

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 18 日現在

機関番号：12401

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23380003

研究課題名(和文) 温度環境変動と植物ストレス応答解析

研究課題名(英文) Analysis of temperature environment and plant response

研究代表者

内宮 博文 (UCHIMIYA, Hirofumi)

埼玉大学・環境科学研究センター・教授

研究者番号：50142229

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,600,000円、(間接経費) 3,780,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は、温度環境変動における植物代謝に関与する因子の活性化、代謝物とストレス耐性との関係を解析する目的で研究を行った。異なる植物を材料として、メタボロームやゲノム解析による検証を行った。アミノ酸、有機酸、ヌクレオチド化合物など広範囲な代謝物の変動を多変量解析により統合化した。また、温暖化と密接な関係のある二酸化炭素、酸性土壌中の金属イオンの効果や代謝産物の変動を検討し、特異的代謝系の推定を可能にした。

研究成果の概要(英文)：This study was conducted on the analysis of temperature effects in relation to the plant metabolic pathway and stress response. With several plant species metabolites and genome analysis was performed. Multiple analytical methods were used to evaluate variations of amino acids, organic acids, nucleotides and related compounds. Further global warming and related factors such as carbon dioxide, acid soil and metal ions which may affect metabolite levels in plants were pursued.

研究分野：農学

科研費の分科・細目：農学・育種学

キーワード：温暖化 二酸化炭素 酸性土壌 メタボローム解析 ゲノム解析

1. 研究開始当初の背景

本研究では、シロイヌナズナ、イネ、エゾノギシギシ *Rumex obtusifolius* L. 等を用い、温度環境変動における植物代謝に関与する因子の活性化、代謝物とストレス耐性との関係を解析する目的で研究を行った。温度環境因子の影響を考慮するうえで、見逃せないのが金属イオンの効果である。そこで、モデル植物としてルメックス属を材料として、根圏の Al ストレス時の成長調査ならびにメタボローム解析を行った。

アルミニウム (Al) は地殻を構成する元素の中でも 3 番目に多い物質である。農業上重要な点は、土壌が酸性化 (pH<5.0) すると Al はイオン化し、アルミニウムイオン (Al^{3+}) として溶解することである。土壌中の Al^{3+} 濃度が増加すると、 Al^{3+} は土壌中のリン酸 (PO_4^{3-}) と結合し不溶化する。このため、植物のリン酸吸収を抑え、生育を阻害する。一方、 Al^{3+} の直接的取り込みにより根の細胞内において活性酸素が発生し、脂質の酸化やミトコンドリアの呼吸障害が起きる。これらの要因により、最終的には地上部の生育が阻害され、作物の収量が低下する。

ルメックス属植物はタデ科植物の中でも葉にシュウ酸を高蓄積する植物群である。タデ科雑草における、このような高シュウ酸蓄積特性は酸性土壌における雑草の専有効果を拡大する原因とも考えられる。従って、シュウ酸蓄積型植物を用いて、Al 存在下での一次代謝物の動態を明らかにすることは、今後の作物生理学研究的の基盤として重要である。

シュウ酸はヒトや家畜には尿路結石などを引き起こす有害な物質である一方、植物にとっては有益な生理活性物質であることが報告されている。植物のシュウ酸合成経路に関して、これまでに 3 つの経路 (グリコール酸経路、イソクエン酸経路、アスコルビン酸経路) が報告されている。しかし、いずれの経路がシュウ酸の高蓄積に寄与しているのかは不明であった。シュウ酸蓄積機構の解明は作物の低シュウ酸化を目指す上で重要課題であり、温暖化による有害雑草の繁殖を研究するうえでも本研究の意義は大きい。

2. 研究の目的

環境ストレスに応答した、植物体内の代謝物動態を明らかにするため、光合成活性測定およびメタボローム解析、ゲノム解析を行った。

エゾノギシギシの葉の可溶性シュウ酸蓄積におけるイソクエン酸経路の重要性を検証するため、イソクエン酸経路においてイソクエン酸をグリオキシル酸とコハク酸に代謝するイソクエン酸リアーゼの拮抗阻害剤として知られる「イタコン酸 (メチレンコハク酸; $C_5H_6O_4$)」の処理実験を行った。

