

平成21年 6月16日現在

研究種目：基盤研究 (B)  
 研究期間：2006～2008  
 課題番号：18380012  
 研究課題名 (和文) C<sub>4</sub>植物における塩ストレス障害発現機構と耐塩性機構の解明  
 研究課題名 (英文) Mechanism of salinity stress effects and tolerance  
 in C<sub>4</sub> plants  
 研究代表者  
 三宅 博 (MIYAKE HIROSHI)  
 名古屋大学・大学院生命農学研究科・教授  
 研究者番号：60134798

研究成果の概要：塩ストレスは作物の生産を低下させる重要な環境問題である。本研究は塩ストレスに強いといわれるC<sub>4</sub>植物の耐塩性を調べ、C<sub>3</sub>植物である作物への応用をめざす。成長で比較するとC<sub>4</sub>植物の方が耐塩性が強かったが、その原因の一つは蒸散量が少なく、塩の取り込みが少ないことであった。またC<sub>4</sub>植物は2種類の葉緑体を持つが、そのうちの維管束鞘葉緑体は耐塩性を示した。したがって、今後は維管束鞘葉緑体の耐塩性機構を明らかにすることが必要である。

## 交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2006年度	7,200,000	2,160,000	9,360,000
2007年度	6,500,000	1,950,000	8,450,000
2008年度	1,500,000	450,000	1,950,000
年度			
年度			
総計	15,200,000	4,560,000	19,760,000

研究分野：超微形態学

科研費の分科・細目：農学、作物学・雑草学

キーワード：塩ストレス、光合成、C<sub>4</sub>植物、電子顕微鏡、微細構造、葉緑体

## 1. 研究開始当初の背景

塩ストレスは作物の生産を低下させる重要な環境問題である。作物の耐塩性を向上させる方法を開発するためには、障害発現の機構を明らかにするとともに、植物間にみられる耐塩性の種間差の要因を明らかにすることが重要である。C<sub>4</sub>植物はC<sub>3</sub>植物よりも耐塩性が強いといわれているが十分な実験データによる裏付けはなされていない。またC<sub>3</sub>植物のイネでは、塩ストレスによって葉緑体のチラコイドに障害が現れ、障害発生には活性酸素、特に過酸化水素が関与していることが明らかになっている。いっぽう、C<sub>4</sub>植物であ

るトウモロコシには2種類の葉緑体が存在するが、塩ストレスによって葉肉葉緑体のみチラコイドの障害が現れる。維管束鞘葉緑体にはほとんど障害は現れないが、本来形成されないグラナが形成されてくる。しかしその機構は明らかでなく、また他のC<sub>4</sub>植物についてはほとんど調べられていない。

## 2. 研究の目的

まず複数のC<sub>3</sub>植物とC<sub>4</sub>植物について塩ストレスの影響を調べ、C<sub>4</sub>植物は本当に耐塩性が強いのかを明らかにする。つぎに耐塩性の種間差を調べ、種間差の要因を明らかにする。

さらにさまざまなC<sub>4</sub>植物の葉緑体微細構造に及ぼす塩ストレスの影響を明らかにし、障害発現の種間差を明らかにする。これらの結果に基づき、作物における塩ストレス障害発現機構および耐塩性機構について考察する。

### 3. 研究の方法

植物材料としておもにイネ科の食用作物および飼料作物を用いたが、一部双子葉類も用いた。C<sub>3</sub>植物についてはイネとオオムギを用いた。イネは感受性品種の日本晴と耐塩性品種のPokkaliを用いた。C<sub>4</sub>植物については、維管束鞘葉緑体のグラナが欠損するNADP-ME型でイネ科のセンチピートグラス、トウモロコシ、バヒアグラス、ヒエ、モロコシ、*Eriachne aristidea*、双子葉類のスベリヒユ、センニチコウ、グラナを形成するNAD-ME型のウィーピングラブグラス、キビ、シコクビエ、バミューダグラス、双子葉類のハゲイトウ、PCK型のギニアグラス、ノシバおよびローズグラスを用いた。

