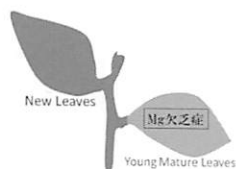


講座



生物情報科学・細胞生物学的手法から見えてきた 植物栄養応答

4. マグネシウム栄養の温故知新 —欠乏応答, 吸収輸送, 輸送体—

小林奈通子

東京大学大学院農学生命科学研究科

キーワード 多量必須元素, 環境応答, マグネシウム輸送体, 植物栄養

1. はじめに

「血の赤色, 植物の緑色」の正体がヘムとクロロフィルという, ともにポルフィリン環を持つ分子であり, その違いは環の中心が鉄かマグネシウム (Mg) かである, と, ドイツ人化学者のリチャード・ウィルステッター博士やハンス・フィッシャー博士らによって明らかにされたのは1910~1920年代のことだった。この, クロロフィルの中心元素という役割は, 植物成長におけるMgの必須性を特徴的に示しているものの, 緑色組織に含まれるMgのうち, クロロフィルに結合しているのは20%程度にすぎない。そして残り80%のMgは, 多様な酵素の補因子として, あるいは分子間の架橋という役割を通して, タンパク質やDNAの生合成など300を超える生化学反応に関与することで必須の役割を果たしている。特に, ATPからエネルギーを取り出す加水分解反応における触媒作用は, 植物のみならず広く生物一般においてMgが果たす根幹的な役割である。

Mgの必須性が明らかである一方で, 植物のMg応答機構やMg獲得機構については他の多量要素と比べても解析が遅れていたと言える。しかしそれでも近年になって, 本講座のテーマである「生物情報科学・細胞生物学的手法」を取り入れるための研究態勢が整ってきた。本稿では, Mg応答制御機構追究の基盤となる生理学実験やMg輸送体解析の歴史と現状を解説しつつ, 新しい研究手法の導入に向けた研究実例を紹介する。

2. Mg欠乏症

1) 生理学実験によるMg欠乏症の同定

農業の現場においては, 葉肉組織の黄化や壊死が, Mg欠乏の典型的な症状として知られている。

1980年代以降, Mg欠乏応答機構の解明に向けて, 低Mg環境が葉の黄化を生じさせるメカニズムが生理学的手法によって追究された。その結果, 黄化した葉ではクロロフィル含量の低下(クロロシス)に先立ってデンプンやショ糖が過剰蓄積することや, Mg欠乏症は光強度に比例して促進されることが明らかとなった。これらの症状は, 光合成活性の高い若い成熟葉, すなわちsource組織で見られるという特徴があることから, Mg欠乏条件下でのデンプン蓄積の原因として, 葉からの光合成産物の転流抑制が予想されることになった。そこで, ホースト・マーシュナー博士の研究チームはインゲン豆の葉から篩管液を採取する実験を行い, 篩管液に含まれるショ糖の量はMg欠乏によって1/5以下にまで低下すること, さらに, 根からMgを再供給すれば, 12時間後には篩管液中のショ糖濃度は通常程度にまで回復することを見出した(Cakmak *et al.*, 1994)。この結果に基づき, Mg欠乏による細胞内Mg濃度の低下は, ショ糖の篩管への積み込みを直接的に阻害することで, 葉でのショ糖やデンプンの蓄積を引き起こすというモデルが提示された(図1)。ショ糖の篩管伴細胞への積み込みは H^+ との共輸送によって行われるため, ATPエネルギーの消費を伴う H^+ 勾配の形成が必要であり, この過程がMg欠乏下で抑制されると考えられている。なお, 糖転流の抑制は, 糖の輸送先であるsink組織の活性低下によっても説明され得るが, Mg欠乏下で見られる糖転流阻害は特定の成熟葉でのみ生じるものであり, sink組織の活性によるものではないということが, 放射性炭素 ^{14}C を用いたトレーサー実験によって示されている(Hermans and Verbruggen, 2005)。葉に蓄積した炭水化物は, メカニズムについては諸説あるようだが, 光合成を

Natsuko I. KOBAYASHI: Plant responses to nutrition revealed by bioinformatics and cell biology. 4. The review about issues on Mg nutrition in the past for the future studies-deficiency, transport, and transporters 113-8657 東京都文京区弥生1-1-1

2016年9月30日受付・2016年11月30日受理

日本土壤肥科学雑誌 第88巻 第1号 p. 53~59 (2017)