3. 研究の方法

3-1 植物体と生育条件

材料として、シロイヌナズナ、イネ、およびエゾノギシギシを用いた。シロイヌナズナおよびルメックス属植物は、22、24 時間連続光下 ($60-100 \mu mol m^{-2} s^{-1}$) で育成させた。イネは 12 時間明期/12 時間暗期 (28) で育成した。

3-2 金属処理実験

ルメックス属エゾノギシギシ (発芽後 3 週間) に塩化アルミニウム ($50 \mu M AlCl_3$) 入り塩化カルシウム溶液 ($0.5 mM CaCl_2$, pH 4.5) を 3 週間与え、その間 1 週間ごとに植物体を回収し、 -80 で保管した。Al は酸性条件でイオン化するため、対照実験として Al を含まない塩化カルシウム溶液 ($0.5 mM CaCl_2$, pH 4.5) を用意し、同様の実験を行った。

3-3 阻害剤処理実験

生育中の葉では常にシュウ酸を高蓄積するため、単位時間当たりのシュウ酸合成量の測定は困難である。そのため、通常状態で暗処理やイタコン酸処理を行っても、元々のシュウ酸含有量が高いためにシュウ酸の合成阻害が確認できない。そこで、元々葉に蓄積しているシュウ酸の影響をなくすために、「新生葉」実験系 (Miyagi et al. 2010) を用いた。シュウ酸の周辺代謝物の中でも、グリコール酸およびアスコルビン酸は光合成により合成が促進されるため、暗所で育成することで、グリコール酸経路およびアスコルビン酸経路の 2 経路を抑制した。予め $10 mM$ イタコン酸溶液 (pH 5.6 に調整) を 1 週間与えたエゾノギシギシの葉を除去し、さらに暗所で 3 週間イタコン酸溶液を与えて生育させ、メタボローム解析を行った。

3-4 ^{13}C トレーサー実験

$^{13}CO_2$ を発生させた密閉容器内に播種後 2 ヶ月のエゾノギシギシ植物個体を入れ、 $^{13}CO_2$ を植物体に取り込ませた。18 時間曝露後、取り出した植物体の全ての葉を除去し、明所または暗所で 2 週間育成した新生葉および茎を回収した。CE-MS を用いてシュウ酸とその周辺代謝物の ^{13}C -化合物の定量を行った。

3-5 メタボローム解析

メタボローム解析を行うにあたり、50% メタノールで植物試料から代謝物を抽出し、キャピラリー電気泳動質量分析装置 (CE-MS) を用いて一次代謝産物 (有機酸、アミノ酸、リン酸化合物) の定量を行った。得られた代謝物データを元に、統計解析ソフトウェア SPSS を用いて主成分分析、クラスター解析多変量解析、相関解析などの多変量解析を行った。

4. 研究成果

温度環境応答を解析するうえで、植物独特の代謝産物であり、ストレス時に重要な役割を果たすシュウ酸を中心とした代謝解析を行った。

4-1 根圏の Al³⁺が地上部の代謝に及ぼす影響

Al の生育に及ぼす影響を調べるため、Al 溶液または低 pH 溶液 (pH 4.5) 処理個体における葉および茎の生重量を調べた。その結果、いずれの処理個体の葉または茎においても処理開始後 3 週間にわたって無処理 (pH 5.6) のものと変化なかった。一方、葉および茎のシュウ酸含有量の比較を行ったところ、Al 処理個体において処理後 1 週間で葉のシュウ酸含有量が無処理個体に比べて 1.5 倍程度増加した。

Al 処理に伴う、シュウ酸とその他の代謝物 (有機酸、アミノ酸、リン酸化合物、40 種以上) の動態を把握するため、処理後 1 週間の植物体を用いてメタボローム解析を行った。まず、葉の代謝物データをもとに主成分分析を行った。その結果、第 1 主成分において負の方向に無処理個体が、正の方向に Al 処理個体および低 pH 処理個体が分布した。

