

令和 6 年 5 月 15 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2020～2023

課題番号：20K07236

研究課題名(和文) 成長期および老年期の皮膚感覚装置におけるグリア可塑性の形態・分子解析

研究課題名(英文) Morphological and molecular analysis of glial plasticity in development and senescence of cutaneous mechanoreceptors

研究代表者

岩永 ひろみ (Takahashi-Iwanaga, Hiromi)

北海道大学・医学研究院・特任准教授

研究者番号：30193759

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)：ラット頬髭槍型感覚終末はグリア鞘をなす終末シュワン細胞と星形シュワン様細胞を随伴する。後者が前者に姿を変え若年・老年の正常感覚終末改築に与ることを確かめ、その細胞活動を促す信号を調べる目的で、毛包全周の共焦点俯瞰像で両細胞の形態・分布を詳細にし、分離標本のCa²⁺画像化法で両者が発現する信号物質受容体を同定、動物実験で受容体遮断効果を解析した。星形シュワン様細胞は、3週令から16カ月令まですべての髭毛包に存在し、若いラットでしばしば、終末シュワン細胞への形態移行を示唆する像をみせた。両細胞はATP受容体亜型P2Y₂を発現、その遮断は若い感覚終末での動員による終末シュワン細胞増加を鈍らせた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

個体の成長や細胞の新旧回転に応じた改築を常に必要とする感覚終末で、そのグリア要素である終末シュワン細胞が細胞分裂を伴わず日常的に動員され星形シュワン様細胞が動員のための予備軍をなすこと、軸索終末から興奮依存性に放出されるとい信号物質ATPの受容体P2Y₂を介した細胞応答が予備軍の維持・動員に欠かせないことを初めて明らかにした。これによって、末梢神経系の発達・修復機構解明に新しい視点を提供した。

研究成果の概要(英文)：The lanceolate sensory endings innervating the rat vibrissae accompany the terminal Schwann cells that form glial coverings of axon endings, and the stellate Schwann-like cells. To test transformability of the latter cells into the former for normal mechanoreceptor remodeling in young and aged rats, and to clarify cell signals involved, we observed the two glial cell types by panoramic confocal microscopy of the hair follicle, examined cellular expression of receptors by Ca²⁺ imaging in isolated specimens, and analyzed effects of the receptor blockade by in vivo experiments. The stellate Schwann-like cells existed in all the hair follicles examined up to 16 months of age, and displayed morphological features suggestive of transformation into terminal Schwann cells frequently in younger rats. The two glial cell types expressed the ATP receptor subtype P2Y₂, with the receptor blockade during the fourth postnatal week blunting the glial cell recruitment to the mature sensory endings.

研究分野：細胞生物学

キーワード：細胞組織化学 皮膚感覚装置 グリア可塑性 終末シュワン細胞 プリン作動性信号

1. 研究開始当初の背景

末梢神経のグリア鞘をなすシュワン細胞は、ラットで髄鞘形成が終わる生後 10 日以降ほとんど形態変化しないが、神経が損傷をうけると修復シュワン細胞に姿を変えて盛んに分裂増殖し、細胞残骸の処理や神経欠損部の架橋と軸索誘導路形成を行った後、再生軸索周囲に新たなグリア鞘をつくる。この成熟シュワン細胞の可塑性は単なる脱分化・再分化ではなく、ある種の炎症性反応や受容体を介した間質との相互作用を背景とする特異な現象であることが、近年明らかになってきた(文献)。

マイスナー小体など皮膚感覚装置のグリアである終末シュワン細胞は、髄鞘をつくらず薄板状の細胞質突起で軸索終末を被う(図 1)。この細胞は組織損傷のさい、自由突起を放射する星形ないし紡錘形の細胞としてその場に残り、再生軸索誘引と装置再形成にあたりといわれる(文献)ところが、私たちがラット頬ひげ動き受容器 槍型感覚終末を若い成熟動物から膜片標本として分離し、グリアマーカー **S100β** の免疫組織化学を行ったところ、両面を 2 枚のシュワン薄板で被われた典型的槍型終末の周辺に、再生過程でみられるのと同様似た星形シュワン様細胞がしばしば染め出された(図 2)。皮膚感覚装置では一時的な修復のほか、周囲組織の成長や老化に応じた装置の持続的改築のため、この細胞がグリア要素として動員される可能性をしらべる必要がある。

