

国際宇宙ステーション(ISS)と植物宇宙実験 (その 2)

- 宇宙開発と植物 -

宮本 健助 (大阪府立大学高等教育推進機構教授)

山本 良一 (帝塚山大学名誉教授)

上田 純一 (大阪府立大学名誉教授)

1. はじめに

2019 年は、宇宙・天文学に関して大きな発見があった年である。4 月には、ハワイ、南米、南極などに設置された電波望遠鏡を同期させた国際プロジェクト「イベント・ホライズン・テレスコープ (Event Horizon Telescope)」によって、約 5,500 万光年彼方にある乙女座方向の銀河 M87 の中心にある非常に大質量・高密度で、その重力により光も脱出できない天体であるブラックホールの撮影に成功したとの報告がなされた。直接的に観察されたブラックホールシャドウと呼ばれる暗黒の大きさは 1,000 億 km、その質量は太陽の 65 億倍と見積もられている (<https://eventhorizontelescope.org/>、2020 年 3 月 17 日)。また、アメリカのアリゾナ大学の小惑星・彗星探索計画「カタリナ・スカイ・サーベイ」の望遠鏡によって、地球の重力に捉えられて一時的ではあるが地球を周回している「第 2 の月」(2020 CD3 と命名) が発見された (<https://catalina.lpl.arizona.edu/>、2020 年 3 月 17 日)。直径わずか 1.9~3.5 m の小惑星で、約 3 年前から地球を回る衛星になったようであるが、今年中にも地球の周回軌道から離脱するとされている。

小惑星イトカワの表面物質を持ち帰ることに成功した「はやぶさ」の後継機としての小惑星リュウグウの探査機「はやぶさ 2」のことも気にかかる話題である (<http://www.hayabusa2.jaxa.jp/>、2020 年 3 月 17 日)。2014 年 12 月 3 日に宇宙航空研究開発機構 (JAXA) 種子島宇宙センターから H-IIA ロケットにより打ち上げられ、2018 年 6 月 27 日にリュウグウに到着した「はやぶさ 2」は、2019 年 2 月 22 日午前 7 時 29 分 (日本時間) にリュウグウへのタッチダウン (着陸) に成功し、サンプルを採取して地球に帰還するミッションで、2019 年 11 月にリュウグウを出発し、地球に帰還しつつある。先行機「はやぶさ」は途中で多くのトラブルにみまわれたが、「はやぶさ 2」は順調に地球帰還に向けた飛行を続けており、2020 年末に地球に帰還する予定である。リュウグウには太陽系が生まれた今から約 46 億年前の水や有機物が残っていると考えられている。銀河の成り立ち、そして太陽系の誕生と生命誕生の秘密が明らかにされる日も近いかもしれない。

JAXA におけるロケット開発、打ち上げ技術も格段に進歩している。日本初の国産大型ロケット H-II ロケットを基に開発された H-IIA ロケットは様々な衛星の軌道上投入に、H-IIA より大型の H-IIB は様々な物資を国際宇宙ステーション (International Space Station : ISS) に運搬し ISS 計画を支えている日本の宇宙ステーション補給機「こうのとり」の打ち上げに利用されて

いる。H-IIA は 2001 年夏の試験機 1 号機の打ち上げ以来、41 回中 40 回の打ち上げに成功し、同型のロケットエンジンを使用する H-IIB ロケットを含めると 49 回中 48 回の打ち上げに成功している (http://www.jaxa.jp/projects/rockets/h2a/index_j.html、2020 年 3 月 17 日)。その成功率は 98%にもなる (2020 年 2 月 9 日時点)。ともあれ、近年の目覚ましい宇宙開発技術の進歩により、私たち人類が宇宙空間を活発に利用する日も近いと思われる。

私たちが現在広く活用している宇宙環境は、地球上空わずか 400 km 上空を飛行している ISS であるが、ISS 計画に参画している各国の宇宙機関は、2019 年 3 月に次の宇宙計画として「月軌道プラットフォーム・ゲートウェイ (Lunar Orbital Platform-Gateway)」計画の開発を進める方針を固め、共同声明を発表した (<https://www.nasa.gov/topics/moon-to-mars/lunar-gateway>、2020 年 3 月 17 日)。ISS はスペースシャトルを利用して、その様々な構成要素 (与圧モジュールに属するアメリカ実験棟「デスティニー」、ヨーロッパ実験棟「コロンバス」、ロシアの多目的実験モジュール、日本実験棟「きぼう」、および曝露部など) を 40 数回に分けて地上から宇宙に打ち上げ、これらを宇宙空間で組み立てて完成した。Lunar Orbital Platform-Gateway 計画でも、ISS の場合と同様に複数回に分けてモジュールを打ち上げ、月軌道上でドッキングさせて建設する。実現すれば、有人月面探査の前哨基地、深宇宙で宇宙飛行士が長期間滞在するための訓練施設、さらに有人火星飛行に向けたプラットフォームにもなるとされる。しかしながら月面基地に長期間滞在することや火星を往復するのに約 3 年かかることなどを考えると、従属栄養生物であるヒトの生存に必須のエネルギー源や酸素を生産する光合成能力を有する独立栄養生物・植物を、利用可能な空間とエネルギー供給が限られている宇宙環境下において、いかに効率的に育てるかが大きな鍵となる。そのためには宇宙での植物の成長・発達を知る必要がある。

筆者らは、植物の形態形成、そしてその制御に重要な役割を果たしている植物ホルモン・オーキシンの特異な移動様式である極性移動に対する宇宙微小重力の影響を明らかにする目的で、1998 年にスペースシャトル “Discovery” を用いた STS-95 植物宇宙実験を実施し、その概要を昨年度の本紀要に発表した (宮本ら 2019)。本稿では、これら STS-95 植物宇宙実験および 3 次元クリノスタット (2 つの直交した回転軸を有し、試料台に搭載した試料を 3 次元的に回転させることで重力の方向性を除外する装置。回転制御プログラムにより、回転方向および回転速度をランダムに制御可能で、一定期間内の垂直・水平ベクトル成分の積算がゼロになるように制御されている) を用いた地上擬似微小重力実験等の成果を発展させ、自発的形態形成の詳細とオーキシン極性移動の分子的基礎に対する重力の影響の解明を目指して 2016 年 5~6 月と 2017 年 3 月に実施した ISS 植物宇宙実験「宇宙環境を利用した植物の重力応答反応機構および姿勢制御機構の解析 (Auxin Transport)」 (Ueda 2016, https://www.nasa.gov/mission_pages/station/research/experiments/explorer/Investigation.html?#id=1730, 2020 年 3 月 17 日) の結果の一部を含め、植物の環境形成能、重力と植物の形態形成との関係を解説することにした。

2. 宇宙環境と生命活動 -人類の宇宙進出と宇宙実験の役割-

2.1. 宇宙微小重力環境

「宇宙」とは地球の大気圏外の空間で、地球表面（海面）からの高度が 100 km 以上の空間と規定されている。現在有人宇宙飛行に利用されている ISS は、地上約 400 km の高度で地球を周回している。ISS の中では宇宙飛行士がふわふわと浮かんで活動しているのを目にするが、完全な無重力環境ではなく、実際には太陽 (28.1 g)、地球 (1 g)、火星 (0.38 g)、月 (0.17 g) などの重力が存在するため、 10^{-4} ~ 10^{-6} g の微小重力環境である。本稿では、宇宙微小重力という言葉を使うこととする。

ちなみに重力とは、地球上の物体に作用する地球の万有引力であり、物体に働く重力の強さがその物体の重さ（質量）である。運動の加速度は物体の質量に関係しないので、重力を加速度で表すことができる。地球上の同一地点では重力加速度はすべての物体に対して同じで、ほぼ 9.80 m/s^2 であるが、地球の中心からの距離が増大するほど万有引力は小さくなるため重力加速度も小さくなる。しかし、地球の赤道における半径は約 6,400 km で、ISS の典型的な高度である海拔 400 km でも地表の 90% 程度の重力が残っている。ISS は地球に落下し続けるのを避けるために 90 分程度で地球を一周できるほどの速度（時速約 27,600 km）で地球を周回し続けており、この時生じる遠心力と地球の重力が釣り合っているために、ISS の中では見かけ上無重力（無重量）状態となる。

