

トランスポーター研究が・肥料・植物栄養学にもたらすインパクト

3. アルミニウム耐性に関わるトランスポーター

馬 建鋒・山地直樹

岡山大学資源植物科学研究所

キーワード アルミニウム耐性, トランスポーター, 有機酸分泌, 根

はじめに

アルミニウム (Al) は土壤中に最も豊富に存在する金属元素であるが、酸性条件下においてイオンとして溶出され、植物に強い毒性を示す。アルミニウム毒性の特徴的な症状は根の伸長阻害である。わずかに数マイクロモル濃度のアルミニウムで数時間のうちに根の伸長阻害が引き起こされ、数十個～数百個のストレス関連遺伝子の発現が誘導される。これはアルミニウムイオンが O_2 -ドナーを含む化合物 (例えばカルボキシル基やリン酸基を含む化合物) などと強い結合能力を持っているため、重要な生体物質と結合してしまい、細胞壁や細胞膜などの機能を損なうからである (Ma, 2007)。アルミニウム毒性は世界の耕地面積の 3～4 割を占める酸性土壌での主な作物生育阻害因子とされている。

しかし、一部の植物は長い進化の過程でアルミニウム毒性に対して様々な耐性機構を発達させてきた。たとえば、アルミニウムを根から排除する機構として、根からのアルミニウムキレート物質 (有機酸、フェノール性化合物など) の分泌、根圏 pH の上昇、細胞壁やムシラゲへの結合などが生理学的な研究から明らかにされている (Kochian *et al.*, 2004; Ma, 2007)。近年これらの耐性機構に多くのトランスポーターが関与していることが明らかとなった。ここではその最新の知見を概述する。

1. アルミニウム活性型有機酸トランスポーター

多くの植物はアルミニウムに応答して根から有機酸を分泌する (Ma, 2007)。現在までに 3 種類の有機酸 (クエン酸、リンゴ酸、シュウ酸) が報告されている。アルミニウムイオンがこれらの有機酸によってキレートされると、生体物質と結合しなくなり、毒性が軽減される。分泌される有機

酸は植物種によって異なり、例えば、インゲンマメやトウモロコシ、オオムギ、エビスグサの根はアルミニウムに応答してクエン酸を分泌するが、コムギはリンゴ酸を、ソバやタロイモの根はシュウ酸を分泌する。また分泌パターンも植物の種類によって二通りある (Ma *et al.*, 2001)。一つはソバやコムギのようにアルミニウム処理後直ちに分泌がおこるタイプである。もう一つはエビスグサやライ麦のようにアルミニウム処理から有機酸を分泌するまで数時間の誘導期間があるタイプである。いずれの場合も有機酸を細胞外に分泌するためにトランスポーターが必要であると考えられるが、近年リンゴ酸とクエン酸の分泌を司るトランスポーターが同定された (図 1)。しかし、シュウ酸の分泌に関与する遺伝子はまだ未同定のままである。

1) アルミニウム活性型リンゴ酸トランスポーター ALMT1

コムギはアルミニウムに応答して根からリンゴ酸を分泌することはよく知られている (Delhaize *et al.*, 1993)。その分泌に関与する遺伝子 *TaALMT1* (Aluminum activated malate transporter 1) がコムギのアルミニウム