広汎な細胞外信号物質アデノシン 5'-三リン酸 (ATP) は感覚神経の軸索終末から興奮依存的に、また非興奮性細胞から軽い機械刺激などに応じて放出され、グリアを含む多種細胞の形態変化や移動を促すことが知られる。私たちはこれまでに槍型終末分離標本の実験で、終末シュワン細胞の各薄板突起が、局所 ATP の刺激に対し **P2Y2** 受容体を介して自身の Ca^{2+} 信号をもって応答する機能小区域を構築することを報告した(文献)。この実験でしばしば、画像記録領域に含まれる星形シュワン様が ATP 刺激に Ca^{2+} 応答するのがみられたが、細胞応答の責任受容体や生成する信号の時空特徴は充分に明らかでない。

2. 研究の目的

個体の成長・老化などに応じた皮膚感覚装置の生理的改築で、星形シュワン様細胞が終末シュワン細胞として装置本体に動員される可能性と細胞外信号物質 ATP の細胞動員への関与をしらべる目的で、ラット頬ひげ動き受容器槍型感覚終末を研究材料とし以下のことを行った。

- (1) Ca^{2+} 信号の細胞内伝播を統御するといわれる一次線毛とカベオラにとくに注目し、観察目標物マーカーの免疫組織化学を応用した共焦点顕微鏡観察と通常の超薄切片法による透過電顕観察で、星形シュワン様細胞の特徴を詳細にした。
- (2) グリア細胞が緑色蛍光を発する **S100β-EGFP** トランスジェニックラットから分離した槍型終末膜片標本を用い、 Ca^{2+} 指示薬 **Fura-2** 蛍光比測光で星形シュワン様細胞の ATP 受容体を薬理的に同定、高速二光子励起顕微鏡でその細胞信号の時空特徴を解析した。
- (3) 槍型終末が形態・機能両面で成熟動物と変わらない特徴を示す生後第 3 週以降のラット頬ひげ(文献)の毛包全周パノラマ像を共焦点顕微鏡で解析し、星形シュワン様細胞と終末シュワン細胞の細胞分裂の有無、毛包 1 本あたりの細胞総数の変化をしらべて両細胞種の相互移行の可能性を検討し、さらに、両細胞種に発現する ATP 受容体亜種の特異的遮断剤をラット局所皮膚下に投与したときとそうでないときで細胞総数・分布様式を比較した。

3. 研究の方法

Wistar 系ラットを用い、各個体の左頬ひげ尾側 5 本(図 3)から無作為に選びだされた 3 本を観察対象とした。毛包周囲槍型感覚終末のグリア鞘をなす終末シュワン細胞と槍型終末間に

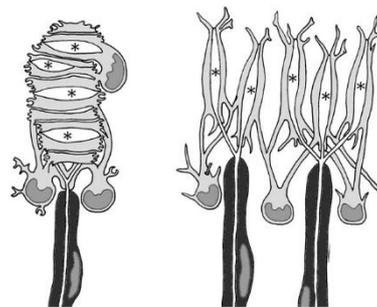


図 1. マイスナー小体(左)と毛包の槍型感覚終末(右)軸索終末(*)の両面を終末シュワン細胞(灰色)の薄板が被う。黒は髄鞘形成シュワン細胞。

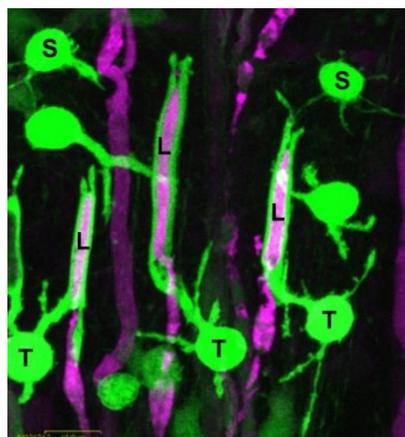


図 2. ラット頬ひげの槍型感覚終末(L)。T は終末シュワン細胞。S は星形シュワン様細胞。S100β 発現細胞を緑、ニューロンマーカー PGP9.5 免疫染色を赤紫で示す。

