

## 塩生植物の作物及び遺伝子資源としての可能性

東江栄<sup>1)</sup>・佐藤稜真<sup>1)</sup>・齋藤和幸<sup>1)</sup>・諸隈正裕<sup>2)</sup>

(<sup>1)</sup>九州大学大学院農学研究院, (<sup>2)</sup>香川大学農学部)

**要旨**：塩害は作物生産を低下させる大きな要因である。近年は特に人為的な塩害が問題になっている。今後、増大する世界的な食料需要を満たすためには、塩類集積土壌のような耕作不適地を含めた農地の拡大が必要である。塩生植物は海岸砂丘、塩湖岸及び内陸の塩湿地等に生育する耐塩性の高い植物であり、塩害地における新しい作物として期待される。20世紀後半から進められた体系的な研究により、塩生植物が食用、飼料、油糧、バイオ燃料、医療、及びファイトレメディエーション等に利用できることがわかってきた。耐塩性植物の塩に対する適応機構を解明することで、作物の耐塩性を向上させるための重要な知見が得られる。また、耐塩性の高い植物を活用する塩水農業は、塩類集積土壌において農業生産を行う上で有効である。本総説では、塩生植物の機能及び農業利用に関する国内外の事例を紹介し、塩生植物の遺伝子資源及び代替作物としての可能性を考察する。

**キーワード**：アイスプラント、塩害、塩水農業、塩生植物、耐塩性。

### 1. はじめに

塩害は作物の収量を減少させる大きな要因の一つである。世界の陸地面積の約12%に相当する11億2500万haが塩の影響を受けており、そのうち7600万haが人為的に誘導された塩類集積 (salinization) 及びソーダ化 (sodification) した土壌と見積もられている (Wickeら 2011)。土壌の塩類集積は、地下水位が高く、塩類の流入機会の多い土地や海水の混入した湖沼の干拓地で起きやすいが、人為的な塩害は高温寡雨の乾燥・半乾燥地域で特に多く発生している。蒸散要求量が高く、土壌からの水の蒸発量が多い土地では、灌漑すると、灌漑水に溶け込んだ土壌中の塩類が水の蒸発に伴い地表へ運ばれ集積する。灌漑農耕地の面積は地球上の耕地の約15%程度であるが、灌漑地域から世界の農産物の約1/3が生産されている (Munns 2005)。すでに灌漑農地の20%が塩の影響を受けており、塩の影響で毎年150万ヘクタールの土地が耕作不適地になっている (Munns and Tester 2008)。

世界人口は2050年までに約100億人に達すると見込まれている (United Nations 2019)。食料供給を2000年初頭のレベルと同程度に維持するためには、食料の生産量をそれまでに約60%増加させる必要がある (Wild 2003)。生産量の増加は、栽培面積と単収によるが、人口増加に伴い、農地は宅地や商工業地となり、人間活動による環境負荷によって土壌の劣化が進行している。さらに、生活用水及び工業用水との競合で、農業用水の質が悪化する場合もある。この状況は特に亜熱帯地域で深刻で、今後数十年のうちに降水量が減少し、汽水の使用量が増加すると予想される。作物の耐塩性は概して低く、塩を含む農業用水を灌漑すると作物の生産性は著しく低下する。

バイオ燃料の生産も食料生産に影響を及ぼしている。植

物由来のバイオ燃料は、再生可能でカーボンニュートラルな資源として期待される。しかし、食用作物を原料とすれば、食料と競合する。また、食用作物以外であっても農地を利用すれば、資源の競合は起きる。新規農耕地の開拓はほぼ限界である。今後は耕作不適地で農業生産を行う必要があり、そのためには、耐塩性を高めた新規作物が必要となる。しかし、育種の母本となる作物の遺伝的多様性は低く、作物にこれまでにない耐塩性を付与することは困難である。

塩生植物は通常の作物が枯死する高塩条件下で生活環を完結する種である。全被子植物の約2%と見積もられ (Le Houerou 1993)、アッケシソウ属、オカヒジキ属及びマツナ属に多い。近年、塩生植物の耐塩性機構が明らかにされ、塩生植物の遺伝子で耐塩性を高めた遺伝子組換え体も作出されている。耐塩性植物の塩に対する適応機構は、作物の耐塩性を向上させる上で重要な知見となる。

作物の耐塩性の向上とあわせ、耐塩性の高い植物を活用する農法も、塩類集積土壌の農業にとって有効である。耐塩性植物を利用すれば、塩類集積土壌を農地として利用できるため (Venturaら 2014)、水資源の競合を回避できる。塩をふくむ水を灌漑して耐塩性植物を栽培する農法は塩水農業とよばれ、一部の地域ではすでに実用化されている。塩水農業は、1950年代に行われたBoykoら (1959)の研究を端緒として、1970年代から広く行われるようになった。この概念は、作物に耐塩性を付与すること、及び塩生植物を新しい作物として利用することを基本とする。塩水農業によって塩漠の約15% (1億3000万ha)が新たな農地として利用できる (Glennら 1998)。本総説では、塩生植物の実用例と可能性を解説する。

## 2. 遺伝子資源としての利用

塩生植物の耐塩性機構は塩ストレスに対する耐性とそれを回避する能力に大別される。耐性は細胞への $\text{Na}^+$ の流入の制限、細胞内局在及び排出であり (Flowers and Colmer 2015)、回避は、塩の体外への分泌、塩の蓄積した葉身の排除、及び葉身の多肉化である (Aslam ら 2011)。塩の体外への分泌は、体表面に発達した塩腺または塩囊細胞 (Roern ら 2016, 2017) によって行われる。細胞壁の可塑性の高い植物は塩の吸収に伴い水分を吸収し、結果として葉身が多肉化する。一方、耐性機構には、活性酸素種の無毒化、浸透圧調節、イオン恒常性の保持等がある。活性酸素種の無毒化は、活性酸素種消去系酵素及び抗酸化物質によって行われる。イオン恒常性は、トランスポーター及びチャンネル等を介して調節される。 $\text{NaCl}$ を液胞に隔離することで、細胞質における $\text{Na}^+/\text{K}^+$ 比が高く保たれ、細胞質の塩濃度が低く抑えられる。液胞との浸透圧のバランスを保つために、細胞質にプロリン、グリシンベタイン、ポリオール、可溶性糖等の浸透調節物質 (適合溶質) を蓄積する。これらの反応は、シグナル伝達及び塩応答性遺伝子と転写因子による遺伝子発現ネットワークの協調による (Rajalakshmi and Parida 2012)。これまで、塩生植物の耐塩性関連遺伝子は、先行して明らかにされた中生植物の塩ストレス応答遺伝子を参照して単離されたものが多く (Zhu 2001)、塩生植物と中生植物の耐塩性の違いはタンパク質の発現量の違いで説明されたものが多い (Mishra and Tanna 2017)。しかし、例えば酵素量は同じであっても、高塩環境下における活性は塩生植物で高い場合があり、塩生植物のタンパク質は翻訳後修飾を受けている可能性が示唆されている (Himabindu ら 2016)。中生植物に既存のタンパク質を、塩生植物の遺伝子を導入し産生させることで耐塩性が獲得された例もある (Himabindu ら 2016, Mishra and Tanna 2017)。新規塩応答性遺伝子も単離されており (Udawat ら 2014, Singh ら 2016)、塩生植物は中生植物にはない特有の耐塩性機構を有する可能性がある。