ISS が飛行している宇宙環境は、さらに宇宙放射線（陽子、 γ 線、 α 線、重粒子線などの複合放射線）、高真空、極端な温度変化などの特徴をもつ。地球で誕生した生物にとって宇宙環境は非常に過酷な環境で、ほとんどの生物は生存することが不可能である。従って、生物が生存し活動できる宇宙での環境は、人類が宇宙空間に打ち上げた、あるいはそこで建設した地球環境に類似した閉鎖的生命維持環境ということになる。今後は、微小重力と宇宙放射線の複合環境の影響の解析が課題となると考えられるが、まず、地球上のすべての生物のエネルギーを支える生産者である植物の重力との関わりについて知ることが必要である。次に、地球の重力と生物との関わりについて、植物系統の観点から簡潔に述べることとする。

3. 重力と植物

3.1. 植物の環境形成能：地球環境の変遷と植物

太陽系が成立する過程において形成された原始地球の表面温度は、岩石が溶け出すほどに高かった。そこからはガス成分が放出され、地球の重力によってガスが引き付けられる結果、原始大気が形成された。現在の地球大気の組成は、おおよそ窒素 78%、酸素 21%、アルゴン 0.9%、そして二酸化炭素が 0.038% である。この様な大気の成分とその割合は、地球が誕生した時からのものではなく、原始大気の主成分は、二酸化炭素、窒素、そして水蒸気とされる（葛西 2007）。現在、地球温暖化の原因とされる温室効果ガスに挙げられる二酸化炭素の濃度は、ヨーロッパで産業革命が起こった 18 世紀から上がり始め、0.028% から 0.038% へと約 1.4 倍に上昇したが、地球の歴史全体を見れば二酸化炭素濃度はずっと減少し続けてきたといえるだろう（図 1）。

地球上で最初の生物は嫌氣的な、すなわち酸素が無い環境の中で誕生した嫌気性細菌である。その中で、約 27 億年前に光エネルギーを使ってエネルギーを作り出す酸素発生型の光合成細

菌（シアノバクテリア：ラン藻）が出現し、これにより地球環境自体が大きく変化していくこととなった。当時の地球には強烈な紫外線が降り注いでおり、生物は紫外線を吸収する水の中でしか生存することができなかったが、酸素濃度の上昇に伴い重要な変化が地球とそこに棲む生物にもたらされた。シアノバクテリアが副産物として作り出し、環境中に放出していた酸素を積極的に使ってエネルギーを作り出す好気的な呼吸をする生物（好気性細菌）が繁栄するようになった。生物は酸素（好気）呼吸という極めて効率的にエネルギーを獲得する仕組みを獲得し、細胞を大きくし、単細胞性真核生物、そして多細胞生物へと進化していった。

また、大気中の酸素濃度が徐々に上昇するにつれて、酸素からオゾンが形成（ $3O_2 \rightarrow 2O_3$ ）され、それにより生物に有害な紫外線がオゾン層に吸収された結果、生物の陸上進出を可能にした。これらの変化は一度に起こったわけではなく、また酸素濃度も一度に現在のレベルになったわけではない。様々な要因による変遷の結果、現在の地球環境が形成されていった（図1）。

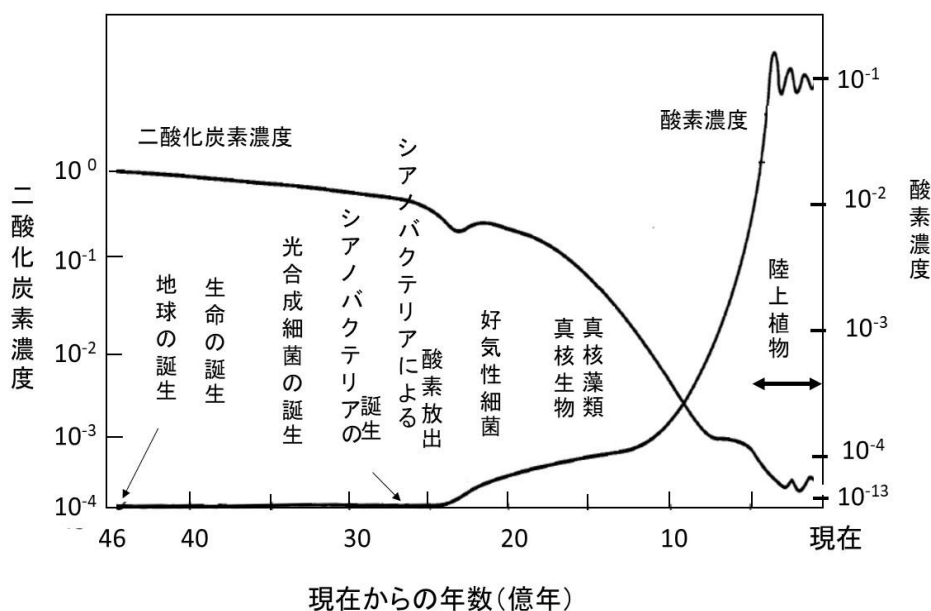


図1. 光合成生物とその環境形成能 — 光合成生物と地球大気の変遷

(葛西著・日本植物生理学会監修「植物が地球をかえた!」、化学同人、2007 を改変)

現在の地球の大気成分とその割合も、地球の気候変動や人為的活動によって変化している。特に近年では、人為的活動に起因する二酸化炭素やフロン類をはじめとする温室効果ガスの濃度上昇によって、地球規模の大きな環境問題・社会問題がもたらされていることは周知の事実である。光合成生物（植物）が太陽エネルギーを使って作り出す有機物は、食物連鎖の出発点でもある。光合成生物が現在の地球環境と生物圏を作り、支えていることから、環境改善のためには植物の「環境形成作用」を十分に理解することが肝要であろう。

3.2 藻類と陸上植物の系統

酸素発生型の光合成を行う生物の内、水中で生活するものを総称して藻類 (algae) と呼ぶ。藻類には真正細菌であるシアノバクテリア、シアノバクテリアの一次共生に由来する葉緑体をもつ単細胞性真核生物の緑藻や紅藻、紅藻の二次共生に由来する黄色の葉緑体をもつ珪藻や褐藻、そして多細胞性の緑藻、紅藻、褐藻などが含まれており、進化的には多系統で、系統の様々な段階で細胞共生によって葉緑体を獲得した生物の集団である。藻類は浮力によって重力の影響が小さい水中で生活し、それぞれのグループが独自に進化を遂げ、多様な系統を成してきた。単細胞性の珪藻やクロロフィルをもつ渦鞭毛虫類は、淡水および海水中の主な植物性プランクトンで、これらが海洋における光合成活性の大部分を担っているとされる。

今から約 4 億 7000 万年前から約 4 億 5000 万年前の間 (地質年代では古生代オルドビス紀中期) に、藻類の内の緑色植物門に属する淡水生シャジクモ類に近い祖先が陸上に進出して、原始陸上植物が出現したとされている。その後、水中に比べ環境が激変する陸上において、コケ植物、シダ植物、種子植物である裸子植物、そして被子植物の出現へと植物は多様な進化と繁栄を遂げていった (図 2)。

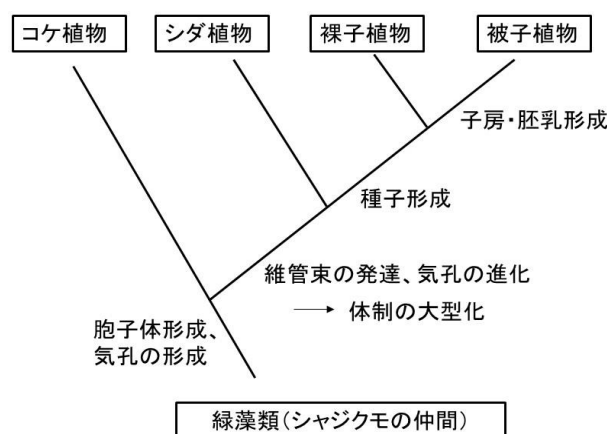


図 2. 陸上植物の系統。水中生活をしていた緑藻類の仲間が陸上に進出し、その後、コケ植物、シダ植物、裸子植物、被子植物が進化的に生まれてきたと考えられている。本川・谷本編「生物 改訂版」、啓林館 (2017) を改変。