(1) 1~3週間生育させた植物に0~300 mMのNaClを7日間処理し、成長量を比較した。成長速度の異なる植物を比較するために、7日間の処理期間中の地上部の成長量を無処理区の成長量に対する相対値で表す相対成長量で示した。また原子吸光光度計で地上部のNaとKの含量を測定した。

(2) 無処理区と塩ストレス処理区の植物の光合成速度と蒸散速度を、CO<sub>2</sub>濃度を変化させながら光合成蒸散速度測定装置LCpro+(ADC BioScientific社製)で測定し、葉内のCO<sub>2</sub>濃度(Ci)を算出した。

(3) 無処理区と塩ストレス処理区の植物について、常法により葉組織を固定・包埋し、ウルトラミクロトーム EMUC6r(Leica社製)にて超薄切片を作製し、電子顕微鏡で微細構造を観察した。

### 4. 研究成果

(1) 塩ストレスによる成長抑制の程度には種間差が見られたが、C<sub>4</sub>植物よりもC<sub>3</sub>植物で成長抑制が顕著であった。使用した植物種の成長量をまとめた平均値で比較すると、明ら

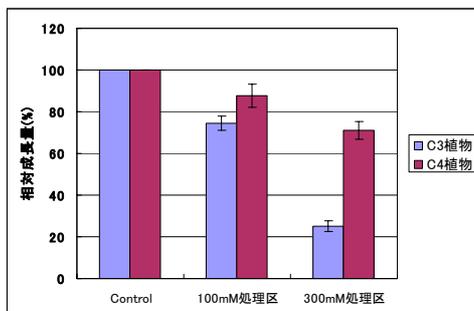


図1 塩ストレス処理をおこなったC<sub>3</sub>植物とC<sub>4</sub>植物の相対成長量

かにC<sub>4</sub>植物の方が相対成長量が大きく、耐塩性が強かった(図1)。

Na含量と相対成長量の相関を見ると(図2)、両者には高い負の相関が認められ、塩感受性の種間差は、Naの吸収量の違いによると考えられた。したがってC<sub>4</sub>植物の方が耐塩性を示すのは、Naの吸収量が少ないためと考えられた。なお、C<sub>3</sub>植物とC<sub>4</sub>植物に

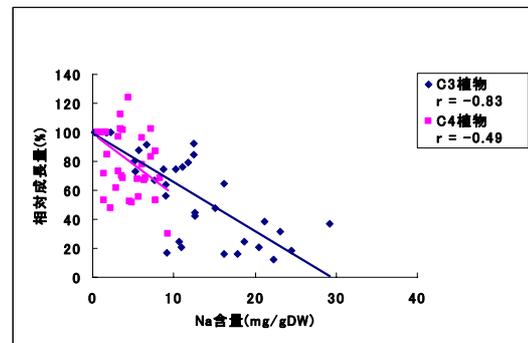


図2 Na含量と相対成長量の相関

ついて別々に近似直線を作成すると、C<sub>4</sub>植物の方が傾きが大きくなる傾向があり、同量のNaを吸収した場合はC<sub>4</sub>植物の方が感受性が高い可能性がある。しかし、C<sub>4</sub>植物のデータは低Na含量域に集まってしまうので、さらに高濃度の塩を処理して検討する必要がある。

(2) C<sub>3</sub>植物のイネ(日本晴)とC<sub>4</sub>植物のシコクビエを用いて、気孔開度の影響を排除して光合成速度に対するCO<sub>2</sub>濃度の影響を調べるために、純光合成速度(A)と葉内CO<sub>2</sub>濃度(Ci)の関係を調べた(図3)。