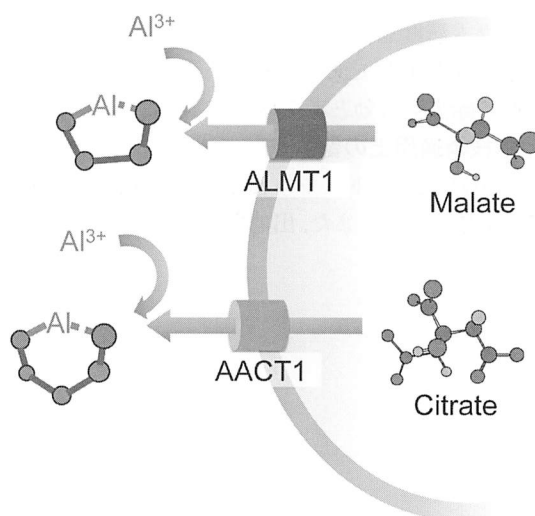


図1 アルミニウム耐性機構の一つとしての根から有機酸分泌の模式図

アルミニウム活性型リンゴ酸トランスポーター ALMT1 とクエン酸トランスポーター HvAACT1/MATE1 が同定されている。

耐性品種から同定された (Sasaki *et al.*, 2004). この遺伝子をアフリカツメガエルの卵母細胞に発現させると, アルミニウム存在下でリンゴ酸の輸送活性が見られた. またイネ, タバコ培養細胞にこの遺伝子を形質転換すると, アルミニウムに応答してリンゴ酸の分泌量が増えた. さらに, アルミニウム耐性の弱いオオムギにこの遺伝子を導入すると, リンゴ酸の分泌, アルミニウム耐性とも増加した (Delhaize *et al.*, 2006). これらの諸証拠から *TaALMT1* はアルミニウム活性化型リンゴ酸トランスポーターであることが示された.

TaALMT1 は主に根の先端で発現し, アルミニウムによって誘導されず, アルミニウム耐性品種で常に高い発現をしている. この遺伝子発現量の品種間差の原因の一つはプロモーター領域に起因する (Sasaki *et al.*, 2006). 発現量の多い品種の場合, プロモーター領域に繰り返し配列が存在する.

TaALMT1 は細胞膜に局在しているが (Yamaguchi *et al.*, 2006), その組織・細胞局在性についてはまだ明らかにされていない. 根圏に分泌されるリンゴ酸がアルミニウムを無毒化することを考えると, 後述の *HvAACT1* のように根の表皮細胞に局在することが予想される.

TaALMT1 を発現させたタバコ培養細胞を用いた研究では, *TaALMT1* タンパク質はリンゴ酸に対する特異性が高いことが報告されている (Zhang *et al.*, 2008). また輸送活性もアルミニウムによって特異的に活性化される. さらにその活性化にはリン酸化が関与し, 特に 384 番目のセリン残基がそのリン酸化に重要であることが示唆されている (Ligaba *et al.*, 2009). しかし, アルミニウムのシグナルがどのようにして *TaALMT1* を活性化するのかについてはまだ不明である.

TaALMT1 の相同遺伝子はナタネとシロイヌナズナから同定されている. ナタネとシロイヌナズナはともにアルミニウムに応答して根からリンゴ酸とクエン酸を分泌する. ナタネから単離された 2 種類の *TaALMT1* 相同遺伝子 *BnALMT1* と *BnALMT2* は互いに 95 % の相同性を持ち, タバコ培養細胞で発現させると, リンゴ酸の輸送活性を示す (Ligaba *et al.*, 2006). しかし, *BnALMT1* と *BnALMT2* の発現パターンは *TaALMT1* と異なり, アルミニウムによって発現が誘導され, 根の先端だけではなく, 基部にも発現している.

シロイヌナズナから単離された *AtALMT1* もリンゴ酸のトランスポーターをコードしており, アルミニウム耐性に大きく寄与する (Hoekenga *et al.*, 2006; Kobayashi *et al.*, 2007). *AtALMT1* の発現はアルミニウムによって特異的に誘導される. *AtALMT1* は根の先端で一番強く発現し, 伸長領域や側根でも発現が見られる. 根の基部では内皮や中心柱で発現し, 皮層と表皮にはない. また阻害実験の結果から *AtALMT1* は転写レベルと転写後レベルで制御を受けている可能性がある (Kobayashi *et al.*, 2007).

以上のようにアルミニウムによるリンゴ酸の分泌を司

る遺伝子 *ALMT1* はいくつかの植物から同定されている. 植物の種類によって *ALMT1* の発現パターンが異なり, アルミニウムによって発現誘導される種とされない種がある. いずれの *ALMT1* の発現パターンもリンゴ酸の分泌パターンとよく一致しているが, その発現誘導機構については今後の研究を待たなければならない. 最近, *AtALMT1* の発現を制御する転写因子 STOP1 がシロイヌナズナから同定された (Iuchi *et al.*, 2007; Sawaki *et al.*, 2009).

2) アルミニウム活性型クエン酸トランスポーター AACT1/MATE1

多くの植物はアルミニウムに応答して根からクエン酸を分泌する. クエン酸はリンゴ酸よりアルミニウムとのキレート能が強い. 同じ量のアルミニウムを無毒化するために, リンゴ酸はクエン酸の 6~8 倍必要である (Zhao *et al.*, 2003). クエン酸の分泌に関与する遺伝子はほぼ同時期にオオムギとソルガムから同定された (図 2). オオムギから同定された *HvAACT1* (Aluminium Activated Citrate Transporter 1) は MATE (multidrug and toxic compound extrusion) ファミリーに属する. この遺伝子をタバコに過剰発現すると, クエン酸の分泌量並びにアルミニウム耐性が高まった (Furukawa *et al.*, 2007). また, *HvAACT1* を発現させたアフリカツメガエルの卵母細胞はクエン酸に特異的な排出輸送活性を示し, リンゴ酸は輸送しない.

