

研究種目： 基盤研究(B)
 研究期間： 2007～2009
 課題番号： 19370024
 研究課題名（和文） アクアポリン分子の多様性と両生類の水適応戦略
 研究課題名（英文） Water adaptation strategy in anuran amphibians and molecular diversity of aquaporin

研究代表者
 田中 滋康 (TANAKA SHIGEYASU)
 静岡大学・創造科学技術大学院・教授
 研究者番号： 90146233

研究成果の概要（和文）：

細胞膜には、アクアポリン(AQP)と呼ばれる水を通す穴がある。カエル類は、樹上棲、陸上棲、半水棲、水棲と異なる水環境に適応し、AQP分子も多様性を示す。下腹部皮膚、膀胱、腎臓に抗利尿ホルモン依存性AQPが存在するが、系統学的な由来を異にしている。水棲ツメガエルの下腹部皮膚ではAQP mRNAは、発現しているが、タンパク質に翻訳できない仕組みがあることを発見した。これにより、ツメガエルの水中生活への適応が保障されている。

研究成果の概要（英文）：

Aquaporins (AQPs) are water channel proteins important for the transcellular water transport. Anuran AQP family consists of at least AQP0-AQP5, AQP7- AQP10, and two anuran-specific types, designated as AQPα1 and AQPα2. In *Hyla japonica*, AQP2 (AQP-h2K) and two forms of AQPα2 (AQP-h2 and AQP-h3) reside in the tight epithelial cells of three major osmoregulatory organs, *i.e.* AQP-h2K in the kidney, AQP-h2 in the urinary bladder, and both AQP-h2 and AQP-h3 in the ventral pelvic skin. They show translocation from the cytoplasmic pool to the apical plasma membrane in response to arginine vasotocin (AVT), thereby regulating water transport across the apical membrane. Tissue distribution of AQPα2 in five anuran species, from aquatic to arboreal habitats, suggests that AQP-h2 is a urinary bladder-type AQP, while AQP-h3 is a ventral pelvic skin-type AQP. Further, AQP-h2K seems to be specific to the kidney. The bladder-type AQP is further expressed in the pelvic skin of terrestrial and arboreal species, together with the pelvic skin-type AQP. In contrast, the pelvic skin-type AQP (AQP-x3) of the aquatic *Xenopus* has lost the ability of efficient protein production. The extra C terminal tail in AQP-x3 consisting of 33 nucleotides within the coding region appears to participate in the post-transcriptional regulation of AQP-x3 gene expression by attenuating protein expression. The positive transcriptional regulation of bladder-type AQP in the pelvic skin and negative post-transcriptional regulation of pelvic skin-type AQP provide flexibility in the water regulation mechanisms, which might have contributed to the evolutionary adaptation of anurans to a wide variety of water environments.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	8,200,000	2,460,000	10,660,000
2008年度	2,900,000	870,000	3,770,000
2009年度	2,900,000	870,000	3,770,000
年度			
年度			
総計	14,000,000	4,200,000	18,200,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学

