

ホウ素による植物細胞壁構造の安定化

独立行政法人 農業・生物系特定産業技術研究機構 九州沖縄農業研究センター 松永 俊朗
独立行政法人 森林総合研究所 石井 忠

ホウ素 (B) が、植物の必須元素の一つであることは、20世紀初めに Warington により報告された¹⁾。ホウ素が欠乏すると、頂芽や根端の伸長が阻害される。ホウ素の植物における機能については、糖輸送、細胞壁合成・構造維持、炭水化物・RNA・フェノール代謝、および膜機能への関与などが提案されてきた²⁾。しかし、最近まで、ホウ素の作用機作は分子レベルでは明らかにされていなかった。ホウ素の機能についてブレイクスルーとなった研究は、1996年の京都大学間藤らのグループによる、植物細胞壁からのラムノガラクトツロナンII-ホウ酸複合体 (dRG-II-B) の単離同定であった³⁾。細胞壁に含まれるホウ素の大部分はdRG-II-Bであり、複合体内では、ホウ素が2分子のRG-II単量体 (mRG-II) をホウ酸エステル形で架橋していた。この発見を契機にして、ホウ素機能研究は急速に進展し、今では、ホウ素の主な機能は、dRG-II-B形成にあずかりペクチンを架橋することによる、細胞壁構造の安定化であることが、広く認められつつある。本稿では、この一連の研究について、我々の結果を中心に紹介する。本稿は8節からなり、1,2節が導入、3-5節が本題、6-8節が発展部分であるので、時間のない読者はまずは3-5節をご覧いただきたい。また、詳細については日本語の総説^{4, 5)}を上げておくので参考にしていただきたい。

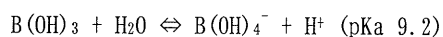
1. ホウ素の化学的性質

ホウ素は原子番号5、原子量10.81の元素である。安定同位体には¹⁰Bと¹¹Bがあり、天然存在比は、それぞれ19.9%と80.1%である。¹⁰Bと¹¹Bは、それぞれ核スピン3と3/2を持つので、核磁気共鳴 (NMR) 測定が可能である。総合相対感度 (¹³Cを1) は、¹⁰Bが22、¹¹Bが752であるから、通常は¹¹Bが測定対象核に選ばれる。周期表では、ホウ素は13 (3B) 属の第2周期に位置し、ベリリウムと炭素の間である。13属の一つ下の第3周期元素はアルミニウムだが、ホウ素は半金属元素、アルミニウムは金属元素であるなど両者の化学的性質には異なる点が多い。ホウ素は、むしろ同じ半金属元素である14属第3周期のケイ素と、中性pH水溶液中で電氣的に中性なオキソ酸である点などよく似ている。

ホウ素の存在度は、宇宙 (太陽系) では、原子番号3のリチウム、4のベリリウムとともに極めて小さく、原子番号2のヘリウム、6の炭素に比べて5桁以上小さい。これは、ビッグバン後の宇宙で、恒星内部の核融合により水素やヘリウムから元素合成が行われたとき、ヘリウム原子核3個が融合して一挙に炭素核1個が生成したからである⁶⁾。それに対して、リチウム、ベリリウム、ホウ素は、光速に近い速度で運動する陽子などの宇宙線が、炭素のような質量の大きい元素に衝突した際の核分裂により、形成され

た。ホウ素のクラーク数（地球表層の元素の存在度）は $1 \times 10^{-3}\%$ であり、41番目である。植物の必須元素の中では、亜鉛の $4 \times 10^{-3}\%$ （31番目）、モリブデンの $1.3 \times 10^{-3}\%$ （37番目）より小さく、最下位である。自然界に存在するホウ素は、ほとんどホウ酸塩鉱物であり、水環境中ではホウ酸である。代表的な鉱石には、ホウ砂（borax） $\text{Na}_2[\text{B}_4\text{O}_5(\text{OH})_4] \cdot 8\text{H}_2\text{O}$ がある。

