カリウムの輸送とその制御機構

誌名	日本土壌肥料學雑誌 = Journal of the science of soil and manure, Japan
ISSN	00290610
著者名	齋藤,俊也 石丸,泰寛 魚住,信之
発行元	日本土壌肥料學會
巻/号	92巻2号
掲載ページ	p. 99-107
発行年月	2021年4月

進歩総説：植物のミネラル輸送研究最前線

4. カリウムの輸送とその制御機構

齋藤俊也・石丸泰寛・魚住信之

キーワード　カリウム，トランスポーター，イオンチャネル

1. はじめに

カリウムイオン（K^+）は，植物に限らず，ほぼすべての生物において最も要求量の多い必須カチオンである（Gutknecht *et al.*, 1978; Maathuis and Amtmann, 1999; Véry and Sentenac, 2003; Amtmann *et al.*, 2005）．植物細胞内のK^+濃度は，100〜200 mMと高く維持されており，硝酸塩等の無機イオンや有機酸塩などの電荷を帯びた分子の電気的中和，pHの恒常性維持，膜電位の制御，細胞浸透圧の制御において主要な役割を果たしている（Clarkson and Hanson, 1980; Leigh and Jones, 1984）．これにより，細胞伸長，気孔の開口／閉鎖運動等の生命現象を誘導している．葉緑体においても，K^+は高濃度に維持されており，光合成に必要な一部のタンパク質の活性化のための補因子として機能する（Szczerba *et al.*, 2009）．

一方，土壌溶液中のK^+は，0.1–1 mMの範囲の濃度で存在しているが，K^+は局所的に枯渇することも多く，根の表層のK^+濃度は低くなっている（Jungk and Claassen, 1986）．植物はK^+を利用できなくなると，初期の段階では，植物全体のK^+濃度が減少する（Drew and Saker, 1984; Pilot *et al.*, 2003; Gierth *et al.*, 2005; Nieves-Cordones *et al.*, 2007; Ma *et al.*, 2012）．このK^+濃度減少は，まず地上部よりも根において顕著にみられる．全身のK^+含有量が急激に減少したK^+欠乏条件でも，植物は持続的な成長を行うために，K^+の恒常性維持の機構を働かせ，数日間，体内のK^+濃度は一定に維持されている（Nieves-Cordones *et al.*, 2007; Ma *et al.*, 2012）．しかしながら，長期間のK^+飢餓状態が続くと，主に古い葉においてクロロシスが生じ，大きく生育が阻害される（Armengaud *et al.*, 2004）．

本章では，外部環境の変化にともなう植物体内のK^+恒常性維持の制御機構に焦点をあてる．組織レベルで，土壌からのK^+の取り込みや根から地上部への体内移行，各組織におけるK^+の役割やK^+の輸送制御において重要な関連タンパク質について議論する．また，K^+に化学的類似性が高く，K^+恒常性維持機構に大きな影響を及ぼすナトリウムイオン（Na^+）に関しても議論する．

2. K^+の土壌からの取り込み

シロイヌナズナ（*Arabidopsis thaliana*）では，K^+欠乏になると，根の表皮細胞局在する内向き整流チャネルARABIDOPSIS K^+ TRANSPORTER1（AKT1）（Sentenac *et al.*, 1992; Daram *et al.*, 1997; Ros *et al.*, 1999; Urbach *et al.*, 2000）と，KT/HAK/KUP型トランスポーターであるHIGH AFFINITY K^+ TRANSPORTER 5（HAK5）によって，K^+を土壌中から吸収する（Santa-María *et al.*, 1997; Ahn *et al.*, 2004; Qi *et al.*, 2008; Kobayashi *et al.*, 2010; Haro *et al.*, 2013）．*akt1*および*hak5*変異体植物を用いた実験により，外部のK^+濃度が1 mM程度のときはAKT1がK^+を吸収し，100 μM程度の低濃度のときはAKT1とHAK5が協調してK^+を吸収，さらに10 μM以下の極低濃度ではHAK5が主にK^+吸収に寄与していることが証明された（Rubio *et al.*, 2008）．

【AKT1】AKT1は，Calcineurin B-like protein（CBL）–CBL-interacting protein kinase（CIPK）リン酸化酵素複合体によりリン酸化を受けて，K^+の取り込みが活性化される（Xu *et al.*, 2006）．特に，CIPK23はCBL1/9と複合体を形成しAKT1を活性化することによって，K^+欠乏環境でK^+取り込みを誘導する（Xu *et al.*, 2006）．一方，CBL10はCIPK非依存的にAKT1のC末端部分と直接相互作用し，CIPK23-AKT1間の相互作用を弱めることによってK^+取り込み活性を抑制する（Ren *et al.*, 2013）．また，Protein phosphatase 2C（PP2C）ファミリーであるAIP1およびAIP1Hは，CBLs-CIPKs（CIPK6, CIPK16およびCIPK23）複合体と相互作用して，CIPKsのキナーゼドメインと直接結合し，AKT1へのリン酸化を阻害する．つまり，PP2Csの活性化／不活性化が，間接的にAKT1を不活性化／活性化する．一方で，特定のCBLがPP2Csと直接相互作用してPP2CsのCIPKを不活性化することによって，AKT1を活性化する（Lan *et al.*, 2011）．

Shunya SAITO, Yasuhiro ISHIMARU and Nobuyuki UOZUMI: 4. Potassium transport and its regulation in plants
東北大学大学院工学研究科バイオ工学専攻（980-8579 仙台市青葉区荒巻字青葉6-6-07）
Corresponding Author：石丸泰寛　yasuhiro.ishimaru.c1@tohoku.ac.jp
2020年8月3日受付・2020年8月7日受理
日本土壌肥料学雑誌 第92巻 第2号 p. 99〜107（2021）

シロイヌナズナの根では，AKT1に相同性の高いK$^+$ RECTIFYING CHANNEL 1 (KC1) も存在しているが，KC1自身にはK$^+$輸送活性はない (Dreyer *et al.*, 1997; Hirsch *et al.*, 1998; Reintanz *et al.*, 2002)．AKT1やKC1はShaker型のチャネルであり，それぞれのホモ4量体を形成できるとともにAKT1-KC1ヘテロ4量体も形成できる (Duby *et al.*, 2008; Geiger *et al.*, 2009a; Wang and Wu, 2010)．AKT1ホモ4量体の場合，細胞外にK$^+$が十分に存在する条件では細胞内側の膜電位が負にある状態でK$^+$が細胞内へ取り込まれる．しかしながらK$^+$欠乏条件では，負の膜電位であってもある特定の範囲内では逆流してK$^+$を細胞外へ放出してしまうことが報告されている．これに対してAKT1-KC1ヘテロ4量体は，K$^+$取り込み活性自体は低くなるものの，チャネルの開孔電位が変化しAKT1ホモ4量体よりも大幅に負の側にシフトする．このようにしてKC1はK$^+$欠乏下におけるAKT1によるK$^+$の流出を防ぐ役割がある (Geiger *et al.*, 2009a; Adams *et al.*, 2019)．また，soluble NSF attachment protein receptorのSYP121は，KC1と相互作用し，AKT1-KC1ヘテロ4量体のK$^+$輸送活性を変化させることから，KC1とともにAKT1の活性調節に関与している (Honsbein *et al.*, 2009)．このように，AKT1-KC1-SYP121による制御系は外部K$^+$濃度の低下に敏感に反応してK$^+$輸送を調節する重要な機構である．

【HAK5】 植物KT/HAK/KUPファミリー輸送体は，大腸菌KUPおよび土壌酵母HAK輸送体の相同性タンパク質として単離されてきた (Epstein and Kim, 1971; Bañuelos *et al.*, 2000)．KT/HAK/KUPは，高親和性 (クラスターI) および低親和性 (クラスターII) のK$^+$輸送を行う輸送体ではあるが，その基質認識は厳密ではなくルビジウムイオンやセシウムイオンのような他の一価の陽イオンも輸送する (Véry and Sentenac, 2003)．