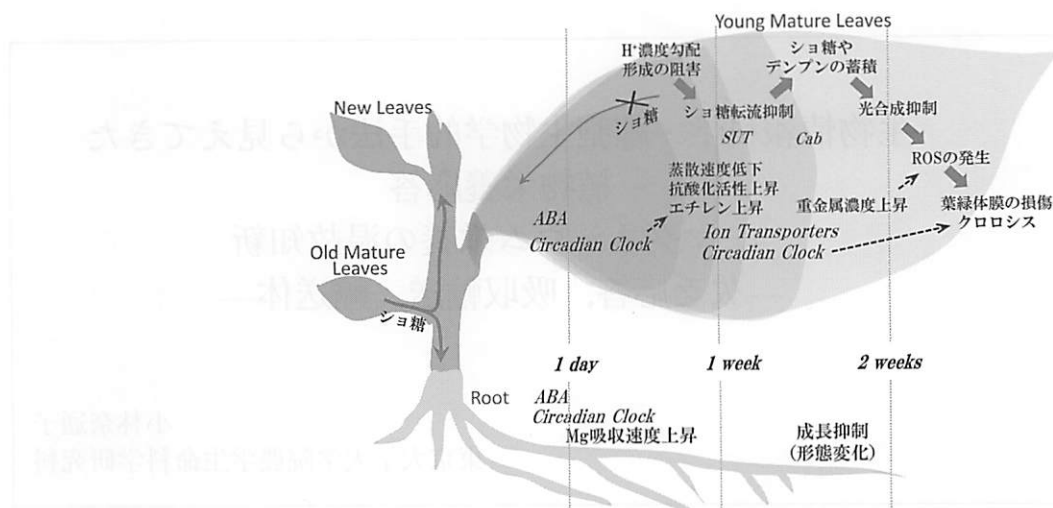


図1 葉と根における Mg 欠乏応答の概略図
斜体文字は、遺伝子の応答を示す。

フィードバック的に阻害することが知られている。光合成速度の低下は植物成長を抑制するのみならず、余剰の光エネルギーを増加させ、活性酸素種 (ROS) の発生によって葉緑体膜の酸化損傷を引き起こす (図1)。あるいは、糖濃度の上昇がシグナルとなり、葉緑体構成タンパクをコードする遺伝子の発現を抑制することで、葉緑体含量を低下させる可能性もある (Hermans and Verbruggen, 2005)。

クロロシスとデンプン蓄積は多様な植物種で認められる典型的な Mg 欠乏症状だが、発症するまでには Mg 欠乏処理の開始から一週間以上を要することが多く、さらに、発症後は間もなく成長抑制が顕著に表れるため、Mg 欠乏応答としては後期のものと考えることができる (図1)。裏を返せば、炭水化物の動態に変調をきたすまでに何が起きているのかを解き明かすことが、Mg 欠乏応答機構のさらなる理解のために求められていると言える。この点、クロロシスに先行する Mg 欠乏症状としてエチレン含量の上昇や蒸散速度の低下が新たに報告された (Hermans *et al.*, 2010b; Kobayashi *et al.*, 2013; Jezek *et al.*, 2014)。蒸散速度の極度の低下は、根から当該葉への水分や養分の輸送を抑制するため、葉の不可逆的な枯死に直結する。低 Mg 環境下で低下した蒸散速度の速やかな回復には、Mg の葉面散布が効果的である (Jezek *et al.*, 2014)。Mg 欠乏が蒸散に影響を与えるメカニズムは、他の欠乏症状との関係性も含め、今後の検討課題の一つである。

2) 葉における適応応答

Mg 欠乏環境に適応するためのポジティブな応答の探索も続いている。中でも研究の歴史が長く、多くの植物種で調査されているのは、抗酸化活性の総合的な上昇である。Mg 欠乏処理がスーパーオキシドジスムターゼ (SOD)、アスコルビン酸ペルオキシダーゼ (APX)、カタラーゼ (CAT) などの抗酸化酵素の活性や、アスコルビン酸やグルタチオンのような抗酸化物質の含量など、抗酸化力に関わる要素の少なくとも一部を上昇させることは、草本植物

にとどまらず、マルベリー (Tewari *et al.*, 2006) やミカン (Yang *et al.*, 2012) といった木本植物でも報告されている。抗酸化力の活性化は、Mg 欠乏下での光合成速度低下に伴う ROS の発生に対する植物の応答機構と考えられるが、その分子メカニズムは未解明である。興味深いことに、Mg 欠乏によって誘導される抗酸化活性は、他の環境因子が引き起こす酸化ストレスを軽減することもできる。有害元素であるカドミウム (Cd) は、植物細胞内で ROS を発生させ、クロロシスを誘発することが知られている。そこで、あらかじめ Mg 欠乏状態におくことで抗酸化活性を高めておいた植物に Cd 処理を行ったところ、Mg を十分に与えた植物に Cd 処理した場合に比べて葉緑体含量、光合成速度ともに高く保たれた (Chou *et al.*, 2011; Hermans *et al.*, 2011)。

3) 根の応答

Mg 欠乏に対して根で生じる応答についての知見も徐々に得られてきている。前述の通り、中長期的な Mg 欠乏処理が葉からの糖輸送を阻害するが、これによって根の成長が抑制される。すると、植物体全体としては炭素分配の変化、すなわち、バイオマスの地上部：地下部比率の上昇が観察される。つまり、Mg 欠乏下での根成長の変化は、極めて受動的な応答であると目されてきた。しかし近年、シロイヌナズナの野生品種 36 種を用いて Mg 欠乏応答の差異が調べられた結果、Mg 欠乏下での根の成長量や形態変化に品種間差があることが明らかとなり (Xiao *et al.*, 2015)、根における Mg 欠乏応答にも何らかの分子メカニズムが関与している可能性が浮上したところである。

