

令和 2 年 9 月 10 日現在

機関番号：32683

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2015～2019

課題番号：15K18658

研究課題名(和文) ムギネ酸類・ニコチアミン分泌を介した鉄移行と鉄恒常性維持の分子メカニズムの解明

研究課題名(英文) Study about the molecular mechanism of iron transport and homeostasis through the secretion of Mugineic acid family phytosiderophores and Nicotianamine

研究代表者

野副 朋子 (Nozoye, Tomoko)

明治学院大学・教養教育センター・講師

研究者番号：90590208

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円

研究成果の概要(和文)：植物が土壤中の水に溶けにくい鉄を獲得して利用するために作り出すアミノ酸の一種であるムギネ酸類及びニコチアミンの輸送に関わるタンパク質TOM2、ENA1と合成に関わる酵素タンパク質DMASの機能を解析した。ムギネ酸類やニコチアミン量の増加により、有用作物であるサツマイモ及びエリアンサスの鉄含量及び鉄欠乏耐性能が向上することを示した。鉄欠乏耐性の高いオリーブはムギネ酸合成経路で働く酵素遺伝子と似た遺伝子を持ち、ムギネ酸類を合成することを示した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

全ての生物にとって必要な金属栄養素である鉄は、土壤中に豊富に存在するが、その大部分が水に溶けにくい三価鉄として存在しているため植物は利用できない。また、我々人が食物から摂取する鉄は究極的には植物が土壤から獲得し、可食部に蓄積したものに由来する。作物増産及び人の健康を向上するためには植物の鉄獲得の分子機構を理解して増強することが求められる。本研究の成果は、作物の鉄欠乏耐性能力及び鉄含有量を増強する技術の開発につながると期待される。

研究成果の概要(英文)：Mugineic acid family phytosiderophores (MAs) and nicotianamine (NA) are kinds of amino acids, which are involved in iron (Fe) uptake and transport in planta. In this study, the functions of the transporter protein 'TOM2 and ENA1' and the enzymatic proteins 'DMAS' have been characterized. Also, it was revealed that the increase of MAs and/or NA can both confer tolerance against Fe deficiency and increase Fe concentrations in the useful crops such as sweet potato and erianthus. In addition, it was showed that the olive, which has been known as a Fe deficiency-tolerate crop, has the homologous genes to the MAs biosynthetic enzymatic genes, and produces MAs in addition to NA.

研究分野：植物栄養 植物分子生理

キーワード：鉄 ムギネ酸類 ニコチアミン トランスポーター

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

(1) 鉄は全ての生物にとって必須な金属栄養素である。鉄は土壤中に豊富に存在するが、その大部分が水に溶けにくい三価鉄として存在しているため植物は利用できない。特に世界の陸地の約30%を占める石灰質土壌における鉄の溶解度は著しく低いため、植物は深刻な鉄欠乏症状に陥り収量は激減する。また、我々人が食物から摂取する鉄は究極的には植物が土壌から獲得し、可食部に蓄積したものに由来する。作物増産及び人の健康を向上するためには植物の鉄獲得の分子機構を理解して増強することが求められる。植物の鉄獲得機構の全容解明を目指して世界的に精力的な研究が行われてきた。そして、植物にはイネ科植物が持つキレート戦略とイネ科植物以外の持つ還元戦略の、主に2つの鉄獲得機構が存在することが明らかにされた。

(2) イネやトウモロコシ、コムギなど主要な穀類の属するイネ科植物は、必須元素である鉄を土壌から獲得するために、三価鉄キレーターであるムギネ酸類を根から根圏へ分泌し、三価鉄をキレートして可溶化し、三価鉄・ムギネ酸類錯体として鉄を獲得する(図1)。ムギネ酸類は、植物体内において鉄と結合し、鉄移行や可食部への鉄の蓄積に関与する。また、ムギネ酸類生合成の中間物質であるニコチアナミン(NA)も植物体内における鉄移行を担う。細胞内においても、ムギネ酸類やNAは細胞質から細胞内小器官や細胞外への鉄輸送に関与していると考えられる。ムギネ酸類やNAを介した鉄の移行や輸送は特有のトランスポーターにより制御され、植物体内の鉄恒常性を維持している。