コケ植物においては生殖機能の進化 (孢子体形成: 造卵器と造精器の獲得) と気孔 (葉の表皮に存在する小孔。2 つのソーセージ状の形をした孔辺細胞が向かい合った構造をとり、中にドーナツの穴のような構造である気孔を形成する。これを通して光合成、呼吸、蒸散の際に外部とのガス交換が行われる) の存在が認められる。孔辺細胞が膨圧運動することで、気孔の開閉が調節される。ちなみに、膨圧は溶液濃度の低い細胞外から濃度の高い細胞内に水を浸透させることにより発生する細胞膜 (細胞壁) を押す力で、細胞内の膨圧の変化による可逆的な運動を膨圧運動と呼ぶ。コケ植物の孢子には発芽して雄株の配偶体になるものと雌株の配偶体に

なるものがあり、それぞれの配偶体では造精器と造卵器が作られ、造精器で作られた精子が泳いで雌株の造卵器の卵と受精し、雌性配偶体にくっついた状態から孢子体を形成する（図 3）。また、コケ植物には、水や養分を効率的に運搬するための維管束（維管束は水を運ぶ導管を含む木部、養分の通り道である篩管を含む篩部、木部と篩部間の形成層、および繊維組織）からなり、根、茎、葉を貫いている複合組織）と呼ばれる構造は無いが、主に仮根から水分を吸収し、毛管現象と気孔からの蒸散を通じて体に水を行き渡らせて水分調節を行っている。コケ植物は複雑な構造をもつ多細胞植物で、気孔の獲得と生殖器の進化によって陸上における生存適応能力を獲得したわけであるが、その体の大きさは小さい。

陸上植物が大型化するのには、効率的に水分や同化産物を植物体内に運搬するための通導組織系の発達が欠かせない。コケ植物は無維管束植物に分類されるが、維管束をもつ植物の最古の化石が、今から約 4 億年以上前のシルル紀の岩石から発見されたクックソニアである。クックソニアの化石には気孔はなく、仮道管のような単純な通導組織が認められるに過ぎないが、植物化石の解析により、デボン紀（今から約 4 億 1000 万年前～約 3 億 6000 万年前）にはシダ類に属する陸上植物が急速に多様化したと考えられている。シダ植物や裸子植物、被子植物には維管束や気孔が発達しており、これにより植物体は水や養分を体のすみずみまで効率的に運ぶことができるようになり、大型化につながっていったとされる。種子の獲得によって裸子植物、そして子房の獲得によって被子植物の系統が発生し、陸上での種子植物の繁栄につながっていった。光合成生物（植物）の陸上化によって酸素が多く二酸化炭素の少ない大気が形成され、様々な生物の陸上進出を可能にした。

なお、地質年代については、日本地質学会のホームページ（<http://www.geosociety.jp/name/content0062.html>）を参照されたい。

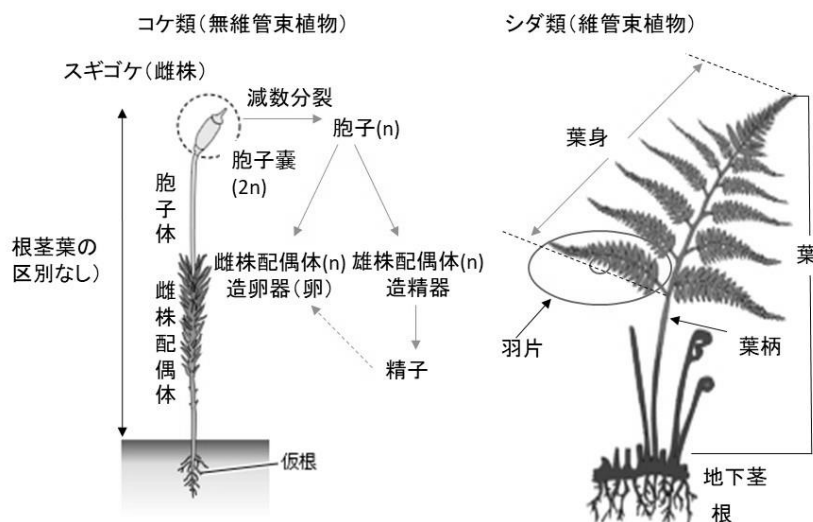


図 3. コケ植物（無維管束植物）とシダ植物（維管束植物）の形態。本川・谷本編「生物改訂版」、啓林館（2017）を改変。

4. 植物の重力応答反応

4.1. 植物の抗重力反応

これまで浮力のある水中で生活してきた藻類の体は通常柔らかくしなやかであるが、陸上に進出して地上の重力に直接さらされることによって、陸上植物は細胞壁を発達させ重力に抗する強固な体をもつようになったと考えられている。大阪市立大学・保尊隆享教授らのグループによる遠心機を用いた過重力実験および宇宙微小重力実験によって、この重力に抗する植物の体制づくりの反応を「抗重力反応」と呼ぶことが提唱されている (Hoson and Soga 2003, Hoson 2020)。

抗重力反応の性質や仕組みは、遠心機を用いた過重力環境で植物を育てることで調べられ、重力の大きさが大きくなるにつれて茎は太く短くなり強固な細胞壁が作られること、また、過重力を取り除くと、過重力によって引き起こされた反応はほぼ完全に解消されることが見い出されている。茎の重力屈性では内皮デンプン鞘細胞にあるアミロプラストによって重力を感じている〔内皮は、皮層の最も内側の中心柱（維管束より内側の部分）の外側を囲む一層の柔細胞群。茎では重力感受装置である沈降性アミロプラストと呼ばれるデンプン粒が存在することから内皮デンプン鞘細胞と呼ばれる〕。しかし、内皮細胞が失われた変異体でも抗重力反応は正常に起こり、過重力のもとでは茎が太く短くなり、強固な細胞壁を構築することから、重力屈性と抗重力反応とでは、重力を感じる仕組みが異なっていると考えられている。阻害剤によって機械的刺激の受容体（メカノレセプター）が働かないようにすると、抗重力反応が見られなくなったことから、抗重力反応では原形質膜にあるメカノレセプターで重力を感じていると考えられる。

