al. 2021)。根が横に傾けられると、このアミロプラストが細胞の新たな下側に沈降し、それが位置情報として伸長域に伝達されて、屈性が誘導される。これは平衡石説と言われ、長い間支持されてきた。地上部の茎頂の重力感受細胞は内皮細胞で、やはり沈降性のアミロプラストを有する (Fukaki et al. 1998; 西村ほか 2019; Takahashi et al. 2021)。重力屈性における平衡石説を前提に、機械刺激受容チャネル (メカノセンサー) が機能するという考え方がある (Sack 1991; Perbal and Driss-Ecole 2003; Telewski 2006; Takahashi et al. 2021)。アミロプラストが沈降して、その機械的刺激が小胞体や細胞膜のメカノセンサーを活性化するとされ、それによって短時間のうちに観察される電氣的 (膜電位) 変化や細胞内 Ca^{2+} 濃度変化が重力の感受・シグナル伝達に関与すると考えられてきた (Sievers et al. 1984)。重力刺激による Ca^{2+} チャネルの活性化については、航空機落下実験によって、重力刺激の大きさに応じた細胞内 Ca^{2+} 濃度の上昇が計測され、その Ca^{2+} 濃度の変化は重力刺激後 10 秒ほどでみられることがわかった (Toyota et al. 2013)。最近、機械刺激受容 Ca^{2+} チャネルとして知られる MCA1 が重力応答性の細胞内 Ca^{2+} 濃度の変化や宇宙の微小重力下における根の成長に関与することが報告されている (Nakano et al. 2022)。しかし、重力屈性の発現と Ca^{2+} チャネル・細胞内 Ca^{2+} 濃度の関係は、未だ明らかでない。

一方、伸長域における偏差成長 (屈曲) は、オーキシンが不均等に分布する結果として誘導されるとする、コロドニー・ウェント説で説明されてきた (Went and Thimann 1937; 宮崎・藤井 1987; Muday 2001; 西村ほか 2019; Takahashi et al. 2021)。すなわち、横になった植物の茎頂ならびに根では、伸長域の反重力方向側 (上側) に比べて重力方向側 (下側) でオーキシンの濃度が高くなる。このとき、細胞伸長のためのオーキシンの至適濃度が茎頂では高く根では低いために、根の場合、伸長域の上側に比較してオーキシンが高濃度になった下側で細胞伸長が相対的に低下し、根は下側に屈曲して伸長する (図 1b)。これら平衡石説とコロドニー・ウェント説で重力屈性を説明することに大きな矛盾はないが、そのためのオーキシン動態を制御する仕組みが明らかになったのは、比較的最近のことである。

オーキシンは植物体内で極性を持って輸送されることを特徴とし、その実体がオーキシン排出輸送体にあることがわかった (Petrášek and Friml 2009)。根における主なオーキシンは地上部の若い組織で生合成され、維管束系 (根では中心柱) を通

て根端まで輸送され、重力を感受するコルメラ細胞から U ターンするように側部根冠・表皮を通して伸長域に到達する (図 1)。このオーキシン輸送は細胞にオーキシンを取り込む AUX タンパク質と細胞からオーキシンを排出する PIN タンパク質および ABC トランスポーターを必要とする。PIN はシロイヌナズナに 8 種類存在し、組織によってその局在を異にする。根の中心柱では、PIN1 が極性を持って根端側の細胞膜に局在するために、オーキシンは根端側に輸送される。そのオーキシンが根冠に輸送されて、続いて表皮細胞を通して伸長域に輸送されるときには、表皮細胞の茎頂側 (根の基部側) の細胞膜に局在する PIN2 が機能する (Müller et al. 1998; Petrášek and Friml 2009)。興味深いのは、重力を感受するコルメラ細胞には PIN3 と PIN7 が存在し、根を横にして重力刺激を与えると、アミロプラストの沈降とともに、短時間のうちにそれらタンパク質が新たに下側になった細胞膜に局在を変化させることである (Friml et al. 2002; Petrášek and Friml 2009; Kleine-Vehn et al. 2010)。したがって、これらの PIN の局在から、横に傾いた根では、重力感受によってコルメラ細胞から根冠組織の下側にオーキシンが輸送され、それが下側の表皮細胞を通して伸長域に輸送されるために、オーキシン濃度が伸長域の上側で低下し、下側で高くなると考えられている。そのため、PIN2 や PIN3 の突然変異体の根は、重力屈性の欠損または低下を示す。最近、この重力感受細胞での PIN タンパク質の局在変化に LAZY1/LAZY1-like タンパク質が重要な役割を果たすことが明らかになった。イネの重力屈性異常を示す *lazy1* 突然変異体では、重力に応答したオーキシンの不均等分布が起これないことが報告されていたが (Godbolé et al. 1999)、その変異原因遺伝子が同定され (Yoshihara and Iino 2007)、LAZY1 ファミリーの機能がシロイヌナズナで解析された (Yoshihara et al. 2013; Yoshihara and Spalding 2017; Taniguchi et al. 2017; Nishimura et al. 2023)。LAZY1/LAZY1-like タンパク質は、平衡石 (アミロプラスト) に存在し、重力刺激によってアミロプラストとともに沈降し、その後に重力感受細胞の下側の細胞膜上に移行することが証明された (Taniguchi et al. 2017; Nishimura et al. 2023)。LAZY1/LAZY1-like タンパク質と PIN3 の局在変化が密接に関連することはわかっているが、その制御には様々な分子が関与するらしい (Furutani et al. 2020)。これらの研究は LAZY1/LAZY1-like 自体が重力屈性を誘導するための位置情報となりえることを示唆しており、その分子ネットワークによる制御機構の解明が待たれる。沈降したアミロプラストと細胞膜の間には一定の距離のあることも知られている (Juniper 1976; Volkmann and Tewinkel 1996a; 1996b)。それ故、重力感受におけるアミロプラストの沈降と細胞骨格などの細胞内構造の関係が示唆されている。とくに、宇宙の微小重力下でのアミロプラストの動態では、小胞体膜やアクチンフィラメントとの位置関係や相互作用が注目されている (Perbal and Driss-Ecole

2003). アミロプラストとともに沈降して細胞膜に移行する LAZY1/LAZY1-like の働きも、アミロプラストの沈降程度や細胞骨格の影響から解析される必要性が感じられる。

植物はどれくらいの重力を感知するか

宇宙の微小重力下では、その実験・生育環境によって程度は違うが、根が培地から飛び出し、茎頂の伸長する方向も定まらない。しかし、宇宙でも人工重力の下では、植物は地球上と同様な姿勢で生育する。これは重力感受細胞でアミロプラストが微小重力下ではうまく沈降しないことに起因する。地上のクリノスタット（回転装置によって受容する重力方向を攪乱し、重力屈性を消去する＝これを模擬微小重力環境として利用する）実験によって、アベナ（*Avena*）の根は 10^{-3} – $10^{-4}g$ 、茎頂は $10^{-3}g$ くらいを感知して重力屈性を誘導すると予測された（Shen-Miller et al. 1968）。サリュート宇宙ステーション（Salyut-7）とコスモス生物人工衛星（Kosmos-1667）で行われた人工重力実験で、重力屈性を示すためにレタスが感知する最小重力が、胚軸で $2.9 \times 10^{-3}g$ 、根で $1.5 \times 10^{-4}g$ であると報告された（Merkys et al. 1986）。しかし、ユーグレナの重力走性では、感知できる最小重力は 0.08 – $0.12g$ であることが示唆されている（Richter et al. 2001）。シャジクモの仮根の平衡石は、 $0.05g$ では移動しないが $0.14g$ で移動する（Limbach et al. 2005）。スペースシャトルの宇宙実験で用いられたドイツのNIZEMIと呼ばれる遠心顕微鏡は 0.01 – $1.0g$ の範囲で人工重力を負荷できる（Friedrich et al. 1996）。現在ISSに搭載されている植物栽培装置 European Modular Cultivation System (EMCS) は、 0.001 – $2.0g$ の人工重力、日本のISSきぼうで使われている細胞培養実験装置 (CBEF) は 0.1 – $2.0g$ の人工重力を発生できる（European Modular Cultivation System (EMCS). <http://wsn.spaceflight.esa.int/docs/Factsheets/13%20EMCS%20HR%20web.pdf>; Cell Biology Experiment Facility (CBEF). <https://humans-in-space.jaxa.jp/en/biz-lab/experiment/facility/pm/cbef/>). 重力屈性を示すために必要な最小の重力刺激量（重力の大きさ×刺激時間； $dose = stimulus \times time$ ）は、クリノスタット実験や宇宙実験によって解析されている。例えば、地上では $1g$ 条件で植物体を横置きにして一定時間の重力刺激後にクリノスタットで回転させ、宇宙では植物体の縦軸に対して人工重力を真横から一定時間処理した後に微小重力環境に戻し、一般的に、 10° – 15° の屈曲を発現するための刺激量を算出する。このような方法で、スペースシャトルを利用したミッションでは、根の重力屈性のための重力感受性が微小重力環境と遠心装置を組み合わせた実験によって解析されている。

オランダガラシ（クレソン）の根は、微小重力下で生育した芽生えの場合、 10° – 15° の重力屈性を誘導するのに必要な重力刺激量は 20 – $30gs$ であったが、宇宙の人工重力（ $1g$ ）下で生育した芽生えのそれは 50 – $60gs$ であった（Volkman and

Tewinkel 1996a; 1996b）。すなわち、それぞれ $1g$ で 20 – 30 秒間、 50 – 60 秒間の刺激を要したことになる。この結果は、レンズマメの根を用いた宇宙実験で算出された最小の重力刺激量 $27gs$ とほぼ一致するが、 $1g$ 芽生えの地上実験でクリノスタットを用いて予測された $12gs$ とは異なる（Shen-Miller et al. 1968; Merkys et al. 1986; Perbal and Driss-Ecole 1994; Volkman and Tewinkel 1996a; 1996b）。レンズマメでも、地上のクリノスタット実験では、この刺激量が約 $60gs$ （ $1g$ で 1 分の刺激量）であったことが報告されている。これらの結果は、微小重力下の芽生えは $1g$ 下の芽生えに比べて重力感受性が大きくなること、クリノスタット実験が宇宙微小重力実験を完全に模擬することはできないことを意味する。また、オランダガラシの根の宇宙実験では、 $0.1g$ を 600 秒間処理することによって 14° 程度の屈曲が得られ、この場合の刺激量は $60gs$ となった（Volkman and Tewinkel 1996a; 1996b）。したがって、植物種が異なるものの、重力が $1g$ から $0.1g$ になることによって、重力感受性は少なくとも初期応答では半分程度に低下したことになる。しかし、これらの実験条件で根のコルメラ細胞内のアミロプラストの移動距離を計測すると、それは必ずしも重力刺激量と比例するものではなかった（Volkman and Tewinkel 1996a; 1996b）。

人工重力発生装置は、とくに低速回転では精度の問題をとまなうため、感知できる最小重力を正確に計測するのは難しいかもしれない。ただ、月面では約 $0.17g$ 、火星表面では約 $0.38g$ の重力環境なので、上述の実験結果からすると、植物の重力応答は生じるが、応答速度が低下すると考えられる。これら部分重力を模擬した環境を宇宙空間でつくり、シロイヌナズナの成長に及ぼす影響も解析されている（Kiss 2014; Medina et al. 2022）。今後、月や火星での植物栽培を前提に、各種の植物を用いて部分重力の影響を検証しておくべきである。

2. 重力から解放されてみえてくる成長現象

重力形態形成を制御するPINタンパク質の重力応答性

ウリ科植物の種子が発芽して重力屈性で主根が下側に、胚軸が上側に伸長するときに、一過的に傾いた根と胚軸の境界域の下側にベグといわれる突起が形成される（高橋 2020；図2）。このベグは、皮層細胞が植物体の縦軸方向からほぼ 90° 方向を変えて伸長する結果、突出してできる。ベグは硬実種子の下側の種皮を抑えて、それをテコにして胚軸が伸長することによって、子葉と幼芽の部分が発芽孔から抜け出すのを助ける。その結果、種皮はベグに抑えられた形で土壌中に残り、胚軸は子葉と幼芽を押し上げて地上に展開する。このベグはキュウリ種子の上下を逆さにして発芽させても境界域の下側に1個発達させることから、重力応答の関与が考えられ、それを検証するためのスペースシャトルでの実験が

行われた。その結果、微小重力下でキュウリ種子を発芽させると、ペグは境界域の両側に1個ずつ形成され、地上で下側に1個のペグが形成されるのは、重力に応答して、境界域の上側におけるペグ形成が抑制されるように制御されてい

ることがわかった (Takahashi et al. 2000; 図2)。これは、重力によるペグ形成のネガティブコントロールと呼ばれ、境界域の上側でオーキシンレベルがペグ形成を誘導する閾値以下に低下することに起因することがわかった (Kamada et al.