散在し自由突起を放射する星形シュワン様細胞の2種グリアに注目し、以下の実験(1) (6)を行った。

(1) 2種グリア細胞の光顕的特徴

生後 21 - 49 日および6カ月, 14 か月齢の野生型または **S100 β -EGFP** トランスジェニックラットをエーテル麻酔下に断頭屠殺。頬髭毛根を周囲組織とともに切り出して培養液に移し, 実体顕微鏡下の解剖とコラゲナーゼ消化を組み合わせたやり方(文献)で槍型終末を含む膜片標本を分離してカバーガラスに貼付けた後, ホルマリン固定して線毛マーカー アセチル化チュブリンの免疫蛍光染色を施した。

この標本で, **S100 β** 発現グリア細胞を免疫染色ないしレポーター**EGFP** の緑色蛍光像, 一次線毛を赤色蛍光像として共焦点顕微鏡観察した。

(2) グリア細胞が発現する ATP 受容体の薬理的同定

上記(1)と同様にして作成したトランスジェニックラット槍型終末分離標本に蛍光性 **Ca²⁺** 指示薬 **Fura-2** の AM 体 20 μ M を 37 °C で 50 分負荷した後, 観察チャンパー底に貼付け倒立型蛍光顕微鏡ステージに載せた。観察対象のグリア細胞種を **EGFP** 蛍光像で同定し, 次いで, 波長 340 nm/380 nm で励起される **Fura-2** 蛍光比画像(波長 550 nm)をタイムラプス記録しながらチャンパー灌流液に **ATP** または類似物質を加えたときの細胞応答をしらべた。実験後標本をホルマリン固定し, グリア細胞 **EGFP** 蛍光と線毛マーカー免疫染色の二重蛍光像を観察した。

(3) 星形シュワン様細胞の P2Y2 を介した Ca²⁺ 応答の時空特徴

上記(2)と同様にして **Fura-2** 負荷した槍型終末分離標本を観察チャンパー底に貼付け, 高速二光子励起顕微鏡のステージに載せて, チャンパー灌流液に **P2Y2** 作動薬 **UTP 50 μ M** を加えたときの細胞応答を出力波長 835 nm パルスレーザーで励起される **Fura-2** 蛍光画像として記録した。実験後, 記録細胞の形態特徴を上記(2)と同様にして観察した。

(4) 電子顕微鏡観察

生後 21 - 35 日の野生型ラットを用いてまず, 金コロイド銀増感法による電顕レベルの **S100 β** 免疫組織化学で 2 種グリア細胞を同定し, つぎに, グルタルアルデヒド灌流固定標本を常法に従って電顕用樹脂に包埋し, 超薄切片に電子染色を施して透過電顕観察した。

(5) 毛包全周パノラマ像での細胞動態解析

トランスジェニックラット(**S100 β -EGFP**)を用い, 頬ひげ周囲皮下にチミジン類似物質 **EdU** を生後 21 日から 27 日まで一日おきに投与して生後 28 日にホルマリン経心灌流固定。頬部皮膚を採取して実体顕微鏡下に解剖し, 頬ひげ毛根・毛包とその周囲に分布する槍型終末を含む丸ごと標本を作成して, **EdU** 取り込み細胞(分裂細胞)を **Click-iT™ Plus EdU** 画像化キット(**invitrogen**)で赤色蛍光標識した。この標本を共焦点顕微鏡ステージに載せ, 毛軸周囲に 45 度ずつ回転させながら 8 枚の画像を記録した。得られた画像を毛包尾側の脂腺・毛隆起を中央にして並べ, 毛包全周パノラマを作成して分裂グリア細胞の分布をしらべた。

(6) 終末シュワン細胞と星形シュワン様細胞の総数・分布への ATP 受容体遮断の影響

体重 32-34 g の生後 21 日齢トランスジェニックラットを 4 匹ずつ以下の 4 群に分けて頬ひげ丸ごと標本を作成し, ニューロンマーカー **PGP 9.5** の免疫染色を施して毛包全周に分布する槍型終末の共焦点パノラマ像を作成, 解析した。

