

令和 6 年 4 月 28 日現在

機関番号：32666

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2020～2023

課題番号：20K09836

研究課題名（和文）網膜コリン作動性ニューロンで発見された新奇なアセチルコリン合成経路の検討

研究課題名（英文）Novel acetylcholine synthesis pathway found in cholinergic amacrine cells in the retina

研究代表者

金田 誠（Kaneda, Makoto）

日本医科大学・大学院医学研究科・大学院教授

研究者番号：30214480

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）：P2X2型プリン受容体とGFPを発現させたHEK細胞を、様々な濃度のコリンを含む溶液中で培養した後、GFP陽性細胞を、フローサイトメトリーを用いて回収し、回収した細胞中のアセチルコリン量を、液体クロマトグラフィーを用いて測定した。回収した細胞中のアセチルコリン量は、コリンを含む溶液中でATPを用いてP2X2型プリン受容体を刺激した群でアセチルコリン量が増えていたことから、ATP刺激で活性化したP2X2型プリン受容体を介して流入したコリンからアセチルコリンが合成されることが確認できた。このことからP2X2型プリン受容体は新奇なアセチルコリン合成経路として機能していると結論した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

アセチルコリンは脳内神経伝達物質であり、アセチルコリン神経系の機能低下は、アルツハイマー型認知症等の認知症の発症に関係しているとされている。このため脳内アセチルコリン濃度の上昇を目的として、抗コリンエステラーゼ剤を用いた認知症治療の薬物療法が試みられている。今回申請者らが見出した新奇なアセチルコリン合成経路は抗コリン剤とは異なる新奇な薬物ターゲットとなりうるものであり、P2X2型プリン受容体を介したコリン取り込み経路が脳内に広く普遍的に存在することが確認できれば、P2X2型プリン受容体を新たな薬物ターゲットとする新奇な認知症治療薬の開発シーズとなる可能性がある。

研究成果の概要（英文）：In the present study, we examined whether choline entered through P2X2-purinoreceptors-coupled cation channels is used for acetylcholine synthesis using the following methods. HEK293 cells expressing P2X2-purinoreceptors and GFP signals were collected by flow-cytometry after incubating choline-containing Ringer solution. Acetylcholine concentration of collected cells was analyzed with liquid chromatography. When ATP was added to the choline-containing Ringer solution to facilitate choline influx through P2X2-purinoreceptor-coupled cation channels, acetylcholine concentration in ATP-stimulated HEK 293 cells was significantly higher than that in non-ATP-stimulated HEK 293 cells. Our results support the idea that P2X2-purinoreceptor-coupled cation channels can work as a novel choline transport pathway for acetylcholine synthesis.

研究分野：神経生理学

キーワード：網膜 アセチルコリン P2X2型プリン受容体

### 1. 研究開始当初の背景

申請者らは、マウス OFF 型網膜コリン作動性アマクリン細胞特異的に P2X2 型プリン受容体が発現していること、OFF 型コリン作動性アマクリン細胞特異的に発現している P2X2 型プリン受容体が、巨大陽イオンであるコリンが透過できる巨大陽イオンチャネルを形成することを明らかにしてきた。また網膜には、ON 型コリン作動性アマクリン細胞と OFF 型コリン作動性アマクリン細胞の 2 種類のコリン作動性アマクリン細胞が存在するが、申請者のグループは、高親和性コリントランスポーター発現量が、P2X2 型プリン受容体が発現している OFF 型コリン作動性アマクリン細胞のほうが、P2X2 型プリン受容体がほとんど発現していない ON 型コリン作動性アマクリン細胞より有意に低いことも明らかにしてきた。現在、細胞内へのコリンの取り込みは、高親和性コリントランスポーターと低親和性コリントランスポーターによって行われると考えられている。高親和性コリントランスポーターはコリン作動性ニューロン特異的に存在し、高親和性コリントランスポーターを介して取り込まれたコリンから、アセチルコリンが合成されるとされている。一方、低親和性コリントランスポーターは、細胞に普遍的に存在し、低親和性コリントランスポーターを介して取り込まれたコリンは細胞膜の合成に使われるが、アセチルコリンの合成には使われないとされている。

