

令和元年6月15日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2014～2018

課題番号：26252032

研究課題名(和文) 魚類の浸透圧調節研究の基盤拡充とセシウム除染技術の確立

研究課題名(英文) Expansion of basic knowledge of fish osmoregulation and establishment of decontamination technique of cesium

研究代表者

金子 豊二 (Kaneko, Toyoji)

東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・教授

研究者番号：70221190

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 30,600,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は、塩類細胞のイオン輸送機能に関する理解を深め、魚類におけるKおよびCsの動態を解明することを目的とし、以下の結果が得られた。ティラピアの鰓から、6種のアイソフォームを同定した。ティラピアでFoxi3は全ての塩類細胞の分化誘導および増殖に必要な転写因子である。サケ科魚類4種のROMK cDNAの全長配列を決定した。また、その演繹アミノ酸配列は互いに97～100%の相同性を示した。ティラピアでプロラクチンは塩類細胞を維持する作用を有し、またコルチゾルはプロラクチンの作用を補強する。ティラピア消化管では、胃でHKAとKCNQ1が、腸でNKCC2とNCCbが、K取込みに寄与する。

研究成果の学術的意義や社会的意義

魚類の浸透圧調節研究は世界各国の研究グループによって推進されているが、その多くは基礎研究として位置づけられ、浸透圧調節機構の応用を目指した研究はほとんどない。このような状況の中で、本研究は浸透圧調節研究の基礎と応用に真摯に取り組んだものである。本研究はカリウムの取込みと排出のメカニズムを体系的に明らかにした最初の研究であり、その成果は基礎生理学的観点から重要であるばかりでなく、魚におけるセシウム排出機構を解明したことは社会的にも極めて意義深い。

研究成果の概要(英文)：In this study, we aimed at better understanding of ion-transporting mechanisms in gill ionocytes, and profiles of K⁺ and Cs⁺ metabolisms in fish. The following are the main findings:

1) We identified 6 isoforms of Na⁺/K⁺-ATPases in tilapia gills. 2) Foxi3 functions as a transcription factor essential for differentiation induction and proliferation of ionocytes in tilapia. 3) We identified full-length sequences of renal outer medullary potassium channel (ROMK) cDNAs from four salmonid fishes. Their deduced amino acid sequences showed 97 to 100% homology. 4) Tilapia prolactin is important in maintaining ionocytes in the gills, and cortisol synergistically enhances the ionocyte-maintaining effect of prolactin. 5) In the gastrointestinal tract of tilapia, K⁺ absorption takes place in the stomach through HKA and KCNQ1, and in the intestine through NKCC2 and NCCb. These findings contribute to establishment of decontamination techniques of radioactive cesium in fishes.

研究分野：魚類

キーワード：浸透圧調節 塩類細胞 カリウム セシウム foxi3 NKA ROMK HKA

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

水圏に適応した魚類でも塩分耐性は魚種によって驚くほど異なる。しかし、淡水・海水のいずれかの環境にだけ適応できる狭塩性魚と、双方に適応可能な広塩性魚を分ける生理学的な機構の一端が明らかになってきたのはごく最近のことである。一般に真骨魚は、鰓、腎臓、腸などの浸透圧調節器官の調和のとれた働きにより、生息環境の塩分濃度に関わらず、体液の浸透圧(塩分濃度)を海水のおよそ 1/3 に保っている。海水に適応している魚では、外界から体内に侵入する過剰な塩類を、鰓に存在する塩類細胞と呼ばれるイオン輸送に特化した細胞から能動的に排出することで体液浸透圧を維持している。一方、淡水中の魚では体内の塩類が体外に流出する傾向にあるが、同じ鰓の塩類細胞が逆に塩類を能動的に取込むことで体内に塩類を保持している。我々のこれまでの一連の研究により、海水魚の塩類細胞は塩類の排出能をもつが取込みはできず、逆に淡水魚の塩類細胞は塩類の取込みに特化し排出はできないことが明らかとなってきた。一方で広塩性魚の塩類細胞は、環境の塩分濃度に応じてその塩類輸送の方向を逆転することで、淡水・海水双方の環境で生きられるのである。つまり塩類細胞の機能の可塑性が魚類の狭塩性と広塩性を分かつ分水嶺であることが明らかとなった。