シロイヌナズナのHAK5 (AtHAK5，以下省略してHAK5と表記) は，クラスターIに属する高親和性のK$^+$トランスポーターであり，土壌中のK$^+$吸収に重要な役割を果たしている (Rubio *et al.*, 2000)．特に特徴的なのは，K$^+$欠乏条件の根の表皮細胞においてHAK5の遺伝子発現制御は，非常に高度かつダイナミックに制御されていることである．HAK5はK$^+$欠乏条件によって強く発現誘導されることから，古くからK$^+$欠乏状態の指標としても使用されている (Rubio *et al.*, 2000; Ahn *et al.*, 2004; Armengaud *et al.*, 2004; Gierth *et al.*, 2005)．Gierthらによって行われたマイクロアレイ解析においても (Gierth *et al.*, 2005)，HAK5は，48時間のK$^+$欠乏処理に応答して2倍以上発現誘導した唯一の遺伝子であり，また通常条件時と比較した発現変化率は600倍以上である (Nieves-Cordones *et al.*, 2010)．このようなHAK5の遺伝子制御機構は，様々な植物のK$^+$欠乏に対する応答として報告されている．HAK5と同様にクラスターIに属する大麦のHvHAK1も，根の表皮細胞に発現し，K$^+$欠乏時に遺伝子発現が誘導されるK$^+$輸送体である (Fulgenzi *et al.*, 2008)．トウガラシ (*Capsicum annuum*) (Martinez-Cordero *et al.*, 2005) やトマト (*Solanum lycopersicum*) (Nieves-Cordones *et al.*, 2007) のような他の植物種におけるHAK5の相同K$^+$輸送体 (CaHAK5/LeHAK5) も，K$^+$欠乏時に強く発現誘導され，高親和性のK$^+$吸収に関わっている．

*akt1*欠損株では，*HAK5*の発現が誘導されており，AKT1によるK$^+$の吸収の減少分をHAK5によって補っていると考えられる (Hirsch *et al.*, 1998)．このようなAKT1の欠損による他のKUPの発現誘導がみられないことから，HAK5が根からのK$^+$吸収に重要な役割を果たしていると考えられる (Ahn *et al.*, 2004)．シロイヌナズナのKUP2, KUP3, KUP4や大麦のHvHAK2は，低親和性 (クラスターII) K$^+$トランスポーター (Quintero and Blatt, 1997; Kim *et al.*, 1998; Rubio *et al.*, 2000; Ashley *et al.*, 2006) として，シロイヌナズナのKUP1は二重親和性トランスポーターとして報告されている (Fu and Luan, 1998)．KT/HAK/KUPのいくつかは，液胞膜で機能しており，液胞から細胞質へのK$^+$輸送に関与している (Banuelos *et al.*, 2002)．一方で，コケ (*Physcomitrella patens*) のPpHAK2は，細胞膜に局在してH$^+$/K$^+$シンポーターまたはアンチポーターとして機能する (Haro *et al.*, 2013)．

このように，シロイヌナズナにおいて根からのK$^+$の吸収には，AKT1とHAK5が重要であるが，それぞれ制御機構や機能が異なることから必然的に役割も異なる．

しかし，土壌中の硝化菌が少なく窒素源がアンモニウムイオン (NH_4^+) となるような条件では，これらのK$^+$輸送体によるK$^+$吸収の状況は大きく異なる．NH_4^+は電荷とサイズがK$^+$に類似していることから，NH_4^+を含む条件ではHAK5のK$^+$輸送活性は著しく阻害されるが，AKT1はK$^+$への選択性が高いためK$^+$輸送活性は阻害されない (Spalding *et al.*, 1999; Ashley *et al.*, 2006; Qi *et al.*, 2008; Rubio *et al.*, 2008; ten Hoopen *et al.*, 2010)．それゆえ，NH_4^+を含む条件では，外部のK$^+$の量に依存せずAKT1が主要なK$^+$輸送を担うことなり，K$^+$欠乏条件におけるK$^+$取り込みはNH_4^+が共存しない場合に比べて減少する (Hirsch *et al.*, 1998; Spalding *et al.*, 1999)．

3. K$^+$の体内移行

根において，K$^+$チャネルやK$^+$トランスポーターを介して吸収されたK$^+$は，地上部組織に輸送するために木部に送られる．AKT1の相同性タンパク質であるSTELAR K$^+$ outward rectifier (SKOR) は，最初に同定された植物の外向き整流性K$^+$チャネルであり，根の導管周辺に発現している (Gaymard *et al.*, 1998a)．SKORは内皮から木部へK$^+$を輸送に関与し，根から地上部へのK$^+$の長距離輸送に関わるとされているが，*skor*欠損株の地上部へのK$^+$の輸送は制限されないことから，他にもK$^+$の長距離輸送に関わる輸送体の存在が示唆されている．実際に，

K^+ EFFLUX ANTIPORTERs は，H^+/K^+アンチポーターが木部柔細胞に発現しており，K^+の長距離輸送に関与している（Mäser *et al.*, 2001）．また，同じく木部柔細胞には Nitrate Transporter 1/Peptide Transporter（NPF）ファミリーの NPF7.3 が発現している．NPF7.3 は木部へのH^+/K^+アンチポートによるK^+輸送と同時に硝酸イオン（NO_3^-）輸送も担っており，SKOR と協奏的にはたらくことで根／地上部のK^+/NO_3^-バランスを保っていると考えられている（Lin *et al.*, 2008; Drechsler *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2017）．SKOR の C 末端ドメインには，細胞内のK^+を感知するドメインの存在が報告されており，周囲のK^+濃度に対応して輸送活性が制御されていると考えられている（Liu *et al.*, 2006）．また，乾燥時に生合成されるアブシシン酸（ABA）によって *SKOR* の発現は抑制される．これにより地上部へのK^+輸送を阻害することにより水の移行を減少させ，乾燥時の根の伸長制御に必要な細胞の膨圧コントロールを行っていると考えられている（Gaymard *et al.*, 1998b）．

地上部に移行したK^+は，さらに必要な部位に輸送される．これらの輸送には膜電位センサーをもつ Shaker 型K^+チャネルが多く関わっており，たとえばK^+ CHANNEL IN ARABIDOPSIS THALIANA 2（KAT2）は，子葉と子葉の先端部に局在し，オーキシンによって発現が誘導される（Philippar *et al.*, 2004）．KAT2 はK^+の恒常性維持に関わり，特にK^+濃度の上昇を伴う葉の伸長に重要な可能性が考えられている．また，Shaker Pollen Inward K^+ channel（SPIK）は花粉管の細胞膜に特異的に発現し，K^+を細胞内に取り込み細胞の膨圧を変化させることにより花粉管の伸長を制御している（Mouline *et al.*, 2002）．この SPIK の活性化は Calcium dependent protein kinase（CPK）の CPK11 および CPK24 により行われる（Zhao *et al.*, 2013）．さらに，AKT2 は篩部に発現し，篩部細胞からのK^+流出による過分極を促す．これにより，SUCROSE-PROTON SYMPORTER 2 などのH^+／スクロース共役輸送体を通した篩部からアポプラストへのスクロースの取り出しが可能になる（Deeken *et al.*, 2002; Gajdanowicz *et al.*, 2011）．AKT2 は CBL4-CIPK6 との相互作用によりリン酸化非依存的に活性化されることが報告されている（Held *et al.*, 2011）．

4. K^+による気孔の開閉制御

地上部におけるK^+のはたらきのなかで特に重要なのが気孔の開閉制御である．気孔はガス交換や水分の蒸散を担うため，その開口制御は光合成の効率や乾燥への耐性を決定づける重要な機構である．

【気孔の開口】多くの C3 植物・C4 植物において，青色光に反応して気孔の開口が誘導されることが報告されている（Shimazaki *et al.*, 2007）．青色光は気孔の Phototropin により受容され，そこから発生したリン酸化シグナルにより細胞膜の H^+-ATPase（AHA）がリン酸化され活性化される．これにより細胞外へのH^+流出により細胞膜の過分極が起こり，KAT1 などの孔辺細胞膜上のK^+取り込みチャネルが活性化してK^+が細胞内へ流入する（Saito *et al.*, 2017）．このK^+流入による浸透圧変化に伴う水分子の流入により孔辺細胞が膨張し，気孔が開口する．また，青色光の他，インドール酢酸などのオーキシン類によってもK^+チャネルが活性化し気孔が開口することが知られている（Lohse and Hedrich, 1992; Blatt and Thiel, 1994）．