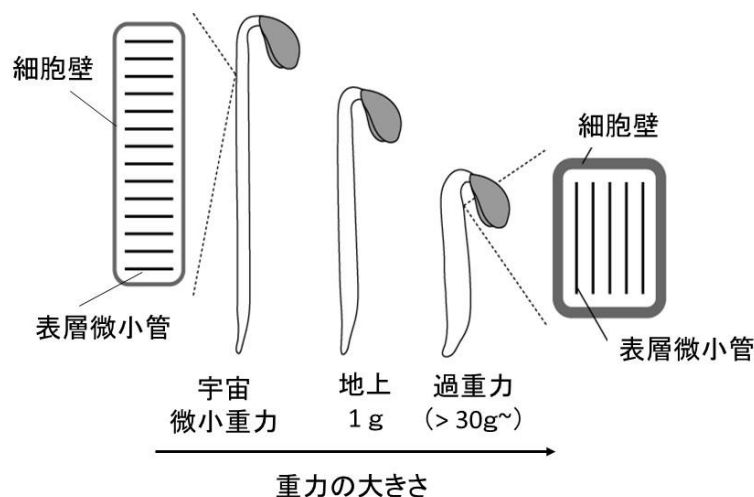


図4. 植物の抗重力反応と表層微小管配向。大阪市立大学大学院理学研究科・曾我康一博士より提供。

茎や根の伸長制御には、最終的には細胞壁を構成するセルロース繊維の配向によって規定されるが、セルロース繊維の合成方向の制御には、原形質膜の直下にある表層微小管の配向が関与する。微小管はチューブリンと呼ばれるタンパク質からなる細胞骨格の一種で、 α チューブリンと β チューブリンが結合したヘテロ二量体を基本単位として、繊維状に繋がった構造をとる。微小管にはチューブリン二量体の付加しやすい端と解離しやすい端があり、微小管ダイナミックスと呼ばれる伸長と短縮を繰り返す。この微小管に沿ってセルロース微繊維が並び、細胞壁が構築される。表層微小管が横方向に並ぶと細胞は縦方向に、縦方向に並ぶと横方向に成長する。細胞の成長する方向が変わると、結果的に茎や根の形が変化する (図 4)。重力の大きさが大きくなるにつれて、表層微小管が横方向から縦方向に向きが変わり、宇宙の微小重力のもとでは、逆に、横方向の表層微小管が増加する。細胞壁のかたさには、細胞壁多糖の量や分子量が関係しており、細胞壁多糖の量や分子量が増えると細胞壁はかたくなり、それらが減ると細胞壁は柔らかくなる。過重力下では、細胞壁多糖の分解が抑制されることにより細胞壁多糖の量や分子量が増加し、逆に、微小重力下では、細胞壁多糖の分解が活発になり、細胞壁多糖の量や分子量が減少することが示されている (Hoson and Soga 2003, Hoson 2014)。

4.2. 植物の姿勢制御

植物が陸上生活を営み始めて 4 億年以上が経過しており、この間に植物は重力の存在下で発達し、軸性をもった特徴的な形態を築きながら効率的に光や水分を吸収するように進化を遂げてきた。コケ植物では仮根を、シダ植物では地下茎から生じる根を、そして裸子植物や被子植物では根を、重力の方向に伸ばして、地表に固着して生活している。固着生活をしている植物にとってその姿勢制御は、生存にとって必須のものであるといえる。

植物は主に、光の方向や明るさ、そして重力を姿勢制御や成長・発達の制御に利用している。光や重力に応答した姿勢制御反応は、それぞれ光屈性、重力屈性と呼ばれ、これらは植物の茎や根の刺激を受けた側とその反対側での成長速度の違いに基づいた偏差成長による。このような偏差成長を説明する仮説としては、植物ホルモン・オーキシンの横移動によりもたらされるオーキシン偏差分布によるという「コロドニー・ウェント説」が古くから提唱されている (増田 1998)。

光屈性におけるコロドニー・ウェント説 (図 5) が、重力屈性においても適応されている。植物を横たえるとオーキシンが重力側 (下側) に移動し、結果、重力側のオーキシン濃度が高まる。オーキシンに対する器官の反応性は異なっており、茎ではオーキシンは細胞伸長促進効果を示すのに対して、根は茎に比べてオーキシンに対する感受性が高く、高濃度のオーキシンで成長が抑制される。そのため、茎では重力側での成長が促進されるため上方向 (負) に、根では抑制されるために下方向 (正) に屈曲するとされている。

一方、光屈性において「コロドニー・ウェント説」に対峙する仮説も提唱されている。ブルインスマ (Bruinsma) と長谷川は、刺激側と反刺激側間での偏差成長がいずれの側 (刺激側あるいは反刺激側) の、どのような成長速度の変化 (上昇あるいは減少) によるものか、そして

オーキシンの偏差分布が実際にもたらされているかを検討した。その結果、オーキシンの化学的本体であるインドール酢酸は光側と影側では偏差分布を示さず、刺激側でオーキシンの作用を阻害する物質（成長抑制物質）が増量することによって刺激側の成長速度が低下し屈曲が起こるといふ「ブルインスマ・長谷川説」を提唱している（図5）。

この「ブルインスマ・長谷川説」説が重力屈性に適応できるかが検討された結果、ダイコンやエンドウの黄化芽生えを横たえると、横たえた茎の上側の成長速度が低下することから、重力刺激による反重力側での成長抑制により茎が上方へと屈曲することが示されている（Tokiwa et al. 2006, Hasegawa et al. 2017）。この時、横たえた茎の上側で成長抑制物質が増加する。しかしながら重力屈性は普遍的な現象であるのに対し、同定された重力刺激応答性の成長抑制物質の種類は植物種によって様々である。

いずれにしても、多かれ少なかれ、オーキシンは細胞成長を制御する必須の植物ホルモンとして、特に重力や光の刺激に応答した姿勢制御において重要な役割を担っている。

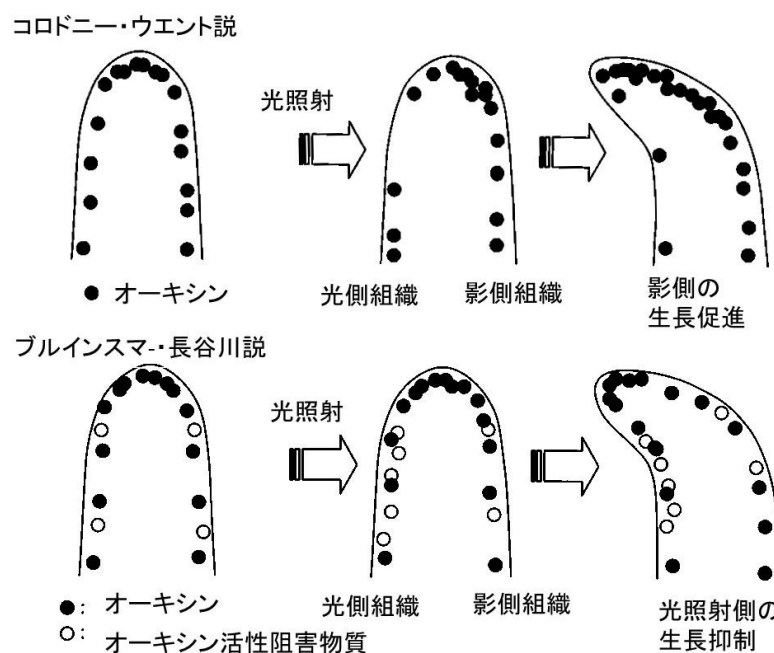


図5. 光屈性における「コロドニー・ウエント説」と「ブルインスマ・長谷川説」。コロドニー・ウエント説：植物に横方向から光を与えるとオーキシンが影側に移動する。その結果、影側にオーキシンが蓄積する。それにより、茎では影側の成長が促進されるため光方向に屈曲する。ブルインスマ・長谷川説：植物に横方向から光を与えると光側でオーキシン活性を阻害する成長抑制物質が蓄積する。それにより、茎では光側の成長が抑制されるため光方向に屈曲する。長谷川・広瀬編「最新植物生理化学」（2011）を改変。

4.3. 重力形態形成とオーキシン極性移動

植物ホルモン・オーキシン（天然型はインドール酢酸：indole-3-acetic acid）は、主に茎頂や若い葉で活発に合成され、細胞基部側の原形質膜上に偏在するオーキシン排出キャリアー PIN タンパク質の働きによって茎の中を軸に沿って基部側方向に移動し、頂端側から流れてきたオーキシンは根の先端（根冠）に到達すると、根冠に位置するコルメラ細胞で周囲に拡散し、根端から離れる方向に表皮付近を通過して根の基部方向へと輸送される（図 6）。いわゆるオーキシン噴水モデルである。この流れによってもたらされるオーキシン勾配が、様々な成長・生理過程の制御に重要であるとされる。

放射性オーキシンを茎切片の頂端側から与えると基部側方向に輸送されるのに対して、基部側から与えても頂端側へと移動しないことから、オーキシンの移動は細胞齢の勾配すなわち軸性に従った特異な移動であり、極性移動と呼ばれている。この移動は、昨年度の本紀要で紹介した通り、細胞外から細胞内へは AUX1 取り込みキャリアータンパク質を介したプロトンとの共輸送によって、そして細胞内から細胞外への排出は細胞の基底部側の原形質膜上に存在するオーキシンを排出する PIN キャリアータンパク質の働きによって制御されていると考えられている（宮本ら 2019）。

