

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 23 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(A)

研究期間：2011～2013

課題番号：23247010

研究課題名(和文) 魚類の海水適応を支配する脳と腸の内分泌関連

研究課題名(英文) Endocrine interaction of brain and gut that governs seawater adaptation in fishes

研究代表者

竹井 祥郎 (Takei, Yoshio)

東京大学・大気海洋研究所・教授

研究者番号：10129249

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 37,500,000円、(間接経費) 11,250,000円

研究成果の概要(和文)：海水より低い体液浸透圧をもつ真骨魚にとって、飲水とそれに続く腸での水吸収は、脱水環境である海洋に適応するために必須である。申請者は、淡水と海水双方によく適応できるウナギを用いて、次世代シーケンサーを用いたトランスクリプトーム解析により、脳(飲水調節部位)と腸(吸収調節部位)で発現しており、海水に移行させると発現が上昇する新規ホルモン遺伝子を発見し、2つの器官がホルモンを通して互いに協調していることを見つけた。今後は、これら遺伝子を腸や脳で器官特異的にノックダウンして、海水適応の鍵を握る遺伝子を同定する。本研究は、ホルモンを介した脳と腸のクロストークを明らかにした世界でも初めての研究である。

研究成果の概要(英文)：Marine teleosts drink copiously and absorb 90% of ingested seawater by the intestine to cope with osmotic dehydration. Thus, drinking and subsequent absorption of water by the intestine is essential to survive in hyperosmotic marine environment. The transcriptome analyses showed that the brain (regulatory site for drinking) and the gut (regulatory site for absorption) express several hormone genes and their expression is upregulated after transfer of eels to seawater. Furthermore, the brain and the gut interact with each other by regulating drinking and intestinal absorption through blood stream or via innervated nerves. We are currently performing tissue-specific knockdown of such important genes in medaka to evaluate their roles in seawater adaptation. This is the first study that demonstrate interactions between brain and gut via hormones for seawater adaptation.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学、形態・構造

キーワード：浸透圧調節 海水適応 飲水行動 腸による吸収 比較内分泌 水・電解質代謝 ウナギ

### 1. 研究開始当初の背景

海水魚の食道を結紮すると、数日で脱水のため死に至る。このように飲水は海水魚にとって生死に関わる重要問題である。また、海水魚は飲んだ海水の90%以上を腸で吸収する。申請者のグループは、これまで魚類の海水適応における脳(飲水調節機構)と腸(水の吸収機構)の役割について研究を続けてきたが、最近両器官の協調に興味をもつようになった。その契機は、胃のホルモンであるグレリンをウナギの血液中や脳室に投与すると、強力に飲水を抑制したからである。また、腸のホルモンであるグアニリンはウナギの腸で水の吸収を調節するが、ウナギを海水に移すと発現が亢進する。これらの消化管ホルモンは、飲んだ海水の浸透圧に反応して分泌され、脳に作用して飲水を調節していると予想される。多くのホルモンが脳と腸で産生されるが、脳も神経を介して腸の機能を調節している可能性が高い。体外から体内へと水を摂取させる脳と腸の密接な関係を解明することは、海水適応の研究に新しい展開をもたらすことが期待できる。

### 2. 研究の目的

海水より低い体液浸透圧をもつ真骨魚にとって、飲水とそれに続く腸での水吸収は脱水環境へ適応するために必須である。しかし、脳(飲水)や腸の水摂取機構は、鰻などのイオン排出機構に比べ研究が遅れている。これまでの一連の研究から、申請者は脳と腸がホルモンを通して分泌や作用の点で互いに協調していることを見つけた。脳は飲水を介して環境情報を腸に送ると共に、神経末端からホルモンを分泌して腸での水やイオンの吸収を制御している。いっぽう、腸は水とイオンの吸収やホルモン分泌を介して、情報を脳にフィードバックしている。そこで本研究では、淡水と海水で体液調節を切り替えるウナギを用いて、海水環境への適応に関与する脳・腸ペプチドを新規に同定するとともに、脳による飲水調節機構と腸における吸収調節機構を明らかにして、ホルモンを介した脳と腸のクロストークを解明することを目的とする。