正常 21 日齢群 (**P21**): 通常条件で飼育し生後 21 日に標本採取

正常 28 日齢群 (**P28**): 通常条件で飼育し生後 28 日に標本採取

媒体投与群 (**VH**): 媒体のみを 1 週間連日一日 1 回局所皮下投与し生後 28 日に標本採取

遮断剤投与群 (**AR**): **P2Y2** 遮断剤 **AR-C 118925 (600 μ M, 10 μ L)** を と同様のやり方で投与し生後 28 日に標本採取

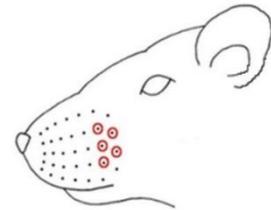


図3. ラット頬ひげの配列を示す略図。採取した頬髭を赤丸で示す。

4. 研究成果

(1) 2種グリア細胞の光顕的特徴

星形シュワン様細胞は, 終末シュワン細胞と同様にグリアマーカー**S100 β** を強く発現していた。星形シュワン様細胞は, 調べた 21 日齢から 14 か月齢までのすべての分離標本に散在し, 小さな丸い細胞体から 5—8 本の細い突起を放射していた。細胞体は, 中央が一か所深く窪んだ丸い核でほぼ占められ, 核の窪みは通常, 毛包基底膜側を向いていた。アセチル化チュブリン強陽性の長い一次線毛が, 核の窪みから起こって毛包基底膜の方に向かい, 遠位部は細胞表面に露出していた(図 4)。一方, 終末シュワン細胞は梨型をした細胞体の丸い底部に腎型の核を含んだ。すばまった細胞体上部は結合索(ひも状の細胞質突起)に続き, その先が分かれて異なる軸索終

末を被う薄板突起をなした。終末シュワン細胞は一次線毛を欠いた。

生後 30 日以前の若いラットでしばしば、槍型終末は終末シュワン細胞と星形シュワン様細胞の中間型とみられる細胞を随伴していた。中間型細胞は 3-5 本の突起を放射し、太い突起は槍型終末のグリア鞘に続いていた。こうした突起の基部に時折、ごく短い一次線毛がみられた。

(2) グリア細胞が発現する ATP 受容体の薬理的な同定

細胞内 Ca^{2+} 濃度 ($[Ca^{2+}]_i$) の半定量的指標である Fura-2 蛍光比を星形シュワン様細胞と終末シュワン細胞の細胞体に相当する画像記録領域で計測した。両細胞種は一貫して、ATP 20 μ M の灌流刺激に明瞭な一過性 $[Ca^{2+}]_i$ 上昇をもって応答した。比較的強い P2Y2 作動薬 UTP は、細胞応答を引き起こす効果において ATP とほぼ同等だったが、P2Y1 作動薬 ADP はほぼ無力だった。UTP (50 μ M) の効果が特異的 P2Y2 遮断薬 AR-C 118925 (0.1 μ M) で完全に抑制されることが、星形シュワン様細胞 6 例、終末シュワン細胞 8 例の独立した実験で示された。これらのことから、星形シュワン様細胞と終末シュワン細胞の ATP 刺激に対する応答は P2Y2 受容体を介したものと考えられる。

一方、槍型終末から中枢に向かう有髄線維の髄鞘をつくるシュワン細胞は核周辺部に比較的豊富な細胞質の存在が EGFP 蛍光像で示された。この領域を蛍光比計測したところ、ADP は ATP と同等の強さの細胞応答を引き起こす効果を示し、UTP はほぼ無効だった。ADP (50 μ M) の効果は特異的 P2Y1 遮断薬 MRS2179 (30 μ M) で完全に抑制された (4 例)。こうして、P2Y1 が髄鞘形成シュワン細胞の ATP 刺激に対する Ca^{2+} 応答の主要な責任受容体と同定された。