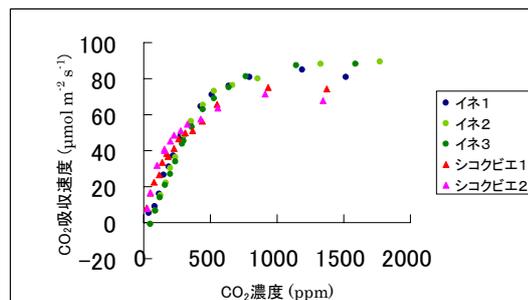


図3 イネ(C<sub>3</sub>植物)とシコクビエ(C<sub>4</sub>植物)における純光合成速度(A)と葉内CO<sub>2</sub>濃度(Ci)との関係

異なった時期の数個体について測定したが、種ごとのA-Ciの関係は一定であった。Ciが低い領域ではシコクビエの方が光合成速度が高いが、400 ppm付近で逆転し、Ciが高くなるとイネの方が光合成速度が高くなり、典型的なC<sub>3</sub>植物とC<sub>4</sub>植物の特徴を示した。野外CO<sub>2</sub>濃度に相当する380 ppmCO<sub>2</sub>条件下で測定すると、C<sub>4</sub>植物5種類の純光合成速度の平均値は52 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> S<sup>-1</sup>、Ciは188 ppm

であり、イネの純光合成速度の平均値は  $45 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ S}^{-1}$ 、 $C_i$ は 287 ppmであった。また  $C_4$ 植物の方が気孔コンダクタンスが小さく、蒸散量が少なかった。

イネに 300 mMのNaClを処理すると、処理1日目では、380 ppmの外気 $\text{CO}_2$ 条件における光合成速度に変化は見られなかったが、A-Ciの関係を見るとすでに飽和光合成速度は低下していた。さらに処理5日目では、初期勾配も低下した(図4)。 $C_3$ 植物のA-Ci曲線については、初期勾配はRuBPカルボキシラーゼの活性を示し、飽和値は電子伝達系の

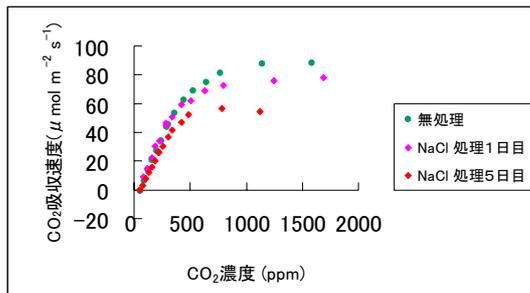


図4 300 mMのNaClを処理したイネ( $C_3$ 植物)における純光合成速度(A)と葉内 $\text{CO}_2$ 濃度( $C_i$ )との関係

活性を示すといわれる。したがって、処理1日目では見かけの光合成速度に影響はないものの、すでに電子伝達系に障害が現れていると推察される。さらに5日目にはRuBPカルボキシラーゼの活性も低下したと考えられる。これらの結果は、イネ葉緑体への塩ストレスの影響は、電子伝達系の場合であるチラコイドに最初に現れるとする電子顕微鏡観察の結果と一致している。

$C_4$ 植物であるシコクビエに300 mMのNaClを処理したところ、処理後1日目ですでに見かけの光合成速度は  $41$  から  $36 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ S}^{-1}$ に低下したが、 $C_i$ も 158 ppmから 136 ppmに低下した。そこでA-Ci曲線から $C_i=200$  ppmにおける光合成速度を算出したところ、いずれの光合成速度も  $46 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ S}^{-1}$ で

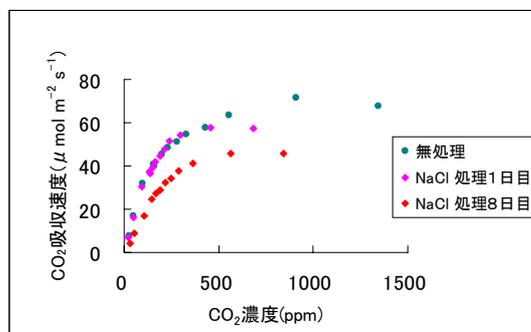


図5 300 mMのNaClを処理したシコクビエ( $C_4$ 植物)における純光合成速度(A)と葉内 $\text{CO}_2$ 濃度( $C_i$ )との関係

