

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 24 日現在

機関番号：23303

研究種目：基盤研究(A)

研究期間：2011～2014

課題番号：23248011

研究課題名(和文)鉄欠乏応答性転写因子のシグナル受容機構

研究課題名(英文)Fe sensing systems by transcription factor IDEF1

研究代表者

西澤 直子(Nishizawa, Naoko)

石川県立大学・生物資源環境学部・教授

研究者番号：70156066

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 37,100,000円

研究成果の概要(和文)：イネの鉄欠乏応答に関与する転写因子IDEF1は、特徴的なドメインを介して二価鉄や亜鉛と直接結合し、これが IDEF1 を介した鉄欠乏の初期応答に必須であることを明らかにした。IDEF1 は鉄および他の二価金属と可逆的に結合することにより、植物体内の鉄栄養条件の変化を感知すると考えられる。また、イネの鉄欠乏応答と鉄の蓄積を共に制御するタンパク質HRZを発見した。HRZは既知の制御因子とは異なるドメイン構造を持ち、異なる機構で鉄欠乏応答と鉄の蓄積に関わると考えられた。既知の鉄関連遺伝子と同時に操作することにより、より優れた鉄欠乏耐性・鉄富化作物の創製が可能になると考えられる。

研究成果の概要(英文)：In order to achieve expressional regulation in response to Fe availability, Fe sensing systems by sensors and signals must exist, but their identity has not been clarified in plants. We proposed that direct Fe binding to expressional regulators is a compelling candidate for the primary Fe sensing in plant cells. IDEF1 is a central transcriptional regulator of graminaceous genes involved in iron uptake and utilization, predominantly during early stages of iron deficiency. IDEF1 directly binds to divalent metals and sense the cellular metal ion balance caused by changes in iron availability. HRZs, novel regulators in rice, and BTS in Arabidopsis bind Fe and Zn, and possess ubiquitination activity. HRZ-knockdown rice plants show Fe efficiency and accumulation, with enhanced expression of Fe utilisation-related genes. HRZs/BTS are E3 ligases and negative regulators of iron deficiency responses in both graminaceous and non-graminaceous plants.

研究分野：植物栄養学・植物細胞工学

キーワード：鉄欠乏 転写因子 IDEF1 HRZ 鉄シグナル 遺伝子制御

1. 研究開始当初の背景

鉄は全ての生物の必須元素であり、植物は土壌から鉄を吸収して生長する。世界の耕地の約 30% を占める石灰質性土壌では、pH が高いために鉄が溶け難く、植物は鉄を吸収できないために鉄欠乏となり生育が阻害され、農業生産性は減少する。一方、過剰な鉄は生体に障害をもたらすため、植物は細胞内の鉄の過不足を感知するメカニズムを備えて、鉄の吸収と代謝を厳密に制御し、生体内の鉄のホメオスタシスを維持している。植物は鉄栄養に反応して多くの遺伝子の発現を誘導するが、我々はこの遺伝子発現制御機構について分子レベルでの解明を目指して研究を進めた。その結果、鉄欠乏を感知して発現が誘導されるオオムギの遺伝子のプロモーター領域に存在する、ふたつの鉄欠乏応答性シスエレメント、IDE1、IDE2 を世界で最初に同定することに成功した。さらに、これらのシス配列に結合して鉄獲得に関わる遺伝子群の転写を活性化する、ふたつの転写因子 IDEF1、IDEF2 をイネとオオムギから単離した。IDEF1 の発現を強化したイネは、pH の高い石灰質土壌における鉄欠乏に耐性であった。IDEF1 と IDEF2 は鉄欠乏応答に関与する多段階の遺伝子制御ネットワークの初期段階を担うことによって、鉄欠乏応答性と耐性を制御することが明らかになった。また、IDEF1 と IDEF2 は共に鉄栄養状態に関わらず恒常的に存在することから、鉄欠乏に反応する遺伝子発現のマスタースイッチとして働くと考えられた。しかしこの制御機構の根本となる鉄シグナルと鉄センサーの実体は未解明のままであった。