少なくとも蛍光比画像記録野に偶然含まれていた線維芽細胞、毛細血管からは、細胞外 ATP に対する応答が全く検出されなかった。

(3) 星形シュワン様細胞の P2Y2 を介した Ca^{2+} 応答の時空特徴

終末シュワン細胞の ATP 受容体亜種 P2Y2 を介した $[Ca^{2+}]_i$ 上昇が槍型終末に伴行する各薄板突起に生成・局在したのち結合索を介して細胞体に伝播するのに対し、星形シュワン様細胞のそれは細胞体の核周辺に残された表層細胞質に多焦点性に生成し、速やかに合して核陥凹部を占める中央細胞質に伝播・局在した後、約 50 msec 遅れて核内に伝播した (図 4D-O)。

(4) 電子顕微鏡観察

星形シュワン様細胞は、表面が基底膜で不完全に覆われ、膜の小陥凹カベオラに比較的富む点終末シュワン細胞と似ており、これによって周囲の結合組織細胞と明瞭に区別された。星形シュワン様細胞の一次線毛基部は、線毛ポケット (細胞膜の鞘状陥込み) を伴って核陥凹を占める細胞質に深く落ち込み、周囲に比較的発達したゴルジ装置がみられた。

終末シュワン細胞のカベオラが槍型終末を包む細胞突起に集中する (文献) のとは対照的に、星形シュワン様細胞のそれは細胞体に比較的多く、とくに線毛ポケットに密集して 2-5 個が融合し複合体を形成していた。

(5) 毛包全周パノラマ像での細胞動態解析

しらべた 28 日齢ラット 2 匹合計 6 本の頬ひげすべてで、チミジン類似物質 EdU の取り込みは終末シュワン細胞にも星形シュワン様細胞にも見出されなかった。これに対し、同じ毛包丸ごと標本の毛球部では、核が EdU で標識された細胞が毛母基に多数みられた。

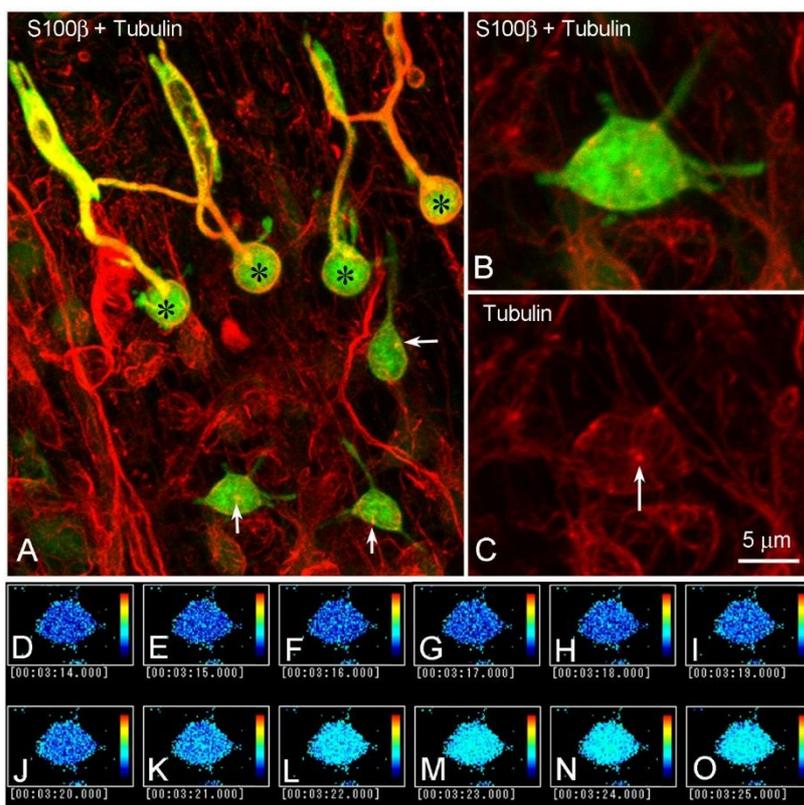
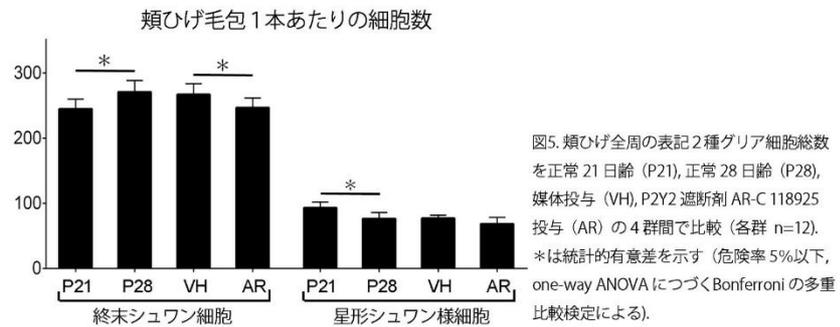