網膜には光刺激で脱分極する ON 経路と過分極する OFF 経路が存在する。ON 経路と OFF 経路は等価な並列回路を形成していると考えられており、ON 経路に存在する ON 型コリン作動性アマクリン細胞と、OFF 経路に存在する OFF 型コリン作動性アマクリン細胞も機能的に等価な細胞と考えられている。そのため、ON 型コリン作動性アマクリン細胞と OFF 型コリン作動性アマクリン細胞のアセチルコリン合成能は等しいと考えられている。従って、両者の高親和性コリントランスポーターの発現量に有意な差がみられることは、網膜 OFF 型コリン作動性ニューロンでは、高親和性コリントランスポーターを介して流入するコリンに加えて、P2X2 型プリン受容体を介して流入するコリンが、アセチルコリンの合成に使われている可能性を示唆するものである。しかしながら、コリン作動性ニューロンで、P2X2 型プリン受容体を介してコリンが細胞内に流入することを報告しているのは申請者のグループのみであるため、P2X2 型プリン受容体を介して流入するコリンがアセチルコリンの合成に使われているのかどうかについて検討した報告は、申請者のグループを含めて、現在まで存在しない。また、この新奇なコリン取り込み経路が、中枢神経系のコリン作動性ニューロンにも普遍的に存在する新奇なコリン取り込み経路として機能しているのかどうかについても検討されていない。

### 2. 研究の目的

本研究の目的は、アセチルコリン合成能を持つ細胞で、P2X2 型プリン受容体を介して流入するコリンが、アセチルコリンの合成に使われているのかどうかを明らかにすることである。

### 3. 研究の方法

今までの研究では、マウス網膜コリン作動性アマクリン細胞を用いて研究を実施してきたが、今回申請した研究の目的を達成するためには大量の均質な細胞が必要である。そこで大量の均質な細胞を取り扱える培養細胞系を用いて実験を実施した。培養細胞系としては、アセチルコリン合成能を持つことが知られている HEK 細胞を用いて実験を実施した。HEK 細胞は P2X2 型プリン受容体を持たないため、P2X2 型プリン受容体を発現する HEK 細胞系を作製するために必要な cDNA を作製した。また P2X2 型プリン受容体を発現している HEK 細胞を標識し、選択的に回収するため、GFP も同時に発現させた HEK 細胞系を確立した。はじめに HEK 細胞を用いた発現系の安定性を確認するため、免疫組織化学的手法を用いて、GFP 陽性の HEK 細胞で P2X2 型プリン受容体が共発現していることを確認した。次に HEK 細胞に GFP で標識した HEK 細胞にパッチクランプ法を適用し、ATP を投与したときに P2X2 型プリン受容体を介した陽イオンの流入が観察されることを確認した。上記の 2 つの予備実験を通じて、作製した HEK 細胞発現系が本研究の目的を達成するのに適した系であることを確認した後、以下の実験を行った。

P2X2 型プリン受容体と GFP を発現している HEK 細胞を、様々な濃度のコリンを含む培養液中で培養した後、GFP 陽性 HEK 細胞を、P2X2 受容体を発現している HEK 細胞として、フローサイトメトリーを用いて回収した。回収した HEK 細胞を用いて液体クロマトグラフィー用サンプルを作製し、各サンプル中のアセチルコリン量を、液体クロマトグラフィーを用いて測定した。各サンプル中のアセチルコリン量の定量は、液体クロマトグラフィーで得られたアセチルコリンのピークを用いて一定のアルゴリズムで実施した。液体クロ

マトグラフィー用のサンプルは、培養中にコリンを含む培養液中に ATP を添加した群と ATP を添加しなかった群、またコントロールとしてコリンを含まない培養液中で同様の実験を行った群を用意して実施した。P2X2 型プリン受容体を介して流入したコリンが、アセチルコリン合成に使われるかどうかについての検討は、ATP 添加で P2X2 型プリン受容体を刺激してコリンの細胞内流入を促したときに、HEK 細胞内のアセチルコリン濃度が上昇するかどうかを指標として実施した。また培養液中のコリン濃度を生理的濃度に近い条件で培養した群を用いて、生理的濃度に近い条件でも ATP を添加して P2X2 型プリン受容体を活性化したときに流入するコリン量でも、十分なアセチルコリン合成が行われるかどうかについても検討を加えた。

