

令和 5 年 6 月 7 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2019～2022

課題番号：19K06762

研究課題名（和文）神経修飾ペプチドGnRH3は脳内で如何に放出され、感覚神経回路を修飾するのか？

研究課題名（英文）Exocytosis and Neuromodulation mechanism of GnRH3 peptide in the brain

研究代表者

阿部 秀樹（Abe, Hideki）

名古屋大学・生命農学研究科・准教授

研究者番号：90396804

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,300,000円

研究成果の概要（和文）：GnRH3ニューロン特異的に開口放出センサーを発現するトランスジェニックメダカを用いて単一ペプチドニューロンの開口放出をin vitro/ex vivoで可視化した。その結果従来報告されていた自発発火活動下では同ニューロンからの開口放出はほとんど誘起されず、持続的興奮が必要とされることが示唆された。またGnRH3ペプチドによる高次視覚情報処理に対する修飾機構を解析する行動実験系を作出した。更に嗅覚情報の神経修飾機構を探る過程でフグがフグ毒テトロドトキシンの類縁体（TDT）を誘引性匂い物質として感知することを発見し、食物連鎖による毒蓄積の手がかりやフェロモンとして利用している可能性を示した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究の成果は神経ペプチドを産生するペプチドニューロンの興奮分泌連関の時空間動態解明に寄与するものであり、他のペプチドニューロンにおける機構解明にも寄与する。また本研究過程から派生した有毒フグが体内にTTXと共に蓄積するTTXアナログを匂いとして検知するという研究成果は、これまで機能未知であったTTXアナログの役割解明に役立つのみならず、有毒フグの毒化機構や繁殖行動の制御機構解明にも広く役立つものであり、学術的にもフグ類の水産増殖における毒化防止を考える上でも意義深い成果であると考えている。

研究成果の概要（英文）：We studied peptide release dynamics from single peptidergic neurons in vitro/ex vivo using transgenic medaka expressing a fluorescent exocytotic indicator protein in GnRH3 neurons. Results suggest that their intrinsic spontaneous firing activity has minimal impact on neuron release, requiring continuous excitation. Additionally, we developed an experimental behavioral system to analyze how the GnRH3 peptide modifies higher visual information processing mechanisms. In addition, during the exploration of the modulation mechanism of olfactory information processing by GnRH peptide, we found that toxic pufferfish are attracted to a non-toxic TTX analog, 5,6,11-trideoxyTTX (TDT), suggesting potential toxification via the food chain and possible use as a pheromone.

研究分野：神経生物学

キーワード：神経修飾ペプチド 興奮分泌連関 TTXアナログ 有毒フグの毒化・繁殖行動

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、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

神経系を構成する個々のニューロンは、他からの入力統合されて活動電位が発生すると神経終末から神経伝達物質を放出して情報を次の細胞へ伝えている(神経伝達)。神経系には更に内外の変化に応じて緩徐かつ持続的に神経伝達の効率やニューロンの電氣的興奮性を調節する仕組み(神経修飾)が存在し、その多くは脳内に存在する多様なペプチドニューロンによって担われている。代表者は、

1. ペプチドニューロンはその活動に応じて何時何処からペプチドを放出するのか?
2. 放出されたペプチドはどのように感覚や行動を司る神経回路を修飾するのか?
3. ペプチドニューロンはどのような状況に応じて活動し、動物行動を調節するか?

を調べることで、ペプチドニューロンが緩徐・持続的な内外の環境変化を個体活動に反映させるアルゴリズムの全貌を詳らかにすることを目指してきた。

これらに関する国内外の研究はこれまでペプチド投与や薬理阻害・ノックアウト、また近年爆発的に普及したオプトジェネティクス等を利用してペプチドニューロンを賦活/抑制した結果、それらが個体行動に及ぼす影響を神経内分泌学的に調べたトップダウン型の研究が盛んに行われてきた。しかしながら単一ニューロンレベルでペプチド開口放出過程や、放出されたペプチドによる神経修飾作用が神経回路情報処理に如何なる影響を及ぼすのか、その素過程を調べた研究は殆どない。なぜならば一般にペプチドニューロンは脳内で散在し、その軸索も脳内広範囲に伸びて他の細胞に取り囲まれている。さらにペプチドはシナプス以外からも放出・拡散して伝わる(容量性伝達)のに加えて、ペプチド受容体は一般に代謝型であるため放出現象を電流変化として検出できない。このため単一ニューロンからのペプチド放出をリアルタイムに検出すること自体が事実上不可能であった。