図 4 A-C. 槍型終末分離標本 (生理実験後) の共焦点顕微鏡による立体再構築。終末シュワン細胞は腎型の核 (*) を含み、星形シュワン様細胞は一次線毛 (矢印) をのびす。緑はグリアマーカー-S100 β の発現。赤は線毛マーカー-アセチル化チューブリンの免疫染色。A の星形シュワン様細胞のひとつを B, C で強拡大で示す。D-O. 星形シュワン様細胞 (B) の UTP 刺激に対する Ca 応答のタイムラプス記録 (1コマ 100 msec)。細胞体表層と核陥凹部を占める細胞質の応答が核のそれに先行する (U-L)。

(6) 終末シュワン細胞と星形シュワン様細胞の総数・分布への ATP 受容体遮断の影響

正常の毛包あたりの終末シュワン細胞総数は生後日齢の経過とともに増加し、**P28** 群では **P21** 群にくらべ有意に増加し、増加率は約 **10%** だった。媒体投与 **VH** 群では **P28** 群に比べ終末シュワン細胞数の有意差がなく、遮断剤投与 **AR** 群では **VH** 群に比べ有意に細胞数が減少していた(図5)。一方、毛包あたりの星形シュワン様細胞総数は媒体・遮断剤の投与の有無にかかわらず、生後日齢の経過とともに減少した。



5. まとめと考察

この研究は第一に、星形シュワン様細胞が若い生後 **21** 日から老齢 **14** か月齢までのラット頬ひげ毛包槍型感覚終末の間に常在することを確かめ、少なくとも生後第4週では、個体の成長に応じた感覚終末の成熟後改築で終末シュワン細胞として動員され得ることを初めて示した。というのも、この時期、分離標本の共焦点観察で問題の2種グリア細胞の形態的中間型がしばしば感覚終末に随伴して見出され、丸ごと標本の毛包全周パノラマ像で終末シュワン細胞が殆ど分裂増殖なしに約 **10%** 増加したからである。今回示された感覚終末への日常的グリア動員は、激しい細胞分裂を伴う有髄神経線維の損傷後随鞘再形成とは異なる分子群の発現調節を背景とすると推測するのが妥当である。

この研究は第二に、感覚終末の成熟後改築に関わる2種グリア終末シュワン細胞と星形シュワン様細胞がともに ATP 受容体 **P2Y2** を発現し、**P2Y2** 遮断剤の生体局所への投与が感覚終末への正常なグリア動員を妨げることを示した。遮断剤効果の大部分は、問題2種グリア細胞への直接作用を介したものとみなすのが自然である。少なくとも分離標本の実験では、これらの細胞種だけで **P2Y2** 受容体が機能していたから。各種プリン体への細胞応答性を比較した古典的実験に基づき、シュワン細胞は各表現型に特異な ATP 受容体亜種を発現するものと長く信じられてきた(文献)。しかし、新しく開発された受容体特異的遮断剤を用いた今回の実験結果は、**P2Y2** 受容体がシュワン細胞の表現型マーカーではなく、可塑性発現の指標とみなされるべきであることを強く示唆する。

私たちは以前の実験で、終末シュワン細胞の **P2Y2** 受容体がかべオラとともに軸索終末を被う薄板突起に集まり、局所 ATP 刺激に自身の Ca^{2+} 信号を持って応答する独立機能区域を構築することを報告した(文献)。同様にして、星形シュワン様細胞では、**P2Y2** 受容体がかべオラ依存的に線毛ポケット膜に集まり核陥凹部に局在する細胞信号を生成するとの仮説は魅力的である。星形シュワン様細胞ではこの信号がグリア動員のための細胞移動・形態変化に関与していた。薄板突起に局在する終末シュワン細胞の信号の役割解明は今後の課題である。

