

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 25 年 6 月 1 日現在

機関番号：16301

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2010 年度～2012 年度

課題番号：22580377

研究課題名（和文）複合汚染条件で栽培した植物の重金属耐性と金属リガンド間相互作用の解明

研究課題名（英文）Studies on the heavy-metal tolerance and interactions between several metal-binding ligands in plants exposed to complex pollution conditions.

研究代表者

井上 雅裕 (Inouhe Masahiro)

愛媛大学・大学院理工学研究科・教授

研究者番号：80203256

研究成果の概要（和文）：複合的環境汚染を想定し有用植物トマトの細胞と植物体における各種重金属イオンの集積・輸送能と各種リガンド間相互作用を検証し、以下の知見を得た：①トマト細胞のCd集積・耐性には液胞でのフィトケラチンリガンドによるCd-PC複合体が関係し、その複合体形成をCu等の重金属や無機アニオンが阻害する。これらはCd-PC複合体には殆ど取込まれない。②地上部へのCd・As輸送にはPC以外に有機酸と無機リガンド（ホウ酸）も関る。重金属混合実験ではZnとCdはCuやAsより地上部に早く輸送され、その輸送量は有機酸とPC濃度に比例する。As・Cuでは地上部にPCは検出されず、主に無機リガンドが輸送に関る。③他金属（Ca, Mg, Na, Cs, K）の吸収・輸送実験から、上記と異なる輸送（リガンド）と再分配の機構の存在が示唆される。以上の知見と研究成果は新たな発展課題も提示する。

研究成果の概要（英文）：In the present studies, we examined the possible mechanisms for the heavy-metal tolerance and interactions with metal-binding ligands in plants exposed to complex conditions. We found, (1) In tomato cells, phytochelatin (PC) formation and accumulation are involved in the expression of the heavy-metal tolerance characteristics. For the detoxification mechanism, required formation of the PC-complex can be strongly facilitated with Cd but inhibited by other elements such as Cu, As and B, which are not incorporated in the former PC-Cd complex. (2) Transports of Cd and As have been associated with the thiol peptides such as PCs and GSH in literatures. However, their transports can be significantly affected by organic acids and some inorganic such as borate. Under conditions where different metals and anions are mixed in medium, their transport rates from roots to shoots are very different (e.g. Cd and Zn are much faster than Cu or As, but in a manner which is correlated with some organic ligands). Here, borate facilitates the Cd transport but inhibits As transport to shoot. (3) Other major mono- and/or divalent metal ions reveal other unique mechanisms for transport and redistribution with ligands in plants, which taken together present new prospects in future study.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2010 年度	2,300,000	690,000	2,990,000
2011 年度	1,000,000	300,000	1,300,000
2012 年度	400,000	120,000	520,000
年度			
年度			
総計	3,700,000	1,110,000	4,810,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：境界農学・環境農学

キーワード：環境浄化

1. 研究開始当初の背景

重金属による環境汚染は生態系や人間社会に深刻な負の影響を及ぼす。重金属毒性から生物や人類を守るには重金属浄化に関わる知識と技術が必要でありその蓄積が望まれる。陸上植物の多くが土壌や環境水の中から水と無機塩類を吸収し、その場に適応した生活と繁殖を行っている。その多様な植物の中から重金属を多量に集積する植物を探し出し、低コストで環境に優しく安全な浄化技術の開発に応用する試みがなされてきた。しかし、自然あるいは非隔離の条件下で特殊な植物の利用に対する不安は多く、その技術の学術的基盤となる重金属耐性と重金属集積のしくみの理解も不十分である。一方、生態系や植生を考慮して通常のモデル植物や有作物の中から浄化能の高い植物の選抜が試みられているが、まだ十分な成果は得られていない。従って、通常植物の機能をいかに向上させるかという課題も当面の重要課題となっている。

野外植物の重金属耐性機構はまだ殆ど解明されていない。通常、重金属による環境汚染は複合的に進行するが、以前の多くの研究は植物に対する特定重金属の影響を主に扱っており、複合的な重金属環境における植物応答の機構は殆ど調べられていない。

