ミニレビュー

植物が塩害に対処するための ナトリウム輸送体の働き — ^{22}Na トレーサー実験による実証—

小林奈通子[†]

東京大学大学院農学生命科学研究科

[†]anikoba@g.ecc.u-tokyo.ac.jp

Key Words: characterization, salinity stress, salt tolerance, transporter

作物によって耐塩性は大きく異なる。世界の三大穀物の中で耐塩性が最も強いのはコムギである。そのコムギの中でも耐塩性には品種によって強弱があり、葉のNa濃度が低いほど耐塩性が強い^{1,2)}。そして、耐塩性の異なる品種を交配させると耐塩性を受け継ぐコムギとそうでないコムギが得られ、それらコムギを解析することで耐塩性を付与する遺伝子座 *Kna1* (K^+/Na^+ discrimination) や *Nax* (Na^+ exclusion) の存在が示唆されていた。2007年までに、その実体はNa輸送体をコードする *HKT* 遺伝子であることが判明した^{3,4)}。HKT (high-affinity K^+ transporter) は、その名が示す通り、当初はK輸送体として単離されていた。しかしその後の解析により、HKTはクラスIとクラスIIに大別され、前者は Na^+ 選択的な輸送体、後者は Na^+-K^+ 共輸送体であることがわかった。コムギの塩耐性に寄与する輸送体はTmHKT1;4とTmHKT1;5であり、共にクラスIに属する⁵⁾。

イネにおいてもHKT輸送体は耐塩性付与の主要な分子であることが示されてきた。インディカ品種ノナボクラはイネの中では耐塩性が強いことが知られていたが、その主要因

は遺伝子座 *SKC1* (shoot K^+ content 1) にあるとされ⁶⁾、後にこの領域から *HKT* 遺伝子の一つである *OsHKT1;5* が単離された⁷⁾。 *OsHKT1;5* を欠損したイネでは、地上部のNa濃度が高まる⁸⁾。また、根において *OsHKT1;5* は導管に隣接する細胞に局在する⁸⁾。これらのことから、*OsHKT1;5* の役割は、導管の中を地上部に向かって移動する Na^+ を導管周辺の細胞に取り込むことによって地上部でのNa集積を抑制することと考えられたが、このことは ^{22}Na を用いたトレーサー実験によって定量的かつ可視的に明示された(図1)⁸⁾。すなわち、野生型株の根の中部から吸収された ^{22}Na は根の上部に移動するだけで地上部にはほとんど流入しないのに対し、*OsHKT1;5* がノックアウトされた変異体においては、根の上部は「素通り」し、地上部に ^{22}Na が蓄積したのである(図1)。根の導管液に侵入した Na^+ を地上部に移行させない、という機能は、イネ科で耐塩性の強いヨシという植物で特に発達しているとの報告があり、ヨシの根に投与された ^{22}Na は地上部で検出されないだけでなく、根の先端方向に約 5mmh^{-1} という速さで輸送されていくことがPETIS (Positron

図1 根から吸収された Na^+ の体内輸送。通常条件下で水耕栽培した1週齢のイネの根中部に ^{22}Na を添加し、一時間後の ^{22}Na の分布をイメージングプレートで可視化した⁸⁾ (Color online)

Roles of Plant Sodium Transporters to Cope with Salinity Stress—Demonstrations Using ^{22}Na as a Tracer—
Natsuko I. KOBAYASHI[†]: Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo, 1-1-1 Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo 113-8657, Japan, [†]anikoba@g.ecc.u-tokyo.ac.jp

図2 葉鞘の切り口から導管に直接添加した Na^+ の葉内輸送。通常条件で水耕栽培した後、10mMNaCl処理を2日間施した4週齢のイネの地上部基部を切断し、切り口から ^{22}Na を含む溶液(Na は0.5mM)を30分間吸収させ、 ^{22}Na の葉内分布をイメージングプレートで可視化した⁸⁾(Color online)

Emitting Tracer Imaging System) による定量的可視化実験で明らかになっている⁹⁾。

上述のイネでの ^{22}Na トレーサー実験は、OsHKT1;5の葉鞘での役割の同定にも成功した。葉鞘基部から ^{22}Na を吸収させると、野生型株では葉鞘の基部から上部にかけて ^{22}Na のシグナルが徐々に弱まり、その先の葉身では ^{22}Na のシグナルはさらに弱まるが、*OsHKT1;5*がノックアウトされると、葉鞘よりも葉身での ^{22}Na 蓄積量が増える(図2)。つまり、*OsHKT1;5*は根だけでなく葉鞘内の導管液からも Na^+ を排除し、葉身を塩ストレスから保護する役割を持つのである⁸⁾。

さて、HKT輸送体による Na^+ 排除網をかいぐり、葉に侵入した Na^+ に対してはどのような戦略があるだろうか。想像されるのは、篩管を通じて Na^+ を地下部へと送り返すことである。例えば、トウモロコシの葉に ^{22}Na を塗布