代表者は魚類で発達している性行動の動機付けや配偶者選択等に関わる終神経(TN)-GnRH3ペプチドニューロンが脳内で容易に同定可能な細胞塊を形成することに着目して、①単一ペプチドニューロン自発発火活動生成機構と、その自己/傍分泌性調節機構(Abe & Oka, 1999,2000,2002; Saito & Abe ら, 2010; Umatani & Abe ら 2013)、②TN-GnRH3ニューロンの形態・発火特性を生体外に再現した単離培養系(Abe & Oka, 2009)、さらにキングョ嗅球を生体外に取り出して分散培養することで得られる TN-GnRH3ニューロンと同ニューロンによって神経修飾される対象である嗅球ニューロンの共培養系や TN-GnRH3ニューロン特異的に開口放出センサータンパク質 SynaptopHluorin を発現するトランスジェニックメダカを作出する一方で、TN-GnRH3ニューロンについて神経回路・行動レベルの機能研究をすすめ、③嗅覚の一次中枢である嗅球シナプス伝達が GnRH とドーパミンにより拮抗的に修飾され、幅広い匂いに対する応答感度が調節されること(Kawai & Abe ら, 2010,2012)、④雌メダカ TN-GnRH3ニューロンの発火活動が個体に予め呈示した異性の視覚情報によって変化し、更に TN-GnRH3系の異常が視覚依存的な配偶者選択行動に影響を及ぼすこと(Okuyama, Abe, Takeuchi ら, 2014)を、それぞれ嗅覚系の形態・生理学(特に性フェロモンと行動機能)に関する知見が豊富なキングョ、ゲノム情報・トランスジェニック技術や多数の近交系等、分子遺伝学的リソースが豊富なメダカを使って明らかにしてきた。

これらの成果から代表者は、(i)ペプチドニューロンの発火頻度・パターン変化はニューロン局所に異なる時間経過・メカニズムで differential に分泌小胞を供給～放出を誘起し、細胞体・樹状突起から自己・傍分泌的にペプチドが放出され、自身の興奮性が調節される。また、(ii)脳内広範囲に投射する神経突起から容量性伝達物質として放出され、標的ニューロンの興奮性や神経伝達効率を修飾する。その結果、脳内(感覚)情報処理過程を変化させることで個体行動を緩徐・持続的に調節している、という作業仮説を立てた。

2. 研究の目的

本研究では上記の状況を踏まえて、

- 1) TN-GnRH3 特異的に開口放出センサータンパク質 SynaptopHluorin を発現するトランスジェニックメダカを使用して、ペプチド放出の in vitro/in vivo ライブイメージングを行うことで、単一ペプチドニューロンの興奮に伴う分泌小胞輸送～局所開口放出の時空間動態をさぐる。
- 2) 人工リガンドに応答する人工受容体(DREADDs)を GnRH3ニューロンに発現させた TGメダカを新たに作製し、DREADDsによる GnRH3ニューロン特異的興奮制御・視覚誘発性行動解析を組み合わせることで、視覚情報処理を担う神経回路に対する GnRHペプチドの神経修飾作用を探ることを目指す。
- 3) 放出された GnRH3ペプチドの修飾対象として性行動の発現に重要な役割を示す嗅覚

系に着目し、その中でも物質として興味深い有毒フグが持つフグ毒に対する嗅覚について解析する。
ことを目的として研究を進めた。

3. 研究の方法

1) 脳内ペプチドニューロンからの開口放出解析

単一ペプチドニューロンの中で“発火活動に応じてペプチドを含む小胞が細胞内の何時何処に輸送され、どのような時間経過で放出されるのか”、を調べるため TN-GnRH3 ニューロン特異的に開口放出センサータンパク質 SynaptopHluorin を発現するトランスジェニックメダカを材料として、同トランスジェニックメダカ稚魚から取り出した脳の分散培養、ならびに全脳 *ex vivo* 標本を併用し、

分散培養系では個々の GnRH3 ニューロンにおける開口放出部位・分泌小胞の移動速度・パターン変化を解析するとともに、

体が小さく透明な胚～稚魚のまるごと、もしくは全脳を取り出した *ex vivo* 標本の状態で正立型落射蛍光顕微鏡を用いて GnRH3 ニューロンにおける SpH 蛍光変化のタイムラプスイメージングを行い、脳内ペプチドニューロンからの自発発火活動に伴う開口放出を解析する。