耐性機構解明の有力な手がかりは植物体内での結合物質の解析である。動物や菌類はメタロチオネイン (MT) という蛋白質を誘導的に合成し重金属毒性を緩和する。一方、植物は特定金属 (特に Cd) に対して非蛋白質性の重金属結合ペプチドである PC をグルタチオン (GSH) から生合成して重金属毒性に対応する。Cd に晒された植物細胞は多量の PC-Cd 複合体を形成して液胞中に輸送、隔離蓄積する。As も PC 合成を促進する。しかし PC が他の重金属の解毒や輸送のリガンドとして植物に利用されているか否か、あるいは、複数重金属存在下で PC や他の有機リガンドが重金属間の相互作用にどのように関わっているかは、殆ど不明である。

以前、私達は複数の植物の根の Cd 耐性と Cd 吸収および根から地上部への Cd 輸送速度についての基本的な実験を行った。その結果、イネ科植物が双子葉植物より高い Cd 耐性と Cd 吸収・輸送能力をもつことを明らかにした。また、トマトの懸濁培養や菌類 (酵母) 12 種の液体培養等を用いて Cd 結合物質の分析を行い、植物や菌類の Cd 耐性における PC ペプチドの普遍的な役割を確認してきた (Inouhe 2005)。しかし同時に、トマト懸濁培養を用いた酵素学的研究から、他の多くの重金属が必ずしも PC 合成を促進するわけではなく、

むしろ PC 合成を強く阻害する金属 (Cu 等) もあることを見いだした。一方、非金属の As (砒酸) が PC 合成を強く促進することをトマト、ヒヨコマメ、クラミドモナス等で確認した。最近の予備実験では As が単独で PC 合成を促進するが Cd 存在下では Cd-PC 複合体形成を強く阻害することを発見した。つまり複合体形成段階で As と Cd との間で負の相互作用 (干渉作用) があることを示した。このような経緯から、複合汚染環境下での植物の対応機構について重金属リガンド間相互作用を中心に本研究計画を実施する着想が得られた。

2. 研究の目的

植物には有害な重金属や非金属を吸収し体内で無毒化し蓄積するはたらきがある。その有害物質は植物体内で様々な分子と結合・相互作用を繰り返し、植物特有の代謝・輸送機構を経て特定部位に濃縮されてゆく。その分子間相互作用や代謝・輸送機構に関する研究は、植物の栄養生理学の発展と植物環境浄化技術 (Phytoremediation) の確立のために不可欠である。しかし、複数の重金属間相互作用、特にそれらの結合相手である有機リガンドを介した相互作用は殆ど調べられていない。

本研究では自然界の複合汚染環境を想定した実験計画により複数重金属 (Cd, Cu, Zn および非金属の As 等を含む) と生体内リガンドとの相互作用の実態を解明する。具体的には、複数の重金属競合下で、ペプチド性リガンドの PC 類と非ペプチド性の有機リガンド (有機酸や酸アミドなど) の双方に注目し、(1)細胞質中のリガンド生成能、(2)液胞中の複合体形成能、(3)シュート中の複合体形成と輸送能という 3つのステップを検証した。

3. 研究の方法

本研究期間における基本的実験手段は、植物選抜と分析機器と生理生化学的手法を駆使した PC 結合物質の生成過程、構造、分布、輸送過程の詳細な解析を中心としている。平成 22 年度にはトマトの培養細胞と植物体を用いて PC 合成酵素と PC 複合体形成に関する研究を行った。平成 23, 24 年度は主にトマトや複数の植物体を用いて PC 複合体の液胞への輸送・蓄積ならびに地上部への輸送と相互転換に関わる研究を主に行った。

① 植物材料と重金属処理

植物体：トマトの種子を Murashige & Skoog (1962) 液体培地 (MS 培地) に移植し明所 25°C で植物体を 10 日間生育させた。培地中に重

金属溶液 (Cd, Cu, Zn 等の硫酸塩、砒酸 Na 塩) を添加し、各塩の最終濃度を 1~30 μ M に調整した。この複合的な重金属の組み合わせ条件で植物体を 1~10 日間栽培し、根と地上部の各器官や組織に分けて冷凍保存した。**懸濁培養細胞**：トマトとイネの根から誘導したカルス細胞を糖と植物ホルモンを含む MS 液体培地に移植し継代培養した懸濁培養細胞を細胞レベルの実験材料として用いた。懸濁培養細胞は 14 日おきに新しい MS 液体培地に移植した。この際、培地に重金属溶液を添加して最終濃度を 30~300 μ M に調整した。

