

イネにおける不定根の発生とその伸長に及ぼす亜鉛とオーキシンの影響

井上昭彦・鵜戸西夏奈・佐伯雄一・長友由隆・赤尾勝一郎

宮崎大学農学部生物機能科学講座

(2006年1月25日 受理)

Effect of zinc and auxin on the formation of adventitious roots and its growth in rice plants.

Akihiko INOUE, Kana UDONISHI, Yuichi SAEKI, Yoshitaka NAGATOMO,
Shoichiro AKAO

Division of Biotechnology and Biochemistry, Faculty of Agriculture, University of Miyazaki

Summary : We have shown that the addition of zinc in plant growth medium stimulates the former of auxin induced adventitious roots in rice. In this study, we further examined the mechanisms involved in the roles of zinc and auxin in root induction in the rice plant.

It was found out that the application of zinc alone did not influence the number of roots. However, root numbers increased with addition of zinc under the existence of auxin. Since the rooting process consists of two steps, the formation of root primordium and elongation. It was therefore presumed that the formation of root primordium was a result of auxin function and that zinc function promotes root elongation.

Key words : Auxin, 2,4-D, Rice, Rooting, Zinc

緒言

亜鉛は、その欠乏症の特徴が顕著な伸長抑制であることから、オーキシンとの関連で多くの研究がなされてきた (Skoog *et al.* 1940 ; Tsui *et al.* 1948 ; Domingo *et al.* 1992 ; Hossain *et al.* 1997, 1998 ; Takaki *et al.* 1990). Skoog (1940), Tsui (1948) らは、トリプトファンを経由するオーキシン (インドール酢酸, IAA) の生合成経路に亜鉛が関与しているためとしているが、一方で Takaki (1990), Domingo (1992), Hossain (1998) らは、亜鉛欠乏症を呈しても、必ずしもオーキシン濃度の低下しないことを明らかにして、亜鉛がオーキシンの生合成系に関与していること

に否定的であり、現段階では亜鉛とオーキシンとの関係に明確な結論は得られていない。しかし、亜鉛とオーキシンの間には興味深い共通点が見いだされている。小畑・北岸 (1980) は放射性同位元素 ^{65}Zn による詳しい追跡試験を実施し、亜鉛が細胞分裂の旺盛な新芽に著しく集積することを見いだしている。また、オーキシンについても、細胞分裂の開始時に濃度の高まることが、最近の微量分析技術の進歩から明らかにされつつある (Uggla *et al.* 2001 ; Tuominen *et al.* 1997)。最近、オーキシンの存在下に特異的に機能する亜鉛の作用として、イネにおけるオーキシン誘導根を顕著に高める作用 (横山他 2004a)、植物ホル

モン非依存的に培養可能な西洋ミヤコグサ由来のスーパールートにおける切断根の増殖促進作用(小口他 2004)など、これまでに知られていない機能の存在することが示された。イネ科植物では、種子根の伸長とともに茎の下部から多数の不定根が発生、それらの不定根から、さらに分岐根が発生し成長する。横山ら(2004a)の解析試験では不定根と分岐根(二次根)を区別することなく、単に重量で評価しているが、オーキシン存在下における亜鉛の機能解析には、より詳細な調査研究が不可欠と考える。そこで、オーキシンにより誘導される根と、オーキシンと亜鉛の相互作用により増加する根を明らかにする目的で、不定根と二次根を区別した詳細な調査を実施して幾つかの知見を得たので、その結果の概要を報告する。

材料および方法

1. 供試植物

材料には、籾殻を除いた後、70%エタノールに2分、次亜塩素酸ナトリウムに30分間浸漬して表面殺菌後、滅菌水で3回洗浄したイネ *Oryza sativa* L. (日本晴) 種子を用いた。イネ幼植物の培養は、pH5.7に調整し、1%の寒天を加えてオートクレイブ滅菌したMS培地(Murashige and Skoog 1962)に滅菌種子を無菌的に置床し、植物培養用インキュベーターに移して自然光下、26~30°Cで30日間培養した。なお、試験はすべて6反復とした。

2. 植物ホルモンおよび亜鉛の添加処理

オーキシン作用を示す化合物としては、2,4-dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D) を用い、0, 0.02, 0.1, 0.2 mg L⁻¹の4処理区を設けた。亜鉛