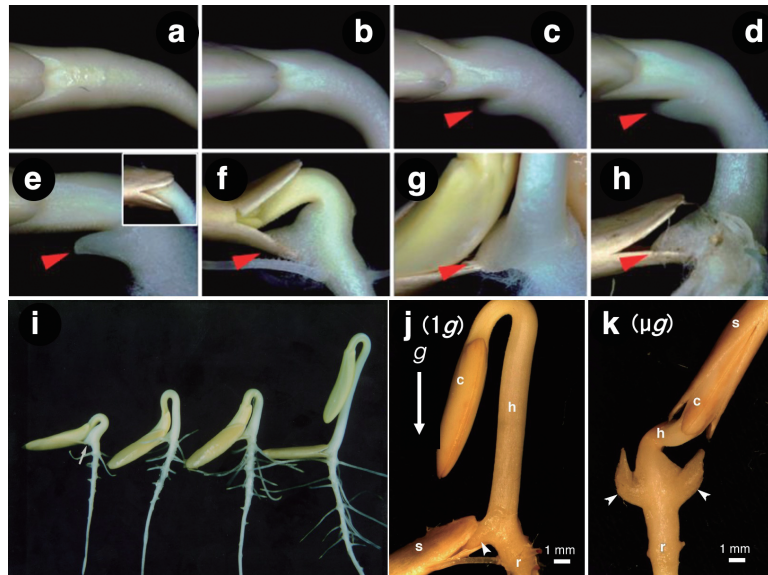


図2 地上と宇宙の微小重力下におけるキュウリ芽生えのペグ形成。矢尻はペグを示す。a-eは、種皮を剥いだ状態で、f-iでは、芽生えがペグで種皮の下側を押さえながら胚軸を伸ばし、種皮から抜け出す様子。j：宇宙実験の地上対照区。k：宇宙実験の微小重力区。(Takahashi et al. 2000; Watanabe et al. 2012)

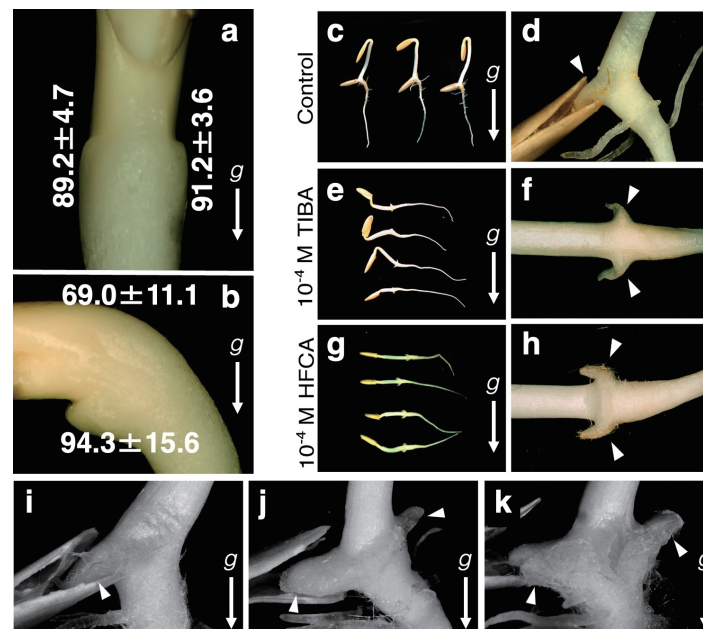


図3 キュウリ芽生えのペグ形成におけるオーキシンの役割。aとbの数値は、種子の発芽孔を下にして、縦置きにして発芽させたとき (a) と横置きにして発芽させたとき (b) の根と胚軸の境界域の左右および上下における遊離型オーキシン量 (ng gFW⁻¹)。c-h：無処理区 (c, d) とオーキシン輸送阻害剤処理区 (e-h)。無処理区 (i) とオーキシン処理区 (j：10⁻⁶ M IAA, k：10⁻⁴ M IAA)。矢じりはペグを示す。(Kamada et al. 2000; 2003)

2000; 図3)。さらに、この境界域の上側におけるオーキシンレベルの低下は、オーキシン輸送(排出)活性を必要とし、オーキシン排出阻害剤で処理すると、オーキシンの再分布は起こらず、ペグは地上でも微小重力下の場合のように、境界域の両側(上下)に発達してくる(Kamada et al. 2003; 図3)。このオーキシン動態の制御にはCsPIN1がかかわる可能性が見出された(Kamada et al. 2003; Watanabe et al. 2012)。すなわち、キュウリ芽生えのペグ形成を制御するための重力感受細胞は根と胚軸の境界域の内皮細胞で、CsPIN1はこの内皮細胞に発現する。地上実験では、CsPIN1タンパク質が重力刺激に応答するように内皮細胞の下側の細胞膜に局在することが見出され、そのCsPIN1タンパク質の重力応答性を検証する宇宙実験がISSのきぼう実験棟で実施された。結果は図4に示すとおり、微小重力下で発芽させたキュウリ芽生えの境界域の内皮細胞の細胞膜にはCsPIN1が散在して見られるが、その局在極性ははっきりしない。一方、同じように微小重力下で発芽させて、その後芽生えの伸長軸に対して直交するように人工重力(1g)を2時間与えた芽生えの内皮細胞では、CsPIN1が細胞膜の下側に明確に極性を持って局在することがわかった(Yamazaki et al. 2016; 図4)。この結果は、CsPIN1は内皮細胞で重力応答性を示して局在を変化させることを証明している。したがって、ペグ形成のネガティブコ

ントロールでは、根と胚軸の境界域の内皮細胞でアミロプラストが沈降し、その内皮でCsPIN1を細胞膜の下側に局在させて、その結果、オーキシンを下側に輸送することが推測される。それによって、境界域の上側でオーキシンレベルが低下して、ペグ形成が抑制されると考えられる(図4)。

自発的屈性・自発的形態形成

クリノスタット実験や宇宙実験によって重力屈性をなくしても、レンズマメやクレソンの根やアベナの幼葉鞘の伸長方向が一定の角度で傾くことが知られている(Chapmann et al. 1994; Stankovic 1998; Driss-Ecole et al. 2008; Volkmann et al. 1986)。これを自発的屈性(autotropism)または自発的形態形成(automorphogenesis)と呼ぶ。これらの伸長角度は数度から20°ほどであるが、地上のクリノスタット実験に比較して宇宙の微小重力下で大きくなる。同様な自発的形態形成が、宇宙の微小重力下やクリノスタット上で生育させたイネ、エンドウ、トウモロコシの芽生えでも観察されている(Hoson et al. 1993; Ueda et al. 1999; Ueda 2014; Hoson 2014)。イネ幼葉鞘では本来、向軸側に比べて背軸側の成長速度が速く、微小重力下では向軸側に傾くように自発的屈性が誘導されるが、地上では重力屈性によって反重力方向(上側)に伸長すると考えられている(保尊ほか 2020)。エンドウの上胚軸は、微小

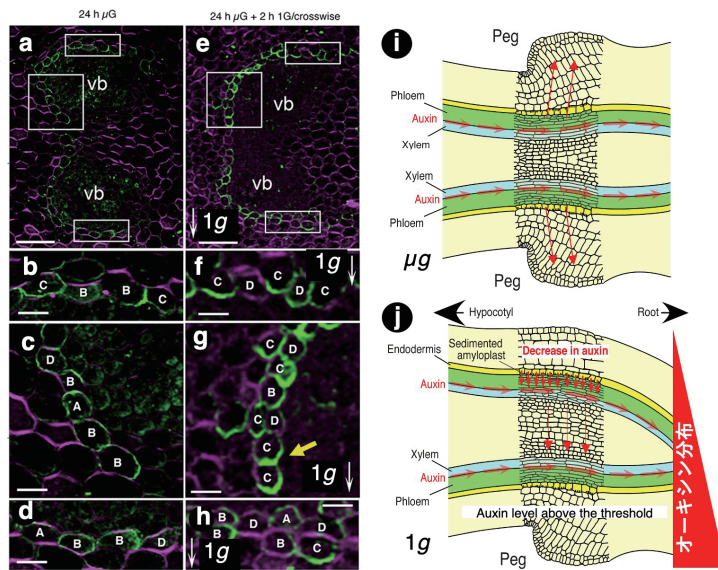


図4 宇宙の微小重力下および人工重力下におけるオーキシン排出輸送体CsPIN1の発現とペグ形成機構に関するモデル。
a-h: 宇宙で発芽させたキュウリ芽生えの根と胚軸の境界域の横断切片。aとeの白枠部分をそれぞれb-dとf-hに示した。CsPIN1を緑色で示した。a-d: 微小重力下で発芽させた24時間齢の芽生え。e-h: 微小重力下の24時間齢の芽生えに、矢印の方向(g)に人工重力を2時間処理した芽生え。
i, j: CsPIN1の発現組織と重力応答性の解析結果から考えられる微小重力下(i)と1g下(j)におけるオーキシン動態とペグ形成に関するモデル。赤矢印はオーキシンの輸送方向を示す。vb: 維管束。(Watanabe et al. 2012; Yamazaki et al. 2016) (イラスト提供: 東北大学藤井伸治博士)

重力下で子葉から離れるように約45°傾いて伸長し、人工重力（1g）下では反重力方向に伸長した（Miyamoto et al. 2019）。この自発的形態形成と類似した現象は、地上でオーキシン輸送阻害剤の2,3,5-トリヨード安息香酸（TIBA）や9-ヒドロキシフルオレン-9-カルボン酸（HFCA）やナフチルフトラミン酸（NPA）を処理した芽生えでもみられた（Ueda et al. 2014; Miyamoto et al. 2019）。しかし、オーキシン作用阻害剤のパラクロロフェノキシ酪酸（PCIB）の処理は、自発的形態形成のような現象を誘導しなかった。また、重力屈性突然変異体のエンドウの黄化芽生えでも自発的形態形成がみられる。これらの結果から、地上では、オーキシンの輸送・再分布によって制御される重力屈性が自発的形態形成をマスクすると考えられる。エンドウの上胚軸では、オーキシン輸送体のPsPIN1が内皮に発現するが、その細胞膜への局在は微小重力下と1g下では異なることが報告されている（Kamada et al. 2018; 2019）。すなわち、1g下ではPsPIN1を基部側（根側）の細胞膜に発現する細胞が多く、微小重力下ではそれが減少するという。これは、エンドウ上胚軸におけるオーキシンの極性移動（茎頂先端から基部側への輸送）が微小重力下で低下することを支持する結果である。一方、トウモロコシの幼葉鞘では、逆に、オーキシンの極性輸送が微小重力下で促進され、これがオーキシン輸送体ZmPIN1aの柔組織細胞における維管束側細胞膜への局在変化に起因する可能性が報告されている（Oka et al. 2020）。オーキシンの極性輸送に及ぼす微小重力の影響がエンドウとトウモロコシで異なる理由についてはわからないが、C₃植物とC₄植物の構造的相違を考えると興味深い結果である。

根の水分屈性と光屈性

根は、重力だけでなく、光・水分・接触・化学物質など、さまざまな環境刺激に応答して伸長方向を制御し、光屈性・水分屈性・接触屈性・化学屈性を示す。また、これらの屈性現象はお互いに干渉し合い、地球上では重力屈性の影響を排除することは難しい。そのために、水分屈性と光屈性は微小重力環境を利用した宇宙実験によっても解析されている。

根が水分勾配に応答して高水分側に屈曲・伸長することは水分屈性として19世紀にすでに記載されているが、その科学的な証明は十分でなかった。しかし、1985年に、重力屈性を欠損したエンドウ突然変異体の根が明確な水分屈性を発現することが報告された（Jaffe et al. 1985）。これは、根が水分屈性の能力を有するが、地球上では重力屈性が水分屈性に干渉することを示唆するものであった。これを裏付けるように、地上ではキュウリ主根が重力方向に、側根が横方向に伸びるのに対し（図5a）、前述のキュウリ芽生えの宇宙実験では、微小重力下で密閉容器内の気中で主根が一定方向に伸びないことに加え、側根の多くが種子の支持体および水の供給体