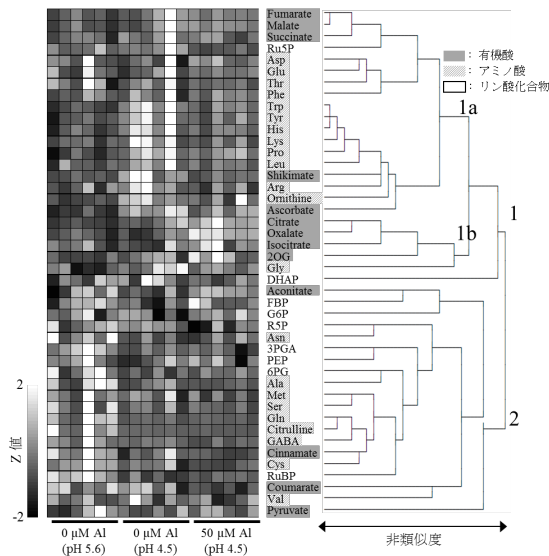


図 4-1-1 酸性または Al 処理条件下におけるエゾノギシギシの葉の代謝物データに基づく階層的クラスター解析(a)およびヒートマップ(b)。

さらに、階層的クラスター解析およびヒートマップにより Al 処理による代謝物動態の可視化を行った。その結果、代謝物は主に 3 群に分かれた (図 4-1-1)。クラスター 1a は低 pH 処理により増加する代謝物 (主にグル

タミン酸などの多くのアミノ酸、アスコルビン酸などの有機酸) 1b は Al 処理によって増加する代謝物 (シュウ酸、クエン酸、イソクエン酸など) 2 は低 pH および Al 処理により減少する傾向の見られた代謝物 (グルタミン、アスパラギンなどの一部アミノ酸、リン酸化合物) であった。

Al 処理により含有量の増加したシュウ酸とその前駆物質であるクエン酸、イソクエン酸において相関解析を行った結果、高い正の相関のあることが明らかになった。一方、同じく前駆物質であるアスコルビン酸においてはシュウ酸との相関が認められなかった。

本研究により、根圏における Al³⁺ストレスがギシギシ属植物のシュウ酸を初めとする代謝に影響を及ぼすことが明らかとなった。我が国のように、酸性化した土壌が多い地域では、Al が容易にイオン化するため、エゾノギシギシのように Al³⁺耐性が高い植物が容易に繁茂出来るような条件であると考えられる。また、エゾノギシギシは田畑など富栄養化した土壌に入り込むとバイオマスを著しく増大させる。牧草地では牛や羊が誤って食べると下痢や尿路結石の原因となり、重篤な場合は死に至る。温暖化と土壌の酸性化とは密接な関係があり本研究の成果は、農業上有益である。

4-2 シュウ酸合成経路の特定

イタコン酸 (イソクエン酸リアーゼのかつ性阻害剤) のシュウ酸合成における阻害効果を検証するため、イタコン酸処理エゾノギシギシ新生葉のメタボローム解析を行った。その結果、シュウ酸の蓄積量が 1/10 以下に低下した (図 4-2-2)。

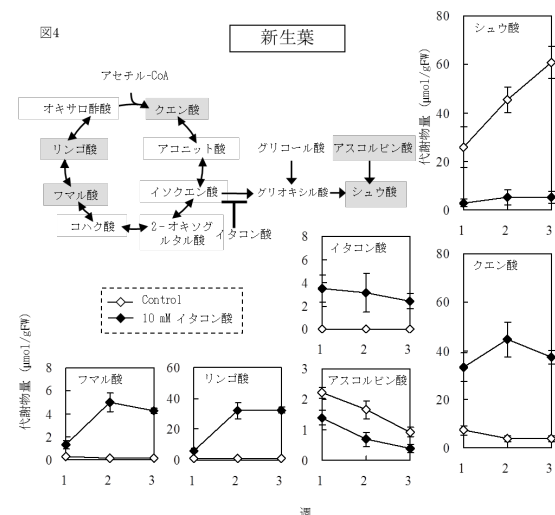


図 4-2-2 暗所で 1-3 週間育成したイタコン酸処理個体のエゾノギシギシ新生葉における主要代謝物動態。

シュウ酸の前駆であるクエン酸など、TCA回路の代謝物濃度が増加した。一方、アスコルビン酸の濃度はイタコン酸処理により減少する傾向が見られた。これらのことから、イタコン酸によりイソクエン酸経路を介したシュウ酸合成が特異的に阻害されたため、クエン酸をはじめとするTCA回路の有機酸が蓄積したと考えられる。

