

令和 2 年 9 月 10 日現在

機関番号：32683

研究種目：国際共同研究加速基金（国際共同研究強化）

研究期間：2016～2019

課題番号：15KK0286

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（国際共同研究強化）

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 (Fostering Joint International Research)

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） 10,800,000円

渡航期間： 6ヶ月

研究成果の概要（和文）：ドイツLeibniz Institute of Plant Genetics & Crop Plant Research (IPK) von Wiren教授の研究チームとバイロイト大学Clemens,S.教授の研究チームに滞在し、鉄と錯体を形成した状態としていない状態のムギネ酸類を区別して測定する系、Shizosaccharomyces pombeのNA合成酵素を用いて安定同位体窒素¹⁵Nで標識したNA（¹⁵N-NA）を作出する方法を習得した。

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須な元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難溶性三価鉄として存在している。特に土壌pHの高い石灰質土壌では、ほとんどの鉄が水に溶けていないため、生育した植物は深刻な鉄欠乏に陥り、収量は激減する。石灰質土壌は世界の陸地の約30%を占めるが、特に欧米諸国に多く存在している。本研究を行うことにより、実際問題の顕在化している欧米諸国の研究チームと連携して研究を進める体制を構築することができた。

研究成果の概要（英文）：At Prof. von Wiren laboratory of Leibniz Institute of Plant Genetics & Crop Plant Research (IPK) in Germany, the methodology was learned to evaluate the chelate status of the mugineic acid family phytosiderophore and nicotianamine (NA). At Prof. Clemens,S. laboratory of Bayreuth University in Germany, the methodology was learned to produce stable isotope nitrate ¹⁵N labeled NA (¹⁵N-NA) by Shizosaccharomyces pombe.

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

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

(1) 全ての生物にとって必須な元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難溶性三価鉄として存在している。特に土壌 pH の高い石灰質土壌では、鉄の大部分は三価鉄として存在しており、ほとんどが水に溶けていない。石灰質土壌で生育した植物は深刻な鉄欠乏に陥り、収量は激減する。石灰質土壌は世界の陸地の約 30% を占めるが、特に欧米諸国に多く存在している。石灰質土壌でも生育しうる作物を開発するため、世界中の研究者が植物の鉄獲得機構の全容解明を目指して精力的に研究を行ってきた。

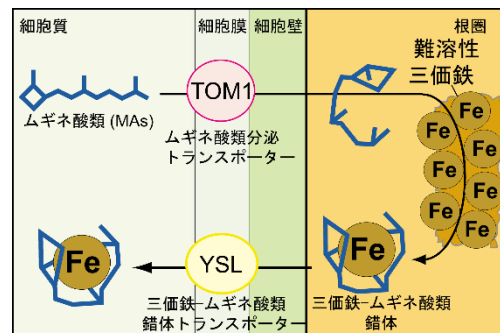


図 1: イネ科植物の鉄獲得機構

(2) 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。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。

(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。この結果は TOM1 や ENA1 のムギネ酸類及び NA の分泌活性を初めて証明したものであり、当該分野のブレークスルーになった。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。これら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、その機能は未知のままであった。

(4) ムギネ酸類はムギネ酸顆粒と名づけられた細胞内の小胞で合成され、小胞輸送により細胞膜付近に輸送された後、小胞から一度細胞内に分泌され、その後 TOM1 により細胞外へと分泌されると推定されている (図 2; Nishizawa and Mori, 1987; Nozoye et al., 2004)。報告者はイネの NA 合成酵素 (NAS) 遺伝子 *OsNAS2* と緑色蛍光タンパク質 *sGFP* との融合遺伝子をイネに導入し、*OsNAS2-sGFP* 融合タンパク質がイネの根細胞において細胞内をダイナミックに動く顆粒に局在することを明らかにした (Nozoye et al., 2014a)。これによりイネでは少なくとも NA 合成までは顆粒で行われていると考えられた。また、NAS に存在する二つの細胞内小胞輸送モチーフ、ダイロイシンモチーフとチロシンモチーフがそれぞれ顆粒への局在あるいは顆粒の動きに必要なことを示した。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。報告者は双子葉植物であるシロイヌナズナの全てのニコチアナミン合成酵素 *AtNASs* の細胞内局在を調べたが、いずれも細胞質に一樣に局在し、顆粒状の局在は見られなかった (Nozoye et al., 2014b)。この結果から、双子葉植物の NA 合成はイネ科植物とは異なり、顆粒で行われるのではないことが示唆された。