水溶液中では、ホウ酸 $\text{B}(\text{OH})_3$ はホウ酸陰イオン $\text{B}(\text{OH})_4^-$ との間で、



という平衡関係にある。土壌溶液や植物体内のpHは通常は中性から弱酸性であるから、そこでは遊離のホウ酸は、ほとんどが電氣的に中性なホウ酸として存在している。また、図-1に示すように、ホウ酸は、向きが同じで隣り合う2つの水酸基、すなわちシスジオール基を持つ化合物とエステルを形成することが知られている。このエステルは、-1の電荷を持つ。シスジオール基を持つ生体関連化合物としては、糖、糖アルコール、フェノール類、有機酸等がある。このことから、ホウ素の植物体内における機能は、ホウ酸と何らかのシスジオール化合物との結合に関連していることが予想されてきた。しかしながら、その実態は明らかにされていなかった。

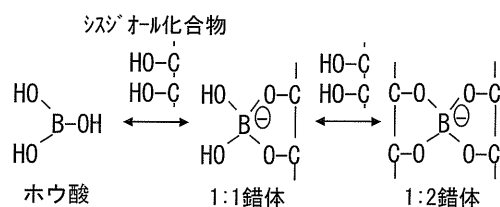


図-1 ホウ酸とシスジオール基を持つ化合物との反応

2. ホウ素と生物

太陽系は46億年前に、それまで宇宙で作られた元素からなる塵とガスから形成された。そして原始地球では、化学進化により有機分子が作られた。最近、リボースなど糖の化学進化に、それら糖のシスジオール基へのホウ酸結合が関与した可能性が報告されている⁷⁾。その後、約40億年前に生命が誕生し、約4億年前に動植物が上陸した。その間、生物は環境にある元素に適応しながら、誕生し進化してきた⁸⁾。そのため、必須元素は、その生物の生まれた環境で存在度が高かった元素、毒性元素は存在度が低かった元素という傾向が見られる。現在の海水のホウ素濃度は約5 mg/Lであり、微量元素の中では比較的高い。近年、生命は海底の熱水噴出孔で誕生したという仮説が提唱されている。その熱水中のホウ素濃度は、生命とホウ素の関係を知る上で手がかりになるだろう。

ホウ素の必須性は、すべての生物で認められているわけではない。ホウ素が必須であることが確実であるのは、種子植物（被子植物と裸子植物）である。種子植物では、農業現場でホウ素欠乏症が発生することがあり、ホウ素入り肥料が市販されるほど、ホウ素要求量が多い。それに対して、動物や微生物に対するホウ素の必須性は、これまで認められてきていなかった。しかし近年、いくつかの動物（ヒトを含む）や微生物についてホウ素の必須性や有用性を示唆する結果が得られ始めている^{4,9)}。将来、動物や微生物においても、ホウ素は必須元素とされるようになるかもしれない。その場合でも、動物や微生物では種子植物ほどのホウ素量は必要とされないだろう。一方、他の多くの必須元素と同様に、ホウ素も過剰であれば、生物に毒性を示す。ホウ酸団子が、ゴキブリ退治に使われ

ることは、その一例である¹⁰⁾。

3. 植物体内の水溶性と水不溶性のハウ素

図-2は、カボチャ幼苗を $10\mu\text{M}$ のハウ素を含むホーグランド水耕液で1週間栽培後、半数を $25\mu\text{M}$ のハウ素を含む水耕液（対照）、残り半数をハウ素を含まない水耕液で、さらに1週間栽培したときの、葉の全ハウ素量と細胞壁（水不溶性）ハウ素量の分析結果である¹¹⁾。全ハウ素量と細胞壁ハウ素量との差が、水溶性ハウ素量ということになる。ハウ素 $0\mu\text{M}$ の第2～4葉では生育が大きく阻害された。ハウ素 $0\mu\text{M}$ の葉の全ハウ素量は、上位葉ほど対照に比べて減少した。また、対照では水溶性ハウ素量は細胞壁ハウ素量と同程度存在していたが、ハウ素 $0\mu\text{M}$ の障害葉では、水溶性ハウ素量は見られず、葉中のハウ素はほとんど細胞壁ハウ素であった。