シュウ酸含有量と取り込まれたイタコン酸含有量との間に高い負の相関が観察され、取り込まれたイタコン酸濃度が高いほどシュウ酸含有量が減少することが示された。新生葉のシュウ酸蓄積にイソクエン酸経路が寄与することが示された。さらに、茎のクエン酸が新生葉のシュウ酸合成に貢献する可能性が示された。

4-3 ¹³C-シュウ酸合成経路の特定

茎のクエン酸が新生葉のシュウ酸蓄積に寄与する可能性を検証するため、イタコン酸処理個体における¹³C₂取り込み実験を行った。その結果、新生葉において、イタコン酸処理個体では無処理個体に比べて¹³C-シュウ酸量が極めて少なく、2週間後でもほぼ増加しなかった。イタコン酸処理個体の新生葉では¹³C-クエン酸量が多く、コントロールでは減少するのに対し、イタコン酸処理個体では2週間経過しても減少しなかった。茎において、¹³C₂処理直後の¹³C-クエン酸濃度はイタコン酸処理の有無によらないことが明らかになった。一方で、¹³C₂処理1-2週間後ではイタコン酸処理個体における茎の¹³C-クエン酸の減少量が無処理個体よりも小さかった。

以上、イタコン酸処理により新生葉におけるシュウ酸合成が阻害されてクエン酸が蓄積したため、茎のクエン酸の新生葉への移動量が減ったことを示唆するものである。以上より、新生葉に高蓄積するシュウ酸は、茎から転流したクエン酸によるものであることが示された。

植物において複数のシュウ酸合成経路の中でもイソクエン酸経路が可溶性シュウ酸蓄積の主要な代謝系であり、シュウ酸合成のための炭素源が茎のクエン酸であることを明らかにした。これらの知見は、ホウレンソウや稲わらなど、作物の低シュウ酸化に役立つことが期待される。

4-4 光合成因子のゲノム解析

本報告では詳細を割愛したが、光化学反応における電子分配を利用した熱放散パラメータ解析を行い、光や高温応答におけるフォトブリーチング効果について検討した。強度の光適応植物であるイネでは、インデカとジャポニカ品種間で遺伝学的変異を確認しており、その原因遺伝子の解析を進めた。図4-4-1に、NPQを支配する遺伝子の染色体上の位置を示す。

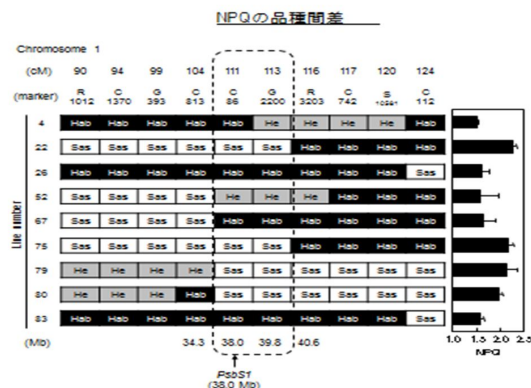


図4-4-1 NPQ値を支配する遺伝子のイネ染色体へのマッピング。NPQサイズを制御する因子がPsbS1遺伝子であることが示された。

葉緑体中の疎水性タンパク質は、電子受容を介して光合成の酸化還元に必要な機能を有する。そこで、光合成電子伝達を調べ、光化学系IIの量子収率推定を試み原因遺伝子の同定に成功した。また、温度環境変動における還元力の重要性から、還元力伝達装置、すなわち光化学複合体の防御機構にも焦点を当てる必要性を指摘した。

以上の研究成果は論文、学会等にて公開した。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計17件)

