【解説】

土壌，そして植物への放射性セシウムの動態

新たに解明されたイネのセシウムの吸収機構

賴 泰樹，河端美玖

2011年の東日本大震災は福島第一原発の事故をも引き起こした。9年近くが経過したが、放射性セシウム(Cs)による土壌汚染は今なお復興の障壁となっている。放射性Csは土壌に強く吸着しており、雨水の浸透などでは動かない。しかし、植物の吸収力は強く、その一部を吸収し、生態系への再拡散や、食品の放射能汚染の要因となる。環境を構成する主要なピースである植物のCs動態は重要であるが、高等植物の詳細なCsの吸収メカニズムは今まで不明であったが、震災後、農作物へのCs吸収に関する研究は大きく進みつつある。本解説では農地を中心とした環境中のCs動態とその対策、植物におけるカリウムとの関係、そして新たに解明されたイネのCs吸収経路についての知見を紹介する。

はじめに

1986年の旧ソ連のチェルノブイリ，2011年のわが国の福島第一原発の原発事故により，人類は広範囲の放射能汚染を二度経験した．チェルノブイリの事故では放射性キセノン (^{133}Xe)，ヨウ素 (^{131}I)，セシウム ($^{134,137}\text{Cs}$)，ストロンチウム (^{90}Sr)，ジルコニウム (^{95}Zr)，ルテニ

Dynamics of Radio-Cesium in the Soils and Plants: Newly
Elucidated Mechanism of the Cesium Uptake into Rice Plants
Hiroki RAI, Miku KAWABATA, 秋田県立大学生物資源科学部

ウム ($^{103,106}\text{Ru}$), プルトニウム (^{239}Pu) など数多くの放射性核種が放出された⁽¹⁾ (図1). 半減期が比較的短い ^{131}I などが減衰した後も ^{137}Cs や ^{90}Sr などの半減期が長い核種が今なお環境中に残留している. なかでも $^{134,137}\text{Cs}$ による汚染は深刻であり, 土壌汚染による高い空間線量と, 農作物もしくは牧草を通した乳製品といった食品の放射能汚染が大きな問題となった^(2,3).

わが国で発生した東京電力福島第一原発の事故でも ^{133}Xe 、 ^{131}I 、 $^{134,137}\text{Cs}$ が放出された。チェルノブイリでは格納容器が爆発・破損し、炉心が露出したため、沸点が高い ^{239}Pu や ^{90}Sr などの炉心の構成核種までもが拡散した。それに対し、福島第一原発の事故では格納容器自体は大きく破損せず、ペントや水素爆発による建屋の破損で格納容器から漏れ出していた ^{133}Xe や沸点の低い ^{131}I 、 $^{134,137}\text{Cs}$ が大气に放出され、風によって拡散した点が大きく異なる^(1, 4)。 ^{133}Xe は大気拡散し、 ^{131}I は半減期が8.04日と短いため、事故後数カ月で減衰し、完全に検出されなくなった。その一方で、放射性Csの半減期は長く(^{134}Cs : 2.06年、 ^{137}Cs : 30.2年)、また、土壌に吸着しやすい性質があるため、降下した地域に長期にわたって留まり続け、被災地域の放射能汚染の原因となっている⁽⁵⁾ (図1)。

コラム

放射性セシウムを植物に吸わせるべきか、吸わせないようにするべきか？

過去に日本はヒトに有害な元素で農地を汚染し、長い時間をかけて修復を進めてきた経験がある。カドミウム (Cd) による土壌汚染である。食品を通してCdを摂取することで、富山県の神通川流域でイタイイタイ病が発生し、四大公害病の一つとして大きな社会問題となった。富山県以外でもCdに汚染した農地は鉱山開発を行った各地にあり、全国で6,000 haにも及んでいる。Cd汚染は、銅鉱石破碎時の廃水や、製錬時に気化したCdが周辺地域に降下し、流域の水田土壌を汚染したことで起こった。重度の汚染圃場の修復には、5,000万円/haもかかる土壌を客土する土木の手法がとられ、その作業は50年近くが経過した現在でも続いている。

Cdと放射性Csには、①大気を通して拡散、②土壌を汚染、③農作物に吸収、④修復法が物理的な手法 (Cdは客土、放射性Csは表土の除去) など共通点が多い。

近年、イネの主要なCd吸収・輸送経路が解明された。一連の研究で、Cd低吸収イネとCd高吸収イネという2つの実用的成果も生まれた。Cdを吸わないイネは、汚染圃場以外でもCdレベルが高く、主食であるコメからのCd摂取が多い日本において画期的な解決策であり、コメのCd量の低減が期待される。また、Cd高吸収性イネは、コストが安いファイトレメディエーション (植物による土壌修復、以下ファイレメ) に利用でき、土壌のCdを吸収させ、Cdを含む稲わらを処分することで、3年間で土壌の可給態Cdを半分以上除去できた事例もある (図)。

放射性Csについても同様に、Cs低吸収性イネは圃場レベルでもその吸収を低減できる。しかし、現時点でコメはすべて100Bq/kgを下回っており、リスクは十分に低い。ファイレメについては、震災後に菜

図 ■ イネのCdの吸収・輸送経路と育種への利用

の花やヒマワリで放射性Csの除去を試みられたが期待したような効果は得られなかった。Csの土壌吸着は強く、植物への移行係数はCdより大幅に低いため、効率的なファイレメは期待できず、環境から放射性Csを回収・除去するにはほど遠い。

ともあれ植物のCsの吸収メカニズムがわかり、環境中の放射性Cs動態のミッシングピースを埋めることで、より科学的合理性の高い対策の選択と実行が可能になるだろう。

日本は先進国だが、昔から (または常に) そうであったわけではないことをこの2つの元素は我々にしめしている。イタイイタイ病は世界でもitai-itai diseaseと呼ばれ、それ以降日本以外では発生していない。われわれは日本だから大丈夫、日本だから安全だと思い込みがちである。しかし、今回の原発事故でそれがはずだったのに、となっているのではないかと多くの人が感じたはずである。