## 3. 食用

塩生植物は古くから食用として利用されてきた (Davy ら 2001, Prance and Nesbitt 2004)。日本では、オカヒジキ (*Salsola komarovii*)、ツルナ (*Tetragonia tetragonoides*)、ハマボウフウ (*Glehnia littoralis*)、及びボタンボウフウ (*Peucedanum japonicum*) 等が知られる。塩生植物は、塩を含む灌漑水や塩害土壌における代替農作物として有望である。

キノア (*Chenopodium quinoa*) は近年、栄養価の高さが評価され、市場価格が高騰し生産量が増加した。本種は、南アメリカ先住民族の主食であったが、一般的な穀物よりも子実のリシン、鉄、マグネシウム、ビタミンE、銅及びリン含量が高い (James 2009)。耐塩性が高く、ECが $10\sim 20\text{ dS m}^{-1}$  (約 $95\sim 200\text{ mM NaCl}$ ) で生産量が最大となり、

$50\text{ dS m}^{-1}$  (約 $516\text{ mM NaCl}$ ) の土壌でも栽培できる (Adolf ら 2013)。ECが $6\text{ dS m}^{-1}$ の塩水を灌漑した場合に $6.92\text{ t ha}^{-1}$ の収量が得られている (El Youssefi ら 2012)。*Distichlis palmeri* (Palmer's salt grass) は、多年生イネ科草本で、アメリカ、コロラド川河口域 (カルフォルニア湾北部) の固有種であり、北米先住民ココパ族の主食であった。栄養価は高く、繊維はコムギの約3倍である (Yensen ら 1985)。海水を灌漑し湛水状態で生育でき、子実収量は $1.25\text{ t ha}^{-1}$ 程度である (Pearlsteina ら 2012)。ヒユ科ハマアカザ属 *Atriplex triangularis* はハウレンソウに似た野菜として、オランダ、ベルギー、ポルトガル等で利用されている (Panta ら 2014)。海水を灌漑して、生重 $21.2\text{ t ha}^{-1}$ の収量が得られる (Gallagher 1985)。ヒユ科アッケシソウ属 *Salicornia bigelovii* の葉も野菜として流通している。ポリフェノール、 $\omega$ -3多価不飽和脂肪酸、及びカロテンを含む (Lu ら 2010, Ventura ら 2011)。

このように、食用となる塩生植物は、一般の作物よりも、タンパク質、抗酸化物質、必須栄養素 (ミネラル、ビタミン、アミノ酸、脂肪酸) 等や抗酸化物質であるポリフェノール、 $\beta$ -カロテン及びビタミンC等が多い。塩生植物は、塩害地域、または塩水灌漑農業における代替作物として期待されるが、発芽特性、脱粒性、及び含有物質 (例えばサポニンやタンニン等) 等、改善が必要な種もある (Brown ら 2014)。それぞれの種の特性を明らかにし、適切な栽培法の確立や品種の開発が必要である。

## 4. 飼料

基本的には人間の食用になる塩生植物は家畜にも給餌できるが、生産性、摂餌可能量、栄養価、嗜好性、及び肉質への影響等を考慮する必要がある。一般に、ヒツジ、ラクダ、及びウシよりも餌の成分の影響を受けやすいブタ及び家禽に対する給餌には注意を要する (Masters ら 2007)。ヒユ科アッケシソウ属 (*Salicornia*)、マツナ属 (*Suaeda*)、ハマアカザ属 (*Atriplex*) が良く用いられる。塩水を灌漑した場合の収量は、平均して $10\sim 20\text{ t ha}^{-1}$ であり、飼料作物を淡水で栽培した場合と同等である。サウジアラビア、パキスタン、及びバングラデシュ等で行われた *Sporobolus virginicus*、ソルトグラス (*Distichlis*) の一種 *D. spicata* 及びハマアカザ属 *Atriplex* spp 等の栽培試験では、ハマアカザ属の評価が高かった。茎葉部をヒツジに給餌すると、肉質が良くなり、ビタミンEの含有量が増加した (Panta ら 2014)。*A. lentiformis* は海水を灌漑して粗タンパク質が17%となった。これは飼料作物のアルファルファと同程度であった (Pasternak ら 1985)。他にも、パキスタンの乾燥地域で栽培したハマアカザ属及び *Maireana* 属 (Hollington ら 2001)、及びアラビア半島東海岸で海水を灌漑して栽培した *Salicornia bigelovii* (前述) をヒツジに給餌する試験等が行われたが (Abdal 2009)、いずれも問題はなかった。肉質への悪影響はなく、むしろ良くなった。ただし、飼料の塩分

が高すぎると栄養価及び嗜好性は低下する。効率的な給餌には塩生植物の種類や特性を理解する必要がある。

## 5. 油糧

塩水あるいは塩類集積土壌における子実収量が、淡水で栽培した一般の作物より高い場合もある。しかしその場合、脂肪酸の種類、不飽和脂肪酸の割合、不飽和と飽和の脂肪酸の比率、及び人体に対する影響等を考慮する必要がある。少なくとも約 50 種が利用可能であるとされる (Panta ら 2014)。前述したアッケシソウ属 *Salicornia bigelovii* は、油糧としての可能性も高く、中東 (Jaradat 2005, Abdal 2009)、インド (Rameshkumar and Eswaran 2013)、メキシコ (Grattan ら 2008) 及びアフリカ (Zerai ら 2010) 等で試験栽培が、イスラエルやメキシコで商業栽培が行われている。NaCl を  $40 \text{ g l}^{-1}$  (約  $690 \text{ mM NaCl}$ , 約  $66.1 \text{ d Sm}^{-1}$ ) 含む海水を灌漑して、*S. bigelovii* を栽培し、約  $2 \text{ t ha}^{-1}$  の収量が得られた (Glenn ら 1997, 1999)。これは慣行栽培した油糧作物と同等である。種子は 26~33% が油分で、脂肪酸組成はリノール酸が 73% 以上含まれ (Glenn ら 1991)、ベニバナ油 (サフラワーオイル) に近かった。マツナ属 (*Suaeda*) の試験も多く、良質な食用油を産生することが示されている。マツナ属の 7 種 (*S. aralocaspica*, *S. corniculata*, *S. fruticosa*, *S. glauca*, *S. moquini*, *S. physophora*, *S. salsa*) の油分は 16~30% であり (Wang ら 2012)、油糧作物の油分 (19~49%) と比較して取油性は悪くなかった。これら以外には、アオイ科 *Kosteletzkya virginica* 及びセリ科 *Crithmum maritimum* が有望である。*K. virginica* の種子にはタンパク質及び脂質が、それぞれ約 30% 及び約 20% 含まれる (Gallagher 1985)。*Crithmum maritimum* の種子は、油分が乾物重あたり約 40% であり、オレイン酸が総脂肪酸の約 80% を占めている (Atia ら 2011)。塩生植物の油脂は量、品質ともに油糧作物と同等であり、食用油として利用可能である。