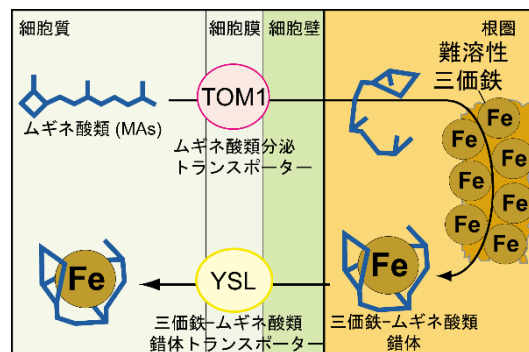


図1: イネ科植物の鉄獲得機構

(3) 報告者はイネ科植物の鉄獲得機構において残された最後のピースであったムギネ酸類分泌トランスポーターTOM1の単離・同定に成功した(Nozoye et al., 2011; Nozoye et al., 2013; Nozoye et al., 2015)。同時にNAを細胞外へ分泌する活性を持つNA分泌トランスポーターENA1も単離した。植物にはTOM1やENA1に相同性の高い遺伝子群、TOM・ENAファミリーが存在する。TOM・ENAファミリーは根圏へのムギネ酸類分泌だけでなく植物体内におけるムギネ酸類やNAの移行、細胞内におけるムギネ酸やNAの輸送を担っている可能性が考えられるが、その機能解明は始まったばかりであり、未解明な部分が多く残されていた。

(4) ムギネ酸類はイネ科植物のみで合成されるが、NAは双子葉植物を含む全ての植物で合成される。ムギネ酸類はS-アデノシルメチオニン(SAM)から合成される。まず、SAMからNA合成酵素(NAS)の触媒により、NAが合成される。次いでNAアミノ基転移酵素(NAAT)の触媒によりケト体となり、デオキシムギネ酸(DMA)合成酵素(DMAS)の触媒によりDMAが合成される。その後、ムギネ酸類やエピヒドロキシムギネ酸など種々のムギネ酸類が合成される。ムギネ酸類の種類や量は植物により様々であり、イネはDMAのみを合成する。報告者は双子葉植物であるダイズにオオムギのNAS遺伝子HvNAS1を導入し、種子中のNA含量を野生型株に比べて約4倍に高めたダイズの作出に成功した(Nozoye et al., 2014)。NAの高蓄積により鉄含量も約2倍に高まった。さらにHvNAS1高発現ダイズは非形質転換ダイズに比べて鉄溶解度の低い石灰質土壌において高い鉄欠乏耐性を示すことを見出した。イネ科植物だけでなく双子葉植物を含めたすべての作物で、ムギネ酸類及びNAの合成量を高めることにより、作物の鉄含量及び鉄欠乏耐性を向上できる可能性が示された。

2. 研究の目的

ムギネ酸類は、土壌中から難溶性三価鉄を獲得するためにイネ科植物の根から分泌される三価鉄キレーターである。ムギネ酸類はその前駆物質であるNAとともに、植物体内の鉄移行を担い、鉄欠乏シグナル物質としても機能すると考えられ注目されている。ムギネ酸類及びNAの分泌を担うトランスポーターTOM・ENAファミリーの機能解析を行うことにより、ムギネ酸類及びNA分泌の分子機構を解明し、植物におけるムギネ酸類やNAを介した鉄移行、鉄恒常性維持機構を分子レベルで理解することを目的とした。

3. 研究の方法

(1) TOM・ENAファミリーのムギネ酸類・NA分泌活性、発現解析、組織局在・細胞内局在解析、過剰発現イネ・発現抑制イネの表現型解析を行い、TOM・ENAファミリーの機能を解明する。また、ムギネ酸類生合成経路で働く酵素のうち、まだ機能の十分に解析されていないDMASファミリーの機能解析を行う。

(2) 有用作物におけるムギネ酸類及びNAの合成量を高めることで、鉄含量及び鉄欠乏耐性

能を向上しうるか解析する。

(3) RNAseq 法及びメタボローム解析により、双子葉植物であるオリーブの NA 合成・輸送・移行、そして鉄恒常性維持に関わる遺伝子群を同定する。同定された遺伝子群をイネ科植物と比較解析することで植物の鉄獲得・鉄移行機構の進化について考察する。