でもあるスポンジ側に伸びる現象が観察された（Takahashi et al. 1999; Kamada et al. 2000；図5b）。これが水分屈性であることを検証するために、キュウリ主根を水分勾配下で伸長させるための実験容器が開発され（図6）、地上クリノスタット実験と宇宙実験が実施された。クリノスタット実験では、静置対照区の根が水分勾配の存在下でも重力方向に伸長して水分屈性の発現を確認することはできなかったが、クリノスタット回転させた芽生えの根は、高水分側（水を含んだスポンジ側）に揃って伸長し、正の水分屈性を明確に示した（Mizuno et al. 2002；高橋 2020）。その後、ISSでの2回の宇宙実験によって、キュウリの根が微小重力下では水分屈性を発現し、人工重力下では重力屈性が水分屈性に打ち勝つことが証明された（Morohashi et al. 2017；高橋 2020；図5c-f）。この結果から、地上クリノスタット実験が重力屈性をキャンセルして水分屈性を発現させる模擬宇宙実験系として有効であることもわかった。

また、重力感受性は植物の種類によって異なり、シロイヌナズナの根は地上重力（静置条件）下でも水分屈性が重力屈性に打ち勝って発現することから、水分屈性のメカニズム研究が飛躍的に進展した（Dietrich et al. 2017；高橋・小林 2019）。特筆すべき知見としては、根の水分屈性は重力屈性と違い、重力感受細胞を含む根冠組織を必要とせず、水分勾配は伸長域で感知される可能性が高いこと、キュウリとシロイヌナズナでは水分屈性制御因子に違いがみられることである（高橋・小林 2019；図5g, h）。キュウリの根ではオーキシン輸送・分布が水分屈性に重要な役割を果たすが、シロイヌナズナの根ではオーキシン依存的な水分屈性がみられない（Fujii et al. 2018; 高橋・小林 2019）。また、シロイヌナズナでは水分屈性に必須な分子としてMIZ1およびMIZ2が見出され、さらにアブシジン酸（ABA）の役割がわかってきた（Dietrich et al. 2017；高橋・小林 2019）。このように、宇宙実験も含めた重力屈性と水分屈性の比較研究によって、水分屈性のユニークな制御機構が明らかにされている（高橋・小林 2019；高橋 2020）。根の水分屈性能は、重力環境の違う宇宙での植物生産で効率的に養水分を供給するためにも利用できると考えられる。

植物の光屈性の発現も重力屈性と密接な関係にある。光屈性は青色光応答として知られ、青色光受容体のフォトトロピンによって制御される（Kutschera and Briggs 2012）。一般的に、茎頂は正（光側へ）の光屈性、根は負（光と反対側へ）の光屈性を示すと考えられている。しかし、根ではフィトクロームを介した赤色光誘導性の正の光屈性も見出されている（Kiss et al. 2003）。微小重力下で、このシロイヌナズナの胚軸および根の赤色光による光屈性が誘導または促進されることが明らかになった（Millar et al. 2010; Kiss et al. 2012）。微小重力下で光屈性は、人工重力を負荷することによって低下した。これらの実験はEMCSを用いて行われ、月・火星表面

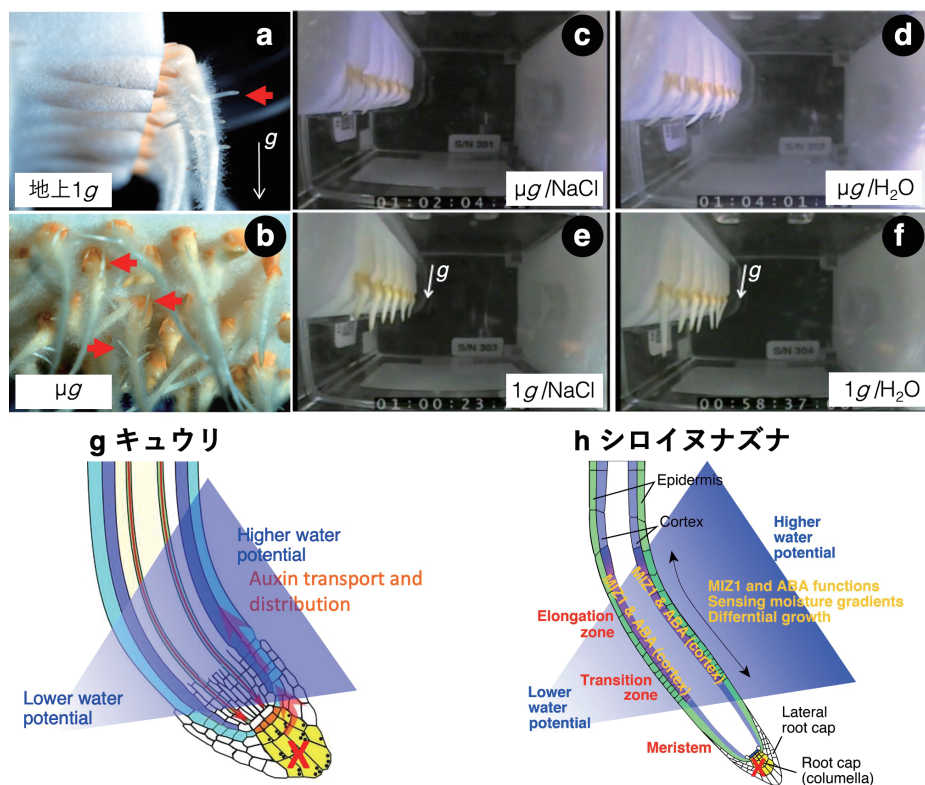


図5 微小重力下で発現するキュウリの根の水分屈性。地上対照区 (a) とスペースシャトルでの実験 (b) および国際宇宙ステーション (ISS) での実験 (c-f)。地上 (a) と微小重力下 (b) で伸長した主根と側根 (赤矢印)。微小重力下では側根が水供給体 (種子の支持体) に向かって伸びた。水供給体の反対側に NaCl 溶液を含んだろ紙をおいて容器内の水分勾配を大きくした場合 (c, e) と蒸留水を含んだろ紙をおいて水分勾配を小さくした場合 (d, f) の根の伸長。実際に微小重力が水分勾配形成に及ぼす影響は、今後要測定である。c, d: 微小重力区, e, f: 人工重力区。白矢印 (g) は重力方向を示す。下のイラストはキュウリ (g) とシロイヌナズナ (h) の根の水分屈性発現機構のモデル。(Kamada et al. 2000; Morohashi et al. 2017; Dietrich et al. 2017; Fujii et al. 2018)

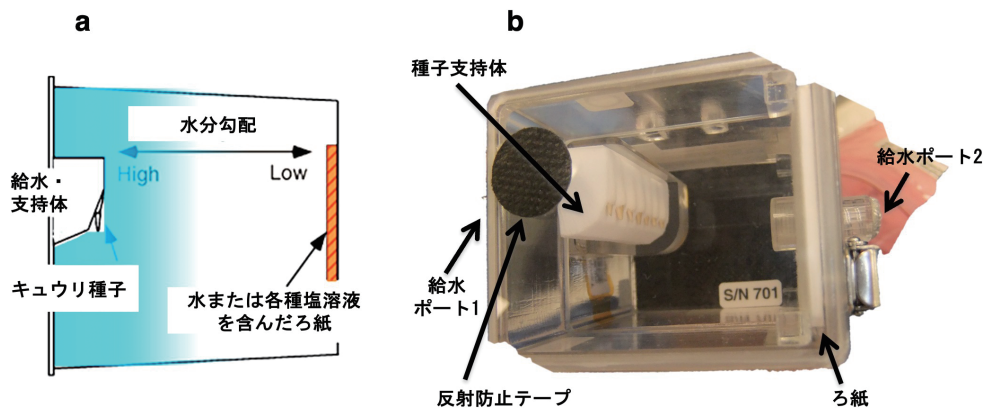


図6 キュウリ根のクリノスタット・宇宙用水分屈性実験容器。a: 閉鎖容器内でキュウリの主根に水分勾配を処理するシステムの模式図。b: 水分屈性実験容器のフライトモデル。給水ポート1から蒸留水を種子支持体に注入して発芽させ、給水ポート2から水または各種塩溶液をろ紙に注入して支持体とろ紙の間に異なる程度の水分勾配を形成する。(Mizuno et al. 2002; Morohashi et al. 2017)

の重力環境を模擬して、微小重力と地上 1g 条件に加えて、0.1g, 0.3g, 0.5g, 0.8g の条件下で解析され、微小重力下でみられる光屈性が、重力が大きくなるにつれて小さくなること

が示されている (Kiss et al. 2012)。胚軸と根における赤色光による正の光屈性は 0.1g および 0.3g で抑制され、微小重力下で促進される根における青色光誘導の負の光屈性は 0.3g で有

意に抑制された (Kiss et al. 2012). これは水分屈性の場合に類似して、地上では胚軸・根の赤色光誘導性の光屈性や根の青色光による光屈性が重力屈性によってマスクされることを示している. 尚, 微小重力下で白色光に近いLED光でシロイヌナズナを育成すると、根は負の光屈性を強く示すことがわかっている (Paul et al. 2012a).

植物のよじ登り「回旋転頭運動」

植物の茎頂や蔓や根は、先端を転がすように、回旋をともしながら伸長する. これはチャールズ・ダーウィンによって circumnutation と命名され、回旋転頭運動と和訳された (Darwin and Darwin 1880; 増田 1988). ダーウィンは、この運動は内在性のリズムによって制御されていると考えたが、近年になって、クリノスタット実験などによって重力応答の関与が指摘され、内在性リズムと重力応答性が制御するとする仮説が提唱されていた (Johnsson 1979; Chapman et al.

1980). これを検証するために、地上で育成されたヒマワリの植物体がスペースシャトルに搭載されて回旋転頭運動が解析された (Brown and Chapman 1984). その結果、微小重力下で回旋転頭運動がわずかに小さくなったものの、消失することはなかった. しかし、宇宙で発芽・生育させたシロイヌナズナで解析すると、人工重力下で観察された回旋転頭運動が微小重力下で顕著に低下することがわかった (Johnsson et al. 2009). また、重力屈性を欠損したイネやアサガオの回旋転頭運動が、野生型に比較して著しく低下していることが見出され、重力屈性の欠損と回旋転頭運動の低下は遺伝的に連鎖することが示された (Hatakedo et al. 2003; Kitazawa et al. 2005; Yoshihara and Iino 2006; Kobayashi et al. 2019; 図7). この結果に基づいて実施された宇宙実験では、イネ幼葉鞘の回旋転頭運動が1g人工重力下に比較して微小重力下で小さいことが検証された (Kobayashi et al. 2019). このように、回旋転頭運動は内在性の運動を重力応答が大きく加速することに

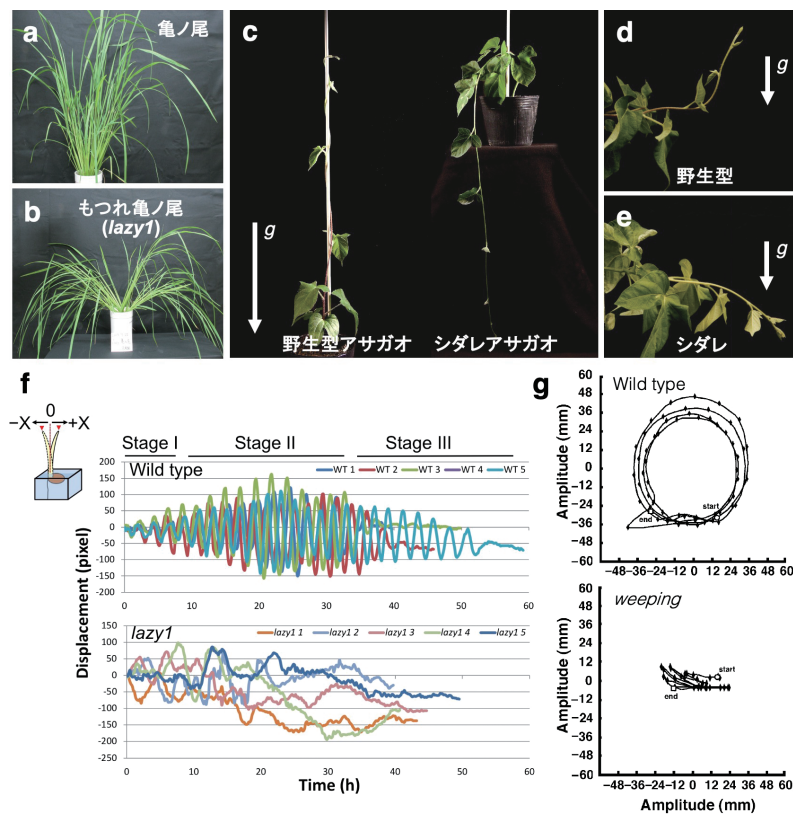


図7 イネとアサガオの重力屈性突然変異体における回旋転頭運動. イネの野生型亀ノ尾 (a) に比べて、重力屈性を欠損したもつれ亀ノ尾 (b; *lazy1*) では分けつ茎が散開する. 野生型アサガオは重力屈性で反重力方向に伸長するが (c, d), シダレアサガオ (*weeping1*) は自重で垂れ下がる (c, e). イネ (f) の回旋転頭運動は正面から見た幼葉鞘先端のX軸方向の動き, アサガオ (g) の回旋転頭運動は真上から見た植物体先端の動きを示す. イネ (f) およびアサガオ (g) の回旋転頭運動は、それぞれの野生型に比較して、もつれ亀ノ尾とシダレアサガオで顕著に低下している. gは重力方向を示す. (Abe et al. 1996; Hatakedo et al. 2003; Kitazawa et al. 2005; Kobayashi et al. 2019)