2) ペプチドを貯蔵する有芯小胞特異的な開口放出を検出するための新規トランスジェニック系統の作出

シナプス小胞と有芯小胞を区別できない SynaptopHluorin トランスジェニックメダカの欠点を補うために、有芯小胞のみで開口放出に伴って蛍光強度が変化する *gnrh3:npyphluorin* 系統を新たに作出し、同様にイメージング実験により解析する。

3) 視覚情報処理過程に対する GnRH ペプチドの神経修飾作用解析

魚類視覚一次中枢の視蓋や網膜は TN-GnRH3 ニューロンからの神経線維が密に投射する部位である。視蓋では GnRH 投与によって、①網膜神経節細胞→視蓋脳室周囲ニューロンへのシナプス伝達が増強される(Kinoshita, 2007)一方で、②Ca²⁺活性化 K⁺電流の賦活化によって視蓋脳室周囲ニューロンの興奮性が抑制されることが報告されている (Umatani, Abe ら, 2015)。これら細胞レベルで判明している GnRH の神経修飾作用が個体の視覚情報処理過程に与える影響を視覚刺激によって誘発される単純な反射行動を指標として解析する。さらに化学遺伝学的手法を用いることで外部からの薬剤誘導性に GnRH3 ニューロンを特異的に興奮させて GnRH ペプチド放出を促し、その結果生じる視覚誘導性行動変化の解析をこころみた。

4) 有毒フグの繁殖行動に関わるフェロモンとしてのフグ毒テトロドトキシンとその嗅覚感受性修飾

GnRH3 ペプチドは繁殖行動の動機づけに関わる神経ペプチドであるが、その神経修飾対象領域としては3で挙げた視覚情報処理の他にも、フェロモンに対する嗅覚系などに影響を及ぼす可能性がこれまでの他の魚類を使用した解剖・生理学的研究から推測されている。研究を進める過程で有毒フグが体内に蓄積するフグ毒、テトロドトキシン (TTX) が有毒フグにおけるフェロモンとして作用しているのではないかという行動学的研究が 1990 年代終わりから 2000 年代はじめに行われたが、その嗅覚受容を生理的に確かめた研究が存在しない。さらに TTX に対する嗅覚感受性が雄の繁殖期のフグのみで報告されていた。そこでこれを GnRH ペプチドによる嗅覚感受性の修飾研究の材料になるのではと考え、これまでに TTX に対する嗅覚を介した誘引行動が報告されていたクサフグと、クサフグとは系統・地理的に離れた有毒フグであるミドリフグを用いて、行動実験、最初期遺伝子産物に対する免疫組織化学、嗅上皮の集合電位応答記録によって TTX に対する嗅覚応答を検証した。

4. 研究成果

1) GnRH3 ペプチドニューロン特異的に開口放出センサータンパク質を発現するトランスジェニックメダカを用いた、ペプチドニューロン開口放出の *in vitro* / *ex vivo* イメージング

開口放出センサータンパク質 SynaptopHluorin を GnRH3 ニューロン特異的に発現するトランスジェニックメダカ稚魚 (孵化後 2 週間以内) から脳を取り出し、嗅球～視蓋にかけての細胞をカバーガラス上に撒いた分散培養を作製して、単一ニューロン内での分泌小胞移動・放出部位を検索した。その結果、培養細胞に一切の人為的な刺激を加えない状態で自発的開口放出が

生じるものの、その発生頻度は極めて低く、放出動態の解析には刺激による放出誘導が必須であることが判明した。その一方で薬理的な脱分極刺激では GnRH3 ニューロン細胞体および神経突起で蛍光強度の一過性増大が誘起された。細胞体と神経突起の脱分極刺激に伴う SynaptopHluorin 蛍光強度変化を比較したところ、細胞体に比べ神経突起の方が増大した蛍光強度の減衰時間が長くなる傾向にあり、同ニューロンにおける開口放出が単一ニューロン内で異なる推移を示す可能性が示された。さらに培養 GnRH3 ニューロンの神経突起において SpH によって標識された分泌小胞が神経突起内を間歇的に移動している様子が観察され、その移動スピード・拡散が活動依存的に増大すること、神経突起途中の特定の領域で開口放出が活動依存的に増大することを示唆するデータが得られた。