4. 研究成果

(1) ムギネ酸類分泌トランスポーター TOM2 は植物体内における金属輸送に関わる

イネにおいて、*TOM1* 発現抑制イネは DMA 分泌率が減少することから、*TOM1* が DMA 分泌を主に担うと考えられた (Nozoye et al., 2011)。一方で、イネゲノムには *TOM1* 相同性遺伝子が 5 つ存在する (Nozoye et al., 2015)。*TOM1* は 11 番染色体に存在するが、*TOM1* 隣接領域に *TOM1* と相同性の高い遺伝子が 2 つタンデムに存在することから、これらを *TOM2*、*TOM3* と名付けた。この *TOM1*、*TOM2*、*TOM3* ゲノムと相同性の高い領域が 12 番染色体に存在することから、11 番染色体と 12 番染色体の TOM 領域は重複により生じたものであると考えられた。*TOM1* と最も相同性の高い *TOM2* の機能解析を行った (Nozoye et al., 2015)。*TOM2* はアフリカツメガエルの卵母細胞において放射性同位体 (^{14}C) でラベルした DMA の分泌活性を示し、タマネギの表皮細胞・イネの根細胞において細胞膜に局在したことから、細胞内から細胞外へとムギネ酸類を分泌するトランスポーターであることが明らかとなった。プロモーター-GUS 解析により、*TOM2* は根から地上部への物質の通り道である中心柱や葉脈の維管束に存在することが示されたことから、*TOM2* は植物体内における DMA の輸送に関わっていることが示唆された。また、*TOM2* は根の原基や登熟期・発芽時の種子の胚で強く発現し、組織形成時の金属輸送に関わっている可能性が示唆された。さらに、*TOM2* 発現抑制イネを作出して解析を行い、*TOM2* 発現抑制イネの生育が著しく阻害されることを見出した。*TOM2* 発現抑制イネでは非形質転換イネに比べて植物体全体の金属含量が高まっている傾向にあり、*TOM2* が植物体内での鉄の移行効率に関与し、植物の効率的な生育を促していると考えられた。

(2) NA 分泌トランスポーター ENA1 は細胞内における鉄輸送に関わり、植物体の鉄恒常性維持に重要である可能性を示した

ENA1 はアフリカツメガエルの卵母細胞を用いた輸送活性試験により、NA を細胞外へ排出することが示されていたが、植物体における機能は未知のままであった (Nozoye et al., 2011)。プロモーター-GUS 解析により、*ENA1* は鉄十分条件ではほとんど発現が見られず、鉄欠乏状態のイネの根全体と、根と地上部が連結する部位であるディスクリムネーションセンターで発現が見られることを明らかにした (Nozoye et al., 2019)。*ENA1* と GFP との融合タンパク質は、タマネギの表皮細胞、イネの根細胞において主に細胞膜に局在した。一部の蛍光は細胞内の顆粒状構造に局在した。*ENA1* 過剰発現イネと *ENA1* ノックアウトイネを作製及び単離して、解析を行った。*ENA1* 過剰発現・ノックアウトイネはいずれも明確な表現型は示さなかった。*ENA1* 過剰発現イネは発芽後まもない時期には、根が短く多数の根毛が見られたが、成長するとともにこの表現型は見られなくなった。*ENA1* ノックアウトイネのマイクロアレイ解析により、根のクロロプラストや細胞内小胞輸送に関わる遺伝子群の発現が野生型株に比べて変化していることを見出した。さらに *ENA1* ノックアウトイネでは鉄十分条件で鉄欠乏誘導性遺伝子の発現が誘導される一方で、鉄欠乏条件では鉄欠乏誘導性遺伝子の発現が野生型株に比べて誘導されていないことを見出した。以上の結果より、*ENA1* は根の細胞膜とクロロプラスト等の細胞内小器官の間を小胞輸送により巡回していること、*ENA1* の機能が植物の鉄恒常性維持に関与している可能性が示唆された。