このように、植物体内のハウ素には、大きく分けると、水溶性ハウ素と細胞壁中の水不溶性ハウ素とがある。そして、ハウ素欠乏組織では、

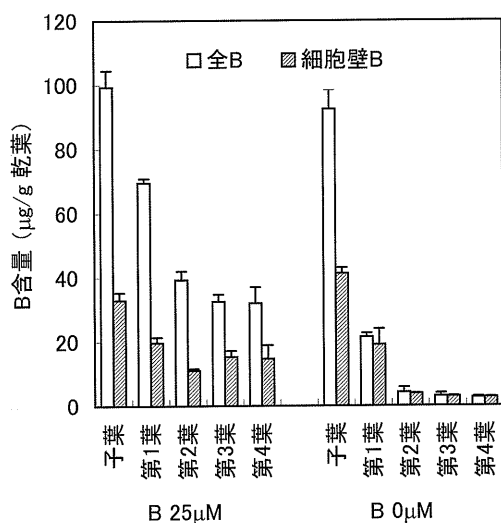


図-2 カボチャ葉の全ハウ素と細胞壁中ハウ素含量

文献11より作成。Bを $10\mu\text{M}$ 含む水耕液で1週間栽培後、半数をBを $25\mu\text{M}$ 含む水耕液、残り半数をBを含まない水耕液に移してさらに1週間栽培した。

細胞壁ハウ素のみが存在する。この結果は以前から知られていたが、このことは、ハウ素が細胞壁で何らかの機能を果たしている可能性を示唆している。植物組織をin vivo ^{11}B NMR測定すると、水溶性ハウ素、すなわちハウ酸と、ハウ酸-低分子ジオール化合物の1:1および1:2エステルとに由来するピークが観測された¹²⁾。一方、細胞壁はハウ素を含んでいるにもかかわらずピークを与えなかったことから、細胞壁中のハウ素は、分子運動性が低い状態で存在していると考えられる。

4. ラムノガラクトツロナンII-ハウ酸複合体の単離

間藤らは、細胞壁中にハウ素と結合している物質があると予想して、その精製を試み、ダイコン根細胞壁のペクチン分解酵素処理液から、ハウ素-多糖複合体を単離した¹³⁾。そして、多糖部分はラムノガラクトツロナンII (RG-II) であること、ハウ素はハウ酸-ジオールエステル(1:2)を形成していること、および複合体は、ハウ酸が2分子のRG-II単量体(monomeric RG-II, mRG-II, 図-3)をハウ酸エステル結合によって架橋しているラムノガラクトツロナンII-ハウ酸複合体(dimeric RG-II-B, dRG-II-B, 図-4)であることを明らかにした³⁾。

植物の細胞壁は、セルロース微繊維とマトリクス多糖から構成されており、マトリクス多糖の1つにペクチンがある。RG-II^{5,14)}は、ペクチンの主成分であるホモガラクトツロナン(HG)とともに、ペクチンの微量構成成分である。RG-IIは、多様な構成糖からなる4種類の側鎖がガラクトツロン酸直鎖に結合した多糖であり(図-3), mRG-IIの分子量は約 5×10^3 である。RG-IIは、Darvillらによりシカモアカエデ培養細胞