近年、我々は海水魚の塩類細胞が Na^+ や Cl^- に加え K^+ を排出することを証明するとともに、塩類細胞の頂端膜に発現する ROMK (renal outer medullary potassium channel) と呼ばれる K^+ チャネルが K^+ 排出機能の中心的な役割を果たす分子であることを示した。さらに体内に取込まれたセシウム (Cs) が塩類細胞の K^+ 排出機構を介して体外に排出されることを明らかにした。このことは放射性 Cs に汚染された魚が自ら Cs を除去する機構を備えていることを示すものである。魚類における Cs の取込みと排出のメカニズムを解明し、それをもとに放射性 Cs により汚染された魚をより効率的に除染する技術が開発されれば、水産業の復興に資するところは極めて大きい。魚における Cs の代謝メカニズムを解明するには、まず K^+ の取込みと排出の機構を深く理解することが必須である。ところが、魚における K^+ 代謝機構に関する知見は極めて乏しいのが現状である。

2. 研究の目的

魚類の浸透圧調節は体内環境の恒常性の維持に重要であり、その機構の解明は魚類の健全な育成を目指す上で資するところが大きい。魚の浸透圧調節は鰓、腎臓、腸等の浸透圧調節器官の調和のとれた働きによるが、中でも鰓の塩類細胞は各種イオンの取込みや排出の場として重要な役割を果たしている。本研究では、塩類細胞のイオン輸送機能に関する理解を深めるとともに、得られた基礎科学的知見をもとに魚類における K^+ および生体において K^+ と同じように挙動することが知られている Cs^+ の動態を解明することを目的とする。

本研究では主に以下の項目について重点的に研究を進めた。

- (1) 塩類細胞に発現する Na^+/K^+ -ATPase (NKA) アイソフォーム
- (2) 海水型塩類細胞への分化誘導機構
- (3) K^+ チャネル ROMK の同定と発現解析
- (4) 鰓弁縦断分割培養法の確立
- (5) 鰓における K^+ 排出と消化管における K^+ 取込

3. 研究の方法

- (1) ティラピア鰓塩類細胞に発現する NKA アイソフォーム

鰓の塩類細胞は各種イオンの取込みや排出の場として重要な役割を果たしている。塩類細胞でイオン輸送の駆動力を供給する NKA には数種類のアイソフォームが存在し、塩類細胞のタイプごとに異なった発現パターンを示すと考えられる。そこで、モザンビークティラピアの鰓から複数種の NKA アイソフォームの同定を試み、発現解析を行った。

- (2) 海水型塩類細胞への分化誘導機構

塩類細胞には淡水型および海水型のサブタイプが存在し、淡水性狭塩性魚であるゼブラフィッシュで同定された淡水型塩類細胞の分化誘導シグナリングのカスケードでは、foxi3a、foxi3b が下流に存在することが知られている。しかし海水型塩類細胞への分化誘導遺伝子は未だ不明である。そこで本研究は、広塩性魚であるメダカを用いて、塩類細胞の分化において転写因子として働くと考えられる foxi3 遺伝子が、塩類細胞の分化誘導にどのような機能を担うかを調べた。

- (3) K^+ チャネル ROMK の同定と発現解析

近年、鰓塩類細胞からの K^+ 排出にカリウムチャネル ROMK が関わり、 K^+ と同族のアルカリ金属である Cs^+ も ROMK を介して排出されることがティラピアで示された。このような ROMK を介した K^+ 排出機構の存在を、サケ科魚類 4 種(イワナ、ギンザケ、ニジマス、ヤマメ)を用いて調べた。またサケ科魚類 ROMK の機能特性を詳細に調べるために、 K^+ 負荷に対する応答性を調べた。

- (4) 鰓弁縦断分割培養法の確立

従来鰓の培養では、塩類細胞を長期間にわたって維持することが出来ないが、切り出した鰓弁をさらに縦断した試料を用いると、塩類細胞が保持できる可能性が示唆されている。そこで、

鰓弁縦断分割培養法を確立し、塩類細胞の維持に寄与する因子の探索を行った。

(5) 鰓における K⁺排出と消化管における K⁺取込

ティラピアの消化管で K⁺と Na⁺が主にどの部位でどの程度吸収されるのかを検討するため、消化管を複数の部位に分け、経時的に内容物を採取し、K⁺と Na⁺の濃度を測定した。また消化管の K⁺輸送に関わると考えられる輸送分子について、定量 PCR によって組織別発現解析を行った。さらに、鰓における K⁺排出と胃における K⁺取込についても着目し、K⁺代謝機構の包括的理解を試みた。