(3) イネにおけるデオキシムギネ酸 (DMA) 合成は *DMAS1* のみで行われる

イネにおいて DMA 合成を担う DMA 合成酵素遺伝子として *DMAS1* が単離・同定されている (Bashir et al., 2006)。イネゲノムには *DMAS1* と相同性の高いホモログが 13 個存在する。本研究ではこの 13 個の *DMAS1* ホモログの機能解析を行い、*DMAS1* のみがイネにおいて DMA 合成酵素として機能することを見出した (Bashir et al., 2017)。*DMAS1* ホモログの DMA 合成活性を調べたところ、*DMAS1* のみが DMA 合成活性を示した。また、*DMAS1* ノックアウトイネは致死となること、*DMAS1* ノックダウンイネの根から分泌されるムギネ酸類量は野生型株に比べて減少することを見出した。これらのことから、*DMAS1* ホモログは *DMAS1* の機能を相補できないことが示唆された。以上から *DMAS1* ホモログは *DMAS1* との相同性は高いものの、これまでに機能解析の行われた *DMAS1* 以外はイネでは機能していないと考えられた。

(4) 有用作物であるサツマイモ及びエリアンサスの鉄含量及び鉄欠乏耐性能はムギネ酸類・

NA 量の増加により向上する

(4 - 1) サツマイモ

サツマイモは貧栄養でも生育しうるため、石灰質土壌を含む不良土壌におけるカバークロープとしての利用が期待されている。オオムギの NA 合成酵素遺伝子 *HvNAS1* をサツマイモに遺伝子導入して NA 含量を高めることにより、オオムギの鉄欠乏耐性を増強させることに成功した (Nozoye et al., 2017a)。 *HvNAS1* の発現量と NA 含量は正の相関を示し、形質転換サツマイモの NA 含量は非形質転換体に比べて、葉で 8 倍に、イモで 3 倍に高まった。さらに NA 含量の増加に伴い、鉄、亜鉛含量がそれぞれ非形質転換体の 3 倍、2.9 倍に高まった。サツマイモのイモの鉄染色を行った結果、鉄含量と一致して、形質転換体では非形質転換体に比べ全体的に濃い染色が観察された。また、染色はスポット上に見られたことから、鉄は維管束部を介してイモに輸送されていることが示唆された。

(4 - 2) エリアンサス

エリアンサスはバイオエタノールの供給源として着目されているバイオマス植物である。本研究では、エリアンサスの鉄獲得機構について調べた (Nozoye et al., 2017b)。 エリアンサスはムギネ酸類として、DMA に加えてムギネ酸を合成して根から根圏へと分泌することを見出した。さらに、根の三価鉄還元酵素活性を有し、鉄欠乏条件下では三価鉄還元酵素活性が上昇することを示した。これらのことから、エリアンサスはイネ科植物に属し、ムギネ酸類を用いて鉄の獲得を行っているが、双子葉植物と同様に根の三価鉄還元酵素により三価鉄を二価鉄に還元し、二価鉄トランスポーターにより鉄を吸収する機構も備えていることが示唆された。また、エリアンサスとイネの混植実験を行い、イネとの混植で鉄欠乏条件下でのエリアンサスの鉄栄養が改善すること、ムギネ酸分泌能を付与した形質転換イネとの混植では、非形質転換イネとの混植に比べて大幅に鉄栄養が改善することを示した。エリアンサスにおいてもムギネ酸類合成及び分泌を高めることで、鉄の獲得及び地上部への移行が増加し、鉄欠乏耐性を付与できる可能性が示唆された。

(5) 双子葉植物であるオリーブはムギネ酸生合成経路で働く酵素遺伝子の相同性遺伝子を持ち、ムギネ酸類を合成する

双子葉植物であるオリーブは、鉄溶解度の低い石灰質土壌でも生育しうる鉄欠乏耐性の高い作物として知られているが、なぜオリーブの鉄欠乏耐性が高いのかは明らかにされていない。本研究ではオリーブの鉄獲得及び鉄恒常性維持機構に関わる機構を調べるため、RNAseq 法によるトランスクリプトーム解析及びメタボローム解析を行った (Suzuki et al., 2016)。メタボローム解析により、オリーブの葉において NA だけでなく DMA が検出された。高速液体クロマトグラフィー (HPLC) によりオリーブの葉から抽出したアミノ酸の分析を行い、オリーブの葉に NA だけでなく DMA が存在することを確認した。これらのことから、オリーブでは NA だけでなく DMA も鉄栄養の恒常性維持に関わっていると考えられた。さらに、トランスクリプトーム解析により、オリーブのゲノムには NAAT や DMAS と相同性の高い遺伝子が存在することが示された。これまでムギネ酸類を用いた鉄獲得機構はイネやオオムギなどのイネ科植物のみで行われていると考えられてきた。本研究により、ムギネ酸類を用いた鉄獲得機構はイネ科植物のみに限定されるものではないことが示唆され、鉄獲得機構の進化過程について解明する手掛かりが得られた。さらにオリーブの鉄欠乏耐性が高い理由の一つにムギネ酸類合成が関わっている可能性が示唆された。