大きくつまずいた以上は、地道に学び、手を動かし、自分で考え、想定外だったということがないように地に足をつけて立ち直っていく必要があるように思います。

2011年
東電福島第一原発事故

半減期が短くすみやかに減衰

図1 ■ チェルノブイリ原子力発電所事故と福島第一原発事故の違い

チェルノブイリ原子力発電所の事故では格納容器自体が爆発し、炉心が露出状態となったため、高沸点の (重い) 放射性核種までが放出された。それに対し、福島第一原発では格納容器から漏れ出した低沸点の放射性核種が原発から放出され、短寿命の核種が減衰した現在では放射性セシウム (^{134}Cs , ^{137}Cs) が環境中に残留している。この放射性セシウムによる外部被ばく、食品を通した内部被ばくが問題となる。

原発自体の廃炉や汚染水の処理といった原発敷地内の問題を除くと、福島第一原発事故による被災地域への影響は、環境に残留した放射性Csの問題に尽きるといえる。

環境中にとどまる放射性Csには2つの問題がある。一つは放射性Csの崩壊によりベータ線、ガンマ線が放出され、ヒトが外部被ばくを受けること。もう一つは放射性Csを農作物が取り込み、それをヒトが摂取することによって放射性Csの崩壊時に内部被ばくを受けることである（図1）。

そのため、震災直後から多くの研究者や行政機関がモニタリングを続け、環境中における放射性Csの挙動の把握を進めてきた。地上に降下した放射性Cs量、土壌や河川水の放射性Cs濃度、また、コメをはじめとする農作物中のCs濃度の調査が網羅的に実施されている⁽⁶⁻⁸⁾。そのなかで放射性Csは汚染地域の多くの土壌ではほぼ不可逆的に吸着すること、そのため土壌の垂直方向への移動度が低いこと、土壌から植物へどの程度吸収されるかなど実際の環境における放射性Csの動態把握は着実に進んでいる⁽⁹⁾。

農作物については継続的なモニタリングの結果、初期には一部基準値を超過している例も見られたが、現時点では、放射性Csの基準値を超過した農作物は発生しておらず、出荷されることはない⁽¹⁰⁾。しかし、今後も、われわれは放射性Csの植物への移行をモニタリングし、農作物への吸収を可能な限り抑止し、農作物の安全性を担保していかなくてはならない。

震災以降、放射性Csが降下した地域では農産物への放射性Csの吸収を可能な限り抑止するため、除染やカリ肥料の増施、土壌改良資材の投入など物理・化学的な対策が実施されている⁽¹¹⁻¹⁴⁾。しかしその一方で、農作物をはじめとする高等植物の輸送体レベルのCs吸収機構や体内輸送についてはほとんど特定されていなかった。

そこで本解説では、土壌中のCs動態の概要からモデル植物を中心とした高等植物におけるこれまでのCs動態の知見、震災後、新たに解明されたイネのCs吸収メカニズムを解説する。

事故後の環境中での放射性セシウムの動態

CsはNaやKと同じアルカリ金属系列に属し、環境中では通常一価の陽イオンCs⁺の形態をとる。Na⁺やK⁺と同様、その塩の溶解度は非常に高い（DNAの密度勾配遠心ではCsClを数モル溶かした比重液が使われる）。

原発から放出された大気中の放射性Cs⁺は、水とともに地上へ降下する。農地では土壌表面に、森林では樹木の葉や樹皮に付着し、いずれ落ち葉などが堆積した有機物層に入る。そして、有機物の分解に伴い粘土鉱物のあるA層に徐々に移行する⁽¹⁵⁾。ここで放射性Cs⁺は、同族のK⁺やNa⁺と明らかに異なる挙動を示す。

土壌に含まれる粘土や腐植は、通常マイナスに帯電し、陽イオンであるCs⁺やK⁺などを吸着する置換座をもつ。それに加え、土壌中にはCs⁺を特異的に吸着するサイトが存在する。土壌には層状構造をもつ粘土鉱物（雲母類）が含まれており、その層間はK⁺やMg²⁺といった陽イオンが接着剤の役割をしてつなぎとめている。これら土壌中の雲母は風化作用を受け、外縁部から層間のイオンが徐々に脱離し、粘土鉱物の端では層と層の間が少し開いた状態になっている。イオン半径が大きく、水和水の少ないCs⁺に対し、この綻んでいる部分（Frayed edge site）は特異的に高い吸着性を示す。その吸着の強さはK⁺への1,000倍以上であり、ほぼ不可逆的な吸着となる^(9, 16, 17)。多くの土壌でフレイドエッジサイトは、放射性Cs⁺の吸着に必要な数よりもはるかに多く存在するため、時間の経過とともにこのサイトに放射性Cs⁺が捕捉していくことで固定化が進み、土壌中ではほとんど移動しなくなる^(18, 19)（図2左）。

人為的なかく乱がない場合、放射性Csの大部分は土壌の表層数cmに集中して存在するのはこのためである。

農地について、土壌の放射性Cs濃度が比較的高い地域では、表層5cm程度の表土を除去する除染作業が行われている^(13, 20)（図2右上）。しかし、僅か数cmの表土でも、取り除く土壌は莫大な量であり、除去された汚染土壌の保管・処理は、今後数十年にも及び、大きな問題となっている。また、表土を除去した土壌の肥沃度の低下は深刻であり、地力の回復には堆肥など有機物の継続的な投入と相当な時間が必要となる。土壌学では土壌が1cm形成されるには100年以上の年月がかかることを必ず最初に教えられる。数百年分という途方もないストックを失ってしまった農地の生産性を回復させることは容易ではないことは明らかである。

一方、土壌中の放射性Cs濃度が低い農地では、反転耕による天地返しや深耕によって作土の放射性Cs濃度を低下させるとともに、ゼオライトなどの土壌改良資材の投入、カリ肥料の増施などの農作物の放射性Csの吸収抑制対策が実施され、作付けが再開されている^(14, 20-22)（図2右下）。

以上のように、震災後9年が経過した現在では、放射

図2 ■ 土壌中でのセシウムの動態と農地の土壌汚染への対策

土壌に入った放射性セシウムは K^+ などのほかの陽イオンと同様に土壌のマイナス電荷に吸着するのに加え、フレイドエッジサイトに強く固定化される。そのため放射性セシウムは下層には移行せず土壌の表土にほとんどが集積する。そこで放射性Csが高い地域の農地では表土の剥ぎ取り、低い農地では下層土との混和や吸着材となる土壌改良資材の施用、作物への吸収において競合するカリ肥料の増施などが行われている。