4. 研究成果

(1) ティラピア鰓の NKA アイソフォーム

モザンビークティラピアの鰓から、NKAA1a、a1b、a1c、a2、a3a および a3b の 6 種のアイソフォームを同定した。組織別発現解析の結果、NKAA1a は淡水に馴致した魚の鰓で発現が高く、淡水環境中で鰓の塩類細胞を介した NaCl の取込みに重要であると考えられる。NKAA1b はほぼ全ての器官で海水での発現が高かったが、特に鰓、腎 および消化管といった浸透調節器官で高い発現を示した。これより、NKAA1b は海水環境中での浸透調節に最も重要な NKA であることが示唆された。NKAA1c は淡水馴致した魚の鰓、腎 および直腸でのみ発現が認められ、淡水環境中で鰓での NaCl の取り込みおよび腎臓での NaCl の再吸 に関与すると考えられる。NKAA2 は、淡水および 海水環境いずれでも筋肉で特に発現が高かった。NKAA3a は海水環境で発現が高く、特に鰓、心臓で高い発現を示した。NKAA3b は淡水および海水環境いずれでも 特異的に発現し、神経の興奮に関わると考えられる。次に鰓に着目し、NKA アイソフォームの発現量を比較したところ、淡水に馴致した鰓では、NKAA1a、NKAA1b および NKAA1c の発現が高かった。NKAA1a および NKAA1c の発現は淡水から海水へ移行すると減少し、逆に海水から淡水への移行では発現が上昇した。NKAA1a および NKAA1c は NCC を発現する淡水型塩類細胞に発現し、NaCl の取り込みに重要な NKA であると推測される。海水に馴致または移行した魚の鰓 では、NKAA1b の発現が最も高く、次いで NKAA3a の発現が高かった。NKAA1b は、淡水中で NHE3 を発現する塩類細胞に発現し、Na⁺の取り込みと酸塩基調節に関わり、海水中では NaCl を排出する海水型塩類細胞に発現すると推測された。NKAA3a は海水型塩類細胞で発現し、NKAA1b の機能を補完すると考えられる。

(2) 海水型塩類細胞への分化誘導機構

ゲノムデータベースとナショナルバイオリソースプロジェクトのメダカ cDNA ライブラリーから foxi1, 2, および 3 の部分 配列を同定し、さらに RACE 法により foxi3 の mRNA 配列の全長を同定した。その結果、ゼブラフィッシュとは異なり、メダカでは foxi3 は 1 種である可能性が示唆された。またメダカ foxi3 は発生初期段階から淡水型および海水型全ての塩類細胞の核に発現しており、ノックダウン実験では塩類細胞が減少し、過剰発現実験では塩類細胞が増加した。よって foxi3 は全ての塩類細胞の分化誘導および増殖に必要な転写因子であり、foxi3 のさらに下流のシグナリングによって淡水型や海水型といった各タイプの塩類細胞へと分化誘導されることが示唆された。

(3) サケ科魚類の ROMK の同定と発現解析

サケ科魚類 4 種の ROMK cDNA の全長配列を決定した結果、ROMK 演繹アミノ酸配列は互いに 97 ~ 100% の配列相同性を示した。イワナ、ニジマス、ヤマメを高 K⁺淡水で 飼育した結果、いずれの魚種においても ROMK 遺伝子の発現量に顕著な変化は見られなかった。ギンザケについては海水でも K⁺負荷実験を行ったが、同様に ROMK 遺伝子の発現量に変化はなかった。さらに免疫染色により塩類細胞における ROMK の局在を調べたところ、ニジマスにおいて淡水条件では塩類細胞の細胞質全体に ROMK のシグナルが確認されたのに対し、高 K⁺条件下では塩類細胞頂端膜側における顕著な局在が見られた。

(4) 鰓弁縦断分割培養法の確立

従来の鰓弁培養法では添加したホルモンの浸透性に問題があるため、鰓弁を分割して培養する新規培養法を開発した。この培養法は従来の培養法と比較して死細胞が少なく、実験系として妥当であると判断した。培養 3 日後で塩類細胞を比較すると、プロラクチン (PRL) を加えた群と PRL と コルチゾルを同時に加えた群で対照群より有意に塩類細胞数の低下が抑制された。また、PRL 単独よりもコルチゾルと同時に加えた方が塩類細胞の低下抑制が良好であった。このことから、PRL は塩類細胞を維持する作用を有し、またコルチゾルは PRL の作用を相乗的に補強することが示唆された。