② PC および非 PC リガンド分析

採取した植物組織または細胞中の PC および低分子チオール化合物を 10%スルホサリチル酸 (SSA) で抽出し、高速液体クロマトグラフ (HPLC) によって分離した。検出は蛍光検出器を用いて行った。従来のエルマン試薬を用いる可視光検出器より感度が高く、様々な PC 代謝中間産物のピークが検出された。定量性の面から可視光検出法も併用した。一方、有機酸や酸アミドは順相系の HPLC で分離し BBT 試薬によって定性定量を行った。また、適合溶質として集積する糖質 (炭水化物) の定量にも蛍光検出器を適用した。

③ Cd-PC 複合体の解析

植物の Cd 耐性には PC 合成に加え、PC と金属 (Cd) および硫黄 (S^2-) の付加による安定な Cd-S-PC 複合体の形成が重要である。この複合体生成はセファデックス G-50 カラムを用いて分析し、複数の金属・非金属で処理した植物の複合体形成能力を比較した。セファデックス G-50 で分離した各画分はそれぞれ、原子吸光分光光度計と ICP-MS を用いて分析し、各元素の定性定量を行った。それらの一部は HPLC により PC やその他の有機リガンドの定性定量にも用いた。

④ 金属輸送に対する PC 複合体と他種重金属リガンドとの作用

トマト植物体を用いて金属複合体輸送のモデル実験を行った。根で吸収された Cd は根の細胞内で Cd-PC 複合体として蓄積されるが、Cd やその他金属が PC 複合体として一部地上部へ輸送される可能性がある。この検証のために、各重金属で処理したマイクロトム植物体からの地上部を各部位にわけ、細胞液とアポプラスト液と中の金属リガンド複合体の変化を追跡した。さらに、トマト以外の植物体についても関連実験を行い、結果の普遍性を検証した。

4. 研究成果

(1)平成 22 年度の研究では、トマト培養細胞における Cd、Zn、As によるペプチド性リガ

ンドと非ペプチド性リガンドの生成と結合性を調べた。トマト懸濁細胞に各種の重金属イオンおよびヒ酸 (As) を与えて細胞内の有機リガンドの濃度を調べた。その結果、主に重金属の Cd と非金属の As によってペプチド性リガンドである PC が生成され、それぞれ結合型として蓄積することを確認した。細胞内リガンドとしては他に非ペプチド性の有機酸 (特にリンゴ酸とクエン酸) が多く検出されたが、これらが Cd/As と複合体を形成する証拠は得られなかった。また、ペプチド性リガンドのグルタチオン (PC の前駆物質でもある) は、Cd と As 以外の重金属によっても濃度が増加することが分かった。従って、トマト細胞内の金属結合リガンドとしてはペプチド性リガンドが重要であることを明らかにした。培地に有機酸等の非ペプチド性リガンドを添加してもペプチド性リガンドの濃度変化には結びつかなかった。よって細胞内金属結合物質の合成・集積においてリガンド間相互作用は確認できなかった。ただし、リン酸やケイ酸などの無機リガンド (アニオン) の種類によって金属吸収や PC 合成能に対して特異的な作用が示すことが分かった。

以上のことから、重金属の Cd と非金属の As に関してはペプチド性のフィトケラチン (PC) とグルタチオン (GSH) が主要な結合物質としてはたらく、その他の重金属に関しては (過剰の場合を除き) 非ペプチド性の有機酸や細胞壁成分が主要なリガンドとしてはたらくこと、そして、それら有機リガンド間の相互作用は少ないことを明らかにした。

(2)平成 23 年度の研究では、さらに複数金属・非金属イオンによる有機リガンド形成と液胞集積性について分析実験を行った。その結果、ペプチド性リガンドによる Cd/As 結合と液胞輸送はきわめて元素特異的であること、非ペプチド性リガンドの有機酸より無機リガンドのホウ酸の影響を受けることがわかった。また、トマト植物体の Cd/As 輸送と複合体形成能に対する無機イオンと有機リガンドの影響を調べた結果、①根での Cd 液胞蓄積には PC が関与し、他金属や As の蓄積には殆ど関与しないこと、また、②根から地上部への Cd/As 輸送には非ペプチド性リガンドと無機リガンドの両方が関与していた。ここで、ホウ酸は PC 形成以外の過程や機構を介して Cd/As 輸送に影響することもわかった。

(3)平成 24 年度は地上部の複合体形成と輸送能に関する実験を行い、以下の成果を得た：

① 重金属 (Cd, Cu, Zn) 及び砒酸を添加した液体培地にトマト植物体を移植し、各金属塩の組み合わせ条件で 1~10 日間栽培した。植物組織から細胞壁画分と可溶性画分に分けて各元素やリガンドを抽出定量した。そ