(6) 得られた成果の国内外における位置づけとインパクト、今後の展望

石灰質土壌で生育した作物は深刻な鉄欠乏状態に陥り収量は激減する。現状、安価な鉄系肥料は開発されておらず、農業上深刻な問題となっている。また、近年、気候変動や過剰な灌漑などの不適切農法によって、土壌 pH が高まり、作物が鉄欠乏を呈する土壌は増加している。今後、人口増加や環境問題を解決するため植物生産を増大させることは必須である。そのためには植物の鉄獲得機構を理解して、植物の鉄利用効率を増強することが非常に重要である。また、ヒトにおいても鉄欠乏性貧血症は問題となっており、植物の鉄含量を向上し、食物から摂取できる鉄量を上げることが求められている。本研究は、ムギネ酸類分泌を主に担う TOM1 のホモログである TOM2 が植物体内における金属輸送に関わり、植物の正常な生育に必須であることを示した。これはムギネ酸類が土壌からの鉄獲得だけでなく植物体内における鉄の効率的な利用に関与していることを示唆している。TOM2 の働きを強化することにより、植物の可食部へ効率的に鉄を輸送できる可能性が示唆される。また、イネ科植物に属さないサツマイモにおいて、NA 含量が高まることにより、イモにおける鉄含量が高まるとともに、石灰質土壌における鉄欠乏耐性が向上することを示した。サツマイモのイモは根の一部が肥大したものであるため、NA 量の増加により根への鉄の取り込みあるいは転流が増加した可能性が示唆された。こ

のことは、土壌からの鉄の獲得だけでなく、植物体内の鉄の利用効率を増強することで、作物の可食物の鉄含量や鉄欠乏耐性能を向上できる可能性を示唆している。さらに、エリアンサスの根に他の作物が分泌するムギネ酸類を供給することで、エリアンサスの鉄含量と鉄欠乏耐性能が向上することを示した。このことは、外部から投与したムギネ酸類や NA でも植物体内の鉄利用効率を向上できる可能性を示唆している。これまでにムギネ酸類や NA の生合成に関わる酵素遺伝子や転写因子が単離・同定され、遺伝子組換え技術によりこれら遺伝子を増強することで作物に鉄欠乏耐性能が付与でき、鉄含有量が向上することが示されてきた。しかし現状では遺伝子組換え作物のパブリックアクセプタントは得られにくく実用化には至っていない。植物は鉄欠乏を感知するとムギネ酸類や NA の根での合成量を増大させ、根からの鉄の吸収と植物体内の鉄利用効率を増大させる。しかし植物体内のどこで鉄欠乏を感知するのかや、鉄欠乏シグナル分子に関しては大部分が未知のままである。本研究により、ムギネ酸類や NA の投与により、植物体内における鉄利用効率が向上することが示され、ムギネ酸類や NA が植物の鉄欠乏感知に関与する可能性が示唆された。今後は、ムギネ酸類や NA を介した鉄欠乏感知機構を明らかにすることで、例えば適切な場所・タイミングでムギネ酸類や NA を投与する、あるいは新規鉄欠乏シグナル分子を用いることで、遺伝子組換え技術を用いずに作物の鉄欠乏耐性能力及び鉄含有量を増強する技術の開発につなげていきたいと考えている。