キーワード：水チャネル、アクアポリン、抗利尿ホルモン、多様性、水環境適応、無尾両生類

1. 研究開始当初の背景

生体の約3分の1は水で、生命を維持するために水は必須である。動物では、(1)水を外界から取り入れ、(2)体内で水を利用し、(3)また水を適切に排出することで、生体の水恒常性を維持している。高等動物では主として腎臓がこの役割を担っている。無尾両生類(カエル類)は、成体では口から水を飲まず、下腹部の皮膚を通して水を吸収し、また膀胱で水を貯蔵し、再吸収することで、体内の水バランスを維持しているユニークな動物である。近年、哺乳類腎臓の尿細管細胞など水分子の出入りが顕著な細胞の細胞膜には、水分子を選択的に透過させるアクアポリン(aquaporin: AQP)と呼ばれる水チャネルが存在し、抗利尿ホルモン(ADH; 両生類では神経葉ホルモンのアルギニンバソトシン、AVT)などの因子でその機能が巧妙に調節されていることが知られてきた。AQPは広く細菌から動物や植物にいたる生物種に広く存在し、その役割も水透過性だけでなく多様な機能を持つことが知られつつある。無尾両生類は水と離れて生活することができないが、樹上型、陸上型、半水棲型、水棲型の4つの異なる水適応戦略を発展させ、多様な生活様式を獲得してきた。両生類の皮膚は、常に水分を多量に含み湿っているが、これは、カエルの皮膚腺(小顆粒腺・粘液腺)に特異的に発現するAQPが関与していると考えられる。Bentley (Enodocrines and Osmoregulation, 1971)は、下腹部皮膚におけるADHに対する反応性はカエル種の生息地と密接に関係していることを報告している。我々は、予備実験で調べた限りすべての種のカエル下腹部皮膚にアマガエルAQP-h3に相同な遺伝子が発現し、膀胱にはアマガエルAQP-h2抗体に特異的に反応するAQP分子の存在を確認している。下腹部皮膚に発現しているAQPは、言わば下腹部皮膚型AQPで、膀胱に発現しているAQP-h2様のものは、膀胱型AQPといえる。興味あることに、水分の乏しいところに生息している樹上棲や陸上棲のカエルでは、下腹部皮膚に下腹部皮膚型と膀胱型の2種類のAQPが発現し、協力して水を積極的に取り入れていることを発見した。一方、水棲型のツメガエルでは、ADHに対してほとんど応答がなく、水吸収も促進されないが、下腹部皮膚型AQP(AQP-x3)が発現している(未発表)。このような違いの原因をAQP分子の特性と多様性に帰すためには、クローニ

ングした個々のAQPの水透過能やmRNA発現量やタンパク質発現量を比較検討する必要がある。さらに、両生類の上位調節システムで働くAVTやその中間ペプチドであるハイドリンの合成やそれらのレセプターを探る必要がある。

カエル皮膚は体液の浸透圧調節機構は、生物の進化過程で獲得した特異的なシステムであり、古くから水吸収のモデルとして研究されてきたが、分子細胞機構の解明までには至っていない。

2. 研究の目的

本研究では、(1)各種無尾両生類の下腹部皮膚からAQPのcDNAをクローニングすることで、AQP分子の多様性と共通性を解明する。(2)個々のAQPに固有の水透過能、下腹部皮膚でのmRNA発現量およびAQPタンパク質発現量を比較することで、各AQPの特性と発現量を明らかにする。さらに、(3)これらのAQP発現を調節するAVTや受容体の発現を同定し、(4)AVTの合成系を免疫電顕法で解析することで、ハイドリンの合成・分泌のタイミングを解明し、同時に(5)AVTとハイドリンに対するカエル下腹部皮膚での水吸収量とAQPの細胞内の動態を比較し、ハイドリンの働きを示す。また、(6)ADH依存性AQPを含む小胞の膜輸送の分子機構を解析することで、これらの組織での水吸収機構を明らかにする。特に、極限環境に生息している砂漠カエルや寒耐性カエルのAQPの局在を示す。また、(7)なぜ下腹部皮膚という特定の領域でのみ水吸収が行われるのかという課題を解明する。さらに、(8)下垂体に発現しているAQP-h3BLの生理的な意味を探る。これらの知見を統合することで、両生類の水適応戦略におけるAQPの多様性とその発現を支配する内分泌系の分子細胞基盤を確立し、生物の水適応のモデルを構築する。

3. 研究の方法

(1)異なる水環境に生息しているカエルの浸透圧調節器官(下腹部皮膚、膀胱、腎臓)の組織からAQP cDNAクローニングを行う。(2)クローニングしたAQPのcRNAを*Xenopus*卵に注入し、水透過能を測定する。(3)AQP cDNAから予想されるアミノ酸配列から抗原決定部位を予測し、抗原ペプチドを合成し、これをウサギあるいはモルモットに免疫し、抗体を作成する。

- (4) 免疫染色を行い、AQP タンパク質の局在やウエスタンブロット法によりタンパク質の同定、抗体の特異性を調べる。
- (5) 実験マニピュレーションや in vitro 実験を行い、その後 AQP の動態を免疫細胞化学的に調べる。
- (6) 遺伝子変異体や組換え体を作成し、*Xenopus* 卵に発現させ、機能解析を行う。