2. 研究の目的

上記のように、植物は鉄栄養に反応して多くの遺伝子の発現を誘導するが、その根本となる鉄シグナルと鉄センサーの実体は未解明であった。イネ科植物とは異なる鉄吸収機構をもつ双子葉植物では、鉄反応に関わる転写因子として FER の存在が報告されているが、この転写因子が相互作用するシスエレメントについては未解明であり、鉄欠乏誘導性遺伝子発現制御の全容は明らかでない。動物では IRP1、IRP2 という 2 種類の mRNA 結合タンパク質が、鉄欠乏時にのみ mRNA の IRE (Iron Responsive Element) に結合することによって安定化し、細胞の鉄代謝を翻訳レベルで調節している。IRP1、IRP2 の鉄による活性制御は、鉄-硫黄クラスターやヘムなどの鉄補欠分子族を介して行われていることが最近明らかになりつつある。鉄代謝制御因子が鉄自身ではなく、鉄のタンパク質への主たる結合様式であるヘム、鉄-硫黄クラスターなどの鉄補欠分子族を介して、鉄濃度の変化を感知している。これに対して前述のように、植物の鉄栄養に関わるタンパク質の発現調節は、mRNA のレベルではなく転写レベルで行われている。従って、鉄濃度の感知機

構も動物とは大きく異なっていることが考えられる。本研究は、植物がどのようにして細胞内の鉄が不足しているか、あるいは過剰であるかを識別する細胞内鉄感知の分子機構を明らかにすることを最終目的とする。そのために、我々がイネ科植物において発見した鉄欠乏応答性転写因子、IDEF1 と IDEF2 のシグナル受容機構を分子レベルで明らかにすることを目指した。また、得られた成果を応用することによって、石灰質土壌における農業生産性の飛躍的な向上をめざすことを目的とした。

3. 研究の方法

IDEF1、IDEF2 は、どのように鉄欠乏を感知しているかを明らかにするために、まず始めに IDEF1、IDEF2 が直接、鉄と相互作用する可能性を検証した。もし、IDEF1、IDEF2 タンパク質が直接鉄と結合することが明らかになり、鉄の有無によって遺伝子発現のスイッチが入るのであれば、一番シンプルな鉄感知機構となり得る。そこで最初に IDEF1、IDEF2 タンパク質が、鉄と結合できるかどうかを確認した。大腸菌で大量に IDEF1、IDEF2 タンパク質を発現させ、二価、三価と鉄の形態を変え、その結合能を確認した。また、IDEF1、IDEF2 タンパク質と相互作用するタンパク質を、Yeast Two Hybrid 法により検索した。その結果、相互作用するタンパク質候補として得られたタンパク質についてさらに解析を進めた。一方、韓国の T-DNA 挿入ラインと Tos 挿入ラインを検索して、鉄欠乏誘導性遺伝子群の発現が変化している変異体を得て詳細に解析した。

4. 研究成果

IDEF1 は N 末端の近くにヒスチジン、アスパラギンの繰り返し配列 (HN 領域) と、その両側にプロリンに富む配列 (P 領域) を持つ。大腸菌から精製したりコンビナントタンパク質を用いた生化学実験の結果、IDEF1 はこの HN 領域と P 領域を介して二価鉄、亜鉛、銅、ニッケルなどの二価金属と結合することが明らかになった。この金属結合ドメインを欠失した IDEF1 を過剰発現する形質転換イネを作製し、IDEF1 の全長を導入したイネとの比較を行った結果、このドメインは IDEF1 を介した鉄欠乏の初期応答に必須であることが明らかになった。以上のことから、IDEF1 は鉄および他の二価金属と可逆的に結合することにより、植物体内の鉄栄養条件の変化を感知して発現制御パターンを「初期応答」から「その後の応答」へと移行するメカニズムを有すると考えられる。さらに、鉄センサー分子が鉄と直接結合するという仮説のもとに研究を進めた結果、転写因子 IDEF1 に加えて、イネの鉄欠乏応答と鉄の蓄積を負に制御するタンパク質 OsHRZ1、OsHRZ2 を発見した。以前からマイクロアレイ法によりイネが鉄欠乏になった時に発現が上昇する遺伝子