### 3. 研究の方法

#### 1. 新しい脳・腸ホルモンの探索

次世代シーケンサーを用いたトランスクリプトーム解析により、ウナギの脳と腸で発現する全てのホルモンと受容体遺伝子を同定する。見つかったホルモンは、脳や腸のどの細胞で発現しているかを *in situ* ハイブリダイゼーションにより調べ、さらにウナギを海水に移行した際に発現が上昇するかを調べる。

#### 2. 飲水に関わる脳内機構の解明

ウナギは、脳内ホルモン作用部位として、血液・脳関門を欠く終板器官と最後野という2つの脳室周囲器官をもつ。これまでに、

アンジオテンシンや心房性ナトリウム利尿ペプチドは、延髄にある最後野に作用して嚥下を調節していることを明らかにした。しかし、本研究により前脳に終板器官を見つけたので、延髄レベルの嚥下反射で水を飲むだけではなく、哺乳類と同様に「渴き」を調節しているのかもしれない。そこで、終板器官と最後野の神経連絡をトレースして、ウナギにおける脳内飲水調節機構を解明する。

#### 3. 腸における水吸収機構の解明

海水中には Mg や Ca などの2価イオンを大量に含むため、 $\text{HCO}_3^-$  を腸管内に分泌して炭酸塩として沈殿させる。それにより腸管内液の浸透圧が下がり、水が吸収される。この魚類にユニークな超の役割を明らかにするために、関与する輸送体とホルモンによる調節機構を明らかにする。

#### 4. 脳と腸の内分泌相関

2と3の結果を基に、血液を介した腸ペプチドの脳への作用、および脳ペプチドの血液や神経を介した腸への作用を解明し、脳・腸ペプチドによる作用相関を確立する。また、飲水により腸管に入った海水による、腸管ペプチドの分泌調節機構を明らかにする。具体的には、新規ホルモンを合成し、それを *in vivo* および *in vitro* に投与した際の効果を脳と腸で調べる。また、それらの抗体を作成して、海水移行にともなう分泌量や産生量の変化をラジオイムノアッセイにより調べる。

### 4. 研究成果

1. リラキシン3と名付けたホルモンが魚類の脳内で発現しており、その神経核を *in situ* ハイブリダイゼーションにより明らかにした。今後浸透圧調節における役割を明らかにする予定である。
2. ウナギ最後野の飲水調節における役割を確立した。すなわち、最後野にホルモンを直接投与すると飲水が起こること、その部位を破壊するとホルモンによる飲水が起こらなくなること、またホルモン受容体が局在することを明らかにした。
3. 本申請とは直接関連しないが、海水に大量に含まれる  $\text{SO}_4$  の調節に関して新たな調節機構を提案した。すなわち、腎尿細管で盛んに  $\text{SO}_4$  を分泌している輸送体をどういし、その局在を明らかにした。また、海水型輸送機構へのへのスイッチが海水中の  $\text{SO}_4$  ではなく Cl により行われることを明らかにした。
4. 強力な飲水惹起ホルモンであるアンジオテンシンを、無顎類であるヤツメウナギで世界で初めて同定した。
5. 新学術領域研究「ゲノム支援」の支援を受け、ウナギとメダカを海水に移した際に腸において発現が変化する遺伝子を、次世代シーケンサーを用いたトランスクリプトーム解析(RNA-seq)により同定し、現