4. 研究成果

- (1) 腎臓特異的な AQP のクローニングと機能解析

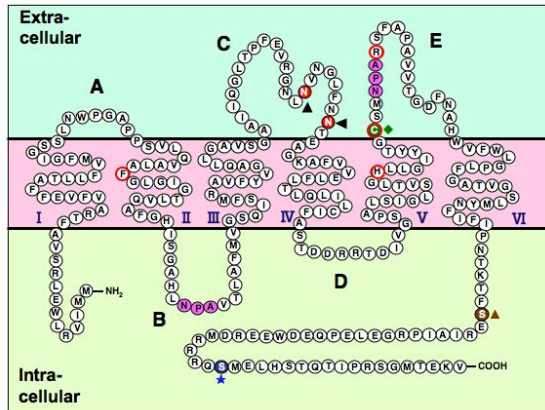
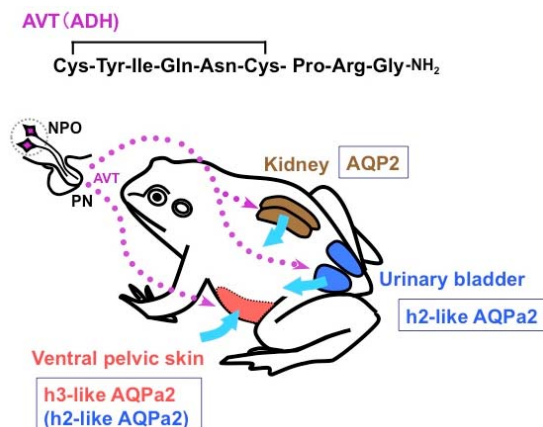


図 1. アマガエル腎臓に発現する AQP-h2K タンパク質の構造

アマガエルの腎臓から哺乳類 AQP2 に相同な AQP の cDNA をクローニングした。本 AQP は 280 アミノ酸残基から成り、2 個の Asn-Pro-Ala (NPA) モチーフ、水銀感受性システイン、Asn-120 と Asn-128 に N 型糖鎖結合部位、さらに Ser-262 に protein kinase A の作用部位が認められ、AQP-h2K と命名された。AQP-h2K タンパク質は、集合管の主細胞のアピカル膜あるいは細胞質に局在しているが、バソトシン (AVT) 刺激で細胞質プルールからアピカル膜へ移行する。このように AQP-h2K は、AVT 依存性水吸収に関与している。

- (2) 無尾両生類の主要な浸透圧調節器官に発現する AVT 依存性 AQP

AVT は、視床下部視束前核の細胞体、大細胞性神経分泌細胞で合成され、脱水時に神経葉に貯蔵されていた AVT が分泌される。分泌された AVT は、下腹部皮膚、膀胱、および腎臓から水の再吸収を促進し、生体の水バランスを維持している。また、AQP は、これらの



器官において AVT 依存的に水輸送を調節している。腎臓には、AQP2、膀胱には、h2-like AQP2、さらに下腹部皮膚には、h3-like AQP2 が発現し、水透過性上皮組織の主細胞内でそれらが局在する細胞内小胞からアピカル膜へ動員されることで、水吸収を促進する。図 2. アマガエルの浸透圧調節器官に発現する AVT 依存性 AQP

- (3) 水透過性上皮組織の側底部細胞膜に発現する AQP

アマガエルから新規の AQP (AQP-h3BL) をクローニングした。この AQP タンパク質は水透過性上皮細胞の側底部細胞膜に発現する。下腹部皮膚などで AVT 依存的に働く AQP-h2 や AQP-h3 により細胞に水が入ると、側底部膜に構成的に発現している AQP-h3BL を介して細胞外へ水が排出されると考えられる。

- (4) AQP の系統学的な知見

無尾両生類と哺乳類からクローニングされた AQP の系統図を Clustal W により作成したところ、AQP-h2K は、哺乳類 AQP2 と高い相同性を持ち、下腹部皮膚や膀胱に発現している AQP-h2 や AQP-h3 (type a2: AQP2) とは異なるクラスターを作ることを発見した。