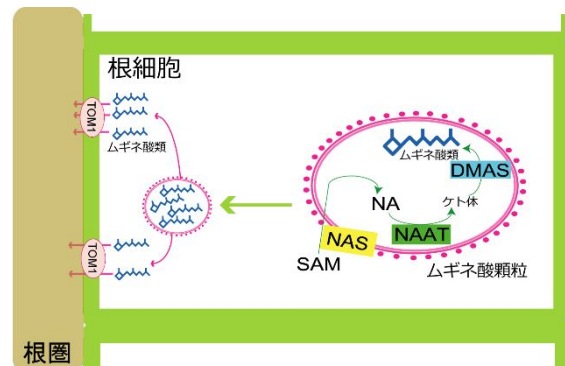


図 2: ムギネ酸顆粒の細胞内小胞輸送モデル
ムギネ酸類生合成酵素 (SAM:S-アデノシルメチオニン;NAS:ニコチアナミン合成酵素;NAAT:ニコチアナミンアミノ基転移酵素;DMAS:デオキシムギネ酸合成酵素)

報告者はイネでは NAS の顆粒への局在および顆粒の動きが植物の鉄栄養の恒常性維持に関与している可能性を見出した。*OsNAS2-sGFP* 導入イネでは NA が高蓄積し、鉄欠乏誘導性遺伝子群が鉄十分条件にも高発現していた。一方、チロシンモチーフ変異型 *OsNAS2-sGFP* 導入イネでは融合タンパク質に活性があるにも関わらず、NA の高蓄積は認められず、鉄恒常性にも変化は認められなかった。以上から、イネではムギネ酸類や NA が顆粒で合成され、細胞内小胞輸送機構が関与する小胞輸送により細胞内の適切な場所へ輸送されることが、鉄の恒常性維持に必要なと考えられた。ムギネ酸顆粒の小胞輸送に関わる分子の同定は、ムギネ酸類の分泌機構のみならず、ムギネ酸類や NA を介した鉄恒常性維持の分子メカニズム解明の突破口となる事が期待された。

2. 研究の目的

(1) ムギネ酸類は、土壌中から必須元素である鉄を獲得するためにイネ科植物が根から分泌す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、植物体内や細胞内の鉄の移行や輸送も担う。また、植物体内における鉄欠乏シグナル伝達物質として鉄恒常性維持にも関与すると考えられ注目されている。植物体内・細胞内のムギネ酸類や NA の移行・輸送は分子レベルで厳密に制御されていると考えられるが、その分子機構は大部分が未知のままである。本研究はムギネ酸類及び 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

解析と、ムギネ酸類生成の場合であると推定されるムギネ酸類の解析を行う。ムギネ酸類及び NA の植物体内・細胞内における移行・輸送機構を分子レベルで解明し、植物におけるムギネ酸類や NA を介した鉄の移行・輸送、鉄恒常性維持機構を理解することを目的とした。

(2) 石灰質土壌で生育した植物は深刻な鉄欠乏に陥り、収量は激減する。石灰質土壌は世界の陸地の約 30% を占めるが、特に欧米諸国に多く存在している。本研究で対象としている 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及び NA の輸送を介して鉄の移行・輸送に関与するトランスポーターである。TOM・ENA ファミリーの機能解析は基礎科学的な重要性に加えて、幅広く応用面でも発展できることが期待されるため、実際問題の顕在化している欧米諸国の研究チームと連携して研究を進めることが必要不可欠である。本研究を行うことにより、ムギネ酸類や NA の分泌型トランスポーターの解析技術を向上するだけでなく、これまで競争関係にあった研究機関との連携関係を構築することも目指す。