性Csの大部分は土壌に移行していると考えられ、その移動にかかわるのは「水」、「植物」、「ヒト」にほぼ限られる。先にも述べたとおり、 Cs^+ は粘土のフレイドエッジサイトに捕捉されているため、雨水の浸透ではほぼ移動しない。したがって、人為的な影響を除くと、放射性Csの挙動に影響を与えるのは残る「植物」となる。

植物はなぜセシウムを吸収するのか？

植物は、物理的性質が近い必須元素の K^+ と間違っ Cs^+ を吸収していることが以前から考えられてきた。 K^+ と同族イオンである Rb^+ の植物における挙動は全く同じであり、 Rb^+ は K^+ のトレーサーとして K^+ の吸収・移行解析に用いられている。 Cs^+ については1941年に K^+ と同じ吸収メカニズムで植物に取り込まれる説が提唱されて以降、栽培試験などにより K^+ と Cs^+ の吸収には拮抗性があることが明らかにされてきた⁽²³⁾。その知見に基づき、農作物の放射性Csの吸収抑制対策の一つとしてチェルノブイリではカリ肥料の施肥が行われた⁽²⁴⁾。

日本でも震災以降、作付けが再開された低濃度の汚染圃場ではカリ肥料の増施が実施されている。カリ肥料を水田に施用するとイネの放射性Csの吸収量は大幅に低下する。植物が利用可能なK量を示す交換性Kが一定量以上になると、コメの放射性Csの吸収量はそれ以上低下しにくくなることが明らかになった。現在は土壌の交換性Kに目標値(25mg $K_2O/100$ g soil)が設定され、カリ肥料が施用されている^(12, 25-27)。また、イネの水耕栽培による実験でも K^+ 濃度が高くと Cs^+ の吸収量は激減する。 Cs^+ が K^+ とほぼ同じ吸収メカニズムが植物に取り込まれているのは間違いない。

以上のように、植物は Cs^+ を吸収量の多い K^+ と同じ

く吸収する。しかし、実際の環境中では植物は Cs^+ を僅かにしか吸収しない(できない)。土壌中には Cs^+ よりもはるかに多くの K^+ が存在している。さらに、この K^+ は Cs^+ のように土壌に特異的に吸着されず、植物への可給態量が圧倒的に多い。また、後述するが水溶液中にイオンとして溶存している状態でも、植物への吸収では、その選択性において Cs^+ は K^+ よりも劣位である。よって、土壌-植物間では実際には Cs^+ は植物にほとんど移行せず、特に放射性 Cs^+ は植物にまさしくトレーサーとしてしか取り込まれない。

震災後に、菜種やヒマワリを栽培して土壌から植物で放射性Csを除去しようとするファイトレメディエーション(ファイレメ)が各地で試みられた。しかし、ファイレメの有効性を検証した実験では、アマランサス、ヒマワリ、ソルガムの放射性Cs除去率(淡色黒ボク土で栽培)は0.109, 0.059, 0.056%に過ぎず、壊変による自然減衰のほうがはるかに速いという結果となった⁽²⁸⁾。

つまり、土壌への強い吸着、植物のそこそこ強い吸収力、 K^+ との競合などにより、極めて不完全かつ中途半端に放射性Csを吸収してしまうことが、植物と放射性Csとの関係の本質である。

植物にとってのカリウムの重要性

植物の K^+ の吸収メカニズムはどのようなものか。植物体内では K^+ は主に細胞の浸透圧調節を担っており、その吸収量は窒素に次いで非常に多い。細胞内の K^+ 濃度はそれ自体が細胞内の生体反応の場として重要である。植物は体内の部位、組織によって細胞膜上でさまざまなK輸送体を使用して濃度の調整を行っており、細胞内の K^+ 濃度の調整機構は複雑である。また、 K^+ はす

すべての細胞でもれなく一定の濃度が必要とされる。そのため、すべての組織に K^+ を輸送するため、植物の体内では相当数の K 輸送体が常に協業する複雑な輸送ネットワークが構築されている。

ゲノム解析の結果、細胞に K^+ を取り込む（もしくは排出する）輸送体としてシロイヌナズナでは35種類、イネでは50種類もの遺伝子が見つかった^(29~31)。 K 輸送体はタイプ別に5つの遺伝子ファミリーに分かれる輸送体群であり、その数は極めて多い。

以上のように、 K^+ の吸収・輸送経路は多くの輸送体で構築されており、これまで根への K^+ の吸収などその一部しか明らかになっていない。

カリウム輸送体による植物のカリウムイオン吸収メカニズム

植物の基本的な養分（イオン）の吸収メカニズムとこれまでに明らかにされている K 輸送体の種類と機能についてその概略を示す。

植物は土壤溶液中に溶け込んでいる無機イオンを養分として成長する。近年の分子生物学的な手法により、植物の根毛や表皮細胞の細胞膜上にはポンプ、キャリア、チャンネルといった膜タンパク質が配置されており、これらが協業して効率的に無機イオンを細胞に取り込んでいることが明らかにされている⁽³²⁾。

植物は根に無機イオンを取り込むおおもとの駆動力に水分子由来の H^+ を利用している。根の細胞は細胞外に H^+ -ATPaseで H^+ を常時排出しており、細胞質のpHが7~8であるのに対し、根のアポプラスト（根の細胞間隙、細胞壁）もしくは根近傍のpHは5~6であり、細胞内外の H^+ の濃度差は100倍にも達する。

また、プラスの電荷の H^+ を能動的に細胞外へくみ出すことで、細胞膜の内外で内側が $-$ 、外側が $+$ という電位差（ $-100 \sim -200$ mV）を膜電位に生じさせている。

細胞内に陽イオンを取り込む輸送体は、主にキャリアタイプとチャンネルタイプの2つに分けられる。 K^+ の取り込みでは、キャリアタイプの K 輸送体はKUP/HAK/KT familyもしくは単純にHAK family（High Affinity K^+ transporter）と呼ばれ、 H^+ との共輸送によって K^+ を細胞内に取り込む。HAKによる K^+ の取り込みには膜タンパク質自体への K^+ と H^+ の結合が必要であり、 K^+ 濃度と細胞内への吸収速度をプロットした吸収曲線は酵素反応と同様にMichaelis-Menten式に従う。キャリアタイプの輸送体は高親和性であり、細胞外の K^+ 濃度が低い場合でも K^+ を細胞内に取り込むことができる^(33, 34)（図3）。HAKファミリーは K 輸送体のなかでも最も数