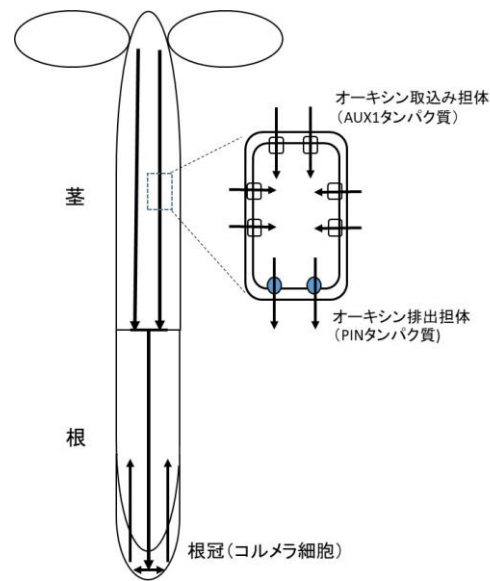


図 6. 植物体内のオーキシンの長距離輸送

筆者らは、1998 年に双子葉植物のエンドウ (*Pisum sativum* L.) と単子葉植物のトウモロコシ (*Zea mays* L.) を対象にスペースシャトル “Discovery” を利用し、STS-95 植物宇宙実験「宇宙環境下における植物の形態形成とオーキシンの極性移動に関する研究」を実施した。その結果、重力や光といった環境刺激の無い宇宙微小重力環境下、暗所で発芽・育成させたエンドウやトウモロコシの黄化芽生えは自発的形態形成 (automorphogenesis あるいは automorphosis) と呼ばれる成長・発達を示すこと、そして、オーキシン極性移動はエンドウ上胚軸では宇宙微小重力によって阻害的な、トウモロコシ幼葉鞘や中胚軸では促進的な影響を受けることが明らかとなり、自発的形態形成とオーキシン極性移動は、重力の制御下にあることが示唆された (Ueda et al. 1999, 2000 ; 宮本ら 2019)。

5. ISS 植物宇宙実験

オーキシン極性移動を介した植物の姿勢制御の機構の解明は、将来の宇宙空間での宇宙農業にも多大な貢献をするものと期待されることから、これら STS-95 植物宇宙実験および擬似微

小重力実験等の成果を進展させ、自発的形態形成の詳細とオーキシン極性移動の分子的基礎に対する重力の影響の解明を目指し、2016年5~6月と2017年3月にISS植物宇宙実験「宇宙環境を利用した植物の重力応答反応機構および姿勢制御機構の解析 (Auxin Transport)」(Ueda 2016)を実施した。ここでは、成長とオーキシン極性移動に関する結果を紹介する。

5.1. 宇宙微小重力環境下における植物の成長・発達：自発的形態形成

植物の伸長成長速度に対する宇宙微小重力 (μg) 環境の影響は様々である。STS-95植物宇宙実験においてもイネの幼葉鞘、シロイヌナズナの胚軸、ケツルアズキの根のように伸長成長が促進される場合、キュウリの胚軸や根のように伸長成長に差が認められない場合、そして黄化トウモロコシ芽生えの中胚軸および幼葉鞘、黄化エンドウ芽生えの上胚軸のように伸長成長が阻害される場合が認められている。別の実験では同じ植物種であるにもかかわらず異なる結果も得られており、地上対象との比較による宇宙実験の難しさがそこにある。

宇宙実験を経験した研究者は同じ軌道上で1g対照実験を行う必要を痛感し、人工的に1g環境を作出する遠心機(セントリフュージ)の設置が望まれていた。その要望がかなえられ、ISSの「きぼう」日本実験棟に、遠心装置を備えた培養装置(Cell Biology Experiment Facility: CBEF)が搭載された(Yano 2020)。培養容器の大きさや形状による制限があるものの、この装置を利用することによって宇宙環境下で人工1g環境と宇宙微小重力環境の生物への影響を比較することが可能となった。

筆者らが実施したCBEFを利用したISS植物宇宙実験「Auxin Transport」では、黄化エンドウ芽生えの上胚軸(epicotyl)の伸長成長は、STS-95植物宇宙実験の場合と同様、宇宙人工1g環境下に比べて宇宙微小重力環境下では阻害された(Miyamoto et al. 2019)。また、地上1g環境との比較であるが、黄化トウモロコシ芽生えの幼葉鞘(coleoptile)と中胚軸(mesocotyl)(図7右図)、いずれにおいてもSTS-95植物宇宙実験と同様にその伸長成長は阻害される傾向にあった(Miyamoto et al. 2019)。細胞伸長成長に対する宇宙微小重力の影響は、植物種、栽培条件などによって大きく影響を受けるのかもしれない。今後のさらなる検証が必要であろう。

一方、植物の形態形成は重力の影響を顕著に受ける。ISS植物宇宙実験「Auxin Transport」ではエンドウ乾燥種子を乾燥種子中の胚の向きが支持体であるロックウール表面に水平になるように播種し、宇宙環境下で給水後、CBEF内の宇宙人工1g下および宇宙微小重力環境下、暗所で3日間生育させたところ、宇宙人工1g環境下では黄化エンドウ芽生えの上胚軸および根はそれぞれ負と正の重力屈性を示して反重力方向と重力方向に伸長したのに対し、宇宙微小重力環境下では上胚軸は子葉から離れる方向に約45度傾いて、根は容器内の気中に向かって約20度傾いてまっすぐに伸長した(図7左図)。

また、トウモロコシ種子をロックウール表面に胚の向きが垂直になるように播種し、暗所で4日間生育させると、地上1g環境下では黄化芽生えの中胚軸、幼葉鞘とも反重力方向にほぼまっすぐに伸長したのに対し、宇宙微小重力下では幼葉鞘はやや湾曲して、そして中胚軸はランダムな方向に著しく屈曲して伸長した(図7右図)。いずれもSTS-95植物宇宙実験で認められ

た形態と極めて類似しており (Ueda et al. 1999, 2000)、環境刺激が無いところで形作られたこれらの成長方向の変化と湾曲・屈曲した成長形態が宇宙微小重力環境で認められるエンドウとトウモロコシの自発的な形態形成の形であるといえる。

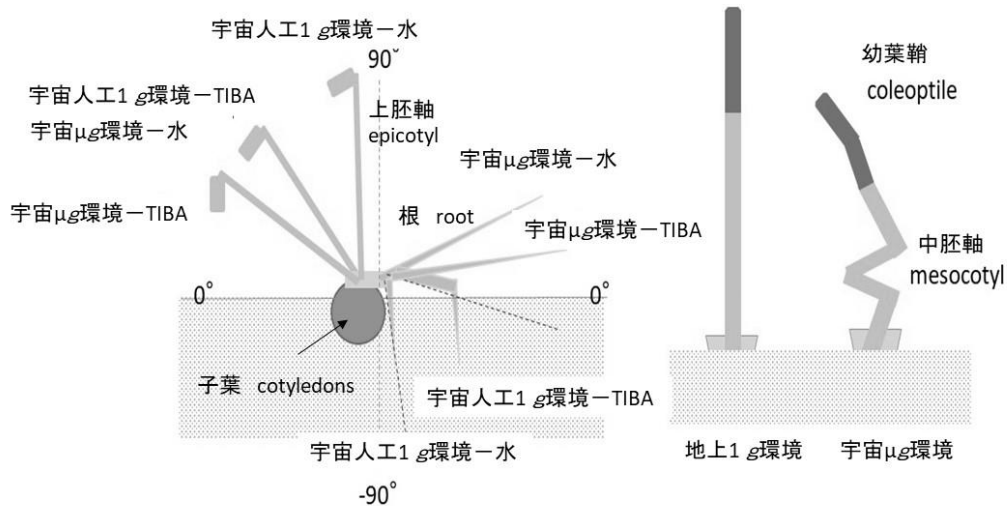


図 7. 宇宙人工 1g 環境下および宇宙微小重力環境下で育成させた 3 日齢黄化エンドウ芽生え (左) および 4 日齢黄化トウモロコシ芽生え (右) の自発的形態形成の模式図。図中、宇宙人工 1g 環境は CBEF 内の遠心機により作出した人工 1g 環境を、また、TIBA はオーキシン極性移動阻害剤である 2,3,5-トリヨード安息香酸 (TIBA) の処理を示している (Miyamoto 2020 を改変)。

