

닭의장풀에 Cd²⁺ 처리시 Cd²⁺ 흡수와 생장에 미치는 indole acetic acid의 영향

이 준 상

상지대학교 생명과학과

(2003년 7월 31일 접수; 2004년 6월 2일 채택)

The effect of Indole acetic acid on the accumulation of Cd²⁺ and growth of Cd²⁺- treated *Commelina communis* L.

Joon-Sang Lee

Department of Life Science, Sangji University, Wonju 220-702, Korea

(Manuscript received 31 July, 2003; accepted 2 June, 2004)

3-weeks old *Commelina* was transferred to and grown in Hoagland solution (Control, 100µM Cd²⁺, 100µM Cd²⁺+100µM IAA, 100µM Cd²⁺+100µM IAA+2 mM sucrose) for 3 weeks and then the effects of indole acetic acid (IAA) on the accumulation of Cd²⁺ and growth of Cd²⁺-treated *Commelina* were investigated. In the treatment of Cd²⁺, Cd²⁺ was uptaked to 1.74, and 51.36 µg/g frwt. at the first week, but for three weeks, 0.51 and 34.53 µg/g frwt. in leaf and stem respectively. When IAA was treated along with Cd²⁺, Cd²⁺ was uptaked to 0.18 and 8.63 µg/g frwt. at the first week, and for the incubation of 3 weeks, 0.51 and 45.0 µg/g frwt. in leaf and stem. In case of Cd²⁺+IAA+sucrose, Cd²⁺ was uptaked to 1.45 and 18.33 µg/g frwt. at the first week, but for 3 weeks, 0.51 and 25.45 µg/g frwt. in leaf and stem. Likewise Cd²⁺ uptake, the growth was also affected by Cd²⁺ and IAA. During the incubation of 3 weeks, Cd²⁺ reduced the stem growth about 8% in all weeks, but the treatment of IAA recovered the inhibition of stem growth caused by Cd²⁺ to the degree of the control Therefore, it could be concluded that IAA altered the pattern of Cd²⁺ uptake and the growth which were supposed to change Cd²⁺ toxicity.

Key Words : Cadmium, *Commelina communis*, Indole acetic acid

1. 서 론

깨끗하고 무기물이 풍부한 토양은 지구 생태계 유지에 매우 중요하다. 지구 생태계의 1차 생산자인 녹색식물은 토양 속에 존재하는 이들 무기물과 수분을 흡수함으로써 성장하고 발달한다. 따라서 토양 오염은 지구 생태계의 에너지원인 농작물을 포함한 녹색식물에 치명적인 영향을 주어 결국은 생태계 파괴로 이어진다¹⁾. 중금속은 토양, 수질, 대기 등 지구 생태계를 매우 광범위하게 오염시키는 유독한 물질이며, 그 오염도는 심각하게 증가하고 있다. 이들 중금속은 산업적, 농업적 필요성에 의해 생산되

나, 그 중 엄청난 양이 다시 환경으로 방출되어 지구 생태계를 오염시킨다. 식물은 필수원소나 필수원소가 아닌 중금속을 그들이 서식하는 환경에 따라 적절한 농도를, 때로는 치명적인 농도를 함유한다. 중금속 중 Cd²⁺은 인간을 비롯한 동물에게 가장 해로운 중금속으로 알려졌다²⁾, 식물은 Cd²⁺의 농도가 높을수록 식물체의 지상부, 지하부 및 전체 식물의 생산량 감소와 낙화가 촉진되었다³⁻⁵⁾. Kim (1992)은 사르비아, 맨드라미, 채송화, 돌나물 (*Sedum saramentosum* Bunge)에서 1µg/l Cd²⁺에 의해서 전체적으로 약 67% 이상의 생장억제가 일어났음을 관찰하였다⁶⁾. Cd²⁺을 비롯한 다른 중금속 및 오존, 이산화황을 비롯한 환경오염원은 식물의 광합성 기작 및 생장을 억제하고 노화를 촉진하는 것이 공통적인 특성이다⁷⁾.