在それらを一つずつ機能解析している。それが終わると、重要と思われる遺伝子を腸特異的にノックダウンして、海水適応能への影響などを調べている。

#### 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35件)

1. Nobata, S., Donald, J. A., Balment, R. J. and Takei, Y. (2011). Potent cardiovascular effects of homologous urotensin II (UII) and UII-related peptide in conscious eels after peripheral and central injections. *Am. J. Physiol.* 300: R437-R446. 査読有
2. Yuyama, I., Watanabe, T., and Takei, Y. (2011). Profiling differential gene expression of symbiotic and aposymbiotic corals using a high coverage gene expression profiling (HiCEP) analysis. *Marine Biotech.* 13: 32-40. 査読有
3. Wong, M. K. S., and Takei, Y. (2011). Characterization of a native angiotensin from an anciently diverged serine-protease inhibitor in lamprey. *J. Endocrinol.* 209: 127-137. 査読有
4. Takei, Y., Inoue, K., Trajanovska, S. and Donald, J. A. (2011). B-type natriuretic peptide (BNP), but not ANP, is the basic cardiac natriuretic peptide in vertebrates. *Gen. Comp. Endocrinol.* 171: 258-266. 査読有
5. Nobata, S., and Takei, Y. (2011). The area postrema in hindbrain is a central player for regulation of drinking behavior in eels, *Anguilla japonica*. *Am. J. Physiol.* 300: R1569-R1577. 査読有
6. Watanabe, T., and Takei, Y. (2011). Molecular physiology and functional morphology of sulfate excretion by the kidney of seawater-adapted eels. *J. Exp. Biol.* 214: 1783-1790. 査読有
7. Watanabe, T., and Takei, Y. (2011). Environmental factors responsible for switching of the  $SO_4^{2-}$  excretory system in the kidney of seawater eels. *Am. J. Physiol.* 301: R402-R411. 査読有
8. Hu, G.-B., Kusakabe, M., and Takei, Y. (2011). Localization of diversified relaxin gene transcripts in the brain of eels. *Gen. Comp. Endocrinol.* 172: 430-439. 査読有
9. Ventura, A., Kusakabe, M., and Takei, Y. (2011). Distinct natriuretic peptides interact with ACTH for cortisol secretion from interrenal tissue of eels in different salinities. *Gen. Comp. Endocrinol.* 173: 129-138. 査読有
10. Kuwasako, K., Kitamura, K., Nagata, S., Hikosaka, T., Takei, Y., and Kato, J. (2011). Shared and separate functions of the RAMP-based adrenomedullin receptors. *Peptides* 32: 1540-1550. 査読有
11. Miyanishi, H., Nobata, S., and Takei, Y. (2011). Relative dipsogenic potencies of six natriuretic peptides in eels. *Zool. Sci.* 28: 719-726. 査読有
12. Tse, K. F. W., Lai, K. P., and Takei, Y. (2011). Medaka Osmotic stress transcription factor 1b triggers hyperosmotic responses of different ion transporters in medaka gill and human embryonic kidney cells via the JNK signaling pathway. *Int. J. Biochem. Cell. Biol.* 43: 1764-1775. 査読有
13. 竹井祥郎 (2011)。海から陸へ：生命進化とナトリウム利尿ペプチド。 *Modern Physician* 31: 679-683. 査読なし
14. Takei, Y., Bartolo, R. C., Fujihara, H., Ueta, Y., and Donald, J. A., (2012). Water deprivation induces appetite and alters metabolic strategy in *Notomys alexis*: unique mechanisms for water production in the desert. *Proc. Royal Soc. B* 279: 2599-2608. 査読有
15. Inoue, K., Miyanishi, H., Nobata, S., and Takei, Y. (2012). Evolutionary implication of the absence of atrial natriuretic peptide (ANP) in euryhaline *Oryzias* fishes. *Environ. Biol. Fish.* 94: 559-566. 査読有
16. Wong, M. K. S., Sower, S. A., and Takei, Y. (2012). The presence of teleost-type angiotensin components in lamprey buccal gland suggests a role in endocrine mimicry. *Biochemie* 94: 637-648. 査読有
17. Watanabe, T., and Takei, Y. (2012). Vigorous  $SO_4^{2-}$  influx via the gills is balanced by enhanced  $SO_4^{2-}$  excretion by the kidney in eels after seawater adaptation. *J. Exp. Biol.* 215: 1775-1781. 査読有
18. Wong, M. K. S., and Takei, Y. (2012). Changes in plasma angiotensin subtypes in Japanese eel acclimated to various salinities from deionized water to double-strength seawater. *Gen. Comp. Endocrinol.* 178: 250-258. 査読有
19. Lancien, F., Wong, M. K. S., Arab, A. A., Mimassi, N., Takei, Y., and Le Mével, J.-C.. (2012). Central ventilatory actions of angiotensin peptides in trout. *Am. J. Physiol.* 303: R311-R320. 査読有
20. Loretz, C. A., Pollina, C., Herberger, A. L., Hyodo, S., and Takei, Y. (2012). Skeletal