脳内 GnRH3 ニューロンからのペプチド放出を解析するために、ペプチド放出を誘起しやすいバースト状自発発火パターンを GnRH3 ニューロンが示すことが報告されている孵化後 1 週間以内のメダカ稚魚から脳を取り出し、*ex vivo* 状態で脳内 TN-GnRH3 ニューロンにおける SynaptopHluorin 蛍光変化を最長 5 分間記録した。その結果、開口放出を反映する一過性 SynaptopHluorin 蛍光強度上昇が GnRH3 ニューロンの細胞体・軸索の両方で見られたが、その回数は培養ニューロン同様に細胞体・軸索共に少なく、同時期の GnRH3 ニューロンで記録される自発性バースト発火の発生頻度 (1 分間あたり約 5-10 回) よりも低い頻度 (5 分間で 0 ~ 5 回) であった。開口放出を示す SpH 蛍光強度上昇には数秒で減衰する type1 と、10 ~ 30 秒程度維持してから急激に減衰する type2 の 2 パターンがみられた。さらに GABA_A 受容体の阻害剤である bicuculline の灌流投与によって持続的に GnRH3 ニューロンの興奮誘導を起こすと、type1 の SpH 蛍光強度上昇を示す開口放出回数が増加した。type1 と type2 の開口放出はそれぞれ異なる開口放出様式を反映している可能性があり、これは後述する新たに樹立したペプチドを貯蔵する有芯小胞特異的に開口放出検出可能な *gnrh3:npv-phluorin* 系統を用いたイメージングなどによって今後更に検討を進める。GnRH3 ニューロンでは自発発火活動に伴うペプチド放出がほとんど生じていないことが判明したため、電気刺激、およびグルタミン酸の局所・短時間投与によって開口放出を誘発させることできるかを検討した。その結果、フィールド電気刺激による開口放出誘起はあまり芳しくない一方、グルタミン酸や bicuculline の GnRH3 ニューロン細胞体近傍への Puff 投与は細胞体・近傍の軸索からの開口放出を誘導したが、その発生率は従来の自発発火活動から予測されたものよりも低かった。GnRH3 ニューロンが日頃示すペースメーカー活動そのものに如何なる機能的意義があるのかは今後の検討課題である。

2)GnRH3 ニューロン特異的に有芯小胞からの開口放出を検出するためのトランスジェニックメダカの作製

これまでに樹立した GnRH3 ニューロン特異的に SynaptopHluorin を発現する系統作出時に使用した DNA コンストラクトを元に、GnRH3 遺伝子の 5'側非翻訳領域 5kbp の下流に神経ペプチド Y (NPY) と pH 感受性 GFP である pHluorin のコード配列を結合した DNA コンストラクトの導入し、GnRH ペプチドを貯蔵する有芯小胞に細胞外に放出されることで蛍光強度が増大する蛍光タンパク質を発現するトランスジェニックメダカを作出した。同メダカの *in vitro* / *ex vivo* 標本を用いた GnRH3 ニューロンイメージングにおいても既存の SynaptopHluorin を発現する系統で得られたのと同様の結果が得られており、GnRH3 ニューロンにおけるペプチド放出というのが他からの持続的な興奮性入力が必要とされる、かなり発生頻度の低い、制御された放出現象であることが示唆された。

3)メダカ視覚情報処理過程に対する GnRH ペプチド神経修飾作用

単純な視覚性反射行動を利用してメダカ視機能に対する GnRH の修飾作用を検討した。不動化した魚体周囲に縦縞の移動を呈示した時に誘導される眼球追従運動(視運動性眼振、Optokinetic Nystagmus; OKN)の呈示・記録実験系を作成し、呈示する縦縞の幅(空間周波数)を系統的に変化させ OKN の応答特性を解析した。そして GnRH3 の腹腔内・脳室内投与が OKN 応答特性に及ぼす影響を解析した。その結果、vehicle (0.9% 塩化ナトリウム溶液で溶解した 0.1% ウシ血清アルブミン)を投与した場合と比べて、GnRH3 の腹腔内投与 (1.041 nmol/g B.W.・2h)によって高空間周波数条件(=細かい縦縞の移動)に対する OKN 応答が減少する傾向が観察されたが、脳室内投与 (1 pmol/g B.W.・15min)では変化がみられなかった。この結果は GnRH3 が OKN に及ぼした神経修飾作用は、中枢神経系が標的的部位ではなく、感覚受容器(網膜)のレベルで生じていることが示唆され、「視野内の細かな背景の移動」という情報を感覚器から脳内に送る段階でフィルターするように作用してい