## 6. 医療 (生理活性物質)

塩生植物は、民間薬として古くから用いられてきた。アオイ科 (Malvaceae)、アカネ科 (Rubiaceae)、アブラナ科 (Brassicaceae)、イソマツ科 (Plumbaginaceae)、イネ科 (Poaceae)、オオバコ科 (Plantaginaceae)、キク科 (Asteraceae)、ギョリュウ科 (Tamaricaceae)、クマツヅラ科 (Verbenaceae)、グミ科 (Eleagnaceae)、クワ科 (Moraceae)、シクシン科 (Combretaceae)、シソ科 (Lamiaceae)、セリ科 (Apiaceae)、ハマビシ科 (Zygophyllaceae)、ハマミズナ科 (Aizoaceae)、ヒユ科 (Chenopodiaceae)、マメ科 (Fabaceae)、ヤシ科 (Palmae)、及びユリ科 (Liliaceae) 等、これまで 20 科以上報告がある。検出された生理活性物質は、フェノール物質、多糖類、配糖体グリコシド、脂肪、脂肪酸、植物ステロール、トコフェノール、精油、脂質、カロテノイド、アルカロイド等、多岐にわたる (Ksouri ら 2012)。フェノール化合物は抗酸化作用があり、血糖値低下、抗血栓作用、抗発

がん性、抗炎症性、及び老化防止等の作用がある。ハマアカザ属 (*Atriplex* spp.) の葉は抗酸化能が高いが、これはフラボノールによる (Benhammou ら 2009)。ハマアカザ属 8 種から、フラボノールアグリコン (ケンペロール、ケルセチン、イソラムネチン、パツレチン、スピナセチン、トリシン) が検出されている。多糖類は、プレバイオティクス効果、抗酸化作用、及び抗炎症作用を示す。*Salicornia herbacea* から単離された多糖類はマクロファージを活性化することが示された (Lee ら 2006)。ヒルガオ科のゲンバヒルガオ (*Ipomoea pescaprae*) は、倦怠感、緊張感、関節炎、リュウマチ等を緩和する薬草として用いられる (Rameshkumar and Eswaran 2013)。この属の植物種は、アルカロイド、フェノール、クマリン、及びフラボノイド等を産生し、鎮痛、抗菌、抗凝血作用を示す (Meira ら 2012)。ギョリュウ科タマリクス属の *Tamarix gallia* は、フェノール、グリコシド、タンニン、フラボノイド、ステロイド、サポニン、及びアルカロイド等を含み、肝臓疾患の治療に用いられる (Ksouri ら 2009)。日本にも自生しているセリ科のハマボウフウ (*Glehnia littoralis*) は、古くから食用とされ、近年、商業栽培されている。伝統的には根と根茎が発汗剤、解熱剤、鎮痛剤に用いられていた (Masuda ら 1998)。がん細胞の増殖抑制、炎症抑制作用をもつフラノクマリン (ベルガプテン、イソピムピネリン、キサントトキシシン、インペラトキシシン) 及びポリアセチレン (パナキサジオール、ファルカリンジオール、ファルカリノール) を含む (Um ら 2010)。近年、塩生植物の生理活性物質に関する研究は増加傾向にある。機能性食材、健康増進食材、化粧品及び薬剤の原料としての利用が期待される。

## 7. バイオ燃料

植物を原料としたバイオ燃料は、カーボンニュートラルなエネルギーとして期待されるが、食料と競合することから、近年は、非食料油糧作物及びセルロース系バイオマスへの転換が進められている。耕作不適地で海水灌漑によってバイオ燃料を生産できれば、食料生産との資源の競合は避けられる。ミスカンサス (*Miscanthus* spp.)、ヨシ (*Phragmites australis*)、*Spartina alterniflora*、サツキギョリュウ (*Tamarix chinensis*) 等が中国の海岸地帯で (Liu ら 2012)、塩生植物の多年生草本 *Desmostachya bipinnata*, *Halopyrum mucronatum*, *Panicum turgidum*, セイコノヨシ *Phragmites karka*, ヒメガマ *Typha domingensis* がパキスタンの海岸地帯で栽培され、エタノールの製造に適していることが示された (Abideen ら 2012)。サツキギョウと同属の *Tamarix aphylla*, *T. jordanis*, 及び *T. ramosissima* は、乾燥と塩害に対し耐性が高く、年間  $1 \text{ ha}$  あたり  $20\sim 52 \text{ t}$  のバイオマスを生産する (Eschel ら 2010)。特に *T. jordanis* はセルロース含量が高く、かつリグニンが少ないことから、エタノール原料として有望である。食用油の採れる *Crithmum maritimum*, *Kosteletzkya virginica*, 及び *Suaeda aralocaspica* 等はバイオディーゼル原料として使

用できる。海水を灌漑して塩生植物を栽培し、バイオ燃料を製造する事業がボーイング社、エティハド航空、マサチューセッツ工科大学、及びアメリカ航空宇宙局等、民間企業及び公的研究機関で行われている (Sharma ら 2016)。

## 8. ファイトレメディエーション

塩生植物は NaCl を集積する能力が高く、収穫し圃場外に搬出することで、塩類集積土壌の除塩が可能である。除塩能力は、栽培条件、種によって異なる。ハマアカザ属の *Atriplex nummularia* は、地上部に Na<sup>+</sup> 及び Cl<sup>-</sup> を、それぞれ 396.0 kg ha<sup>-1</sup> 及び 322.3 kg ha<sup>-1</sup> 蓄積する (Silva ら 2016)。 *Tecticornia indica* (Zorrig ら 2012)、 *Arthrocnemum indicum*、及び *Sesuvium portulacastrum* (Rabhi ら 2009) を用いた試験では、3種の NaCl の除去量はそれぞれ 3.53、4.19、及び 6.35 t ha<sup>-1</sup> と推定された。

ファイトレメディエーションは植物を用いた土壌の有害汚染物質除去技術である。慣行の土壌浄化法である物理・化学的方法に比べコストが低く持続性が高い。使用される植物は、対象元素に対する耐性が高く、高度に吸収・蓄積することができ、バイオマス生産能が高いことが求められる。ある元素を他種よりも高濃度に蓄積できる種を、高度集積植物 (hyperaccumulator) とよぶ (Reeves 2006)。これまで、ファイトレメディエーションには中生植物が多く用いられたが、塩生植物のもつ耐塩性機構の一部が重金属耐性機構と重複するものもあり、塩害地における汚染物質の浄化が可能であることが示されている (Manousaki and Kalogerakis 2011)。これまで、亜鉛、カドミウム、コバルト、水銀、銅、鉛、及びニッケル等のファイトレメディエーションに用いられた (Van Oosten and Maggio 2015, Amari ら 2017)。塩生植物は、重金属耐性を高めるために、①重金属イオンの葉表面への排出、②重金属とリガンドとの錯体形成、③細胞質から液胞及び細胞壁への輸送、④浸透圧調整物質の合成、⑤抗酸化物質 (ポリアミン、グルタチオン等) の生成、及び⑥活性酸素種消去系関連酵素遺伝子の発現等の機構をもつ (Amari ら 2017)。上記①の重金属イオンの葉表面への排出は、塩囊細胞や塩腺で行われる。例えば、ギョリュウ科 *Tamarix smyrnensis* はカドミウムと鉛を塩腺から排出する (Kadukova ら 2008)。②のリガンドは、有機酸、アミノ酸、ファイトケラチン及びメタロチオネイン等である。これらは、二価重金属陽イオンに結合し、細胞質からの排出に関与する (Rausser 1999)。 *Sesuvium portulacastrum*、 *Brassica juncea*、 *Mesembryanthemum crystallinum* では、カドミウム、鉛及びニッケル存在下で、地上部、根、木部液の有機酸が増加する (Ghnaya ら 2013, Mnasri ら 2015, Amari ら 2016)。 *Aeluropus litoralis* では、カドミウム、コバルト、鉛及び水銀存在下でプロリンの合成が促進される (Rastgoo and Alemzadeh 2011)。プロリンは④の浸透調節物質の一つである。⑤のポリアミンについては、 *Artiplex atacamensis* (Vromman ら 2011) 及び *Artiplex halimus* (Lefèvre ら 2009) が、アルゴン及びカドミウム存在下で、