図3 ■ 植物のカリウムイオンの吸収メカニズム

植物は常に H^+ -ATPaseで H^+ を細胞外に汲み出している。その結果生じる H^+ の濃度勾配と細胞膜を隔てた膜内外の電位差により、 K^+ を取り込んでいる。 K^+ 濃度が低いときには主にHAKなどのキャリアタイプの K 輸送体が H^+ との共輸送により K^+ を取り込み、 K^+ 濃度が高いときにはチャンネルタイプの K 輸送体が電位差を利用して K^+ を細胞内に取り込んでいる。

が多く、シロイヌナズナでは*AtHAK1*から13、イネでは*OsHAK1*から27までがそれぞれのゲノム上に見ついている⁽²⁹⁾。

一方、チャンネルタイプは、主に K^+ 濃度が高いときにその能力を発揮する。チャンネルタイプの輸送体は膜タンパク質への基質の結合が必要ないため、1秒間に 10^6 個ものイオンを透過させることができる。 K^+ チャンネルは、細胞内に取り込む内向き整流タイプ（Inward Rectifying K^+ (KIR) channel）と細胞外に排出する外向き整流タイプ（Outward Rectifying K^+ (KOR) channel）があり、イオンを透過させる方向性がそれぞれ決まっている。植物の根は、細胞外の K^+ 濃度が比較的高いときには、KIRチャンネルを利用して受動的に K^+ を細胞内に取り込むとされている。しかし、植物の細胞内の K^+ 濃度は100 mM以上であるのに対し、 K^+ を相当多く含む土壌でも土壌溶液中の K^+ 濃度は1 mM程度に過ぎない。すなわち、細胞内の K^+ 濃度は細胞外に比べて、常に100倍以上高く、単純な K^+ の濃度勾配だけではチャンネルは K^+ を取り込めないはずである（逆流すら起きる）。植物の根の細胞では、 H^+ を細胞外にくみ出し、膜電位を K^+ の平衡電位よりも負にすることで、その電位差によりプラスの電荷の K^+ を引き込んでいる（図3）。

さらに、KIRチャンネルは、膜電位が K^+ の平衡電位よりも負になったときにだけ孔 (pore) が解放される機能 (整流性) を備えている^(33, 34)。

植物の根への K^+ の取り込みは、土壌の K^+ 濃度に応じて、これらのキャリアタイプ、チャンネルタイプが使い分けられていることが示されている。土壌溶液中の K^+ 濃度が低いとき (0.1 mM 以下) には、イネではOsHAK1やOsHAK5、シロイヌナズナではAtHAK5やAtKUP7などの高親和性のHAKファミリーが主に働き、 K^+ 濃度が高いとき (0.1 mM 以上) にはイネではOsAKT1、シロイヌナズナではAtAKT1 (AKT1; Arabidopsis K^+ Transporter) などのKIRチャンネルが主に K^+ の取り込みを担うモデルが提唱されている⁽³⁵⁾ (図3)。

また、イネの根におけるK輸送体の遺伝子発現を解析した研究では、HAKについてはOsHAK1, 7, 16の発現量は常に高く、K欠乏時にはさらに多くのHAKが高発現することも示されている⁽³⁶⁾。このように根においてだけでも、植物は主要なK輸送体を中心としたその他多くのK輸送体で K^+ を取り込み、体内輸送している。

根の細胞に取り込まれた後の K^+ は、原形質連絡を経由して、中心柱の導管の隣接細胞より外向き整流チャンネル (KOR) で細胞から放出され、その後導管に入り、地上部に輸送される⁽³⁵⁾。中心柱付近ではOsHAK5などの一部のHAKも強く発現して何らかの調節を行っているが、 K^+ の詳しい導管ローディングのメカニズムはいまだ明らかになっていない。

カリウム輸送体のセシウムイオン輸送性

植物のK輸送体が Cs^+ も輸送しているかについては、これまでに水耕栽培の溶液のイオン組成を変えた吸収競合試験、微細電極を用いた電気化学的手法、シロイヌナズナなどのK輸送体のノックアウトシステムを用いて研究されてきている。

K^+ 、 Rb^+ 、 Cs^+ が同じメカニズムで根に吸収されるという説が提唱されて以降、大麦や小麦などの水耕栽培でこれらアルカリ金属イオンの吸収試験が行われた。そのなかで Cs^+ は K^+ と同じく、溶液中の Cs^+ 濃度に対し、2段の曲線からなる双曲線で吸収されるということが明らかにされた⁽³⁷⁾。これは至適濃度が異なる2種類の輸送体 (高親和性と低親和性) により Cs^+ が根に取り込まれる可能性を示唆している。

Cs^+ の吸収競合については、 $Li^+ \leq Na^+ < NH_4^+ < Rb^+ \leq K^+$ で吸収阻害の効果が強くなり、アルカリ金属イオン内でも差があること、また2価イオンでも阻害はおこり、

$Ca^{2+} \leq Mg^{2+} < Ba^{2+}$ の順に阻害が高まることも明らかにされている⁽³⁸⁻⁴⁰⁾。しかし、2価イオンの吸収阻害効果は不完全であり、ハウレンソウでは Ca^{2+} 濃度を500 μ M以上に高めても、 Cs^+ の吸収抑制は頭打ちになり、一定量の Cs^+ が取り込まれる⁽⁴¹⁾。すなわち、2価イオンの阻害を受ける輸送体と受けない輸送体で Cs^+ が取り込まれている可能性が考えられている。

電気化学的手法を用いた研究では K^+ の取り込み、輸送に関与する高親和性のHAK、低親和性のKIRチャンネル、KORチャンネル、および電圧非感受性陽イオンチャンネル (Voltage Insensitive Cation (VIC) channels) のいずれもが Cs^+ 透過性であることが示されている⁽⁴²⁾。