るものと推測された。

そこでさらに上位視覚情報処理機構に対する GnRH による神経修飾作用を解析するため、また内在性の GnRH 放出による神経回路修飾を誘導するために、化学遺伝学的手法を適応して人工リガンドによって賦活化される代謝型受容体 (hM3Dq) を GnRH3 ニューロンに発現するトランスジェニックメダカの作出を試みたが、作出した系統が致死になってしまい系統樹立に至らなかった。導入した hM3Dq が何らかの形で予期せぬ影響をもたらしてしまったものと思われた。そこで GnRH ペプチドの脳室内投与と提示する視覚刺激・誘起される行動の評価指標の改良によって、高次な視覚情報処理を必要とする行動に対する GnRH 神経修飾の評価を試みた。そのために魚体を不動化しない状況下で周囲に縞模様が回転する視覚刺激を提示することによって発生する視運動反応を生じさせ、視運動反応を誘導する刺激に紛れた状態で脅威となる物体や異性の画像を提示する行動実験系を完成させた。現在、提示刺激のコントラスト・ノイズレベルを変化させることで逃避行動/関心行動が生じる閾値条件を求め、その閾値が GnRH 脳室内投与によって変化するか否か検討を続けている。

4) 有毒フグの繁殖行動に関わるフェロモンとしてのフグ毒テトロドトキシンとその嗅覚感受性修飾

当初課題から派生したこの研究は、当初 TTX に対する嗅上皮応答を検証し、その季節性・GnRH ペプチドによる応答性修飾機構研究に直ちに進むことを予定していたが、研究開始当初の予想に反して TTX に対する嗅覚感知能が報告されていたクサフグ嗅上皮は TTX そのものに対しては全く応答を示さず、TTX と共にフグが体内に蓄積している無毒の TTX 類縁体である 5,6,11-trideoxyTTX (以下 TDT) に対して応答することが判明した。そこで TDT に暴露した嗅上皮を神経活動マーカーである pERK 抗体を用いて標識したところ、嗅上皮表面の特定の細胞が標識され、また行動実験の結果、クサフグが雌雄問わず TDT に誘引されることが明らかとなった。これまでクサフグ・トラフグの二種において“TTX”に対する嗅覚感知能が報告されていたが、これらの研究ではいずれも他の有毒フグの卵巣から粗抽出した TTX を使用しており、これに対して我々の研究では TDT を含まない精製 TTX ならびに完全合成した TDT を使用している。従来研究では粗精製 TTX 中に混在していた TDT を感知していたものと考えられる。この TDT に対する嗅覚感知能がクサフグ特有のものであるか否かを検証するために、クサフグ・トラフグが属する *Takifugu* 属とは系統的に離れており、また生息地理的にも離れた有毒フグである東南アジアに生息する汽水フグのミドリフグ (*Dichotomyctere nigroviridis*) を用いて TDT に対する誘引行動を検証した。その結果、ミドリフグも TDT に対して誘引され、その効果は嗅上皮切除によって消失した。さらにミドリフグでは TDT を感知する嗅細胞種を神経活動マーカーである pS6 とクリプト型嗅細胞マーカーである S100 に対する抗体を用いた二重免疫組織化学により標識することに成功し、クリプト型嗅細胞が TDT を検出する嗅細胞であることが明らかとなった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 阿部秀樹・鈴木偉久・安立昌篤・西川俊夫	4. 巻 24
2. 論文標題 フグは無毒のフグ毒の「匂い」を嗅ぐことができる, 小特集 香り物質と生き物の最新研究	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Aroma Research	6. 最初と最後の頁 38-45
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Noguchi Yoshihisa, Suzuki Takehisa, Matsutani Keigo, Sakakibara Ryo, Nakahigashi Ryota, Adachi Masaatsu, Nishikawa Toshio, Abe Hideki	4. 巻 12
2. 論文標題 An almost nontoxic tetrodotoxin analog, 5,6,11-trideoxytetrodotoxin, as an odorant for the grass puffer	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 15087
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-022-19355-6	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Suzuki Takehisa, Nakahigashi Ryota, Adachi Masaatsu, Nishikawa Toshio, Abe Hideki	4. 巻 47
2. 論文標題 Green spotted puffers detect a nontoxic TTX analog odor using crypt olfactory sensory neurons	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Chemical Senses	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/chemse/bjac011	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Watanabe, Y., Okuya, K., Takada, Y., Kinoshita, M., Yokoi, S., Chisada, S., Kamei, Y., Tatsukawa, H., Yamamoto, N., Abe, H., Hashimoto, H., Hitomi, K.	4. 巻 168
2. 論文標題 Gene disruption of medaka (<i>Oryzias latipes</i>) orthologue for mammalian tissue-type transglutaminase (TG2) causes movement retardation.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 J. Biochemistry	6. 最初と最後の頁 213-222