供給の化合物には硫酸亜鉛(ZnSO₄)を用い、0, 1.9, 19, 34, 51, 103, 207 mg L⁻¹の7処理区を設けた。

3. 根の生長量の測定

30日間の培養を終えたイネ幼植物は、ろ紙上で水分を十分に取り除いた後、種子根と不定根との総数(一次根数と表示)および分岐根数(二次根数と表示)、一次根および二次根の長さを測定した。

結果

1. 2,4-D(オーキシン)がイネの発根と根の伸長に及ぼす影響

図1は、培地の2,4-D濃度を0, 0.02, 0.1および0.2 mg L⁻¹の4水準とし、30日間培養したイネの根部の写真であり、表1は2,4-Dの添加がイネの発根数と一次根の長さなどにどのように影響したかを示す調査結果である。なお、ここに使用したMS培地には、標準として1.9 mg L⁻¹の亜鉛が含まれている。図1に示す根部の写真は、イネの不定根誘導と根のカルス化に及ぼす2,4-Dの影響を可視的に分かり易く捉えている。2,4-D無添加の0 mg L⁻¹区では、一次根が5~6本認められるにすぎないが、0.02 mg L⁻¹の2,4-D添加により、一次根数は顕著に増加している。さらに、培地の2,4-D濃度を0.1 mg L⁻¹に高めることで一次根数はさらに増大している。しかし、2,4-D濃度を0.2 mg L⁻¹にまで高めた条件では、一次根数の更なる増大は認められず、カルス化した根が発生している。播種後30日目のイネの一次根数と二次根数の間には、2,4-Dに対する反応の違いが顕著に観察された。一次根数は、培地の2,4-D濃度が0.1 mg L⁻¹まで

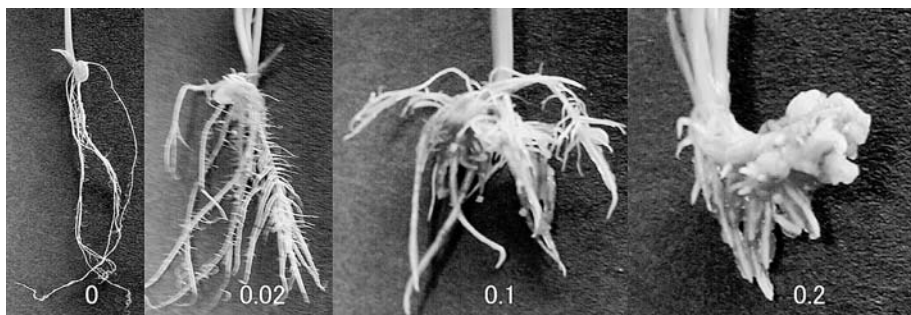


図1. 2,4-D添加濃度がイネの発根および根の伸長に及ぼす影響
2,4-Dの添加量は左から0, 0.02, 0.1, 0.2 mg L⁻¹

表 1. 培地の2,4-D濃度がイネの根の発生と伸長に及ぼす影響

2,4-D (mg L ⁻¹)	根数 (本 植物体 ⁻¹)		1 次根長 (cm)	
	1 次根	2 次根	全長	1 本当たり
0	6.0±2.1	452.8±295.1	35.3±19.4	5.3±2.5
0.02	12.2±2.3	270.4±79.1	29.9±6.7	2.5±0.5
0.1	15.8±7.6	85.0±72.4	27.4±15.4	1.7±0.4
0.2	10.6±4.8	16.8±9.4	10.2±5.5	0.9±0.2