3. 研究の方法

TOM・ENA ファミリーの機能解析によりムギネ酸類や NA の体内及び細胞内での移行機構を調べるためには、ムギネ酸類・NA の微量分析技術やムギネ酸類や NA を可視化する技術が必要である。本研究により、ドイツの 2 つの研究施設において以下の実験技術について習得した。

(1) ドイツ Leibniz Institute of Plant Genetics & Crop Plant Research (IPK) の von Wirén 教授の研究チームは鉄と錯体を形成した状態としていない状態のムギネ酸類を区別して測定する系を確立している(Xuan et al., 2006)。報告者はムギネ酸類あるいは NA が鉄恒常性の感知に関与していると推定しているが、それはムギネ酸類や NA が鉄と錯体を形成した形態と形成していないフリーの形態を取りうるためであると推測している。*OsNAS2-sGFP* 導入イネはムギネ酸類・NA 含量が高まっており、鉄十分条件で生育した場合でも鉄欠乏誘導性遺伝子群の発現が誘導されている。このイネにおいてフリーの状態が存在するムギネ酸類や NA の割合を計測することで、ムギネ酸類や NA の鉄恒常性維持機構への関わりを考察した。

(2) ドイツバイロイト大学植物生理学研究所 (Department of Plant Physiology, University of Bayreuth) の Clemens, S. 教授の研究チームは *Shizosaccharomyces pombe* の NA 合成酵素を用いて安定同位体窒素 ^{15}N で標識した NA (^{15}N -NA) の作出に成功している(Schmidt et al., 2011)。Clemens, S. 教授らは ^{15}N -NA を内部標準として用いることで植物組織における微量な NA を ultra-performance liquid chromatography / electrospray ionization time-of-flight mass spectrometry (UPLC/ESI-TOF-MS) により測定する方法を確立した。報告者は生化学的手法を用いて放射性同位体 ^{14}C -S-アデノシルメチオニンから ^{14}C -NA 及び ^{14}C -デオキシムギネ酸 (DMA) を合成する系を確立しているが、 ^{14}C は放射性同位体であるために扱いが煩雑である。そこで ^{15}N -NA の合成・精製手法及び、 ^{15}N -NA を用いた NA 微量分析技術を習得し、ENA・TOM ファミリーの植物体内における機能を明らかにすることを目指した。さらに NanoSIMS を用いて細胞内における ^{15}N 標識アミノ酸の局在を調べる技術が東京大学において利用可能である。この技術に応用することで、細胞内における DMA 及び NA の局在を調べた。

4. 研究成果

(1) ESI-MS 法により鉄と錯体を形成した状態としていない状態の DMA 及び NA を区別して測定する系を習得した

ドイツ IPK に 2017 年 4 月～6 月に滞在し、Xuan らの報告したフリーのムギネ酸類を測定する方法にて、報告者の作出したイネの NA 合成酵素 *OsNAS2* と緑色蛍光タンパク質 GFP の融合タンパク質を発現する *OsNAS2-GFP* 形質転換イネ、及び非形質転換の導管液における NA・DMA のキレート状態を測定した。Xuan らの報告した ESI-MS 法は、報告者が IPK に滞在した際には行われておらず、系を確立するところから研究を開始した。IPK は各研究装置に専門のテクニシャンがおり、テクニシャンが責任を持って実験系の確立を行うシステムが存在していた。報告者の実験系についても ESI-MS 装置専任のテクニシャンであった Dr. Moya, Y.A.T. と Dr. Hajirezaei, M.R. の協力の元、実験を進めることができた。*OsNAS2-GFP* 形質転換イネ、及び非形質転換の導管液を採取するため、IPK においてイネの生育を試みたが、日本と比べて緯度が高く気温が低いため、生育が遅く、滞在期間中に十分な導管液の採取が行えなかった。日本で採取した導管液を持参していたため、そちらを用いて分析を行ったところ、金属と錯体を形成していないフリーの状態の NA と DMA を検出することができた。ただ、日本で採取した導管液はサンプル数が少なかったことと、金属と錯体を形成した NA、DMA と、フリーな状態の NA、DMA について、検量線をどのようにひくのかという課題が生じたため、もう少し検討を行う必要がある。