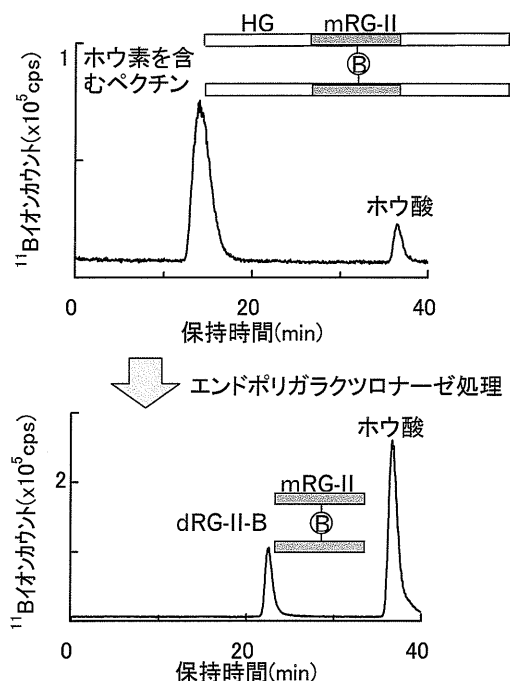


図-5 イミダゾール抽出ペクチンとそのエンドポリガラクトナーゼ処理物のサイズ排除HPLC/ICP-MSクロマトグラム
文献16より作成。

分解するエンドポリガラクトナーゼ (EPG) で処理したところ、dRG-II-Bが得られた。図-5に、ホウ素を含む高分子ペクチンとそのEPG処理物を、サイズ排除カラムを用いた高速液体クロマトグラフィー/誘導結合プラズマ質量分析法 (HPLC/ICP-MS) により分析したときのクロマトグラムを示す。サイズ排除カラムでは、分子量の大きな分子の保持時間が小さく、分子量の小さな分子の保持時間が大きい。ICP-MSでホウ素特異的に検出することにより、分子量十数万の含ホウ素高分子ペクチンのHG部分が加水分解されて、分子量1万のdRG-II-Bが生じる様子がよく分かる。この結果は、ホウ素を含む高分子ペクチンのホウ素はdRG-II-Bに由来していること、およびRG-IIはHGと共有結合していることを示している。

次に、カボチャをホウ素が十分にある培地

(25 μ M) で水耕栽培したとき、葉の細胞壁中RG-IIは、大部分がdRG-II-B複合体であった (図-6 B+) ¹¹⁾。一方、ホウ素を除いた培地で栽培したとき、ホウ素欠乏症状を示した葉の細胞壁中RG-IIは大部分がmRG-IIであり、細胞壁が膨潤していた (図-6 B-)。そのホウ素欠乏植物を、 $^{10}\text{B}(\text{OH})_3$ をエンリッチした培地に移すと、吸収された $^{10}\text{B}(\text{OH})_3$ はdRG-II- ^{10}B の形で多く取り込まれた (図-6 B- + ^{10}B)。そしてそれに伴い、膨潤していた細胞壁が引き締まることが観察された。さらに、ホウ素欠乏植物をゲルマニウム酸を含む培地に移すと、ゲルマニウムは細胞壁に多量に蓄積された¹⁷⁾。しかし、RG-IIの大部分はmRG-IIのままであり、dRG-II-Geの生成割合は少なかった。

以上のことから、我々は、ホウ素の主な働きは、細胞壁でペクチンをdRG-II-Bの形で架橋して、細胞壁構造を安定化することであると結論した (図-7)。ホウ素が欠乏すると、dRG-II-B生成によるペクチン架橋が不十分となり、細胞壁構造が弱まり生育障害が起きるのである。同様な結論は、RG-II生合成変異株を用いた研究によっても得られている。O'Neillらは、GDP-D-mannose-4,6-dehydratase欠損により地上部にFucを含まないアラビドプシス変異株*mur1*を用いた¹⁸⁾。普通のホウ素量では、*mur1*は矮性で、細胞壁中のdRG-II-B割合は約50%しかなく、単離されたdRG-II-Bは野生株に比較して不安定であった。より多くのホウ素を与えると、*mur1*は野生株と同様に生育し、dRG-II-B割合も野生株の95%に近づいた。このことから、側鎖A (後述するようにホウ酸結合側鎖) のFuc残基が、*mur1*ではL-Galに置換されたことにより、安定なdRG-II-B複合体が形成されず、ペクチンの架橋が不十分となり、成長が阻害されたと結論さ