無機元素の欠乏応答機構には各元素輸送体の発現制御が含まれ、欠乏処理によって根での元素吸収活性が上昇するという応答を示すことが多いが、Mg 欠乏における同様の根の応答は近年になって確認された (図1) (Tanoi *et al.*, 2014; Mao *et al.*, 2014)。ただし、Mg 欠乏条件

下での Mg 吸収活性は通常条件の2倍程度にしか高まらず、また、Mg を再供給すると数分後には元に戻る (Tanoi *et al.*, 2014)。このような根の応答に関しては、分子メカニズムの解明とともに、Mg 欠乏環境への適応応答としての意義についても検討の余地があるだろう。

4) 生物情報科学の導入

植物のストレス応答機構を分子レベルで解明するにあたっては、生物情報科学的手法の導入が有効であると期待されるが、Mg 欠乏応答の解析として実施された例はまだ少ないのが実状である。ここでは、オーム解析の数少ない実施例の中から、トランスクリプトーム解析およびプロテオーム解析を紹介する。5週齢のシロイヌナズナを Mg 欠乏培地に移植すると、12日後には糖の転流の抑制とデンプンの蓄積が観察される (Hermans and Verbruggen, 2005)。このような栽培条件を用いて、Mg 欠乏処理開始から1日後、あるいは1週間後に実施されたトランスクリプトーム解析によると、Mg 欠乏処理はまず根での遺伝子発現量に影響を与えるが、次第に地上部での影響が増大していく (Hermans *et al.*, 2010a, 2010b)。Mg 欠乏開始後1日目に発現量が変化した遺伝子には、ABA 応答性遺伝子が多く含まれており、その割合は、根では25%、葉では37%にも及んでいたことから、Mg 欠乏の初期応答に ABA シグナル経路が関与する可能性が考えられている (図1)。また、生物時計関連遺伝子の発現も、Mg 欠乏処理によって速やかに変化することが明らかとなった (図1)。ヒト細胞や藍藻細胞においては、細胞内 Mg 濃度変動に概日性があり、Mg 濃度の日内変動が ATP の消費量の調節を介して細胞内代謝の周期性や、ひいては生物時計遺伝子の発現を制御することが最近になって示されたところである (Feeney *et al.*, 2016)。植物の葉において生物時計によって制御される遺伝子には、クロロフィルの合成に関与する遺伝子が含まれることから、生物時計遺伝子の発現異常が、後に生じるクロロシスに関わっている可能性も考えられる。さらに、Mg 欠乏下での発現変動が確認された遺伝子には、イオン輸送に関わる遺伝子も多数存在した。その中には、Ca 輸送に関わる CAX3, CAX4, CAX7, ACA1, ACA12 および ACA13 や、リン酸輸送体 PHT1;4, 硫酸輸送体 SULTR1;2 などが含まれる。さらに、重金属イオンの輸送に関わる MRP3 や鉄の貯蔵を担う FER1 も、Mg 欠乏処理によって発現が誘導されていた。一方で、Mg 輸送体と考えられているものは顕著な変動を示さなかった (Hermans *et al.*, 2010a, 2010b)。今後、このようなトランスクリプトーム解析データの蓄積と、それによる Mg 欠乏応答性遺伝子の同定などによって、Mg 欠乏応答機構に対する理解が一層深まっていくと思われる。

Mg 欠乏がタンパク質発現に与える影響についても、プロテオーム解析によって知見が得られている (Li *et al.*, 2015)。トウモロコシ幼植物に様々な元素欠乏処理を4日間行った結果、Mg 欠乏下では、解糖系の最初の反応を担うヘキソキナーゼや、ミトコンドリアにおける電子

伝達系に関連するタンパク質の発現量が低下しており (Li *et al.*, 2015)、細胞全体としては ATP の産生を抑制する応答を示していた。これは、Mg 欠乏下での ATP の消費の停滞に対して調整的に働く適応応答の一つであるかもしれない。

3. Mg 輸送体

1) 植物体内の Mg 輸送に関わる分子の候補

無機栄養学を追究するにあたっては、各イオンの膜輸送体の種類、性質、役割などに関する知見が不可欠である。ところが Mg については、Mg 輸送能を持ち、Mg の吸収や体内長距離輸送、あるいは細胞内分配などの膜輸送を担うことが示されている Mg 輸送体の数は極めて少ない。シロイヌナズナでの研究報告は、後述する MRS2/MGT ファミリーに属する9分子と、AtMHX に関するものが多い。AtMHX は液胞膜に局在する Mg^{2+}/H^{+} exchanger として1999年に同定された。AtMHX は Mg 輸送能に加え、Zn の輸送能も示すが、植物細胞内の Zn 濃度は極めて低いため、実際には Mg 輸送体として機能すると考えられる (Shaul *et al.*, 1999)。AtMHX の相同遺伝子は他植物種にも保存されているようだが、これまでのところ研究報告は無い。MGT/MRS2 ファミリー輸送体や AtMHX 以外にも、HKT ファミリー輸送体 (Horie *et al.*, 2011) や SV チャネル (Pottosin *et al.*, 1997) のように、Mg 輸送活性を持つことが示されている分子もあるが、植物体内で実際に Mg 輸送体として機能するかについては未だ解明されていない。反対に、AtCNGC10 は遺伝子抑制によって植物体内の Mg 濃度が低下することから、Mg 吸収機構への関与が示唆されているが、AtCNGC10 そのものが Mg 輸送体であるかは現時点ではわかっていない (Guo *et al.*, 2010)。