#### 4. 研究成果

コリンを含む培養液中で培養し、ATP を加えて P2X2 型プリン受容体を刺激した HEK 細胞内のアセチルコリン量は、ATP 刺激を行わなかった HEK 細胞内のアセチルコリン量よりも有意に増加していた。一方、コリンを含まない培養液中で培養した HEK 細胞では、ATP を添加して P2X2 型プリン受容体を刺激しても、HEK 細胞内のアセチルコリン量は有意に増加しなかった。このことから、ATP 刺激で活性化した P2X2 型プリン受容体を介して細胞内に流入したコリンは、アセチルコリンを合成する新奇なアセチルコリン合成経路として機能していると結論した。また、アセチルコリンの合成は、生体内のコリン濃度に近い濃度でも起こることも確認できたことから、P2X2 型プリン受容体が生体内で新奇なアセチルコリン合成経路として機能していることが考えられた。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 4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 Maruyama, T., Ishii, T., Kaneda, M.	4. 巻 -
2. 論文標題 Starburst amacrine cells form gap junctions in the early postnatal stage of the mouse retina.	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Front. Cell. Neurosci.	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/fncel.2023.113579	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 Shimohata, A., Rai, D., Akagi, T., Usui, S., Ogiwara, I., Kaneda, M.	4. 巻 126
2. 論文標題 The intracellular C-terminal domain of mGluR6 contains ER retention motifs.	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Mol. Cell. Neurosci.	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） 10.1016/j.men.2023.103875	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 金田 誠	4. 巻 18
2. 論文標題 話題：21世紀になって見つかった視細胞 “概日リズム”の神経回路	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 日本医科大学医学会雑誌	6. 最初と最後の頁 113
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 Maruyama, T., Mano, A., Ishii, T., Kakinuma, Y., Kaneda, M.	4. 巻 12
2. 論文標題 P2X2 receptors supply extracellular choline as a substrate for acetylcholine synthesis.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 FEBS Open Bio.	6. 最初と最後の頁 250-257
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1002/2211-5463.13332	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 Yin Chengzhu, Ishii Toshiyuki, Kaneda Makoto	4. 巻 440
2. 論文標題 Two Types of Cl Transporters Contribute to the Regulation of Intracellular Cl Concentrations in ON- and OFF-type Bipolar Cells in the Mouse Retina	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Neuroscience	6. 最初と最後の頁 267 ~ 276
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.neuroscience.2020.06.004	査読の有無 無
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 Rai Dilip, Akagi Takumi, Shimohata Atsushi, Ishii Toshiyuki, Gangi Mie, Maruyama Takuma, Wada Kiyama Yuko, Ogiwara Ikuo, Kaneda Makoto	4. 巻 -
2. 論文標題 Involvement of the C terminal domain in cell surface localization and G protein coupling of mGluR6	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Neurochemistry	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) 10.1111/jnc.15217	査読の有無 無
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41件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 5件)