【気孔の閉鎖】気孔の閉鎖は基本的に次に示すような機構になっている．孔辺細胞膜にはCl^-チャネル SLOW ANION CHANNEL-ASSOCIATED 1（SLAC1），NO_3^-チャネル SLAC1 HOMOLOG（SLAH）3，リンゴ酸イオンを輸送する Aluminum-activated malate transporter 12 を主として，様々なアニオンチャネルが存在している（Saito and Uozumi, 2019）．気孔閉鎖時にはまず，これらのアニオンチャネルが何らかのキナーゼによりリン酸化を受けて活性化され，細胞外へ各種アニオンを排出する．これにより細胞膜の脱分極が進行し，それに伴いK^+排出チャネルの gated outward-rectifying K^+ channel（GORK）が活性化することによりK^+が細胞外へ排出される．このK^+流出に付随する水分子の流出により細胞が収縮し，気孔が閉鎖する．この時，KAT1 も阻害されK^+の孔辺細胞の流入が抑えられる（Sato *et al.*, 2009; Achaya *et al.*, 2013）．

【乾燥による気孔閉鎖誘導】気孔の閉鎖を誘導する因子は様々なものが存在する．植物が乾燥を感知した際には，まず生合成された ABA が受容体タンパク質 PYRABACTIN RESISTANCE1/PYR1-LIKE/REGULATORY COMPONENTS OF ABA RECEPTORS に結合し，続いて ABA 受容体-ABA 複合体が PP2C 型ホスファターゼである ABA INSENSITIVE 1 に結合しホスファターゼ活性を抑制する．これにより，通常時 ABA INSENSITIVE 1 により不活性化されている OPEN STOMATA 1（OST1）キナーゼの自己リン酸化が可能になり，OST1 が SLAC1 や Aluminum-activated malate transporter 12 を活性化することにより気孔の閉鎖が誘導される（Mustilli *et al.*, 2002; Yoshida *et al.*, 2006; Geiger *et al.*, 2009b; Nishimura *et al.*, 2010; Imes *et al.*, 2013）．また，ABA は活性酸素種の産生を誘導し，それによるカルシウムイオン（Ca^{2+}）透過性チャネル（I_{Ca} チャネル）活性化により細胞内の Ca^{2+} 濃度を増加させる作用を持つ（Murata *et al.*, 2001）．これにより Ca^{2+}依存性キナーゼである CPK3/6/23 や CBL1-CIPK23, CBL5-CIPK11 などの複合体キナーゼが活性化し，SLAC1 や SLAH3 をリン酸化してアニオン排出を誘導する（Geiger *et al.*, 2010; Geiger *et al.*, 2011; Brandt *et al.*, 2012; Maierhofer *et al.*, 2014; Saito *et al.*, 2018）．同時に，CPK21/33 や CBL1-CIPK5 が GORK をリン酸化し活性化することによってK^+排出による気孔の閉鎖が促進される（Corratge-Faillie *et al.*, 2017; van Kleeff *et al.*,

2018; Forster *et al.*, 2019).

その他，病原菌接近の感知・傷害応答によるジャスモン酸の合成・外気中の過剰な二酸化炭素濃度など，数々の気孔の閉鎖誘導因子が存在するが，どの因子から始まるシグナル経路も最終的にはGORKからのK^+流出に伴う孔辺細胞の膨圧減少に帰結している (Saito and Uozumi, 2019). また，気孔の閉鎖時には孔辺細胞のサイズ調整のため，細胞の体積の大部分を占める液胞を断片化させる必要がある．この液胞の断片化にはNa^+/H^+ ANTIPORTER (NHX) による液胞へのK^+流入が必要であり，NHXはCBL2/3, CIPK9/17と，CBL2/3を脂肪酸修飾により液胞膜にとどめるPROTEIN S-ACYL TRANSFERASE 10によって制御されることが示唆されている (Song *et al.*, 2018)．また，同じく孔辺細胞の液胞に局在するK^+排出チャネルTWO PORE K^+ CHANNEL 1が関与している可能性もある (Gobert *et al.*, 2007)．このように細胞膜や液胞膜を通したK^+の輸送は気孔の開閉を直接制御する非常に重要な機構である．

5. Na^+輸送について

植物におけるNa^+の生理的役割についての詳細はいまだ解明されていないが，多くの植物では細胞内のK^+濃度が通常100 mM前後なのに対し，Na^+濃度は20 mMを上回ると様々な悪影響を及ぼす (Benito *et al.*, 2014)．Na^+はK^+に化学的類似性が高く，K^+輸送への競合により細胞のK^+恒常性維持機構に大きな影響を及ぼす他，NHXによる輸送を通して細胞内外のpHにも影響を与える．

Na^+の選択的な根への取り込み経路は解明されていないが，Non-selective cation channelによる非選択的取り込みが有力な経路の一つであるとされている (Demidchik and Tester, 2002; Keisham *et al.*, 2018)．上記の通りNa^+は植物にとって基本的に有害と考えられるため，Na^+の細胞外への排出・液胞への隔離機構がいくつも同定されている．Na^+/H^+アンチポーターのSALT OVERLY SENSITIVE (SOS) 1は根端の表皮細胞に発現し，SOS2 (CIPK24)-SOS3 (CBL4) により活性化され根からのNa^+排出を促す (Qiu *et al.*, 2002; Shi *et al.*, 2002)．この他，CBL10-CIPK8もSOS1の活性化能力を持つことが近年の研究で明らかになった (Yin *et al.*, 2020)．また，液胞膜で機能するのNHXはCBL10-CIPK24による活性化を受けることで液胞内にNa^+を隔離する (Qiu *et al.*, 2004)．さらに，導管に入り込んだNa^+は，地上部 (特に花などの生殖組織) へと到達する前にhigh-affinity potassium transporter1 (HKT1) トランスポーターの作用により導管から汲み出され，木部柔細胞の液胞に隔離される (Uozumi *et al.*, 2000; Sunarpi *et al.*, 2005; Davenport *et al.*, 2007; Xue *et al.*, 2011)．このようなHKT1を介して地上部へのNa^+の移行を回避することは，非塩性植物において主要な耐塩性機構であると考えられている (Rus *et al.*, 2004)．また，HKT1を全身恒常的な発現ではなく，根の中心柱特異的に過剰発現させることで，地上部のNa^+蓄積を減少させ耐塩性が改善されることが報告されており，作物の耐塩性増強の手がかりとなっている (Moller *et al.*, 2009; Plett *et al.*, 2010)．HKT1は導管からのNa^+の回収だけではなく，篩管へのNa^+の積み込みにも寄与しており，Na^+の再循環されることにより土壌への再輸送が行われると考えられている (Berthomieu *et al.*, 2003)．シロイヌナズナにおける篩管を介した再循環機構は未解明なところが多いが，イネ (*Oryza sativa*) や小麦 (*Triticum aestivum*) において篩管へのNa^+の積み込みに関わるHKTが同定されており (Ren *et al.*, 2005; James *et al.*, 2006; James *et al.*, 2011)，Na^+が篩管経由で根に戻る再循環により耐塩性が獲得されていることが示されている (Craig Plett and Moller, 2010)．

6. K^+輸送およびNa^+輸送を制御するCa^{2+}依存性リン酸化機構

ここまでの章で，Ca^{2+}依存性のリン酸化システムが多くのK^+の輸送機構を制御することを記述してきた．シロイヌナズナの根において，K^+欠乏やNa^+処理などによりの細胞内Ca^{2+}濃度が急上昇する (Tester and Davenport, 2003; Behera *et al.*, 2017; Koster *et al.*, 2019)．これは細胞内小器官からのCa^{2+}放出の他，Na^+と結合したglycoside inositol phosphoryl ceramide sphingolipidがCa^{2+}チャネルを活性化することにより行われる (Jiang *et al.*, 2019)．これによりCPKやCBL-CIPKなどのリン酸化モジュールが活性化することでCa^{2+}シグナリングが進行する．根の2種類のK^+取り込み輸送体AKT1とHAK5はともにCBL1-CIPK23複合体によって活性化され，土壌中のK^+濃度に応じて輸送形態を使い分けることによりK^+の取り込みを促す．また，これとは逆に，根のNH_4^+取り込み輸送体であるammonium transporter (AMT) 1;1およびAMT1;2はCBL1-CIPK23によって抑制される (Loque and von Wiren, 2004; Straub *et al.*, 2017)．これは第2章で述べた，還元的土壌におけるNH_4^+の競合によるK^+取り込みの減少を抑えるための調節機構と考えられる．CBL10はAKT1-CIPK23間の相互作用を弱めることでAKT1を抑制する．Na^+に関しては第5章で述べた通り，CBL4-CIPK24によるSOS1の活性化とCBL10-CIPK24によるNHXの活性化により細胞外への排出・液胞への隔離が行われる．