Corresponding Author : Joon-Sang Lee, Department of Life Science, Sangji University, Wonju 220-702, Korea
Phone : +82-33-730-0436
E-mail : jslee@mail.sangji.ac.kr

본 연구자는 Cd^{2+} 의 독성을 줄이는 물질을 찾는 실험을 신호전달 물질인 Ca^{2+} 과 salicylic acid 등을 이용하여 카드뮴 흡수, 분포 및 기타 생리적 현상에 대하여 실험을 한^{1,8~11)} 결과 Ca^{2+} 과 salicylic acid는 Cd^{2+} 의 독성을 완화시켜주지 못하였음을 보고하였다. 식물의 모든 생리적인 작용은 다양한 식물 호르몬에 의해 조절되는 데, 그 중 IAA는 식물의 생장과 발달에 매우 긍정적인 역할을 하는 호르몬이다. IAA는 세포의 신장을 촉진하고, 굴성에 관여하며 식물의 우성정단, 뿌리 유도 등 매우 다양한 생리적 기능을 수행하는 호르몬이다¹²⁾. 호르몬의 기능은 특정 유전자의 활성화와 단백질의 합성 등과 연관되어 있으므로, IAA가 Cd^{2+} 수송에 어떻게 작용하는지 조사하는 것은 매우 흥미로운 주제이다. 따라서, 본 연구는 닭의장풀에 Cd^{2+} 을 처리하였을 때 나타나는 닭의장풀의 생장과 Cd^{2+} 흡수에 IAA가 어떠한 영향을 주는지 조사하였다.

2. 재료 및 방법

2.1. 식물재료

닭의장풀(*Commelina communis* L.) 종자를 질석(70%), 토탄 그리고 양토 혼합물(30%)에 심어 심어, $80 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (metal halide lamp)의 광도(14시간의 명기, 10시간의 암기와 20°C 의 온도) 하에서 재배하였다. 일주일에 한 번씩 복합비료(원디그로 2호)를 1 g/L 의 농도로 주었으며, 발아 후 3주 동안 자란 식물을 실험에 사용하였다.

2.3. 잎과 줄기에 축적된 Cd^{2+} 농도와 생장을 측정

3주간 정상적으로 성장한 닭의장풀에서 줄기 끝의 건강하고 성숙한 잎 하나를 두고 나머지 잎을 모두 제거한 후 Hoagland 용액($\pm 100 \mu\text{M Cd}^{2+}$, $100 \mu\text{M Cd}^{2+} + 100 \mu\text{M IAA}$, $100 \mu\text{M Cd}^{2+} + 100 \mu\text{M IAA} + 2 \text{ mM Sucrose}$)에서 3주 동안 수경 배양하였다(Fig. 1). 이는 본 연구자의 이전실험에서 뿌리와 줄기, 잎 모두를 측정한 결과 Cd^{2+} 수송 경로의 복잡성으로 Cd^{2+} 수송에 대한 처리 화합물의 효과를 규명하는데 따른 어려움을 해소하기 위하여 하나의 잎만 남기고 모두 제거하였다^{1,8~11)}. 이러한 잎의 제거는 Cd^{2+} 수송 경로를 단일화 시켜 Cd^{2+} 측정을 용이하게 하기 위해서이다. 그 후 1주 간격으로 시료를 채취하여, 250ml Teflon 비이커에 넣은 후, 질산 5ml를 첨가하고 Teflon watch glass로 덮는다. 시료를 30분간 95°C 에서 가열한 후 15분간 시료를 냉각시킨 다음 질산 5ml를 첨가하고 watch glass를 다시 올려놓고 30분간 환류시키며, 완전한 산화를 위하여 2회 반복하였다. 시료를 냉각시키고, 증류수 2ml와 30% 과산화수소 3ml를 첨가한다. Watch glass로 비

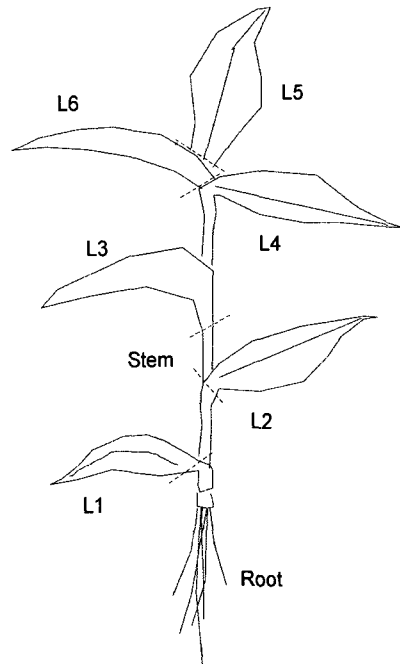


Fig. 1. The diagram shows how the plant is treated for the experiment. For the incubation of the plant, all leaves except a healthy leaf near the top of the stem were cut off to clarify the pathway of Cd^{2+} transport. Dashed line indicate the position of excision for the leaves.

