

令和 4 年 6 月 23 日現在

機関番号：13201

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2021

課題番号：18K06310

研究課題名(和文) 魚類におけるPACAPの中樞機能の解析により脊椎動物に普遍的な神経基盤を探る

研究課題名(英文) Elucidation of the universal neural basis in vertebrates by analysis of the central function of PACAP in fish.

研究代表者

中町 智哉 (Nakamachi, Tomoya)

富山大学・学術研究部理学系・講師

研究者番号：30433840

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：本研究ではゼブラフィッシュを用いて遺伝子重複したPACAPおよびPACAP受容体(PAC1R)の差異の解明を目的とした。組織分布の観察により、PACAPおよびPAC1Rの重複遺伝子は異なる分布パターンを示した。PACAP投与実験により、PACAP1とPACAP2は共に摂食行動を抑制したが、PACAP1は短期記憶を増強させ、PACAP2は長期記憶と社会性行動を増強させた。PAC1R強制発現細胞の解析により、重複化したPAC1Rは活性化されるシグナル経路が異なった。これらの結果は重複化したPACAP/PAC1Rが分布・生理作用・シグナル経路が変化することにより分子進化しつつあることを示唆している。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究では真骨魚類独自のゲノム重複により重複化したPACAP/PAC1Rの解析を行うことにより、重複化したPACAP/PAC1Rが分布・生理作用・シグナル経路が変化していることを明らかにした。PACAPは進化の過程で遺伝子重複やエクソン重複などを繰り返しながら、哺乳類ではセクレチンやグルカゴンなどの10以上の遺伝子に分子進化したことが明らかになっている。しかし重複化した神経ペプチド遺伝子がどのように異なる遺伝子として分子進化していったかは不明な点が多く残っている。本研究結果は、多くの神経ペプチド遺伝子に分子進化してきたPACAP/PAC1R遺伝子の分化過程の解明に寄与する。

研究成果の概要(英文)：In this study, we aimed to elucidate the differences between duplicates of PACAP and PACAP receptor (PAC1R) using zebrafish. Tissue distribution revealed that the PACAP and PAC1R duplicated genes showed different distribution patterns. PACAP administration experiments showed that both PACAP1 and PACAP2 suppressed feeding behavior, but PACAP1 enhanced short-term memory and PACAP2 enhanced long-term memory and social behavior. Analysis of PAC1R-expressing cells revealed that the duplicated PAC1Rs differ in the signaling pathways activated. These results suggest that duplicated PACAP/PAC1Rs are undergoing molecular evolution through changes in distribution, physiology, and signaling pathways.

研究分野：比較内分泌学

キーワード：PACAP ゼブラフィッシュ 遺伝子重複 行動解析 組織分布 シグナル解析

1. 研究開始当初の背景

下垂体アデニル酸シクラーゼ活性化ポリペプチド (PACAP) は進化的に構造がほとんど変化せずにヒトにも存在している神経伝達物質であり、神経保護作用、摂食抑制作用、記憶学習増強作用、血圧低下作用など多くの重要な生理機能を持つことが主にげっ歯類を用いた研究で明らかになっている。PACAP は進化の過程で遺伝子重複やエクソン重複などを繰り返しながら、哺乳類ではセクレチンやグルカゴンなどの 10 以上の遺伝子に分子進化したことが明らかになっている。ゼブラフィッシュを含む魚類では 2 つの PACAP (PACAP1 および PACAP2) および 2 つの PACAP 受容体 (PAC1aR および PAC1bR) が存在する。しかし、その機能や分布の違いは明らかになっておらず、もしかすると魚類では 2 つの PACAP、PAC1R が既に異なる性質を持ち、別の因子として分子進化が起きている可能性がある。しかし、これまでにゼブラフィッシュの持つ 2 つの PACAP および PAC1R の相違について解析した研究はほとんど存在しない。

2. 研究の目的

そこで本研究ではゼブラフィッシュを用いて重複化した PACAP および PAC1R の組織分布と機能の違いを明らかにするため、以下の実験を行った。

- 1) PACAP/ PAC1R の組織分布
- 2) PACAP/ PAC1R の各種行動への関与
- 3) PACAP/ PAC1R の親和性とシグナル解析