<引用文献>

- Nozoye, T., Nagasaka, S., Kobayashi, T., Takahashi, M., Sato, Y., Uozumi, N. and Nishizawa, N.K., 2011. Phytosiderophore efflux transporters are crucial for iron acquisition in graminaceous plants. *J. Biol. Chem.*, **18**, 5546-5554.
- Nozoye, T., Nakanishi, H. and Nishizawa, N.K., 2013. Characterizing the crucial components of iron homeostasis in the maize mutants *ys1* and *ys3*. *PLoS One*. **8**, e62567.
- Nozoye, T., Nakanishi, H. and Nishizawa, N.K., 2015. Transcriptomic analyses of maize *ys1* and *ys3* mutants reveal maize iron homeostasis. *Genomics Data* **5**, 97-99.
- Nozoye, T., Kim, S., Kakei, Y., Takahashi, M., Nakanishi, H. and Nishizawa, N.K., 2014. Enhanced levels of nicotianamine promote iron accumulation and tolerance to calcareous soil in soybean. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* **22**, 1-8.
- Nozoye, T., Nagasaka, S., Kobayashi, T., Sato, Y., Uozumi, N., Nakanishi, H. and Nishizawa, N.K., 2015. The Phytosiderophore Efflux Transporter TOM2 Is Involved in Metal Transport in Rice. *J Biol Chem.* **290**, 27688-27699.
- Nozoye, T., von Wirén, N., Sato, Y., Higashiyama, T., Nakanishi, H, Nishizawa, N. K., 2019. Characterization of the nicotianamine exporter ENA1 in rice, *Front Plant Sci.*, **10**, 502.
- Bashir, K., Inoue, H., Nagasaka, S., Takahashi, M., Nakanishi, H., Mori, S., Nishizawa, N.K., 2006. Cloning and characterization of deoxymugineic acid synthase genes from graminaceous plants. *J Biol Chem.* **281**, 32395-402.
- Bashir, K., Nozoye, T., Nagasaka, S., Rasheed, S., Miyauchi, N., Seki, M., Nakanishi, H., Nishizawa, N.K., 2017. Paralogs and mutants show that one DMA synthase functions in iron homeostasis in rice. *J Exp Bot.* **68**, 1785-1795.
- Nozoye, T., M. Otani, T. Senoura, H. Nakanishi, N.K. Nishizawa, 2017a. Overexpression of barley nicotianamine synthase 1 confers tolerance in the sweet potato to iron deficiency in calcareous soil. *Plant and Soil* **418**, 75-88.
- Nozoye, T., Aung, M., Masuda, H., Nakanishi, H., Nishizawa, N.K., 2017b. Bioenergy grass [*Erianthus ravennae* (L.) Beauv.] secretes two members of mugineic acid family phytosiderophores which involved in their tolerance to Fe deficiency. *Soil Science and Plant Nutrition* **63**, 543-552.
- Suzuki, M., Nozoye, T., Nagasaka, S., Nakanishi, H., Nishizawa, N.K., Mori, S., 2016. The detection of endogenous 2'-deoxymugineic acid in olives (*Olea europaea* L.) indicates the biosynthesis of mugineic acid family phytosiderophores in non-graminaceous plants. *Soil Science and Plant Nutrition*, **62**, 481-488.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計9件（うち査読付論文 9件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Nozoye Tomoko, von Wiren Nicolaus, Sato Yoshikatsu, Higashiyama Tetsuya, Nakanishi Hiromi, Nishizawa Naoko K.	4. 巻 10
2. 論文標題 Characterization of the Nicotianamine Exporter ENA1 in Rice	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00502	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Kobayashi Takanori, Nozoye Tomoko, Nishizawa Naoko K.	4. 巻 133
2. 論文標題 Iron transport and its regulation in plants	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Free Radical Biology and Medicine	6. 最初と最後の頁 11~20
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.freeradbiomed.2018.10.439	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Nozoye Tomoko	4. 巻 9
2. 論文標題 The Nicotianamine Synthase Gene Is a Useful Candidate for Improving the Nutritional Qualities and Fe-Deficiency Tolerance of Various Crops	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2018.00340	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Nozoye Tomoko, Aung May Sann, Masuda Hiroshi, Nakanishi Hiromi, Nishizawa Naoko K.	4. 巻 63
2. 論文標題 Bioenergy grass [<i>Erianthus ravennae</i> (L.) Beauv.] secretes two members of mugineic acid family phytosiderophores which involved in their tolerance to Fe deficiency	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Soil Science and Plant Nutrition	6. 最初と最後の頁 543~552
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) https://doi.org/10.1080/00380768.2017.1394168	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 T. Nozoye, M. Otani, T. Senoura, H. Nakanishi, N.K. Nishizawa	4. 巻 418
2. 論文標題 Overexpression of barley nicotianamine synthase 1 confers tolerance in the sweet potato to iron deficiency in calcareous soil.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Plant and Soil	6. 最初と最後の頁 75-88
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11104-016-3134-4	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 M. Suzuki, T. Nozoye, S. Nagasaka, H. Nakanishi, N.K. Nishizawa, S. Mori	4. 巻 62
2. 論文標題 The detection of endogenous 2'-deoxymugineic acid in olives (<i>Olea europaea</i> L.) indicates the biosynthesis of mugineic acid family phytosiderophores in non-graminaceous plants.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Soil Science and Plant Nutrition	6. 最初と最後の頁 481-488
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) http://dx.doi.org/10.1080/00380768.2016.1230724	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Tomoko Nozoye, Seiji Nagasaka, Takanori Kobayashi, Yuki Sato, Nobuyuki Uozumi, Hiromi Nakanishi, Naoko K. Nishizawa	4. 巻 290
2. 論文標題 The phytosiderophore efflux transporter TOM2 is involved in metal transport in rice	5. 発行年 2015年
3. 雑誌名 The Journal of Biological Chemistry	6. 最初と最後の頁 27688-27699
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi:10.1074/jbc.M114.635193.	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Bashir Khurram, Nozoye Tomoko, Nagasaka Seiji, Rasheed Sultana, Miyauchi Nanako, Seki Motoaki, Nakanishi Hiromi, Nishizawa Naoko K.	4. 巻 68
2. 論文標題 Paralogs and mutants show that one DMA synthase functions in iron homeostasis in rice	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Botany	6. 最初と最後の頁 1785 ~ 1795
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jxb/erx065	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Aung May Sann, Masuda Hiroshi, Nozoye Tomoko, Kobayashi Takanori, Jeon Jong-Seong, An Gynheung, Nishizawa Naoko K.	4. 巻 10
2. 論文標題 Nicotianamine Synthesis by OsNAS3 Is Important for Mitigating Iron Excess Stress in Rice	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2019.00660	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 -