(5) 消化管における K⁺取込と鰓における K⁺排出

胃から腸の前半部にかけて K⁺濃度が大きく減少した。また、時間経過に伴って胃の K⁺濃度が徐々に低下した。このことから、餌料として口から摂取された K⁺はまず胃に滞留している間にその多くが吸収され、腸の後半へ移行するにつれてさらに吸収が進むことが示唆された。また、胃において K⁺の吸収を担うとされる H⁺/K⁺-ATPase (HKA) および HKA と共役するカリウムチャンネル KCNQ1 が胃に特異的に発現していることが示された。一方、腸においては K⁺、Na⁺、Cl⁻を

輸送する NKCC2 および Na^+ と Cl^- を輸送する NCCb が特異的に発現していた。したがって、胃においては HKA と KCNQ1 が、腸においては NKCC2 と NCCb が、 K^+ 輸送に寄与すると考えられた。次に、これらの輸送分子に対する絶食の影響を検討した結果、胃における発現が確認された HKA および KCNQ1 の発現が、絶食条件下において低下する傾向が見られた。それに対し、腸において発現が確認された NKCC2 および NCCb の発現は絶食条件下において変化はみられなかった。

次に、テラピアの胃を用いてサックを作製し、実際にイオンがどの程度輸送されているのかについて検討した。胃のサック実験は、採取した胃に調製した内液を入れたものを糸で吊るして培養液 (L-15) に浸し、1 時間インキュベートした。その結果、内液の K^+ 濃度の低下がみられた。さらに、液の pH の低下も認められたことから、胃腔の K^+ と胃腺細胞の H^+ が交換的に輸送されることが示唆された。

さらに、摂餌後の生理的応答を経時的に観察した結果、胃における K^+ 吸収と同期して血漿 K^+ 濃度の上昇が確認された。また、鰓の塩類細胞に発現し K^+ 排出に関与する K^+ チャネル Romka の発現の亢進が認められた。Romka の発現が血漿 K^+ 濃度の変化に応答した可能性を検討するため、単離した鰓弁の K^+ 濃度別培養実験を行った結果、高 K^+ 培養液で Romka の発現上昇が確認された。このことから、塩類細胞は分泌因子に依らず自律的に細胞外 K^+ 濃度の上昇を感知し、Romka を介した K^+ 排出機構を亢進することが示唆された。さらに、 K^+ 含有量を調整した飼料を給餌したところ、低 K^+ 餌投与後には胃での K^+ 取込が起こらず、血漿 K^+ 濃度および Romka 発現の上昇も確認されなかった。このことから流入する K^+ 量が抑制されると K^+ 代謝機構の応答が変化する可能性が示唆された。

以上の一連の研究により、消化管を介した K^+ の取込みと鰓塩類細胞からの K^+ の排出からなる K^+ 代謝機構が魚類で初めて明らかとなった。Cs⁺ は生体を構成する元素ではないが、ひとたび体内に取り込まれると同じアルカリ金属に属する K^+ と同じような挙動を示すことが知られている。したがって、本研究で明らかとなった K^+ の取込みと排出のメカニズムは Cs⁺ にも当てはめることができ、本研究成果は放射性 Cs により汚染された魚をより効率的に除染する技術の開発に大いに資するものである。

5 . 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 14 件) (以下すべて査読あり)

Orozco, Z.G.A., Soma, S., Kaneko, T., Watanabe, S. (2018). Spatial mRNA expression and response to fasting and refeeding of neutral amino acid transporters slc6a18 and slc6a19a in the intestinal epithelium of Mozambique tilapia. *Front. Physio. Aquatic Physiology*. DOI: 10.3389/fphys.2018.00212

Orozco, Z.G.A., Soma, S., Kaneko, T., Watanabe, S. (2017). Effects of fasting and refeeding on gene expression of *slc15a1a*, a gene encoding an oligopeptide transporter (PepT1), in the intestine of Mozambique tilapia. *Comp. Biochem. Physiol. A* 203, 76-83. DOI: 10.1016/j.cbpb.2016.09.006

Inokuchi, M., Nakamura, M., Miyanishi, H., Hiroi, H., and Kaneko, T. (2017). Functional classification of gill ionocytes and spatiotemporal changes in their distribution after transfer from seawater to fresh water in Japanese seabass. *J. Exp. Biol.* 220, 4720-4732. DOI:10.1242/jeb.167320

Kawaguchi, M., Nakano, Y., Kawahara-Miki, R., Inokuchi, M., Yorifuji, M., Okubo, R., Nagasawa, T., Hiroi, J., Kono, T., and Kaneko, T. (2016). An evolutionary insight into the hatching strategies of pipefish and seahorse embryos. *J. Exp. Zool. Part B* 326, 125-135. DOI: 10.1002/jez.b.22670

Kuroki, M., Seo, M.Y., Okamura, A., Watanabe, S., Tsukamoto, K., and Kaneko, T. (2016).