1. 発表者名 Makoto Kaneda, Toshiyuki Ishii, Takuma Maruyama.
2. 発表標題 Starburst amacrine cells form gap junctions with other cell types in early postnatal stage of the mouse retina.
3. 学会等名 The 10th FAOPS, Daegu, Korea (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Makoto Kaneda, Atsushi Shimohata, Takumi Akagi, Ikuo Ogiwara.
2. 発表標題 The intracellular C-terminal domain of mGluR6 works as a signal for ER retention.
3. 学会等名 The 10th FAOPS, Daegu, Korea (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 丸山 拓真、石井 俊行、金田 誠
2. 発表標題 生後早期のスターバーストアムクリン細胞はギャップ結合を形成する。
3. 学会等名 第100回日本生理学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 赤木 巧、下畑 充志、荻原 郁夫、金田 誠
2. 発表標題 代謝型グルタミン酸受容体6型の細胞膜表面局在へのN型糖鎖修飾の役割
3. 学会等名 第100回日本生理学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 荻原 郁夫、尹 成珠、下畑 充志、雁木 美衣、金田 誠
2. 発表標題 電位依存性ナトリウムチャンネルと線維芽細胞増殖因子相同因子；疾患関連タンパク質間相互作用の解析
3. 学会等名 第100回日本生理学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 雁木 美衣、丸山 拓真、石井 俊行、金田 誠
2. 発表標題 ON型、OFF型スターバーストアムクリン細胞は異なるアセチルコリン経路によって制御される
3. 学会等名 第100回日本生理学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 下畑 充志、赤木 巧、荻原 郁夫、金田 誠
2. 発表標題 代謝型グルタミン酸6型受容体の細胞内C末端領域には小胞体保持配列が存在する。
3. 学会等名 第100回日本生理学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 荻原 郁夫、尹 成珠、下畑 充志、雁木 美衣、金田 誠
2. 発表標題 Electrophysiological analysis of interactions between voltage-gated sodium channel Nav1.1 and fibroblast growth factor homologous factor FGF12.
3. 学会等名 第46回日本神経科学大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 赤木 巧、下畑 充志、荻原 郁夫、金田 誠
2. 発表標題 代謝型グルタミン酸受容体6型の細胞膜表面局在におけるN型糖鎖修飾の解析。
3. 学会等名 第46回日本神経科学大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 石井 俊行、丸山 拓真、金田 誠
2. 発表標題 スターバーストアマクリン細胞は生後早期にギャップ結合を形成する。
3. 学会等名 第46回日本神経科学大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 雁木 美衣、金田 誠
2. 発表標題 ON型OFF型スターバーストアムクリン細胞の異なる特性について。
3. 学会等名 第46回日本神経科学大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 下畑 充志、赤木 巧、荻原 郁夫、金田 誠
2. 発表標題 代謝型グルタミン酸6型受容体の細胞内C末端領域には小胞体保持配列が存在する。
3. 学会等名 第46回日本神経科学大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 荻原 郁夫、下畑 充志、赤木 巧、金田 誠
2. 発表標題 Intracellular C-terminal domain of mGluR6 is involved in regulating receptor subcellar localization
3. 学会等名 第101回日本生理学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 雁木 美衣、丸山 拓真、石井 俊行、金田 誠
2. 発表標題 網膜においてアセチルコリンがスターバーストアムクリン細胞に及ぼす影響
3. 学会等名 第101回日本生理学会
4. 発表年 2023年