差はなかった。したがって1日目の光合成速

度の低下は気孔閉鎖によるものと考えられた。

しかしA-Ciの関係を調べると、1日目ですでに飽和光合成速度は低下していた(図5)。処理8日目になると、初期勾配も低下していた。 $C_4$ 植物では葉肉細胞と維管束鞘細胞の2つの細胞にまたがって光合成が完結するため、A-Ci曲線の解釈についてはまだ十分な研究がなされていないが、初期勾配についてはPEPカルボキシラーゼの活性を反映していると考えられている。したがって処理8日目にはPEPカルボキシラーゼの活性が低下しているものと考えられる。飽和光合成速度については、RuBPカルボキシラーゼの活性、電子伝達系の活性、PEPの再生速度など、さまざまな要因が関与すると考えられているが、 $C_4$ 植物の塩ストレス障害はまず葉肉葉緑体のチラコイドに現れるとする電子顕微鏡観察の結果から考えて、処理1日目ですでに観察された飽和光合成速度の低下は、電子伝達系の障害を反映していると推察される。

光合成蒸散測定装置を用いてA-Ci曲線を作成することにより、光合成速度に変化が見られない場合でも飽和光合成速度の低下から障害の発現を知ることができた。また見かけの光合成速度が低下している場合でも、200 ppm付近の同じ $C_i$ における光合成速度を比較することによって、光合成速度の低下が気孔閉鎖によるものであるのか、葉緑体の機能低下によるものであるのかを判定することができた。

(3)  $C_4$ 植物に500 mMのNaClを処理し、電子顕微鏡で葉の微細構造を観察したところ、5日目にはすべての植物種で葉肉葉緑体に障害が現れた。図6にNADP-ME型の*Eriachne aristidea*の例を示した。葉肉葉緑体のチラコイドが膨潤しており、イネの葉緑体で観察されている典型的な塩ストレス障害が現れた(図6B、矢印)。このような障害は、これまでの研究結果から活性酸素、特に過酸化水素によって引き起こされると考えられる。

いっぽう維管束鞘葉緑体には障害はほとんど現れなかったが、NADP-ME型では本来ほとんど形成されないグラナが(図7Aのg)塩ストレス処理によって発達し、グラナは厚くなりかつ数も増加した(図7Bのg)。グラナの発達は、今回観察したすべてのNADP-ME型 $C_4$ 植物で確認された(表1)。NADP-ME型のトウモロコシにおいて、塩ストレスの障害は葉肉葉緑体のみ現れ、いっぽう維管束鞘葉緑体では本来形成されないグラナが発達することがわれわれの以前の研究で明らかになっているが、今回観察したすべてのNADP-ME型 $C_4$ 植物でも同様の結果が得られた。とくに双子葉類のNADP-ME型 $C_4$ 植物でも同様の結果が得られたことは

興味深い。このような塩ストレス応答反応は

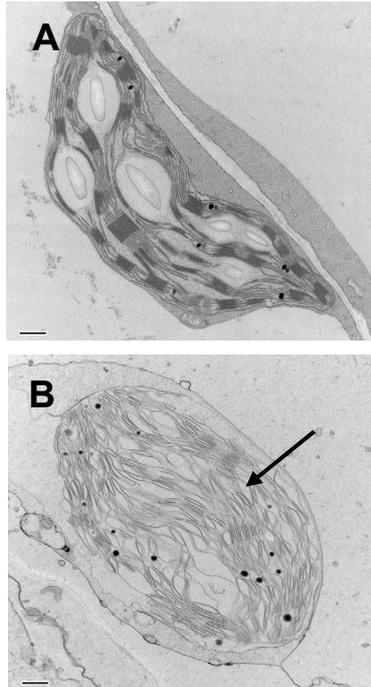


図6 *Eriachne aristidea*の葉肉葉緑体における塩ストレス障害  
A: 無処理区, B: 500 mM NaCl 5日間処理, 矢印: チラコイドの膨潤. スケールは 0.5 $\mu$ m.

