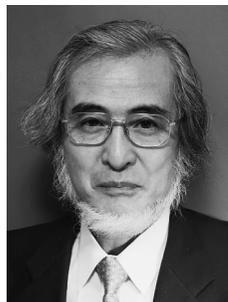


日本学士院賞 受賞者

森^{もり}

敏^{さとし}



専攻学科目

植物栄養学

生年 月 略 歴

昭和一六年一〇月

昭和三九年 三月

同 四一年 三月

同 四一年 四月

同 五五年 一月

平成 三年 二月

同 六年 六月

同 一四年 四月

同 一五年 六月

東京大学農学部農芸化学科卒業

東京大学大学院農学系研究科修士課程修了

東京大学農学部助手

農学博士

東京大学農学部助教

東京大学大学院農学生命科学研究科教授

大学評価・学位授与機構評価研究部教授（併任、平成一九年三月まで）

東京大学名誉教授

日本学士院賞 受賞者

西澤直子



専攻学 科目	生 年 月	略 歴	
植物栄養学	昭和二〇年 八月		東京大学農学部農芸化学科卒業
	昭和四三年 三月		東京大学大学院農学系研究科博士課程修了
	同 四八年 三月		農学博士
	同 四八年 三月		東京大学農学部助手
	同 五七年 九月		米国ロックフェラー大学植物分子生物学研究室研究員
	平成 七年 二月		東京大学大学院農学系研究科講師
	同 八年 六月		東京大学大学院農学生命科学研究科教授
	同 九年 四月		石川県立大学生物資源工学研究所教授（現在に至る）
	同 二一年 四月		東京大学名誉教授
	同 二二年 六月		

農学博士森 敏氏及び農学博士西澤直子
氏の「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」(共同研究)
に対する授賞審査要旨

一九七八年に高城成一(一九二五〜二〇〇八)は独自の観察にも
とづき、オオムギの根が分泌する、三価鉄をキレート化して土壤中
の鉄を可溶化する新規物質としてムギネ酸を発見した。これを契機
に、イネ科植物は自ら分泌するムギネ酸類を介して必須元素の鉄を
吸収する全く新しい機構を持つことが強く示唆された。森 敏・西
澤直子両氏は、共同してイネ科植物が独自に進化的に獲得したこの
鉄獲得機構の実態解明に着手した。

まず、ムギネ酸類の前駆体がメチオニンであることを明らかにし
た。次いで、S-アデノシルメチオニン、ニコチアナミン等を経て、
イネ科植物が有する固有のムギネ酸類縁体にある生合成経路を確
定し、さらにニコチアナミン合成酵素、ニコチアナミンアミノ基転
移酵素、デオキシムギネ酸合成酵素、ムギネ酸合成酵素など、各段
階に関与する全ての酵素の遺伝子を単離することによって全生合成

経路を完全に証明した。

ムギネ酸類は顕著な概日リズムを持って日の出直後に根から一気
に根圏に分泌されるが、鉄欠乏誘導性遺伝子の中からムギネ酸類分
泌輸送体の遺伝子 *TOM1* を単離してその機能を同定した。

トウモロコシ突然変異体 *ts1* が「鉄・ムギネ酸類」吸収欠損体であ
ることを解明した後、イネの一八種の「ムギネ酸類・鉄」吸収輸送
体候補、*OsYSL1*〜*18* の全てを単離し、根表皮における「ムギネ酸類・
鉄」吸収に主役を果たす *OsYSL15* や、体内輸送等に関わるその他の
輸送体を同定した。その過程で、*OsYSL2* がムギネ酸類ではなく「鉄
またはマンガン・ニコチアナミン」吸収輸送体として機能している
ことを見出した。この相同遺伝子は、ニコチアナミン合成酵素遺伝
子と合わせて、イネ科以外の植物にも広く分布し、すべての植物に
おいてニコチアナミンが必須金属元素の体内移行やその恒常性維持
に不可欠であり、多面的な機能を有することを明らかにした。この
ようにしてムギネ酸類の合成・分泌・輸送に関わる全ての分子機構
を解明した。