이커를 덮은 다음 hot plate에서 과산화반응을 시킨 후, 다시 1ml씩 시료를 따서 이 반응을 6회 반복하였다. 냉각시킨 용액을 Whatman 41로 여과한 후 50ml 플라스크에서 희석한 후 ICP-MS(Ion Chromatography-Mass, Varian, Ultramass 700)로 분석하였다.

생장을, 잎의 너비 그리고 생체량은 수경 재배 후에 1주 간격으로 매번 3개의 시료를 막대자 또는 전자 저울(삼영물산)을 이용하여 측정하였으며, 이 실험은 두번 반복하였다. 잎의 너비는 가로에서 잎 너비가 가장 큰 부위인 가운데 부분을 측정 부위로 정하였다.

3. 결과 및 고찰

3.1. Cd^{2+} 에 의한 닭의장풀의 생장에 미치는 IAA의 영향

Hoagland 용액에 Cd^{2+} , $Cd^{2+} + IAA$, $Cd^{2+} + IAA + \text{sucrose}$ 를 처리한 후 3주동안 닭의장풀의 성장 패턴을 살펴본 결과는 Table 1에 나타나 있다. 식물성장 패턴 변화의 관찰은 가장 순위우면서 뚜렷하게 식물의 생리상태를 추측할 수 있는 기본적인 방법이

Table 1. Width, length and freshweight of leaves and stems of *Commelina communis* L. grown in Hoagland's solution for 3 weeks and then the growth rate was measured. Each result is the mean of two replicate experiments and three of the plants were measured. The all values of s.e.m. (standard error of the mean) were within at least 25% of each result. ①, control; ②, Cd²⁺; ③, Cd²⁺+IAA; ④, Cd²⁺+IAA+sucrose

Weeks		Width (cm)				Length (cm)				Fresh weight (g)			
		①	②	③	④	①	②	③	④	①	②	③	④
1	stem	-	-	-	-	7.0	6.5	6.9	7.0	0.22	0.19	0.21	0.22
	leaf	1.5	1.6	1.7	1.7	5.0	4.8	5.3	5.4	0.08	0.08	0.09	0.10
2	stem	-	-	-	-	7.2	6.6	7.2	7.2	0.23	0.21	0.24	0.23
	leaf	1.5	1.7	1.8	1.9	5.1	4.8	5.2	5.3	0.08	0.08	0.10	0.10
3	stem	-	-	-	-	7.2	6.6	7.3	7.2	0.23	0.21	0.24	0.23
	leaf	1.6	1.7	1.9	1.8	5.1	4.8	5.4	5.2	0.09	0.08	0.11	0.10

다. 즉, 뿌리의 발달, 잎 모양, 색깔 및 크기, 줄기의 크기와 굵기 등 전체적인 외형의 변화는 식물이 어떠한 상태에 있는지 가늠하는 중요한 척도로 이용할 수 있다. Cd²⁺은 닭의장풀의 성장패턴에 뚜렷한 영향을 주었다. Cd²⁺ 처리는 줄기에 비해 잎의 너비를 증가시켜 잎이 짙고 둥근 모습을 띠게 잎의 모양을 변화시켰다. 줄기의 길이는 대조구에 비해 1, 2와 3주 모두에서 약 8% 정도 감소하였으며, 이에 따라 생체량도 최고 12% 감소하였다.

IAA를 Cd²⁺과 함께 처리한 경우는 Cd²⁺에 의해 변화된 생장의 패턴을 대조구와 같은 수준으로 회복시켰다. 그러나, IAA가 Cd²⁺의 성장 억제제를 완화시킨 것은 IAA의 단독 효과인지, 아니면 Cd²⁺의 억제 효과를 신호전달과정 및 내성 과정에 관여한 결과인지는 알 수 없었다. Cd²⁺+ IAA + sucrose 처리구도 비슷한 결과를 보여주었다. IAA는 10~100µM에서 줄기의 성장을 가장 촉진시켰으나, 농도가 높아지면 오히려 성장을 억제하며 1 mM IAA에서도

그 억제효과가 뚜렷하였다¹²⁾. Sucrose는 IAA 수송을 촉진시켜 IAA 효과를 증진시켜주는 것으로 알려졌다¹²⁾, 귀리 자엽 (*Avena coleoptile*)에 IAA만 처리한 것 보다 IAA에 sucrose를 첨가하면 생장이 2배 증가하였다¹³⁾. 그러나, 본 실험에서는 생장에 미치는 sucrose의 효과는 미미하여 IAA를 처리한 경우와 큰 차이가 없었다.