5.2. 宇宙微小重力環境下の成長に対するオーキシン極性移動阻害剤の影響

宇宙微小重力環境下ではオーキシン極性移動が変化した。自発的形態形成との関係を明らかにする目的で、地上 1g 環境下においてオーキシン極性移動阻害剤である 2,3,5-トリヨード安息香酸 (TIBA)、9-ヒドロキシフルオレン-9-カルボン酸 (HFCA)、あるいはナフチルフタラミン酸 (NPA) 存在下でエンドウ種子を発芽、生育させた結果、黄化エンドウ芽生えは自発的形態形成に極めて類似の形態を示し、上胚軸の傾斜および根の気中への伸長が認められた (Miyamoto et al. 2005, Ueda et al. 2014)。しかしながら、オーキシンの作用阻害剤であるパラクロロフェノキシイソ酪酸 (PCIB) はそのような形態変化をもたらさなかった。このことは、オーキシン極性移動の低下が自発的形態形成をもたらす原因であることを示唆している。

ISS 植物宇宙実験「Auxin Transport」でも、エンドウ種子に、水に替えて TIBA を投与した影響も調べられた。TIBA (30 μ M) 存在下でエンドウ種子を発芽・生育させると、宇宙人工 1g 環境下でも黄化芽生え上胚軸の負の重力屈性や根の正の重力屈性が阻害され、自発的形態形成が表現模写された。さらに、宇宙微小重力環境ではそれぞれの屈曲角度がより小さいものになった (図 7 左図)。これらの結果は、オーキシン極性移動の攪乱が宇宙環境下における自発的形態

形成をもたらす要因であることを示すとともに、宇宙環境下において効率的な植物栽培を目指す上で成長方向を制御するケミカルレギュレーションの可能性を示すものでもある。

5.3. 宇宙微小重力環境下におけるオーキシン極性移動

筆者らによる 1998 年に実施された STS-95 植物宇宙実験や、それに関連する一連の地上基礎研究において、オーキシン極性移動も実際のところ重力の支配下にある現象であることが示唆されている。ISS 植物宇宙実験「Auxin Transport」においても、宇宙実験ならではの特殊で工夫された方法によって放射性オーキシシンを用い直接的にオーキシン極性移動に対する重力の影響の検証がなされた。

オーキシン極性移動測定実験では一般に、放射性同位体（アイソトープ）で標識したインドール酢酸を利用する。日本では放射性同位体の使用は厳しく制限され、管理区域内での厳格な使用が義務付けられているが、アメリカの法律では本実験に使用する放射性物質の濃度は問題視されないものであった。宇宙実験では溶液状態では使用できないため、STS-95 植物宇宙実験では放射性インドール酢酸を寒天に保持させる形でエッペンドルフチューブに入れて使用したが、今回は、含水ラノリンに溶解し、凍結したものをオーキシン極性移動実験に使用した。すなわち、放射性オーキシシンを溶解させた含水ラノリン（lanolin：薬剤を投与したりする場合に、薬剤の溶解・保持に使用されている羊の毛油のこと。一定量の水と混合した状態で使用することが多い）をクライオチューブ（凍結保存可能なチューブ）の底に一定量入れて凍結し、これを軌道上で溶解し、これに切片をその頂端側を下にして挿し入れ、一定期間、放射性オーキシシンを移動させた後、クライオチューブごと凍結し、凍らせたままの状態ですぐ地上および実験室まで持ち帰り、他端に移動・蓄積した放射性オーキシシンを定量するというものであった。凍結融解の影響、ラノリンの含水率、凍結融解ラノリンの硬さなどの検討にはかなりの時間を費やした。ISS 内で極性移動実験に供された試料は、MERFI (Minus Eighty-Degree Celsius Laboratory Freezer for ISS) と呼ばれる -95°C の凍結保存容器中に移され固定された。凍結固定された試料は、回収カプセルで地上に帰還し、融解することなく凍結状態で保ったまま無事、大阪府立大学まで輸送された。長さ 20 cm、直径 10 cm 程度の円筒形の輸送容器に詰められた凍結試料が、ドライアイスがぎっしりと詰まったおよそ 1m 立方の発泡スチロールに梱包されて届いたのには驚かされたものである（図 8）。

地上基礎実験において明らかにされているように、黄化エンドウ芽生えの上胚軸の子葉側と反子葉側ではオーキシン極性移動に偏りがあることから、ドライアイス上で融解させることなく、子葉側と反子葉側に切り分けた。それぞれについてオーキシン極性移動を調べた結果、地上あるいは宇宙人工 1 g 環境、宇宙微小重力環境、いずれの重力環境においても上胚軸のオーキシン極性移動は反子葉側に比べて子葉側で大きく、また、宇宙微小重力環境下で育てると子葉側、反子葉側、いずれにおいてもオーキシン極性移動の低下が認められた。また、TIBA を処理するとオーキシン極性移動が低下し、宇宙微小重力環境下では TIBA と宇宙微小重力環境との相互作用が認められた。オーキシン極性移動の阻害と自発的形態形成の屈曲角度との間に

は高い正の相関があった。その相関関係は子葉側で極めて顕著であったことから、黄化エンドウ芽生えでは、重力は特に子葉側のオーキシン極性移動に影響して重力応答反応を制御しているものと推察された (Miyamoto et al. 2019, 宮本ら 2020)。

一方、黄化トウモロコシ芽生えでは中胚軸に比べて幼葉鞘のオーキシン極性移動能が高いことから、幼葉鞘と中胚軸からなる切片を用いてオーキシン極性移動に対する宇宙微小重力環境の影響を調べた。その結果、幼葉鞘節で一旦極性移動されたオーキシンの蓄積が認められること、そして、地上 1g 対照に比べて宇宙微小重力環境下で生育させたものでは両器官のオーキシン極性移動が大きいことが認められ、本 ISS 植物宇宙実験において STS-95 植物宇宙実験の結果が検証された (Miyamoto et al. 2019, 宮本ら 2020)。

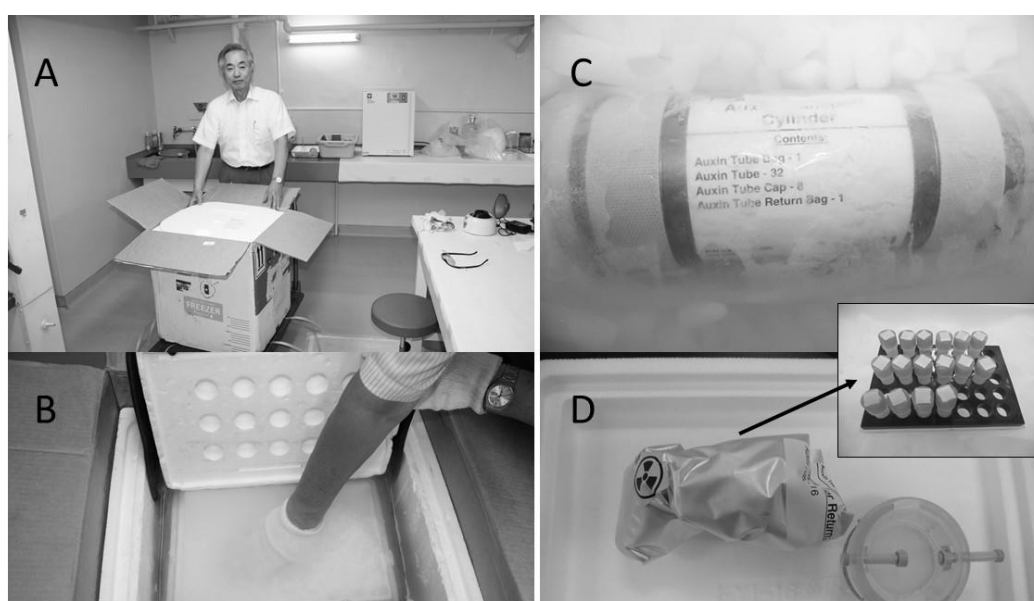


図 8 オーキシン極性移動実験試料 A:大阪府立大学内の放射性物質取り扱い管理区域内の実験室に運び込まれた凍結試料。一緒に写っているのは、PI (Principal Investigator: 研究代表者) の上田純一名誉教授; B: 梱包を解いた状態—発泡スチロール製の箱の中にはドライアイスに埋もれた状態の凍結運搬用バックが入れている; C: 輸送容器; 凍結運搬用バックから取り出された輸送容器; D: 輸送容器から取り出されたオーキシン極性移動実験試料。アルミ製の袋の中に、内枠の写真で示すオーキシンを極性移動させた切片を含むチューブが入っている。