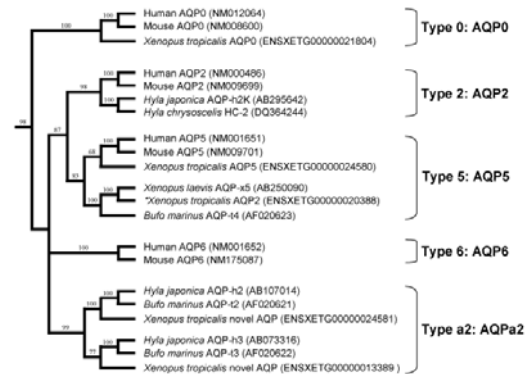


図 3. 両生類 AQP 分子の系統図

- (5) 下腹部皮膚の水透過性におけるホルモンと神経の支配

無尾両生類では AVT のプロセッシング過程で生じる中間体ペプチドであるハイドリン (Hydrin) も分泌され、生物活性を持つことが知られている。無尾両生類の下腹部皮膚からの水吸収は、hydrin や β 受容体を介した神経系からの調節を受けることが考えられていた。そこで、アマガエル下腹部皮膚をモデルとして、下腹部皮膚の水透過量および下腹部皮膚に発現する AQP の局在を指標としてカエル下腹部皮膚における水吸収調節機構の解明を試みた。その結果、アマガエル下腹部皮膚には AVT 受容体と β 受容体の異なる 2 種類の受容体を介して AQP のトランスロケーション

オンを調節し、水吸収を調節することを明にした。

(6) 下垂体に発現する AQP

アマガエル下垂体前葉の性腺刺激ホルモン細胞に哺乳類 AQP3 に相同な AQP-h3BL タンパク質が発現し、分泌顆粒に共在することを見いだした。分泌顆粒形成過程や開口放出時に分泌顆粒が水を吸収することと関連することが示唆された。

(7) 砂漠カエルの下腹部皮膚に発現する AQP

砂漠に生息しているアカボシヒキガエル (*Bufo punctatus*) とコロラドリバーヒキガエル (*Bufo alvarius*) の 2 種類の下腹部皮膚に発現する AQP の免疫組織学的な観察をした結果、より乾燥した環境に生息しているアカボシヒキガエルでは常に 2 種類の AQP, AQP-h2-like および AQP-h3-like タンパク質が主細胞のアピカル膜に局在し、常に水を吸収する体制を作っていることが明らかになった。

(8) 水棲ツメガエル下腹部皮膚型 AQP の非発現

水棲種を除く多くの無尾両生類は、下腹部皮膚から水を吸収し、膀胱に貯蔵した尿から水を再吸収することで、生体の水バランスを維持している。生息域の異なる無尾類のアクアポリン (AQP) を解析・比較した結果、無尾類には基本的に、下腹部皮膚と膀胱にそれぞれ固有の抗利尿ホルモン依存性 AQP (下腹部皮膚型と膀胱型) が発現していることが判明した。さらに、これらの AQP の発現様式の変化が、無尾類の多様な水環境への適応能と深く関連していることが示唆された。陸棲や樹上棲のカエルでは、生理学的な研究から、抗利尿ホルモンに応答して下腹部皮膚から効率よく水を吸収することが知られていたが、これらの種では、膀胱型 AQP が下腹部皮膚型 AQP と共に下腹部皮膚に発現していた。対照的に、水棲のツメガエルでは、下腹部皮膚は抗利尿ホルモンに応答せず、水透過性も極めて低いことが知られていたが、この種では、下腹部皮膚型 AQP (AQP-x3) mRNA からの翻訳が認められなかった。AQP-x3 のアミノ酸配列を他種と比較すると、C 末端側に Cys273 を基点として 11 アミノ酸残基長い配列 (CT tail) が認められた。この Cys を Ser や終始コドンに変えた変異体 (C273S または C273Stop) をツメガエル卵発現系で調べると、野生型 AQP-x3 の cRNA ではタンパク質発現は見られないが、C273S および C273Stop の cRNA ではタンパク質発現が見られ、これらの AQP タンパク質により水透過能が亢進した。また、アマガエルの腎臓型 AQP である AQP-h2K では、cRNA からタンパク質が発現するが、