HvAACT1 は主に根で発現しており, アルミニウムによって発現が誘導されない. また根の先端だけではなく, 基部でも発現している. *HvAACT1* は細胞膜に局在するトランスポーターであり, 根の表皮細胞に発現している (図 3). 表皮はアルミニウムと最初に接触する細胞層で, ここでの *HvAACT1* 発現はアルミニウムを無毒化するのに有効であると考えられる (Furukawa *et al.*, 2007). オオムギ品種間でこの遺伝子の発現量とクエン酸の分泌量, アルミニウム耐性の間に強い正の相関がある. このことはこ

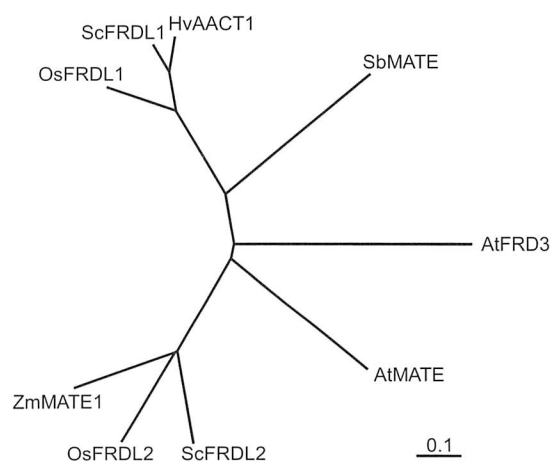


図2 アルミニウム活性型クエン酸トランスポーター *HvAACT1* と異なる植物における近縁タンパク質の系統樹

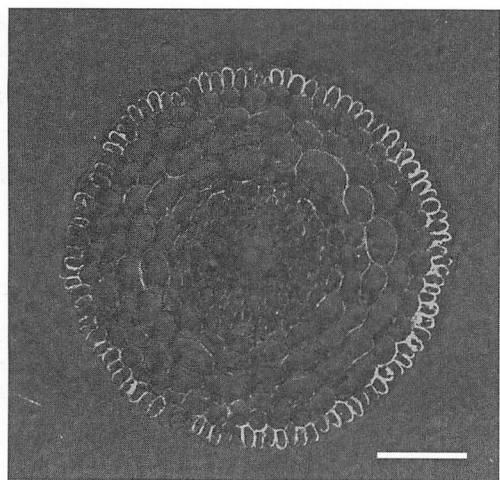


図3 アルミニウム活性型クエン酸トランスポーター HvAACT1の局在
根の表皮細胞に局在している。

の遺伝子の発現量の多少がアルミニウムによるクエン酸の分泌量を規定していることを示している。しかし、その発現制御機構についてはまだ明らかにされていない。

ソルガムから同定された *SbMATE* はアルミニウム耐性に寄与する主な遺伝子であり (Magalhaes *et al.*, 2007), HvAACT1 と 65 % の相同性を持つ。 *SbMATE* も細胞膜に局在するクエン酸トランスポーターをコードする。しかし、 *SbMATE* は HvAACT1 とは異なり、その発現はアルミニウムによって誘導される。また根端での発現が多く、その発現制御は上流にある MITE と呼ばれる配列の反復回数と相関がみられる。しかし、 *SbMATE* の組織・細胞局在については不明である。

HvAACT1 の相同遺伝子はシロイヌナズナやトウモロコシ、コムギからも報告されている。シロイヌナズナの *AtMATE* については詳しく解析されていないが、その発現はアルミニウムによって誘導される。また前述の *AtALMT1* とは独立に機能するが、 *AtALMT1* と同じように STOP1 によって発現制御される (Liu *et al.*, 2009)。最近、トウモロコシから相同遺伝子 *ZmMATE1* が単離された (Maron *et al.*, 2010)。 *ZmMATE1* はクエン酸を輸送し、主に根で発現している。またその発現はアルミニウムによって大きく誘導される。また、アフリカツメガエル卵母細胞を用いた電気生理学的解析から、 *ZmMATE1* の輸送様式が、細胞内外のプロトンの濃度勾配を利用して細胞内にプロトンを取り込む際にクエン酸を排出する対向輸送 (プロトンアンチポート) であろうと推定されている。