群を特定しており、この遺伝子群には、鉄の吸収や利用に関わる既知の遺伝子の他に、機能未知の遺伝子も多く存在した。そこで、これらの中に鉄センサー遺伝子が含まれている可能性を考え、これらの遺伝子がコードすると推定されるタンパク質の配列の中から、鉄と結合する可能性がある配列を探索した。その結果、AK288394、AK068028 という2つのタンパク質に、動物と微生物で鉄を結合することが知られているヘムエリスリンというドメインが存在することを発見した。さらに、この2つのタンパク質には他にも4種類のドメインが存在し、このうちZnフィンガードメインは転写制御などに関わっている可能性が指摘されている。また、RING-フィンガードメインはE3リガーゼ複合体を構成し、タンパク質のコピキチン化を行ってタンパク質の分解や活性を制御する。これらのドメイン構造から、AK288394、AK068028は鉄と結合して遺伝子発現制御を行う分子である可能性が考えられた。そこで、AK288394をOsHRZ1、AK068028をOsHRZ2と命名して解析を進めた。ヘムエリスリンドメインを持つタンパク質は、イネだけでなく多くの植物に見つかり、その一つがシロイヌナズナのBTS(ブルータス)といわれるタンパク質で、このBTSの発現を低下させたシロイヌナズナが鉄欠乏耐性を示すことが以前に報告されていたが、詳細な分子メカニズムは不明のままであった。一方、ヒトのFBXL5タンパク質もヘムエリスリンドメインを持ち、さらにF-ボックスドメインも持っていて、このドメインはRING-フィンガードメインと似た働きによってE3リガーゼ複合体を構成する。この2つのドメインの働きによって、FBXL5は鉄栄養関連遺伝子の発現を制御するヒトの鉄センサー分子であることが報告されている。植物のHRZとヒトのFBXL5は似た機能を持つ鉄センサー分子であることが期待された。また、オーキシン、ジベレリンなど主要な植物ホルモンの受容体関連分子がE3リガーゼ複合体を構成することが近年明らかになっており、生物の様々なセンサータンパク質は、基本的なドメインを巧妙に組み合わせで誕生したものが多くことが推察される。生物における機能分子の進化過程を考察する意味でも非常に興味深い。OsHRZ1、OsHRZ2、BTSタンパク質を大腸菌で作製して精製し、まず、これらのタンパク質が金属と結合するか調べたところ、タンパク質1分子あたり2原子程度の鉄を結合することが明らかとなった。また、意外なことに鉄だけでなく同程度の量の亜鉛とも結合した。いくつかのドメインを削ったタンパク質で実験を行ったところ、鉄と亜鉛は主にヘムエリスリンドメインと結合していることが判明し、植物のヘムエリスリンドメインが実際に鉄(および亜鉛)と結合することが世界で初めて実証された。次に、OsHRZ1、OsHRZ2、BTSタンパク質のコピキチン化活性を調べたところ、これらのタンパク

質はコピキチン化活性を持つことが世界で初めて証明された。この活性にはヘムエリスリンドメインは必要ないことも確認された。おそらくRING-フィンガードメインが活性を持っていると推定される。さらに、RNA干渉法によりOsHRZ1、OsHRZ2の遺伝子発現を低下させた形質転換イネ(HRZノックダウンイネ)を作成し、鉄を除いた水耕液で栽培したところ、非形質転換イネよりも葉の黄化が遅く、鉄欠乏耐性を持つことが明らかとなった。さらに、このイネを石灰質アルカリ土壌のポットに植えて長期的な鉄欠乏耐性を調べたところ、HRZノックダウンイネは非形質転換イネよりも葉の緑色を保ったまま生育し、草丈も高く、種子が実るまで鉄欠乏耐性を保っていた。最終的な種子の収量は、非形質転換イネの1.5倍~2倍程度に上昇した。HRZノックダウンイネは栽培時の鉄栄養条件に関わらず、種子と茎葉に高濃度の鉄を蓄積した。特に、種子(玄米)においては市販の合成培土(鉄十分条件)と石灰質アルカリ土壌(鉄欠乏条件)のポットで栽培したいずれの場合にも、非形質転換イネの2倍~3倍程度の鉄を蓄積した。また、亜鉛も1.3倍~1.5倍程度蓄積した。この形質は、鉄富化作物の創製に非常に有用であると考えられたので、次にこのイネを韓国の隔離圃場で栽培したところ、やはりHRZノックダウンイネは非形質転換イネと比較して玄米に3.8倍もの鉄と1.2倍の亜鉛を蓄積した。また、白米にも2.9倍の鉄と1.2倍の亜鉛を蓄積した。さらに、HRZノックダウンイネの遺伝子発現パターンを調べたところ、HRZノックダウンイネは鉄の吸収と移行に関わることが知られている鉄欠乏誘導性遺伝子のほぼ全てを鉄十分条件でも非常に高いレベルで発現していることが明らかとなった。鉄が十分にある時にはスイッチオフされているはずの遺伝子群が、HRZノックダウンイネではスイッチオンになっているために、多くの鉄を体内に蓄積し、また鉄欠乏に耐性になっていると考えられた。HRZはイネの鉄欠乏応答と鉄蓄積を負に制御する新規因子であることが明らかとなった。HRZはこれまでに知られていた植物の制御因子とは異なるドメイン構造を持っていて、異なるメカニズムで鉄欠乏応答と鉄の蓄積に関わっていると考えられた。このことは鉄制御機構の全容解明に向けて学術的に非常に重要であるだけでなく、既知の鉄関連遺伝子と同時に操作することにより、より優れた鉄欠乏耐性・鉄富化作物の創製が可能になると考えられる。