数値：平均値±標準偏差

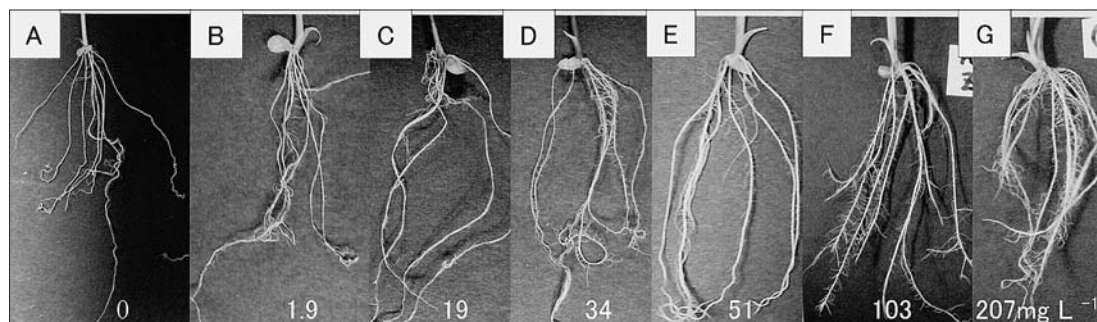


図 2. 培地の亜鉛濃度がイネの発根と根の伸長に及ぼす影響

培地へのオーキシシ (2,4-D) 添加は無く、左から0, 1.9, 19, 34, 51, 103, 207 mg L⁻¹の順で亜鉛を添加している。

表 2. 培地の亜鉛濃度がイネの発根と根の伸長に及ぼす影響

Zn (mg L ⁻¹)	根数 (本 植物体 ⁻¹)		1 次根長 (cm)	
	1 次根	2 次根	全長	1 本当たり
0	8.2±1.0	731.3±112.0	46.6±4.8	5.7±0.8
1.9	7.4±1.6	726.2±152.8	43.9±9.4	5.9±0.5
19.0	7.4±1.5	634.6±77.3	40.2±6.2	5.5±0.9
34.0	8.8±2.4	861.2±195.5	51.0±11.6	5.9±0.3
51.0	9.6±2.4	938.0±174.6	51.2±12.3	5.4±0.3
103.0	8.8±2.1	411.5±245.3	33.6±18.4	3.5±1.6
207.0	8.7±1.5	459.4±225.2	36.7±18.7	4.0±1.7

数値：平均値±標準偏差

は上昇し、それを超える時点で低下傾向に転じた。このように一次根の数は、ある一定の濃度までは2,4-Dの添加量の上昇に伴って増加していた。しかし、一次根の成長・伸長は、発根数とは異なり、逆に抑制されることが観察された。2,4-D添加濃度の増大に伴う一次根の伸長は、濃度の上昇に伴い段階的に確実に抑制されることが示された。2,4-Dの添加に伴う二次根数の変化は、一次根数のように一時的にも増加する傾向はなく一途に低下し、2,4-D無添加では450本程度観察された二次根が、2,4-Dの添加濃度が0.1 mg L⁻¹では85本に、さらに0.2 mg L⁻¹では、17本近くにまで急激

に低下することが示された。

2. 亜鉛がイネの発根と根の伸長に及ぼす影響

図2と表2は、2,4-D無添加、すなわち外部からオーキシシ作用を示す一切の植物ホルモンを添加することなく内生オーキシシレベルにおいて、培地の亜鉛濃度を変化させると、その濃度の変化がイネの発根と根の伸長にどのような影響を及ぼすかについて調査した結果である。図2に掲げるA～Gまでの写真に示す根は、培地の亜鉛濃度を変えた区の代表例であり、培地に添加した亜鉛濃度は左から0, 1.9, 19, 34, 51, 103, 207 mg L⁻¹

である。図2からは、培地の亜鉛濃度が変化しても一次根の発生数に違いは認められなかった。二次根の数や一次根の長さに及ぼす影響も図2では判定しがたいが、表2に示す調査結果は、亜鉛の添加濃度が一次根数に影響しないという点では図2と同じであった。また、図2からは判定困難であった二次根数と一次根の伸長に及ぼす作用に一定の傾向のあることが示された。具体的には、二次根数は亜鉛添加濃度 51 mg L^{-1} までは増加したが、 103 mg L^{-1} 以上に高まるとおよそ半分まで低下した。また、一次根の伸長も二次根数と同様な傾向を示し、培地の亜鉛濃度が 51 mg L^{-1} を超えると抑制されることが示された。

3. 2,4-Dと亜鉛の複合作用がイネの発根と根の伸長に及ぼす影響

図3および表3、表4に掲げるデータは、2,4-Dの添加量を 0.1 mg L^{-1} または 0.2 mg L^{-1} に固定した処理区に、異なる濃度の亜鉛を添加した際における発根数と根の伸長を調査した結果であり、オーキシン作用を示す2,4-Dの存在下における亜鉛の作用が調査目的である。オーキシン作用を示す2,4-Dの添加は、根の伸長を顕著に抑制したが、一方で、根数を増大させた(図1)。その根数増