コムギは先述のようにアルミニウムに応答して根からリンゴ酸を分泌するが、最近ブラジル由来の一部のコムギ品種はクエン酸も分泌することが報告されている (Ryan *et al.*, 2009)。このクエン酸の分泌にも MATE 遺伝子が関与している可能性があるが、詳しい解析はまだ行われていない。

イネには少なくとも 2 つ HvAACT1 の相同遺伝子

OsFRDL1 と *OsFRDL2* がある。しかし HvAACT1 と高い相同性 (94.2%, 図 2) を示す *OsFRDL1* は、細胞膜に局在しクエン酸の輸送活性を持つが、主に根の内鞘細胞に発現し、レトロトランスポゾン (Tos-17) 挿入による遺伝子破壊株の解析から、アルミニウム耐性ではなく、導管へクエン酸を供給することによって地上部へのクエン酸-鉄の転流に寄与していることが示された (Yokosho *et al.*, 2009)。同様にシロイヌナズナからも MTAE ファミリーの遺伝子 *FRD3* が鉄の地上部への輸送に関与することが報告されている (Durrett *et al.*, 2007)。これに対して、 *OsFRDL2* は最近報告されたイネのアルミニウム応答性転写因子 ART1 の制御下にある遺伝子の一つとして見出され (Yamaji *et al.*, 2009)、その詳細な機能はまだ解析されていないが、アルミニウムによるクエン酸の分泌に関与している可能性が高い。

ごく最近ライ麦からも 2 種類の MATE 遺伝子 (*ScFRDL1* と *ScFRDL2*) が同定された (Yokosho *et al.*, 2010) (図 2)。ライ麦はイネ科作物の中でもっとアルミニウム耐性の高い種の一つで、アルミニウムに応答して根からクエン酸とリンゴ酸を分泌する。 *ScFRDL1* と *ScFRDL2* はともに主に根で発現する。しかし、 *ScFRDL1* は鉄欠乏条件で、 *ScFRDL2* はアルミニウムによって発現が増大することから、それぞれ役割が異なり、 *ScFRDL1* は *OsFRDL1* のように導管へのクエン酸の輸送体として鉄の根から地上部への輸送に関与し、 *ScFRDL2* はアルミニウムに応答したクエン酸の輸送に関与していると推定されている。

これらのことから MATE ファミリーに属す近縁のクエン酸排出トランスポーターが、アルミニウム耐性と鉄の転流という全く異なる役割を担っており、植物種によってもその分担が異なると考えられる。このような相違は遺伝子の発現組織やアルミニウム応答性などの違いに起因すると考えられ、今後その発現を規定していると考えられるプロモーター領域等の解析によって、クエン酸分泌によるアルミニウム耐性機構を植物 (作物) が獲得した過程を解明できる可能性がある。

根の伸長阻害を指標に、アルミニウムの障害のサイトは根の先端、特に伸長領域であるとされている。しかし、これらの MATE 遺伝子の発現を見ると、発現は根端に限らず、基部にもある。基部での役割について今後解明する必要がある。上述の植物以外に、アルミニウムに応答してクエン酸を分泌する植物はまだ多くある。今後これらの植物からもクエン酸の分泌に関与する MATE 遺伝子を同定し、異なる植物由来の MATE 遺伝子の発現パターンや局在性、相同遺伝子間の役割分担を比較することによってクエン酸の分泌に至るまでの機構の解明が期待される。

2. アルミニウム耐性に関与する ABC トランスポーター

ABC (ATP-binding cassette) トランスポーターは植物で大きなファミリーを構成しており、膜結合ドメインと

ATP 結合ドメインを有し、多様な基質を輸送することが知られている。植物由来の ABC トランスポーター遺伝子のほとんどは膜結合ドメインと ATP 結合ドメインの両方をコードしているが、ごく一部の ABC トランスポーター遺伝子は膜結合ドメインか ATP 結合ドメインの片方のみをコードする。しかし、その機能はほとんど解明されていない。シロイヌナズナのアルミニウム感受性変異体を利用して単離された遺伝子 *ALS3* は ABC トランスポーター様の膜結合ドメインのみをコードしていた (Larsen *et al.*, 2005)。*ALS3* 遺伝子はすべての器官に発現し、また根での発現はアルミニウムによって誘導される。面白いことに *ALS3* は排水組織や師部に局在している。*ALS3* の役割はまだ解明されていないが、有毒なアルミニウムを障害の受けやすい部位から移動させるのに機能していると推測されている。