さらに、イネには「 Fe^{2+} ・ムギネ酸類」吸収輸送体に加えて、 Fe^{2+} -
吸収輸送体である *OsIRT1*, *OsIRT2* が存在することを見出し、それ
らが湛水・落水下の水田における還元・酸化状態に適応した進化の
結果と考えられることを示した。また、細胞内で鉄がミトコンドリ

アに取り込まれるための鉄吸収輸送体、MITも同定した。

以上の研究を通じて、イネ科植物の鉄栄養に関わる多数の遺伝子群の発現が鉄欠乏によって顕著に誘導されることを明らかにしているが、それらの遺伝子の上流には特徴的なシス制御配列 IDE1, IDE2 が存在し、さらにこれらに特異的に結合する転写因子 IDEF1, IDEF2, および IDEF1 によって制御される鉄欠乏誘導性転写因子 IRO2 が存在することを見出した。これらの制御因子が、ムギネ酸類の生合成・分泌や、その他の鉄吸収および鉄輸送に関わる多数の遺伝子のカスケード状に制御し、鉄欠乏のシグナルに応答して次々に発現させるといふ鉄欠乏応答の分子機構の全貌を解明した。

イネ科植物における鉄栄養についてのこれらの基礎的知見をもとに、まずムギネ酸類分泌量が少なく石灰質土壌のような高 pH 条件下では鉄欠乏になり易いイネの育種改良への応用に取り組んだ。ムギネ酸類の生合成に関わるオオムギのニコチアミン合成酵素、ニコチアミンアミノ基転移酵素、ムギネ酸合成酵素、イネ転写因子 IRO2, あるいは人工改変酵母遺伝子 *ref1* などの遺伝子を導入することによって、石灰質土壌においても生育が良好な「鉄欠乏耐性イネ」を創製した。また、鉄欠乏から生ずるヒトの貧血症を予防する目的で、白米への鉄輸送、蓄積に関わる遺伝子を組み合わせ導入した「高鉄含有イネ」を創製した。作出したイネ系統の一部につい

ては、野外隔離圃場においてもその特性を検証した。これらのイネ育種に関する実的成果は、世界の石灰質土壌での食糧増産、発展途上国の米食民族の健康増進等に貢献することが期待されている。

以上の森・西澤両氏による業績は、世界に先駆けてイネ科植物が持つ鉄獲得の分子機構の全貌を明らかにしただけでなく、イネ科植物を越えて高等植物の分子レベルでの栄養学的研究に先導的な役割を果たしたものであり、同様の手法はホウ素、ケイ素、亜鉛、マンガン、銅、アルミニウム、カドミウムなどについて、世界的に用いられるにいたっている。ムギネ酸類生合成機構の解明に始まる基礎的な分子レベルの解析から、新しい機能を備えたイネを分子育種して農業の現場に応用するにいたる一連の成果は、植物分子栄養学ともいべき新しい研究分野を切り開いたものであり、*Ann. Rev. of Plant Biology* や *Nature* の PERSPECTIVE 欄などに総説を執筆し、その独創性と先駆性は国際的にもきわめて高く評価されている。

主要論文

△原著論文▽

Mori S, Nishizawa NK. Methionine as a dominant precursor of phytoalexins in Gramineae plants. *Plant and Cell Physiology* 28, 1081-1092 (1987)

Nishizawa NK, Mori S. The particular vesicle appearing in barley root cells and its relation to mugineic acid secretion. *Journal of Plant Nutrition* 10, 1013-1020 (1987)