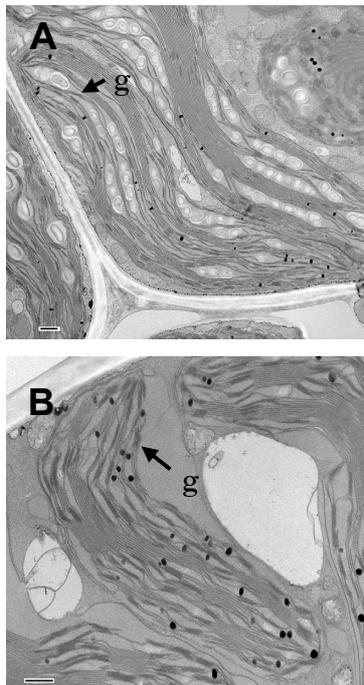


図7 *Eriachne aristidea*の維管束鞘葉緑体における塩ストレスの影響  
A: 無処理区, B: 500 mM NaCl 5日間処理, g: グラナ. スケールは 0.5 $\mu$ m.

NADP-ME型に共通のものと考えられる。

これまでの研究によって、塩ストレスによる葉緑体の障害は活性酸素によって引き起

こされると考えられている。グラナを欠損し、光化学系 II の活性が低い維管束鞘葉緑体では活性酸素の生成が少ないため、塩ストレス障害を受けにくいと考えられる。

表1 塩ストレスによるNADP-ME型C<sub>4</sub>植物における維管束鞘葉緑体のグラナの発達

\*\*は P=0.01 で有意差があることを示す。

種名	チラコイド数/グラナ	
	無処理区	NaCl 処理
イネ科		
センチピートグラス	2.6 $\pm$ 0.1	4.7 $\pm$ 0.1**
パヒアグラス	3.4 $\pm$ 0.1	5.6 $\pm$ 0.1**
ヒエ	3.3 $\pm$ 0.1	3.7 $\pm$ 0.1**
モロコシ	2.2 $\pm$ 0.0	4.8 $\pm$ 0.2**
<i>Eriachne aristidea</i>	3.2 $\pm$ 0.1	4.4 $\pm$ 0.1**
双子葉類		
センニチコウ	2.3 $\pm$ 0.1	3.6 $\pm$ 0.1**
マツバボタン	2.4 $\pm$ 0.0	3.4 $\pm$ 0.1**

ところが、維管束鞘葉緑体にグラナを持つNAD-ME型およびPCK型C<sub>4</sub>植物に塩ストレス処理をおこなったところ、予想に反してNADP-ME型と同様に葉肉葉緑体に顕著な障害が現れ、維管束鞘葉緑体にはほとんど障害が現れなかった。また、これらのC<sub>4</sub>植物の維管束鞘葉緑体は本来グラナを持っているが、塩ストレスによってグラナがさらに発達する傾向が認められた。したがって、C<sub>4</sub>植物ではいずれのサブタイプにおいても塩ストレスに対し葉肉葉緑体の感受性が高く、また維管束鞘葉緑体ではグラナの発達が誘導されることが明らかになった。