加作用は、2,4-D濃度が 0.1 mg L^{-1} までには認められたものの、それを超えると減少に転じるなど、濃度により作用の異なることも明らかであった(図1)。次に、亜鉛の場合、これを単独で添加した条件では、一次根数に何らの変化も与えなかった(図2、表2)が、2,4-Dの存在下においては、図3の写真A、Bに示した通り、一次根数が亜鉛の添加により増加することが認められた。表3は2,4-Dの添加を 0.1 mg L^{-1} にした場合であり、表4は2,4-Dの添加濃度を 0.2 mg L^{-1} にした場合である。図3のA-1とA-2~7、B-1とB-2~7は、それぞれ培地への亜鉛添加の有無を示しており、1で示した処理区は亜鉛無添加を2~7で示した処理区は $1.9 \sim 207 \text{ mg L}^{-1}$ の亜鉛添加を示しており、ベースとなる2,4-Dの添加濃度の如何に関わらず、亜鉛の添加により根数の増加している様子が明らかであった。これらに関する詳細は、表3と4に示したとおりである。 0.1 mg L^{-1} の2,4-D存在下における一次根数と亜鉛添加濃度との関連は、亜鉛 0 mg L^{-1} における一次根数(13.2本)が、培地の亜鉛濃度が 34 mg L^{-1} までは亜鉛添加濃度の上昇に比例して増加すること、一次根数は亜鉛濃度 34 mg L^{-1} でピークに達するが、亜鉛濃度が 103 mg L^{-1} まではほぼ一定の一次根数を示した。

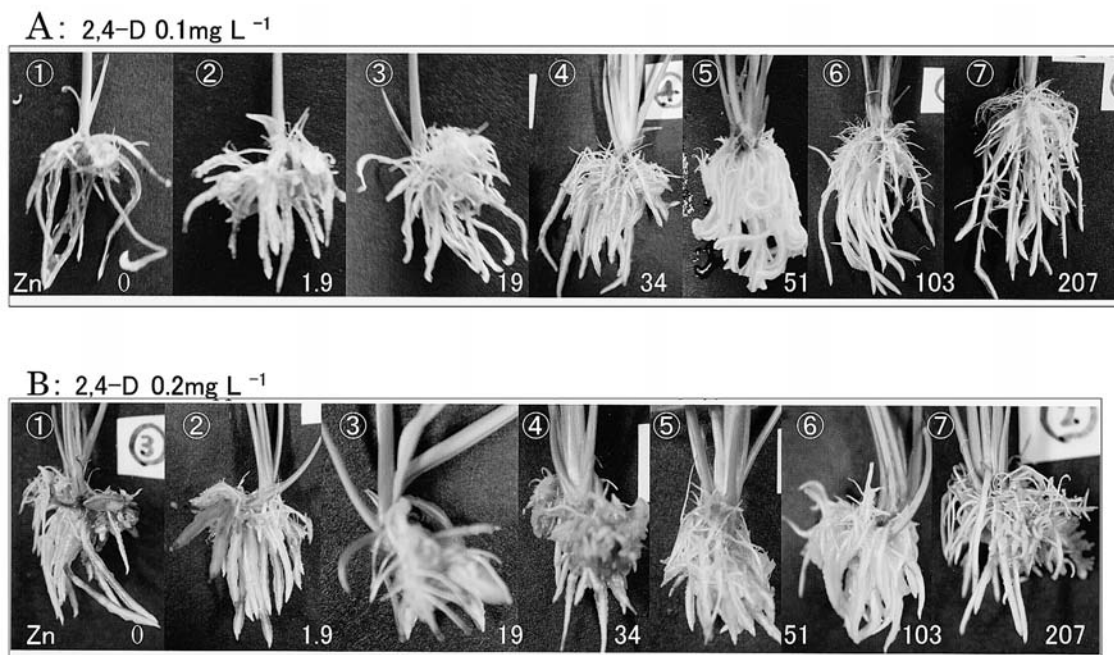


図3. イネの発根と根の伸長に及ぼす2,4-Dと亜鉛の複合作用

A, Bの2,4-D濃度は、A: 0.1 mg L^{-1} 、B: 0.2 mg L^{-1} である。また、Zn濃度は、左から、0, 1.9, 19, 34, 51, 103, 207 mg L^{-1} の7段階である。