3. 研究の方法

- 1) まずゼブラフィッシュの各組織、および脳を各領域部に分けたサンプルから RNA を抽出し、重複化した PACAP/PAC1R mRNA の発現をリアルタイム PCR 法により定量した。また、PACAP1 または PACAP2 のアミノ酸配列の比較から、異なる配列を基にそれぞれの特異抗体を作成し、アフィニティ精製により回収した。特異性の確認はドットプロット法にて行った。作成した PACAP1 または PACAP2 抗体を用いて、ゼブラフィッシュの脳組織のパラフィン切片を用いて免疫染色を行った。さらに各 4 つの遺伝子に対して *in situ* hybridization 法により mRNA の脳内分布を観察した。
- 2) ゼブラフィッシュ PACAP1 および PACAP2 の合成ペプチドを作成した。これらペプチドをゼブラフィッシュに投与した後の、摂食行動、記憶学習行動および社会的行動を評価した。摂食行動試験では、ゼブラフィッシュを麻酔下で PACAP1 または PACAP2 を脳室内投与し、15 分間に食べたブラインシュリンプ数を計測した。また、給餌前後の PACAP/PAC1R mRNA 発現量をリアルタイム PCR 法により測定した。記憶学習試験では、短期の空間記憶学習の評価が可能な Y 字型迷路試験、および長期記憶を評価するための T 字迷路試験を確立した。Y 字迷路試験では、3 つのアームの 1 つを仕切りで閉じた状態で残り 2 本のアームを自由に遊泳させ、その後仕切りを除いた後の新規アームの滞在時間を測定した。T 字迷路試験では、左右のアームの先に小部屋を設け、片方の小部屋にのみ砂利や水草のイミテーションを置くことで豊かな環境とし、もう片方は何も設置しない水槽とした。試験 1 日目はゼブラフィッシュを中央のアームから T 字水槽に入れて自由に泳がせることで豊かな環境の水槽の位置を学習させた。24 時間後、左右の小部屋に何も入れていない状態の T 字水槽に学習させたゼブラフィッシュを入れ、豊かな環境を設置した側の小部屋の滞在時間を測定することで、記憶の指標とした。社会的行動試験では横並びに 3 か所に分割した水槽のうち、片方の端の部屋にゼブラフィッシュを数匹入れ、中央の試験水槽に試験個体を 1 匹入れて、ゼブラフィッシュを入れた側の水槽に近い領域の滞在時間を測定することで、群れへの接近行動を定量化した。記憶学習行動および社会的行動試験では腹腔内に PACAP を投与した。
- 3) ゼブラフィッシュの重複化した PACAP と PAC1R の親和性とシグナル伝達経路を明らかにするため、CHO 細胞にゼブラフィッシュ PAC1aR または PAC1bR を強制発現させた細胞への PACAP 添加試験を行った。添加後に細胞内 Ca^{2+} 濃度および cAMP 濃度を測定した。

4. 研究成果

- 1) ゼブラフィッシュ各組織における PACAP および PAC1R mRNA の発現レベルをリアルタイム PCR 法により解析したところ、4 つの遺伝子すべてが脳において高レベルで発現した。重複遺伝子の発現量の比較では、PACAP2 mRNA は PACAP1 mRNA の約 15 倍高く、PAC1aR mRNA 発現量は PAC1bR mRNA の約 2 倍高値

であった。これら 4 つの遺伝子の中で、PACAP1 mRNA のみが末梢組織でも発現が高く、特に腸管と精巣で高い発現が認められた。

PACAP1 と PACAP2 の組織分布をそれぞれの PACAP を特異的に認識する抗体を作成して免疫染色法により観察した。PACAP1 の免疫染色の結果、PACAP1 免疫陽性反応は脳の広い範囲に観察され、特に終脳、視床下部、内側縦束核、橋、迷走葉などに陽性細胞が観察された。この分布から、PACAP1 は主に遊泳運動や摂食行動などの生得的行動、社会的行動に関わっている可能性が考えられる。一方、PACAP2 免疫陽性反応は終脳、視床下部、小脳に観察された。しかし、陽性細胞が観察されなかったため、軸索輸送を止めるコルヒチンの脳室内投与を行い、免疫染色を行ったところ、終脳と視床下部に PACAP2 免疫陽性細胞体が観察された。この分布から、PACAP2 は主に記憶学習行動や摂食行動などに関わる可能性が示唆された。これら PACAP1 や PACAP2 の免疫陽性反応は、抗原吸収試験により消失したことから、上記の免疫染色の結果が特異的であることが確認できた。さらに、mRNA の局在を明らかにするため、in situ hybridization 法により組織分布を観察した。PACAP1、PACAP2 mRNA に加えて、PAC1aR と PAC1bR の局在を明らかにすることができ、免疫染色の結果と併せて考察すると、PACAP は記憶学習行動や摂食行動、社会性行動の中枢に作用する可能性が示唆された。