シロイヌナズナについては、野生品種31種類の元素含量を網羅的に測定したイオノームデータがオンラインで公開されている (<http://www.ionomicsshub.org>)。そこで、この情報を、野生品種の遺伝子発現データと比較することで、発現量が葉内 Mg 濃度と高い相関を示す遺伝子がいくつか同定された (Conn *et al.*, 2012)。興味深いことに、その遺伝子群には、AtCCX4 や AtMTP5, AtZIP1 など、Mg 輸送への関与がこれまで知られていなかったイオン輸送体の遺伝子が多く含まれていた。そこで、これらの遺伝子の欠損株の無機元素濃度を調べたところ、atccx4 変異体では Mg 濃度が10%増加し、atmtp5 変異体では反対に Mg 濃度が9~17%低下することがわかった (Conn *et al.*, 2012)。これらの輸送体の Mg 輸送能は未解明であり、今後の解析が待たれる。

2) 微生物の Mg 輸送システム

現在、植物において Mg 輸送体として機能することが示されている MRS2/MGT ファミリーは、大腸菌の Mg 輸送体 CorA や酵母の Mg 輸送体 MRS2 のオルソログとして単離同定された。そこで本稿では、植物の MRS2/MGT

ファミリーを理解する上で重要なヒントとなるであろう、微生物の Mg 輸送システムの研究の歴史と現況について概説する。

今から66年前の1950年、大腸菌 *Escherichia coli* の生育に与える重金属イオンの影響を、当時既に必須元素として認識されていた Mg^{2+} との関係という観点から解析した結果、 0.2 mg L^{-1} の Mg を含む培地に、わずか 0.06 mg L^{-1} のコバルト (Co) を添加することで菌の生育量が35%低下することが発見された (Abelson and Aldous, 1950)。また同時に、高濃度の Mg は、大腸菌による Co の「吸収」を抑制することも、 ^{56}Co を使ったトレーサー実験によって確かめられたが、当時は膜輸送体によるイオン輸送システムは想定されておらず、これらの実験結果は、代謝に関わるタンパク質への Mg の結合などを Co が阻害することによってもたらされたと解釈された。しかしそれから21年後の1971年には、 ^{28}Mg と ^{60}Co を用いたイオン吸収動態の解析により、両イオンの吸収が同一システムによって担われていることが示唆され (Nelson and Kennedy, 1971)、さらに5年後には、Co 耐性株の中から、Mg 吸収異常を示す *corA* 変異株が単離された (Park *et al.*, 1976)。1990年代になると、*corA* 株の原因遺伝子 *CorA* がコードするのは新規の Mg 輸送体であることが明らかとなり (Smith *et al.*, 1993)、以降、*CorA* を祖先遺伝子とする遺伝子群を *CorA* スーパーファミリーと称するようになった。*CorA* は、 Mg^{2+} に加えて、 Co^{2+} や Ni^{2+} に対して輸送活性を示す。なお、原核生物では *CorA* 以外にも *MgtA*, *MgtB*, *MgtE* が Mg 輸送体として機能しているが、これらの相同遺伝子は植物では見つかっていない。酵母において *CorA* 相同遺伝子として最初に同定されたのは、ミトコンドリアでの RNA のスプライシングに異常を示す *mrs* 株から単離されていた *MRS2* 遺伝子である (Bui *et al.*, 1999)。*MRS2* はミトコンドリアへの Mg の取り込みを担う。ミトコンドリア内では、Mg イオンとの相互作用によって立体構造をとった RNA が正常にスプライシングされる。つまり、*MRS2* を欠損した *mrs2* 株は、ミトコンドリア内の Mg 濃度が低下したことによって、スプライシングに異常をきたしたのである。*MRS2* の他にも、*CorA* スーパーファミリーに属する遺伝子として、過剰発現によってアルミニウム (Al) 耐性を付与することのできる *Alr1*, *Alr2* 遺伝子と、マンガン感受性株の原因遺伝子である *Mnr2* 遺伝子、*MRS2* との高い相同性を示す *Lpe10* 遺伝子が知られており、それぞれが酵母における Mg の恒常性維持に必須の役割を果たしている。ただし、液胞に局在する *Mnr2* は、液胞から細胞質への Mg 輸送を担っており、細胞質から液胞への Mg 輸送には、*CorA* スーパーファミリー以外のタンパク質が関わりと予想される。

CorA タンパク質は2回膜貫通ドメインを持ち、ホモペンタマーを形成することによって Mg 輸送体として機能するイオンチャネルである。*CorA* 遺伝子の発現に Mg 欠乏応答性はなく、Mg 欠乏応答に *CorA* が関与する可能性に