3.2. Cd²⁺ 흡수에 IAA가 미치는 영향

Cd²⁺ 수송에 IAA가 어떠한 영향을 미치는지를 나타낸 결과는 Fig. 2, 3, 4에 나타나있다. 대조구의 잎과 줄기에서는 배양시간에 따라 0.046~0.069µg/g fr.wt의 Cd²⁺이 검출되었다. 반면에 Cd²⁺ 처리시 잎과 줄기에서 0.387~51.36µg/g fr.wt 범주의 Cd²⁺이 축적되어, Cd²⁺ 처리는 잎과 줄기에서 대조구에 비해 최고 약 1, 116배 이상의 Cd²⁺ 축적을 야기시켰다. 1주 동안 Cd²⁺ 처리시 잎에 축적된 농도는 1.739 µg/g fr.wt로 대조구인 0.069µg/g fr.wt에 비해 약

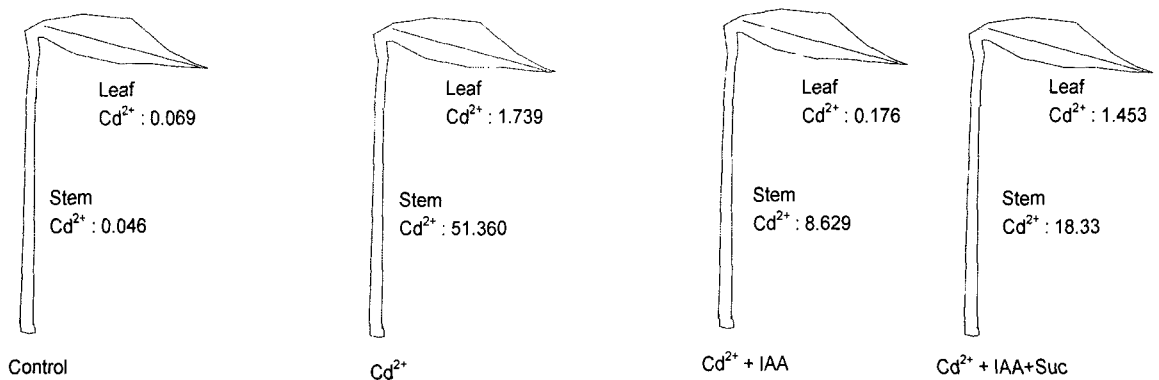


Fig. 2. The effect of IAA on the accumulation of Cd²⁺ in *Commelina communis* L. grown in Hoagland's solution for a week. Each result is the mean of two replicate experiments and three of the plants were measured. The unit of the concentration of Cd²⁺ is µg/g fr.wt.

25배 농도가 높았다 (Fig. 2, 3). 그러나, Cd²⁺ 처리 시간이 증가함에 따라 농도의 차이가 감소하여, 2주 처리시에는 3배 높았으나, 3주째는 대조구와 Cd²⁺ 농도 차이가 없었다 (Fig. 3). 줄기에서는 1주 처리시에 대조구에 비해 약 1,116배, 2주 처리시는 121배, 3주 처리시는 52배 Cd²⁺ 농도가 높았다 (Fig. 2, 4).

흥미로운 결과는 잎이 줄기에 비해 Cd²⁺ 처리구와 대조구 사이에 농도에 큰 차이가 없다는 것이다. 잎을 제거하지 않은 온전한 식물의 경우에는 뿌리에서 가장 높은 농도의 Cd²⁺이 검출되었으며, 줄기와 전체 잎에서의 Cd²⁺ 농도 차이는 매우 미미하였다¹⁰⁾. 이는 부분적인 잎의 제거가 Cd²⁺ 수송 패턴에 영향을 주는 것이 뚜렷하며, Fig. 1과 같이 줄기 끝의 잎을 제외한 나머지 잎을 제거할 경우는 잎 하나로 Cd²⁺ 수송을 집중시키는 것이 아니라, 오히려 Cd²⁺ 수송을 감소시켰다. 밀폐된 공간에서 잎을 ¹⁴CO₂에 노출시킨 후 광합성 산물의 수송 경로를 조사한 결과 부분적으로 잎을 제거 한 경우와 대조구의 경우 광합성 산물의 수송에 변화를 가져오나, 수송은 sink에서 source로의 이동이 이루어졌다¹⁴⁾. 이는 잎의 제거로 인한 유관속조직의 파괴가 수송 경로에 변화를 야기하는 것으로 보인다¹²⁾. 대조구에서의 Cd²⁺ 검출은 Cd²⁺이 토양, 물, 공기 등 어디에나 존재하므로 이런 오염 경로를 통해 식물에 축적된 것으로 보인다.