#### (4) 総括

成長で見ると、C<sub>4</sub>植物はC<sub>3</sub>植物よりも明らかに耐塩性が強かった。その原因のひとつとしてC<sub>4</sub>植物では蒸散量が少なく、Naの取り込み量が少ないことが考えられる。またC<sub>4</sub>植物はサブタイプに関係なく、葉肉葉緑体の方が塩ストレスに弱く、また維管束鞘葉緑体は塩ストレスによってグラナの発達が誘導される。グラナのあるNAD-ME型やPCK型でも維管束鞘葉緑体は障害を受けにくいこと、また塩ストレスによってグラナを形成したNADP-ME型においても、その後の障害が現れないことから、維管束鞘葉緑体にはなんらかの活性酸素除去機構が備わっていると考えられる。また維管束鞘葉緑体のグラナ形成は、葉肉葉緑体が障害を受けたことに対する適応反応と考えられる。すなわち、塩ストレスを受けたC<sub>4</sub>植物では、維管束鞘葉緑体単独

でC<sub>3</sub>型の光合成をおこなっている可能性がある。今後塩ストレスを受けた維管束鞘葉緑体の機能を明らかにすることによって、植物の新しい耐塩性機構の発見につながる事が期待できる。

5. 主な発表論文等  
(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 10 件)

- 1) Ferdose J, Kawasaki M, Taniguchi M, Miyake H. (2009) Differential sensitivity of rice cultivars to salinity and its relation to ion accumulation and root tip structure. *Plant Production Science* 12: (in press) 査読有
- 2) Yamane K, Mitsuya S, Kawasaki M, Taniguchi M, Miyake H. (2009) Antioxidant capacity and damages caused by salinity stress in apical and basal regions of rice leaf. *Plant Production Science* 12: (in press). 査読有
- 3) 前田英三・三宅博 (2009) X線マイクロCT スキャナによる日本型イネ下位枝梗着生部における穂首維管束走向の非破壊的測定. *日本作物学会紀事* 78 (3): (in press) 査読有
- 4) Omoto E, Kawasaki M, Taniguchi M, Miyake H. (2009) Salinity induces granal development in bundle sheath chloroplasts of NADP-malic enzyme type C<sub>4</sub> plants. *Plant Production Science* 12: 199-207. 査読有
- 5) Kobayashi H, Yamada M, Taniguchi M, Kawasaki M, Sugiyama T, Miyake H. (2009) Differential positioning of C<sub>4</sub> mesophyll and bundle sheath chloroplasts: recovery of chloroplast positioning requires the actomyosin system. *Plant and Cell Physiology* 50: 129-140. 査読有
- 6) Tsutsumi K, Kawasaki M, Taniguchi M, Miyake H. (2008) Gene expression and accumulation of Rubisco in bundle sheath and mesophyll cells during leaf development and senescence in rice, a C<sub>3</sub> plant. *Plant Production Science* 11: 336-343. 査読有
- 7) Yamane K, Kawasaki M, Taniguchi M, Miyake H. (2008) Correlation between chloroplast ultrastructure and chlorophyll fluorescence characteristics in the leaves of rice (*Oryza sativa* L.) grown under salinity. *Plant Production Science* 11: 139-145. 査読有
- 8) Tsutsumi K, Kawasaki M, Taniguchi M, Itani T, Maekawa M, Miyake H. (2007) Structural and functional differentiation of bundle sheath and mesophyll cells in the lamina joint of rice compared with that in the corresponding region of the liguleless genotype. *Plant Production Science* 10: 346-356. 査読有
- 9) Mitsuya S, Taniguchi M, Miyake H, Takabe T. (2006) Overexpression of RC12A decreases Na<sup>+</sup> uptake and mitigates salinity-induced damages in *Arabidopsis thaliana* plants. *Physiologia Plantarum* 128: 95-102 査読有
- 10) Hasan R, Kawasaki M, Taniguchi M, Miyake H. (2006) Salinity stress induces granal development in bundle sheath chloroplasts of maize, an NADP-malic enzyme type C<sub>4</sub> plant. *Plant Production Science* 9: 256-265. 査読有

[学会発表] (計 25 件)