- Mori S, Nishizawa NK. **Identification of barley chromosome No. 4, possible encoder of genes of mugineic acid synthesis from 2-deoxymugineic acid using wheat-barley addition lines.** *Plant and Cell Physiology* 30, 1057-1061 (1989)
- Shojima S, Nishizawa NK, Fushiya S, Nozoe S, Iritane T, Mori S. **Biosynthesis of phytosiderophores: In vitro biosynthesis of 2-deoxymugineic acid from L-methionine and nicotianamine.** *Plant Physiology* 93, 1497-1503 (1990)
- Mori S, Nishizawa NK, Fujigaki J. **Identification of rye chromosome 5R as a carrier of the genes for mugineic acid synthetase and 3-hydroxymugineic acid synthetase using wheat-rye addition lines.** *Japanese Journal of Genetics* 65, 343-352 (1990)
- von Wirén N, Mori S, Maschner H, Röhnheld V. **Iron inefficiency in maize mutant *ysl* (*Zea mays* L. cv Yellow-Stripe) is caused by a defect in uptake of iron phytosiderophores.** *Plant Physiology* 106, 71-77 (1994)
- Higuchi K, Suzuki K, Nakanishi H, Yamaguchi H, Nishizawa NK, Mori S. **Cloning of nicotianamine synthase genes, novel genes involved in the biosynthesis of phytosiderophores.** *Plant Physiology* 119, 471-480 (1999)
- Takahashi M, Yamaguchi H, Nakanishi H, Shioiri T, Nishizawa NK, Mori S. **Cloning two genes for nicotianamine aminotransferase, a critical enzyme in iron acquisition (Strategy II) in graminaceous plants.** *Plant Physiology* 121, 947-956 (1999)
- Nakanishi H, Yamaguchi H, Sasakuma T, Nishizawa NK, Mori S. **Two dioxygenase genes, *Idc3* and *Idc2*, from *Hordeum vulgare* are involved in the biosynthesis of mugineic acid family phytosiderophores.** *Plant Molecular Biology* 44, 199-207 (2000)
- Kobayashi T, Nakanishi H, Takahashi M, Kawasaki S, Nishizawa NK, Mori S. **In vivo evidence that *Idc3* from *Hordeum vulgare* encodes a dioxygenase that converts 2-deoxymugineic acid to mugineic acid in transgenic rice.** *Planta* 212, 864-871 (2001)
- Takahashi M, Nakanishi H, Kawasaki S, Nishizawa NK, Mori S. **Enhanced tolerance of rice to low iron availability in alkaline soils using barley nicotianamine amino-transferase genes.** *Nature Biotechnology* 19, 466-469 (2001)
- Takahashi M, Terada Y, Nakai I, Nakanishi H, Yoshimura E, Mori S, Nishizawa NK. **Role of nicotianamine in the intracellular delivery of metals and plant reproductive development.** *Plant Cell* 15, 1263-1280 (2003)
- Kobayashi T, Nakayama Y, Itai RN, Nakanishi H, Yoshihara T, Mori S, Nishizawa NK. **Identification of novel cis-acting elements, IDE1 and IDE2, of the barley *ID52* gene promoter conferring iron-deficiency-inducible, root-specific expression in heterologous tobacco plants.** *Plant Journal* 36, 780-793 (2003)
- Koike S, Inoue H, Mizuno D, Takahashi M, Nakanishi H, Mori S, Nishizawa NK. **OSYS12 is a rice metal-nicotianamine transporter that is regulated by iron and expressed in the phloem.** *Plant Journal* 39, 415-424 (2004)
- Kim S, Takahashi T, Higuchi K, Tsunoda K, Nakanishi H, Yoshimura E, Mori S, Nishizawa NK. **Increased nicotianamine biosynthesis confers enhanced tolerance of high levels of metals, in particular nickel, to plants.** *Plant and Cell Physiology* 46, 1809-1818 (2005)
- Bashir K, Inoue H, Nagasaka S, Takahashi M, Nakanishi H, Mori S, Nishizawa NK. **Cloning and characterization of deoxymugineic acid synthase genes from graminaceous plants.** *Journal of Biological Chemistry* 43, 32395-32402 (2006)
- Kobayashi T, Ogo Y, Itai RN, Nakanishi H, Takahashi M, Mori S, Nishizawa NK. **The transcription factor IDE1 regulates the response to and tolerance of iron deficiency in plants.** *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104, 19150-19155 (2007)
- Ogo Y, Itai RN, Nakanishi H, Kobayashi T, Takahashi M, Mori S, Nishizawa NK. **The rice bHLH protein OSIRO2 is an essential regulator of the genes involved in Fe uptake under Fe-deficient conditions.** *Plant Journal* 51, 366-377 (2007)
- Ishiharu Y, Kim S, Tsukamoto T, Oki H, Kobayashi T, Watanabe S, Matsubashi S, Takahashi M, Nakanishi H, Mori S, Nishizawa NK. **Mutational reconstructed ferric chelate reductase confers enhanced tolerance in rice to iron deficiency in calcareous soil.** *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104, 7373-