プロリン、スぺルミジン、スぺルミン等を生成することが示された。

## 9. アイスプラント

塩生植物アイスプラント (*Mesembryanthemum crystallinum* L.) は、ハマミズナ科メセンブリアンテムム属に属する南アフリカ原産の1年生草本である。作物の生育が抑えられる NaCl 濃度 (50~200 mM) で逆に生育が促進し、海水の約 1.5 倍の NaCl (800 mM) を含む土壌でも枯死しない。地上部の体表面に塩を集積する毛状異型細胞をもち、体内の過剰となった塩を体表面に排出して細胞質の塩濃度を調整する (Agarie ら 2007, Roern ら 2016, 2017)。細胞質の NaCl は液胞に隔離する。浸透圧のバランスをとるために、適合溶質のミオイノシトール、ピニトール (Agarie ら 2009)、及びプロリン (Sanada ら 1995) 等を細胞質に蓄積する。また、ストレス下で発生する活性酸素種を消去するために、活性酸素種消去系関連酵素の活性が増加し (Misalski ら 1998)、抗酸化物質のベタシアニンやフラボノール (メセンブリアンチン) 等を生成する (Ibdah ら 2002)。さらに、光合成型を C3 型から CAM 型に変換する (Adams ら 1998)。CAM を行う葉では夜間に生成したリンゴ酸を液胞に蓄積するが、NaCl の蓄積とは別に、リンゴ酸の蓄積に特化した液胞を形成する (Epimashko ら 2004)。結果として、一つの細胞に機能の異なる二種類の液胞を有する。

アイスプラントは、塩感受性植物の耐塩性を高める遺伝子資源として、また CAM の制御機構を調べるモデル植物として多くの研究に用いられてきた (Bohnert and Cushman 2000)。例えば、アイスプラントのイノシトールメチル化酵素を高発現させたタバコ (Sheveleva ら 1997, Patra ら 2010) 及び RNA 結合タンパク質遺伝子を導入したユーカリの耐塩性が増加した例が報告されている (Tran ら 2019)。

アイスプラントは CAM の代謝経路の解明に大きく貢献した (Winter and Holtum 2014)。酵素の抽出及びオルガネラの単離が比較的容易であるため、CAM 関連酵素の活性及び細胞内局在、CAM の代謝産物の輸送の実態や、葉緑体、ミトコンドリア及び液胞等の CAM における機能が詳細に調べられた。近年では、トランスクリプトーム、プロテオーム等が調べられ、変異体を用いた解析も行われている。CAM 欠損変異体を用いて CAM の生理学的意義を調べた例もある (Sunagawa ら 2010)。CAM は乾燥、強光、塩等のストレスで誘導されるが、これらの条件下ではいずれも活性酸素種が生成される。CAM 欠損変異株では、CAM を誘導する条件下で活性酸素種量が高く維持されたが、野生株では CAM 化にともない発生量が低下した。CAM 型への光合成の変換は、ストレスに伴う活性酸素種の発生を抑制する意義があると考えられる。

アイスプラントは好塩性機構を解明するモデルとしても用いられる。前述した作物が枯死する NaCl 濃度で逆に生

育が促進される現象は好塩性とよばれる。培養細胞を用いた研究では、細胞の増殖及び伸長いずれも NaCl によって促進された (小西ら 2014)。細胞周期を同調化した細胞で、細胞分裂周期関連遺伝子 17 種の発現を調べた研究では、NaCl を与えた細胞でサイクリン遺伝子 *CycD3;1* 及び *CycD2;1* の発現量が高く維持された (Tran ら 2019)。細胞の伸長は、細胞の膨圧の維持に必要な水の取り込み、またそれを誘発する浸透調節物質の生成や取り込みに左右されると考えられる。NaCl を与えた細胞では、イオンの取り込みや輸送に関わる 9 種の遺伝子のうち、陽イオントランスポーター、硝酸イオントランスポーター、及び  $H^+$ -ATPase 等の発現量が増加した (Tran ら 2020a)。これらの生長反応及び塩濃度の制御には ATP が必要である。アイスプラントの単離ミトコンドリアでは、NaCl によって ATP 合成能が増進することが見いだされた (Tran ら 2020b)。

アイスプラントは、ストレス応答及び耐塩性機構を解析するモデルとして有利な特性を多く有しているが、ゲノム機能研究は進んでいない。効率的な形質転換法が確立されていないことが一因と考えられる。またそれはカルスからの地上部の再分化が極めて困難であることに起因する。カルスを形質転換した例はあるが (Koniczny ら 2011)、形質転換した地上部や体細胞不定胚を用いた研究は行われていない。著者らは、カルスを経ずに子葉節にアグロバクテリウムを感染させて形質転換体を得る方法を確立したが (Agarie ら 2020)、それぞれ一長一短があり、カルスを経由する方法も必要であることが示唆された。アイスプラントのカルスからの再分化を困難にしている要因を明らかにするために、シロイヌナズナの地上部再分化に関わる遺伝子 (Duclercq ら 2011) と相同性の高いアイスプラントの遺伝子 6 種 (*ENHANCER OF SHOOT REGENERATION (ESR)1*, *ESR2*, *CUP-SHAPED COTYLEDON (CUC) 2*, *CUC3*, *SHOOT MERISTEMLESS (STM)*, *TYPE-A ARABIDOPSIS RESPONSE REGULATORS (ARRs) 5*) を単離した。いずれもゲノムには存在し、幼苗では発現していたが、根外植体からカルスを経て地上部を再分化させる培養条件では、地上部形成の最終段階で機能する STM が発現していないことが明らかになった (有馬・東江 2014)。これらの知見は、カルスからの地上部再分化が困難な植物にとって有用である。

アイスプラントは実験材料として広く用いられる前に、食材として利用された。1727 年にヨーロッパに導入され、1881 年には米国でハウレンソウの代替えとして推奨された (Prance and Nesbitt 2004)。現在では、インド、米国、オーストラリア、ニュージーランド、ドイツ、オランダ、フランス等で利用されているが (Vogel 1996, Herppich ら 2008 より)、日本では、著者らの研究グループが流通させるまで商業栽培はされていなかった。アイスプラントは、ストレス下で葉身にミオイノシトール、ピニトール、プロリン、有機