2) PACAP1 または PACAP2 の脳室内投与により、ゼブラフィッシュの摂食量が有意に抑制された一方、自発遊泳量には影響を与えないことが明らかになった。また、PACAP1 の腹腔内投与は Y 字型水槽における短期記憶を増強させたが、PACAP2 の腹腔内投与では効果は見られなかった。一方、PACAP2 の腹腔内投与は T 字型水槽を用いた長期記憶を増強させたが、PACAP1 の腹腔内投与では影響は見られなかった。社会的嗜好性試験においては、PACAP2 投与群では群れへの接近行動が有意に増加した。一方、PACAP1 投与群ではほぼ効果は認められなかった。これらの投与実験から、PACAP1 と PACAP2 はゼブラフィッシュの生体内において一部異なる生理活性を持つことが示唆された。

3) 分担研究者の海谷と共に行った CHO 細胞を用いた実験では、2 種のゼブラフィッシュ PAC1 受容体 (PAC1aR または PAC1bR) をそれぞれ強制発現させた CHO 細胞に対して 2 種のゼブラフィッシュ PACAP (PACAP1 または PACAP2) を添加し、その下流のシグナルとして細胞内 Ca^{2+} レベルと cAMP レベルの測定を行った。その結果、2 種の PACAP とともに PAC1R に作用して 2 種類のシグナル伝達経路を活性化させることが明らかになった。この結果は、ゼブラフィッシュの持つ PACAP および PAC1R が機能的であることを示唆している。PACAP1 と PACAP2 はそれぞれの PAC1R に対するシグナルを同程度活性化した。一方、PAC1R は cAMP と Ca^{2+} の両方を増加させたのに対し、PAC1bR は細胞内 cAMP 濃度を増強させたが、 Ca^{2+} に関しては極めて弱い反応しか示さなかった。これらの結果から、重複化した PAC1R ではリガンドへの親和性については差がないものの、シグナル応答が異なっている可能性が示唆された。