最近イネから逆に ATP 結合ドメインのみをコードする遺伝子 *STAR1* (sensitive to Al rhizotoxicity) が同定され、アルミニウム耐性に関与していることがわかった (Huang *et al.*, 2009)。*STAR1* は主に根で発現し、その発現量はアルミニウムによって増加する。また *STAR1* の機能には膜結合ドメインのみをコードする遺伝子 *STAR2* を必要とすることも明らかとなった。すなわち、*STAR1* と *STAR2* は微生物型の ABC トランスポーターのように、それぞれ翻訳された後、複合体を形成して、ABC トランスポーターとして機能する。*STAR2* は上述の *ALS3* の相同遺伝子であるが、その発現パターンと組織局在性が異なる。

STAR1/2 複合体は根の先端ではすべての細胞、基部では表皮細胞以外のすべての細胞に局在している。また細胞膜ではなく、小胞様膜に局在している。意外なことに、*STAR1/2* 複合体は UDP-Glucose を特異的に輸送する。*STAR1/STAR2* の役割の詳細はまだ明らかではないが、おそらく小胞へ UDP-Glu を輸送し、exocytosis によって細胞外に放出された UDP-Glu またはその代謝産物が細胞壁の修飾に使われ、その結果、アルミニウムとの結合様式が変わり、耐性になると考えられる (図 4)。最近、*STAR1* と *STAR2* の発現を制御する転写因子 *ART1* が同定された (Yamaji *et al.*, 2009)。*ART1* は新規の C2H2 zinc-finger 型の転写因子で、アルミニウムの有無によらず根で構成的に発現していた。今後 *STAR1*, *STAR2* と同様に *ART1* によって制御されるアルミニウム応答遺伝子の解析を通じて、アルミニウム耐性機構の更なる解明が期待される。また、アルミニウムによる *ART1* の活性化機構の解明も重要な課題である。

シロイヌナズナのアルミニウム感受性変異体の原因遺伝子として液胞膜に局在するハーフサイズの ABC トランスポーターをコードする *ALS1* が同定された (Larsen *et al.*, 2007)。*ALS1* はすべての組織で発現し、特に根の先端や全体の維管束で強く発現している。しかし、*ALS1* の輸送基質や具体的な役割はまだ解明されておらず、またその発現はアルミニウムによって誘導されない。細胞内に侵入し

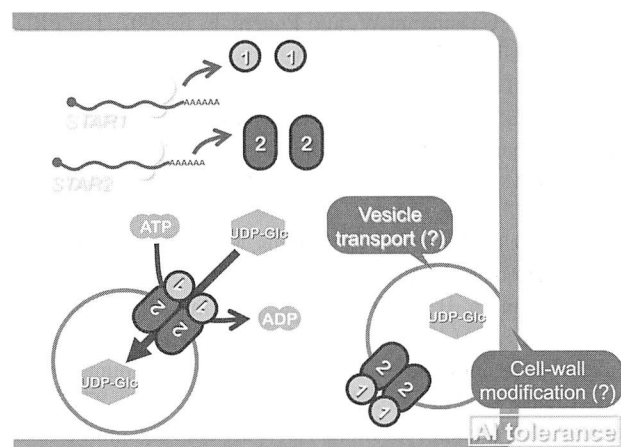


図4 イネアルミニウム耐性遺伝子 *STAR1/STAR2* の作用機構の模式図

たアルミニウムを液胞に隔離することはアルミニウム無毒化機構の一つとされており (Ma, 2007), *ALS1* がその過程に関与している可能性も考えられる。細胞内の pH は 7~8 程度なので、アルミニウムがどのような形態で液胞に輸送されているのか興味深い。