の結果、Cu と As に比べ、Zn と Cd は地上部により多く輸送され、地上部の Zn と Cd 濃度増加は有機酸と PC 濃度の増加とそれぞれ相関があった。トマト植物体では砒酸とホウ酸処理で PC は全く検出されなかった。また、ホウ酸は As の吸収輸送を阻害し、Cd の輸送を促進した。このように重金属輸送に有機酸、PC およびホウ酸が関係することが示された。

② 組織抽出液中の各種イオンやリガンドの変化を Sephadex G-50 と HPLC で分析した。その結果、重金属は低分子の有機酸、GSH・PC と結合して移動することが示唆された。なお、微量のため十分量が回収できず、木部液と篩部液の分析には至らなかったが、時間追跡実験で重金属とリガンドとの大まかな移動速度を推定することができた。

③ 以上の成果を進展させ、さらに複合的
重金属汚染環境を想定したモデル実験-塩集積植物アイスプラントを用いた水耕・土耕条件での根と葉面からの金属吸収、輸送に関する複合実験-を行った。その結果、二価の重金属と軽金属および一価のアルカリ金属類において、それぞれ異なる集積・分布および結合特性が明らかになった。トマトにおいてはセシウムの吸収と輸送蓄積に関する顕著な成果も得られた。

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 9 件)

- (1) Gupta D.K., Inouhe M., Rodríguez-Serrano M., Romero-Puertas M.C., Sandalio L.M. Oxidative stress and arsenic toxicity: Role of NADPH oxidases, *Chemosphere*, 90: 1987-1996. 2013.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.chemosphere.2012.10.066>
- (2) Inouhe M., Ichi T., Matsumoto A., Sakuma Y., Loutfy N. Coordinative roles of organic and inorganic solutes in plant responses to drought and salinity stresses, *In Abstract of VIPCA II Conference for Plant Abiotic Stress Tolerance II*, Vienna, Austria, Feb. 22-25, 2012.
- (3) Inouhe M. and Gupta D.K. Roles of phytochelatin and other biological ligands in heavy metal detoxifications and transports in tomato plants and suspension cells. *In Abstract of VIPCA II Conference for Plant Growth, Nutrition and*

Environment Interaction, Vienna, Austria, Feb. 18-21, 2012.

- (4) N. Loutfy, M.A. El-Tayeb, A.M. Hassanen, M.F.M. Moustafa, Y. Sakuma and M. Inouhe. Changes in the water status and osmotic solute contents in response to drought and salicylic acid treatments in four different cultivars of wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Plant Res.* 125 (1): 173- 184. Jan. 2012
- (5) 保尊隆享他 17 名 (12 番目) 「植物の抗重力反応解明」, *Space Utiliz. Res.* 28: 201-202. Jan. 2012
- (6) S.K. Chaudhary, U.N. Rai, K. Mishra, H.G. Huang, X.E. Yang, M. Inouhe, D.K. Gupta, Growth and metal accumulation potential of *Vigna radiata* L. grown under fly-ash amendments. *Ecol. Eng.* 37(10): 1583- 1588. 2011.
- (7) S.K. Chaudhary, M. Inouhe, U.N. Rai, K. Mishra and D.K. Gupta. Inoculation of *Rhizobium* (VR-1 and VA-1) induces an increasing growth and metal accumulation potential in *Vigna radiata* and *Vigna angularis* L. growing under fly-ash. *Ecol. Eng.* (Elsevier), 37 (8): 1254-1257. 2011.
- (8) 保尊隆享他 17 名 (12 番目), 植物の抗重力反応解明. *Space Utiliz. Res.*, 27:164-165. Jan. 2011.
- (9) D.K. Gupta, H.G. Huang, X.E. Yang, B.H.N. Razafindrabe, M. Inouhe. The detoxification of lead in *Sedum alfredii* H is not related to phytochelatins but the glutathione. *J. Hazard. Mater.* 177: 437-444. May. 2010.