気孔の細胞内Ca^{2+}濃度上昇は第4章で述べたようなI_{Ca}チャネルの活性化や，活性酸素種の下流で生合成される一酸化窒素により細胞内小器官からのCa^{2+}放出されることで起きる (Lamotte *et al.*, 2006; Gayatri *et al.*, 2013; Jeandroz *et al.*, 2013)．孔辺細胞内のCa^{2+}濃度上昇は，主に気孔の閉鎖時に重要となる．CPK3/6/21/23, CBL1-CIPK23やCBL5-CIPK11はSLAC1とSLAH3によるアニオン排出を活性化させ，CPK21/33やCBL1-CIPK5はGORKによるK^+排出を活性化させる．一方で，CPK13

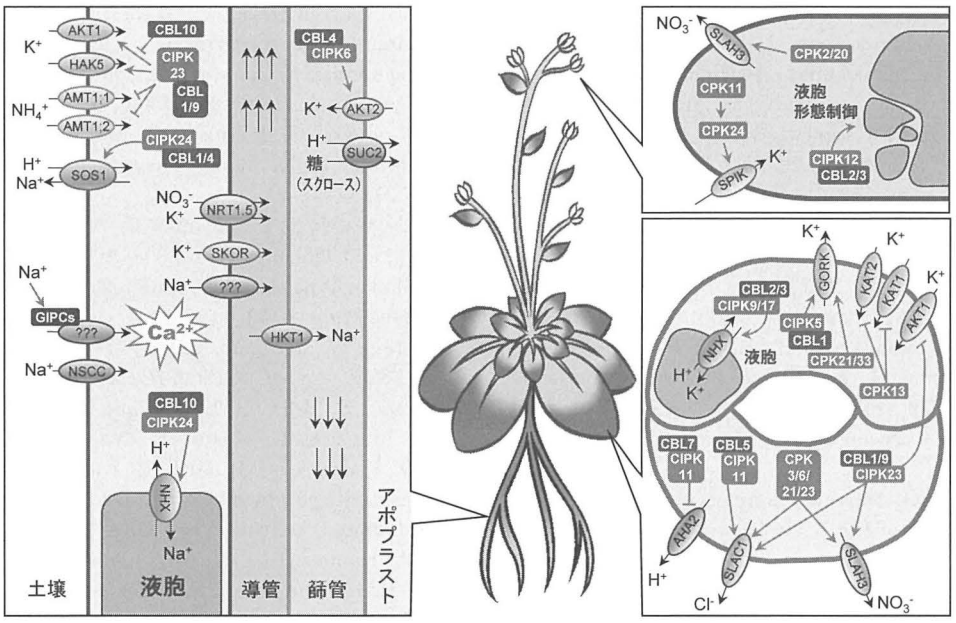

図1　Ca^{2+}依存性リン酸化制御による植物のK^+および関連イオン輸送の制御

はKAT1/2を抑制し，CBL7-CIPK11はAHA2を抑制することから，「気孔を開かせる」輸送体がCPKやCBL-CIPKにより抑制されていることがわかる（Ronzier *et al.*, 2014; Yang *et al.*, 2019）．CBL2/3/9/17は液胞膜のNHXを活性化し液胞へのK^+流入を促進することで気孔閉鎖に必要な液胞断片化を制御すると推測されている．

花粉の発芽・花粉管の伸長においてもCa^{2+}は主要な制御因子の一つであり，輸送体制御による細胞体積の制御に様々なCPKやCBL-CIPKが関与する．第3章で述べた通り，SPIKを介したK^+の細胞内取り込みにはCPK11/24が必要である．また，花粉管細胞膜にはSLAH3も発現しており，CPK2/20により活性化されNO_3^-の排出によりイオンの恒常性を保つ（Gutermuth *et al.*, 2013）．さらに，CBL2/3とCIPK12は液胞膜の何らかのチャネルに作用することで液胞の形態制御による花粉管の伸長制御を行うとされている（Steinhorst *et al.*, 2015）．これらに加え，CPK17/34も花粉管の伸長に関わり，CIPK9は花粉管内のCa^{2+}濃度を制御している可能性が指摘されている（Myers *et al.*, 2009; Zhou *et al.*, 2015）．

このように，植物体内の多くのK^+輸送はCPKやCBL-CIPKによるリン酸化システムにより制御されている（図1）．これらは塩ストレスや乾燥ストレスに呼応した細胞内Ca^{2+}濃度の上昇により稼働し，各組織におけるK^+輸送を変化させることで植物体をストレスに順応させる．これらのCa^{2+}依存性リン酸化シグナリングは未解明な点が多く，34種類のCPK，10種類のCBLと26種類のCIPK（CBL-CIPKの組み合わせとしては260通り）のうち，具体的な機能や制御対象が判明しているものは限られている．CBL5は過剰発現により塩・乾燥耐性が向上することからNa^+やK^+輸送の制御に非常に重要であることが示唆されているが，CBL5-CIPK11がSLAC1を活性化する能力を持つということ以外は明らかになっていない（Cheong *et al.*, 2010; Saito *et al.*, 2018; Saito and Uozumi, 2020）．

以上から，植物の環境応答を理解しこれを制御するためにはCa^{2+}シグナリング経路の全貌解明が必須であり，そのために今後，様々な植物の輸送体を対象とした全CPKやCBL-CIPKによる制御機構の解明が必要になるであろう．

文　献

Acharya, B.R., Jeon, B.W., Zhang, W., and Assmann, S.M. 2013. Open Stomata 1 (OST1) is limiting in abscisic acid responses of Arabidopsis guard cells. *New Phytol.*, **200**, 1049–1063.

Adams, E., Miyazaki, T., and Shin, R. 2019. Contribution of KUPs to potassium and cesium accumulation appears complementary in Arabidopsis. *Plant Signal. Behav.*, **14**, 1554468.

Ahn, S.J., Shin, R., and Schachtman, D.P. 2004. Expression of KT/KUP genes in Arabidopsis and the role of root hairs in K^+ uptake. *Plant Physiol.*, **134**, 1135–1145.

Amtmann, A., Hammond, J.P., Armengaud, P., and White, P.J. 2005. Nutrient Sensing and Signalling in Plants: Potassium and Phosphorus. p. 209–257. In Adv. Bot. Res. (Academic Press).

Armengaud, P., Breitling, R., and Amtmann, A. 2004. The potassium-dependent transcriptome of Arabidopsis reveals a prominent role of jasmonic acid in nutrient signaling. *Plant Physiol.*, **136**, 2556–2576.

Ashley, M.K., Grant, M., and Grabov, A. 2006. Plant responses to potassium deficiencies: a role for potassium transport proteins. *J. Exp. Bot.*, **57**, 425–436.

Banuelos, M.A., Garciadeblas, B., Cubero, B., and Rodriguez-Navarro, A. 2002. Inventory and functional characterization of the HAK potassium transporters of rice. *Plant Physiol.*, **130**, 784–795.

Bañuelos, M.A., Madrid, R., and Rodríguez-Navarro, A. 2000. Individual functions of the HAK and TRK potassium transporters of *Schwanniomyces occidentalis*. *Mol. Microbiol.*, **37**,

671–679.

Behera, S., Long, Y., Schmitz-Thom, I., Wang, X.P., Zhang, C., Li, H., Steinhorst, L., Manishankar, P., Ren, X.L., Offenborn, J.N., Wu, W.H., Kudla, J., and Wang, Y. 2017. Two spatially and temporally distinct Ca^{2+} signals convey *Arabidopsis thaliana* responses to K^+ deficiency. *New Phytol.*, **213**, 739–750.

Benito, B., Haro, R., Amtmann, A., Cuin, T.A., and Dreyer, I. 2014. The twins K^+ and Na^+ in plants. *J. Plant Physiol.*, **171**, 723–731.