- Onda, Y., Takahara, K., Miyagi, A., Uchimiya, H. and Kawai-Yamada, M. "Effects of NADK2 overexpression on primary metabolite profiles in rice." *Plant Biology*, 査読有, in press. (2014)
- Kakimoto, M., Ishikawa, T., Miyagi, A., Saito, K., Miyazaki, M., Asaeda, T., Yamaguchi, M., Uchimiya, H. and Kawai-Yamada, M. "Culture temperature affects gene expression and metabolic pathways in the 2-methylisoborneol-producing cyanobacterium *Pseudanabaena galeata*." *Journal of Plant Physiology*, 査読有, 171: 292-300. (2014)
- Miyagi, A., Kawai-Yamada, M., Uchimiya, M., Ojima, N., Suzuki, K. and Uchimiya, H. "Metabolome analysis of food-chain between plants and insects." *Metabolomics*, 査読有, 9: 1254-1261. (2013c)
- Miyagi, A., Uchimiya, M., Kawai-Yamada, M. and Uchimiya, H. "An antagonist treatment in combination with tracer

experiments revealed isocitrate pathway dominant to oxalate biosynthesis in *Rumex obtusifolius* L.” *Metabolomics*, 査読有, 9: 590-598. (2013b)

5. Hashida, S. N., Kawai-Yamada, M., and Uchimiya, H. (2013) NAD⁺ accumulation as a metabolic off switch for orthodox pollen. *Plant Signaling & Behavior*, 査読有, 8, e23937.1-3.

6. Ishikawa, T., Uchimiya, H., and Kawai-Yamada, M. (2013) The role of plant Bax Inhibitor-1 in suppressing H₂O₂-induced cell death. In Lester Packer, editors: *Hydrogen Peroxide and cell signaling*, Part B, 査読有, 527: 239-256.

7. Kawai-Yamada, M., Nagano, M., Kakimoto, M., and Uchimiya, H. (2013) Plastidic protein Cdf1 is essential in *Arabidopsis* embryogenesis. *Planta*, 査読有, 239: 39-46.

8. Kaniya, Y., Kisawa, A., Miyagi, A., Kawai-Yamada, M., Uchimiya, H., Kaneko, Y., Nishiyama, Y. and Hihara, Y. “Deletion of the transcriptional regulator cyAbrB2 de-regulates primary carbon metabolism in *Synechocystis* sp. PCC 6803.” *Plant Phys.*, 査読有, 162: 1153-1163. (2013)

9. Miyagi, A., Uchimiya, M., Kawai-Yamada, M. and Uchimiya, H. “Impact of aluminium stress in oxalate and other metabolites in *Rumex obtusifolius*.” *Weed Research*, 査読有, 53: 30-41. (2013a)

10. Nagano, M., Uchimiya, H., Kawai-Yamada, M. (2012) “Plant sphingolipid fatty acid 2-hydroxylases have unique characters unlike their animal and fungus counterparts.” *Plant Signaling & Behavior*, 査読有, 7, 1388-1392.

11. Hashida, S.N., Takahashi, H., Takahara, K., Kawai-Yamada, M., Kitazaki, K., Shoji, K., Goto, F., Yoshihara, T., Uchimiya, H. (2012) “NAD⁺ accumulation during pollen maturation in *Arabidopsis* regulating onset of germination.” *Molecular Plant.*, 査読有, 6, 216-225.

12. Nagano, M., Takahara, K., Fujimoto, M., Tsutsumi, N., Uchimiya, H., Kawai-Yamada, M. (2012) “*Arabidopsis* sphingolipid fatty acid 2-hydroxylases (AtFAH1 and AtFAH2) are functionally differentiated in fatty acid 2-hydroxylation and stress responses.” *Plant Phys.*, 査読有, 159. 1138-1148.

13. Nakasone, A., Fujiwara, M., Fukao, Y., Biswas, K.K., Rahman, A., Kawai-Yamada, M., Narumi, I., Uchimiya, H., Oono, Y. (2012) “Small acidic protein 1 acts with RUB modification components, the COP9 signalosome and AXR1, to regulate growth and development of *Arabidopsis*

thaliana.” *Plant Phys.*, 査読有, 163, 93-105.