引用文献リスト

Jessen KR, Arthur-Ferraj P: Repair Schwann cell update: Adaptive reprogramming, EMT, and Stemness in regenerating nerves. *Glia* 67: 421—437 (2018)

Wakisaka S, Atsumi Y: Regeneration of periodontal Ruffini endings in adults and neonates. *Microsc Res Tech* 60: 516—527 (2003)

Takahashi-Iwanaga H, Iwanaga T: Accumulated caveolae constitute subcellular compartments for glial calcium signaling in lanceolate sensory endings innervating rat vibrissae. *J Comp Neurol* 520: 2053—2066 (2012)

Tonomura S, Ebara S, Bagdasarian K, Uta D, Ahissar E, Meir I, Lampl I, Kuroda D, Fururta T, Furue H, Kumamoto K: Structure-function correlations of rat trigeminal primary neurons: Emphasis on club-like endings, a vibrissal mechanoreceptor. *Proc Jpn Acad Ser B* 91: 560—576 (2015)

Mayer C, Quasthoff S, Grafe P: Differences in the sensitivity to purinergic stimulation of myelinating and non-myelinating Schwann cells in peripheral human and rat nerve. *Glia* 23: 374—382 (1998)

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件／うち国際共著 0件／うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Sato Y, Tsuyusaki M, Takahashi-Iwanaga H, Fujisawa R, Masamune A, Hamada S, Matsumoto R, Tanaka Y, Kakuta Y, Yamaguchi-Kabata Y, Furuse T, Wakana S, Shimura T, Kobayashi R, Shinoda Y, Goitsuka R, Maezawa S, Sadakata T, Sano Y, Furuichi T	4. 巻 9
2. 論文標題 Loss of CAPS2/Cadps2 leads to exocrine pancreatic cell injury and intracellular accumulation of secretory granules in mice	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Frontiers in Molecular Biosciences	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） 10.3389/fmolb.2022.1040237	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 Iwanaga T, Takahashi-Iwanaga H	4. 巻 43
2. 論文標題 Anatomical background of the sensory function in the urethra: involvement of endocrine paraneurons and afferent nerves in divergent urogenital functions. A review	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Biomedical Research	6. 最初と最後の頁 187 ~ 199
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.2220/biomedres.43.187	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 Iwanaga T, Takahashi-Iwanaga H, Nio-Kobayashi J, Ebara S	4. 巻 43
2. 論文標題 Structure and barrier functions of the perineurium and its relationship with associated sensory corpuscles: A review	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Biomedical Research	6. 最初と最後の頁 145 ~ 159
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.2220/biomedres.43.145	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5件（うち招待講演 0件／うち国際学会 1件）

1. 発表者名 岩永ひろみ
2. 発表標題 星形シュワン様細胞による感覚終末の成熟後改築 とくにプリン作動性信号の役割について
3. 学会等名 第129回日本解剖学会全国学術集会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 岩永ひろみ
2. 発表標題 形態成熟したラット頬ひげ動き受容器へのグリア細胞の動員 とくにプリン作動性刺激の役割について
3. 学会等名 第128回日本解剖学会全国学術集会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Takahashi-Iwanaga H, Iwanaga T
2. 発表標題 Ca ²⁺ signals mediated by P2Y ₂ receptors in stellate Schwann-like cells are localized about the ciliary pocket and required for maintenance of the cells and their recruitment to vibrissal mechanoreceptors in young adult rats.
3. 学会等名 XVI European Meeting on Glial cells in Health and Disease (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 岩永ひろみ
2. 発表標題 ラット頬ひげ毛包丸ごと標本でみた星形シュワン様細胞の分布
3. 学会等名 第127回 日本解剖学会全国学術集会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 岩永ひろみ
2. 発表標題 ラット頬ひげ槍型感覚終末に随伴する星形シュワン様細胞の細胞外シグナル制御キナーゼ 1/2 (ERK) はプリン受容体P2Y ₂ を介し活性化される
3. 学会等名 第126回 日本解剖学会全国学術集会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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