[学会発表] (計 28 件)

- (1) 坪井雅人, 神原綾子, 佐久間洋, 井上雅裕, アイスプラントの塩類集積性と地上部成長に対する異種金属陽イオンの影響, 第 54 回日本植物生理学会年会, 岡山, 2013 年 3 月 21-23. PL192 (0928).
- (2) 保里拓樹, 洲口幸大, 佐久間洋, 井上雅裕, シロイヌナズナの低温応答に対するアスコルビン酸とグルタチオンの影響, 第 54 回日本植物生理学会年会, 岡山, 2013 年 3 月 21-23. PL075 (0811).
- (3) 野原一穂, 佐久間洋, 井上雅裕, マイクロトム品種トマトの成長とカリウム集積に対する塩化セシウムの影響, 第 54 回日本植物生理学会年会, 岡山, 2013 年 3 月 21-23. PF193 (0668).
- (4) 小倉麻耶, 井上雅裕, 佐久間洋, シロイ

- ヌナズナ HSP の水欠乏ストレス誘導性発現における高温ストレスの効果, 第 54 回日本植物生理学会年会, 岡山, 2013 年 3 月 21-23. PF169 (0644).
- (5) 坪井雅人, 神原綾子, 佐久間洋, 井上雅裕, 塩集積植物と中生植物の地上部に与えた無機塩類と重金属イオンの影響, 日本植物学会第 76 回大会, 姫路, 2012 年 9 月 15-17. P124.
- (6) 市拓也, 佐久間洋, 井上雅裕, イネの耐塩性と浸透圧調節における適合溶質と無機イオンの相互作用, 中国四国植物学会第 69 回大会, 島根, 2012 年 5 月 12-13, BP-30.
- (7) 伊豆行人, 原裕詞, 三浦由佳, 井上雅裕, 佐久間洋, トマトの環境ストレス応答性転写因子 SIDREB2 ファミリーの解析, 中国四国植物学会第 69 回大会, 島根, 2012 年 5 月 12-13, BP-20.
- (8) 小倉麻耶, 井上雅裕, 佐久間洋, シロイヌナズナにおける高温・水欠乏の複合ストレス応答での *HSP17.4* の発現パターン, 中国四国植物学会第 69 回大会, 島根, 2012 年 5 月 12-13, BP-19.
- (9) 松永理, 井上雅裕, 佐久間洋, シロイヌナズナの低温誘導性遺伝子 *Cor15a* の発現に対する光の影響, 中国四国植物学会第 69 回大会, 島根, 2012 年 5 月 12-13 日, BO-06.
- (10) 小倉麻耶, 井上雅裕, 佐久間洋, シロイヌナズナにおける高温と水欠乏の複合ストレス応答での *HSP17.4* の転写調節第 53 回日本植物生理学会年会 (京都), 2012 年 3 月 16-18 日.
- (11) Inouhe M., Ichi T., Matsumoto A., Sakuma Y., Naglaa L. Coordination of organic and inorganic solutes in drought and salt tolerance in cereal plants. 第 53 回日本植物生理学会年会 (京都), 2012 年 3 月 16-18 日.
- (12) Inouhe M., Ichi T, Matsumoto A, Sakuma Y., Naglaa L., Coordinative roles of organic and inorganic solutes in plant responses to drought and salinity stresses. VIPCA II Conference (Plant Abiotic Stress Tolerance II), Vienna, Austria, Feb. 22-25, 2012.
- (13) Inouhe M., Gupta D.K. Roles of phytochelatin and other biological ligands in heavy metal detoxifications and transports in tomato plants and suspension cells. VIPCA II Conference (Plant Growth, Nutrition and Environment Interaction), Vienna, Austria, Feb. 18-21, 2012.
- (14) Naglaa L.A. Hassan, 佐久間洋, 井上雅裕 Different responses of two wheat cultivars to water stress and salicylic acid in growth, osmotic solutes and antioxidant enzyme levels. 日本植物学会第 75 回大会 (東京) P-115. (2011 年 9 月 16-19 日)
- (15) 保尊隆享, 神阪盛一郎, 高橋秀幸, 山下雅道, 北宅善昭, 飯田秀利, 村中俊哉, 橋本隆, 園部誠司, 谷本英一, 西谷和彦, 井上雅裕, 唐原一郎, 小竹敬久, 榊剛, 久米篤, 若林和幸, 曾我康一, 植物の抗重力解明, 第 28 回宇宙利用シンポジウム 2012 年 1 月 23, 24 日 日本学術会議講堂会議室 L29.
- (16) A. Germond, Y. Fujikawa, M. Inouhe, T. Nakajima, Endosymbiotic *Chlorella* evolved toward “nutrient-factory” in artificial ecosystem. 日本進化学会 2011, Kyoto, 0-E10, July 30, 2011.
- (17) N. Hassan, Y. Sakuma, M. Inouhe, Different responses of two wheat cultivars to water stress and salicylic acid in growth, osmotic solutes and antioxidant enzyme levels. IBC2011 (XVIII International Botanical Congress) Melbourne Australia 23-30 July 2011.
- (18) Sakuma Y., Miura Y., Hara H., Mamesaya R., Seike K., Matsuda S. Inouhe M. Characterization of tomato DREB2 family genes encoding stress-responsive transcription factors. IBC2011 (XVIII International Botanical Congress) Melbourne Australia 23-30 July 2011.
- (19) 立川雅也, 洲口幸大, 佐久間洋, 井上雅裕, トマト細胞の重金属耐性とフィトケラチン合成に対するホウ酸とケイ酸の影響, 日本植物学会中四国支部第 68 回大会 (香川) BP-22. (2011 年 5 月 14, 15 日)
- (20) 原裕詞, 三浦由佳, 井上雅裕, 佐久間洋, トマトの転写因子 DREB2 ファミリー一遺伝子の発現解析, 日本植物学会中四国支部第 68 回大会 (香川) BP-21. (2011 年 5 月 14, 15 日)
- (21) 小倉麻耶, 井上雅裕, 佐久間洋, シロイヌナズナにおける高温ストレスと水欠乏ストレスのクロストーク, 日本植物学会中四国支部第 68 回大会 (香川) BP-20. (2011 年 5 月 14, 15 日)
- (22) 洲口幸大, 佐久間洋, 井上雅裕, 低温ストレスによるシロイヌナズナの還元型グルタチオン濃度増加に対する光照射と内生アスコルビン酸濃度の役割 日本植物学会中四国支部第 68 回大会 (香川) BP-19. (2011 年 5 月 14, 15 日)
- (23) Naglaa L. A. Hassan, 佐久間洋, 井上雅裕, Responses of four wheat cultivars