14. Nishimura, Y., Shikanai, T., Nakamura, S., Kawai-Yamada, M., Uchimiya, H. (2012) “The Gsp1 triggers sexual developmental program including inheritance of chloroplast DNA and mitochondrial DNA in *Chlamydomonas reinhardtii*.” *Plant Cell*, 査読有, 24, 2401-2414.

15. Hachiya, T., Watanabe, C.K., Fujimoto, M., Ishikawa, T., Takahara, K., Kawai-Yamada, M., Uchimiya, H., Uesono, Y., Terashima, I., Noguchi, K., (2012) “Nitrate addition alleviates ammonium toxicity without lessening ammonium accumulation, organic acid depletion and inorganic sation depletion in *Arabidopsis thaliana* shoots.” *Plant Cell Physiol.*, 査読有, 53, 577-591.

16. Kasajima, I., Ebana, K., Yamamoto, T., Takahara, K., Yano, M., Kawai-Yamada, M., Uchimiya, H. (2011) “Molecular distinction in genetic regulation of nonphotochemical quenching in rice.” *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 査読有, 108, 13835-13840.

17. Miyagi, A., Takahara, K., Kasajima, I., Takahashi, H., Kawai-Yamada, M. and Uchimiya, H. (2011) “Fate of ¹³C in metabolic pathways and effects of High CO₂ on the alteration of metabolites in *Rumex obtusifolius* L.” *Metabolomics*, 査読有, 7, 524-535.

〔学会発表〕(計 23 件)

1. Miyagi, A., Uchimiya, H. and Kawai-Yamada, M. “Metabolome analysis of soluble oxalate accumulation in *Rumex obtusifolius* L.” *Plant Gene Discovery & “Omics” Technologies*, February 17-18th, 2014. Wien, Austria.

2. Kawai-Yamada, M., Sato, Y. and Uchimiya, H. “Metabolomic improvement of NAD(P)(H) biosynthesis in plants.” *Plant Gene Discovery & “Omics” Technologies*, February 17-18th, 2014. Wien, Austria.

3. Kawai-Yamada, M., Ishikawa, T., Nagano, M., Nakasone A. and Uchimiya, H. “Functional association of cell death suppressor *Arabidopsis* Bax Inhibitor-1 with lipid metabolism.” 2013 Plant Symposium of the SEB, Oxidative stress and cell death in plants: mechanisms and implications, July 26-28th, 2013. Florence, Italy.

4. 北野沙也佳、宮城敦子、川合真紀、内宮博文、山口雅利、大野豊、長谷純宏、鳴海一成. ガンマ線がエゾノギシギシのシュウ酸代謝に及ぼす影響. 第8回高崎量子応用研究シ