- tissues in Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*) express the extracellular calcium-sensing receptor. *Comp. Biochem. Physiol.* 163A: 311-318. 査読有
21. 竹井祥郎(2012). 体液調節機構の進化：系統発生から個体発生を考える (Phylogenetic and Ontogenic approach to body fluid regulation). *小児体液研究会誌 (Jap. J. Pediat. Body Fluid and Electrolyte)* 4 : 3-9. 査読有
  22. 竹井祥郎、飯野靖彦(2012). 対談 “水の世界と進化 Sea within us”、腎と透析 (*Kid. Dialysis*) 73: 9-20. 査読なし
  23. 岩谷芳白、井上広滋、竹井祥郎、阿部宏喜 (2012). 環境浸透圧を異にしたカマキリ *Cottus kazika* の骨格筋中遊離アミノ酸の変化。水産増殖 (*Aquaculture Sci.*) 60 : 495-501. 査読有
  24. Wong, M. K. S., and Takei, Y. (2013). Angiotensin AT2 receptor activates the cyclic-AMP signaling pathway in eel. *Mol. Cell. Endocrinol.* 365: 292-302. 査読有
  25. Miyanishi, H., Okubo, K., Nobata, S., and Takei, Y. (2013). Natriuretic peptides in developing medaka embryos: Implications in cardiac development by loss-of-function studies. *Endocrinology* 154: 410-420. 査読有
  26. Miyanishi, H., Okubo, T., Kaneko, T., and Takei, Y. (2013). Role of cardiac natriuretic peptides in seawater adaptation of medaka embryos as revealed by loss-of-function analysis. *Am. J. Physiol.* 304: R423-R434. 査読有
  27. Takei, Y., Ogoshi, M., and Nobata, S. (2013). Exploring new CGRP family peptides and their receptors in vertebrates. *Curr. Prot. Pept. Sci.* 14: 282-293. 査読有
  28. Lai, K. P., Law, A., Lau, M. C. C., Takei, Y., Tse, W. K. F., and Wong, C. K. C. (2013). Osmotic stress transcription factor 1b (*Ostf1b*) promotes migration properties with the modulation of Epithelial Mesenchymal Transition (EMT) phenotype in human embryonic kidney cell. *Int. J. Biochem. Cell. Biol.* 45: 1921-1926. 査読有
  29. Mukuda, T, Hamasaki, S., Koyama, Y., Takei, Y., Kaidoh, T., and Inoué, T. (2013). A candidate of organum vasculosum of the lamina terminalis in eels with special reference to body fluid homeostasis. *Cell Tiss. Res.* 353: 525-538. 査読有
  30. Nobata, S., Ando, M., and Takei, Y. (2013). Hormonal control of drinking behavior in fishes. *Gen. Comp. Endocrinol.* 192: 214-221. 査読有
  31. Takei, Y., Miyanishi, H., Nobata, S., Wong, M. K. S., Watanabe, T., Ventura, A., Shiozawa, A., Hyodo, S., and Kusakabe, M. (2013). Establishment and validation of an aquarium system to evaluate salinity preference in conscious rainbow trout. *Coast. Mar. Sci.* 36: 26-34. 査読有
  32. Wong, M. K. S., and Takei, Y. (2013). Kinetic analyses of bradykinin reveals new insights into its cardiovascular and antidipsogenic actions in eels. *PLoS One* 8(11): e81057. 査読有
  33. 竹井祥郎 (2013). なぜ海水魚は海水を飲んでも体液バランスを保てるのですか？特集：最新の知識で答える水電解質106の疑問。腎と透析 (*Kid. Dialysis*) 74(4): 516-519. 査読なし
  34. 竹井祥郎 (2013). 砂漠の動物は全く水を飲まなくても平気ですか？特集：最新の知識で答える水電解質106の疑問。腎と透析 (*Kid. Dialysis*) 74: 520-523. 査読なし
  35. Uchiyama, M., Maejima, S., Wong, M. K. S., Preyavichyapugdee, N., Wanich, C., Hyodo, S., Takei, Y., and Matsuda, K. (2014). Changes in plasma hormone and electrolyte concentrations after exposure to dry and SW environment in the crab-eating frog. *Gen. Comp. Endocrinol.* 195: 40-46. 査読有
- [学会発表] (計 38 件)
1. Takei Y. Reverse phylogenetic approach to discovery of novel adrenomedullins in mammals. 8<sup>th</sup> International Congress of Comparative Physiology and Biochemistry, May31-June 5, 2011, Nagoya.
  2. Miyanishi, H., Okubo, K., Kusakabe, M., Takei, Y. Functional analyses of the cardiac natriuretic peptides in medaka using a knockdown technology. 8<sup>th</sup> International Congress of Comparative Physiology and Biochemistry May31-June 5, 2011, Nagoya.
  3. Wong, M. K. S. and Takei, Y. Unique structure and functions of lamprey angiotensin II suggest a separate path of renin-angiotensin system evolution. 8<sup>th</sup> International Congress of Comparative Physiology and Biochemistry, May31-June 5, 2011, Nagoya.
  4. Watanabe, T., and Takei, Y. Environmental factors responsible for switching on renal SO<sub>4</sub><sup>2-</sup> regulatory systems in seawater eels. 8<sup>th</sup> International Congress of Comparative Physiology and Biochemistry May31-June 5, 2011, Nagoya.
  5. Ando, M., and Takei, Y. Guanylin enhances Cl<sup>-</sup> permeability across the intestine of the