酸、抗酸化物質等、生理活性をもつ物質を蓄積する (Agarie ら 2009)。これら以外にも、抗酸化能物質として食品や化粧品に添加材として用いられる 2,6-Bis (1,1-Dimethylethyl)-4-Methylphenol (BHT) を生成する (Bouftira ら 2007)。また、活性酸素種消去系酵素、ベタシアニン、フラボノール (メセンブリアンチン) 等、抗酸化能の増加に寄与する物質を生成する。葉の抽出液は、喉や口の感染症、真菌性及び細菌性疾患、副鼻腔炎、下痢、乳児湿疹、結核、肺炎、癌、糖尿病、呼吸器系及び泌尿器系の炎症、クモやダニの咬傷の鎮静等多様な用途に使用される。また、真菌、細菌、及びウイルス性疾患耐性、特に黄色ブドウ球菌および緑膿菌に対する抗菌活性が高いことが報告されている (Loconsole ら 2019)。我々の事業を端緒として、日本でも広く知られるようになり、様々な商標で販売されるようになった。著者らは突然変異体から葉色の良い食味の改善された系統を選抜し、品種として登録した (KA-I243, 品種登録出願番号第 26999 号)。これは、アイスプラントでは初めての登録品種である。他にも有為な特色をもつ系統が多数見出されており、今後、品種化が期待される。

アイスプラントは NaCl 及び重金属の吸収能力が高いことからファイトレメディエーションへの応用も期待される。アイスプラントの除塩能は、バイオマスあたりの NaCl 濃度及び地上部収量から 1 ha あたりに換算すると約 2 t であった (東江 2004)。また、重金属に対しても高い耐性を示した。銅及びカドミウムに対しては、イネが枯死する濃度で生存し、いずれも高度に蓄積した (東江 2013)。濃度は、銅については高度集積植物の約半分程度、一般的な植物の約 300 倍で、カドミウムは超集積植物より高かった。先の東日本大震災で津波被害をうけた土壌でも良好に生育し (多田ら 2012)、NaCl を個体あたり最大で約 11 g 蓄積した。また、アルミニウム、亜鉛、コバルト、ニッケル、鉛、ヒ素等を含む土壌でも生育し、これらの元素を組織に蓄積した。さらに、セシウムを吸収する能力も高かったことから (多田・東江 2013)、アイスプラントはこれらの物質のファイトレメディエーションに有効であると考えられた。

## 10. おわりに

塩生植物の用途は多岐にわたる。土壌の劣化、人間活動の影響により、農耕地が減少する中で、食料生産量を増加させるのは現行の方法だけでは困難なように思われる。塩生植物を活用することで、未利用農耕地や耕作不適地における食料生産を持続可能な方法で行うことができると期待される。塩生植物は、土地、水、エネルギー等の資源を食料生産と競合しない。また、劣化した土地を修復することも可能である。塩害を受けている地域は広く、今後も拡大すると予想される。塩生植物の効率的な活用は、今後の食料生産の向上のために克服すべき多くの課題を解決する一助になると期待される。

## 引用文献

- Abdal, M.S. 2009. *Salicornia* production in Kuwait. World Appl. Sci. J. 6: 1033-1038.
- Abideen, Z., Ansari, R., Gul, B. and Khan, M. A. 2012. The place of halophytes in Pakistan's biofuel industry. Biofuels 3: 211-220.
- Adams, P., Nelson, D.E., Yamada, S., Chmara, W., Jensen, R.G., Bohnert, H.J. and Griffiths, H. 1998. Growth and development of *Mesembryanthemum crystallinum* (Aizoaceae). New Phytol. 138: 171-190.
- Adolf, V.I., Jacobsen, S.E. and Shabala, S. 2013. Salt tolerance mechanisms in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). Environ. Exp. Bot. 92: 43-54.
- 東江栄 2004. アイスプラントを用いた土壌脱塩技術の可能性. 熱帯農業 48: 294-298.
- 東江栄 2013. アイスプラントの高塩環境適応機構とその応用. 極限環境生物学会誌 12: 56-64.
- Agarie, S., Kawaguchi, A., Koda, A., Sunagawa, H., Kojima, H. and Nakahara, T. 2009. Potential of the common ice plant, *Mesembryanthemum crystallinum* as a new high-functional food as evaluated by polyol accumulation. Plant Prod. Sci. 12: 37-46.
- Agarie, S., Shimoda, T., Shimizu, Y., Baumann, K., Sunagawa, H., Kondo, A., Ueno, O., Nakahara, T., Nose, A. and Cushman, J.C. 2007. Salt tolerance, salt accumulation, and ionic homeostasis in an epidermal bladder-cell-less mutant of the common ice plant *Mesembryanthemum crystallinum*. J. Exp. Bot. 58: 1957-1967.
- Agarie, S., Umamoto, M., Sunagawa, H., Anai, T. and Cushman, J.C. 2020. An *Agrobacterium*-mediated transformation via organogenesis regeneration of a facultative CAM plant, the common ice plant *Mesembryanthemum crystallinum* L. Plant Prod. Sci. 23: 1-7.
- Amari, T., Ghnaya, T. and Abdelly, C. 2017. Nickel, cadmium and lead phytotoxicity and potential of halophytic plants in heavy metal extraction. S. Afr. J. Bot. 111: 99-110.
- Amari, T., Lutts, S., Taamali, M., Lucchini, G., Sacchi, G.A., Abdelly, C. and Ghnaya, T. 2016. Implication of citrate, malate and histidine in the accumulation and transport of nickel in *Mesembryanthemum crystallinum* and *Brassica juncea*. Ecotoxicol. Environ. Saf. 126: 122-128.
- 有馬友佳子・東江栄 2014. アイスプラント形質転換技術の確立に関する研究 - in planta 法の検証と再分化関連遺伝子の発現 - . 日本作物学会第 237 回講演要旨集 394-395.
- Aslam, R., Bostan, N., Maria, M. and Safdar, W. 2011. A critical review on halophytes: salt tolerant plants. J. Med. Plants Res. 5: 7108-7118.
- Atia, A., Barhoumi, Z., Mokded, R., Abdelly, C. and Smaoui, A. 2011. Environmental eco physiology and economical potential of the halophyte *Criihnum maritimum* L. (Apiaceae). J. Med. Plant Res. 5: 3564-3571.
- Benhammou, N., Bekkara, F.A. and Panovska, T.K. 2009. Antioxidant activity of methanolic extracts and some bioactive compounds of *Atriplex halimus*. C. R. Chimie. 12: 1259-1266.
- Bohnert, H.J. and Cushman, J.C. 2000. The ice plant cometh: lessons in abiotic stress tolerance. J. Plant Growth Regul. 19: 334-346.
- Bouftira, I., Abdelly, C. and Sfar, S. 2007. Identification of a naturally occurring 2, 6-bis (1,1-dimethylethyl)-4-methylphenol from purple leaves of the halophyte plant *Mesembryanthemum crystallinum*. Afr. J. Biotechnol. 6: 1136-1139.
- Boyko, H. and Boyko, E. 1959. Seawater irrigation, a new line of research on a bioclimatic plant-soil complex. Int. J. Biometeorol. 3: 1-17.
- Brown, J.J., Glenn, E.P. and Smith, S.E. 2014. Feasibility of halophyte domestication for high-salinity agriculture. In Khan, M.A., Boer, B., Ozturk, M., Al Abdessalaam, T.Z., Clusener-Godt, M. and Gul, B. eds. Sabkha Ecosystems: Volume IV: Cash Crop Halophyte and Biodiversity Conservation, Tasks for Vegetation Science 47, Springer, Dordrecht, Netherlands. 73-78.
- Davy, A.J., Bishop, G.F. and Costa, C.S.B. 2001. *Salicornia* L. (*Salicornia pusilla* J. Woods, *S. ramosissima* J. Woods, *S. europaea* L., *S. obscura* P.W. Ball & Tutin, *S. nitens* P.W. Ball & Tutin, *S. fragilis* P.W. Ball & Tutin and *S. dolichostachya* Moss). J. Ecol. 89: 681-707.
- Duclercq, J., Sangwan-Norreel, B., Catterou, M. and Sangwan, R.S. 2011. De novo shoot organogenesis: from art to science. Trends Plant Sci. 16: 597-606.
- El Youssfi, L., Choukr-Allah, R., Zaafrani, M., Mediouni, T., Ba Samba, M. and Hirich, A. 2012. Effect of domestic treated wastewater use on three varieties of Quinoa (*Chenopodium quinoa*) under semi arid conditions. World Acad. Sci. Eng. Technol. 68: 306-309.
- Epimashko, S., Meckel, T., Fischer-Schliebs, E., Lüttge, U. and Thiel, G. 2004. Two functionally different vacuoles for static and dynamic purposes in one plant mesophyll leaf cell. Plant J. 37: 294-300.
- Eschel, A., Zilberstein, A. and Alekparov, C. 2010. "Biomass production by desert halophytes: alleviating the pressure on food production," in Proceedings of the 5th IASME/WSEAS International Conference on Energy and Environment. Recent Advances in Energy and Environment, Cambridge, 362-367.
- Flowers, T. J. and Colmer, T. D. 2015. Plant salt tolerance: adaptations in halophytes. Ann. Bot. 115: 327-331.
- Gallagher, J.L. 1985. Halophytic crops for cultivation at sea water salinity. Plant Soil 89: 323-336.
- Ghnaya, T., Zaier, H., Baioui, R., Sghaier, S., Lucchini, G., Sacchi, G.A., Lutts, S. and Abdelly, C. 2013. Implication of organic acids in the long-distance transport and the accumulation of lead in *Sesuvium portulacastrum* and *Brassica juncea*. Chemosphere 90: 1449-1454.
- Glenn, E.P., Brown, J.J. and Blumwald, E. 1999. Salt tolerance and crop potential of halophytes. Crit. Rev. Plant Sci. 18: 227-255.
- Glenn, E.P., Brown, J. and O'Leary, J.W. 1998. Irrigating crops with seawater. Sci. Am. 279: 56-61.
- Glenn, E., Miyamoto, S., Moore, D., Brown, J.J., Thompson, T.L. and Brown, P. 1997. Water requirements for cultivating *Salicornia bigelovii* Torr. with seawater on sand in a coastal desert environment. J. Arid Environ. 36: 711-730.
- Glenn, E.P., O'Leary, J.W., Watson, M.C., Thompson, T.L. and Kuehl, R.O. 1991. *Salicornia bigelovii* Torr.: an oilseed halophyte for seawater irrigation. Science 251: 1065-1067.
- Grattan, S.R., Benes, S.E., Peters, D.W. and Diaz, F. 2008. Feasibility of irrigating pickleweed (*Salicornia bigelovii* Torr.) with hypersaline drainage water. J. Environ. Qual. 37: 149-156.
- Herppich, W.B., Huyskens-Keil, S. and Schreiner, M. 2008. Effects of saline irrigation on growth, physiology and quality of *Mesembryanthemum*