ンポジウム、高崎、2013年10月11日。
5. 宮城敦子、内宮博文、川合真紀。植物におけるシュウ酸蓄積機構のメタボローム解析。第8回メタボロームシンポジウム、福岡、2013年10月3日。
6. 石川寿樹、長野稔、中曽根光、内宮博文、川合真紀。シロイヌナズナの低温ストレス応答におけるスフィンゴリピドーム解析。第26回植物脂質シンポジウム、札幌、2013年9月15日。
7. 中曽根光、石川寿樹、内宮博文、川合真紀。8スフィンゴ脂質不飽和化酵素の酵素活性に関わる領域の検索。第26回植物脂質シンポジウム、札幌、2013年9月16日。
8. 柿沼悠太、石川寿樹、長野稔、山口雅利、内宮博文、川合真紀。シロイヌナズナの脂肪酸伸長酵素の蒸散制御への寄与。第26回植物脂質シンポジウム、札幌、2013年9月16日。
9. 柿沼悠太、石川寿樹、長野稔、山口雅利、内宮博文、川合真紀。蒸散制御におけるシロイヌナズナの脂肪酸伸長酵素 AtEL01 の機能解析。第78回日本植物学会、札幌、2013年9月13日。
10. 中曽根光、石川寿樹、内宮博文、川合真紀。出芽酵母発現系を用いたスフィンゴ脂質長鎖塩基 8 位不飽和化酵素のドメイン解析。第78回日本植物学会、札幌、2013年9月13日。
11. 宮城敦子、内宮博文、川合真紀。Al³⁺存在下における高シュウ酸植物エゾノギンギシのメタボローム解析。第78回日本植物学会、札幌、2013年9月14日。
12. 北野沙也佳、宮城敦子、大野豊、長谷純弘、鳴海一成、山口雅利、内宮博文、川合真紀。ガンマ線が高シュウ酸植物の代謝に及ぼす影響。第78回日本植物学会、札幌、2013年9月14日。
13. 石川寿樹、中曽根光、長野稔、内宮博文、川合真紀。シロイヌナズナの低温応答におけるスフィンゴ脂質代謝動態。第78回日本植物学会、札幌、2013年9月13日。
14. 宮城敦子、内宮博文、川合真紀。シュウ酸合成阻害エゾノギンギシのメタボローム解析。第31回日本植物細胞分子生物学会、札幌、2013年9月11日。
15. Iwabuchi, M., Nagano, M., Ishikawa, T., Yamaoka, Y., Nishida, I., Uchimiya, H. and Kawai-Yamada, M. "Molecular analysis of Arabidopsis 8-sphingolipid desat urase under cold stress." The 4th Asian Symposium on Plant Lipids, December 3rd, 2011, Hong Cong, China.
16. Kawai-Yamada, M., Ishikawa, T., Nagano, M., Aki, T., Yanagisawa, S. and Uchimiya, H. Proteome analysis to identify membrane microdomain proteins involved in regulation of stress-induced cell death. 3rd International Symposium on Frontiers in Agriculture Proteome Research,

November 8th, 2011, Tsukuba, Japan.
17. 宮城敦子、川合真紀、内宮博文。バイオマス資源雑草のメタボローム解析。第6回メタボロームシンポジウム、2011年10月14日、大阪。
18. 長野稔、石川寿樹、内宮博文、川合真紀。植物のスフィンゴ脂質脂肪酸 2-ヒドロキシラーゼの解析。第84回日本生化学会大会、2011年9月24日、京都。
19. 石川寿樹、内宮博文、川合真紀。Bax inhibitor-1 による細胞死制御機構に關与するイネ長鎖塩基 4 不飽和化酵素の解析。日本植物脂質科学研究会、2011年9月20日、東京。
20. 石川寿樹、秋利彦、柳澤修一、長野 稔、内宮博文、川合真紀。Bax Inhibitor-1 の酸化ストレス耐性機構に關与する細胞膜マイクロドメインタンパク。第76回日本植物学会、2011年9月17日、東京。
21. 岩淵充、長野稔、石川寿樹、内宮博文、川合真紀。シロイヌナズナ 8-スフィンゴ脂質不飽和化酵素の低温応答における機能。第76回日本植物学会、2011年9月17日、東京。
22. 川合真紀、高原健太郎、恩田弥生、内宮博文。細胞内還元カプールの改変による植物バイオマス制御。植物細胞分子生物学会シンポジウム、2011年9月7日、福岡。
23. 宮城敦子、川合真紀、内宮博文。雑草のバイオマス生産制御とメタボローム解析。植物細胞分子生物学会、2011年9月7日、福岡。

〔図書〕(計0件)

〔産業財産権〕

出願状況(計1件)

名称: シュウ酸濃度が低減された植物体の製造法

発明者: 大野豊、鳴海一成、長谷純弘、川合真紀、北野沙也佳、宮城敦子、内宮博文

権利者: 大野豊、鳴海一成、長谷純弘、川合真紀、北野沙也佳、宮城敦子、内宮博文

種類:

番号: 特願 2013-023290

出願年月日: 平成 25 年 2 月 8 日

国内外の別: 国内

取得状況(計0件)

6. 研究組織

(1)研究代表者

内宮博文 (UCHIMIYA, Hirofumi)

埼玉大学・環境科学研究センター・教授

研究者番号: 5 0 1 4 2 2 2 9