よって発現するとする仮説が支持されている。回旋転頭運動の内在性リズムの実体は明らかにされていない。

植物の抗重力反応

植物の伸長成長が宇宙の微小重力環境で促進されるか阻害されるかは、実験により異なる。しかし、重力以外の環境要因を厳密に制御して実施されたイネやシロイヌナズナの実験では、微小重力下で伸長が促進されることが報告されている (Hoson et al. 2002; Soga et al. 2002; 保尊ほか 2020)。過重力の負荷は逆効果をもたらす。重力が大きくなるほど、植物体の伸長成長は抑制され、肥大成長が促進されることを意味し、これは地球重力下で進化を遂げた植物が、陸地環境で重力に抵抗しながら成長するための体作りとして重要だったと考えられ、抗重力反応と呼ばれている (保尊ほか 2020)。この植物の力学的強度に対する重力影響は、細胞壁の変化に見られる。すなわち、微小重力下では、イネ幼葉鞘やシロイヌナズナの胚軸・花茎で、細胞壁伸展性が増大して細胞壁が柔らかくなっていることが明らかになった (保尊 1999; Hoson and Wakabayashi 2015)。これは、細胞壁構成成分の化学的变化によって裏付けられ、さらには、マイクロアレイ・RNA-seq解析による遺伝子発現の研究結果によっても支持されることとなった (Hoson et al. 2002; Soga et al. 2002; Wakabayashi et al. 2015)。この抗重力反応には、表層微小管の配向変化をとまなうことも宇宙実験によって明らかにされており、微小重力下では、チューブリンレベルが低下するとともに微小管結合タンパク質のMAP65-1が増加し、伸長成長に有利な表層微小管の配向が維持されと考えられている (Murakami et al. 2016; Soga et al. 2018)。

3. 植物の宇宙環境への応答と適応—オミックス解析から—

これまで、宇宙環境が植物の成長や生体変化に及ぼす影響が報告されてきた。それは発芽・成長・運動から細胞レベルまで、また代謝変化や染色体異常までと広範囲に及んでいる。近年は、宇宙環境で生育した植物のトランスクリプトームやプロテオームによる解析が行われるようになり、宇宙・微小重力環境に特異的なストレス応答や適応現象が議論されている。

杉本らの研究グループは、ISSのロシアのモジュールにある植物栽培装置Ladaでオオムギとミズナを栽培し、それらの遺伝子発現を網羅的に解析し、地上で栽培した植物体と比較している (杉本 2020)。オオムギは、26日間の栽培で根長が50–60cmまでになり、地上対照区とほぼ同様であった。RNAlaterに保存したサンプルを地上に回収してマイクロアレイ・PCR解析を行ったところ、宇宙環境で2倍以上に発現が変動する約500遺伝子をみいだした (Shagimardanova 2010)。その中で有意に発現上昇する遺伝子は酸化ストレスに関連するグルタチ

オン-S-トランスフェラーゼ、スーパーオキシドディスムターゼ、カタラーゼ、アスコルビン酸ペルオキシダーゼなどであった。また、環境ストレスによって誘導される熱ショックタンパク質 (HSP) 遺伝子の宇宙環境での発現は、高温などによる発現パターンと異なるものであった。Ladaで28日間栽培したミズナを用いたRNA-seq・RT-PCR解析では、地上に比べて宇宙で発現が増加する遺伝子としては、酸化還元過程 (oxidation and reduction process) およびタンパク質リン酸化 (protein phosphorylation) にかかわるものが最も多く、また、酸化ストレス関連遺伝子 (ROS消去関連酵素遺伝子) の発現上昇も確認された (Sugimoto et al. 2014)。さらに宇宙環境ではMAPキナーゼ経路に関連する遺伝子発現が上昇することから、宇宙環境に起因する酸化ストレスが、MAPキナーゼ経路の活性化によってROSシグナルを伝達し、ROS消去関連酵素遺伝子の発現を誘導し、ストレスを軽減する可能性が考えられている (Sugimoto et al. 2014; 杉本 2020)。宇宙放射線・紫外線も同様な酸化障害を誘発するであろうが、その修復能力が宇宙環境でどのように進行するのか、宇宙実験によって明らかにすることが重要である (高橋ほか 2017; 日出間 2020)。

Paul et al. (2012b) は、スペースシャトル (STS-131) の7日間のミッションで、シロイヌナズナの芽生えと培養細胞を用いて、宇宙環境が遺伝子発現に及ぼす影響を調べた。その結果、芽生えに比べて、未分化の培養細胞がより敏感に宇宙環境に応答して遺伝子発現を変化させることがわかった。これは、重力屈性の場合のような特別な重力感受細胞をもたない細胞が宇宙環境を感知することを意味する。この中で宇宙と地上で違いのみられたのは、やはり熱ショックタンパク質ならびにストレス応答関連の遺伝子であった。同研究グループは、2009–2010年にISSで生育させた12日齢のシロイヌナズナをRNAlaterに保存・回収して、iTRAQ法でプロテオーム解析を行い、地上対照区のものと比較している (Ferl et al. 2015)。その結果、1,570のタンパク質を検出し、そのうち葉で256、根で358のタンパク質に宇宙と地上で統計的に有意な違いがみられ、両器官で重複するタンパク質は少なかったことから、器官特異的な宇宙環境応答が示唆された。とくに、オーキシン代謝および細胞壁の再構築に関連するタンパク質量が宇宙環境によって変化するのは興味深い。このプロテオーム解析の結果を、類似の宇宙実験で行ったトランスクリプトーム解析の結果と比較すると、関連性の認められるものは少なく、限定的であったという。一方、Mazars et al. (2014) は、ISSに搭載されたEMCSで生育させたシロイヌナズナを用いて、ミクロソームタンパク質を解析した結果、微小重力下で69のタンパク質が増加し、80のタンパク質が減少したことを報告している (Mazars et al. 2014)。それらにはシグナル伝達、輸送、オーキシン代謝、ストレス応答、細胞壁代謝を制御するものが含まれ、Ferl et al. (2015) の結果は、それを部分的に支持している。

最近、ISSの「きぼう」で生育したヒメツリガネゴケがRNA-seq解析され、転写因子やタンパク質リン酸化にかかわる遺伝子発現に変動がみられている（藤田 2021）。将来的に、これらの遺伝子発現を調節することによって、微小重力下で誘導される成長抑制などの負の影響を軽減できる可能性がある（藤田 2021）。また、ヒメツリガネゴケの茎葉体の光合成・成長は過重力（10g）下で葉緑体の大型化をともなって促進されることが見出されており、陸上植物のバイオニア植物としての地上重力環境への適応の視点からも興味深い（Kume et al. 2021）。

一方、Kwon et al. (2015) は、スペースシャトルのミッションでBiological Research in Canisters (BRIC) と呼ばれる実験容器内でシロイヌナズナを発芽させ、その芽生えのマイクロアレイ解析を行い、酸化ストレスおよび細胞壁の再構築に関連する遺伝子の発現が微小重力下で抑制され、なかでもクラスIIIペルオキシダーゼ遺伝子が宇宙環境で根毛が短くなる現象と関連する可能性を報告している。細胞壁関連の遺伝子発現は、若林らによって、2010年にISSきぼうに搭載された細胞培養実験装置（CBEF）で生育させたイネ芽生えでも解析されている（Wakabayashi et al. 2015）。その結果、微小重力環境は細胞壁多糖やフェノール酸モノマーの量には影響しないが、細胞壁結合型ペルオキシダーゼ活性を抑制し、このときクラスIIIペルオキシダーゼ遺伝子の発現が減少した。これが微小重力下でジフェルラ酸およびリグニン形成を抑制し、細胞壁の伸展性を増大させると考えられている。

このように、トランスクリプトームやプロテオームによる解析の結果は、必ずしも一致していないが、実験条件がそれぞれ異なり、また、同じ宇宙環境といっても成長が促進される条件であったり抑制される条件であったりすることに、留意すべきである。最近、NASAのGeneLabに保管されている、15件のシロイヌナズナの宇宙実験トランスクリプトームデータのメタ解析が行われている（Barker et al. 2023）。解析方法（マイクロアレイかRNA-seqか）、環境条件、ハードウェアなどの相違を考慮して微小重力影響を評価することの重要性が指摘されている。いずれにしても、これらの結果は、植物が宇宙環境におかれたとき、それに細胞レベルで応答し、適応しようとするしくみが働くことを示している。そのような宇宙・微小重力環境への生理的適応に関与する可能性のある遺伝子として、*Altered response to gravity 1 (Arg1)* の関与が報告されている（Zupanska et al. 2017）。すなわち、シロイヌナズナの野生型と*arg1*ノックアウト体を宇宙環境で生育させてトランスクリプトーム解析を行ったところ、宇宙環境での野生型の遺伝子発現の変化はほとんどが*Arg1*依存であったという。さらに、Kissらの研究グループはISSのEMCSで、シロイヌナズナを白色光（16時間日長）下で4日間生育させ、その後2日間1方向から赤色光を連続照射する実験を微小重力、0.3g、1gの条件で行った（Medina et al. 2022）。それらのサン

プルを用いてトランスクリプトーム解析を行った結果、白色光下で微小重力によって生じた遺伝子発現の変化が赤色光照射によって元に戻る傾向がみとめられている。また、微小重力下では核とオルガネラのコミュニケーション異常に関連して、プラスチドとミトコンドリアゲノムの遺伝子発現が上昇した。火星表面の重力に近い0.3gでは、ストレスにかかわるホルモン経路とともに馴化に関連する転写因子が活性化された。これらの結果から、植物は宇宙環境誘導性のストレス経路にかかわる遺伝子発現を調節することによって、部分重力に順応できる可能性が示唆されている。

4. 宇宙における植物の生殖成長・Seed-to-Seed実験—食料生産に向けて—

宇宙環境における種子保存も問題になり、宇宙開発の初期段階から検討されている。しかし、宇宙環境が種子に及ぼす影響は、植物の種類、保存期間、そして宇宙放射線からの遮蔽条件などによって異なるであろう。トマトの種子がNASAのLong Duration Exposure Facility (LDEF) にて6年間宇宙環境にさらされた後に地上に回収され、農務省等による検査の後に世界各国に配られた（Hammond 1996）。走査型電子顕微鏡による解析の結果、地上保管の種子に比べて、種子の表皮には小さい孔が多くみられ、それが宇宙放射線による影響と考えられた。しかし、発芽率や成長は、恐らくそれらの孔が養水分の吸収を容易にしたためか、宇宙保管の種子の方で良かった。一方、杉本らによって、オオムギとイネの種子が金属容器に入れられて、ISSの船外暴露部に13-31ヶ月間放置された（Sugimoto et al. 2011; 2016）。その結果、回収したオオムギ種子の発芽率は18ヶ月までは80%以上であったが、31ヶ月間放置した種子は発芽しなかった。イネ種子の発芽率は13ヶ月間で約50%に低下し、20ヶ月間では7%、31ヶ月間では0%であった。ISS内で閉鎖容器に6-8ヶ月間保管されたシロイヌナズナの種子も、発芽したのは58%以下であった（Kiss et al. 2009）。地上でも同様に宇宙実験容器に保管した場合、5ヶ月間の保管でも発芽種子は64%であったのに対して、実験室に常温で保管した対照区種子の発芽は93%であった。筆者らの複数回の宇宙実験では、長い場合、キュウリ種子をISS内で半年間ほど保管することもあったが、種子はその後の軌道上実験ですべて発芽している。宇宙環境が植物の細胞分裂・細胞周期・オルガネラ機能・染色体異常などに及ぼす影響や、また上述のように遺伝子発現への影響の解析結果から、宇宙環境が各種の生体的変化を誘導すると考えられるが、植物体の栄養成長はほとんどの場合、宇宙環境で進行する。やはり、植物は微小重力やある程度の宇宙放射線に適応する能力を有しているのかもしれない。