3. お わ り に

アルミニウム耐性機構は根からの有機酸分泌のように多くの植物に共通のものもあれば、植物の種類によって異なるものもある。またアルミニウム耐性は単一の主要遺伝子によって制御されている植物種もあれば、複数の耐性遺伝子が関与する植物種も存在する。特にイネのようなアルミニウム耐性の強い植物種はいくつかの異なる耐性機構を備えている。これらの耐性機構には多数のトランスポーターが関与していると考えられる。しかし、これまでに同定されたトランスポーターはまだごくわずかである。たとえば、一部の植物はアルミニウムイオンに反応して根からフェノール性化合物やリン酸を分泌する。しかし、これらの分泌に関与するトランスポーターはまだ未同定である。またアルミニウム集積植物として知られているソバ、チャ、アジサイなどは土壌中のアルミニウムを葉や花などに輸送するが、その過程において様々なトランスポーターが関与していると考えられる。しかし、今のところこれらのトランスポーターの正体は不明のままである。今後、これらのトランスポーターの同定は、植物のアルミニウム耐性の分子機構を解明する上で、非常に重要な課題となる。

文 献

- Delhaize, E., Ryan, P. R., and Randall, P. J. 1993. Aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.): II. Aluminum-stimulated excretion of malic acid from root apices. *Plant Physiol.*, **103**, 695–702.
- Delhaize, E., Ryan, P. R., Hebb, D. M., Yamamoto, Y., Sasaki, T., and Matsumoto, H. 2004. Engineering high-level aluminum tolerance in barley with the ALMT1 gene. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A*, **101**, 15249–15254.