まとめ

本研究により、重複化した PACAP および PAC1R は異なる組織分布を示すことが明らかとなり、投与実験により重複化した PACAP が異なる生理作用を担う可能性が示唆された。さらに、受容体強制発現細胞を用いた解析により、PACAP と PAC1R の親和性には重複遺伝子間で差がないものの、重複化した PAC1R は活性化するシグナル伝達経路に違いがあることが示唆された。これらの結果から、重複化した PACAP および PAC1R は別個のシステムとして完全に分化しているわけではないが、分布・生理機能・シグナル伝達経路が変化しつつある可能性が考えられる。しかし投与実験だけでは生理的機能を明らかにすることは困難である。既に PACAP または PAC1R を欠損させたゼブラフィッシュを CRISPR/Cas9 法により作出することに成功している。さらに、予備的に RNA シークエンシング解析も進めている。今後はこれら KO ゼブラフィッシュを用いた解析や RNA シークエンシング解析を進めることにより、重複化した PACAP/PAC1R システムの詳細を明らかにしていく予定である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計9件（うち査読付論文 9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 Nguyen TT, Kambe Y, Kurihara T, Nakamachi T, Shintani N, Hashimoto H, Miyata A.	4. 巻 57(4)
2. 論文標題 Pituitary Adenylate Cyclase-Activating Polypeptide in the Ventromedial Hypothalamus Is Responsible for Food Intake Behavior by Modulating the Expression of Agouti-Related Peptide in Mice	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Mol Neurobiol	6. 最初と最後の頁 2101-2114
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s12035-019-01864-7.	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 Matsuda K, Yoshida D, Sachuriga, Watanabe K, Yokobori E, Konno N, Nakamachi T.	4. 巻 130
2. 論文標題 Effect of intracerebroventricular administration of two molecular forms of sulfated CCK octapeptide on anxiety-like behavior in the zebrafish danio rerio.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Peptides	6. 最初と最後の頁 170330
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.peptides.2020.170330.	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 Nakamachi Tomoya, Tanigawa Ayano, Konno Norifumi, Shioda Seiji, Matsuda Kouhei	4. 巻 10
2. 論文標題 Expression Patterns of PACAP and PAC1R Genes and Anorexigenic Action of PACAP1 and PACAP2 in Zebrafish	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Frontiers in Endocrinology	6. 最初と最後の頁 227
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fendo.2019.00227	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 Araishi Koh, Watanabe Keisuke, Yamazaki Takumi, Nakamachi Tomoya, Matsuda Kouhei	4. 巻 119
2. 論文標題 Intracerebroventricular administration of arginine vasotocin (AVT) induces anorexigenesis and anxiety-like behavior in goldfish	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Peptides	6. 最初と最後の頁 170118 ~ 170118
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.peptides.2019.170118	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 Haraguchi S, Kamata M, Tokita T, Tashiro KI, Sato M, Nozaki M, Okamoto-Katsuyama M, Shimizu I, Han G, Chowdhury VS, Lei XF, Miyazaki T, Kim-Kaneyama JR, Nakamachi T, Matsuda K, Ohtaki H, Tokumoto T, Tachibana T, Miyazaki A, Tsutsui K.	4. 巻 8
2. 論文標題 Light-at-night exposure affects brain development through pineal allopregnanolone-dependent mechanisms	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 eLife	6. 最初と最後の頁 e45306
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7554/eLife.45306	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 Sachuriga, Iinuma Naoto, Shibata Haruki, Yoshida Daisuke, Konno Norifumi, Nakamachi Tomoya, Matsuda Kouhei	4. 巻 31
2. 論文標題 Intracerebroventricular administration of sulphated cholecystokinin octapeptide induces anxiety-like behaviour in goldfish	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Neuroendocrinology	6. 最初と最後の頁 e12667 ~ e12667
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jne.12667	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 Nakamachi Tomoya, Kamata Eri, Tanigawa Ayano, Konno Norifumi, Shioda Seiji, Matsuda Kouhei	4. 巻 103
2. 論文標題 Distribution of pituitary adenylate cyclase-activating polypeptide 2 in zebrafish brain	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Peptides	6. 最初と最後の頁 40 ~ 47
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.peptides.2018.03.006	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 Shioda Seiji, Takenoya Fumiko, Hirabayashi Takahiro, Wada Nobuhiro, Seki Tamotsu, Nonaka Naoko, Nakamachi Tomoya	4. 巻 in press
2. 論文標題 Effects of PACAP on Dry Eye Symptoms, and Possible Use for Therapeutic Application	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Molecular Neuroscience	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) 10.1007/s12031-018-1087-1	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 Hirabayashi Takahiro, Nakamachi Tomoya, Shioda Seiji	4. 巻 19
2. 論文標題 Discovery of PACAP and its receptors in the brain	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 The Journal of Headache and Pain	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) 10.1186/s10194-018-0855-1	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 -

〔学会発表〕 計24件 (うち招待講演 3件 / うち国際学会 8件)