また、KIRチャンネル、VICチャンネルについては Cs^+ の透過性が K^+ との比較で詳しく調べられている。大麦のKIRチャンネルの Cs^+ 透過量は K^+ 比で0.39~0.43、シロイヌナズナではさらに低く0.07であり、KIRチャンネルの Cs^+ の透過性は K^+ よりも低い。通常の土壌の濃度比 (K^+ と比較して Cs^+ の濃度は極めて低い) を考慮すると、 Cs^+ はKIRチャンネルからはほぼ取り込まれない (Cs^+ 濃度が高いと逆に K^+ の透過が阻害されると予測されている)^(43, 44)。

それに対し、VICチャンネル (ライ麦) の Cs^+ 透過性は K^+ 比0.85と高く、また、その機能は Ca^{2+} で一部阻害されることが明らかにされている⁽⁴⁵⁾。VICチャンネルはイオンの透過性における選択性が低い、膜電位に依存しないチャンネル群であり、主に K^+ や NH_4^+ 、 Na^+ などの1価のカチオンを取り込むと考えられている (NSCC: Non-Selective Cation Channelとも呼ばれる)。近年、植物の Na^+ 吸収に関与していると注目されているが、HAKやKIRチャンネルに比べ、VICチャンネルについてはその種類や機能、役割など明らかにされていないところが多い^(46, 47)。 Cs^+ 吸収にはこのVICチャンネルが大きく関与していると予想されている。

最後に、モデル植物であるシロイヌナズナの変異体解析による研究結果を紹介する。シロイヌナズナではHAKやAKTなどのK輸送体の欠失変異体が得られており、これらを用いて Cs^+ 吸収への影響が調べられている。AtHAK5は K^+ 濃度が低いときに、主に K^+ を取り込む高親和性のK輸送体だが、このAtHAK5欠失変異体では Cs^+ の吸収量が有意に低下する⁽⁴⁸⁾。それに対し、KIRチャンネルのAtAKT1欠失変異体では Cs^+ 吸収は大きく変化しない⁽⁴⁹⁾。このことは、後ほど紹介するWhiteらによるモデルと合致する。しかし、この研究では K^+ 欠乏時のAtHAK5欠失変異体の Cs^+ 吸収量はそこまで大きく低下しなかったため、 Cs^+ がほかのK輸送体

野生型のイネのCs⁺およびK⁺の吸収経路

図4 ■ イネのセシウム吸収メカニズム

左図上：野生型イネはほとんどのCs⁺をOsHAK1から取り込んでいる。左図下：OsHAK1欠失変異体は根へのCs⁺吸収が激減するが、K⁺はOsHAK1以外のK輸送体から取り込まれており、変異体にK⁺を取り込むOsHAK1以外のK輸送体はCs⁺を透過させない。右図：K⁺濃度が100μM時、変異体の根へのCs⁺の取り込み速度は、野生型と比較し1/8程度に低下する。僅かに取り込まれるCsの吸収速度は溶液のK濃度によらずほぼ一定である。

により吸収されることが考えられていた（ごく最近 *AtHAK5* 欠失変異体を放射性Cs汚染土壌で栽培すると野生型より吸収量が大幅に低下するという結果が報告されている⁽⁵⁰⁾）。

K⁺においては、*AtHAK5*、*AtAKT1*の欠失変異体および両者の二重変異体のK⁺吸収を調べた結果、K⁺濃度が0.01 mM以下では*AtHAK5*しかK⁺取り込みに関与せず、0.01~0.05 mMでは*AtHAK5*と*AtAKT1*の両者がK⁺を取り込む。そしてそれ以上のK⁺濃度では*AtAKT1*とそのほかの低親和性輸送体がK⁺を取り込むことが示唆されている⁽⁵¹⁾。また*AtHAK5*、*AtAKT1*という主要なK輸送体の両方をノックアウトしてもK濃度が0.05 mM以上では生育可能であった。*AtHAK5*、*AtAKT1*以外のK輸送体がK⁺を取りこみ、2つのK輸送体の欠失を補完した（できる）と考えられる。

これらの研究から、要約すると

- ① Cs⁺はK⁺と同じメカニズムで吸収され、両者の関係は競合的である。
- ② Cs⁺とK⁺は等しく取り込まれているわけではない。（HAK, KIRチャンネル, VICチャンネルなどそれぞれの輸送体でCs⁺透過性が異なる。）
- ③ Cs⁺には高親和性、低親和性の2種の吸収経路があり、Cs⁺の吸収はK⁺やRb⁺に強く阻害され、Ca²⁺によっても不完全ながら阻害される。
- ④ 一つのK輸送体が欠失しても、ほかのK輸送体によりK⁺の吸収はある程度補完される。Cs⁺についても複数の輸送体が協業して根に取り込んでいる。

以上が、高等植物のCs⁺吸収について示唆されている。

これらの結果から、Whiteらは、VICチャンネルとHAK familyが主にCs⁺を根に取り込んでおり、AKT1などのKIRチャンネルは取り込みにほぼ関与しないという植物のCs吸収モデルを提案している⁽⁴²⁾。このモデルの証明のためには、やはり突然変異などによる主要経路の欠失によるCs⁺吸収が低下した系統もしくは完全なノックアウトした系統による解析が望まれる。しかし、モデル植物にこれらの主要経路を欠失した変異系統がない、もしくは欠失した系統でもK⁺と同様に、残存する経路によりCs⁺吸収が補完され、予想通りには低下しなかったという結果になっていた。K輸送体の数やその経路に見られる養分獲得の多重性がCs⁺吸収経路の証明を妨げてきたと考えられる。

明らかになったイネの根へのセシウムの吸収メカニズム

震災以降の研究で、日本の主要な農作物であるイネについてはカリ肥料の施肥効果のほかに、即応的に多品種の栽培試験が実施され、品種間のCs吸収量の差などが調べられた。ジャポニカ種とインディカ種ではジャポニカ種のほうが玄米の放射性Csは低いこと、ジャポニカ種のなか（18種類）では最大2.5倍程度異なるが、K濃度が高い品種は放射性Cs濃度も高い傾向があること、主要品種の「コシヒカリ」および「日本晴」の吸収量は中程度であることが示された⁽⁵²⁾。しかし、極端な低吸収品種（玄米）もしくは高吸収品種（茎葉部）は見つからない。