- crystallinum* L., a rare vegetable crop. J. Appl. Bot. Food Qual. 82: 47-54.
- Himabindu, Y., Chakradhar, T., Reddy, M.C., Kanygin, A., Redding, K.E. and Chandrasekhar, T. 2016. Salt-tolerant genes from halophytes are potential key players of salt tolerance in glycophytes. Environ. Exp. Bot. 124: 39-63.
- Hollington, P.A., Hussain, Z., Kahlow, M.A. and Abdullah, M. 2001. Success stories in saline agriculture in Pakistan: from research to production and development. In BAC Saline Agriculture Conference. March 19-21, 2001.
- Ibdah, M., Krins, A., Seidlitz, H.K., Heller, W., Strack, D. and Vogt, T. 2002. Spectral dependence of flavonol and betacyanin accumulation in *Mesembryanthemum crystallinum* under enhanced ultraviolet radiation. Plant Cell Environ. 25: 1145-1154.
- James, L.E.A. 2009. Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.): composition, chemistry, nutritional, and functional properties. Adv. Food Nutr. Res. 58: 1-31.
- Jaradat, A.A. 2005. Saline agriculture in the Arabian Peninsula: management of marginal lands and saline water resources. J. Food Agric. Environ. 2: 302-306.
- Kadukova, J., Manousaki, E. and Kalogerakis, N. 2008. Pb and Cd accumulation and phyto-excretion by salt cedar (*Tamarix smyrnensis* Bunge). Int. J. Phytoremediation. 10: 31-46.
- Koniczny, R., Obert, B., Bleho, J., Novak, O., Heym, C., Tuleja, M., Muller, J., Strnad, M., Menzel, D. and Samaj, J. 2011. Stable transformation of *Mesembryanthemum crystallinum* (L.) with *Agrobacterium rhizogenes* harboring the green fluorescent protein targeted to the endoplasmic reticulum. J. Plant Physiol. 168: 722-729.
- 小西絢子・東江栄・大西茂彦 2014. 塩生植物の好塩性機構. 培養細胞の成長に及ぼす NaCl の影響. 日本作物学会第 238 回講演要旨集 115.
- Ksouri, R., Falleh, H., Megdiche, W., Trabelsi, N., Mhamdi, B., Chaieb, K., Bakrouf, A., Magne, C. and Abdelly, C. 2009. Antioxidant and antimicrobial activities of the edible medicinal halophyte *Tamarix gallica* L. and related polyphenolic constituents. Food Chem. Toxicol. 47: 2083-2091.
- Ksouri, R., Ksouri, W.M., Jallali, I., Ahmed Debez, A., Magne, C., Hiroko, I. and Abdelly, C. 2012. Medicinal halophytes: potent source of health promoting biomolecules with medical, nutraceutical and food applications. Crit. Rev. Biotechnol. 32: 289-326.
- Le Houerou, H.N. 1993. Salt-tolerant plants for the arid regions of the Mediterranean isoclimatic zone. In Lieth, H. and Masoom, A. eds., Towards the rational use of high salinity tolerant plants, Vol. 1. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 403-422.
- Lee, S., Kong, D.H., Yun, S.H., Lee, K.R., Lee, K.P., Franzblau, S.G., Lee, E.Y. and Chang, C.L. 2006. Evaluation of a modified antimycobacterial susceptibility test using Middlebrook 7H10 agar containing 2,3-diphenyl-5-thienyl- (2)-tetrazolium chloride. J. Microbiol. Methods 66: 548-551.
- Lefèvre, I., Marchal, G., Meerts, P., Corréal, E. and Lutts, S. 2009. Chloride salinity reduces cadmium accumulation by the Mediterranean halophyte species *Artiplex halimus* L. Environ. Exp. Bot. 65: 142-152.
- Liu, X.Z., Wang, C.Z., Su, Q. and Li, C.K. 2012. The potential resource of halophytes for developing bio-energy in China coastal zone. HJAFSR. 1: 044-051.
- Loconsole, D., Murillo-Amador, B., Cristiano, G. and De Lucia, B. 2019. Halophyte common ice plants: a future solution to arable land salinization. Sustainability. 11: 6076.
- Lu, D., Zhang, M., Wang, S., Cai, J., Zhou, X. and Zhu, C. 2010. Nutritional characterization and changes in quality of *Salicornia bigelovii* Torr. during storage. LWT – Food Sci. Technol. 43: 519-524.
- Manousaki, U. and Kalogerakis, N. 2011. Halophytes present new opportunities in phytoremediation of metals in salines soils. Environ. Sci. Pollut. Res. 50: 656-660.
- Masters, D., Benes, S. and Norman, H. 2007. Biosaline agriculture for forage and livestock production. Agric. Ecosyst. Environ. 119: 234-248.
- Masuda, T., Takasugi, M. and Anetai, M. 1998. Psoralen and other linear furanocoumarins as phytoalexins in *Glehnia littoralis*. Phytochem. 47: 13-6.
- Meira, M., da Silva, E.P., David, J.M. and David, J.P. 2012. Review of the genus Ipomoea: traditional uses, chemistry and biological activities. Rev. Bras. Farmacogn. 22: 682-713.
- Mishra, A. and Tanna, B. 2017. Halophytes: potential resources for salt stress tolerance genes and promoters. Front. Plant Sci. 8: 829.
- Miszalski, Z., Ślesak, I., Niewiadomska, E., Baczek-Kwinta, R., Lüttge, U. and Ratajczak, R. 1998. Subcellular localization and stress responses of superoxide dismutase isoforms from leaves in the C3-CAM intermediate halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* L. Plant Cell Environ. 21: 169-179.
- Mnasri, M., Ghabriche, R., Fourati, E., Zaier, H., Sabally, K., Suzelle Barrington, S., Lutts, S., Abdelly, C. and Ghnaya, T. 2015. Cd and Ni transport and accumulation in the halophyte *Sesuvium portulacastrum*: implication of organic acids in these processes. Front. Plant Sci. Plant Biotechnol. 5: 165-169.
- Munns, R. 2005. Genes and salt tolerance: bringing them together. New Phytol. 167: 645-663.
- Munns, R. and Tester, M. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. Annu. Rev. Plant Biol. 59: 651-681.
- Panta, S., Flowers, T., Lane, P., Doyle, R., Haros, G. and Shabala, S. 2014. Halophyte agriculture: Success stories. Environ. Exp. Bot. 107: 71-83.
- Pasternak, D., Danon, A., Aronson, J.A. and Benjamin, R.W. 1985. Developing the sea-water agriculture concept. Plant Soil 89: 337-348.
- Patra, B., Ray, S., Richter, A. and Majumder, A.L. 2010. Enhanced salt tolerance of transgenic tobacco plants by co-expression of *PcINO1* and *McIMT1* is accompanied by increased level of myo-inositol and methylated inositol. Protoplasma 245: 143-152.
- Pearlsteina, S.L., Felger, R.S., Glenn, E.P., Harrington, J., Al-Ghanem, K.A. and Nelson, S.G. 2012. NyPa (*Distichlis palmeri*): a perennial grain crop for saltwater irrigation. J. Arid Environ. 82: 60-70.
- Prance, S.G. and Nesbitt, M. 2004. The Cultural History of Plants. Routledge, London. 31 and 120.
- Rabhi, M., Hafsi, C., Lakhdar, A., Hajji, S., Barhoumi, Z., Hamrouni, M.H., Abdelly, C. and Smaoui, A. 2009. Evaluation of the capacity of three halophytes to desalinate their rhizosphere as grown on saline soils under non-leaching conditions. Afr. J. Ecol. 47: 463-468.