表 3. 2,4-D 0.1mg L⁻¹添加条件下での亜鉛濃度が及ぼす影響

Zn (mg L ⁻¹)	根数 (本 植物体 ⁻¹)		1 次根長 (cm)	
	1 次根	2 次根	全長	1 本当たり
0	13.2±4.8	18.8±10.4	23.8±10.0	1.8±0.3
1.9	13.6±4.6	36.8±24.5	17.2±5.2	1.3±0.1
19.0	25.4±10.6	77.6±52.8	39.6±22.7	1.5±0.4
34.0	40.4±5.3	127.4±58.9	47.0±11.3	1.2±0.3
51.0	37.8±5.4	137.5±30.9	56.5±12.8	1.5±0.1
103.0	36.3±16.4	153.0±69.6	51.2±22.2	1.4±0.5
207.0	27.5±12.2	108.5±52.5	31.9±9.9	1.3±0.6

数値：平均値±標準偏差

表 4. 2,4-D 0.2mg L⁻¹添加条件下で亜鉛濃度が及ぼす影響

Zn (mg L ⁻¹)	根数 (本 植物体 ⁻¹)		1 次根長 (cm)	
	1 次根	2 次根	全長	1 本当たり
0	16.4±4.8	28.4±20.6	15.8±6.1	1.0±0.2
1.9	10.6±4.8	16.8±9.4	10.2±5.5	0.9±0.2
19.0	28.7±16.0	25.2±23.3	15.1±8.8	0.6±0.2
34.0	18.2±10.8	37.7±40.5	13.7±9.2	0.7±0.2
51.0	34.3±10.6	58.0±28.6	25.1±6.0	0.8±0.2
103.0	44.0±24.0	57.6±46.5	38.3±18.6	0.9±0.3
207.0	23.7±5.6	108.0±14.0	19.7±3.2	0.9±0.1

数値：平均値±標準偏差

しかし、亜鉛濃度がさらに高くとなると一次根数は減少に転じた (表 3)。2,4-D の添加濃度を 0.2 mg L⁻¹ に高めて亜鉛濃度を変化させた場合も、基本的には 0.1 mg L⁻¹ と同じであったが、0.1 mg L⁻¹ に比べて一次根長の抑制や二次根数の低下が観察された (表 4)。

考 察

イネ科植物では、まず最初に種子根が出現、伸長するとともに茎から多数の不定根が発生する。この種子根と不定根は一次根、一次根から発生する根は二次根と呼ばれている。二次根の発生は、一次根の原生木部に外接する位置の内鞘細胞を原基として発生するとされており、原基の発生誘導にオーキシンが作用すると考えられている (犬飼 2004)。根に関するオーキシンの生理作用としては、不定根形成の促進と根の伸長阻害が知られている。オーキシンによる根の伸長阻害は、図 1 に示したように、培地中のオーキシン (2,4-D) 濃度を僅か 0.02 ppm 高めただけで根の伸長が抑制され、一次根や二次根が太くなるという現象で現

れている。このように根におけるオーキシンの感受性の高い理由として、オーキシンの感受性は組織特異的であり、根における内生オーキシン量が常に要求量を満たしていることによるとされている (高橋, 増田, 1994)。一方、亜鉛の生理作用としては、古くからオーキシンの生合成と関連させた研究 (Skoog *et al.* 1940; Tsui *et al.* 1948; Domingo *et al.* 1992; Hossain *et al.* 1998; Takaki *et al.* 1990) がなされているのみで、横山ら (2004a, b) や小口ら (2004) のようにオーキシンの生合成ではなく、オーキシン作用の制御に関与している可能性を指摘した報告は知られていない。オーキシンには低濃度では発根作用、高濃度ではカルス化作用を示すことは周知の事実であり、こうしたオーキシンの特性は植物組織培養技術として広く活用されている (清水他 1992)。イネの幼植物を材料とした横山ら (2004a) は、亜鉛には、オーキシンの発根作用を促進または高める働きがあると指摘している。しかし、彼らは、根数の判定を写真による視覚と、根重から求めている関係で、不定根と二次根との関連、根の生育