変異系統を用いた実験も進められ、突然変異体の解析でイネの根へのCs⁺の吸収メカニズムが明らかになっ

図5 ■ 福島第一原発から放出された放射性セシウムの量的な動態

た。われわれの研究グループは化学変異処理で突然変異を誘発させた8,027個体のイネ突然変異体の元素吸収量を分析した結果、玄米のCs濃度が野生型の10%以下になるCs低吸収系統を発見した。原因遺伝子を同定したところ、根で発現する高親和性のHAK familyの一つである*OsHAK1*であった⁽⁵³⁾。多段階の K^+ 濃度を設けて行った水耕栽培の結果、この*OsHAK1*欠失変異体が、根に取り込むCsは、通常の土壌の K^+ 濃度の範囲では1/8以下に激減する。この変異体を ^{137}Cs 濃度が高く、 K^+ 濃度が低い現地圃場で栽培すると、野生型の玄米の ^{137}Cs が44Bq/kgであったのに対し、低吸収系統は検出限界の4.9Bq/kg以下とその吸収量は約1/10となった。 Cs^+ の吸収量が激減する一方で、 K^+ の吸収量は野生型と大きく変化せず、*OsHAK1*が欠失してもほかのK輸送体が、*OsHAK1*の K^+ の吸収分を補完していることから、イネの根の表面で発現する*OsHAK1*以外の(*OsAKT1*を中心とする)K輸送体は Cs^+ をほとんど吸収しないことが合わせて示された⁽⁵³⁾(図4)。この結果は先述のWhiteらが提案した高等植物の Cs^+ の吸収モデルによく合致している⁽⁴²⁾。

K^+ 獲得の面からみると、*OsHAK1*の K^+ の吸収への寄与率は、 K^+ 濃度が低い条件下で高くなる(50~100 μM K^+ では50~55%, 1mM K^+ では30%とされている)。また、*OsHAK1*は K^+ 欠乏条件下では8~12倍に発現誘導され、逆に K^+ 濃度が高くなると、その発現が大きく抑制されることがすでに明らかにされている^(36, 54)。これらの知見からもカリ肥料の使用では K^+ : Cs^+ 比の増加による Cs^+ の吸収割合の低下だけでなく、*OsHAK1*発現抑制による Cs^+ の吸収抑制も起こっていると思われる。

また、イネの*OsHAK1*については逆遺伝学的手法でも Cs^+ の吸収の制御遺伝子であったことが示されている。CRISPR-Cas9によるゲノム編集により*OsHAK1*の機能を欠損させたイネのノックアウト系統は、Cs溶液

に根を浸漬させても脱分極しなくなる(Cs^+ が取り込まれず、根の膜電位が変化しない)。この系統をK欠乏の放射性Cs汚染土壌で栽培すると、野生型よりも放射性Csの吸収量が大幅に低下したという結果も報告されている⁽⁵⁵⁾。

順遺伝学および逆遺伝学の両方から同じ原因遺伝子にたどり着いたことは貴重な成果であり、通常のイネの栽培条件下ではほとんどの Cs^+ が*OsHAK1*で取り込まれていることが明らかになった。

また、間接的にHAKの発現を抑制することで、Csの吸収を低下できたという結果も報告されている。イオンビームを照射した突然変異集団から、放射性Csの吸収を親品種の30%程度に低減できる系統が得られ、この系統の原因遺伝子は*OsSOS2* (Salt Overly Sensitive)であった。*OsSOS2*はイネの根の細胞中で*OsSOS1* (Na^+/H^+ Antiporter)をリン酸化するキナーゼをコードしている。*OsSOS1*はリン酸化によって活性化されるため、*OsSOS2*のノックアウトにより*OsSOS1*が活性化されずに、その結果、根からの Na^+ の排出量が減少する。細胞内 Na^+ 濃度の増加は浸透圧上昇をもたらし、それが細胞に感知され、*OsHAK1*、*OsHAK5*、*OsAKT1*、*OsHKT2*などのHAKやAKT familyといったK輸送体の発現が抑制され、結果として Cs^+ の吸収量も減少するというメカニズムが提案された。根の Na^+ 濃度の上昇というストレスによっても、イネの Cs^+ の吸収量は低下させられることが示された⁽⁵⁶⁾。このようにイネの耐塩性のメカニズムもCs吸収抑制に利用可能である。

そのほか、明らかにされた高等植物のセシウム吸収と制御

福島第一原発の事故で、陸域に降下した放射性Csの大部分は、森林生態系に入ったと考えられる。そのため、樹木の放射性Csの吸収も重要となる。樹木のモデル植物であるポプラは長日、短日条件といった日長の違

いで K^+ の吸収が変化しないにもかかわらず、短日で6週間処理したポプラの Cs^+ の吸収量 (/時間) が、長日で9週間処理したポプラの約1/4に低下した。この際、主要なHAKおよびVICチャンネルの発現量は変化しておらず、樹木は新規の Cs^+ 吸収経路をもつ可能性が考えられている⁽⁵⁷⁾。

また、 K 輸送体の Cs^+ と K^+ の分子認識についても有益な成果が発表されている。PCRでシロイヌナズナの*AtHAK5*のcDNAにランダムに変異を入れ、酵母で異種発現させた結果、 K^+ が結合する孔を含む第2と第3膜貫通領域の間にアミノ酸置換が生じた場合、 Cs^+ や Na^+ に対する K^+ の選択性が100倍以上高まることが報告された⁽⁵⁸⁾。このことは高親和性 K 輸送体のアルカリ金属系列のイオンに対する選択性をさらに高められる可能性(余地)があることを意味しており、変異導入によるHAKのアミノ酸配列の改変により K^+ だけを選択的に取り込む輸送体をもった植物を作出できる可能性がある(もしかすると Cs^+ を優先的に取り込む植物の作出も可能かもしれない)。

イネではOsHAK1が根にほとんどの Cs^+ を取り込んでいるが、大麦や小麦の実験では低親和性の輸送体(VIC channel)が Cs^+ を取り込む割合が高い可能性も示唆されており、植物の K の取り込みはイオンの選択的透過性や輸送体の役割分担などにおいて、いまだ進化の過程なのかもしれない。