Cd²⁺에 IAA를 함께 처리하면 Cd²⁺ 단독 처리시와 달리 잎과 줄기에서 Cd²⁺ 축적에 많은 변화가 야기되었다 (Fig. 2, 3, 4). 잎의 경우, 1주 배양시 Cd²⁺ 처리구는 1.739µg/g fr.wt 그리고 Cd²⁺과 IAA를 함

께 처리한 경우는 0.176µg/kg fr.wt로 약 10배 Cd²⁺ 농도가 감소하였다. 그러나, 시간이 지남에 따라 IAA 처리구, 대조구, Cd²⁺ 처리구 사이에 차이가 급격하게 감소하여 3주 후에는 같은 농도의 Cd²⁺ 축적이 일어났다.

줄기의 경우, 1주 배양시 Cd²⁺ 처리구는 51.36µg/g fr.wt 그리고 Cd²⁺과 IAA를 함께 처리한 경우는 8.63µg/g fr.wt로 약 83% Cd²⁺ 농도가 감소하였다. 그러나, 2주시에는 Cd²⁺ + IAA 처리구가 Cd²⁺ 처리구에 비해 약 33% 감소하였고, 3주시에는 오히려 30% 증가하였다. Cd²⁺ 처리구는 시간이 지남에 따라 축적이 감소하였으나, Cd²⁺ + IAA 처리구에서는 초기 Cd²⁺ 수송의 억제가 매우 뚜렷하였으나, 시간이 지남에 따라 Cd²⁺ 축적이 증가하였다. 특이한 점은 Cd²⁺ 처리구에서 1주에 비해 2주와 3주 배양시 농도가 약 53% 정도 감소한 것이다. 이는 독성 중금속의 수송을 가능한 한 억제시키는 내성 시스템과 관련된 것으로 보여진다. 실제로 식물은 중금속을 격리시킬 수 있는 metallothioneins (MTs)로 알려진 단백질과 펩티드들을 함유하고 있으며 이들에 의해 세포 내의 중금속 항상성이 유지되고 해독 작용 및 내성이 일어나는 것으로 알려졌다¹⁵⁻¹⁷⁾. 그러나, 이러한 내성 시스템이 Cd²⁺ 수송과 어떻게 연관되는지는 명확하지 않으며, 단지 Cd²⁺ 수송의 감소는 내성과 관련한 것으로 보여진다. IAA에 의한 Cd²⁺ 수송의 감소는 매우 흥미로운 결과이다 (Fig. 2, 3, 4). IAA는 이미 H⁺, K⁺ 및 Ca²⁺ 수송에 영향을 주는 것으로 알려졌다^{12,18,19)}. 따라서, IAA에 의한 Cd²⁺ 수송의 감소는 두 가지 요인에 의한 것으로 추

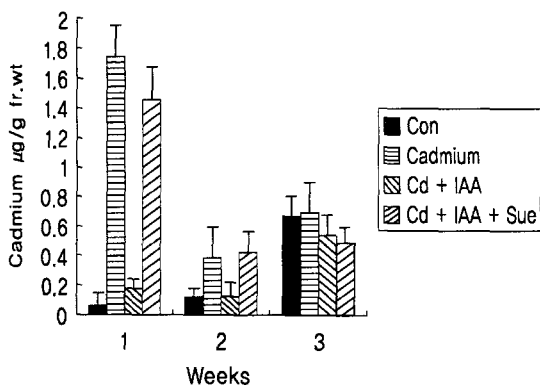


Fig. 3. The effect of IAA on the accumulation of Cd²⁺ in the leaf of *Commelina communis* L. grown in Hoagland's solution for 3 weeks. Each result is the mean of two replicate experiments and three of the plants were measured. Each bar indicates s.e.m.