Berthomieu, P., Conéjéro, G., Nublat, A., Brackenbury, W.J., Lambert, C., Savio, C., Uozumi, N., Oiki, S., Yamada, K., Cellier, F., Gosti, F., Simonneau, T., Essah, P.A., Tester, M., Véry, A.-A., Sentenac, H., and Casse, F. 2003. Functional analysis of *AtHKT1* in Arabidopsis shows that Na^+ recirculation by the phloem is crucial for salt tolerance. *EMBO J.*, **22**, 2004–2014.

Blatt, M.R., and Thiel, G. 1994. K^+ channels of stomatal guard cells: bimodal control of the K^+ inward-rectifier evoked by auxin. *Plant J.*, **5**, 55–68.

Brandt, B., Brodsky, D.E., Xue, S., Negi, J., Iba, K., Kangasjarvi, J., Ghassemian, M., Stephan, A.B., Hu, H., and Schroeder, J.I. 2012. Reconstitution of abscisic acid activation of SLAC1 anion channel by CPK6 and OST1 kinases and branched ABI1 PP2C phosphatase action. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **109**, 10593–10598.

Cheong, Y.H., Sung, S.J., Kim, B.G., Pandey, G.K., Cho, J.S., Kim, K.N., and Luan, S. 2010. Constitutive Overexpression of the Calcium Sensor *CBL5* Confers Osmotic or Drought Stress Tolerance in *Arabidopsis*. *Mol. Cells*, **29**, 159–165.

Clarkson, D.T., and Hanson, J.B. 1980. The Mineral Nutrition of Higher Plants. *Annu. Rev. Plant Biol.*, **31**, 239–298.

Corratge-Faillie, C., Ronzier, E., Sanchez, F., Prado, K., Kim, J.H., Lanciano, S., Leonhardt, N., Lacombe, B., and Xiong, T.C. 2017. The *Arabidopsis* guard cell outward potassium channel GORK is regulated by CPK33. *FEBS Lett.*, **591**, 1982–1992.

Craig Plett, D., and Moller, I.S. 2010. Na^+ transport in glycophytic plants: what we know and would like to know. *Plant Cell Environ.*, **33**, 612–626.

Daram, P., Urbach, S., Gaymard, F., Sentenac, H., and Chérel, I. 1997. Tetramerization of the AKT1 plant potassium channel involves its C-terminal cytoplasmic domain. *EMBO J.*, **16**, 3455–3463.

Davenport, R.J., Munoz-Mayor, A., Jha, D., Essah, P.A., Rus, A., and Tester, M. 2007. The Na^+ transporter AtHKT1;1 controls retrieval of Na^+ from the xylem in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ.*, **30**, 497–507.

Deeken, R., Geiger, D., Fromm, J., Koroleva, O., Ache, P., Langenfeld-Heyser, R., Sauer, N., May, S.T., and Hedrich, R. 2002. Loss of the AKT2/3 potassium channel affects sugar loading into the phloem of *Arabidopsis*. *Planta*, **216**, 334–344.

Demidchik, V., and Tester, M. 2002. Sodium fluxes through nonselective cation channels in the plasma membrane of protoplasts from Arabidopsis roots. *Plant Physiol.*, **128**, 379–387.

Drechsler, N., Zheng, Y., Bohner, A., Nobmann, B., von Wiren, N., Kunze, R., and Rausch, C. 2015. Nitrate-Dependent Control of Shoot K Homeostasis by the Nitrate Transporter1/Peptide Transporter Family Member NPF7.3/NRT1.5 and the Stelar K^+ Outward Rectifier SKOR in Arabidopsis. *Plant Physiol.*, **169**, 2832–2847.

Drew, M.C., and Saker, L.R. 1984. Uptake and long-distance transport of phosphate, potassium and chloride in relation to internal ion concentrations in barley: evidence of non-allosteric regulation. *Planta*, **160**, 500–507.

Dreyer, I., Antunes, S., Hoshi, T., Müller-Röber, B., Palme, K., Pongs, O., Reintanz, B., and Hedrich, R. 1997. Plant K^+ channel alpha-subunits assemble indiscriminately. *Biophys. J.*, **72**, 2143–2150.

Duby, G., Hosy, E., Fizames, C., Alcon, C., Costa, A., Sentenac, H., and Thibaud, J.-B. 2008. AtKC1, a conditionally targeted Shaker-type subunit, regulates the activity of plant K^+ channels. *Plant J.*, **53**, 115–123.

Epstein, W., and Kim, B.S. 1971. Potassium Transport Loci in *Escherichia coli* K-12. *J. Bacteriol.*, **108**, 639–644.

Forster, S., Schmidt, L.K., Kopic, E., Anschutz, U., Huang, S., Schlucking, K., Koster, P., Waadt, R., Larrieu, A., Batistic, O., Rodriguez, P.L., Grill, E., Kudla, J., and Becker, D. 2019. Wounding-Induced Stomatal Closure Requires Jasmonate-Mediated Activation of GORK K^+ Channels by a Ca^{2+} Sensor-Kinase CBL1-CIPK5 Complex. *Dev. Cell*, **48**, 87–99.

Fu, H.-H., and Luan, S. 1998. AtKUP1: A Dual-Affinity K^+ Transporter from Arabidopsis. *Plant Cell*, **10**, 63–73.

Fulgenzi, F.R., Peralta, M.L., Mangano, S., Danna, C.H., Vallejo, A.J., Puigdomenech, P., and Santa-Maria, G.E. 2008. The ionic environment controls the contribution of the barley HvHAK1 transporter to potassium acquisition. *Plant Physiol.*, **147**, 252–262.

Gajdanowicz, P., Michard, E., Sandmann, M., Rocha, M., Correa, L.G., Ramirez-Aguilar, S.J., Gomez-Porras, J.L., Gonzalez, W., Thibaud, J.B., van Dongen, J.T., and Dreyer, I. 2011. Potassium (K^+) gradients serve as a mobile energy source in plant vascular tissues. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **108**, 864–869.

Gayatri, G., Agurla, S., and Raghavendra, A.S. 2013. Nitric oxide in guard cells as an important secondary messenger during stomatal closure. *Front Plant Sci.*, **4**, 425.

Gaymard, F., Pilot, G., Lacombe, B., Bouchez, D., Bruneau, D., Boucherez, J., Michaux-Ferrière, N., Thibaud, J.-B., and Sentenac, H. 1998a. Identification and Disruption of a Plant Shaker-like Outward Channel Involved in K^+ Release into the Xylem Sap. *Cell*, **94**, 647–655.

Gaymard, F., Pilot, G., Lacombe, B., Bouchez, D., Bruneau, D., Boucherez, J., Michaux-Ferrière, N., Thibaud, J.-B., and Sentenac, H. 1998b. Identification and Disruption of a Plant Shaker-like Outward Channel Involved in K^+ Release into the Xylem Sap. *Cell*, **94**, 647–655.

Geiger, D., Becker, D., Vosloh, D., Gambale, F., Palme, K., Rehers, M., Anschuetz, U., Dreyer, I., Kudla, J., and Hedrich, R. 2009a. Heteromeric *At*KC1/AKT1 channels in *Arabidopsis* roots facilitate growth under K^+-limiting conditions. *J. Biol. Chem.*, **284**, 21288–21295.

Geiger, D., Scherzer, S., Mumm, P., Stange, A., Marten, I., Bauer, H., Ache, P., Matschi, S., Liese, A., Al-Rasheid, K.A., Romeis, T., and Hedrich, R. 2009b. Activity of guard cell anion channel SLAC1 is controlled by drought-stress signaling kinase-phosphatase pair. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **106**, 21425–21430.

Geiger, D., Scherzer, S., Mumm, P., Marten, I., Ache, P., Matschi, S., Liese, A., Wellmann, C., Al-Rasheid, K.A., Grill, E., Romeis, T., and Hedrich, R. 2010. Guard cell anion channel SLAC1 is regulated by CDPK protein kinases with distinct Ca^{2+} affinities. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **107**, 8023–8028.

Geiger, D., Maierhofer, T., Al-Rasheid, K.A., Scherzer, S.,

Mumm, P., Liese, A., Ache, P., Wellmann, C., Marten, I., Grill, E., Romeis, T., and Hedrich, R. 2011. Stomatal Closure by Fast Abscisic Acid Signaling Is Mediated by the Guard Cell Anion Channel SLAH3 and the Receptor RCAR1. *Sci. Signal.*, **4**, ra32–ra32.