- 7378 (2007)
- Ogo Y, Kobayashi T, Irai RN, Nakanishi H, Kakei Y, Takahashi M, Toki S, Mori S, Nishizawa NK. **A novel transcription factor IDEF2 that recognizes the iron deficiency-responsive element 2 regulates the genes involved in iron homeostasis in plants.** *Journal of Biological Chemistry* 283, 13407-13417 (2008)
- Suzuki M, Morikawa CK, Nakanishi H, Takahashi M, Saigusa M, Mori S, Nishizawa NK. **Transgenic rice lines that include barley genes have increased tolerance to low iron availability in a calcareous paddy soil.** *Soil Science and Plant Nutrition* 54, 77-85 (2008)
- Tsukamoto T, Nakanishi H, Uchida H, Watanabe S, Matsubashi S, Mori S, Nishizawa NK. **⁵⁵Fe translocation in barley as monitored by a positron emitting tracer imaging system (PETIS): evidence for the direct translocation of Fe from roots to young leaves via phloem.** *Plant and Cell Physiology* 50, 48-57 (2009)
- Inoue H, Kobayashi T, Nozoye N, Takahashi M, Kakei Y, Suzuki K, Nakazono M, Nakanishi H, Mori S, Nishizawa NK. **Rice OsYSL15 is an iron-regulated iron (III)-deoxymugineic acid transporter expressed in the roots and is essential for iron uptake in early growth of the seedlings.** *Journal of Biological Chemistry* 284, 3470-3479 (2009)
- Lee S, Leon US, Lee SJ, Kim YK, Persson DP, Husted S, Schjorring JK, Kakei Y, Masuda H, Nishizawa NK, An G. **Iron fortification of rice seeds through activation of the nicotianamine synthase gene.** *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 106, 22014-22019 (2009)
- Bashir K, Ishimaru Y, Shimoto H, Nagasaka S, Fujimoto M, Takahashi H, Tsutsumi N, An G, Nakanishi H, Nishizawa NK. **The rice mitochondrial iron transporter is essential for plant growth.** *Nature Communications* 2, 322, issue May 24 (2011)
- 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 graminaceous plants.** *Journal of Biological Chemistry* 286, 5446-5454 (2011)
- Ogo Y, Irai RN, 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)
- Kobayashi T, Irai RN, 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.** *Plant Journal* 69, 81-91 (2012)
- 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 (Nature publishing group)* 2, 543-550 (2012)
- Nozoye T, Nakanishi H and Nishizawa NK. **Characterizing the crucial components of iron homeostasis in the maize mutants *ysl* and *ys3*.** *PLoS ONE* 8, published online 8 May, doi:10.1371/journal.pone.0062567 (2013)
- Kobayashi T, Nagasaka S, Senoura T, Irai RN, Nakanishi H, Nishizawa NK. **Iron-binding haemerythrin RING ubiquitin ligases regulate plant iron responses and accumulation.** *Nature Communications* 4, 2792, issue Nov 20 (2013)

< 雑語 >

- Mori S. **Mechanisms of iron acquisition by graminaceous (Strategy II) plants.** *In* Biochemistry of Metal Micronutrients in the Rhizosphere (eds. by Manthey JA, Crowley DE and Luster DG), Lewis Publishers. (1994)
- Kobayashi K, Nishizawa NK. **Iron Uptake, Translocation, and Regulation in Higher Plants.** *Annual Review of Plant Biology* 63, 131-152 (2012)
- Schroeder JI, Delhaize E, Frommer WB, Guerriot ML, Harrison MJ, Herrera-Estrella L, Horie T, Kochian LV, Munns R, Nishizawa NK, Tsay Y-F, Sanders D. **Using membrane transporters to improve crops for sustainable food production.** *Nature* 497, 60-66 (2013)