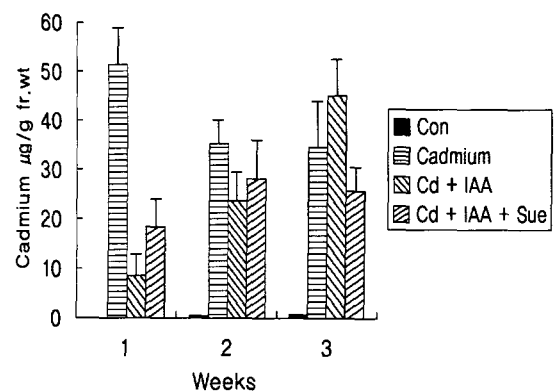


Fig. 4. The effect of IAA on the accumulation of Cd²⁺ in the stem of *Commelina communis* L. grown in Hoagland's solution for 3 weeks. Each result is the mean of two replicate experiments and three of the plants were measured. Each bar indicates s.e.m.

측할 수 있다. 첫 번째로 IAA가 수송 막 단백질에 영향을 주어 Cd²⁺ 수송을 억제할 수 있다. 두 번째로, 호르몬의 기능은 특정 유전자의 활성화와 단백질의 합성 등과 연관되어 있으므로, IAA가 Cd²⁺ 내성과 관련된 유전자 활성화에 영향을 주어 Cd²⁺ 수송을 억제할 수 있다.

Sucrose는 IAA 수송을 촉진시켜, IAA 효과를 향상시키는 것으로 알려졌다^{12,13}). 그러나, 본 실험에서는 Cd²⁺ 수송에 미치는 sucrose의 효과는 미미하였다. 위의 결과들로부터, IAA는 Cd²⁺ 수송 패턴에 변화를 초래하고, Cd²⁺에 변화된 성장 패턴을 대조구와 같은 수준으로 회복시켜줌으로써 Cd²⁺ 독성을 완화시키는 것으로 보여진다.

4. 결 론

유기농법, 친환경적인 농산물에 대한 사람들에 대한 관심과 선호는 환경오염이 우리의 생명에 악영향을 미치고 있음을 보여주는 우려의 결과이다. 특히 중금속에 의한 토양 오염은 생태계에 치명적인 영향을 미친다. 이런 중금속 오염에 대한 연구로, 우리 나라에 자생하는 닭의장풀에 중금속 중 가장 유해한 Cd²⁺을 처리하여 수경재배하면서 IAA가 식물의 성장과 Cd²⁺ 흡수에 미치는 영향을 조사하였다.

- 1) Cd²⁺은 닭의장풀의 성장패턴에 뚜렷한 영향을 주었다. Cd²⁺ 처리는 줄기에 비해 잎의 너비를 증가시켜 잎이 짙막하고 둥근 모습을 띠게 잎의 모양을 변화시켰다. 줄기의 길이는 대조구에 비해 1, 2와 3주 모두에서 약 8% 정도 감소하였으며, 이에 따라 생체량도 최고 12% 감소하였다. 따라서, Cd²⁺ 처리는 성장을 억제하며 잎의 모양을 둥글게 변형시키는 효과를 초래하였음을 알 수 있었다.
- 2) Cd²⁺에 IAA를 함께 처리하면 Cd²⁺ 단독 처리시와 달리 잎과 줄기에서 Cd²⁺ 축적에 많은 변화가 야기되었다. 잎의 경우, 1주 배양시 Cd²⁺ 처리구는 1.739µg/g fr.wt 그리고 Cd²⁺과 IAA를 함께 처리한 경우는 0.176µg/kg fr.wt로 약 10배 Cd²⁺ 농도가 감소하였다. 그러나, 시간이 지남에 따라 IAA 처리구, 대조구, Cd²⁺ 처리구 사이에 차이가 급격하게 감소하여 3주 후에는 같은 농도의 Cd²⁺ 축적이 일어났다. 줄기의 경우, 1주 배양시 Cd²⁺ 처리구는 51.36µg/g fr.wt 그리고 Cd²⁺과 IAA를 함께 처리한 경우는 8.63µg/g fr.wt로 Cd²⁺ 농도가 약 83% 감소하였다. 그러나, 2주시에는 Cd²⁺ + IAA처리구가 Cd²⁺ 처리구에 비해 약 33% 감소하였고, 3주시에는 오히려 30% 증가하였다. Cd²⁺ 처리구는 시간이 지남에 따라 축적이 감소하였으나, Cd²⁺ + IAA 처리구에서는 초기 Cd²⁺ 수송의

억제가 매우 뚜렷하였으나, 시간이 지남에 따라 Cd²⁺ 축적이 증가하였다. 따라서, IAA는 Cd²⁺ 수송 패턴에 변화를 초래하고, Cd²⁺에 변화된 성장 패턴을 대조구와 같은 수준으로 회복시켜줌으로써 Cd²⁺ 독성을 완화시키는 것으로 보여진다.