to drought stress and salicylic acid,
日本植物学会第 74 回大会 (中部) P-131
(2010 年 9 月 9-11 日)

- (24) 洲口幸大, 佐久間洋, 井上雅裕, シロイヌナズナ芽生えの明暗および低温処理によるグルタチオンとアスコルビン酸の濃度変化, 日本植物学会第 74 回大会 (中部) P-130. (2010 年 9 月 9-11 日)
- (25) 丹生谷孝彦, 佐久間洋, 井上雅裕, フィトケラチン複合体形成に対する金属イオンとリガンドの影響, 日本植物学会第 74 回大会 (中部) P-129. (2010 年 9 月 9-11 日)
- (26) 小林茂久, 井上雅裕, 佐久間洋, 幼植物体, カルス, 懸濁培養細胞における低温ストレス応答性転写因子 DREB1A 遺伝子の発現プロファイル, 日本植物学会中四国支部第 67 回大会 (山口) BP-12. (2010 年 5 月 15, 16 日)
- (27) 三浦由佳, 井上雅裕, 佐久間洋, トマトの乾燥・高温ストレス応答性転写因子 DREB2 ファミリー, 日本植物学会中四国支部第 67 回大会 (山口) BP-11. (2010 年 5 月 15, 16 日)
- (28) 洲口幸大, 佐久間洋, 井上雅裕, シロイヌナズナのグルタチオンとアスコルビン酸濃度に対する低温ストレスと明暗処理の影響, 日本植物学会中四国支部第 67 回大会 (山口) BP-10. (2010 年 5 月 15, 16 日)

[図書] (計 2 件)

- (1) D. K. Gupta S.H. Vandenhove, M. Inouhe (2013) “Role of phytochelatins in heavy metal stress and detoxification mechanisms in plants”, *In Heavy Metal Stress in Plants*. (DK Gupta et al, eds, Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2013, DOI: 10.1007/978-3-642-38469-1_4, in press).
- (2) Inouhe M., H. Huang, S.K. Chaudhary, D. K. Gupta “Heavy metal bindings and their interactions with thiol peptides and other biological ligands in plant cells” pp.1-21. *In Metal Toxicity in Plants: Perception, Signaling and Remediation*. (DK Gupta and LM Sandalio Eds, Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2012. ISBN 978-3-642-22080-7).

6. 研究組織

(1) 研究代表者

井上 雅裕 (INOUE MASAHIRO)
愛媛大学・大学院理工学研究科・教授
研究者番号：80203256

(2) 連携研究者

佐久間 洋 (SAKUMA YOH)
愛媛大学・大学院理工学研究科・准教授
研究者番号：70452688