さらに、鉄の感知に関わる分子を特定することを目的として、鉄十分の水耕栽培条件において鉄欠乏応答性遺伝子が異常な発現を示すT-DNA挿入イネ変異体を探索した。その結果、多くの鉄欠乏誘導性遺伝子の発現が野生型と比べて低下した変異体を単離した。この変異体はアコニターゼをコードする遺伝子座(OsACO1)にT-DNAがヘテロ型で挿入され

ており、*OsAC01* の発現量は野生型の約半分に減少していた。T-DNA 挿入イネとは対照的に、*OsAC01* の過剰発現イネは多くの鉄欠乏誘導性遺伝子の発現が野生型と比べて上昇していた。*OsAC01* は前述の動物の細胞質型アコニターゼである Iron Regulatory Proteins (IRP) と相溶性が高い。大腸菌発現タンパク質を用いた実験によって *OsAC01* も RNA 結合能を有することが明らかとなった。植物のアコニターゼタンパク質は RNA との結合を介して鉄欠乏応答性遺伝子の発現応答に関与している可能性がある。

すべての生物にとって鉄は必須元素である。あらゆる生命の根幹に関わる鉄代謝制御の研究は、農学のみならず、医学・生物学の諸分野にまたがる広い領域であり、バイオマスエネルギー増産、二酸化炭素吸収による地球温暖化の防止等への貢献だけでなく、ヒトの健康への貢献までを含めた幅広い応用研究への発展が期待される。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計52件)

Kobayashi T, Nishizawa NK.

Intracellular iron sensing by the direct binding of iron to regulators. *Frontiers in Plant Science*, 6: 155. 2015. 査読有

DOI: 10.3389/fpls.2015.00155

Ogo Y, Kakei Y, Itai RN, Kobayashi T, Nakanishi H, Nishizawa NK. Tissue-specific transcriptional profiling of iron-deficient and cadmium-stressed rice using laser capture microdissection. *Plant Signaling & Behavior*, 9(8): e29427. 2014. 査読有
DOI: 10.4161/psb.29427

Nozoye T, Kim S, Kakei Y, Takahashi M, Nakanishi H, Nishizawa NK. Enhanced levels of nicotianamine promote iron accumulation and tolerance to calcareous soil in soybean. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 78: 1677-1684. 2014. 査読有

DOI:10.1080/09168451.2014.936350

Zhang L, Itai RN, Yamakawa T, Nakanishi H, Nishizawa NK, Kobayashi T. The Bowman-Birk trypsin inhibitor IBP1 interacts with and prevents degradation of IDEF1 in rice. *Plant Molecular Biology Reporter*, 32 (4): 841-851. 2014. 査読有

DOI:10.1007/s11105-013-0695-8

Kobayashi T, Itai RN, Nishizawa NK. Iron deficiency responses in rice roots. *Rice*, 7:27. 2014. 査読有

DOI:10.1186/s12284-014-0027-0

Kobayashi T, Nishizawa NK. Iron sensors and signals in response to iron deficiency. *Plant Science*, 224, 36-43. 2014. 査読有