や伸長に対する影響などが不明のまま残されている。本試験では、一次根（種子根+不定根）と二次根を分けて測定した結果、横山ら（2004a）が報告したオーキシン存在下における亜鉛の特異的機能、すなわち、オーキシン作用を示す2,4-Dの存在下における亜鉛添加による根重の増加は、一次根および二次根数の増加に基づくものであり、根の生育・伸長に基因するものではないことを明らかにした。また、横山ら（2004a）は、2,4-Dの添加による根数増も 0.2 mg L^{-1} までが上限で、 0.3 mg L^{-1} になると発根数は極端に少なくなり、発根の代わりに根のカルス化が生じたこと、2,4-D 0.3 mg L^{-1} を加えている培地に、高濃度の亜鉛（ 36 mg L^{-1} ）を添加することによりカルス化が軽減することは認められたが、正常な発育を示すには至らなかったとしている。本試験においても、2,4-Dの濃度を 0.2 mg L^{-1} に高めた際には、量的には少なかったが本来は根になったのであろうと推定される部位がカルス化している様子が観察されたことから、イネの発根促進には 0.1 mg L^{-1} 付近の2,4-D濃度が適していると推定される。

本報告では、横山らの見いだしたオーキシン誘導性発根作用をさらに高める亜鉛の作用を量的に明らかにした。すなわち、表1に示した2,4-D 0 mg L^{-1} 区の一次根数は、何も処理しない内生オーキシンレベルにおける一次根数であり、これに 0.1 mg L^{-1} のオーキシン（2,4-D）を添加して観察された一次根数13.2本は外部から添加したオーキシン誘導性の根を含む本数であり、前者を差し引いた7.2本（ $13.2-6.0$ ）をオーキシン（2,4-D）誘導根と見なすことができる。また、表2と表3の一次根数を、亜鉛の添加量とオーキシンの誘導根の発生数として図4に示した。オーキシン（2,4-D） 0.1 mg L^{-1} 、亜鉛 $34\sim 103 \text{ mg L}^{-1}$ 添加の時に一次根の増加に著しい効果がみられた（図4）。

このように、本試験では、オーキシン誘導性発根に関与する亜鉛の特異的機能の存在を量的にも捉えることができた。若い葉で生合成されたオーキシンが茎の中を根に向かって求底的に輸送されて根端に達する（林他 1998）こと、また、オーキシンが発根を促進する、特にIBA（インドール酪酸）には高い発根能力のあること（河合 1999）などが知られている。さらに、オーキシンには根の維管束分化を促す（Bonnet & Torrey 1965）

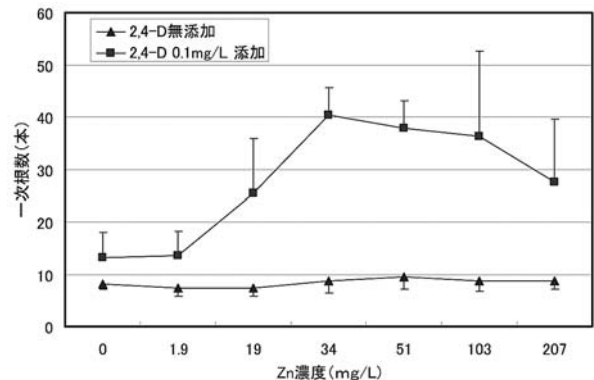


図4. 2,4-D濃度とZn濃度による一次根数の変化

とともに、側根原基の形成を誘導する（Wightman *et al.* 1980 ; Hinchee & Rost 1986）ことなども知られている。以上のことは、オーキシンが維管束の分化や根原基の形成に必須であることを示唆しているが、不定根原基の形成に必要なオーキシンも、出来上がった根原基の伸長を抑制するため、根系の発達にはオーキシンの活性・不活性化を局所的にタイミング良く制御することが必要になると考えられている（今関1998）。一方で、小畑・北岸（1982）は、亜鉛は分裂組織に集積し、分裂組織における亜鉛濃度が 100 mg kg^{-1} 以下では窒素代謝に異常が生じたと報告していることから、細胞分裂とその後の成長に亜鉛が必須元素であることが窺える。横山ら（2004a）の報告した内容をより詳細に検討した本試験においても再度確認された亜鉛の新規機能、「オーキシン存在下における発根促進」も、上述したオーキシンの維管束形成や根の原基形成作用と、亜鉛の細胞分裂促進への関与、の双方から説明できそうである。もし、側根原基の誘導（内鞘細胞の分化）と維管束の形成、さらに側根原基の細胞分裂と伸長などがオーキシンと亜鉛で機能分担が仕分けられているとすれば、オーキシンと亜鉛の添加時期を組み合わせた実験系を考案することで詳細な検討が可能である。Oguchiら（2004a, b）とYangら（2005）は、イネ幼植物を供し、プロテオーム解析手法により、発根およびカルスの増殖時にオーキシンと亜鉛の双方に応答して誘導されるタンパク質の網羅的解析を試みている。カルスの増殖時に亜鉛濃度依存的に増加するタンパク質として8種類が単離され、その中からNADPH-dependent oxidoreductase（NADPH-DO）と methyl-