そのほか、植物の Cs 吸収については野田らによる解説も最近発表されている⁽⁵⁹⁾。また、Whiteらによる総説も植物による Cs^+ 吸収に関するこれまでの研究を網羅している⁽⁴²⁾。興味があれば、是非参考にしていただきたい。

最後に

東京電力福島第一原発事故は日本に大きな衝撃を与えた。私自身、発電所の建屋が爆発したテレビ中継を見て絶句したことを明確に覚えている。原発事故以降、現場では農作物の放射性 Cs 検査、農地の除染、土壤改良材やカリ肥料の増施など、数多くの対策が実施されてきた。しかし、風評被害や除染土壤の保管・処理などさまざまな課題も生じている。

多くの放射性核種が拡散したチェルノブイリと比べると、福島第一原発による土壤汚染は放射性 Cs によるものにほぼ限られている。放射性 Cs は土壤への吸着が強い。それゆえに表土の除去により、大部分の Cs の除去が可能であった。またカリ肥料の増施や低吸収品種の導

入などの対策も考えられる。対応策があったことは一方では幸運であったかもしれない。しかし、僅か試薬瓶1, 2本分に過ぎない物質(カドミウムやヒ素といったこれまでの有害元素の土壤汚染と比較すると桁外れに少量である)がこれほどまでの広範囲の汚染を引き起こし、数兆円という途方もない費用を必要とする事態になったことは事実である。私たちはこの問題を忘れてはいけないうし、なかったことにはできない。この先、放射性 Cs (半減期が短い ^{134}Cs がこの9年間で1/8以下に減衰し、放射性 Cs 全体は事故当初から約半分になっている。)は緩やかにしかなくなっていけない(図5)。今後、原発の廃炉作業に加え、環境中の放射性 Cs のモニタリングを長期間続けて、この問題を直視し、向き合っていく必要がある。

思い出されるのは震災直後の混乱のなかで、さまざまな説が飛び交ったことである。なかには波動で放射能が消えるというとんでもない話もあった。 Cs について土壤中での動態や植物への吸収機構が解明されていなかったこと、あるいはわれわれが熟知していなかったことが多かったことなどが思いだされる。しかし、このような混乱のなかでも、われわれは正しい知識を得て、科学的に正しい判断をする必要がある。環境中の放射性 Cs については、たとえ喉元をすぎても、土壤、土壤から植物、植物体中の動態を地道に明らかにし、その知見をさらに蓄積していく必要があると思う。

本解説が、この原子力災害にどのように向き合い、対処するべきかを考える材料の一つになれば幸いである。

最後に、原発事故対応では事故直後から多くの研究者が被災地に入り、被災地復興のため、懸命に調査、研究を続けられています。そのことに心から敬意を表します。

文献

- 1) 今中哲二：科学，**86**, 3 (2016).
- 2) S. V. Fesenko, R. M. Alexakhin, M. I. Balonov, I. M. Bogdevitch, B. J. Howard, V. A. Kashparov, N. I. Sanzharova, A. V. Panov, G. Voigt & Y. M. Zhuchenka: *Sci. Total Environ.*, **383**, 1 (2007).
- 3) 国際原子力機関：チェルノブイリ原発事故による環境への影響とその修復 ISBN 92-0-114705-8, 2006
- 4) M. Chino, H. Nakayama, H. Nagai, H. Terada, G. Katata & H. Yamazawa: *J. Nucl. Sci. Technol.*, **48**, 1129 (2011).
- 5) 浅見輝男：福島原発事故 土壤と農作物の放射性核種汚染，アグリ技術センター
- 6) 神山和則：日本土壤肥科学雑誌，**85**, 73 (2014).
- 7) 三浦吉則：日本土壤肥科学雑誌，**85**, 144 (2014).
- 8) N. Nihei: "Agricultural Implications of the Fukushima Nuclear Accident." ed. by T. M. Nakanishi & K. Tanoi, Springer ISBN 978-4-431-54322-8, 2013, 73