Morphofunctional features of ionocytes in Japanese eel *Anguilla japonica* leptocephali acclimated to half-diluted and full-strength seawater. *Ichthyol. Res.* 63, 487-495. DOI: 10.1007/s10228-016-0520-0

Watanabe, S., Itoh, K., and Kaneko, T. (2016). Prolactin and cortisol mediate the maintenance of hyperosmoregulatory ionocytes in gills of Mozambique tilapia: Exploring with an improved gill incubation system. *Gen. Comp. Endocrinol.* 232, 151-159. DOI: 10.1016/j.ygcen.2016.04.024

Miyanishi, H., Inokuchi, M., Nobata, S., and Kaneko, T. (2016). Past seawater experience enhances seawater adaptability in medaka, *Oryzias latipes*. *Zool. Lett.* 2. DOI: 10.1186/s40851-016-0047-2

Breves, J., Inokuchi, M., Yamaguchi, Y., Seale, A.P., Hunt, B., Watanabe, S., Lerner, D., Kaneko, K., and Grau, E.G. (2016). Hormonal regulation of aquaporin 3 in tilapia gill: opposing actions of prolactin and cortisol. *J. Endocrinol.* 230, 325-337. DOI: 10.1530/JOE-16-0162

Ahn, H., Lee, K.M., Inokuchi, M., Watanabe, S., Okamura, A., Tsukamoto, K., and Kaneko, T. (2015).

Observations on initial water ingestion and ion absorption in the digestive tract of Japanese eel larvae. Fish. Sci. 81, 283-290. DOI 10.1007/s12562-014-0841-8

Seo, M.Y., Kuroki, M., Okamura, A., Tsukamoto, K., Watanabe, S., Kaneko, T. (2015). Occurrence of larval and adult types of ion-secreting ionocytes in Japanese eel *Anguilla japonica*. Ichthyol. Res. 62, 487-494. DOI: 10.1007/s10228-015-0463-x

Furukawa, F., Watanabe, S., Seale, A.P., Breves, J.P., Lerner, D.T., Grau, E.G., and Kaneko, T. (2015). *In vivo* and *in vitro* effects of high-K⁺ stress on branchial expression of ROMKa in seawater-acclimated Mozambique tilapia. Comp. Biochem. Physiol. A 187, 111-118. DOI:10.1016/j.cbpa.2015.05.017

Kakumura, K., Takabe, S., Takagi, W., Hasegawa, K., Konno, N., Bell, J.D., Toop, T., Donald, J.A., Kaneko, T., and Hyodo, S. (2015). Morphological and molecular investigations of the holocephalan elephant fish nephron: the existence of a countercurrent-like configuration and two separate diluting segments in the distal tubule. Cell Tissue Res. 362, 677-688. DOI:10.1007/s00441-015-2234-4

Inokuchi, M., Breves, J., Moriyama, S., Watanabe, S., Kaneko, T., Lerner, D., Grau, E.G., and Seale, A.P. (2015). Prolactin 177, prolactin 188 and extracellular osmolality independently regulate the gene expression of ion transport effectors in gill of Mozambique tilapia. Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 309, R1251-R1263. DOI: 10.1152/ajpregu.00168.2015

Furukawa, F., Watanabe, S., Kakumura, K., Hiroi, H., and Kaneko, T. (2014). Gene expression and cellular localization of ROMKs in the gills and kidney of Mozambique tilapia acclimated to fresh water with high potassium concentration. Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 307, R1303-R1312. DOI:10.1152/ajpregu.00071.2014

[学会発表](計14件)

Hiroi, J., Tsuboi, Y., Watanabe, S., and Kaneko, T. NHE3-positive ionocytes of Japanese dace form an apical crypt in acidic water. 3th International Congress on the Biology of Fish, Calgary, Canada, July 15-19, 2018.

Kaneko, T. Freshwater and seawater adaptation in Mozambique tilapia -Functional diversity and plasticity of ionocytes-. Invited lecture, Can Tho University, Can Tho, Vietnam, October 23, 2018.

Kaneko, T. Freshwater and seawater adaptation in Mozambique tilapia - Functional diversity and plasticity of ionocytes - . Special lecture, College of Aquaculture and Fisheries, Can Tho University, August 24, 2017.