- Rajalakshmi, S. and Parida, A. 2012. Halophytes as a source of genes for abiotic stress tolerance. *Plant Biochem. Biot.* 21: 63-67.
- Rameshkumar, S. and Eswaran, K. 2013. Ecology, utilization and coastal management of salt tolerant plants (halophytes and mangroves) of Mylapur coastal regions, Andhra Pradesh India. *Int. J. Environ. Biol.* 3: 1-8.
- Rastgo, L. and Alemzadeh, A. 2011. Biochemical responses of *Gouan (Aeluropus littoralis)* to heavy metal stress. *Aust. J. Crop. Sci.* 5: 375-383.
- Rausser, W.E. 1999. Structure and function of metal chelators produced by plants the case for organic acids, amino acids, phytin and metallothioneins. *Cell Biochem. Biophys.* 31: 19-48.
- Reeves, R.D. 2006. Hyperaccumulation of trace elements by plants. In Morel, J.L., Echevarria, G., Goncharova, N. eds., *Phytoremediation of Metal-Contaminated Soils*, NATO Sci. Series IV: Earth and Environ. Sci. Springer, NY. 1-25.
- Roern, S., Hoshino, N., Soejima, K., Inoue, Y., Cushman, J.C. and Agarie, S. 2016. Suppression subtractive hybridization library construction and identification of epidermal bladder cell related genes in the common ice plant, *Mesembryanthemum crystallinum* L. *Plant Prod. Sci.* 19: 552-561.
- Roern, S., Hoshino, N., Soejima, K., Inoue, Y., Cushman, J.C. and Agarie, S. 2017. MYB and HD-ZIP IV homologs related to trichome formation are involved in epidermal bladder cell development in the halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* L. *Plant Prod. Sci.* 20: 72-82.
- Sanada, Y., Ueda, H., Kuribayashi, K., Andoh, T., Hayashi, F., Tamai, N. and Wada, K. 1995. Novel light-dark change of proline levels in halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* L. and glycophytes *Hordeum vulgare* L. and *Triticum aestivum* L. leaves and roots under salt stress. *Plant Cell Physiol.* 36: 965-970.
- Sharma, R., Wungrampha, S., Singh, V., Pareek, A. and Sharma, M.K. 2016. Halophytes as Bioenergy Crops. *Front. Plant Sci.* 7: 1372.
- Sheveleva, E., Chmara, W., Bohnert, H.J. and Jensen, J. 1997. Increased salt and drought tolerance by D-Ononitol production in transgenic *Nicotiana tabacum* L. *Plant Physiol.* 115: 1211-1219.
- Silva, Y.J.A.B., Silva, Y.J.A.B., Freire, M.B.G.S., Lopes, E.A.P.L. and Santos, M.A. 2016. *Atriplex nummularia* Lindl. As alternative for improving salt-affected soils conditions in semiarid environments: A field experiment. *Chil. J. Agric. Res.* 76: 343-348.
- Singh, V.K., Mishra, A., Haque, I. and Jha, B. 2016. A novel transcription factor-like gene SbSDR1 acts as a molecular switch and confers salt and osmotic endurance to transgenic tobacco. *Sci. Rep.* 6: 31686.
- Sunagawa, H., Cushman, J.C. and Agarie, S. 2010. Crassulacean acid metabolism may alleviate production of reactive oxygen species in a facultative CAM plant, the common ice plant *Mesembryanthemum crystallinum* L. *Plant Prod. Sci.* 13: 256-260.
- 多田将宏・東江栄 2013. アイスプラントを用いたファイトレメディエーション-生育および無機成分含量に及ぼすセシウムの影響-. 日本作物学会第 235 回講演要旨集 366-367.
- 多田将宏・木村雅子・鈴木均・東江栄 2012. 東北地方太平洋沿岸地域の津波被災土壌におけるアイスプラントの生育. 日本作物学会第 234 回講演要旨集 8-9.
- Tran, D.Q., Sato, R., Konishi, A., Cushman, J.C., Morokuma, M., Toyota, M. and Agarie, S. 2019. NaCl-stimulated expression of genes for ion homeostasis and cell cycle regulation related to the halophilism in a halophyte, *Mesembryanthemum crystallinum* L. 日本作物学会第 248 回講演要旨集 86.
- Tran, D.Q., Konishi, A., Morokuma, M., Toyota, M. and Agarie, S. 2020a. NaCl-stimulated ATP synthesis in mitochondria of a halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* L. *Plant Prod. Sci.* 13: 256-260.
- Tran, D.Q., Konishi, A., Morokuma, M., Toyota, M. and Agarie, S. 2020b. NaCl-stimulated ATP synthesis in mitochondria of a halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* L. *Plant Prod. Sci.* 13: 256-260.
- Tran, N.-H., T., Oguchi, T., Akatsuka, N., Matsunaga, E., Kawaoka, A., Akiyo Yamada, A., Ozeki, Y., Watanabe, K.N. and Kikuchi, A. 2019. Development and evaluation of novel salt-tolerant Eucalyptus trees by molecular breeding using an rRNA-Binding-Protein gene derived from common ice plant (*Mesembryanthemum crystallinum* L.). *Plant Biotechnol. J.* 17: 801-811.
- Udawat, P., Mishra, A. and Jha, B. 2014. Heterologous expression of an uncharacterized universal stress protein gene (*SbUSP*) from the extreme halophyte, *Salicornia brachiata*, which confers salt and osmotic tolerance to *E. coli*. *Gene* 536: 163-170.
- Um, Y.R., Kong, C.S., Lee, J.I., Kim, Y.A., Nam, T.J. and Seo, Y. 2010. Evaluation of chemical constituents from *Glehnia littoralis* for antiproliferative activity against HT-29 human colon cancer cells. *Process Biochem.* 45: 114-119.
- United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division. 2019. *World Population Prospects 2019: Highlights (ST/ESA/SER.A/423)*.
- Van Oosten, M.J. and Maggio, A. 2015. Functional biology of halophytes in the phytoremediation of heavy metal contaminated soils. *Environ. Exp. Bot.* 111: 135-146.
- Ventura, Y., Eshel, A., Pasternak, D. and Sagi, M. 2014. The development of halophyte-based agriculture: past and present. *Ann. Bot.* 115: 529-540.
- Ventura, Y., Wuddineh, W.A., Myrzabayeva, M., Alikulov, Z., Khozin-Goldberg, I., Shpigel, M., Samocha, T.M. and Sagi, M. 2011. Effect of seawater concentration on the productivity and nutritional value of annual *Salicornia* and perennial *Sarcocornia* halophytes as leafy vegetable crops. *Sci. Hortic.* 128: 189-196.
- Vogel, G. 1996. *Handbuch des speziellen Gemusebaues*. Ulmer Eugen Verlag, Stuttgart. 778-814.
- Vromman, D., Flores-Bavestrello, A., Šlejkovec, Z., Lapaille, S., Teixeira-Cardoso, C., Briceño, M., Kumar, M., Martínez, J.P. and Lutts, S. 2011. Arsenic accumulation and distribution in relation to young seedling growth in *Atriplex atacamensis* Phil. *Sci. Total Environ.* 412/413: 286-295.
- Wang, L., Zhao, Z.Y., Zhang, K. and Tian, C.Y. 2012. Oil content and fatty acid composition of dimorphic seeds of desert halophyte *Suaeda aralocaspica*. *Afr. J. Agric. Res.* 7: 1910-1914.
- Wicke, B., Smeets, E., Dornburg, V., Vashev, B. and Gaiser, T. 2011. The global technical and economic potential of bioenergy from salt-affected soils. *Energy Environ. Sci.* 4: 2669-2681.
- Wild, A. 2003. *Soils, land and food: managing the land during the twenty-first century*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 1-258.
- Winter, K. and Holtum, J.A.M. 2014. *Facultative crassulacean acid*