- eel acclimated to sea water. 8<sup>th</sup> International Congress of Comparative Physiology and Biochemistry May31-June 5, 2011, Nagoya.
6. 竹井祥郎. Guanylin as an essential hormone for seawater adaptation in fishes. International Joint Meeting of Cellular and Molecular Physiology in Epithelia, 平成23年7月30-31日、東京。
  7. 竹井祥郎. 体液調節機構の個体発生と系統発生 - 魚類研究からの発信 。第33回日本小児体液研究会、平成23年8月27日、東京。
  8. Wong, M. K. S. and Takei, Y. Endocrine mimicry in lamprey. 第36回日本比較内分泌学会、平成23年11月23-25日、東京。
  9. 安藤正昭、竹井祥郎. 海水ウナギの延髄最後野ニューロンの飲水調節ホルモンに対する応答。第36回日本比較内分泌学会、平成23年11月23-25日、東京。
  10. 野畑重教、佐藤克文、竹井祥郎. 日本ウナギに末梢投与されたイソトシンは延髄最後野を介して飲水を促進する。第36回日本比較内分泌学会、平成23年11月23-25日、東京。
  11. 内山実、前嶋翔、M. Wong, N. Preyavichyapungdee, C. Wanichanon、兵藤晋、竹井祥郎. 汽水棲カニクイガエルの血漿AngII, ald, AVT濃度に及ぼす感想と海水順化処理の影響。第36回日本比較内分泌学会、平成23年11月23-25日、東京
  12. 宮西弘、大久保範聡、竹井祥郎. 心臓型ナトリウム利尿ペプチドノックダウンによるメダカ初期胚での浸透圧調節に関わる作用。第36回日本比較内分泌学会、平成23年11月23-25日、東京。
  13. 野畑重教、Marty KS Wong、佐藤克文、竹井祥郎. 日本ウナギにおける延髄最後野を介したイソトシンの飲水促進作用。第22回バゾプレシン研究会、平成24年1月7日、東京。
  14. Takei, Y., Makita, Y., and Ando, M. Multiple gut function in marine fish: Roles in osmoregulation and environment. Joint Symposium on Ocean, Coastal, and Atmospheric Sciences. June 13-15, 2012, Hawaii.
  15. 竹井祥郎、Wong, M. K. S. 魚類の海水適応を支配する脳と腸の内分泌相関、2012新学術「ゲノム支援」拡大班会議、平成24年8月29日、御殿場。
  16. Takei, Y., Nobata, S., and Ando, M. Hormonal control of drinking behavior in fish. 7<sup>th</sup> International Symposium on Fish endocrinology. September 3, 2012, Buenos Aires
  17. Miyanishi, H., Okubo, K., and Takei, Y. Role of cardiac natriuretic peptides in seawater adaptation in medaka embryos as revealed by knockdown experiments. 7<sup>th</sup> International Symposium on Fish endocrinology. September 5, 2012, Buenos Aires
  18. 牧田陽輔、日下部誠、竹井祥郎. 海水適応に關与するメダカ消化管のHCO<sub>3</sub>輸送体。日本動物学会第83回大会、平成24年9月13日、大阪。
  19. 野畑重教、佐藤克文、竹井祥郎. 魚類におけるバソトシンおよびイソトシンの体液調節作用の違い。第39回日本神経内分泌学会学術集会、平成24年9月29日、北九州。
  20. 竹井祥郎、Ray Bartolo、藤原広明、John Donald、上田陽一。サバクネズミを絶水すると多くの代謝水を効率よく作るようになる。第39回日本神経内分泌学会学術集会、平成24年9月29日、北九州。
  21. 竹井祥郎. 魚類の体液調節のしくみ - 海水環境への適応機構-。ソルトサイエンスシンポジウム2012「海水・塩の科学」、平成24年10月30日、東京。
  22. Marty K.S. Wong, 竹井祥郎. Measurement of bradykinin in fish reveals an alternative view from mammalian kalikrein-kinin system. 第37回日本比較内分泌学会大会、平成24年11月29日～12月1日。
  23. Takei, Y., Wong, M., and Iwasaki, W. Exploring key genes responsible for seawater adaptation in teleost fish by transcriptome analyses. International Symposium on Genome Science 'Expanding Frontiers of Genome Science'. January 9-10, 2013, Tokyo.
  24. 竹井祥郎. サバクネズミの体液調節：水を作ることの重要性。特別セミナー「海洋生物学の挑戦」、東京大学新領域生命棟、平成25年1月15日。
  25. Takei, Y., Nobata, S., and Ando, M. Hormonal regulation of drinking in fish. 2013 International Joint Meeting of Cellular and Molecular Physiology in Epithelia III. March 9, 2013, Sagamihara.
  26. 竹井祥郎. 水生と陸生の違いを利用して新しい体液・循環ホルモンを発見する。第86回日本内分泌学会学術総会シンポジウム「比較内分泌学から臨床内分泌学へのメッセージ」、平成25年4月26日、仙台
  27. 竹井祥郎、Marty Wong、尾崎遼、鈴木讓、岩崎渉。魚類の海水適応能を司る遺伝子の探索:海水移行にともなうトランクリプトーム解析。新学術領域研究「ゲノム支援」拡大班会議、平成25年8月28～29日、神戸。
  28. 竹井祥郎、野畑重教、宮西弘、黄國成、日下部誠、佐藤克文、兵藤晋。サケ科魚類の線分嗜好性に関わるホルモンの探索。日本動物学会第84回大会、平成25年9月26日～28日、岡山。
  29. 竹井祥郎、Ray Bartolo、John Donald、藤原広明、上田陽一。水を作ることの大切さ:サバクネズミから学んだこと。第38回日本比較内分泌学会大会・第40回日本神