- 9) 山口紀子：土壌の物理性, **126**, 11 (2014).
- 10) N. Nihei, K. Tanoi & T. M. Nakanishi: *Sci. Rep.*, **5**, 8653 (2015).
- 11) S. Fujimura, K. Yoshioka, T. Saito, M. Sato, M. Sato, Y. Sakuma & Y. Muramatsu: *Plant Prod. Sci.*, **16**, 166 (2013).
- 12) N. Kato, N. Kihou, S. Fujimura & M. Ikeba: *Soil Sci. Plant Nutr.*, **61**, 179 (2015).
- 13) 農林水産省：農地除染対策の技術書, <https://www.maff.go.jp/j/nousin/seko/josen/>, 2013.
- 14) 佐久間祐樹, 佐藤 誠：福島県農業総合研究センター研究報告, 放射性物質対策特集号**37** (2013).
- 15) 金子真司, 高橋正通, 池田重人, 赤間亮夫：日本土壌肥科学雑誌, **85**, 86 (2014).
- 16) 山口紀子, 高田裕介, 林健太郎, 石川 覚, 倉俣正人, 江口定夫, 吉川省子, 坂口 敦, 朝田 景, 和穎朗太：農環技報, **31**, 75 (2012).
- 17) 中尾 淳：学術の動向, **10**, 40 (2012).
- 18) 塩沢 昌：学術の動向, **10**, 28 (2012).
- 19) S. Almgren & M. Isaksson: *J. Environ. Radioact.*, **91**, 90 (2006).
- 20) 宮下清貴：学術の動向, **10**, 46 (2012).
- 21) 小林浩幸：日本土壌肥科学雑誌, **85**, 94 (2014).
- 22) 渡邊好昭：日本土壌肥科学雑誌, **85**, 129 (2014).
- 23) R. Collander: *Plant Physiol.*, **16**, 691 (1941).
- 24) International Atomic Energy Agency: Technologies for remediation of radioactively contaminated sites., *IAEA-TECDOC-1086* (1999).
- 25) 太田 健：日本土壌肥科学雑誌, **85**, 90 (2014).
- 26) 神山和則, 小原 洋, 高田裕介, 齋藤 隆, 佐藤睦人, 吉岡邦雄, 谷山一郎：農環研報, **34**, 63 (2015).
- 27) M. Kondo, H. Maeda, A. Goto, H. Nakano, N. Kiho, T. Makino, M. Sato, S. Fujimura, T. Eguchi, M. Hachinohe *et al.*: *Soil Sci. Plant Nutr.*, **61**, 133 (2015).
- 28) 佐藤睦人：日本土壌肥科学雑誌, **85**, 136 (2014).
- 29) Z. Yang, Q. Gao, C. Sun, W. Li, S. Gu & C. Xu: *J. Genet. Genomics*, **36**, 161 (2009).
- 30) R. N. Amrutha, P. N. Sekhar, R. K. Varshney & P. B. K. Kishor: *Plant Sci.*, **172**, 708 (2007).
- 31) M. Gupta, X. Qiu, L. Wang, W. Xie, C. Zhang, L. Xiong, X. Lian & Q. Zhang: *Mol. Genet. Genomics*, **280**, 437 (2008).
- 32) L. テイツ, E. ザイガー編：“植物生理学”第3版, 培風館, 84.
- 33) A. Rodríguez-Navarro: *Biochim. Biophys. Acta*, **1469**, 1 (2000).
- 34) M. W. Szczerba, D. T. Britto & H. J. Kronzucker: *J. Plant Physiol.*, **166**, 447 (2009).
- 35) M. Nieves-Cordones, V. Martínez, B. Benito & F. Rubio: *Front. Plant Sci.*, **7**, 992 (2016).
- 36) T. Okada, H. Nakayama, A. Shinmyo & K. Yoshida: *Plant Biotechnol.*, **25**, 241 (2008).
- 37) E. Epstein: “Mineral nutrition of plants: principles and perspectives”, Wiley, 1972.
- 38) G. G. J. Bange & R. Overstreet: *Plant Physiol.*, **35**, 605 (1960).
- 39) R. Handley & R. Overstreet: *Plant Physiol.*, **36**, 66 (1961).
- 40) G. Shaw & J. N. B. Bell: *J. Environ. Radioact.*, **13**, 283 (1991).
- 41) E. Smolders, L. Sweeck, R. Merckx & A. Cremers: *J. Environ. Radioact.*, **34**, 161 (1997).
- 42) P. J. White & M. R. Broadley: *New Phytol.*, **147**, 241 (2000).
- 43) L. Wegner & K. Raschke: *Plant Physiol.*, **105**, 799 (1994).
- 44) F. J. M. Maathuis & D. Sanders: *Planta*, **197**, 456 (1995).
- 45) P. J. White & M. A. Tester: *Planta*, **186**, 188 (1992).
- 46) A. Amtmann & D. Sanders: *Adv. Bot. Res.*, **29**, 75 (1999).
- 47) P. J. White: *Trends Plant Sci.*, **4**, 245 (1999).
- 48) Z. Qi, C. R. Hampton, R. Shin, B. J. Barkla, P. J. White & D. P. Schachtman: *J. Exp. Bot.*, **59**, 595 (2008).
- 49) M. R. Broadley, A. J. Escobar-Gutiérrez, H. C. Bowen, N. J. Willey & P. J. White: *J. Exp. Bot.*, **52**, 839 (2001).
- 50) K. Tanoi, T. Nobori, S. Shiomi, T. Saito, N. I. Kobayashi, N. Leonhardt & T. M. Nakanishi: “Agricultural Implications of the Fukushima Nuclear Accident (III),” ed. by T. M. Nakanishi, M. O'Brien & K. Tanoi, Springer, ISBN 978-981-13-3217-3, 15 (2019).
- 51) F. Rubio, F. Alemán, M. Nieves-Cordones & V. Martínez: *Physiol. Plant.*, **139**, 220 (2010).
- 52) 小野勇治, 佐藤弘一, 佐久間秀明, 根本圭介, 田野井慶太郎, 中西友子：福島県農業総合研究センター研究報告, 放射性物質対策特集号**29** (2013).
- 53) H. Rai, S. Yokoyama, N. Satoh-Nagasawa, J. Furukawa, T. Nomi, Y. Ito, S. Fujimura, H. Takahashi, R. Suzuki, Y. E. L. Mannai *et al.*: *Plant Cell Physiol.*, **58**, 1486 (2017).
- 54) G. Chen, Q. Hu, L. Luo, T. Yang, S. Zhang, Y. Hu, L. Yu & G. Xu: *Plant Cell Environ.*, **38**, 2747 (2015).
- 55) M. Nieves-Cordones, S. Mohamed, K. Tanoi, N. I. Kobayashi, K. Takagi, A. Vernet, E. Guiderdoni, C. Perin, H. Sentenac & A. A. Very: *Plant J.*, **92**, 43 (2017).
- 56) S. Ishikawa, S. Hayashi, T. Abe, M. Igura, M. Kuramata, H. Tanikawa, M. Lino, T. Saito, Y. Ono, T. Ishikawa *et al.*: *Sci. Rep.*, **7**, 2432 (2017).
- 57) Y. Noda, J. Furukawa, T. Aohara, N. Nihei, A. Hirose, K. Tanoi, T. M. Nakanishi & S. Satoh: *Sci. Rep.*, **6**, 38360 (2016).
- 58) F. Alemán, F. Caballero, R. Rodenas, R. M. Rivero, V. Maetinez & F. Rubio: *Front. Plant Sci.*, **5**, 430 (2014).
- 59) 野田祐作, 古川 純：RADIOISOTOPES, **67**, 233 (2018).

プロフィール

頼 泰樹 (Hiroki RAI)

＜略歴＞1999年東京大学農学部応用生物化学専修卒業／2004年同大学大学院農学生命科学研究科応用生命化学専攻博士課程修了／2004年同大学大学院農学生命科学研究科農学共同研究員（CREST研究員）／2007年同大学大学院農学生命科学研究科研究拠点形成特任研究員（原子力教育研究イニシアチブGoNERI）／2008年秋田県立大学生物資源科学部生物生産科学科助教／2018年同准教授，現在に至る＜研究テーマと抱負＞水稻のセシウム吸収経路の全容解明＜趣味＞畑，果樹栽培

河端 美玖 (Miku KAWABATA)

＜略歴＞2019年秋田県立大学生物資源科学部生物生産科学科卒業／同大学大学院生物資源科学研究科在籍中＜研究テーマと抱負＞セシウム低吸収ダイズ変異体の原因遺伝子解明＜趣味＞テニス