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jb/mvaa038	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Hagio, H., Kawaguchi, M., Abe, H., Yamamoto, N.	4. 巻 529
2. 論文標題 Afferent and efferent connections of the nucleus prethalamicus in the yellowfin goby <i>Acanthogobius flavimanus</i> .	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 J. Comp. Neurol.	6. 最初と最後の頁 87-110
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/cne.24935	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Nakayama, T., Nishino, H., Narita, J., Abe, H., Yamamoto, N.	4. 巻 527
2. 論文標題 Indirect pathway to pectoral fin motor neurons from nucleus ruber in the Nile tilapia <i>Oreochromis niloticus</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 J. Comp. Neurol.	6. 最初と最後の頁 957-971
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/cne.24578	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計11件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 鈴木偉久・阿部 秀樹
2. 発表標題 成魚嗅上皮へのGCaMP6s in vivo 電気穿孔によって可視化したミドリフグ嗅細胞の匂い応答
3. 学会等名 日本動物学会第92回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 鈴木偉久・野口能寿・中東亮太・安立昌篤・山本直之・西川俊夫・阿部秀樹
2. 発表標題 有毒フグは無毒なTTX 類縁体をどのように感じるのか?
3. 学会等名 第6回 "ユニーク会"
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 鈴木偉久・中東亮太・安立昌篤・西川俊夫・阿部秀樹
2. 発表標題 ミドリフグは無毒なTTX 類縁体をどのように感じるのか？
3. 学会等名 令和4年度日本水産学会春季大会「オンライン」ナイトポスターセッション
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 鈴木 偉久・中東 亮太・安立 昌篤・山本 直之・西川 俊夫・阿部 秀樹
2. 発表標題 ミドリフグにおけるTTX類縁体に応答する嗅覚受容細胞の同定
3. 学会等名 日本動物学会第91回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 大崎 真穂・阿部 秀樹
2. 発表標題 GnRH3による神経修飾作用がメダカ視機能に及ぼす影響
3. 学会等名 日本動物学会第91回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 梶浦真司・木山純平・阿部秀樹
2. 発表標題 脳内GnRH3ニューロンにおけるペプチド放出のライブイメージング
3. 学会等名 第13回水生動物の行動と神経系シンポジウム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 鈴木偉久・野口能寿・中東亮太・安立昌篤・山本直之・西川俊夫・阿部秀樹
2. 発表標題 ミドリフグ (<i>Dichotomyctere nigroviridis</i>) における、TTX類に対する嗅覚性誘引行動
3. 学会等名 第13回水生動物の行動と神経系シンポジウム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 福田和也・椋田崇生・川口将史・阿部秀樹・山本直之
2. 発表標題 異なる配偶システムを生み出す脳内バソトシン・イソトシン系の比較
3. 学会等名 第13回水生動物の行動と神経系シンポジウム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 福田和也・椋田崇生・川口将史・阿部秀樹・山本直之
2. 発表標題 異なる配偶システムを生み出す脳内バソトシン・イソトシン系の比較研究
3. 学会等名 日本動物行動学会第38回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 鈴木偉久・中東亮太・安立昌篤・山本直之・西川俊夫・阿部 秀樹
2. 発表標題 ミドリフグ(<i>Tetraodon nigroviridis</i>)における、TTX類に対する嗅覚性誘引行動
3. 学会等名 日本動物学会第90回大阪大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 阿部秀樹・木山純平・梶浦真司
2. 発表標題 GnRH3-SynaptopHluorinメダカ ex vivo脳標本から記録されたGnRH3ニューロンからの自発的開口放出活動
3. 学会等名 日本動物学会第90回大阪大会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

研究グループHP https://lfbphysiol.wordpress.com/

6. 研究組織		
氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------