- 1) 谷口光隆・山田雅大・川崎通夫・三宅博: 環境ストレスに応答したC<sub>4</sub>植物葉肉葉緑体の集合運動—他のオルガネラとの相互作用および光シグナルに対する検討—. 日本作物学会第 227 回講演会, 2009, 3. 27-28 (つくば)
- 2) 堤浩一・川崎通夫・谷口光隆・三宅博: イネラミナジョイントの維管束鞘細胞と葉肉細胞におけるRubiscoの発現. 日本作物学会第 227 回講演会, 2009, 3. 27-28 (つくば)
- 3) 三宅博: 作物ストレス研究における電子顕微鏡技術の応用と展開. 日本作物学会第 227 回講演会, 2009, 3. 27-28 (つくば)
- 4) 山田雅大・谷口光隆・川崎通夫・三宅博: C<sub>4</sub>植物葉肉細胞における環境ストレスに応答した葉緑体集合運動の光応答性. 第 50 回日本植物生理学会年会, 2009. 3. 21-24 (名古屋)
- 5) 谷口光隆・山田雅大・川崎通夫・三宅博: 環境ストレスに応答したC<sub>4</sub>植物葉肉葉緑体の集合運動. 日本作物学会第 226 回講演会, 2008. 9. 24-25 (神戸)
- 6) Ferdose J, Kawasaki M, Taniguchi M, Miyake H: Cellular distribution of hydrogen peroxide in root cells in rice plants exposed to salinity. 日本作物学会第 226 回講演会, 2008. 9. 24-25 (神戸)
- 7) Ferdose J, Taniguchi M, Kawasaki M, Miyake H: Effects of salinity on the growth and root tip structure of rice cultivars. 5th International Crop Science Congress & Exhibition, 2008. 4. 18 (Jeju, Korea)
- 8) Omoto E, Kawasaki M, Taniguchi M, Miyake H: Effects of salinity stress on the fine structure of bundle sheath chloroplasts of C<sub>4</sub> plants. 5th International Crop Science Congress & Exhibition, 2008. 4. 13-18 (Jeju, Korea)
- 9) 山田雅大・谷口光隆・川崎通夫・三宅博: 環境ストレスに伴うC<sub>4</sub>植物葉肉葉緑体の