- metabolism (CAM) plants: powerful tools for unravelling the functional elements of CAM photosynthesis. *J. Exp. Bot.* 65: 3425-3441.
- Yensen, N.P., Yensen, S.B. and Weber, C.W. 1985. A review of *Distichlis* spp. for production and nutritional value. In Whitehead, E.E., Hutchenson, E.F., Timmermann, B.N. and Varady, R.G. eds., *Arid Land Today and Tomorrow*. Westview Press, Boulder Colorado. 809-822.
- Zerai, D.B., Glenn, E.P., Chaturvedi, R., Lu, Z., Mamood, A.N., Nelson, S.G. and Ray, D.T. 2010. Potential for the improvement of *Salicornia bigelovii* through selective breeding. *Ecol. Eng.* 36: 730-739.
- Zhu, J.K. 2001. Plant salt tolerance. *Trends Plant Sci.* 6: 66-71.
- Zorrig, W., Rabhi, M., Ferchichi, S., Smaoui, A. and Abdelly, C. 2012. Phytodesalination: a solution for salt-affected soils in arid and semi-arid regions. *J. Arid Land Studies* 22: 299-302.

**Potential of Halophyte as a Crop and Genetic Resource** : Sakae AGARIE<sup>1)</sup>, Ryoma SATO<sup>1)</sup>, Kazuyuki SAITO<sup>1)</sup> and Masahiro MOROKUMA<sup>2)</sup> (<sup>1)</sup>*Fac. of Agr., Kyushu Univ., Fukuoka 819-0395, Japan;* <sup>2)</sup>*Kagawa University*)

**Abstract** : Salinity is a significant constraint in crop productivity. Halophytes are highly salt-tolerant plants that grow in saline soils such as seashore, salt lakeshores, and inland salt marshes. Studies on the cultivation of halophytes using saline water irrigation indicated that halophytes could be used for food, feed, oil, biofuels, medicine, and phytoremediation. By elucidating molecular mechanisms in salt tolerance of halophyte, the salt-tolerance of crops may be improved. Establishment of farming methods that utilize high salt-tolerant plants will help increase agricultural production in salinized regions. In this review, we will show examples of usage of halophytes in agricultural production and discuss the potential of halophytes as genetic resources and alternative crops.

**Key words** : Biosaline agriculture, Common ice plant, Halophyte, Salinity, Salt tolerance.

---