してその移行を追跡すると、塩耐性の強い品種のほうがより多くの ^{22}Na を転流によって排出した¹⁰⁾。 Na^+ の転流に関わる輸送体については未だ一致した見解はないが、モデル植物シロイヌナズナにおいてはAtHKT1;1の関与を示唆する報告もある¹¹⁾。あるいは、細胞に侵入した Na^+ を、細胞内器官である液胞に隔離することで無毒化するという戦略も考えられる。このプロセスには、液胞膜に局在する Na 輸送体であるAtNHX1などが役割を果たす¹²⁾。なお、シロイヌナズナにおいても塩耐性には品種間差が見られ、その原因遺伝子として単離されたのはSOS1という Na^+/H^+ 対向輸送体である¹³⁾。SOS1は Na^+ を細胞の中から外へ輸送する機能を持ち、根で発現することから、 Na^+ の体外への排出を担うと考えられている¹⁴⁾。

耐塩性という観点から言えば、植物がそもそも Na を根から吸収しなければ万事解決ではないだろうか。しかしこれまでのところ、高塩環境下で Na を吸収せず耐塩性が強い、という植物は、変異体を含めて見つかっていない。イネにおいてはOsHKT2;1による Na の経根吸収が ^{22}Na トレーサー実験によって実証されているが、OsHKT2;1による Na 吸収はK欠乏下でのイネの生存に寄与するものであり、*OsHKT2;1*を欠損しても耐塩性には変化がない¹⁵⁾。シロイヌナズナにおいては、 Na 吸収を担う輸送体の候補としてAtPIP2;1やCNGC3が挙げられているが、植物体内での機能解析はこれからの課題である。そして植物の耐塩性強化に向けた Na 輸送体の機能解析においてRIトレーサー実験の果たす役割は大きく、今後もターゲットに合わせた実験手法の継続的な開発が求められていると言える。

文 献

- 1) Schachtman, D. P. and Munns, R., Sodium accumulation in leaves of Triticum species that differ in salt tolerance, *Aust. J. Plant Physiol.*, **19**, 331–340 (1992)
- 2) Poustini, K. and Siosemardeh, A., Ion distribution in

- wheat cultivars in response to salinity stress, *Field Crops Res.*, **85**, 125–133 (2004)
- 3) Huang, S., Spielmeyer, W., Lagudah, E. S., James, R. A., et al., A sodium transporter (HKT7) is a candidate for *Nax1*, a gene for salt tolerance in durum wheat, *Plant Physiol.*, **142**, 1718–1727 (2006)
 - 4) Byrt, C. S., Platten, J. D., Spielmeyer, W., James, R. A., et al., HKT1;5-like cation transporters linked to Na⁺ exclusion loci in wheat, *Nax2* and *KNa1*, *Plant Physiol.*, **143**, 1918–1928 (2007)
 - 5) James, R. A., Blake, C., Byrt, C. S. and Munns, R., Major genes for Na⁺ exclusion, *Nax1* and *Nax2* (wheat *HKT1;4* and *HKT1;5*), decrease Na⁺ accumulation in bread wheat leaves under saline and waterlogged conditions, *J. Exp. Bot.*, **62**, 2939–2947 (2011)
 - 6) Lin, H. X., Zhu, M. Z., Yano, M., Gao, J. P., et al., QTLs for Na⁺ and K⁺ uptake of the shoots and roots controlling rice salt tolerance, *Theor. Appl. Genet.*, **108**, 253–260 (2004)
 - 7) Ren, Z. H., Gao, J. P., Li, L. G., Cai, X. L., et al., A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter, *Nat. Genet.*, **37**, 1141–1146 (2005)
 - 8) Kobayashi, N. I., Yamaji, N., Yamamoto, H., Okubo, K., et al., OsHKT1;5 mediates Na⁺ exclusion in the vasculature to protect leaf blades and reproductive tissues from salt toxicity in rice, *Plant J.*, **91**, 657–670 (2017)
 - 9) 樋口恭子, 植物のNa⁺排出過程—RIトレーサー実験による証明—, *RADIOISOTOPES*, **65**, 297–303 (2016)
 - 10) Lessani, H. and Marschner, H., Relation between salt tolerance and long-distance transport of sodium and chloride in various crop species, *Aust. J. Plant Physiol.*, **5**, 27–37 (1978)
 - 11) Berthomieu, P., Conéjéro, G., Nublat, A., Brackenbury, W. J., et al., Functional analysis of AtHKT1 in Arabidopsis shows that Na⁺ recirculation by the phloem is crucial for salt tolerance, *EMBO J.*, **22**, 2004–2014 (2003)
 - 12) Apse, M. P., Aharon, G. S., Snedden, W. A. and Blumwald, E., Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter in *Arabidopsis*, *Science*, **285**, 1256–1258 (1999)
 - 13) Ariga, H., Katori, T., Yoshihara, R., Hase, Y., et al., *Arabidopsis sos1* mutant in a salt-tolerant accession revealed an importance of salt acclimation ability in plant salt tolerance, *Plant Signal. Behav.*, **8**, e24779 (2013)
 - 14) Shi, H., Quintero, F. J., Pardo, J. M. and Zhu, J. K., The putative plasmamembrane Na⁺/H⁺ antiporter SOS1 controls long-distance Na⁺ transport in plants, *Plant Cell*, **14**, 465–477 (2002)
 - 15) Horie, T., Costa, A., Kim, T. H., Han, M. J., et al., Rice OsHKT2;1 transporter mediates large Na⁺ influx component into K⁺-starved roots for growth, *EMBO J.*, **26**, 3003–3014 (2007)