AQP-h2K に CT tail を付加したキメラ分子の cRNA では、タンパク質が発現しなかった。これらの結果から、ツメガエルでは、AQP-x3 の CT tail をコードする 33 個のヌクレオチドに、タンパク質発現を抑制する機能があり、これにより下腹部皮膚からの過剰な水透過が抑制され、ツメガエルの水中生活への適応が保証されていると考えられる。これらの結果より、1790 年代の R. Townson 博士の発見以来蓄積されてきた無尾類の水吸収特性や生息域に応じた相違に関する研究成果が、分子レベルで理解できるようになった。

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 37 件)

- ① Suzuki M, Tanaka S. Molecular diversity of vasotocin-dependent aquaporins closely associated with water adaptation strategy in anuran amphibians. *J Neuroendocrinol* In press (査読有)
- ② Akabane, G, Hasegawa, T., Mochida H, Matsuda M, Suzuki M, Tanaka S (2010) Water Adaptation Strategy in Anuran Amphibians: Molecular Diversity of Aquaporin. *Endocrinology* 151: 165-173. (査読有)
- ③ Ogushi Y, Kitagawa D, Hasegawa T, Suzuki M, Tanaka S (2010) Correlation between aquaporin and water permeability in response to vasotocin, hydrin, and β -adrenergic effectors in the ventral pelvic skin of the tree frog, *Hyla japonica*. *J Exp Biol* 213: 288-294. (査読有)
- ④ Suzuki M, Tanaka S (2009) Molecular and cellular regulation of water homeostasis in anuran amphibians by aquaporins. *Comp Biochem Physiol A* 153: 231-241. (査読有)
- ⑤ Nakakura T, Sato M, Suzuki M, Hatano O, Takemori H, Taniguchi Y, Minoshima Y, Tanaka S (2009) The spatial and temporal expression of deltal-like protein 1 (Dlk1) in the rat pituitary gland during development. *Histochemistry and Cell Biology* 131: 141-153. (査読有)
- ⑥ Okada R, Kobayashi T, Yamamoto K, Nakakura T, Tanaka S, Vaudry H, Kikuyama S (2009) Neuroendocrine regulation of TSH secretion in amphibians. *Ann NY Acad Sci* 1163: 162-170. (査読有)
- ⑦ Kobayashi T, Takaso A, Tanaka S, Amano M, Takahashi A, Iwamuro S, Machida T (2009) Demonstration of the proopiomelanocortin signaling system in the primary immune organ of the quail. *Ann NY Acad Sci* 1163: 441-443. (査読有)