- 経内分分泌学会学術集会・合同シンポジウム 平成25年9月24~26日、宮崎。
30. 竹井祥郎。サケの母川回帰の不思議。市民公開講座「さーもん・かふえ2013」2013年9月23~24日、岩手。
  31. 竹井祥郎。水生から陸生へ：体液・循環調節の比較内分泌学。第38回日本比較内分泌学会大会 小林英司先生記念シンポジウム 平成25年9月24-26日、宮崎。
  32. 野畑重教、竹井祥郎。魚類の脱水時の飲水促進におけるイソトシンの関与の可能性。第40回日本神経内分泌学会学術集会 平成25年9月25~26日、宮崎。
  33. 野畑重教、竹井祥郎。血中イソトシンの飲水促進作用と脳内作用部位。第38回日本比較内分泌学会大会 平成25年9月24-26日、宮崎。
  34. 宮西弘、大久保範聡、金子豊二、竹井祥郎。魚類におけるナトリウム利尿ペプチドの心臓形成および浸透圧調節作用。第24回バゾプレシン研究会、平成26年1月11日、東京。
  35. Takei, Y. Wong, M. K.-S., Nobata, S., and Ando, S. The eel: an excellent but enigmatic model for the study of osmoregulation. Eel Genome Symposium 2014, January 16-17, 2014, Leiden, The Netherlands.
  36. Takei, Y. How comparative fish studies can contribute to medicine? Conférence de la SFR ScInBioS, January 23, 2014, Brest, France.
  37. Takei, Y. How desert rodents produce water in water-deficient environments? Kitasato Joint Meeting 2014. February 21, 2014, Shirogane, Tokyo.
  38. Takei, Y. What we learned from Professor Hideshi Kobayashi, the founder of comparative endocrinology in Japan and Asia-Oceania. 7th Intercongress Symposium of AOSCE, March 18-23, 2014, Keelung.