DOI:org/10.1016/j.plantsci.2014.04.002

Nozoye T, Nakanishi H, Nishizawa NK. Characterizing the Crucial Components of Iron Homeostasis in the Maize Mutants *ys1* and *ys3*. *PLOS ONE*, 8(5): e625. 2013. 査読有

DOI:10.1371/journal.pone.0062567

Itai RN, Ogo Y, Kobayashi T, Nakanishi H, Nishizawa NK. Rice genes involved in phytosiderophore biosynthesis are synchronously regulated during the early stages of iron deficiency in roots. *Rice*, 6:16. 2013. 査読有

DOI: 10.1186/1939-8433-6-16

Kakei Y, Ogo Y, Itai RN, Kobayashi T, Yamakawa T, Nakanishi H, Nishizawa NK. Development of a novel prediction method of cis-elements to hypothesize collaborative functions of cis-element pairs in iron-deficient rice. *Rice*, 6:22. 2013. 査読有

DOI:10.1186/1939-8433-6-22

Bashir K, Takahashi R, Akhtar S, Ishimaru Y, Nakanishi H, Nishizawa NK. The knockdown of *OsVIT2* and *MIT* affects iron localization in rice seed. *Rice*, 6:31. 2013. 査読有

DOI:10.1186/1939-8433-6-31

Kobayashi T, Nagasaka S, Senoura T, Itai RN, Nakanishi H, Nishizawa NK. Iron-binding haemerythrin RING ubiquitin ligases regulate plant iron responses and accumulation. *Nature communications*, 4:2792. 2013. 査読有
DOI: 10.1038/ncomms3792

Bashir K, Nozoye T, Ishimaru Y, Nakanishi H, Nishizawa NK. Exploiting new tools for iron bio-fortification of rice. *Biotechnology Advances* 31:8, 1624-1633. 2013. 査読有

DOI: 10.1016/j.biotechadv.2013.08.012

Schroeder JI, Delhaize E, Frommer WB, Guerinot ML, Harrison MJ, Herrera-Estrella L, Horie T, Kochian L, Munns R, Nishizawa NK, Tsay YF, Sanders D. Using membrane transporters to improve crops for sustainable food production. *Nature*, 497: 60-66. 2013. 査読有

DOI:10.1038/nature11909

Masuda H, Aung MS, Nishizawa NK. Iron biofortification of rice using different transgenic approaches. *Rice*, 6:40. 2013. 査読有

DOI:10.1186/1939-8433-6-40

Kobayashi T, Nishizawa NK. Iron Uptake, Translocation, and Regulation in Higher Plants. The Annual Review of Plant Biology, 63: 131-152. 2012. 査読有

Doi:10.1146/annurev-arplant-042811-105522

Kakei Y, Ishimaru Y, Kobayashi T, Yamakawa T, Nakanishi H, Nishizawa NK. OsYSL16 plays a role in the allocation of iron. Plant Molecular Biology, 79(6): 583-94. 2012. 査読有

DOI: 10.1007/s11103-012-9930-1

Masuda H, Ishimaru Y, Aung MS, Kobayashi T, Kakei Y, Takahashi M, Higuchi K, Nakanishi H, Nishizawa NK. Iron biofortification in rice by the introduction of multiple genes involved in iron nutrition. Scientific Reports, 2: 543. 2012. 査読有

Doi:10.1038/srep00543

Kobayashi T, Nakanishi Itai R, Aung MS, Senoura T, Nakanishi H, Nishizawa NK. The rice transcription factor IDEF1 directly binds to iron and other divalent metals for sensing cellular iron status. The Plant Journal, 61: 81-91. 2012. 査読有

DOI: 10.1111/j.1365-313X.2011.04772.x

Nozoye T, Nagasaka S, Kobayashi T, Takahashi M, Sato Y, Sato Y, Uozumi N, Nakanishi H, Nishizawa NK. Phytosiderophore Efflux Transporters Are Crucial for Iron Acquisition in Gramineous Plants. The Journal of Biological Chemistry, 286: 5446-5454. 2011. 査読有