オーキシン極性移動に対する STS-95 植物宇宙実験の結果が、エンドウ、トウモロコシいづれにおいても本 ISS 植物宇宙実験において検証された。これらの結果は、重力は黄化エンドウ芽生えでは促進的に、黄化トウモロコシ芽生えでは抑制的にオーキシン極性移動を制御していることを意味している。この重力の影響の違いが何に基づくものかは定かでないが、植物種の違いや器官の違い、あるいは実験条件の違いによるのかもしれない。

6. 重力によるオーキシン極性移動制御の分子機構

オーキシン極性移動に関する分子レベルの研究は、1991年に岡田清孝博士らによって報告されたシロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) の *pin-formed* (*pin*) 突然変異体を対象とした花形態形成に関する研究から飛躍的に発展した (Okada et al. 1991)。ちなみに、斜体小文字表記の *pin-formed* は、斜体大文字表記する *PIN-FORMED* (*PIN*) 遺伝子に変異があることを意味し、正体表記は、その遺伝子の産物、すなわちタンパク質を意味している。Max Planck 研究所の K. Palme らはタギング法によって *pin* 突然変異体様の形質転換体を得て、シロイヌナズナの *PINI* 遺伝子 (*AtPIN1:At* はシロイヌナズナを意味している) の分離に成功した (Gälweiler et al. 1998)。*pin* 突然変異体はオーキシン極性移動が著しく低下しているという特徴を有しており、さらに *AtPIN1* 遺伝子産物のポリクローナル抗体を用いた研究によって、シロイヌナズナ花茎の通導組織を形成する柔組織細胞の基底側原形質膜に *AtPIN1* タンパク質が特異的に局在していることが示されたことから (Okada et al. 1991, Gälweiler et al. 1998)、これがオーキシン極性移動においてオーキシンを細胞外に排出する重要なキャリアータンパク質であることが明らかにされた (図 6)。また、オーキシン極性移動においてオーキシンを細胞内へ取り込むためのキャリアータンパク質をコードしている *AtAUX1* 遺伝子の存在も明らかとなっているが、*PIN* タンパク質がオーキシン極性移動に特に重要であるとされている。

筆者らは特にオーキシン極性移動に関係する排出キャリアー *PIN* タンパク質をコードする遺伝子の発現や遺伝子産物の動態に宇宙微小重力環境がどのように影響しているかを明らかにするために、リアルタイム定量 PCR 法および *PIN* タンパク質に対するポリクローナル抗体を用いたウエスタンブロット解析や免疫組織化学的手法を導入して、宇宙微小重力環境の影響を調べている。現在解析途中であるが、オーキシン排出キャリアー *PIN* タンパク質の細胞内局在が、特に重力の影響を受けているという結果が得られつつある。

「植物の姿勢制御には重力によって制御されるオーキシン極性移動が密接に関係している」という我々が提唱している仮説は、今般の ISS 宇宙実験によって検証されたものと考えられる。現在、宇宙微小重力環境における遺伝子発現に対する影響の解析に加え、機器分析による内生オーキシンを含む網羅的植物ホルモン分析を進めると共に、マイクロアレイを用いた網羅的遺伝子発現解析を実施している。その解析結果については、後日改めて報告したいと考えている。

7. 宇宙進出と閉鎖生態系生命維持システム

地球から約 38 万 km 離れた月への、さらには約 7,800 万 km 離れた火星への有人ミッションが計画されている。その後には、火星移住という壮大な計画もある。現在の飛行技術では火星の往復飛行のみで約 15 か月を要するとされている。成人男性一人が通常の活動をするために必要な一日当たりのエネルギーである 2,800 kcal を得るには、乾燥重量で食料 0.62 kg、水 3.08 kg、呼吸に必要な酸素 0.82kg が必要と試算されており、これを長期的に賄うには、生存に不可欠な食料の生産、空気や水の浄化、物質リサイクルなどを閉鎖環境内で行う生命維持システム (Controlled Ecological Life Support System : CELSS) が必要となる。その中で完全物質循環シス

テムを構築し、宇宙農業システムを確立することが課題となる。図9に長期の有人宇宙活動を支えるための完全物質循環システムの概念図を示す。

植物栽培を人工光あるいは太陽光を利用した閉鎖系で行うにしても、閉鎖生態系生命維持システムという空間とエネルギーが極めて制限された環境の中で、栽培に適した植物種の選定、植物栽培に適した環境、効率的にエネルギーや空間を利用する栽培法（例えば吊り下げ栽培など）を作り出すことなどが急務な課題と考えられる。例えば、吊り下げ栽培法では葉物野菜の栽培は可能であるが、重力屈性が光屈性に勝るような植物種の栽培は困難である（Kitaya et al. 1992）。

これまでに述べてきたように、宇宙微小重力環境下での植物の姿勢は、オーキシン極性移動を司るキャリアタンパク質の制御を介したオーキシン極性移動によって制御されている。閉鎖生態系生命維持システムを利用した植物栽培において宇宙で効率的に植物栽培する方法を確立するのに、本研究で明らかにされたオーキシン極性移動制御分子の分子遺伝学的制御やオーキシン極性移動のケミカルレギュレーションに関する知見が有用となるものと期待される。

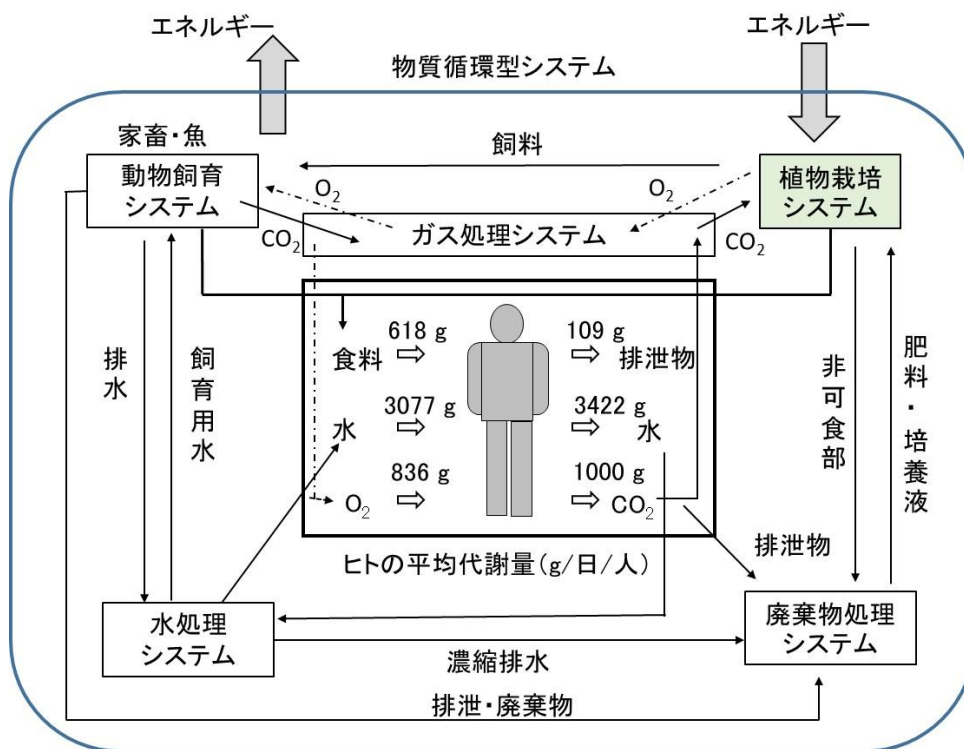


図9. 長期の有人宇宙活動を支えるための完全物質循環システムの概念図

[北宅善昭：長期有人宇宙活動を支える植物：植物科学最前線 11: 90 (2020) を改変]