植物が開花・結実するまでは、複雑な過程で、比較的長い

生育期間を必要とする。それ故に、宇宙で植物の全生活環をととして生殖成長を観察できたのは、宇宙ステーションに搭載された植物栽培装置においてである。これまでに宇宙で使用された植物栽培装置の開発史や機能については、Zabel et al. (2016) およびJohnson et al. (2021) が詳細に解説している。Zabel et al. (2016) によれば、宇宙ステーションはサリュート、ミール、国際宇宙ステーション (ISS) と続くが、サリュートには1号 (1971) から7号 (1987) まで、Oasis, Vazon, Svetoblock, Magnetogravisat, Biogravisat, およびPhytonなどの植物栽培装置が搭載されて、それらがいくつものバージョンに改良されながら、タマネギ、ハクサイ、エンドウ、カランコエ、ラン、トマトなどを含む植物実験が行われた。サリュート6号ではPhyton-3でシロイヌナズナが栽培され、1980年には開花まで生育させるに至った。1982年にはサリュート7号でシロイヌナズナが69日間栽培され、種子の発達した莢 (長角果) を付けるに至った。これが宇宙でSeed-to-Seedに成功した最初の実験であったと考えられる。しかし、それらの種子の半数ほどが未熟で、発芽したのは42%だけであった。ミール宇宙ステーションに搭載されたSvet温室では照明・換気・環境センサー・給水システムなどが近代化・自動化されている。ここでも植物栽培実験が繰り返されたが、装置の不具合に見舞われることも多かった (Salisbury et al. 2003)。1996-1997年に、ロシア・米国が共同で矮性コムギ (Super Dwarf wheat) を栽培した実験では、植物体はよく育ち出穂までに至ったが、種子を形成することはなかった (Salisbury et al. 2003)。この実験では、花粉形成か授粉に問題があった可能性やエチレン集積の影響が指摘された。その後、スペースシャトル用に開発された植物栽培装置を用いて、シロイヌナズナの実験が行われている。短期間のミッションなので、地上で植物体を花茎伸長前まで育成して打ち上げ、軌道上で開花・種子形成に及ぼす宇宙環境の影響が調べられた (Kuang et al. 1996)。その結果、宇宙で開花した花の数やサイズ、雌ずいの発達に地上対照区との違いはみられなかったが、約65%の花粉は発芽活性をもたず、結果として形成された莢は空か萎縮した胚を含んでいるだけであった。これらの宇宙サンプルでは可溶性炭水化物やデンプンが減少していたが、CO₂を過剰に施肥することによって葉の炭水化物含量は増加し、生殖成長も進むことがわかった。このことから、微小重力下での生殖成長の不良は空気対流のない閉鎖空間でCO₂の取り込みが制限されたことが原因と考え、スペースシャトル内の空気中で植物栽培装置を強制的に換気した結果、葉の炭水化物含量は地上対照区と同様になり、種子も形成された (Musgrave et al. 1997)。同研究グループが*Brassica rapa* L.をミール宇宙ステーションのSvetで長期間栽培してSeed-to-Seedを成功させた実験では、形成された種子サイズが小さかったものの、生活環の完結自体に重力を必要とするものでないことが明らかになった (Musgrave et al.

2000)。米国がISSに最初に搭載した植物栽培装置は、Advanced Astroculture (ADVASC) である。ADVASCは照明・温度・湿度・養液供給・換気の制御機能を有する (Zabel et al. 2016)。ADVASCでは、シロイヌナズナのSeed-to-Seed実験が行われ、収穫した種子を用いて二世代目のSeed-to-Seed実験で継世代にも成功している (Link et al. 2003, 2014)。ADVASCでは2002年にダイズが宇宙ではじめて95日間栽培され、Seed-to-Seed実験に成功し、収穫された種子が収量・品質的に地上で栽培されたものと変わらないことが確認された (Zhou 2005)。ISSには米国・ロシアの植物栽培装置だけでなく、日本やESAの開発した栽培装置が搭載されており、さまざまな植物実験が行われている。日本の植物実験ユニット (PEU) は温度や湿度を制御できる細胞培養実験装置 (CBEF) に取り付けて使用するが、LED照明・換気・給水機能・地上からリモート操作可能なCCDカメラを備えている。しかし、PEUの栽培空間は高さ48mm、幅56mm、深さ45mmと、ESAのEuropean Modular Cultivation System (EMCS) や米国・ロシアの栽培装置に比べて小さいものである。CBEFとEMCSはいずれも人工重力を発生させるローターを有している。日本のPEU+CBEF実験では、シロイヌナズナを62日間生育させ、Seed-to-Seed宇宙実験を成功させている (神阪 2011; Karahara et al. 2020)。ただし、この実験では、地上1g区に比べて、宇宙 μ g区・宇宙1g区で莢 (長角果) の長さが短く、形成された種子の発芽率が低下する傾向にあった。その理由については、明確になっていない。

宇宙飛行士の長期宇宙滞在のために栄養補給・心理面で役に立つサラダマシン (Salad Machine) という概念の下、NASAはスペースシャトルおよびISSに搭載してきた植物栽培装置を幾度も進化させて、藻類やシロイヌナズナや矮性コムギ (cv. Apogee) に加えて、様々な野菜や観賞用植物を宇宙で栽培してきた (Kliss and MacElroy 1990; Johnson et al. 2021)。食用園芸作物としては、レタス、ミズナ、ワサビ、チリペッパー、ダイズ、レンズマメ、トマト、ラディッシュ、ハクサイなどである。ISSには2014年にVeggie、2017年にAdvanced Plant Habitat (APH) と呼ばれる植物栽培装置が搭載されて、現在、栽培実験が続いている (Johnson et al. 2021)。APHでは、宇宙用品種として開発されたコムギ品種 'Apogee' も栽培されている (Monje et al. 2018)。最近では、実際に宇宙飛行士がレタスやラディッシュを収穫して食べて、心理的効果の評価も行っている (Zabel et al. 2016; Johnson et al. 2021)。ISSはロシアのモジュールに2002年に搭載されたLada植物栽培装置も備え、エンドウやミズナの栽培実験が行われている (Bingham et al. 2002; Yurkevich et al. 2018)。NASAは、次世代の宇宙用作物栽培装置Ohalo IIIを開発・試験中で、2024年のISSでの実証試験開始を目指している (Johnson et al. 2021)。Ohalo IIIは閉鎖系システムとして蒸散水の再生循環機能を持ち、各種の操作・制御が自動化されるだけでなく、必要に応

じて拡張可能になっている。将来の火星ミッションでの活用も見据えた仕様のようである。

このように、植物栽培装置開発の過去は環境制御法の改良でもあった。そして今、さらに多様な植物を対象にした環境制御、生産性向上、自動化が望まれている。前述の宇宙環境が生殖成長に及ぼす影響も、植物種による生殖様式の違いを考慮して理解する必要がある。とくに、微小・低重力環境における花粉形成や授粉様式の違いが種子形成に及ぼす影響は興味深い。微小重力・低重力環境では、空気対流の欠如・低下によってガス交換や水状態が影響を受ける。航空機落下実験で、0.01gになる20秒の間、植物のガス交換・光合成が抑制され、植物体温が数度高くなることが示された (Kitaya et al. 2003; 2006)。この低重力下での温度上昇はイネなどの葯を含む花器官にも及ぶ (北宅 2020)。したがって、栄養成長期間の光合成抑制および生殖成長期間の高温障害を回避するための環境制御法も、植物種・生育段階ごとに開発しておく必要がある。

5. 宇宙における制御生態系生命維持システムを想定した地上研究

制御生態系生命維持システム (Controlled Ecological Life Support System; CELSS) や月面農場・植物工場の詳細については、Goto et al. (1997), Wheeler (2017), 北宅 (2020), De Micco et al. (2023) を参照していただきたい。閉鎖生態系を人工的に構築する試みは、地球の物質循環系を理解するために、そして人類の極限環境における生存を可能にするために重要である。Wheeler (2017) は、CELSS研究の歴史について、世界各国の取り組みや研究者の紹介を含めて、詳細に解説している。これまでに建設された大型の実証用施設としては、アリゾナのバイオスフィア II や六ヶ所村の閉鎖型生態系実験施設 (Closed Ecology Experiment Facilities; CEEF) がミニ地球プロジェクトとして知られ、短期間ながらヒトが完全閉鎖系の中で生活した (Silverstone and Nelson 1996; Alling et al. 2005; Tako et al. 2008; 2010)。そこで最も重要なのは、閉鎖環境で生活するヒトの栄養・健康と閉鎖系における物質収支・循環であった。そのために植物が食料および水・酸素を供給するために栽培された。これらは、多くの課題を浮き彫りにしたが、今日の宇宙を目指した閉鎖生態系研究や植物工場研究の発展に貢献した先進的なプロジェクトであった。ESAは今日、MELiSSAプロジェクトで宇宙にミニ生態系を構築するための研究を行っている (Lasseur 1996; MELiSSA https://www.esa.int/Enabling_Support/Space_Engineering_Technology/Melissa)。すなわち、閉鎖系の中で植物を栽培し、微生物を利用して非可食部や排泄物を分解・回収し、再利用する。これは生命維持の根幹として、宇宙居住システムの他のさまざまな要素とともに開発され、

人類の長期宇宙滞在を実現するために貢献するであろう。ドイツが国際共同研究として実施しているEDEN ISSプロジェクトは、宇宙における食料生産を念頭に、植物栽培技術を地上で検証することを目的にしている (EDEN ISS; <https://eden-iss.net>)。こうした宇宙に閉鎖生態系・植物工場を構築するための要素技術の研究は、日本を含めて、多くの研究機関で実施されている。

最新のテクノロジーによって、閉鎖系全体の小型化や自動制御化が進むと同時に、物質循環型としてまた快適な居住環境を提供すべく挑戦は、宇宙における生物再生型生命維持システム (Bioregenerative Life Support System) の構築のみならず、地球社会のSDGsに求められる課題解決にも貢献すると期待されている。

6. 宇宙に暮らすための食料生産

国際宇宙ステーション (ISS) の運用が2030年までに延長され、また、アルテミス計画で月・火星に向けた有人宇宙探査が活発になっており、民間企業の参画も含めて、世界各国はこれまでにないほどの宇宙ミッションで盛り上がりを見せている。その過程で組み立てられる月軌道プラットフォームゲートウェイ (Lunar Orbital Platform-Gateway; LOP-G) 構想が具体化されるなかで、米国・ESA・日本は関連する科学コミュニティの総意としてLOP-Gで実施されるべき研究課題を整理した (Jawin et al. 2019; JAXA Gateway科学探査タスクフォース最終報告書 2019; Lunar Science for landed mission WS; Research Opportunities on the Deep Space Gateway)。その報告書に記載されたリストでは、米国、欧州、日本で重複する課題が多い。日本の報告書は、JAXAの月近傍ミッションGateway科学探査タスクフォースによって2019年にとりまとめられた。生命科学としては月近傍・月面の重力・放射線環境が生命現象に及ぼす影響、宇宙農業関連としては植物栽培の実証試験、植物の成長制御法の開発、食料生産、生命維持のための物質循環系、栽培される植物の栄養成分の分析、月レゴリスの有機化と利用、植物・微生物相互作用、ストレス緩和のための宇宙食の開発など、多くの研究課題が挙げられている。また、JAXA月面農場ワーキンググループ検討報告 (2019) では、月面での食料生産に関する具体的なアプローチと課題が記載されている。このような動向を背景に、JAXAは国際宇宙探査シナリオを公開し、植物栽培や食料生産にも触れている (JAXA 国際宇宙探査ロードマップ 追補版; https://www.exploration.jaxa.jp/assets/img/news/GER_Supplement_Japanese.pdf)。さらに、内閣府「宇宙開発利用加速化戦略プログラム」のひとつとして、農林水産省が所掌する「月面等における長期滞在を支える高度資源循環型食料供給システムの開発」戦略プロジェクトが予算化された (Stardust Program; <https://spacefoodsphere.jp/stardust-program/>)。そして、