1. 発表者名 中町智哉
2. 発表標題 PACAPは内分泌因子と 外分泌因子の両方の性質を持つ
3. 学会等名 第11回ペプチド・ホルモン研究会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 若林 洸太, 魚崎雅世, 中町智哉
2. 発表標題 PAC1受容体K0ゼブラフィッシュでは社会性行動が低下する
3. 学会等名 第11回ペプチド・ホルモン研究会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 中町智哉
2. 発表標題 新たな分泌学の可能性
3. 学会等名 第126回日本解剖学会総会・全国学術集会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Ryo Matsumoto, Norifumi Konno, Kouhei Matsuda, and Tomoya Nakamachi
2. 発表標題 Evaluation of a restraint stress model in zebrafish (Danio rerio)
3. 学会等名 International Symposium between BRIMS, University of Toyama, Kitasato University, and Niigata University 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Tomoya Nakamachi, Ayano Tanigawa, Hiroyuki Kaiya, Norifumi Konno, and Kouhei Matsuda
2. 発表標題 Distribution, characterization, and role of feeding regulation of PACAP/ PAC1 receptors system in zebrafish
3. 学会等名 International Symposium between BRIMS, University of Toyama, Kitasato University, and Niigata University 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 中町智哉
2. 発表標題 PACAP の外分泌促進作用とその機構
3. 学会等名 日本動物学会 第90回 大阪大会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 竹村一希, 中町智哉
2. 発表標題 ゼブラフィッシュを用いた脳梗塞モデルの作製とその評価
3. 学会等名 第10回ペプチド・ホルモン研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 松本諒, 今野紀文, 松田恒平, 中町智哉
2. 発表標題 ゼブラフィッシュにおける拘束ストレスモデルの評価
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 原口省吾, スルチョードリ ピシュワジット, 中町智哉, 松田恒平, 徳元俊伸, 橘哲也, 筒井和義
2. 発表標題 松果体アロプレグナノロンはPACAP発現を促すことで小脳プルキンエ細胞の細胞死を抑制する
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 Tomoya Nakamachi, Junko Shiobato, Takahiro Hirabayashi, Hitoshi Hashimoto, Dora Reglodi and Seiji Shioda
2. 発表標題 Effect of PACAP on corneal epithelial repair
3. 学会等名 Akira Arimura Memorial VIP/PACAP and Related Peptide Symposium (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yuki Kambe, Thanh Trung Nguyen, Takashi Kurihara, Tomoya Nakamachi, Norihito Shintani, Hitoshi Hashimoto, and Aturo Miyata
2. 発表標題 Pituitary adenylate cyclase-activating polypeptide in the ventromedial hypothalamus increased appetite through the change of neuropeptides expression in the arcuate nucleus of mice
3. 学会等名 Akira Arimura Memorial VIP/PACAP and Related Peptide Symposium (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Naoko Nonaka, William A. Banks, Tomoya Nakamachi, and Seiji Shioda
2. 発表標題 PACAP enhances saliva secretion via VPAC1R in the salivary glands in mice
3. 学会等名 Akira Arimura Memorial VIP/PACAP and Related Peptide Symposium (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Tomoya Nakamachi, Junko Shiobato, Takahiro Hirabayashi, and Seiji Shioda
2. 発表標題 Relation between ADNP and PACAP on tissue distribution, protective effect and trophic effect in neural tissue
3. 学会等名 Akira Arimura Memorial VIP/PACAP and Related Peptide Symposium (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 中町智哉
2. 発表標題 多機能神経ペプチドPACAP の機能的な進化過程の解明
3. 学会等名 第44回日本比較内分泌学会及びシンポジウム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 魚崎雅世, 松田恒平, 今野紀文, 中町智哉
2. 発表標題 ゼブラフィッシュにおけるPACAP とその受容体mRNA の脳内分布
3. 学会等名 第44回日本比較内分泌学会及びシンポジウム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 竹村一希, 今野紀文, 松田恒平, 中町智哉
2. 発表標題 ゼブラフィッシュの脳梗塞モデルにおけるPACAPの局在観察と神経保護作用の評価
3. 学会等名 第44回日本比較内分泌学会及びシンポジウム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 高橋歩夢, 今野紀文, 松田恒平, 中町智哉
2. 発表標題 ゼブラフィッシュの記憶学習行動におよぼすPACAP腹腔内投与の影響
3. 学会等名 第44回日本比較内分泌学会及びシンポジウム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ryo Matsumoto, Norifumi Konno, Kouhei Matsuda, and Tomoya Nakamachi
2. 発表標題 Evaluation of a restraint stress model in zebrafish (Danio rerio)
3. 学会等名 Toyama Forum for Academic Summit on "Dynamic Brain" (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 中町智哉
2. 発表標題 神経ペプチドによる外分泌制御機構
3. 学会等名 第97回 日本生理学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 中町智哉, 竹村一希, 善端大貴, 今野紀文, 松田恒平
2. 発表標題 ゼブラフィッシュにおける光増感反応を用いた脳梗塞モデル確立の試み
3. 学会等名 第125回 日本解剖学会総会・全国学術集会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Tomoya Nakamachi
2. 発表標題 Distribution, characterization, and regulatory effect on feeding behavior of PACAP/PAC1 receptors system in zebrafish
3. 学会等名 International GPCR Symposium (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 中町智哉, 海谷啓之, 今野紀文, 松田恒平
2. 発表標題 ゼブラフィッシュの持つ2つのPACAP、PACAP受容体の相違点
3. 学会等名 第9回ペプチド・ホルモン研究会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 中町智哉
2. 発表標題 外分泌制御因子としてのPACAP
3. 学会等名 日本動物学会 第89回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 中町智哉, 魚崎雅世, 今野紀文, 松田恒平
2. 発表標題 ゼブラフィッシュにおけるPACAP1とPACAP2の脳内分布
3. 学会等名 第124回日本解剖学会総会・全国学術集会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

富山大学理学部 研究業績一覧 http://www.sci.u-toyama.ac.jp/research/result.html

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
研究分担者	松田 恒平 (Matsuda Kouhei) (60222303)	富山大学・学術研究部理学系・教授 (13201)	
研究分担者	海谷 啓之 (Kaiya Hiroyuki) (40300975)	国立研究開発法人国立循環器病研究センター・研究所・室長 (84404)	

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
---------	---------