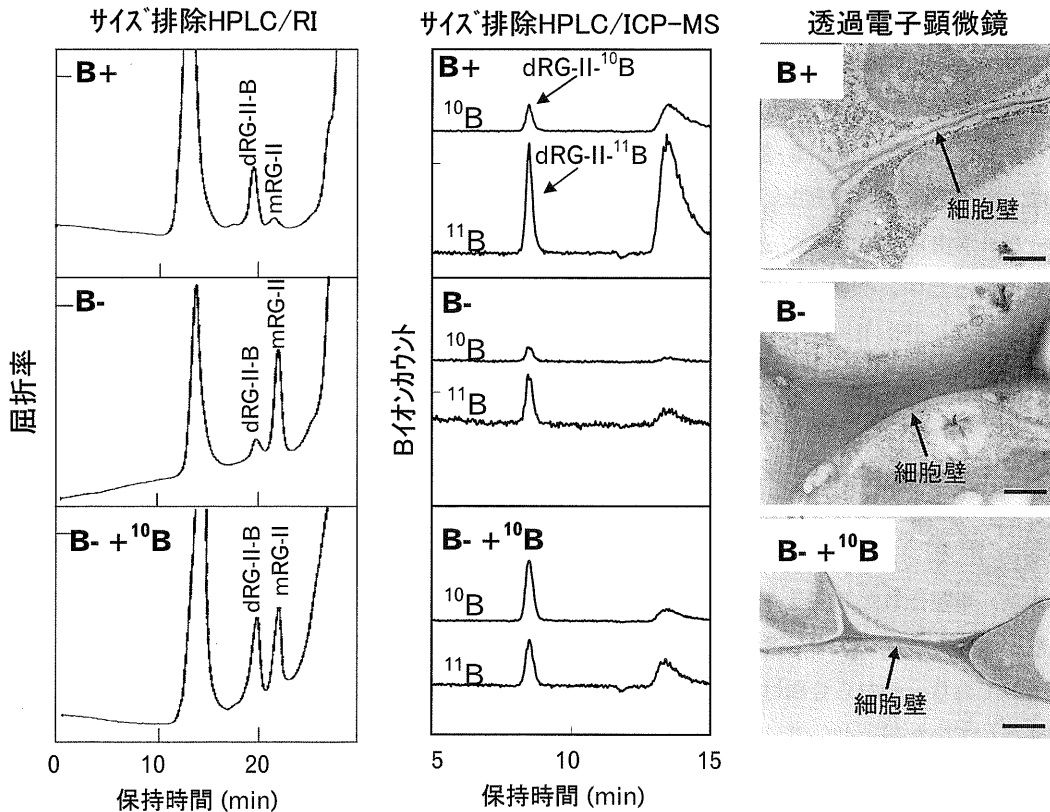


図-6 カボチャ葉細胞の細胞壁の酵素分解液のサイズ排除HPLCクロマトグラムと透過電子顕微鏡写真
B+:対照, B-:B欠乏処理, B- + ¹⁰B:B欠乏処理後, ¹⁰B処理(HPLC:7時間, 透過電顕:5時間)。HPLC/RI:Superdex-75
カラム, HPLC/ICP-MS:Diol-120カラム。透過電顕写真中のバーは1 μm。文献Ⅱより作成。

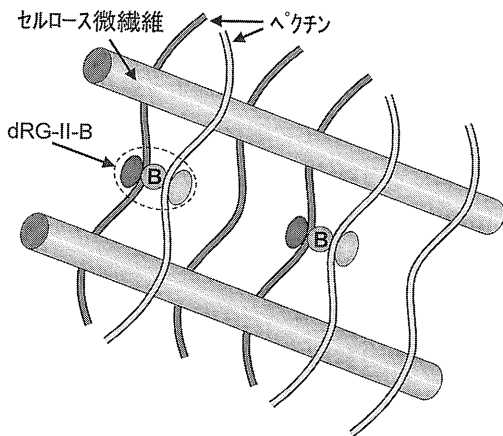


図-7 ホウ素による細胞壁構造の安定化イメージ図

れた。また, 細胞接着の弱いタバコ変異株 *nolac-H18* では, RG-II の側鎖Aを構成する GlcA を欠くため RG-II の80%以上が mRG-II として存在して

いたが, 相補体ではすべての RG-II が dRG-II-B を形成していた¹⁹⁾。このことは, dRG-II-B 生成が, 細胞接着にも関与していることを示している。

6. dRG-II-B 複合体の化学構造

これまでに単離されたホウ酸エステル化合物は, boromycin など分子内エステル構造を持つ化合物に限られていた²⁰⁾。それなのに, 分子間エステル構造を持つ dRG-II-B が, 単離されるほど安定であるということは実に不思議なことである。その安定化機構を知るためには, dRG-II-B の化学構造を明らかにする必要がある。