- ⑧ Mochida H, Nakakura T, Suzuki M, Hayashi H, Kikuyama S, Tanaka S (2008) Immunolocalization of a mammalian aquaporin 3 homologue in water-transporting epithelial cells in several organs of the clawed toad *Xenopus laevis*. *Cell Tissue Res* 333: 297-309. (査読有)
- ⑨ Ogushi Y, Mochida H, Nakakura T, Suzuki M, Tanaka S (2007) Immunocytochemical and phylogenetic analyses of an arginine vasotocin-dependent aquaporin, AQP-h2K, specifically expressed in the kidney of the tree frog, *Hyla japonica*. *Endocrinology* 148: 5891-5901. (査読有)
- ⑩ Nakakura T, Suzuki M, Watanabe Y, Tanaka S (2007) Possible involvement of brain-derived neurotrophic (BDNF) in the innervation of dopaminergic neurons from the periventricular nucleus to the rat pars intermedia. *Zool Sci* 24: 1086-1093.
- ⑪ Suzuki M, Katagiri N, Ueda M, Tanaka S (2007) Functional analysis of Nkx2.1 and Pax9 for calcitonin gene transcription. *Gen Comp Endocrinol* 152:259-266. (査読有)
- ⑫ Akabane G, Ogushi Y, Hasegawa T, Suzuki M, Tanaka S (2007) Gene cloning and expression of an aquaporin (AQP-h3BL) in the basolateral membrane of water-permeable epithelial cells in osmoregulatory organs of the tree frog. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 292:R2340-R2351. (査読有)
- ⑬ Suzuki M, Hasegawa T, Ogushi Y, Tanaka S (2007) Amphibian aquaporins and adaptation to terrestrial environments: A review. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 148:72-81. (査読有)
- [学会発表] (計 20 件)
- ① 佐野貴太, 鈴木雅一, 田中滋康 「ネッタイツメガエルにおけるアクアポリン遺伝子の発現調節」第 34 回日本比較内分泌学会大会・日本比較生理生化学会第 31 回大会合同大会 *CompBiol2009*, p51, 2009/10/22-24 (豊中)
- ② 尾串雄次, 都築亜純, 鈴木雅一, 田中滋康 「半陸上棲無尾両生類の Pelvic patch における皮膚型アクアポリンの局在」第 34 回日本比較内分泌学会大会・日本比較生理生化学会第 31 回大会合同大会 *CompBiol2009*, p52, 2009/10/22-24 (豊中)
- ③ 尾串雄次, 中倉敬, 赤羽根弦, 佐藤恵, 持田弘, 鈴木雅一, 田中滋康 (2009) 「ニホンアマガエル下垂体における哺乳類アクアポリンに相同な AQP-h3BL の発現」(社)日本動物学会第 80 回大会予稿集 p105, 2009/9/17-20 (静岡)
- ④ 柴田侑毅, 長井孝紀, 竹内浩昭, 長谷川敬展, Stanley D Hillyard, 鈴木雅一, 田中滋康 (2009) 「砂漠に生息するヒキガエル下腹部皮膚に発現するアクアポリン」(社)日本動物学会第 80 回大会予稿集 p105, 2009/9/17-20 (静岡)
- ⑤ 尾串雄次, 赤羽根弦, 鈴木雅一, 田中滋康 「アフリカツメガエルに発現する下腹部皮膚型アクアポリンの発現調節」(社)日本動物学会第 79 回大会 (福岡) 2008/9/5-7
- ⑥ Suzuki M, Tanaka S (2009) “Molecular diversity of vasotocin-dependent aquaporins closely associated with water adaptation strategy in anuran amphibians” VIIIth World Congress on Neurohypophysial Hormones, Sept 4-8, Kiatakuyushuu.
- ⑦ 田中滋康 (2009) 「下垂体プロオピオメラノコルチン細胞に関する分子細胞形態学的研究」吉村賞受賞講演 第 24 回日本下垂体研究会 8/27-29 (三沢)
- ⑧ 鈴木雅一, 尾串雄次, 田中滋康 「両生類におけるアクアポリンの多様性と AVT 応答性の進化」第 19 回バズプレゼン研究会 2009/1/10 (東京)
- ⑨ 鈴木雅一, 田中滋康 「カエルの水適応におけるアクアポリンの多様性とホルモン調節」日本比較内分泌学会シンポジウム 2008/12/5 日-6 (広島)
- ⑩ 片山いずみ, 尾串雄次, 中倉敬, 持田弘, 鈴木雅一, 田中滋康 「アフリカツメガエルにおける膀胱型アクアポリン (AQP) の同定と機能解析」(社)日本動物学会第 79 回大会 2008/9/5-7 (福岡)
- ⑪ Tanaka S, Ogushi Y, Suzuki M (2007) “Timing of the frog’s jump out of a pond – anuran amphibian aquaporin water channels”. *Comprehensive understanding of diverse biological timing mechanism*. Okayama, Nov 2-3 (2007)
- ⑫ 尾串雄次, 赤羽根弦, 鈴木雅一, 田中滋康 (2007) 「無尾両生類の下腹部皮膚に発現する AVT 依存性 AQP の多様性」第 32 回日本比較内分泌学会大会およびシンポジウム 2007/10/12-13 (日光), *Proc Japan Soc Comp Endocrinol* 22: 42 (2007)
- ⑬ 小宮山雄太, 鈴木雅一, 菊山榮, 田中滋康 (2007) 「ウシガエル下垂体中葉細胞に発現するアクアポリン (AQP^{h3BL}) タンパク質」第 32 回日本比較内分泌学会大会およびシンポジウム 2007/10/12-13 (日光) *Proc Japan Soc Comp Endocrinol* 22: 43 (2007)
- ⑭ 田中滋康 (2007) 「カエルも汗をかかか？」シンポジウム：両生類はワンダーランド, 日本動物学会第 78 回大会, 要