Gierth, M., Maser, P., and Schroeder, J.I. 2005. The potassium transporter *AtHAK5* functions in K^+ deprivation-induced high-affinity K^+ uptake and *AKT1* K^+ channel contribution to K^+ uptake kinetics in Arabidopsis roots. *Plant Physiol.*, **137**, 1105–1114.

Gobert, A., Isayenkov, S., Voelker, C., Czempinski, K., and Maathuis, F.J.M. 2007. The two-pore channel *TPK1* gene encodes the vacuolar K^+ conductance and plays a role in K^+ homeostasis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **104**, 10726–10731.

Gutermuth, T., Lassig, R., Portes, M.T., Maierhofer, T., Romeis, T., Borst, J.W., Hedrich, R., Feijo, J.A., and Konrad, K.R. 2013. Pollen tube growth regulation by free anions depends on the interaction between the anion channel SLAH3 and calcium-dependent protein kinases CPK2 and CPK20. *Plant Cell*, **25**, 4525–4543.

Gutknecht, J., Hastings, D.F., and Bisson, M.A.1978. Ion Transport and Turgor Pressure Regulation in Giant Algal Cells. *In* G. Giebisch (ed.) Transport Across Multi-Membrane Systems, p. 125–174. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

Haro, R., Fraile-Escanciano, A., González-Melendi, P., and Rodríguez-Navarro, A. 2013. The Potassium Transporters HAK2 and HAK3 Localize to Endomembranes in *Physcomitrella patens*. HAK2 is Required in Some Stress Conditions. *Plant Cell Physiol.*, **54**, 1441–1454.

Held, K., Pascaud, F., Eckert, C., Gajdanowicz, P., Hashimoto, K., Corratge-Faillie, C., Offenborn, J.N., Lacombe, B., Dreyer, I., Thibaud, J.B., and Kudla, J. 2011. Calcium-dependent modulation and plasma membrane targeting of the AKT2 potassium channel by the CBL4/CIPK6 calcium sensor/protein kinase complex. *Cell Res.*, **21**, 1116–1130.

Hirsch, R.E., Lewis, B.D., Spalding, E.P., and Sussman, M.R. 1998. A Role for the AKT1 Potassium Channel in Plant Nutrition. *Science*, **280**, 918–921.

Honsbein, A., Sokolovski, S., Grefen, C., Campanoni, P., Pratelli, R., Paneque, M., Chen, Z., Johansson, I., and Blatt, M.R. 2009. A tripartite SNARE-K^+ channel complex mediates in channel-dependent K^+ nutrition in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, **21**, 2859–2877.

Imes, D., Mumm, P., Bohm, J., Al-Rasheid, K.A., Marten, I., Geiger, D., and Hedrich, R. 2013. Open stomata 1 (OST1) kinase controls R-type anion channel QUAC1 in Arabidopsis guard cells. *Plant J.*, **74**, 372–382.

James, R.A., Davenport, R.J., and Munns, R. 2006. Physiological characterization of two genes for Na^+ exclusion in durum wheat, *Nax1* and *Nax2*. *Plant Physiol.*, **142**, 1537–1547.

James, R.A., Blake, C., Byrt, C.S., and Munns, R. 2011. 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.

Jeandroz, S., Lamotte, O., Astier, J., Rasul, S., Trapet, P., Besson-Bard, A., Bourque, S., Nicolas-Frances, V., Ma, W., Berkowitz, G.A., and Wendehenne, D. 2013. There's more to the picture than meets the eye: nitric oxide cross talk with Ca^{2+} signaling. *Plant Physiol.*, **163**, 459–470.

Jiang, Z., Zhou, X., Tao, M., Yuan, F., Liu, L., Wu, F., Wu, X., Xiang, Y., Niu, Y., Liu, F., Li, C., Ye, R., Byeon, B., Xue, Y., Zhao, H., Wang, H.N., Crawford, B.M., Johnson, D.M., Hu, C., Pei, C., Zhou, W., Swift, G.B., Zhang, H., Vo-Dinh, T., Hu, Z., Siedow, J.N., and Pei, Z.M. 2019. Plant cell-surface GIPC sphingolipids sense salt to trigger Ca^{2+} influx. *Nature*, **572**, 341–346.

Jungk, A., and Claassen, N. 1986. Availability of phosphate and potassium as the result of interactions between root and soil in the rhizosphere. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, **149**, 411–427.

Keisham, M., Mukherjee, S., and Bhatla, S.C. 2018. Mechanisms of Sodium Transport in Plants-Progresses and Challenges. *Int. J. Mol. Sci.*, **19**, 19.

Kim, E.J., Kwak, J.M., Uozumi, N., and Schroeder, J.I. 1998. *AtKUP1*: An Arabidopsis Gene Encoding High-Affinity Potassium Transport Activity. *Plant Cell*, **10**, 51–62.

Kobayashi, D., Uozumi, N., Hisamatsu, S., and Yamagami, M. 2010. AtKUP/HAK/KT9, a K^+ transporter from Arabidopsis thaliana, mediates Cs^+ uptake in Escherichia coli. *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, **74**, 203–205.

Koster, P., Wallrad, L., Edel, K.H., Faisal, M., Alatar, A.A., and Kudla, J. 2019. The battle of two ions: Ca^{2+} signalling against Na^+ stress. *Plant Biol.*, **21**(Suppl. 1), 39–48.

Lamotte, O., Courtois, C., Dobrowolska, G., Besson, A., Pugin, A., and Wendehenne, D. 2006. Mechanisms of nitric-oxide-induced increase of free cytosolic Ca^{2+} concentration in Nicotiana plumbaginifolia cells. *Free Radic. Biol. Med.*, **40**, 1369–1376.

Lan, W.Z., Lee, S.C., Che, Y.F., Jiang, Y.Q., and Luan, S. 2011. Mechanistic analysis of AKT1 regulation by the CBL-CIPK-PP2CA interactions. *Mol. Plant*, **4**, 527–536.

Leigh, R.A., and Jones, R.G.W. 1984. A Hypothesis Relating Critical Potassium Concentrations for Growth to the Distribution and Functions of this Ion in the Plant Cell. *New Phytol.*, **97**, 1–13.

Li, H., Yu, M., Du, X.Q., Wang, Z.F., Wu, W.H., Quintero, F.J., Jin, X.H., Li, H.D., and Wang, Y. 2017. NRT1.5/NPF7.3 Functions as a Proton-Coupled H^+/K^+ Antiporter for K^+ Loading into the Xylem in Arabidopsis. *Plant Cell*, **29**, 2016–2026.

Lin, S.H., Kuo, H.F., Canivenc, G., Lin, C.S., Lepetit, M., Hsu, P.K., Tillard, P., Lin, H.L., Wang, Y.Y., Tsai, C.B., Gojon, A., and Tsay, Y.F. 2008. Mutation of the *Arabidopsis NRT1.5* nitrate transporter causes defective root-to-shoot nitrate transport. *Plant Cell*, **20**, 2514–2528.

Liu, K., Li, L., and Luan, S. 2006. Intracellular K^+ sensing of SKOR, a Shaker-type K^+ channel from Arabidopsis. *Plant J.*, **46**, 260–268.

Lohse, G., and Hedrich, R. 1992. Characterization of the plasma-membrane H^+-ATPase from *Vicia faba* guard cells. *Planta*, **188**, 206–214.

Loque, D., and von Wiren, N. 2004. Regulatory levels for the transport of ammonium in plant roots. *J. Exp. Bot.*, **55**, 1293–1305.

Ma, T.L., Wu, W.H., and Wang, Y. 2012. Transcriptome analysis of rice root responses to potassium deficiency. *BMC Plant Biol.*, **12**, 161.

Maathuis, F.J.M., and Amtmann, A. 1999. K^+ Nutrition and Na^+ Toxicity: The Basis of Cellular K^+/Na^+ Ratios. *Ann. Bot.*, **84**, 123–133.

Maierhofer, T., Diekmann, M., Offenborn, J.N., Lind, C., Bauer, H., Hashimoto, K., S Al-Rasheid, K.A., Luan, S., Kudla, J., Geiger, D., and Hedrich, R. 2014. Site- and kinase-specific

phosphorylation-mediated activation of SLAC1, a guard cell anion channel stimulated by abscisic acid. *Sci. Signal.*, **7**, ra86.

Martinez-Cordero, M.A., Martinez, V., and Rubio, F. 2005. High-affinity K^+ uptake in pepper plants. *J. Exp. Bot.*, **56**, 1553–1562.