そこで, dRG-II-B を数段階化学修飾し, 部分

加水分解後、GC/MS測定した²¹⁾。その結果、ハウ酸は、RG-IIの側鎖AとBの2個のアピオースのうち、側鎖Aのアピオース同士と結合していた(図-3)。また、dRG-II-Bに含まれるハウ素量は、サイズ排除HPLC/ICP-MS測定により、シュガービート由来で1.0mg/g、赤ワイン由来で1.3mg/gであった²²⁾。dRG-II-Bの分子量は9,000程度であるからdRG-II-B 1分子当たりのハウ素は約1個と算出された。これらの結果から、dRG-II-B中では、1分子のハウ酸がmRG-IIの側鎖Aのアピオース同士とエステル結合することで2分子のmRG-IIを架橋していると言える(図-3, 4)。

また、単離されたdRG-II-Bには、Ca, Sr, Ba, Pbなどイオン半径が大きい2価の金属イオンが結合しており、それら金属はdRG-II-Bの安定化に寄与していた²¹⁾。dRG-II-Bに含まれる金属量は、サイズ排除HPLC/ICP-MSにより測定した結果、1分子のdRG-II-B当たりCa 約1個, Sr, Ba 約0.1個, Pb, La 0.01個以下であった²²⁾。次に、dRG-II-Bを各種金属で処理したとき、Sr, Ba, PbまたはLaは、dRG-II-Bに結合していたCa, Sr, Baを交換結合した。一方、mRG-IIには、Laなどランタノイド金属だけが結合した。部分加水分解処理mRG-IIとLaを混合すると、Laは、部分加水分解により生成したmRG-II主成分ピーク分子だけに結合した。そのときのLa結合量は、側鎖の加水分解にともない減少した。この結果は、mRG-IIのランタノイド結合サイトは、単独の側鎖や主鎖、およびそれらの断片ではなく、複数の側鎖と主鎖から成ることを示唆している。最近、mRG-IIの¹H NMRスペクトルにおけるピークの帰属が進められている²³⁾。今後、mRG-IIの¹H NMRピークのEuなどによるシフトを測定することにより、金属イオン結合部位が特

定されていくだろう。さらに、NMR測定と分子化学計算により、mRG-IIおよびdRG-II-Bの立体構造が解明されていく²⁴⁾中で、dRG-II-Bの高い安定性の謎が解き明かされていくことが期待される。

7. RG-IIと植物進化

5節で述べたように、植物でのハウ素の主な機能はdRG-II-Bを生成してペクチンを架橋することによる細胞壁構造の安定化である。そして、その機能が植物のハウ素必須性の理由であると言えよう。一方、細胞壁を持たない動物や、細胞壁はあってもペクチンを含まない微生物では、細胞壁におけるペクチン架橋という、植物で明らかにされたハウ素の機能はあり得ない。

これまで、RG-II (あるいはdRG-II-B) は多くの種子植物から単離されており、種子植物でハウ素が必須であることと符合している。単子葉植物イネ科のハウ素要求量が少ないのは、細胞壁のペクチン量が少ないからであろう。陸上植物は、コケ植物、シダ植物そして種子植物の順に進化してきたと考えられている。しかしながら、シダ植物やコケ植物のハウ素必須性やRG-IIの存在についての報告は、2種のシダ植物についてハウ素必須性を示した例²⁵⁾とシダ植物*Adiantum*の細胞壁からのdRG-II-B様物質の検出例²⁶⁾しか見あたらなかった。

そこで、多種多様なシダおよびコケ植物の細胞壁の酵素分解液を、サイズ排除HPLC/ICP-MS測定してみた結果、シダ植物からは種子植物と同程度量のdRG-II-Bが検出された²⁷⁾。さらに、シダ植物細胞壁からはdRG-II-Bが単離・同定され、RG-IIの構造は、側鎖Bの糖組成の小さな変異以外は種子植物と同様であった。一方、コケ植物細胞壁からもdRG-II-Bが検出されたが、その量

はシダ植物の1/100程度でしかなかった。これらの結果から、dRG-II-B生成とホウ素の必須性は、シダ植物と種子植物を合わせた維管束植物で普遍的であると考えられる。陸上植物進化の過程で、シダ植物の祖先は、どのようにしてRG-IIの大量合成能を獲得したのか、またコケ植物細胞は極微量のdRG-II-B生成だけでなぜ生育可能なのかなど、興味深い。