- Durrett, T. P., Gassmann, W., and Rogers, E. E. 2007. The FRD3-mediated efflux of citrate into the root vasculature is necessary for efficient Fe translocation. *Plant Physiol.*, **144**, 197–205.
- Furukawa, J., Yamaji, N., Wang, H., Mitani, N., Murata, Y., Sato, K., Katsuhara, M., Takeda, K., and Ma, J. F. 2007. An aluminum-activated citrate transporter in barley. *Plant Cell Physiol.*, **48**, 1081–1091.
- Hoekenga, O. A., Maron, L. G., Pineros, M. A., Cancado, G. M. A., Shaff, J., Kobayashi, Y., Ryan, P. R., Dong, B., Delhaize, E., Sasaki, T., Matsumoto, H., Yamamoto, Y., Koyama, H., and Kochian, L. V. 2006. *AtALMT1*, which encodes a malate transporter, is identified as one of several genes critical for aluminum tolerance in Arabidopsis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **103**, 9738–9743.
- Huang, C. F., Yamaji, N., Mitani, N., Yano, M., Nagamura, Y., and Ma, J. F. 2009. A bacterial-type ABC transporter is involved in aluminum tolerance in rice. *Plant Cell*, **21**, 655–667.
- Iuchi, S., Koyama, H., Iuchi, A., Kobayashi, Y., Kitabayashi, S., Kobayashi, Y., Ikka, T., Hirayama, T., Shinozaki, K., and Kobayashi, M. 2007. Zinc finger protein STOP1 is critical for proton tolerance in Arabidopsis and coregulates a key gene in aluminum tolerance. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **104**, 9900–9905.
- Kobayashi, Y., Hoekenga, O. A., Itoh, H., Nakashima, M., Saito, S., Shaff, J. E., Maron, L. G., Pineros, M. A., Kochian, L. V., and Koyama, H. 2007. Characterization of *AtALMT1* expression in aluminum-inducible malate release and its role for rhizotoxic stress tolerance in Arabidopsis. *Plant Physiol.*, **145**, 843–852.
- Larsen, P. B., Cancel, J., Rounds, M., and Ochoa, V. 2007. *Arabidopsis ALS1* encodes a root tip and stele localized half type ABC transporter required for root growth in an aluminum toxic environment. *Planta*, **225**, 1447–1458.
- Larsen, P. B., Geisler, M. J. B., Jones, C. A., Williams, K. M., and Cancel, J. D. 2005. *ALS3* encodes a phloem-localized ABC transporter-like protein that is required for aluminum tolerance in Arabidopsis. *Plant J.* **41**, 353–363.
- Ligaba, A., Katsuhara, M., Ryan, P. R., Shibasaka, M., and Matsumoto, H. 2006. The *BnALMT1* and *BnALMT2* genes from rape encode aluminum-activated malate transporters that enhance the aluminum resistance of plant cells. *Plant Physiol.* **142**, 1294–1303.
- Ligaba, A., Kochian, L., and Pineros, M. 2009. Phosphorylation at S384 regulates the activity of the *TaALMT1* malate transporter that underlies aluminum resistance in wheat. *Plant J.* **60**, 411–423.
- Liu, J., Magalhaes, J. V., Shaff, J., and Kochian, L. V. 2009. Aluminum-activated citrate and malate transporter from the MATE and ALMT families function independently to confer Arabidopsis aluminum tolerance. *Plant J.*, **57**, 389–399.
- Ma, J. F. 2007. Syndrome of aluminum toxicity and diversity of aluminum resistance in higher plants. *Int. Rev. Cytol.*, **264**, 225–253.
- Ma, J. F., Ryan, P. R., and Delhaize, E. 2001. Aluminium tolerance in plants and the complexing role of organic acids. *Trends Plant Sci.*, **6**, 273–278.
- Magalhaes, J. V., Liu, J., Guimaraes, C. T., Lana, U. G. P., Alves, V. M. C., Wang, Y. H., Schaffert, R. E., Hoekenga, O. A., Pineros, M. A., Shaff, J. E., et al., 2007. A gene in the multidrug and toxic compound extrusion (MATE) family confers aluminum tolerance in sorghum. *Nature Genet.*, **39**, 1156–1161.
- Maron, L. G., Pineros, M. A., Guimaraes, C. T., Magalhaes, J. V., Pleiman, J. K., Mao, C., Shaff, J., Belicuas, S. N. J., and Kochian, L. V. 2010. Two functionally distinct members of the MATE (multi-drug and toxic compound extrusion) family of transporters potentially underlie two major aluminum tolerance QTLs in maize. *Plant J.* doi:10.1111/j.1365-313X.2009.04103.x.
- Ryan, P. R., Raman, H., Gupta, S., Horst, W. J., and Delhaize, E. 2009. A second mechanism for aluminum resistance in wheat relies on the constitutive efflux of citrate from roots. *Plant Physiol.*, **149**, 340–351.
- Sasaki, T., Yamamoto, Y., Ezaki, B., Katsuhara, M., Ahn, S. J., Ryan, P. R., Delhaize, E., and Matsumoto, H. 2004. A wheat gene encoding an aluminum-activated malate transporter. *Plant J.*, **37**, 645–653.
- Sasaki, T., Ryan, P. R., Delhaize, E., Hebb, D. M., Ogihara, Y., Kawaura, K., Noda, K., Kojima, T., Toyoda, A., Matsumoto, H., and Yamamoto, Y. 2006. Sequence upstream of the wheat (*Triticum aestivum* L.) *ALMT1* gene and its relationship to aluminum resistance. *Plant Cell Physiol.*, **47**, 1343–1354.
- Sawaki, Y., Iuchi, S., Kobayashi, Y., Kobayashi, Y., Ikka, T., Sakurai, N., Fujita, M., Shinozaki, K., Shibata, D., Kobayashi, M., et al., 2009. STOP1 regulates multiple genes which protect Arabidopsis from proton and aluminum toxicities. *Plant Physiol.*, **150**, 281–294.
- Yamaji, N., Huang, C. F., Nagao, S., Yano, M., Sato, Y., Nagamura, Y., and Ma, J. F. 2009. A zinc finger transcription factor ART1 regulates multiple genes implicated in aluminum tolerance in rice. *Plant Cell* **21**, 3339–3349.
- Yokosho, K., Yamaji, N., Ueno, D., Mitani, N., and Ma, J. F. 2009. OsFRDL1 is a citrate transporter required for efficient translocation of Fe in rice. *Plant Physiol.*, **149**, 297–305.
- Yokosho, K., Yamaji, N., and Ma, J. F. 2010. Isolation and characterization of two MATE genes in rye. *Func. Plant Biol.* **37**, 296–303.
- Yamaguchi, M., Sasaki, T., Sivaguru, M., Yamamoto, Y., Osawa, H., Ahn, S. J., and Matsumoto, H. 2005. Evidence for the plasma membrane localization of Al-activated malate transporter (ALMT1). *Plant Cell Physiol.*, **46**, 812–816.
- Zhang, W.-H., Ryan, P. R., Sasaki, T., Yamamoto, Y., Sullivan, W., and Tyerman, S. D. 2008. Characterization of the *TaALMT1* protein as an Al³⁺-activated anion channel in transformed tobacco (*Nicotiana Tabacum* L.) cells. *Plant Cell Physiol.*, **49**, 1316–1330.
- Zhao, Z. Q., Ma, J. F., Sato, K., and Takeda, K. 2003. Differential Al resistance and citrate secretion in barley (*Hordeum vulgare* L.) *Planta*, **217**, 794–800.