金子豊二 . 魚類の水環境適応 - 塩類細胞の機能の多様性と可塑性 - . 第7回ホメオスタシスバイオロジーシンポジウム「動物の水環境への適応」, 日本動物学会第88回富山大会, 富山, 平成29年9月22日 .

Ishii, M., Watanabe, S., Furukawa, F., and Kaneko, T. Rise of plasma potassium level directly stimulates branchial K⁺ excreting system in freshwater-acclimated Mozambique tilapia. International Symposium “Fisheries Science for Future Generations”, Tokyo, September 22-24, 2017.

Orozco, Z.G.A., Soma, S., Kaneko, T., and Watanabe, S. Gene expressions of slc15a1a and b, genes that encode oligopeptide transporters, in the intestine of Mozambique tilapia in relation to nutrient condition. International Symposium “Fisheries Science for Future Generations”, Tokyo, September 22-24, 2017.

Orozco, Z.G.A., Soma, S., Kaneko, T., and Watanabe, S. Response of peptide transporter (SLC15A1) in the intestinal epithelial cells of tilapia *Oreochromis mossambicus* to fasting and refeeding. Aquaculture 2016, Las Vegas, Nevada, February 22-26, 2016.

宮西 弘・前田祥太郎・金子(大谷)律子・金子豊二 . 塩類細胞におけるNa⁺/K⁺-ATPaseア

イソフォームの同定．平成27年度日本水産学会春季大会，東京，2015年3月27日～31日．
Watanabe, S., and Kaneko, T. Prolactin and cortisol mediate the maintenance of the ionocytes expressing Na⁺, Cl⁻ cotransporter in Mozambique tilapia: Exploring with a newly-developed gill filament incubation system. The 9th International Congress of Comparative Physiology and Biochemistry, Kraków, Poland, August 23-28, 2015.
Inokuchi, M., Nakamura, M., Miyanishi, H., and Kaneko, T. Distributional changes in gill ionocytes in Japanese sea bass after transfer from seawater to freshwater. The 9th International Congress of Comparative Physiology and Biochemistry, Kraków, Poland, August 23-28, 2015.
Watanabe, S., Seale, A.P., Inokuchi, M., Grau, E.G., and Kaneko, T. Molecular equipment for cell volume-linked osmosensing. Symposium: Cellular Signalling, International Congress on the Biology of Fish, Heriot-Watt University, Edinburgh, August 3-7, 2014.
Miyanishi, H., Inokuchi, M., Nobata, S., Kaneko, T. Seawater experience enhances hypo-osmotic regulatory ability in medaka. Symposium: Cellular Signalling, International Congress on the Biology of Fish, Heriot-Watt University, Edinburgh, August 3-7, 2014.
Furukawa, F., Watanabe, S., Hiroi, J., Kaneko, T. Potassium excretion via ROMKα potassium channel expressed in the gill ionocytes of Mozambique tilapia. Cellular Signalling, International Congress on the Biology of Fish, Heriot-Watt University, Edinburgh, August 3-7, 2014.
Soma, S., Kaneko, T., Watanabe, S. Low salinity environment enhances the ability of intestinal amino acid absorption in Mozambique tilapia. Cellular Signalling, International Congress on the Biology of Fish, Heriot-Watt University, Edinburgh, August 3-7, 2014.

〔図書〕(計5件)

金子豊二 (2018): 【 -16】水・電解質代謝，動物学の百科事典(日本動物学会編)，丸善出版，東京．

金子豊二 編集 (2017): 新・英和和英水産学用語辞典，恒星社厚生閣，東京．
238-243 頁．

廣井準也・金子豊二 (2016): 塩類細胞，ホメオスタシスと適応 恒 ，ホルモンから見た生命現象と進化シリーズ (海谷啓之・内山実 編)，70-86 頁，裳華房，東京．

金子豊二 (2015): キンギョはなぜ海がきらいなのか？ 恒星社厚生閣，東京．

金子豊二 (2015): 魚類の浸透圧調節とセシウムの排出．日本海水学会誌，第 69 巻第 4 号，

〔産業財産権〕

出願状況 (計 0 件)

取得状況 (計 0 件)

〔その他〕

ホームページ等 なし

6．研究組織

(1)研究分担者

なし

(2)研究協力者

研究協力者氏名：渡邊 壮一 (東京大学大学院農学生命科学研究科・准教授)

ローマ字氏名：Soichi Watanabe

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。