[学会発表] 計7件(うち招待講演 2件/うち国際学会 3件)

1. 発表者名 Tomoko Nozoye, May Sann Aung, Hiroshi Masuda, Hiromi Nakanishi, Naoko K Nishizawa
2. 発表標題 Analysis of iron uptake strategy in Bioenergy grass [Erianthus ravennae (L.) Beauv.]
3. 学会等名 19th International Symposium on Iron Nutrition and Interaction in Plants (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Tomoko Nozoye, Takeshi Senoura, Suyoen Kim, Yuske Kakei, Michiko Takahashi, Motoyasu Otani, Hiromi Nakanishi, Naoko K. Nishizawa
2. 発表標題 Barley nicotianamine synthase 1 (HvNAS1) gene is useful candidate to improve nutritional qualities and agricultural productivity in soybean and sweet potato
3. 学会等名 XVIII International Plant Nutrition Colloquium (IPNC) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Tomoko Nozoye, Takeshi Senoura, Suyoen Kim, Yuske Kakei, Michiko Takahashi, Motoyasu Otani, Hiromi Nakanishi, Naoko K. Nishizawa
2. 発表標題 Overexpression of barley nicotianamine synthase 1 (HvNAS1) confer tolerance to Fe deficiency on calcareous soil in soybean and sweet potato.
3. 学会等名 18th International Symposium on Iron Nutrition and Interaction in Plants (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 野副 朋子
2. 発表標題 植物の金属キレーターニコチアナミン及びムギネ酸類の分泌機構
3. 学会等名 第40回日本鉄バイオサイエンス学会（招待講演）
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 野副 朋子, von Wiren Nicolaus, 佐藤 良勝, 東山 哲也, 中西 啓仁, 西澤 直子
2. 発表標題 イネのニコチアナミン排出型トランスポーターENA1の植物における機能の解析
3. 学会等名 日本土壌肥料学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 野副 朋子
2. 発表標題 ムギ類の鉄栄養に関わるムギネ酸類研究に関する最近の動向
3. 学会等名 第14回ムギ類研究会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 野副 朋子, von Wiren Nicolaus, 佐藤 良勝, 東山 哲也, 中西 啓仁, 西澤 直子
2. 発表標題 Characterization of the nicotianamine exporter ENA1 in rice
3. 学会等名 第61回植物生理学会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----