8. おわりに

本稿で述べたように、植物（維管束植物）でのホウ素の主な機能はRG-IIと結合して細胞壁の構造維持に働くことである。しかし、多量のカルシウムが植物細胞壁の構造維持に寄与する一方、微量のカルシウムが細胞内でセカンドメッセンジャーとして働いているように、より微量なホウ素が他の何らかの生理・生化学的な機能を有している可能性がないとはいえない。その可能性を探る上で、ホウ素を含む生体分子を見出すことは一つの有力な手段である²⁰⁾。同じことは、動物や微生物に対するホウ素必須性を考える上でも言えよう。最近、細菌細胞間の情報伝達物質の一つのAI(autoinducer)-2は、リボース誘導体のホウ酸エステルであることが報告された²⁸⁾。ホウ酸は、五単糖の5員環のシスジオール基と最も安定にエステル結合するが、その構造を持つ糖は自然界ではリボースとアピオースしか知られていない²⁾。上述したように、植物細胞壁dRG-II-B中で、ホウ酸はRG-II側鎖のアピオース残基と結合している。生物体中には、多種多様なリボース関連化合物が存在するが、それら化合物とホウ酸のエステルが実在していて、何らかの機能を有しているかもしれない。

参考文献

- 1) Warington, K., The effect of boric acid and borax on the broad bean and certain other plants, *Annals of Botany*, 37, 629-672 (1923)
- 2) Loomis, W. D., and Durst, R. W., Chemistry and biology of boron, *BioFactors*, 3, 229-239 (1992)
- 3) Kobayashi, M., Matoh, T., and Azuma, J., Two chains of rhamnogalacturonan II are cross-linked by borate-diol ester bonds in higher plant cell walls, *Plant Physiol.*, 110, 1017-1020 (1996)
- 4) 藤原徹・高野順平・小林正治・三輪京子, 生物におけるホウ素の輸送と機能—植物を中心に—, 植物の生長調節, 37, 99-109 (2002)
- 5) 石井忠・松永俊朗, 植物細胞壁多糖ラムノガラクトuronan IIの化学構造と機能, 木材学会誌, 49, 153-160 (2003)
- 6) Sneden, C., and Cowan, J. J., Genesis of the heaviest elements in the Milky Way Galaxy, *Science*, 299, 70-75 (2003)
- 7) Ricardo, A., Carrigan, M. A., Olcott, A. N., and Benner, S. A., Borate minerals stabilize ribose, *Science*, 303, 196 (2004)
- 8) Nielsen, F. H., Evolutionary events culminating in specific minerals becoming essential for life, *Eur. J. Nutr.*, 39, 62-66 (2000)
- 9) Devirian, T. A., and Volpe, S. L., The physiological effects of dietary boron, *Crit. Rev. Food Sci. Nutri.*, 43, 219-231 (2003)