2023年6月に閣議決定された宇宙基本計画（改訂版）には、月面における持続的な有人宇宙活動のための食料生産に関連する記載が盛り込まれた（宇宙基本計画; <https://www8.cao.go.jp/space/plan/keikaku.html>）。

以上のような流れを予測するかのごとく、わが国に宇宙惑星居住科学連合が2015年に発足し、関連する学術団体が加盟している（宇宙惑星居住科学連合; <https://www.jasma.info/suhphs/>）。宇宙環境を利用する科学にとどまることなく、人類が宇宙に居住するための科学の発展に向けて、学際的且つ共創的アプローチが始まったといえる。

おわりに—宇宙園芸研究センターの目指すもの—

宇宙における食料生産は、人工光型の植物工場をベースに行われると考えられている（JAXA月面農場ワーキンググループ検討報告書 2019）。現在地上で展開される植物工場の技術的進歩と普及には目を見張るものがある。しかし、宇宙船や月面などの宇宙環境で植物を工場生産するためには、様々な課題を解決しなければならない。現在、ISSでは小型ながら先鋭的な植物栽培装置で、宇宙用に開発されたコムギ品種‘Apogee’も栽培されている。これが半矮性品種であるように、矮性品種は多収性と良質な味を兼ね備えることによって、宇宙環境に適した形質として他の作物でも開発されるであろう。しかし、宇宙用品種は、矮性形質だけでなく、健康維持のための高機能性成分の産生や資源循環に有利な細胞壁組成を有する形質、宇宙環境で有利な授粉形態を有する生殖器官・機能の改変、低エネルギー・低肥料・節水などの条件下で高い生産性を示す形質を有するなど、多岐にわたる必要がある。また、これら宇宙品種を高効率に栽培する新技術の研究は、環境制御法・自動化技術・作業ロボットを含めて、やはり宇宙という特殊環境で機能性の高い技術開発につながる必要がある。とりわけ、これら宇宙品種・高効率生産技術の開発で考慮すべきは、低重力・低圧環境である。品種開発に加えて、環境制御法と栽培法によって機能性成分含量を高めた植物の育成も可能であろう。もうひとつ、宇宙における食料生産で重要なことは、資源循環型の生産システムにすることである。これは、限られた資源を再生利用するだけでなく、閉鎖系の物質循環・生命維持システムを持続するためにも必要不可欠なことである。

人類の今後の宇宙活動において、これら宇宙品種・高効率生産技術・資源循環技術を統合したシステムの構築は喫緊の課題である。したがって、世界各国の研究機関・研究者が、これらに関連した課題・プロジェクト研究を実施してきた。それぞれの研究の実績と特色を明確にしつつ、今後、共同・共創的に取り組むことが強く求められる。千葉大学は、これまでの植物工場やAI・センシング技術や資源再生利用などに

関する研究実績のうえに、2023年1月、大学院園芸学研究院に宇宙園芸研究センターを設置した（<https://www.space-chiba-u.jp>）。宇宙園芸研究センターは、1）宇宙園芸育種研究部門、2）高効率生産技術研究部門、3）ゼロエミッション技術研究部門を擁し、それらが密接に関係する組織的研究活動を展開することによって、また、国内外の関連機関・拠点と連携することによって、人類が宇宙で安全且つ持続的に活動・生活するための基盤を構築するとともに、それら成果の地球社会への実装と人材育成に貢献することを目的としている（高橋 2023a; 2023b）。重力宇宙生物学研究から宇宙園芸学研究に向けて、宇宙植物科学の第二幕への期待は大きい。

本稿で述べたように、宇宙植物科学は、植物栽培装置の宇宙実験による検証の繰り返しの上に進歩してきたとも言える。これに宇宙ステーションが果たした役割は大きい。現在のISSの運用は2030年までで終了することが予定されている。人類の宇宙における長期滞在を可能にする資源循環型食料生産システム、生物再生型生命維持システムを構築するために、地上における実証試験とともに、その要素技術の宇宙実験による検証が必要である。地球低軌道を利用する新たな手段の確保と、各種技術検証を含めて、その将来の有人宇宙探査に向けた運用が強く望まれる。

和文抄録

宇宙環境が植物の成長に及ぼす影響は多くの宇宙実験によって研究されている。とくに、サリュート、スカイラボ、ミール、国際宇宙ステーション（ISS）といった宇宙船が軌道上に打ち上げられて長期の宇宙実験ができるようになって、われわれの宇宙環境での植物の成長に関する理解は深まった。また、スペースシャトルやISSには高精度の実験機器が搭載され、現代生命科学の先進的な解析手法も加わって、より正確で信頼性の高い結果を得られるようになった。植物は地球重力に応答して成長を制御するように進化したことから、これまでは宇宙の微小重力環境での成長現象が解析されてきた。しかし、今日、月や火星における有人活動が活発化し、人類が宇宙に長期間滞在・居住するために必要な食料生産を目的にした植物科学ならびに閉鎖系生命維持システムが注目されている。こうした状況を背景に、千葉大学大学院園芸学研究院は、2023年1月に宇宙園芸研究センターを設立した。本稿では、植物の重力応答研究と宇宙実験で得られた知見を概観し、将来の宇宙における食料生産に貢献する宇宙園芸研究を展望する。

謝 辞

本稿で紹介した筆者らの宇宙実験は、多くの共同研究者の

協力ならびに宇宙航空研究開発機構・日本宇宙フォーラム・日本学術振興会・文部科学省の支援によって実施されました。ここに記して、深謝申し上げます。

引用文献

- Abe K, Takahashi H, Suge H (1996) Lazy gene (*la*) responsible for both an agravitropism of seedlings and lazy habit of tiller growth in rice (*Oryza sativa* L.). J. Plant Res. 109: 381–386.
- Alling A, Van Thillo M, Dempster W, Nelson M, Silverstone S, Allen J (2005) Lessons learned from Biosphere 2 and laboratory biosphere closed systems experiment for the Mars on Earth project. Biological Sci. Space 19 (4): 250–260.
- Barker R, Kruse CPS, Johnson C, Saravia-Butler A, Fogle H, Chang H-S, Trane RM, Kinscherf N, Villacampa A, Manzano A, Herranz R, Davin LB, Lewis NG, Perera I, Wolverton C, Gupta P, Jaiswal P, Reinsch SS, Wyatt S, Gilroy S (2023) Meta-analysis of the space flight and microgravity response of the Arabidopsis plant transcriptome. npj Microgravity 9:21. <https://doi.org/10.1038/s41526-023-00247-6>
- Bingham GE, Topham TS, Mulholland JM, Podolsky IG (2002) Lada: the ISS plant substrate microgravity testbed. In: Proceedings of the 32nd International Conference on Environmental Systems. San Antonio, Texas.
- Brown AH, Chapman DK (1984) Circumnutation observed without a significant gravitational force in spaceflight. Science 225: 230–232.
- Cell Biology Experiment Facility (CBEF). <https://humans-in-space.jaxa.jp/en/biz-lab/experiment/facility/pm/cbef/>
- Chapmann DK, Johnsson A, Karlsson C, Brown A, Heathcote D (1994) Gravitropically-stimulated seedlings show autotropism in weightlessness. Physiol. Plant. 90: 157–162.
- Chapman DK, Venditti AL, Brown AH (1980) Gravity functions of circumnutations by hypocotyls of *Helianthus annuus* in simulated hypogravity. Plant Physiol. 65: 533–536.
- Darwin C, Darwin F (1880) The power of movement in plants. John Murray, London.
- De Micco V, Amitrano C, Mastroleo F, Aronne G, Battistelli A, Eugenie Carnero-Diaz E, De Pascale S, Detrell G, Dussap C-G, Ganigué R, Jakobsen ØM, Poulet L, Van Houdt R, Verseux C, Vlaeminck SE, Willaert R, Leys N (2023) Plant and microbial science and technology as cornerstones to Bioregenerative Life Support Systems in space. npj Microgravity (2023) 9: 69; <https://doi.org/10.1038/s41526-023-00317-9>
- Dietrich D, Pang L, Kobayashi A, Fozard JA, Boudolf V, Bhosale R, Antoni R, Nguyen Tuan, Hiratsuka S, Fujii N, Miyazawa Y, Bae T-W, Wells DM, Owen MR, Band LR, Dyson RJ, Jensen OE, KR, Tracy SR, Sturrock CJ, Mooney SJ, Roberts JA, Bhalerao RP, Dinneny JR, Rodriguez PL, Nagatani A, Hosokawa Y, Baskin TI, Pridmore TP, De Veylder L, Takahashi H, Bennett MJ (2017) Root hydrotropism is controlled via a cortex-specific growth mechanism. Nature Plants 3: 17057.
- Driss-Ecole D, Legue V, Carnero-Diaz S, Perbal G (2008) Gravisensitivity and automorphogenesis of lentil seedling roots grown on board the International Space Station. Physiol. Plant. 134: 191–201.
- EDEN ISS – Ground Demonstration of Plant Cultivation Technologies for Safe Food production in Space. <https://eden-iss.net>
- European Modular Cultivation System (EMCS). <http://wsn.spaceflight.esa.int/docs/Factsheets/13%20EMCS%20HR%20web.pdf>
- Ferl RJ, Koh J, Denison F, Paul A-L (2015) Spaceflight induces specific alterations in the proteomes of Arabidopsis. Astrobiology 15(1): 32–56. DOI: 10.1089/ast.2014.1210
- Friedrich ULD, Joop O, Pütz C, Willich G (1996) The slow rotating centrifuge microscope NIZEMI – A versatile instrument for terrestrial hypergravity and space microgravity research in biology and material science. J. Biotechnol. 47: 225–238.
- Friml J, Wisniewska J, Benková E, Mendgen K, Palme K (2002) Lateral relocation of auxin efflux regulator PIN3 mediates tropism in Arabidopsis. Nature 415: 806–809.
- Fujii N, Miyabayashi S, Sugita T, Kobayashi A, Yamazaki C, Miyazawa Y, Kamada M, Kasahara H, Osada I, Shimazu T, Fusejima Y, Higashibata A, Yamazaki T, Ishioka N, Takahashi H (2018) 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. PLOS ONE 13: e0189827.
- Fukaki H, Wysocka-Diller J, Kato T, Fujisawa H, Benfey PN, Tasaka M (1998) Genetic evidence that the endodermis is essential for shoot gravitropism in *Arabidopsis thaliana*. Plant J. 14: 425–430
- 藤田知道 (2021) きぼう利用テーマ「宇宙におけるコケ植物の環境応答と宇宙利用（スペース・モス）研究成果概要書. JAXA 2021年度「きぼう」利用テーマ・船内科学研究に係る科学成果評価結果. https://humans-in-space.jaxa.jp/kibouser/library/item/subject/evaluation_fy2021.pdf
- Furutani M, Hirano Y, Nishimura T, Nakamura M, Taniguchi M, Suzuki K, Oshida R, Kondo C, Sun S, Kato K, Fukao Y, Hakoshima T, Norita MT (2020) Polar recruitment of RLD by LAZY1-like protein during gravity signaling in root branch angle control. Nat. Commun. 11: 76; doi:10.1038/s41467-019-13729-7
- Godbolé R, Takahashi H, Hertel R (1999) The LAZY mutation in rice affects a step between statoliths and gravity-induced lateral auxin transport. Plant Biol. 1: 379–381.
- Goto E, Kurata K, Hayashi M, Sase S (Eds) (1997) Plant Production in Closed Ecosystems. Kluwer Academic Publishers, Netherland.
- Halstead TW, Dutcher FR (1987) Plants in space. Annu. Rev. Plant Physiol. 38: 317–345.
- Hammond Jr EC, Bridgers K, Berry FD (1996) Germination, growth rates, and electron microscope analysis of tomato seeds flown on the LDEF. Radiation Measurements 26: 851–861.
- Hatake Y, Kamada M, Goto N, Fukaki H, Tasaka M, Suge H, Takahashi H (2003) Gravitropic response plays an important role in the nutational movements of the shoots of *Pharbitis nil* and *Arabidopsis thaliana*. Physiol. Plant. 118: 464–473.
- 日出間純 (2020) 宇宙植物科学研究の今後の課題. 植物科学最前