- 光逃避運動. 第 49 回日本植物生理学会年会, 2008. 3. 20-22 (札幌)
- 10) Tsutsumi K, Kawasaki M, Taniguchi M, Miyake H: Differential expression of photosynthetic genes between bundle sheath and mesophyll cell of leaf blades of a C<sub>3</sub> plant rice during development and senescence. The 2nd International Conference on Rice for the Future, 2007. 11. 5-9 (Bangkok, Thailand)
- 11) Mitsuya S, Yamane K, Miyake H, Takabe H: Functional analysis of plasma membrane protein 3 (PMP3) homologs in salt tolerance of rice and Arabidopsis plants. The 2nd International Conference on Rice for the Future, 2007. 11. 5-9 (Bangkok, Thailand)
- 12) Yamane K, Kawasaki M, Taniguchi M, Miyake H: Antioxidant capacity and damages caused by salinity stress in the leaf tissues with different age in rice plants (*Oryza sativa* L.). The 2nd International Conference on Rice for the Future, 2007. 11. 5-9 (Bangkok, Thailand)
- 13) Kawasaki M, Takatsuji A, Taniguchi M, Miyake H: Aluminum localization and the detoxification mechanism of aluminum in Eddo roots. The 6th Asian Crop Science Association Conference, 2007. 11. 5-9 (Bangkok, Thailand)
- 14) Yamada M, Taniguchi M, Kawasaki M, Miyake H: Intracellular re-arrangement of C<sub>4</sub> mesophyll chloroplasts in response to environmental stress. The 6th Asian Crop Science Association Conference, 2007. 11. 5-9 (Bangkok, Thailand)
- 15) 大元英司・川崎通夫・谷口光隆・三宅博: 塩ストレスがC<sub>4</sub>植物の維管束鞘葉緑体の構造に及ぼす影響. 日本作物学会第224回講演会, 2007, 9. 26-27 (金沢)
- 16) 加藤剛志・川崎通夫・谷口光隆・三宅博: 乾燥ストレスと過酸化水素はNADP-ME型C<sub>4</sub>植物であるトウモロコシの維管束鞘葉緑体のグラナの発達を誘導する. 日本作物学会第224回講演会, 2007, 9. 26-27 (金沢)
- 17) Ferdose J, Kawasaki M, Taniguchi M, Miyake H: Effects of NaCl on the growth, ion accumulation and seminal root cap structure during different growth stages of rice varieties differing in salinity resistance. 日本作物学会第224回講演会, 2007, 9. 26-27 (金沢)
- 18) 堤浩一・川崎通夫・谷口光隆・三宅博: イネ葉身の発達過程、老化過程における維管束鞘細胞と葉肉細胞の機能分化に関する研究. 日本作物学会第224回講演会, 2007, 9. 26-27 (金沢)
- 19) 山田雅大・谷口光隆・川崎通夫・三宅博: 環境変動に応答したC<sub>4</sub>植物葉緑体の細胞内配向性の変化. 第48回日本植物生理学会年会, 2007. 3. 28-30 (松山)
- 20) 山根浩二・川崎通夫・谷口光隆・三宅博: 塩ストレスが引き起こすイネ葉緑体微細構造変化とクロロフィル蛍光変化の関係. 日本作物学会第222回講演会, 2006. 10. 28-29 (香川)
- 21) 堤浩一・川崎通夫・谷口光隆・猪谷富雄・前川雅彦・三宅博: イネラミナジョイントにおける組織分化と光合成遺伝子の発現. 日本作物学会東海支部第137回講演会, 2006. 9. 6 (名古屋)
- 22) 大元英司・川崎通夫・谷口光隆・三宅博: 塩ストレスによる数種C<sub>4</sub>植物の微細構造変化. 日本作物学会東海支部第137回講演会, 2006. 9. 6 (名古屋)
- 23) 山根浩二・川崎通夫・谷口光隆・三宅博: 塩ストレスによるイネ葉緑体微細構造変化とクロロフィル蛍光変化の関係. 日本作物学会東海支部第137回講演会, 2006. 9. 6 (名古屋)
- 24) 三屋史朗・谷口光隆・三宅博・高倍鉄子: シロイヌナズナRCI2A遺伝子の過剰発現によるNa<sup>+</sup>吸収の減少および塩ストレス障害の緩和. 第47回日本植物生理学会年会, 2006. 3. 19-21 (つくば)
- 25) 山根浩二・川崎通夫・谷口光隆・三宅博: 組織の齢の違いが塩ストレス下における抗酸化酵素活性に及ぼす影響. 第47回日本植物生理学会年会, 2006. 3. 19-21 (つくば)
- [図書] (計 2件)
- 1) 三宅博 (2008) 「作物学概論」(大門弘幸編) 作物の成長と光合成 p40-50. 朝倉書店
- 2) 前田英三・三宅博・井上吉雄 編 (2008) 「作物の形態研究法」 pp132. 日本作物学会
6. 研究組織
- (1) 研究代表者  
三宅 博 (MIYAKE HIROSHI)  
名古屋大学・大学院生命農学研究科・教授  
研究者番号: 6 0 1 3 4 7 9 8
- (2) 研究分担者  
谷口 光隆 (TANIGUCHI MITSUTAKA)  
名古屋大学・大学院生命農学研究科・准教授  
研究者番号: 4 0 2 3 1 4 1 9  
川崎 通夫 (KAWASAKI MICHIO)  
弘前大学・農学生命科学部・准教授  
研究者番号: 3 0 3 4 3 2 1 3