- 10) Cochran, D. G., Toxic effects of boric acid on the German cockroach, *Experientia*, 51, 561-563 (1995)
- 11) Ishii, T., Matsunaga, T., and Hayashi, N., Formation of rhamnogalacturonan II-borate dimer in pectin determines cell wall thickness of pumpkin tissue, *Plant Physiol.*, 126, 1698-1705 (2001)
- 12) Matsunaga, T., and Nagata, T., In vivo ^{11}B NMR observation of plant tissue, *Anal. Sci.*, 11, 889-892 (1995)
- 13) Matoh, T., Ishigaki, K., Ohno, K., and Azuma, J., Isolation and characterization of a boron-polysaccharide complex from radish roots, *Plant Cell Physiol.*, 34, 639-642 (1993)
- 14) O'Neill, M. A., Ishii, T., Albersheim, P., and Darvill, A. G., Rhamnogalacturonan II: structure and function of a borate cross-linked cell wall pectic polysaccharide, *Annu. Rev. Plant Biol.*, 55, 109-139 (2004)
- 15) Darvill, A. G., McNeill, M., and Albersheim, P., Structure of plant cell walls VIII. A new pectic polysaccharide, *Plant Physiol.*, 62, 418-422 (1978)
- 16) Ishii, T., and Matsunaga, T., Pectic polysaccharide rhamnogalacturonan II is covalently linked to homogalacturonan, *Phytochemistry*, 57, 969-974 (2001)
- 17) Ishii, T., Matsunaga, T., Iwai, H., Satoh, S., and Taoshita, J., Germanium does not substitute for boron in cross-linking of rhamnogalacturonan II in pumpkin cell walls, *Plant Physiol.*, 130, 1967-1973 (2002)
- 18) O'Neill, M. A., Eberhard, S., Albersheim, P., and Darvill, A. G., Requirement of borate cross-linking of cell wall rhamnogalacturonan II for Arabidopsis growth, *Science*, 294, 846-849 (2001)
- 19) Iwai, H., Masaoka, N., Ishii, T., and Satoh, S., A pectin glucuronyltransferase gene is essential for intercellular attachment in the plant meristem, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 99, 16319-16324 (2002)
- 20) Dembitsky, V. M., Smoun, R., Al-Quntar, A. A., Ali, H. A., Pergament, I., and Srebnik, M., Natural occurrence of boron-containing compounds in plants, algae and microorganisms, *Plant Science*, 163, 931-942 (2002)
- 21) Ishii, T., Matsunaga, T., Pellerin, P., O'Neill, M. A., Darvill, A. and Albersheim, P., The plant cell wall polysaccharide rhamnogalacturonan II self-assembles into a covalently cross-linked dimer, *J. Biol. Chem.*, 274, 13098-13104 (1999)
- 22) Matsunaga, T., and Ishii, T., Characterization of the metal binding properties of rhamnogalacturonan II from plant cell walls by size-exclusion HPLC/ICP-MS, *Anal. Sci.*, in press
- 23) Rodriguez-Carvajal, M. A., du Penhoat, C. H., Mazeau, K., Doco, T., and Perez, S., The three-dimensional structure of the mega-oligosaccharide rhamnogalacturonan II monomer: a combined molecular modeling and NMR investigation, *Carbohydr. Res.*, 338, 651-671 (2003)

- 24) Perez, S., Rodriguez-Carvajal, M. A., and Doco, T., A complex plant cell wall polysaccharide: rhamnogalacturonan II. A structure in quest of a function, *Biochimie*, 85, 109-121 (2003)
- 25) Bowen, E. B., and Gauch, H. G. (1965) The essentiality of boron for *Dryopteris dentata* and *Selaginella apoda*, *Amer. Fern J.*, 55, 67-73
- 26) Matoh, T., and Kobayashi, M., Boron and calcium, essential inorganic constituents of pectic polysaccharides in higher plant cell walls, *J. Plant Res.*, 111, 179-190 (1998)
- 27) Matsunaga, T., Ishii, T., Matsumoto, S., Higuchi, M., Darvill, A., Albersheim, P., and O'Neill, M. A., Occurrence of the primary cell wall polysaccharide rhamnogalacturonan II in pteridophytes, lycophytes, and bryophytes: Implications for the evolution of vascular plants, *Plant Physiol.*, 134, 339-351 (2004)
- 28) Chen, X., Schauder, S., Potier, N., Van Dorsselaer, A., Pelczar, I., Passler, B. L., and Hughson, F. M., Structural identification of a bacterial quorum-sensing signal containing boron, *Nature*, 415, 545-549 (2002)

「緑と稔りを約束する、石原の水田除草剤」

●時代に先駆け環境にやさしい紙バックで登場!
フロアブルタイプの初・中期一発剤

キングダム®フロアブル
Lフロアブル

●どっしり、安定… しっかり、効くゾウ!!
抵抗性アゼナ類にも効果の初・中期一発剤

ウィードレス* 1キロ粒剤 **A36 S1**

●低コスト稲作に300mlボトルの初期剤登場!
頑固なイヌホタルイで困っている水田に最適!

ワンベスト®フロアブル

●コンパクトになってビッグな手応え!
抵抗性アゼナ類に卓効の初期一発剤

ワンオール®S1キロ粒剤



製造 石原産業株式会社
販売 石原バイオサイエンス株式会社

〒102-0071 東京都千代田区富士見2丁目10番30号
問合せ先 03-3230-7656

石原友の会 会員募集中!

ホームページアドレス
<http://www.iskweb.co.jp/ibj/>