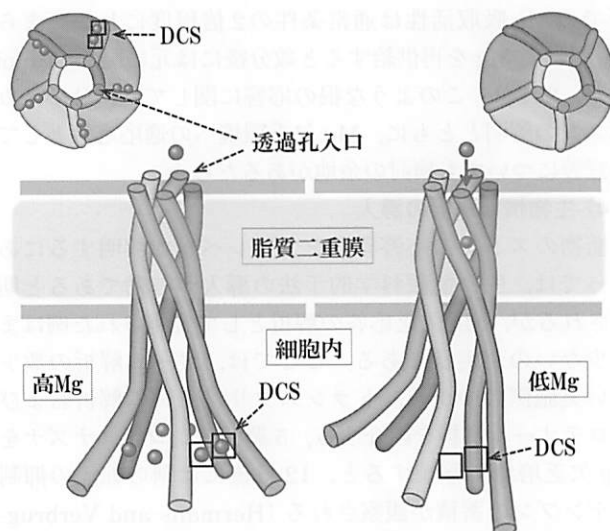


図2 ペンタマー構造をとった TmCorA においてイオン透過孔を形成する、各プロトマーの7番目の α ヘリックスの立体構造の模式図

上段は、細胞外から見た TmCorA の様子。細胞内 Mg 濃度が高い場合には、10個の二価陽イオンセンサー (DCS) に Mg イオン(丸)が結合し、プロトマー同士を架橋するが(左図)、Mg 濃度が低くなると、各プロトマーの位置関係が変化し、釣鐘が傾斜したような形状となる(右図)。(Pfoh *et al.*, 2012) をもとに作図。

については長らく不明であったが、その可能性を示す結果が近年の X 線によるタンパク質結晶構造解析から得られている (Pfoh *et al.*, 2012)。高熱菌 *Thermotoga maritima* が持つ *CorA* タンパク質; TmCorA を、Mg イオンを含む環境で結晶化すると、左右対象の釣鐘型の立体構造を示したが、イオン透過孔の入口や孔内には Mg は検出されなかった。ただし、各プロトマーの間には2個ずつ、合計10個の Mg が結合し、プロトマー同士を架橋した形を示した(図2)。この、10個の Mg 結合部位は細胞内側に位置しており、Divalent Cation Sensor (DCS) と名付けられた。左右対称型の *CorA* は閉鎖型と称され、 Mg^{2+} を輸送しない。一方、Mg を含まない条件で結晶化された TmCorA は、DCS に Mg は存在せず、ペンタマーの立体構造全体が、釣鐘が傾いたように歪んでいた(図2)。そして、釣鐘の傾きにより、細胞外に面したイオン透過孔入口での5つのプロトマーの位置関係が変化し、入口に Mg^{2+} がアクセスしやすく開いた構造をとった(図2)。この形態の *CorA* は開口型と称され、Mg を 10^7 個/秒という速さで輸送する活性を示す。開口型から閉鎖型へのシフトは、DCS に Mg が結合することによって生じていた。つまり TmCorA は、細胞内 Mg 濃度の上昇によって Mg が DCS に結合すると閉鎖型へと移行するという、Mg センシング機能を有した Mg チャネルであると考えられる。

3) 植物の *MRS2/MGT* ファミリー

2000~2001年にかけて、*CorA* スーパーファミリーに属するシロイヌナズナの Mg 輸送体11種類が2つの研究グループによって同定された(2つの偽遺伝子を含

む)。各グループによってそれぞれ独自に AtMRS2-1~AtMRS2-11, AtMGT1~AtMGT10 と名付けられたため、シロイヌナズナの Mg 輸送体は名称を 2 つずつ持つが、本稿では簡単のため、AtMRS2 の名称のみにて記述する。

ここ 15 年の研究によって、AtMRS2 輸送体は植物細胞内の様々な器官に局在し、Mg の恒常性維持に関わっていることが徐々に明らかになってきた。葉緑体膜には AtMRS2-11 が、ミトコンドリア膜には AtMRS2-2, AtMRS2-4 や AtMRS2-6、小胞体 (ER) には AtMRS2-7 と AtMRS2-4、液胞膜には AtMRS2-1 と AtMRS2-5、そして細胞膜には AtMRS2-10 が局在し、各器官への Mg の取り込みを担っていると予想されている。ミトコンドリアに局在する輸送体のうち、AtMRS2-4 は葉肉細胞で、AtMRS2-2 と AtMRS2-6 は花での発現量が特に多く、AtMRS2-2 や AtMRS2-6 の欠損株では花粉の成長が阻害される。AtMRS2-1 と AtMRS2-5 は、ともに葉肉細胞の液胞膜に局在し、蛇紋岩質土壌のような高 Mg 低 Ca 環境に対応して、Mg を液胞へ隔離する役割を担うことが示されている (Conn *et al.*, 2011)。低 Ca 処理によって両遺伝子の発現量は二倍以上に増加し、同時に、葉肉細胞の液胞内 Ca 濃度が低下、Mg 濃度は上昇する。液胞内の二価陽イオンは液胞の浸透圧維持に必要と考えられ、AtMRS2-1 と AtMRS2-5 は、低 Ca 環境下での浸透圧調整に関与するものと思われる (Conn *et al.*, 2011)。前述の通り、葉肉細胞において AtMRS2-4 はミトコンドリアに局在する一方で、根においては ER に局在することが示されている (Oda *et al.*, 2016)。ER には AtMRS2-7 も局在するが (Gebert *et al.*, 2009)、*atmrs2-4* 欠損株、*atmrs2-7* 欠損株の両者はともに、低 Mg 環境下でも高 Mg 条件下でも生育が大きく阻害されるため、これらの ER 局在 Mg 輸送体は、あらゆる Mg 環境下において Mg の恒常性維持に必須の役割を果たすと考えられるようになった (Oda *et al.*, 2016)。また、*atmrs2-4* 変異体の体内 Mg 濃度が野生株に比べて低いことから、ER における Mg 輸送の異常は、根の細胞膜における Mg 吸収能にも影響を与えると予想される (Oda *et al.*, 2016)。根において、環境中からの Mg 吸収を担う分子の一つは、細胞膜局在 Mg 輸送体である AtMRS2-10 と目されている。AtMRS2-10 は Mg に対して高い親和性を示し、Al によって活性が阻害されるタンパク質で、これをタバコに導入すると、タバコの葉の Mg 濃度が増えたと報告されている (Deng *et al.*, 2006)。AtMRS2-3 については、細胞内局在や生理機能などの情報は今のところ得られていない。