DOI:10.1074/jbc.M110.180026

Ogo Y, Nakanishi Itai R, Kobayashi T, Aung MS, Nakanishi H, Nishizawa NK. OsIRO2 is responsible for iron utilization in rice and improves growth and yield in calcareous soil. Plant Molecular Biology, 75: 593-605. 2011. 査読有

DOI:10.1007/s11103-011-9752-6

- ⑳ Ishimaru Y, Kakei Y, Shimo H, Bashir K, Nakanishi H, Nishizawa NK, Sato Y, Sato Y, Uozumi N. A Rice Phenolic Efflux Transporter Is Essential for Solubilizing Precipitated Apoplasmic Iron in the Plant Stele. The Journal of Biological Chemistry, 286(28): 24649-24655. 2011. 査読有

DOI:10.1074/jbc.M111.221168

- ㉑ Bashir K, Ishimaru Y, Shimo H, Nagasaka S, Fujimoto M, Takanashi H, Tsutsumi N, An G, Nakanishi H, Nishizawa NK. The rice mitochondrial iron transporter is

essential for plant growth. Nature Communications, issue May 24. 2011. (オンライン版). 査読有

DOI:10.1038/ncomms1326

[学会発表](計108件)

西澤直子、森敏. イネ科植物の鉄栄養に関わる分子機構の解明と育種への応用. 第38回日本鉄バイオサイエンス学会(招待講演). 2014.9.6.(仙台国際センター)

Naoko K. Nishizawa. Improving rice plants tolerant to low iron availability in calcareous soils for sustainable food production. the 12th International Symposium on Rice Functional Genomics (ISRFG) (招待講演). 2014.11.17.(ツーソン・アメリカ)

Naoko K. Nishizawa. Iron-binding transcription factor IDEF1 and Iron-binding haemerythrin RING ubiquitin ligases regulate plant iron responses. Cold Spring Harbor Asia Conferences (招待講演). 2014.4.21-25.(蘇州・中国)

Takanori Kobayashi, Seiji Nagasaka, Takeshi Senoura, Reiko Nakanishi Itai, Hiromi Nakanishi, Naoko K. Nishizawa. Regulation of iron deficiency response and possible iron sensing by iron-binding RING ubiquitin ligases OsHRZ1 and OsHRZ2. 17th International Symposium on Iron Nutrition and Interactions in Plants (ISINIP2014). 2014.7.8.(ガテスレーベン・ドイツ)

瀬野浦武志、小林高範、中西啓仁、西澤直子. アコニターゼ遺伝子と鉄欠乏誘導性遺伝子の発現相関. 日本土壌肥料学会2014年度東京大会. 2014.9.9-11.(東京農工大学)

Takeshi Senoura, Takanori Kobayashi, Hiromi Nakanishi, Naoko K. Nishizawa. Possible contribution of aconitase protein to iron sensing in rice. 17th International Symposium on Iron Nutrition and Interactions in Plants (ISINIP2014). 2014.7.6-10.(ガテスレーベン・ドイツ)

Takanori Kobayashi, Reiko Nakanishi Itai, Takeshi Senoura, Hiromi Nakanishi, Naoko K. Nishizawa. Sensing iron and regulation of iron homeostasis in rice. 11th International Symposium on Rice Functional Genomics (11th ISRFG) (招待講演). 2013.11.21.(ニューデリー・インド)

小林高範、長坂征治、板井玲子、中西啓仁、瀬野浦武志、西澤直子. 植物の鉄欠乏耐性と鉄蓄積を制御する新規鉄結合因子. 第37回日本鉄バイオサイエンス学会学術集会. 2013.9.7.(JA共済ビルカンファレンスホール・東京都)

小林高範、長坂征治、瀬野浦武志、板井玲子、中西啓仁、西澤直子．鉄結合性RING-finger タンパク質 OsHRZ による鉄欠乏応答と鉄蓄積の制御．日本植物生理学会第 55 回年会．2014.3.19．(富山大学) Kobayashi T, Nagasaka S, Senoura T, Itai R.N, Nakanishi H, Nishizawa N. K. Regulation of plant iron response and accumulation by iron-binding regulators. Fifth Congress of the International Biolron Society Biennial World Meeting (Biolron 2013). 2013. 4.15．(ロンドン・イギリス)