Mäser, P., Thomine, S., Schroeder, J.I., Ward, J.M., Hirschi, K., Sze, H., Talke, I.N., Amtmann, A., Maathuis, F.J.M., Sanders, D., Harper, J.F., Tchieu, J., Gribskov, M., Persans, M.W., Salt, D.E., Kim, S.A., and Guerinot, M.L. 2001. Phylogenetic Relationships within Cation Transporter Families of Arabidopsis. *Plant Physiol.*, **126**, 1646–1667.

Moller, I.S., Gilliham, M., Jha, D., Mayo, G.M., Roy, S.J., Coates, J.C., Haseloff, J., and Tester, M. 2009. Shoot Na^+ exclusion and increased salinity tolerance engineered by cell type-specific alteration of Na^+ transport in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, **21**, 2163–2178.

Mouline, K., Very, A.A., Gaymard, F., Boucherez, J., Pilot, G., Devic, M., Bouchez, D., Thibaud, J.B., and Sentenac, H. 2002. Pollen tube development and competitive ability are impaired by disruption of a Shaker K^+ channel in *Arabidopsis*. *Genes Dev.*, **16**, 339–350.

Murata, Y., Pei, Z.M., Mori, I.C., and Schroeder, J. 2001. Abscisic acid activation of plasma membrane Ca^{2+} channels in guard cells requires cytosolic NAD(P)H and is differentially disrupted upstream and downstream of reactive oxygen species production in *abi1-1* and *abi2-1* protein phosphatase 2C mutants. *Plant Cell*, **13**, 2513–2523.

Mustilli, A.C., Merlot, S., Vavasseur, A., Fenzi, F., and Giraudat, J. 2002. Arabidopsis OST1 protein kinase mediates the regulation of stomatal aperture by abscisic acid and acts upstream of reactive oxygen species production. *Plant Cell*, **14**, 3089–3099.

Myers, C., Romanowsky, S.M., Barron, Y.D., Garg, S., Azuse, C.L., Curran, A., Davis, R.M., Hatton, J., Harmon, A.C., and Harper, J.F. 2009. Calcium-dependent protein kinases regulate polarized tip growth in pollen tubes. *Plant J.*, **59**, 528–539.

Nieves-Cordones, M., Martínez-Cordero, M.A., Martínez, V., and Rubio, F. 2007. An $NH4^+$-sensitive component dominates high-affinity K^+ uptake in tomato plants. *Plant Sci.*, **172**, 273–280.

Nieves-Cordones, M., Aleman, F., Martinez, V., and Rubio, F. 2010. The *Arabidopsis* thaliana HAK5 K^+ transporter is required for plant growth and K^+ acquisition from low K^+ solutions under saline conditions. *Mol. Plant*, **3**, 326–333.

Nishimura, N., Sarkeshik, A., Nito, K., Park, S.Y., Wang, A., Carvalho, P.C., Lee, S., Caddell, D.F., Cutler, S.R., Chory, J., Yates, J.R., and Schroeder, J.I. 2010. PYR/PYL/RCAR family members are major *in-vivo* ABI1 protein phosphatase 2C-interacting proteins in Arabidopsis. *Plant J.*, **61**, 290–299.

Philippar, K., Ivashikina, N., Ache, P., Christian, M., Luthen, H., Palme, K., and Hedrich, R. 2004. Auxin activates KAT1 and KAT2, two K^+-channel genes expressed in seedlings of *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.*, **37**, 815–827.

Pilot, G., Gaymard, F., Mouline, K., Chérel, I., and Sentenac, H. 2003. Regulated expression of *Arabidopsis* Shaker K^+ channel genes involved in K^+ uptake and distribution in the plant. *Plant Mol. Biol.*, **51**, 773–787.

Plett, D., Safwat, G., Gilliham, M., Skrumsager Moller, I., Roy, S., Shirley, N., Jacobs, A., Johnson, A., and Tester, M. 2010. Improved Salinity Tolerance of Rice Through Cell TypeSpecific Expression of *AtHKT1;1*. *PLoS One*, **5**, e12571.

Qi, Z., Hampton, C.R., Shin, R., Barkla, B.J., White, P.J., and Schachtman, D.P. 2008. The high affinity K^+ transporter AtHAK5 plays a physiological role *in planta* at very low K^+ concentrations and provides a caesium uptake pathway in *Arabidopsis*. *J. Exp. Bot.*, **59**, 595–607.

Qiu, Q.S., Guo, Y., Dietrich, M.A., Schumaker, K.S., and Zhu, J.K. 2002. Regulation of SOS1, a plasma membrane Na^+/H^+ exchanger in Arabidopsis thaliana, by SOS2 and SOS3. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **99**, 8436–8441.

Qiu, Q.S., Guo, Y., Quintero, F.J., Pardo, J.M., Schumaker, K.S., and Zhu, J.K. 2004. Regulation of vacuolar Na^+/H^+ exchange in *Arabidopsis thaliana* by the salt-overly-sensitive (SOS) pathway. *J. Biol. Chem.*, **279**, 207–215.

Quintero, F.J., and Blatt, M.R. 1997. A new family of K^+ transporters from Arabidopsis that are conserved across phyla. *FEBS Lett.*, **415**, 206–211.

Reintanz, B., Szyroki, A., Ivashikina, N., Ache, P., Godde, M., Becker, D., Palme, K., and Hedrich, R. 2002. AtKC1, a silent *Arabidopsis* potassium channel α-subunit modulates root hair K^+ influx. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **99**, 4079–4084.

Ren, X.L., Qi, G.N., Feng, H.Q., Zhao, S., Zhao, S.S., Wang, Y., and Wu, W.H. 2013. Calcineurin B-like protein CBL10 directly interacts with AKT1 and modulates K^+ homeostasis in Arabidopsis. *Plant J.*, **74**, 258–266.

Ren, Z.H., Gao, J.P., Li, L.G., Cai, X.L., Huang, W., Chao, D.Y., Zhu, M.Z., Wang, Z.Y., Luan, S., and Lin, H.X. 2005. A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter. *Nat. Genet.*, **37**, 1141–1146.

Ronzier, E., Corratge-Faillie, C., Sanchez, F., Prado, K., Briere, C., Leonhardt, N., Thibaud, J.B., and Xiong, T.C. 2014. CPK13, a Noncanonical Ca^{2+}-Dependent Protein Kinase, Specifically Inhibits KAT2 and KAT1 Shaker K^+ Channels and Reduces Stomatal Opening. *Plant Physiol.*, **166**, 314–326.

Ros, R., Lemaillet, G., Fonrouge, A.G., Daram, P., Enjuto, M., Salmon, J.M., Thibaud, J.B., and Sentenac, H. 1999. Molecular determinants of the *Arabidopsis* AKT1 K^+ channel ionic selectivity investigated by expression in yeast of randomly mutated channels. *Physiol. Plant.*, **105**, 459–468.

Rubio, F., Santa-María, G.E., and Rodríguez-Navarro, A. 2000. Cloning of Arabidopsis and barley cDNAs encoding HAK potassium transporters in root and shoot cells. *Physiol. Plant.*, **109**, 34–43.

Rubio, F., Nieves-Cordones, M., Aleman, F., and Martinez, V. 2008. Relative contribution of AtHAK5 and AtAKT1 to K^+ uptake in the high-affinity range of concentrations. *Plant Physiol.*, **134**, 598–608.

Rus, A., Lee, B.H., Munoz-Mayor, A., Sharkhuu, A., Miura, K., Zhu, J.K., Bressan, R.A., and Hasegawa, P.M. 2004. AtHKT1 facilitates Na^+ homeostasis and K^+ nutrition in planta. *Plant Physiol.*, **136**, 2500–2511.

Saito, S., Hamamoto, S., Moriya, K., Matsuura, A., Sato, Y., Muto, J., Noguchi, H., Yamauchi, S., Tozawa, Y., Ueda, M., Hashimoto, K., Koster, P., Dong, Q., Held, K., Kudla, J., Utsumi, T., and Uozumi, N. 2018. *N*-myristoylation and *S*-acylation are common modifications of Ca^{2+}-regulated *Arabidopsis* kinases and are required for activation of the SLAC1 anion channel. *New Phytol.*, **218**, 1504–1521.