- 線 11 : 83-89.
- 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 (2014) Plant growth and morphogenesis under different gravity conditions: Relevance to plant life in space. *Life* 4: 205-216.
- Hoson T, Kamisaka S, Buchen B, Sievers A, Yamashita M, Masuda Y (1993) Automorphogenesis of plant seedlings under simulated microgravity on a 3-D clinostat. *Biol. Sci. Space* 7: 107-110.
- 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.
- 保尊隆享・曾我康一・若林和幸・神阪盛一郎 (2020) 微小重力環境における植物の成長と形態形成. 植物科学最前線 11 : 11-22.
- Hoson T, Wakabayashi K (2015) Role of the plant cell wall in gravity resistance. *Phytochemistry* 112: 84-90.
- Jaffe MJ, Takahashi H, Biro RL (1985) A pea mutant for the study of hydrotropism in roots. *Science* 230: 445-447.
- Jawin ER, Valencia SN, Watkins RN, Crowell JM, Neal CR, Schmidt G (2019) Lunar Science for landed missions workshop findings report. *Earth and Space Science* 6(1): 2-40. <https://doi.org/10.1029/2018EA000490>
- JAXA Gateway科学探査タスクフォース最終報告書. 2019年11月. https://www.isas.jaxa.jp/home/rikou/kokusaitansa/documents/tf/2019/GatewayTF_20191125.pdf
- JAXA月面農場ワーキンググループ検討報告書 第1版. 2019年7月. https://www.first.iir.titech.ac.jp/news/uploads/ito_201907.pdf
- JAXA国際宇宙探査ロードマップ追補版 2020年8月. https://www.exploration.jaxa.jp/assets/img/news/GER_Supplement_Japanese.pdf
- Johnson CM, Boles HO, Spencer LE, Poulet L, Romeyn M, Bunchek JM, Fritsche R, Massa GD, O'Rourke A, Wheeler RM (2021) Supplemental food production with plants: A review of NASA research. *Front. Astron. Space Sci.* 8:734343. doi: 10.3389/fspas.2021.734343
- Johnsson A (1979) Circumnutation. In: Haupt W, Feinleib ME (eds) *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol. 7. Physiology of Movements. Springer-Verlag, Berlin, pp 627-646.
- Johnsson A, Solheim BGB, Iversen TH (2009) Gravity amplifies and microgravity decreases circumnutations in *Arabidopsis thaliana* stems: results from a space experiment. *New Phytol.* 182: 621-629.
- Juniper BE (1976) Geotropism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27: 385-406.
- Kamada M, Fujii N, Aizawa S, Kamigaichi S, Mukai C, Shimazu T, Takahashi H (2000) 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.
- Kamada M, Miyamoto K, Oka M, Ueda J, Higashibata A (2018) Regulation of an asymmetric polar auxin transport by PsPIN1 in endodermal tissues of etiolated *Pisum sativum* epicotyls: Focus on immunohistochemical analyses. *J. Plant Res.* 131: 81-692.
- Kamada M, Oka M, Inoue R, Fujitaka Y, Miyamoto K, Uheda E, Yamazaki C, Shimazu T, Sano H, Kasahara H, Suzuki T, Higashibata A, Ueda J (2019) Gravity-regulated localization of PsPIN1 is important for polar auxin transport in etiolated pea seedlings: Relevance to the International Space Station experiment. *Life Sci. Space Res.* 22: 29-37.
- Kamada M, Yamasaki S, Fujii N, Higashitani A, Takahashi H (2003) Gravity-induced modification of auxin transport and distribution for peg formation in cucumber seedlings: possible roles for CS-AUX1 and CS-PIN1. *Planta* 218: 15-26.
- 神阪盛一郎 (2011) 微小重力環境における高等植物の生活環 (Space Seed). 国際宇宙ステーション「きぼう」利用実験テーマ実験成果報告書. https://iss.jaxa.jp/kiboexp/theme/first/spaceseed/spaceseed_seika.pdf
- Karahara I, Suto T, Yamaguchi T, Yashiro U, Tamaoki D, Okamoto E, Yano S, Tanigaki F, Shimazu T, Kasahara H, Kasahara H, Yamada M, Hoson T, Soga K, Kamisaka S (2020) Vegetative and reproductive growth of *Arabidopsis* under microgravity conditions in space. *J. Plant Res.* 133: 571-585.
- Kiss JZ (2014) Plant biology in reduced gravity on the Moon and Mars. *Plant Biol.* 16 (suppl. 1): 12-17.
- Kiss JZ, Kumar P, Millar KDL, Edelmann RE, Correll MJ (2009) Operations of a spaceflight experiment to investigate plant tropisms. *Adv. Space Res.* 44: 879-886.
- Kiss JZ, Millar KDL, Edelmann RE (2012) Phototropism of *Arabidopsis thaliana* in microgravity and fractional gravity on the International Space Station. *Planta* 236: 635-645.
- Kiss JZ, Mullen JL, Correll MJ, Hangarter RP (2003) Phytochromes A and B mediate red-light-induced positive phototropism in roots. *Plant Physiol.* 131: 1411-1417.
- 北宅善昭 (2020) 長期有人宇宙活動を支える植物. 植物科学最前線 11 : 90-105.
- Kitaya Y, Kawai M, Takahashi H, Tani A, Goto E, Saito T, Shibuya T, Kiyota M (2006) Heat and gas exchanges between plants and atmosphere under microgravity conditions. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1077: 244-255.
- Kitaya Y, Kawai M, Tsuruyama J, Takahashi H, Tani A, Goto E, Saito T, Kiyota M (2003) The effects of gravity on surface temperatures of plant leaves. *Plant Cell Environ.* 26: 497-503.
- Kitazawa D, Hatakeda Y, Kamada M, Fujii N, Miyazawa Y, Hoshino A, Iida S, Fukaki H, Morita MT, Tasaka M, Suge H, Takahashi H (2005) Shoot circumnutation and winding movements require gravisensing cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 18742-18747.
- Kleine-Vehn J, Ding Z, Jones AR, Tasaka M, Morita MT, Friml J (2010) Gravity-induced PIN transcytosis for polarization of auxin fluxes in gravity-sensing root cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107: 22344-22349.
- Kliss M, MacElroy RD (1990) Salad machine: A vegetable production unit for long duration space missions. *J. Aerospace* 99(1): 722-729. SAE International. <https://www.jstor.org/stable/44472534>
- Kobayashi A, Kim H-J, Tomita Y, Miyazawa Y, Fujii N, Yano S, Yamazaki C, Kamada M, Kasahara H, Miyabayashi S, Shimazu T, Fusejima Y, Takahashi H (2019) Circumnutational movement in rice coleoptiles involves the gravitropic response: analysis of an agravitropic mutant and

- space-grown seedlings. *Physiol. Plant.* 165: 464–475.
- Kuang A, Musgrave ME, Matthews SW (1996) Modification of reproductive development in *Arabidopsis thaliana* under spaceflight conditions. *Planta* 198: 588–594.
- Kume A, Kamachi H, Onoda Y, Hanba YT, Hiwatashi Y, Karahara I, Fujita T (2021) How plants grow under gravity conditions besides 1g: perspectives from hypergravity and space experiments that employ bryophytes as a model organism. *Plant Mol. Biol.* 107: 279–291.
- Kutschera U, Briggs WR (2012) Root phototropism: from dogma to the mechanism of blue light perception. *Planta* 235: 443–452.
- Kwon T, Sparks JA, Nakashima J, Allen SN, Tang Y, Blancaflor EB (2015) Transcriptional response of *Arabidopsis* seedlings during spaceflight reveals peroxidase and cell wall remodeling genes associated with root hair development. *Am. J. Bot.* 102(1): 21–35.
- Lasseur C, Verstraete W, Gros JB, Dubertret G, Rogalla F. (1996) MELISSA: a potential experiment for a precursor mission to the Moon. *Adv. Space Res.* 18: 111–117.
- Limbach C, Hauslage J, Schafer C, Braun M (2005) How to activate a plant gravireceptor. Early mechanisms of gravity sensing studied in characean rhizoids during parabolic flights. *Plant Physiol.* 139: 1030–1040.
- Link BM, Busse JS, Stankovic B (2014) Seed-to-seed-to-seed growth and development of *Arabidopsis* in microgravity. *Astrobiology* 14(10): 866–875.
- Link BM, Durst SJ, Zhou W, Stankovic B (2003) Seed-to-seed growth of *Arabidopsis thaliana* on the international space station. *Adv. Space Res.* 31: 2237–2243.
- Lunar Science for landed mission WS, NASA Ames Research Center, 2018.1.10–12. <https://www.hou.usra.edu/meetings/deepspace2018/program.pdf>
- 増田芳雄 (1988) 植物生理学. 培風館.
- Mazars C, Briere C, Grat S, Pichereaux C, Rossignol M, Pereda-Loth V, Eche B, Boucheron-Dubuisson E, Le Disquet I, Medina FJ, Graziana A, Camero-Diaz E (2014) Microgravity induces changes in microsome-associated proteins of *Arabidopsis* seedlings grown on board the International Space Station. *PLOS ONE* 9(3): e91814. doi:10.1371/journal.pone.0091814
- Medina F-J, Manzano A, Herranz R, Kiss JZ (2022) Red light enhances plant adaptation to spaceflight and Mars g-levels. *Life* 12: 1484. <https://doi.org/10.3390/life12101484>
- MELISSA. https://www.esa.int/Enabling_Support/Space_Engineering_Technology/Melissa
- Merkys A, Laurinavičius R, Bendoraitytė D, Švegždienė D, Rupainienė O (1986) Interaction of growth-determining system with gravity. *Adv. Space Res.* 6: 71–80.
- Millar KDL, Kumar P, Correll MJ, Mullen JL, Hangarter RP, Edelman RE, Kiss JZ (2010) A novel phototropic response to red light is revealed in microgravity. *New Phytol.* 186: 648–656
- Miyamoto K, Inui A, Uheda E, Oka M, Kamada M, Yamazaki C, Shimazu T, Kasahara H, Sano H, Suzuki T, Higashibata A, Ueda J (2019) Polar auxin transport is essential to maintain growth and development of etiolated pea and maize seedlings on 1g conditions: relevance to the international space station experiment. *Life Sci. Space Res.* 20: 1–11.
- 宮崎 厚・藤井 正 (1987) 高等植物の重力屈性. 植物の化学調節 22(2): 114–129.
- Mizuno H, Kobayashi A, Fujii N, Yamashita M, Takahashi H (2002) 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.
- Monje O, Richards JT, Dimapilis DI, Tellez-Giron GM, De Mars M, Dufour NF, Levine HG, Onate BG (2018) Wheat crop in the Advanced Plant Habitat of the International Space Station. <https://ntrs.nasa.gov/api/citations/20180008564/downloads/20180008564.pdf>
- Morohashi K, Okamoto M, Yamazaki C, Fujii N, Miyazawa Y, Kamada M, Kasahara H, Osada I, Shimazu T, Fusejima, 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.
- Muday GK (2001) Auxins and tropisms. *J. Plant Growth Regul.* 20: 226–243.
- Müller A, Guan C, Gälweiler L, Tänzler P, Huijiser P, Marchant A, Parry G, Bennett M, Wisman E, Palme K (1998) AtPIN2 defines a locus of *Arabidopsis* for root gravitropism control. *EMBO J.* 17: 6903–6911.
- 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.
- Musgrave ME, Kuang A, Matthews SW (1997) Plant reproduction during spaceflight: importance of the gaseous environment. *Planta* 203 (Suppl.): S177–184.
- Musgrave ME, Kuang A, Xiao Y, Stout SC, Bingham GE, Briarty LG, Levinskikh MA, Sychev VN, Podolski IG (2000) Gravity independence of seed-to-seed cycling in *Brassica rapa*. *Planta* 210: 400–406.
- Nakano M, Furuichi T, Sokabe M, Iida H, Yano S, Tatsumi H (2022) Entanglement of *Arabidopsis* seedlings to a mesh substrate under microgravity conditions in KIBO on the ISS. *Plants* 11(7): 956. <https://doi.org/10.3390/plants11070956>
- Nishimura T, Mori S, Shikata H, Nakamura M, Hashiguchi Y, Abe Y, Hagihara T, Yoshikawa HY, Toyota M, Higaki T, Morita MT (2023) Cell polarity to gravity sensing is generated by LZV translocation from statoliths to the plasma membrane. *Science* 10.1126/science.adh9978
- 西村岳志・中村守貴・森田 (寺尾) 美代 (2019) 植物の生長調節 54(2): 102–107
- Oka M, Kamada M, Inoue R, Miyamoto M, Uheda E, Yamazaki C, Shimazu T, Sano H, Kasahara H, Suzuki T, Higashibata A, Ueda J (2020) Altered localisation of ZmPIN1a proteins in plasma membranes responsible for enhanced-polar auxin transport in etiolated maize seedlings under microgravity conditions in space. *Functional Plant Biology* 47: 1062–1072.
- Paul A-L, Claire E Amalfitano CA, Ferl RJ (2012a) Plant growth strategies are remodeled by spaceflight. *BMC Plant Biology* 12: 232. <http://www.>