감사의 글

본 연구는 한국과학재단 목적기초연구 (과제번호: 2000-1-20300-001-3)지원으로 수행되었음.

참 고 문 헌

- 1) Lee, J. S., 2000, 닭의장풀 내 Cd²⁺의 분포와 생리적 독성, 한국환경생물학회지, 18(1), 63-67.
- 2) Chaudri, A. M., F. J. Zhao, S. P. McGrath and A. R. Crosland, 1995, The cadmium content of British wheat grain, J. Environ. Qual., 24, 850-855.
- 3) Kim, B. W., 1982, Studies on the effect of heavy metal on the growth of various plants, Korean J. Ecology, 5(4), 176-186.
- 4) Kim, B. W. and J. S. Park, 1992, Study on the resistance of various herbaceous plants to the effects of heavy metals-responses of plants to soil treated with cadmium and lead, Korean J. Ecology, 15(4), 433-449.
- 5) Page, A. L., F. T. Bingham and C. Nelson, 1972, Cadmium absorption and growth of various plant species as by solution cadmium concentration, J. Environ. Qual., 1, 288-291.
- 6) Kim, B. W., 1992, Ecological study on the effect of heavy metals to the vascular plants, Sangji University, Natural Science, 8, 11-18.
- 7) Willmer, C. M., 1983, Stomata, Longman Inc., New York, 283pp.
- 8) Lee, J. S., 2001, 닭의장풀 내 Cd²⁺ 처리시 Cd²⁺ 흡수와 nonprotein-SH 합성에 미치는 살리실릭산의 영향, 환경생물학회지, 19(3), 218-222.
- 9) Lee, J. S., 2002, Cd²⁺에 의한 닭의장풀의 생리적 독성에 salicylic acid가 미치는 영향, 환경생물학회지, 20(1), 73-77.
- 10) Lee, J. S. and H. G. Lee, 2002, 닭의장풀에 Cd²⁺ 처리시 Cd²⁺ 흡수와 생장에 미치는 Ca²⁺의 영향, 환경생물학회지, 20(1), 40-45.
- 11) Lee, J. S. and S. H. Lee, 2002, The effects of Ca²⁺ on Cd²⁺-induced physiological toxicities in *Commelina communis* L., 환경생물학회지,

- 20(4), 303-308.
- 12) Taiz, L. and E. Zeiger, 1991, Plant physiology, The Benjamin/Cummings Publishing Co., California, 423-460pp.
- 13) Cleland, R. E., 1995, Auxin and cell elongation, In : Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development, 2nd ed. Daves, PJ, Kluwer, Dordrecht, Netherlands, 214-227pp.
- 14) Joy, K. W., 1964, Assimilation of $^{14}\text{CO}_2$ and distribution of materials from leaves, J. Exp. Bot., 15, 485-494.
- 15) Steffens, J. C., 1990, The heavy metal-binding peptides of plants, Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 41, 553-575.
- 16) Maitani, T., H. Kubota, K. Sato and T. Yamada, 1996, The composition of metal bound to classIII metallothionein (phytochelatin and its desglycyl peptide) induced by various metals in root cultures of *Rubia tinctorum*, Plant Physiol., 110, 1145-1150.
- 17) Rauser, W. E., 1990, Phytochelatin, Ann. Rev. Biochem., 59, 61-86.
- 18) Fasano, J. M., S. J. Swanson, E. B. Blancaflor, P. E. Dowd, T. H. Kao and S. Gilroy, 2001, Changes in root cap pH are required for the gravity response of the *Arabidopsis* root, Plant cell, 13, 907-921.
- 19) Jacobs, M. and S. F. Gilbert, 1983, Basal localization of the presumptive auxin carrier in pea stem cells, Science, 241, 346-349.