Saito, S., Hoshi, N., Zulkifli, L., Widyastutib, S, Goshima, S., Dreyer, I., and Uozumi, N. 2017. Identification of regions responsible for the function of the plant K^+ channels KAT1

and AKT2 in Saccharomyces cerevisiae and Xenopus laevis oocytes. *Channels*, **11**, 510–516.

Saito, S., and Uozumi, N. 2019. Guard Cell Membrane Anion Transport Systems and Their Regulatory Components: An Elaborate Mechanism Controlling Stress-Induced Stomatal Closure. *Plants*, **8**, 8.

Saito, S., and Uozumi, N. 2020. Calcium-regulated phosphorylation systems controlling uptake and balance of plant nutrients. *Front. Plant Sci.*, **11**.

Santa-María, G.E., Rubio, F., Dubcovsky, J., and Rodríguez-Navarro, A. 1997. The HAK1 gene of barley is a member of a large gene family and encodes a high-affinity potassium transporter. *Plant Cell*, **9**, 2281–2289.

Sato, A., Sato, Y., Fukao, Y., Fujiwara, M., Umezawa, T., Shinozaki, K., Hibi, T., Taniguchi, M., Miyake, H., Goto, D.B., and Uozumi, N. 2009. Threonine at position 306 of the KAT1 potassium channel is essential for channel activity and is a target site for ABA-activated SnRK2/OST1/SnRK2.6 protein kinase. *Biochem J.*, **424**, 439–448.

Sentenac, H., Bonneaud, N., Minet, M., Lacroute, F., Salmon, J., Gaymard, F., and Grignon, C. 1992. Cloning and expression in yeast of a plant potassium ion transport system. *Science*, **256**, 663–665.

Shi, H., Quintero, F.J., Pardo, J.M., and Zhu, J.K. 2002. The Putative Plasma Membrane Na^+/H^+ Antiporter SOS1 Controls Long-Distance Na^+ Transport in Plants. *Plant Cell*, **14**, 465–477.

Shimazaki, K., Doi, M., Assmann, S.M., and Kinoshita, T. 2007. Light regulation of stomatal movement. *Annu. Rev. Plant Biol.*, **58**, 219–247.

Song, S.J., Feng, Q.N., Li, C.L., Li, E., Liu, Q., Kang, H., Zhang, W., Zhang, Y., and Li, S. 2018. A Tonoplast-Associated Calcium-Signaling Module Dampens ABA Signaling during Stomatal Movement. *Plant Physiol.*, **177**, 1666–1678.

Spalding, E.P., Hirsch, R.E., Lewis, D.R., Qi, Z., Sussman, M.R., and Lewis, B.D. 1999. Potassium Uptake Supporting Plant Growth in the Absence of AKT1 Channel Activity : *Inhibition by Ammonium and Stimulation by Sodium. J. Gen. Physiol.*, **113**, 909–918.

Steinhorst, L., Mahs, A., Ischebeck, T., Zhang, C., Zhang, X., Arendt, S., Schultke, S., Heilmann, I., and Kudla, J. 2015. Vacuolar CBL-CIPK12 Ca^{2+}-Sensor-Kinase Complexes Are Required for Polarized Pollen Tube Growth. *Curr. Biol.*, **25**, 1475–1482.

Straub, T., Ludewig, U., and Neuhauser, B. 2017. The Kinase CIPK23 Inhibits Ammonium Transport in *Arabidopsis thaliana. Plant Cell*, **29**, 409–422.

Sunarpi, H., Horie, T., Motoda, J., Kubo, M., Yang, H., Yoda, K., Horie, R., Chan, W.Y., Leung, H.Y., Hattori, K., Konomi, M., Osumi, M., Yamagami, M., Schroeder, J.I., and Uozumi, N. 2005. Enhanced salt tolerance mediated by AtHKT1 transporter-induced Na^+ unloading from xylem vessels to xylem parenchyma cells. *Plant J.*, **44**, 928–938.

Szczerba, M.W., Britto, D.T., and Kronzucker, H.J. 2009. K+ transport in plants: physiology and molecular biology. *J. Plant Physiol.*, **166**, 447–466.

ten Hoopen, F., Cuin, T.A., Pedas, P., Hegelund, J.N., Shabala, S., Schjoerring, J.K., and Jahn, T.P. 2010. Competition between uptake of ammonium and potassium in barley and Arabidopsis roots: molecular mechanisms and physiological consequences. *J. Exp. Bot.*, **61**, 2303–2315.

Tester, M., and Davenport, R. 2003. Na^+ tolerance and Na^+ transport in higher plants. *Ann. Bot.*, **91**, 503–527.

Uozumi, N., Kim, E.J., Rubio, F., Yamaguchi, T., Muto, S., Tsuboi, A., Bakker, E.P., Nakamura, T., and Schroeder, J.I. 2000. The Arabidopsis HKT1 Gene Homolog Mediates Inward Na^+ Currents in Xenopus laevis Oocytes and Na^+ Uptake in Saccharomyces cerevisiae. *Plant Physiol.*, **122**, 1249–1259.

Urbach, S., Chérel, I., Sentenac, H., and Gaymard, F. 2000. Biochemical characterization of the Arabidopsis K^+ channels KAT1 and AKT1 expressed or co-expressed in insect cells. *Plant J.*, **23**, 527–538.

van Kleeff, P.J.M., Gao, J., Mol, S., Zwart, N., Zhang, H., Li, K.W., and de Boer, A.H. 2018. The Arabidopsis GORK K^+-channel is phosphorylated by calcium-dependent protein kinase 21 (CPK21), which in turn is activated by 14-3-3 proteins. *Plant Physiol. Biochem.*, **125**, 219–231.

Véry, A.-A., and Sentenac, H. 2003. Molecular Mechanisms and Regulation of K^+ Transport in Higher Plants. *Annu. Rev. Plant Biol.*, **54**, 575–603.

Wang, Y., and Wu, W.H. 2010. Plant sensing and signaling in response to K^+-deficiency. *Mol. Plant*, **3**, 280–287.

Xu, J., Li, H.D., Chen, L.Q., Wang, Y., Liu, L.L., He, L., and Wu, W.H. 2006. A protein kinase, interacting with two calcineurin B-like proteins, regulates K^+ transporter AKT1 in Arabidopsis. *Cell*, **125**, 1347–1360.

Xue, S., Yao, X., Luo, W., Jha, D., Tester, M., Horie, T., and Schroeder, J.I. 2011. AtHKT1;1 mediates nernstian sodium channel transport properties in *Arabidopsis* root stelar cells. *PLoS One*, **6**, e24725.

Yang, Y., Wu, Y., Ma, L., Yang, Z., Dong, Q., Li, Q., Ni, X., Kudla, J., Song, C., and Guo, Y. 2019. The Ca^{2+} Sensor SCaBP3/CBL7 Modulates Plasma Membrane H^+-ATPase Activity and Promotes Alkali Tolerance in Arabidopsis. *Plant Cell*, **31**, 1367–1384.

Yin, X., Xia, Y., Xie, Q., Cao, Y., Wang, Z., Hao, G., Song, J., Zhou, Y., and Jiang, X. 2020. The protein kinase complex CBL10-CIPK8-SOS1 functions in Arabidopsis to regulate salt tolerance. *J. Exp. Bot.*, **71**, 1801–1814.

Yoshida, R., Umezawa, T., Mizoguchi, T., Takahashi, S., Takahashi, F., and Shinozaki, K. 2006. The regulatory domain of SRK2E/OST1/SnRK2.6 interacts with ABI1 and integrates abscisic acid (ABA) and osmotic stress signals controlling stomatal closure in *Arabidopsis. J. Biol. Chem.*, **281**, 5310–5318.

Zhao, L.N., Shen, L.K., Zhang, W.Z., Zhang, W., Wang, Y., and Wu, W.H. 2013. Ca^{2+}-dependent protein kinase11 and 24 modulate the activity of the inward rectifying K^+ channels in *Arabidopsis* pollen tubes. *Plant Cell*, **25**, 649–661.

Zhou, L., Lan, W., Chen, B., Fang, W., and Luan, S. 2015. A calcium sensor-regulated protein kinase, CALCINEURIN B-LIKE PROTEIN-INTERACTING PROTEIN KINASE19, is required for pollen tube growth and polarity. *Plant Physiol.*, **167**, 1351–1360.