- biomedcentral.com/1471-2229/12/232
- Paul A-L, Zupanska AK, Ostrow DT, Zhang Y, Sun Yijun, Li J-L, Shanker S, Farmerie WG, Amalfitano CE, Ferl RJ (2012b) Spaceflight transcriptome: Unique responses to a novel environment. *Astrobiology* 12(1): DOI: 10.1089/ast.2014.1210. <https://doi.org/10.1089/ast.2011.0696>
- Perbal G, Driss-Ecole D (1994) Sensitivity to gravistimulus of Lentil seedling roots in space during the IML 1 mission of Spacelab. *Physiol. Plant.* 90: 313-318.
- Perbal G, Driss-Ecole D (2003) Mechanotransduction in gravisensing cells. *Trends Plant Sci.* 8: 498-504.
- Petrásek J, Friml J (2009) Auxin transport routes in plant development. *Development* 136: 2675-2688.
- Richter PR, Lebert M, Tahedl H, Haeder D-P (2001) Physiological characterization of gravitaxis in *Euglena gracilis* and *Astasia longa* studied on sounding rocket flights. *Adv. Space Res.* 27: 983-988.
- Research Opportunities on the Deep Space Gateway, ESA, 2018.2.7. <http://exploration.esa.int/moon/59830-research-opportunities-on-the-deep-space-gateway---responses-to-the-call-for-ideas/>
- Sack FD (1991) Plant gravity sensing. *Int. Rev. Cytol.* 127: 193-252.
- Salisbury FB, Cambel WF, Carman JG, Bingham GE, Bubenheim DL, Yendler B, Sytchev V, Levinskikh MA, Ivanova I, Chernova L, Podolsky I (2003) Plant growth during the greenhouse II experiment on the Mir orbital station. *Adv. Space Res.* 31: 221-227.
- Shagimardanova EI, Gusev OA, Sytchev VN, Levinskikh MA, Sharipova MR, Il'inskaya ON, Bingham G, Sugimoto M (2010) Expression of stress response genes in barley *Hordeum vulgare* in spaceflight environment. *Mol. Biol.* 44: 734-740.
- Shen-Miller J, Hinchman R, Gordon SA (1968) Thresholds for georesponse to acceleration in gravity-compensated *Avena* seedlings. *Plant Physiol.* 43: 338-344.
- Sievers A, Behrens HM, Buckhout TJ, Gradmann D (1984) Can a Ca^{2+} pump in the endoplasmic reticulum of the *Lepidium* root be the trigger for rapid changes in membrane potential after gravistimulation? *Z. Pflanzenphysiol.* 114: 195-2000.
- Silverstone SE, Nelson M (1996) Food production and nutrition in Biosphere 2: Results from the first mission September 1991 to September 1993. *Adv. Space Res.* 18(4/5): 49-61.
- 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, Yamazaki C, Kamada M, Tanigawa N, Kasahara H, Yano S, Kojo KH, Kutsuna N, Kato T, Hashimoto T, Kotake T, Wakabayashi K, Hoson T (2018) Modification of growth anisotropy and cortical microtubule dynamics in *Arabidopsis* hypocotyls grown under microgravity conditions in space. *Physiol. Plant.* 162: 135-144.
- Stankovic B, Volkmann D, Sack FD (1998) Autotropism, automorphogenesis, and gravity. *Physiol. Plant.* 102: 328-335.
- Stardust Program月面等における長期滞在を支える高度資源循環型食料供給システムの開発戦略プロジェクト. <https://spacefoods.phere.jp/stardust-program/>
- 杉本 学 (2020) 宇宙環境による作物の生存能力と遺伝子発現への影響. 植物科学最前線11: 75-82.
- Sugimoto M, Ishii M, Mori IC, Shagimardanova E, Gusev OA, Kihara M, Hoki T, Sytchev VN, Levinskikh MA, Novikova ND, Grigoriev AI (2011) Viability of barley seeds after long-term exposure to outer side of international space station. *Adv. Space Res.* 48: 1155-1160.
- Sugimoto M, Oono Y, Gusev O, Matsumoto T, Yazawa T, Levinskikh MA, Sytchev VN, Bingham G, Wheeler R, Hummerick N (2014) Genome-wide expression analysis of reactive oxygen species gene network in Mizuna plants grown in long-term spaceflight. *BMC Plant Biol.* 14: 4. <http://www.biomedcentral.com/1471-2229/14/4>
- Sugimoto M, Oono Y, Kawahara Y, Gusev O, Maekawa M, Matsumoto T, Levinskikh M, Sytchev V, Novikova N, Grigoriev A (2016) Gene expression of rice seeds surviving 13- and 20-month exposure to space environment. *Life Sci. Space Res.* 11: 10-17.
- 高橋秀幸 (2020) 宇宙環境を利用した植物機能の研究: ベグ形成, 水分屈性, 回旋転頭運動の制御機構. 植物科学最前線11: 23-46.
- 高橋秀幸 (2023a) 「月に住み, 火星で暮らす」—宇宙での食料生産・供給を目指す宇宙園芸研究センター. CHIBADAI-NEXT (https://www.cn.chiba-u.jp/story_230710/).
- 高橋秀幸 (2023b) 園芸学研究院附属「宇宙園芸研究センター」の紹介. 千葉大学大学院園芸学研究科・園芸学部戸定会会報 2023. pp. 2-4.
- 高橋秀幸・小林啓恵 (2019) 根の水分屈性にユニークな制御機構. 植物の生長調節54: 108-118.
- 高橋秀幸・菅 洋 (1987) 宇宙船の植物学. 学会出版センター
- 高橋秀幸・日出間純・北宅善昭・保尊隆享・唐原一郎・矢野幸子 (2017) 宇宙環境を利用した植物科学の研究シナリオ/ *Int. J. Microgravity Sci. Appl.* 34(2): 340202. DOI: 10.15011/jasma.34.340202
- Takahashi H, Kamada M, Yamazaki Y, Fujii N, Higashitani A, Aizawa S, Yoshizaki I, Kamigaichi S, Mukai C, Shimazu T, Fukui K (2000) Morphogenesis in cucumber seedlings is negatively controlled by gravity. *Planta* 210: 515-518.
- Takahashi H, Mizuno H, Kamada M, Fujii N, Higashitani A, Kamigaichi S, Aizawa S, Mukai C, Shimazu T, Fukui K, Yamashita M (1999) A spaceflight experiment for the study of gravimorphogenesis and hydrotropism in cucumber seedlings. *J. Plant Res.* 112: 497-505.
- Takahashi K, Takahashi H, Furuichi T, Toyota M, Furutani-Seiki M, Kobayashi T, Watanabe-Takano H, Shinohara M, Numaga-Tomita T, Sakaue-Sawano A, Miyawaki A, Naruse K (2021) Gravity sensing in plant and animal cells. *npj Microgravity* 7: 2; <https://doi.org/10.1038/s41526-020-00130-8>
- Tako Y, Tsuga S, Tani T, Arai R, Komatsubara O, Shinohara M (2008) One-week habitation of two humans in an airtight facility with two goats and 23 crops—Analysis of carbon, oxygen, and water circulation. *Adv. Space Res.* 41: 714-724.
- Tako Y, Arai R, Tsuga S, Komatsubara O, Masuda T, Nozoe S, Nitta K

- (2010) CEEF: Closed Ecology Experiment Facilities. *Gravitation. Space Biol.* 23(2): 13–24.
- Taniguchi M, Furutani M, Nishimura T, Nakamura M, Fushita T, Iijima K, Baba K, Tanaka H, Toyota M, Tasaka M, Morita MT (2017) The *Arabidopsis* LAZY1 family plays a key role in gravity signaling within statocytes and in branch angle control of roots and shoots. *Plant Cell* 29: 1984–1999.
- Telewski FW (2006) A unified hypothesis of mechanoperception in plants. *Am. J. Bot.* 93: 1466–1476.
- Toyota M, Furuichi T, Sokabe M, Tatsumi H (2013) Analyses of a gravistimulation-specific Ca^{2+} signature in *Arabidopsis* using parabolic flights. *Plant Physiol.* 163: 543–554.
- 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.
- Ueda J, Miyamoto K, Uheda E, Oka M, Yano S, Higashibata A, Ishioka N (2014) Close relationships between polar auxin transport and graviresponse in plants. *Plant Biol.* 16 (Suppl. 1): 43–49.
- 宇宙基本計画（令和5年6月13日 閣議決定）. <https://www8.cao.go.jp/space/plan/keikaku.html>
- 宇宙惑星居住科学連合. <https://www.jasma.info/suhphs/>
- Volkman D, Behrens HM, Sievers A (1986) Development and gravity sensing of cress roots under microgravity. *Naturwissenschaften* 73: 438–441.
- Volkman D, Tewinkel M (1996a) Gravisensitivity of cress roots: investigations of threshold values under specific conditions of sensor physiology in microgravity. *Plant Cell Environ.* 19: 1195–1202.
- Volkman D, Tewinkel M (1996b) Gravitoresponse of cress roots under varying gravitational forces. *J. Biotechnol.* 47: 253–259.
- 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.
- Watanabe C, Fujii N, Yanai K, Hotta T, Kim D-H, Kamada M, Sasagawa-Saito Y, Nishimura T, Koshiba T, Miyazawa Y, Kim K-M, Takahashi H (2012) Gravistimulation changes the accumulation pattern of the CsPIN1 auxin efflux facilitator in the endodermis of the transition zone in cucumber seedlings. *Plant Physiol.* 158: 239–251.
- Went FW, Thimann K (1937) *Phytohormones*. Macmillan, New York, pp 154–157.
- Wheeler RM (2017) Agriculture for space: People and places paving the way. *Open Agriculture* 2: 14–32.
- Yamazaki C, Fujii N, Miyazawa Y, Kamada M, Kasahara H, Osada I, Shimazu T, Fusejima Y, Higashibata A, Yamazaki T, Ishioka N, Takahashi H (2016) The gravity-induced re-localization of auxin efflux carrier CsPIN1 in cucumber seedlings: spaceflight experiments for immunohistochemical microscopy. *npj Microgravity* 2: 16030.
- Yoshihara T, Iino M (2006) Circumnutation of rice coleoptiles: its relationships with gravitropism and absence in lazy mutant. *Plant Cell Environ.* 29: 778–792.
- Yoshihara T, Iino M (2007) Identification of the gravitropism-related rice gene *LAZY1* and elucidation of *LAZY1*-dependent and -independent gravity signaling pathways. *Plant Cell Physiol.* 48: 678–688.
- Yoshihara T, Spalding EP (2017) LAZY genes mediate the effects of gravity on auxin gradients and plant architecture. *Plant Physiol.* 175: 959–969.
- Yoshihara T, Spalding EP, Iino M (2013) AtLAZY1 is a signaling component required for gravitropism of the *Arabidopsis thaliana* inflorescence. *Plant J.* 74: 267–279.
- Yurkevich OY, Samatadze TE, Levinskikh MA, Zoshchuk SA, Signalova OB, Surzhikov SA, Sychev VN, Amosova AV, Muravenko OV (2018) Molecular cytogenetics of *Pisum sativum* L. grown under spaceflight-related stress. *BioMed Research International* 2018. Article ID 4549294. <https://doi.org/10.1155/2018/4549294>
- Zabel P, Bamsey M, Schubert D, Tajmar M (2016) Review and analysis of over 40 years of space plant growth systems. *Life Sci. Space Res.* 10: 1–16.
- Zhou W (2005) Advanced ASTROCULTURE™ Plant growth unit: capabilities and performances. In: *Proceedings of the 35th International Conference on Environmental Systems*. Rome, Italy.
- Zupanska AK, Schultz ER, Yao J, Sng Zhou NM, Callahan JB, Ferl RJ, Paul A-L (2017) ARG1 functions in the physiological adaptation of undifferentiated plant cells to spaceflight. *Astrobiology* 17(11): <https://doi.org/10.1089/ast.2016.1538>