(2) NA 分泌トランスポーター ENA1 は細胞膜だけでなく細胞内の顆粒状構造に局在することを見出した

ニコチアナミン排出型トランスポーターとして単離・同定した ENA1 の植物体内における生理的役割について解析した結果をまとめて論文投稿を行い、受理された (Nozoye et al., 2019)。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、ニコチアナミンを細胞外へ排出することが示されていたが (Nozoye et al., 2011)、植物体における機能は未知のままだった。本研究において、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。ENA1 の細胞内局在を調べるために、sGFP との融合タンパク質の細胞内局在をタマネギの表皮細胞、イネの根細胞において観察した。ENA1-sGFP 融合タンパク質は、主に細胞膜に局在していたが、一部の蛍光シグナルが細胞質に観察された。ドイツ IPK 滞在中に、高感度の共焦点レーザー顕微鏡を用いることにより、ENA1-sGFP 融合タンパク質は細胞質では顆粒状構造に局在していることを見出した。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) ¹⁵N-NA の作出法を習得した

ドイツバイロイト大学に 2017 年 9 月～12 月に滞在し、Clemens 教授の研究チームの開発した緑色蛍光タンパク質とシロイヌナズナの NA 合成酵素の融合遺伝子 *GFP-AtNAS1* を分裂酵母 *S.pombe* に発現させることにより、放射性同位体窒素標識 NA (¹⁵N-NA) を合成する方法を習得した。原料として用いる安定同位体窒素を含む塩化アンモニウムは高額であるが、最も合成量の高い条件は検討されていなかった。そこで、タイムコース実験、及び培地組成の検討を行い、最適な合成条件を見出した。日本に帰国後は東京大学で利用可能な NanoSIMS を用いて、¹⁵N-NA 取り込み実験の条件検討を行った。

(4) 視察

欧州諸国には多数の石灰質土壌が広がっており、その現場を視察することは、鉄欠乏耐性作物を作出する上で非常に重要である。ムギネ酸類はイネ科植物のみが合成するとされている。一方、NA はイネ科植物だけでなくこれまで調べられた全ての植物に存在し、鉄だけでなく亜鉛や銅、マンガンなどの二価金属と結合する。NA は植物体内における金属の輸送や金属の恒常性維持に関与していると考えられている。欧米諸国では作物として特に双子葉植物が重要であるため、NA に着目した研究が精力的に展開されている。欧州諸国では、石灰質土壌における鉄欠乏が深刻な問題となっているため、植物の鉄栄養に関わる研究を行っている研究者同士の関係は密接である。欧州内の多数の研究者の間で数々の共同研究プロジェクトを抱えており、最先端の実験手法を取り入れた研究を展開している。報告者は 2017 年 8 月にスペインサラゴザ大学、イタリアポローニャ大学、オランダワーヘニンゲン大学を、2017 年 9 月にはドイツデュッセルドルフ大学を訪問して、積極的なディスカッションを行った。また、オランダハーグとアムステルダム植物工場を視察した。

(5) 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

全ての生物にとって必須な元素である鉄は土壌中に豊富に存在するが、その大部分が水に溶けにくい難溶性三価鉄として存在している。特に土壌 pH の高い石灰質土壌では、鉄の大部分は三価鉄として存在しており、ほとんどが水に溶けていない。石灰質土壌で生育した植物は深刻な鉄欠乏に陥り、収量は激減する。石灰質土壌は世界の陸地の約 30% を占めるが、特に欧米諸国に多く存在している。石灰質土壌でも生育しうる作物を開発するため、世界中の研究者が植物の鉄獲得機構の全容解明を目指して精力的に研究を行ってきた。ムギネ酸類は、土壌中から鉄を獲得するためにイネ科植物が根から分泌する三価鉄キレーターである。ムギネ酸類や NA は、植物体内及び細胞内における鉄の移行・輸送にも関与する。ムギネ酸類の合成量・分泌量は植物の鉄欠乏耐性能力と正の相関があるため、植物の鉄欠乏耐性を向上するためにはムギネ酸類や NA の移行・輸送機構を理解する必要がある。本研究で対象としている 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及び NA の輸送を介して鉄の移行・輸送に関与するトランスポーターである。TOM・ENA ファミリーの機能解析は基礎科学的な重要性に加えて、幅広く応用面でも発展できることが期待されるため、実際問題の顕在化している欧州諸国の研究チームと連携して研究を進めることが必要不可欠であった。本研究を行うことで、欧州諸国との構築関係を築くことができ、ENA1 についての論文を発表することができた。さらに、国際チームを組み、オンラインジャーナルの *Frontiers in Plant Science* において植物の金属輸送に関わるリサーチトピックを組織することができた。また、本研究では Clemens 教