malonate α -semialdehyde dehydrogenase (MMSDH) の2種類について詳しい機能解析がなされている (Oguchi *et al.* 2004a, b). それによると, 前者のNADPH-DOはカルスの培養時にはオーキシンと亜鉛の両方を添加した場合に強く発現した. 一方, 根ではオーキシン添加により発現量は増加したが, オーキシン+亜鉛では発現量が低下したとしている. MMSDHの発現は, カルス, 発根イネのいずれの場合にも, オーキシン単独よりもオーキシンと亜鉛の混合により顕著に増加したとしている. また, 同じ研究グループのYangら (2005) は, MMSDHタンパク質の抗体を作成して, このMMSDHがイネの不定根原基で特異的に発現していることを明らかにしている. 同じくYangら (2005) は, 不定根の発生部位で強く発現し, 亜鉛の濃度依存的に発現量を増加させるタンパク質としてelongation factor-1 β ' (EF-1 β ') を単離した. そこで, オーキシンによる発根化誘導処理と亜鉛処理のタイミングを組み合わせて, 不定根原基の形成過程とMMSDHやEF-1 β 'の発現量の経時的变化を捉えることがオーキシンと亜鉛による根系の発達機構解明の近道となり, 本研究を通じて得られるであろう根系に視点を置いた実用化技術の開発, 例えば, 道路や堤防の法面, 造成地の斜面の崩壊防止に適した根系, 生産性に主体をおく作物にあっては養分吸収に適した根系であることが要求されるので, 目的にあった根系をデザイン可能とする根系制御技術の開発研究に資すると考えている.

要約

前報 (横山ら 2004a) では, 亜鉛がオーキシン誘導性不定根の発生を促進するという新しい発見を報告した. しかし, 前報のデータは定量性に乏しかった. そこで, 本報告では, オーキシン誘導性の根を一次根と二次根に区分して測定するなど定量的なデータを得ることで, 亜鉛の作用機構を知る手がかりを得ようとした. オーキシン作用を示す化合物には2,4-Dを使用した.

亜鉛処理のみでは, 亜鉛濃度を高めても根数に変化は認められなかった. しかし, 2,4-D処理はイネの根数を増加させた. 発根数の増加は2,4-D 0.1 mg L⁻¹までであり, これを超えるとカルス化した. 2,4-Dの存在する条件下における亜鉛添加

は, 根数を高め, 根数の増加は亜鉛濃度が50~103 mg L⁻¹までは続き, それを超えると低下した. 発根という過程は, 根の原基形成と原基の伸長の2段階から成り立つとされているが, 前者がオーキシン (2,4-D) 作用で, 後者が亜鉛作用であると推定された.

キーワード: 亜鉛, イネ, オーキシン, 発根, 2,4-D

謝辞

本研究の一部は, 農林水産省プロジェクト研究「オーキシンの機能発現と共役する亜鉛誘導性タンパク質の網羅的解析と遺伝子単離・機能解明 (プロテオームPR-1215)」で実施した.

引用文献

- Bonnet, H., J. G. Torrey (1965) Auxin transport in convolvulus root cultured in vitro. *Plant Physiol.* **40**, 813-818.
- Domingo, A. L., Y. Nagatomo, M. Tamai, H. Takaki (1992) Free-tryptophan and indoleacetic acid in zinc-deficient radish shoots. *Soil Sci. Plant Nutr.* **38**, 261-267.
- 林 浩昭・真野弘範・加藤 学・藤巻 秀 (1998) 植物ホルモ作用機構の分子遺伝学的解析, 今関英雅・柴岡弘郎共編 植物ホルモと細胞の形. 学会出版センター. 東京. pp. 75-83.
- Hinchee, M. A. W., T. L. Rost (1986) The control of lateral root development in cultured pea seedlings. I. The role of seedling organs and plant growth regulators. *Bot. Gaz.* **147**, 137-147.
- Hossain, B., N. Hirata, Y. Nagatomo, M. Suiko, H. Takaki (1998) Zinc nutrition and levels of endogenous indole-3-acetic acid in radish shoots. *J. Plant Nutr.* **21**, 1113-1128.
- 今関英雅 (1998) 植物ホルモと細胞の形, 今関英雅・柴岡弘郎共編 植物ホルモと細胞の形. 学会出版センター. 東京. pp. 1-5.
- 犬飼義明 (2004) 植物の根に関する諸問題 [128]. *農業および園芸* **79**, 393-397.
- 河合義隆 (1999) 植物の根に関する諸問題 [75]. *農業および園芸* **74**, 1124-1128.
- 駒嶺 穆・野村港二 (1998) 植物細胞工学入門. 学会出版センター. 東京. pp. 28-29.
- Murashige, T., F. Skoog (1962) A revised medi-