イネにおいてもシロイヌナズナと同じく 9 つの遺伝子が OsMRS2 ファミリーとして同定されている (Saito *et al.*, 2013)。しかしながら系統樹上では AtMRS2 ファミリーと OsMRS2 ファミリーは、互いに相同関係にある遺伝子を 9 組保持しているというわけではない。このことから、植物の MRS2/MGT ファミリーには、双子葉植物と単子葉植物に分離した後にそれぞれ独自に進化した

部分があると予想される。OsMRS2 ファミリー輸送体のうち、OsMRS2-5 と OsMRS2-6 は葉緑体に、OsMRS2-3 は ER に、OsMGT1/OsMRS2-2 は細胞膜に局在することがわかっている (Saito *et al.*, 2013)。OsMRS2-6 の発現量は葉の葉緑体含量に相関があり、また、明確な日内変動を示すことから、OsMRS2-6 の発現は葉緑体関連遺伝子と類似のメカニズムで制御されていることが示唆されている (Saito *et al.*, 2013)。OsMGT1/OsMRS2-2 は根での発現量が多く、この遺伝子の欠損体では Mg 吸収速度が低下するとともに、Al 障害への感受性が高まる (Chen *et al.*, 2012)。根の Mg 吸収能を維持することが Al 耐性に必要であることは、シロイヌナズナ AtMRS2-10 (Deng *et al.*, 2006) や、トウモロコシ ZmMGT1 ファミリー (Li *et al.*, 2016) の解析でも共通して示されており、シロイヌナズナにおいては根外皮細胞内 Mg 濃度および Mg 吸収速度と Al 耐性が正に相関することもわかっている (Bose *et al.*, 2013)。なお、Mg 吸収と Al 耐性の関連は、酵母での Alr1, Alr2 遺伝子の機能解析によっても提示されていることから、生物種を越えた、細胞レベルのメカニズムとして説明できると考えられる。すなわち、Al 障害には、Mg 輸送体を介した Mg 吸収の阻害をはじめ、細胞内での Mg-ATP 複合体形成の競争的阻害など、Mg の果たす生理機能が広範囲に阻害されることが含まれると考えられている (Bose *et al.*, 2011)。

4. おわりに

本稿では主な話題として Mg 欠乏を取り上げたが、作物生産の観点からは、高 Mg 条件下でも成長可能な植物を持つ Mg 過剰耐性機構を解明することで、蛇紋岩質土壌のような高 Mg 地域の環境改善に役立てたいというニーズもある。また、日本やアメリカ、西洋諸国では、成人の一日あたりの Mg 摂取量が推奨値を継続的に下回っていることから、Mg 含有量の高い「Mg 集積」作物の作出にも注目が集まっている。このような、多面的な応用研究を進めるにあたっては、Mg 輸送体の機能同定も含めて、生体内に Mg が不足すると何が生じるのか、Mg 欠乏応答機構の全容解明が第一歩として欠かせないだろう。Mg 栄養や輸送体の研究についてのさらなる詳細は最近の複数のレビュー論文にまとめられているので、興味のある会員の皆様は是非ご参考にしてください (Mg 欠乏症: Tanoi and Kobayashi, 2015; Mg 恒常性維持機構: Hermans *et al.*, 2013; Al ストレスと Mg: Bose *et al.*, 2011)。

文 献

- Abelson, P.H., and Aldous, E. 1950. Ion antagonisms in microorganisms: Interference of normal magnesium metabolism by Nickel, Cobalt, Cadmium, Zinc, and Manganese. *J. Bacteriol.*, **60**, 401-413.
- Bose, J., Babourina, O., Shabala, S., and Rengel, Z. 2013. Low-pH and aluminum resistance in *Arabidopsis* correlates with high cytosolic magnesium content and increased magnesium