授の元で ^{15}N -NA を合成・精製し、植物体内における NA・DMA の動態をトレースするための条件検討を行った。また、von Wirén 教授の研究チームと共に CE-coupled MS 分析技術を用いて *OsNAS2-sGFP* 導入イネに存在する NA 及び DMA の形態を調べる実験を習得した。これらの技術は日本においてまだ条件検討を続ける必要があるが、両技術はともに当該分野の最先端の手法であり、これらの技術により TOM/ENA ファミリーを介したムギネ酸類・NA の移行・輸送機構を直接調べることができ、今後の研究の大幅な進展が期待される。

<引用文献>

- Nozoye, T., Nagasaka, S., Kobayashi, T., Takahashi, M., Sato, Y., Sato, Y., Uozumi, N., Nakanishi, H. and Nishizawa, N.K. (2011) Phytosiderophore efflux transporters are crucial for iron acquisition in graminaceous plants. *J. Biol. Chem.*, 286, 5446-5454.
- 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.
- Nishizawa, N. and Mori, S. (1987) The particular vesicle appearing in barley root cells and its relation to mugineic acid secretion. *J. Plant Nutr.*, 10, 1013-1020.
- Nozoye, T., Itai, R.N., Nagasaka, S., Takahashi, M., Nakanishi, H., Mori, S. and Nishizawa, N.K. (2004) Diurnal changes in the expression of genes that participate in phytosiderophore synthesis in rice. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 50, 1125-1131
- Nozoye, T., Nagasaka, S., Bashir, K., Takahashi, M., Kobayashi, T., Nakanishi, H. and Nishizawa, N.K., 2014a. Nicotianamine synthase 2 localizes to the vesicles of iron-deficient rice roots, and its mutation in the YXX ϕ or LL motif causes the disruption of vesicle formation or movement in rice. *Plant J.* 77, 246-260.
- Nozoye, T., Tsunoda, K., Nagasaka, S., Bashir, K., Takahashi, M., Kobayashi, T., Nakanishi, H. and Nishizawa, N.K., 2014b. Rice nicotianamine synthase localizes to particular vesicles for proper function. *Plant Signal Behav.* 4, 9.
- Schmidt, H., Böttcher, C., Trampczynska, A., Clemens, S. (2011) Use of recombinantly produced ^{15}N -labelled nicotianamine for fast and sensitive stable isotope dilution ultra-performance liquid chromatography/electrospray ionization time-of-flight mass spectrometry. *Anal Bioanal Chem.*, 399, 1355-61.
- Xuan, Y., Scheuermann, E.B., Meda, A.R., Hayen, H., von Wirén, N., Weber, G. (2006) Separation and identification of phytosiderophores and their metal complexes in plants by zwitterionic hydrophilic interaction liquid chromatography coupled to electrospray ionization mass spectrometry. *J Chromatogr A.*, 1136, 73-81.
- 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.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4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 オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

〔学会発表〕 計2件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 2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

〔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
主たる渡航先の主たる海外共同研究者	フォンビーレン ニコラス (von Wiren Nicolaus)	I P K・Dept. Physiology & Cell Biology・Professor	
主たる渡航先の主たる海外共同研究者	クレメンス ステファン (Clemens Stephan)	パイロイト大学・Department of Plant Physiology・Professor	