- um for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Physiol. Plant.* **15**, 473-497.
- 小畑 仁・北岸確三 (1980) 水稻の葉における亜鉛とマンガンの集積パターン. *土肥誌* **51**, 285-291.
- 小畑 仁・北岸確三 (1982) 水稻の葉における亜鉛の集積と加齢に伴う再転流. *日本土壤肥料学雑誌* **53**, 235-240.
- 小口慶子・井上昭彦・明石 良・佐伯雄一・長友由隆・赤尾勝一郎・高木 浩 (2004) 西洋ミヤコグサ由来の Super-growing Root (*Lotus corniculatus L.*) の発根・伸長に及ぼす亜鉛添加の効果. *日本土壤肥料学雑誌* **75**, 9-14.
- Oguchi, K., N. Tanaka, S. Komatsu, S. Akao (2004a) Characterization of NADPH-dependent oxidoreductase induced by auxin in rice. *Physiol. Plant.* **121**(1), 124-131.
- Oguchi, K., N. Tanaka, S. Komatsu, S. Akao (2004b) Methylmalonate-semialdehyde dehydrogenase is induced in auxin-stimulated and zinc-stimulated root formation in rice. *Plant Cell Rep.* **22**, 848-858.
- 清水 碩・芦原 担・作田正明 (1992) 植物組織培養の基礎, 植物組織培養入門. オーム社 41-71.
- Skoog, F. (1940) Relationships between zinc and auxin in the growth of higher plants. *Am. J. Bot.* **27**, 939-951.
- 高橋信孝・増田芳雄編 1994 生理作用, 植物ホルモンハンドブック「上」. 培風館. 東京. pp. 357-396.
- Takaki, H., A. L. Domingo, Y. Nagatomo, M. Tamai (1990) Effect of zinc on the amount of indoleacetic acid in radish seedlings. Transactions of the 14th ICSS. Kyoto Japan. **4**, 497-498.
- Thimann, K. V. (1937) On the nature of inhibitions caused by auxin. *Am. J. Bot.* **24**, 407-412.
- Tsui, C. (1948) The role of zinc in auxin synthesis in tomato plant. *Am. J. Bot.* **35**, 172-179.
- Tuominen, H., L. Puech, S. Fink, B. Sundberg (1997) A radial concentration gradient of indole-3-acetic acid is related to secondary xylem development in hybrid aspen. *Plant Physiol.* **115**, 577-585.
- Ugla, C., E. Magel, T. Moritz, B. Sundberg (2001) Function and dynamics of auxin and carbohydrates during earlywood/latewood transition in scots pine. *Plant Physiol.* **125**, 2029-2039.
- Wightman, F., E. A. Schneider, K. Thimann (1980) Hormonal factors controlling the initiation and development of lateral roots. II. Effect of exogenous growth factors on lateral root formation in pea roots. *Plant Physiol.* **49**, 304-314.
- Yang, G., A. Inoue, H. Takasaki, H. Kaku, S. Akao, S. Komatsu (2005) A proteomic approach to analyze auxin- and zinc-responsive protein in rice. *J. Proteome Research.* **4**, 456-463.
- 横山明敏・佐伯雄一・小口慶子・長友由隆・高木 浩・赤尾勝一郎 (2004a) イネにおけるオーキシンの発根促進作用に及ぼす亜鉛の影響. *土肥誌* **75**, 211-216.
- 横山明敏・佐伯雄一・長友由隆・赤尾勝一郎・高木 浩 (2004b) カボチャにおけるオーキシンの誘導される発根とカルス化に及ぼす亜鉛の影響. *根の研究* **13**, 143-147.