8. NASA ケネディースペースセンターでの射場作業

宇宙実験の機会は限られており、今般のISS植物宇宙実験も綿密な実験計画、準備作業の上で行われた。宇宙実験操作は宇宙飛行士が行うため、重力の無い環境での作業の手順の確定に、

また、実験に使用する容器・器具の適合性や安全性の検討などに多くの時間を要したが、これには STS-95 植物宇宙実験の経験が役立てられた。今回は宇宙人工 1 g 環境が宇宙微小重力環境の対照となるため、STS-95 植物宇宙実験の時のような、NASA ケネディスペースセンターでの地上対照実験はなく、実験資材・試料を乾燥、あるいは冷蔵や凍結状態で引き渡し、打ち上げを待たずに帰国するというスケジュールであった。ISS へは 2 回に分けて、2016 年にはスペース X8 号機によって、2017 年にはスペース X10 号機によって資材が運ばれた。帰国後しばらくして無事にスペース X8 号機とスペース X10 号機の打ち上げが成功したことを聞いて安堵したことを覚えている。

2016 年 5～6 月と 2017 年 3 月の 2 回に分けて、順調に ISS 内での実験が行われた。実際の実験時には筆者らは、JAXA 筑波宇宙センターの管制室のモニターでその作業を見守った。実に巧みに宇宙飛行士によって実験がなされ、試料は手順通りに、回収カプセルによって地上に帰還し、無事に大阪府立大学と JAXA 筑波宇宙センターに届けられた。

時代の変化か、STS-95 植物宇宙実験の時と比べ、今回滞在したときの NASA のセキュリティーは数段厳しいものであり、一人で実験室のある建物以外に行くことも制限された。建物から駐車場まで道を外して歩くものなら、縁石の陰に潜むワニに危うく食べられるところであった。体長 1m 足らずの子供のワニとはいえ初めて威嚇する声を聴いたのもいい思い出である。ケネディスペースセンター周辺は、日本では見ることのできない野生のペリカンにも会える自然豊かなところである。アメリカの宇宙開発の歴史を示す一般向けのケネディスペースセンターもあり、宇宙に興味をもつ人には是非訪れてほしい場所である。



図10.. フロリダのココアビーチの栈橋で出会ったペリカン（左）と NASA 基地内の縁石に潜むワニの子供（右）

9. 宇宙環境を利用する生命科学の展望（将来）

植物は地球上のすべての生物のエネルギーを生産する生産者として、生命維持に必要なことを我々はよく知っている。地球外での長期の人類活動では生命維持のために、植物の生産性とその持続性を向上させることが重要になる。本稿で示した宇宙植物科学の基礎研究は、植物ホ

ルモン動態を介した植物の成長・発達のケミカルレギュレーションや生物環境工学への適用などに寄与し、人類の宇宙環境利用を可能にするだけでなく、地球上における生態系・食糧問題への解決に繋がるものと期待される。

宇宙環境を利用する生命科学の方向性は、地球上で誕生し、進化・発展してきた生物の地球環境刺激に対する反応性のメカニズム（本質）を解明する視点、あるいは近い将来人類が宇宙で生存するために必須な食糧としての生物生産のための理論と技術を確立する視点、そして地球外生命の存在の可能性を探索によって明らかにする視点に大別することができる。このような宇宙科学分野の学問を進展させるためには、現在の学校教育、社会教育において、宇宙や生物を意識した教育プログラムを構築することが是非とも必要である。

謝辞

本稿で紹介した研究成果の一部は、JAXA の The Japan Experiment Module (JEM) utilization program の支援を受けて実施された、ISS 植物宇宙実験「宇宙環境を利用した植物の重力応答反応機構および姿勢制御機構の解析」によるものである。この場をお借りして感謝の意を表す。

参考図書・引用文献等

・参考図書

「IGE シリーズ 28 宇宙植物科学の最前線—Perspective of Plant Research in Space—」、東北大学 遺伝生態研究センター (2000)

「新しい植物科学 環境と食と農業の基礎」、神阪盛一郎・谷本英一共編、培風館 (2010)

「宇宙植物科学、30年の歩みと将来」、一般社団法人日本宇宙生物科学会創立 30 周年記念シンポジウム～未来への飛翔～、高橋秀幸 (2016)

「最新植物生理化学」、長谷川宏司・広瀬克利編、大学教育出版 (2017)

「生物 改訂版」、本川達夫・谷本英一編、啓林館 (2017)

・引用文献

北宅善昭 (2020) 「長期有人宇宙活動を支える植物」、植物科学の最前線 *BSJ-Review*11A: 90-105.

増田芳雄 (1998) 「環境要因による植物の成長制御」、人間環境科学 7: 17-30.

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—」、植物科学の最前線 *BSJ-Review* 11A: 47-59.

宮本健助・山本良一、上田純一 (2019) 「国際宇宙ステーション(ISS)と植物宇宙実験 (その 1) -STS-95 植物宇宙実験を中心として—」、人間環境科学 26: 15-35.

矢野幸子 (2020) 「植物科学と宇宙実験—シャトル実験、ISS 実験、有人宇宙探査—」、植物科学の最前線 *BSJ-Review* 11A: 106-119.

Gälweiler, L., Guan, C., Müller, A., Wisman, E., Mendgen, K., Yephremov, A., Palme, K (1998) Regulation

- of polar auxin transport by AtPIN1 in *Arabidopsis* vascular tissue. *Science* 282: 2226–2230.
- 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. (2003) New aspects of gravity responses in plant cells. *Int. Rev. Cytol.* 229: 209-224.
- 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.
- Kitaya, Y., Kiyota, M., Imanaka, T., Aiga I. (1992) Growth of vegetables suspended upside down. *Acta Horticulturae* 303: 79-84.
- 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 1 g conditions: Relevance to the International Space Station experiment. *Life Sci. Space Res.* 20: 1–11.
- Okada, K., Ueda, J., Komaki, M.K., Bell, C.J., Shimura, Y. (1991) Requirement of auxin polar transport system in early stage of *Arabidopsis* floral bud formation. *Plant Cell* 3: 677–684.
- 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.
- 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., Yuda, T., Hoshino, T., Sato, K., Fujii, S., Kamigaichi, S., Izumi, R., Ishioka, N., Aizawa, S., Yoshizaki, I., Shimazu, T., Fukui, K. (2000) STS-95 space experiment for growth and development, and auxin polar transport. *Biol. Sci. Space* 14: 47-57.

・ オンライン文献

日本地質学会 : <http://www.geosociety.jp/name/content0062.html> (2020年3月17日)

Catalina Sky Survey, The University of Arizona, College of Science, Lunar & Planetary Laboratory:

<https://catalina.lpl.arizona.edu/> (2020年3月17日)

Event Horizon Telescope : <https://eventhorizontelescope.org/> (2020年3月17日)

Hayabusa 2 Project : <http://www.hayabusa2.jaxa.jp/> (2020年3月17日)

JAXA ISS : <http://iss.jaxa.jp/iss/> (2020年3月17日)

JAXA HIIA : http://www.jaxa.jp/projects/rockets/h2a/index_j.html (2020年3月17日)

NASA, Investigation html?#id=1730 : https://www.nasa.gov/mission_pages/station/research/

experiments/explorer/Investigation.html?#id=1730; Ueda J; Studies on gravity-controlled growth and development in plants using true microgravity conditions (2020年3月17日)

NASA, lunar-gateway : <https://www.nasa.gov/topics/moon-to-mars/lunar-gateway> (2020年3月17日)