- uptake by plant roots. *Plant Cell Physiol.*, **54**, 1093–1104.
- Bose, J., Babourina, O., and Rengel, Z. 2011. Role of magnesium in alleviation of aluminium toxicity in plants. *J. Exp. Bot.*, **62**, 2251–226.
- Bui, D.M., Gregan, J., Jarosch, E., Ragnini, A., and Schweyen, R.J. 1999. The bacterial magnesium transporter CorA can functionally substitute for its putative homologue Mrs2p in the yeast inner mitochondrial membrane. *J. Biol. Chem.*, **274**, 20438–20443.
- Cakmak, I., Hengeler, C., and Marschner, H. 1994. Changes in phloem export of sucrose in leaves in response to phosphorus, potassium and magnesium deficiency in bean plants. *J. Exp. Bot.*, **45**, 1251–1257.
- Cakmak, I., and Marschner, H. 1992. Magnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, and glutathione reductase in bean leaves. *Plant Physiol.*, **98**, 1222–1227.
- Chen, A.C., Yamaji, N., Motoyama, R., Nagamura, Y., and Ma, J.F. 2012. Up-regulation of a magnesium transporter gene *OsMGT1* is required for conferring aluminum tolerance in rice. *Plant Physiol.*, **159**, 1624–1633.
- Chou, T.-S., Chao, Y.-Y., Huang, W.-D., Hong, C.-Y., and Kao, C.H. 2011. Effect of magnesium deficiency on antioxidant status and cadmium toxicity in rice seedlings. *J. Plant Physiol.*, **168**, 1021–1030.
- Conn, S.J., Berninger, P., Broadley, M.R., and Gilliam, M. 2012. Exploiting natural variation to uncover candidate genes that control element accumulation in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol.*, **193**, 859–866.
- Conn, S.J., Conn, V., Tyerman, S.D., Kaiser, B.N., Leigh, R.A., and Gilliam, M. 2011. Magnesium transporters, MGT2/MRS2-1 and MGT3/MRS2-5, are important for magnesium partitioning within *Arabidopsis thaliana* mesophyll vacuoles. *New Phytol.*, **190**, 583–594.
- Deng, W., Luo, K., Li, D., Zheng, X., Wei, X., Smith, W., Thammina, C., Lu, L., Li, Y., and Pei, Y. 2006. Overexpression of an *Arabidopsis* magnesium transport gene, *AtMGT1*, in *Nicotiana benthamiana* confers Al tolerance. *J. Exp. Bot.*, **57**, 4235–4243.
- Feeney, K.A., Hansen, L.L., Putker, M., Olivares-Yañez, C., Day, J., Eades, L.J., Larrondo, L.F., Hoyle, N.P., O'Neill, J.S., and Ooijen, G. 2016. Daily magnesium fluxes regulate cellular timekeeping and energy balance. *Nature*, **532**, 375–379.
- Gebert, M., Meschenmoser, K., Svidova, S., Weghuber, J., Schweyen, R., Eifler, K., Lenz, H., Weyand, K., and Knoop, V. 2009. A root-expressed magnesium transporter of the MRS2/MGT gene family in *Arabidopsis thaliana* allows for growth in low-Mg²⁺ environments. *Plant Cell*, **21**, 4018–4030.
- Guo, K.M., Babourina, O., Christopher, D.A., Borsic, T., and Rengel, Z. 2010. The cyclic nucleotide-gated channel AtCNGC10 transports Ca²⁺ and Mg²⁺ in *Arabidopsis*. *Physiol. Plant.*, **139**, 303–312.
- Hermans, C., Conn, S.J., Chen, J., Xiao, Q., and Verbruggen, N. 2013. An update on magnesium homeostasis mechanisms in plants. *Metallomics*, **5**, 1170–1183.
- Hermans, C., Chen, J., Coppens, F., Inzé, D., and Verbruggen, N. 2011. Low magnesium status in plants enhances tolerance to cadmium exposure. *New Phytol.*, **192**, 428–436.
- Hermans, C., and Verbruggen, N. 2005. Physiological characterization of Mg deficiency in *Arabidopsis thaliana*. *J. Exp. Bot.*, **56**, 2153–2161.
- Hermans, C., Vuylsteke, M., Coppens, F., Craciun, A., Inzé, D., and Verbruggen, N. 2010a. The early transcriptomic changes induced by magnesium deficiency in *Arabidopsis thaliana* reveal the alteration of circadian clock genes expression in roots and the triggering of ABA-responsive genes. *New Phytol.*, **187**, 119–131.
- Hermans, C., Vuylsteke, M., Coppens, F., Cristescu, S.M., Harren, F.J.M., Inzé, D., and Verbruggen, N. 2010b. System analysis of the responses to long term magnesium deficiency and restoration in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol.*, **187**, 132–144.
- Horie, T., Brodsky, D.E., Costa, A., Kaneko, T., Schiavo, F.L., Katsuhara, M., and Schroeder, J.I. 2011. K⁺ transport by the OsHKT2;4 transporter from rice with atypical Na⁺ transport properties and competition in permeation of K⁺ over Mg²⁺ and Ca²⁺ ions. *Plant Physiol.*, **156**, 1493–1507.
- Jezek, M., Geilfus, C.-M., Bayer, A., and Mühling, K.-H. 2014. Photosynthetic capacity, nutrient status, and growth of maize (*Zea mays* L.) upon MgSO₄ leaf-application. *Front. Plant Sci.*, **5**, 781.
- Kobayashi, N.I., Saito, T., Iwata, N., Ohmae, Y., Iwata, R., Tanoi, K., and Nakanishi, T.M. 2013. Leaf senescence in rice due to magnesium deficiency mediated defect in transpiration rate before sugar accumulation and chlorosis. *Physiol. Plant.*, **148**, 490–501.
- Li, H., Du, H., Huang, K., Chen, X., Liu, T., Gao, S., Liu, H., Tang, Q., Rong, T., and Zhang, S. 2016. Identification, and functional and expression analyses of the CorA/MRS2/MGT-Type magnesium transporter family in maize. *Plant Cell Physiol.*, **57**, 1153–1168.
- Li, Z., Phillip, D., Neuhausser, B., Schulze, W.X., and Ludewig, U. 2015. Protein dynamics in young maize root hairs in response to macro- and micronutrient deprivation. *J. Proteome Res.*, **14**, 3362–3371.
- Mao, D., Chen, J., Tian, L., Liu, Z., Yang, L., Tang, R., Li, J., Lu, C., Yang, Y., Shi, J., Chen, L., Li, D., and Luan, S. 2014. *Arabidopsis* transporter MGT6 mediates magnesium uptake and is required for growth under magnesium limitation. *Plant Cell*, **26**, 2234–2248.
- Nelson, D.L., and Kennedy, E.P. 1971. Magnesium transport in *Escherichia coli* inhibition by cobaltous ion. *J. Biol. Chem.*, **246**, 3042–3049.
- Oda, K., Kamiya, T., Shikanai, Y., Shigenobu, S., Yamaguchi, K., and Fujiwara, T. 2016. The *Arabidopsis* Mg Transporter, MRS2-4, is essential for Mg homeostasis under both low and high Mg conditions. *Plant Cell Physiol.*, **57**, 754–763.
- Park, M.H., Wong, B.B., and Lusk, J.E. 1976. Mutants in three genes affecting transport of magnesium in *Escherichia coli*: genetics and physiology. *J. Bacteriol.*, **126**, 1096–1103.
- Pfoh, R., Li, A., Chakrabarti, N., Payandeh, J., Pomès, R., and Pai, E.F. 2012. Structural asymmetry in the magnesium channel CorA points to sequential allosteric regulation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **109**, 18809–18814.
- Pottosin, I.I., Tikhonova, L.I., Hedrich, R., and Schönknecht, G. 1997. Slowly activating vacuolar channels can not mediate Ca²⁺-induced Ca²⁺ release. *Plant J.*, **12**, 1387–1398.
- Saito, T., Kobayashi, N.I., Tanoi, K., Iwata, N., Suzuki, H., Iwata, R., and Nakanishi, T.M. 2013. Expression and functional analysis of the rA-MRS2-ALR-type magnesium transporter family in rice. *Plant Cell Physiol.*, **54**, 1673–1683.
- Shaul, O., Hilgemann, D.W., de-Almeida-Engler, J., Van Montagu, M., Inzé, D., and Galili, G. 1999. Cloning and characterization of a novel Mg²⁺/H⁺ exchanger. *EMBO J.*, **18**,