- 旨集 p128, 2007/9/20-22 (弘前)
- ⑮ 尾串雄次, 中倉敬, 鈴木雅一, 田中滋康 (2007)「アマガエル腎臓に特異的に発現するアクアポリンの同定および免疫組織化学的解析」日本動物学会第 78 回大会, 要旨集 pp80, 2007/9/20-22 (弘前)
- ⑯ 持田弘, 中倉敬, 鈴木雅一, 菊山榮, 田中滋康 (2007)「哺乳類アクアポリン (AQP)3 に相同なツメガエル AQP-x3BL の免疫組織学的発現部位」日本動物学会第 78 回大会, 要旨集 p107, 2007/9/20-22 (弘前)
- ⑰ 田中滋康, 尾串雄次, 持田弘, 赤羽根弦, 中倉敬, 鈴木雅一 (2007)「カエルには, 下垂体神経葉ホルモンバソトシン (AVT) 依存性アクアポリンが 3 種類存在する」日本下垂体研究会第 22 回学術集会, 2007/8/2-4, 講演要旨集, p49 (神奈川)
- ⑱ Tanaka S, Suzuki M (2007) Evolution of regulatory systems in anuran amphibian water homeostasis for adapting to terrestrial environments. 5th International Conference of Aquaporin, July 13-16, 2007, Nara
- ⑲ Akabane G, Ogushi Y, Hasegawa T, Suzuki M, Tanaka S (2007) Expression of an aquaporin, AQP-h3BL, in the basolateral membrane of water-permeable epithelial cells in osmoregulatory organs of the tree frog. 5th International Conference of Aquaporin, July 13-16, 2007 Nara
- ⑳ Ogushi Y, Mochida H, Akabane G, Suzuki M, Tanaka S (2007) Immunocytochemical and phylogenetic analyses of an arginine vasotocin-dependent aquaporin, AQP-h2K, specifically expressed in the kidney of the tree frog. 5th International Conference of Aquaporin, July 13-16, 2007, Nara

〔図書〕 (計 6 件)

- ① 田中滋康 生物学辞典 (東京化学同人) 担) 印刷中
- ② Tanaka S, Suzuki M (2009) Integrative Biology of Aquaporins in Anuran Amphibians. In: Synthetic and Integrative Biology, (ed James T. Gevona), Nova Science Publishers, Inc. in press
- ③ Hillyard DS, Mobjerg N, Tanaka S, Larsen EH (2009) Osmotic and ion regulation in amphibians. The Amphibia. In: Osmotic and Ionic Regulation: Cells and Animals. (Editor: Evans DH), CRC press, 367-441.
- ④ 田中滋康 (2008)「両生類の水代謝」, In: からだの事典, 佐々木成, 石橋賢一編集, 106-112, 朝倉書店
- ⑤ 中倉敬, 田中滋康 (2007) 高感度 mRNA 検出法で細胞を同定する-in situ RT-PCR 法- 比較生理化学 24:126-129

- ⑥ 田中滋康, 長谷川敬展, 鈴木雅一 (2007)「動物のアクアポリンの多様性と比較 「内分泌的展望」特集 新しい内分泌現象 日本比較内分泌学会ニュース 124: 4-19.

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.ipc.shizuoka.ac.jp/~sbstana/ST-Lab-J.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

田中滋康 (TANAKA SHIGEYASU)
静岡大学・創造科学技術大学院・教授
研究者番号: 90146233

(2) 研究分担者

鈴木雅一 (SUZUKI MASAKAZU)
静岡大学・理学部・准教授
研究者番号: 60280913

(3) 連携研究者

(分

水と
pp,