〔図書〕(計2件)

1. Takei, Y., and McCormick, S. D. (2013). Hormonal control of fish euryhalinity. In: Fish Physiology Vol. 32: Euryhaline Fishes (S. D. McCormick, A. P. Farrell, and C. J. Brauner eds.), Academic Press, San Diego, pp. 69-123. 査読有
2. Ando, M., and Takei, Y. (2013). Regulation of intestinal water and ion absorption. In. Eel Physiology (F. Trischitta, Y. Takei, and P. Seibert eds.), Science Publishers Ltd., Jersey, pp. 160-177. 査読有

〔産業財産権〕

出願状況(計0件)

名称：

発明者：  
権利者：  
種類：  
番号：  
出願年月日：  
国内外の別：

取得状況(計0件)

名称：  
発明者：  
権利者：  
種類：  
番号：  
取得年月日：  
国内外の別：

〔その他〕  
ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

竹井 祥郎 (TAKEI, Yoshio)  
東京大学・大気海洋研究所・教授  
研究者番号：10120249

(2) 研究分担者

日下部 誠 (KUSAKABE, Makoto)  
東京大学・大気海洋研究所・助教  
研究者番号：40451893

椋田 崇生 (MUKUDA, Takao)  
鳥取大学・医学部・講師(現職)  
研究者番号：60346335

(3) 連携研究者

野畑 重教 (NOBATA, Shigenori)  
東京大学・大気海洋研究所・特任研究員  
研究者番号：00522690