- 3973–3980.
- Smith, R.L., Banks, J.L., Snively, M.D., and Maguire, M.E. 1993. Sequence and topology of the CorA magnesium transport systems of *Salmonella typhimurium* and *Escherichia coli*. Identification of a new class of transport protein. *J. Biol. Chem.*, **268**, 14071–14080.
- Tanoi, K., and Kobayashi, N.I. 2015. Leaf senescence by magnesium deficiency. *Plants*, **2015**, 756–772.
- Tanoi, K., Kobayashi, N.I., Saito, T., Iwata, N., Kamada, R., Iwata, R., Suzuki, H., Hirose, A., Ohmae, Y., Sugita, R., and Nakanishi, T.M. 2014. Effects of magnesium deficiency on magnesium uptake activity of rice root, evaluated using ^{28}Mg as a tracer. *Plant Soil*, **384**, 69–77.
- Tewari, R.K., Kumar, P., and Sharma, P.N. 2006. Magnesium deficiency induced oxidative stress and antioxidant responses in mulberry plants. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*, **108**, 7–14.
- Tewari, R.K., Kumar, P., Tewari, N., Srivastava, S., and Sharma, P.N. 2004. Macronutrient deficiencies and differential antioxidant responses-influence on the activity and expression of superoxide dismutase in maize. *Plant Sci.*, **166**, 687–694.
- Xiao, Q., De Gernier, H., Kupcsik, L., De Pessemier, J., Dittert, K., Fladung, K., Verbruggen, N., and Hermans, C. 2015. Natural genetic variation of *Arabidopsis thaliana* root morphological response to magnesium supply. *Crop Pasture Sci.*, **66**, 1249–1258.
- Yang, G.-H., Yang, L.-T., Jiang, H.-X., Li, Y., Wang, P., and Chen, L.-S. 2012. Physiological impacts of magnesium-deficiency in Citrus seedlings: Photosynthesis, antioxidant system and carbohydrates. *Trees (Berl.)*, **26**, 1237–1250.
-