Lixia Zhang, Reiko Nakanishi Itai, Takashi Yamakawa, Hiromi Nakanishi, Naoko K. Nishizawa, Takanori Kobayashi. The Bowman-Birk trypsin inhibitor IBP1 interacts with and prevents degradation of IDEF1 in rice．日本植物生理学会第 55 回年会．2014.3.18-20．(富山大学)

Tomoko Nozoye, Hiromi Nakanishi, Naoko K. Nishizawa. Transcriptomic analyses of maize ys1 and ys3 mutants reveal maize iron homeostasis. the 17th International Plant Nutrition Colloquium (IPNC). 2013.8.19-22．(イスタンブール・トルコ)

Takanori Kobayashi, Hiromi Nakanishi, Naoko K. Nishizawa. Iron deficiency signaling mechanisms. 16th International Symposium on Iron Nutrition and Interactions in Plants (16th ISINIP)(招待講演)．2012.6.19．(アマースト・アメリカ)

西澤直子．植物のストレス耐性の基礎研究から応用への展開．日本植物細胞分子生物学会 2012 年度奈良大会シンポジウム (招待講演)．2012.8.3．(奈良先端科学技術大学院大学)

西澤直子．食料と環境への貢献を目指した作物の創出．日本学術会議市民公開シンポジウム 農学・食料科学が創る安全・安心な社会～人類生存基盤のための科学・技術～．2012.8.7．(北海道大学)

Nozoye T, Nagasaka S, Kobayashi T, Takahashi M, Sato Y, Uozumi N, Nakanishi H, Nishizawa NK. Identification of the efflux transporters of mugineic acid phytosiderophores and nicotianamine in graminaceous plants. 16th International Symposium on Iron Nutrition and Interactions in Plants (16th ISINIP). 2012.6.18．(アマースト・アメリカ)

Kobayashi T, Nakanishi Itai R, Aung MS, Senoura T, Nakanishi H, Nishizawa NK. Mechanism of iron sensing by novel metal-binding domains of the transcription factor IDEF1. 16th

International Symposium on Iron Nutrition and Interactions in Plants (16th ISINIP). 2012.6.17-21．(アマースト・アメリカ)

Naoko Nishizawa. Novel transporters crucial for iron nutrition in rice. International symposium of rice functional genomics (9th ISRFG) (招待講演)．2011.11.7．(台北・台湾)

小林高範、板井玲子、アウンメイサン、瀬野浦武志、中西啓仁、西澤直子．転写因子 IDEF1 の新規鉄結合ドメインによる鉄栄養感知機構．第 53 回日本植物生理学会年会．2012.3.19．(京都産業大学)

Kobayashi T, Nakanishi Itai R, Ogo Y, Aung MS, Senoura T, Nakanishi H, Nishizawa NK. Mechanism of sensing iron by plant transcription factor IDEF1. Fourth Congress of the International Biolron Society Biennial World Meeting (Biolron 2011). 2011.5.23．(バンクーバー・カナダ)

⑲ 小林高範、板井玲子、アウンメイサン、瀬野浦武志、中西啓仁、西澤直子．転写因子 IDEF1 の新規ドメインによる鉄感知機構．日本土壌肥料学会 2011 年度つくば大会．2011.8.8-10．(つくば)

⑳ Nishizawa NK. Crucial role of rice mitochondrial iron transporter, MIT, in plant growth. Fourth Congress of the International Biolron Society Biennial World Meeting (Biolron 2011). 2011. 5.22-26．(バンクーバー・カナダ)

㉑ Kobayashi T, Nakanishi Itai R, Aung MS, Senoura T, Nakanishi H, Nishizawa NK. Iron sensing by novel metal-binding domains of the transcription factor IDEF1. International symposium of rice functional genomics (9th ISRFG). 2011. 11.7-9．(台北・台湾)

〔図書〕(計 1 件)

森 敏、西澤直子．NPO 法人・WINEP (植物鉄栄養研究会) ムギネ酸研究の軌跡、2014、267

〔その他〕

ホームページ等

<http://www001.upp.so-net.ne.jp/clairmont/pct/index.html>

6．研究組織

(1) 研究代表者

西澤直子 (Nishizawa, Naoko)

石川県立大学・生物資源環境学部・教授

研究者番号：70156066