1. 発表者名 石井俊行、下畑充志、下郡智美、金田誠
2. 発表標題 マウス網膜におけるP2X3受容体を介した視覚情報伝達の修飾
3. 学会等名 第101回日本生理学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 赤木巧、下畑充志、荻原郁夫、金田誠
2. 発表標題 代謝型グルタミン酸受容体6型の細胞膜表面局在およびシナプス接着因子ELFN1との結合におけるN型糖鎖修飾の役割
3. 学会等名 第101回日本生理学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 尹 成珠、石井 俊行、金田 誠
2. 発表標題 マウス網膜スターバーストアマクリン細胞のGABA応答による逆転電位は生後発達期に変化する
3. 学会等名 第101回日本生理学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Toshiyuki Ishii, Takuma Maruyama, Makoto Kaneda
2. 発表標題 Starburst amacrine cells form gap junctions in early postnatal stage of the mouse retina.
3. 学会等名 Neuroscience 2021, Annual Meeting of Neuroscience (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Mie Gangi, Takuma Maruyama, Toshiyuki Ishii, Makoto Kaneda
2. 発表標題 ON and OFF starburst amacrine cells are differentially regulated through distinct acetylcholine receptors.
3. 学会等名 Neuroscience 2021, Annual Meeting of Neuroscience (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 丸山 拓真、石井 俊行、碓井 澄子、清水 真澄、金田 誠
2. 発表標題 後早期のスターバーストアマクリン細胞は、ギャップ結合を形成する
3. 学会等名 第99回日本生理学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 石井俊行、下畑充志、鈴木千晶、下郡智美、金田誠
2. 発表標題 マウス網膜におけるP2X3受容体を介した視覚情報の修飾
3. 学会等名 第99回日本生理学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 赤木 巧、下畑 充志、荻原 郁夫、金田 誠
2. 発表標題 代謝型グルタミン酸受容体6型の細胞膜表面局在に関するN型糖鎖修飾の解析
3. 学会等名 第99回日本生理学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 雁木 美衣、丸山 拓真、石井 俊行、金田 誠
2. 発表標題 ON型/OFF型スターバーストアムクリン細胞のアセチルコリン放出は異なるフィードバック機構によって制御されている
3. 学会等名 第99回日本生理学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 荻原 郁夫、尹 成珠、下畑 充志、雁木 美衣、金田 誠
2. 発表標題 Analysis of interaction between voltage-gated sodium channel Nav1.1 and fibroblast growth factor homologous factor
3. 学会等名 第99回日本生理学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 赤木 巧、下畑 充志、荻原 郁夫、金田 誠
2. 発表標題 代謝型グルタミン酸受容体6型の細胞膜表面局在に関するN型糖鎖修飾の役割
3. 学会等名 第45回日本神経科学大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 石井 俊行、下畑 充志、鈴木 千晶、下郡 智美、金田 誠
2. 発表標題 マウス網膜におけるP2X3受容体はONおよびOFF網膜神経節細胞に対し非対称な応答を導く
3. 学会等名 第45回日本神経科学大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 雁木 美衣、丸山 拓真、石井 俊行、金田 誠
2. 発表標題 ON型OFF型スターバーストアムクリン細胞のアセチルコリンの放出は異なるアセチルコリン受容体によって制御される
3. 学会等名 第45回日本神経科学大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 下畑 充志、赤木 巧、荻原 郁夫、金田 誠
2. 発表標題 代謝型グルタミン酸6型受容体の細胞内輸送に関するC末端特異的配列の探索
3. 学会等名 第45回日本神経科学大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 荻原 郁夫、尹 成珠、下畑 充志、雁木 美衣、金田 誠
2. 発表標題 Insights into the interaction of voltage-gated sodium channel Nav1.1 with fibroblast growth factor homologous factors.
3. 学会等名 第45回日本神経科学大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 金田 誠、大熊 真人、丸山 拓真、石井 俊行、宮地 栄一
2. 発表標題 Enzyme-linked fluorescent assay systemを用いたマウス網膜グルタミン酸放出の可視化
3. 学会等名 第15回RRM
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 荻原 郁夫、赤木 巧、金田 誠
2. 発表標題 代謝型グルタミン酸受容体タイプ6の細胞膜表面発現を制御する C末端領域アミノ酸配列モチーフの同定
3. 学会等名 第90回日本医科大学医学会総会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Takuma Maruyama, Asuka Mano, Toshiyuki Ishii, Yoshihiko Kakinuma, Makoto Kaneda
2. 発表標題 The role of P2X2 receptor for acetylcholine synthesis pathway.
3. 学会等名 Neuroscience 2021, Annual Meeting of Neuroscience, Chicago, USA (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 石井 俊行、本間 耕平、丸山 拓真、真野 あすか、赤木 巧、柿沼 由彦、金田 誠
2. 発表標題 網膜コリン作動性ニューロンにおける新奇なアセチルコリン合成経路の発見
3. 学会等名 第98回日本生理学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 丸山拓真, 石井俊行, 真野あすか, 柿沼由彦, 金田誠 P2X2受容体を介した新奇なアセチルコリン合成経路
2. 発表標題 P2X2受容体を介した新奇なアセチルコリン合成経路
3. 学会等名 第44回日本神経科学大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 石井 俊行、赤木 巧、金田 誠
2. 発表標題 マウス神経系におけるATP透過性を有する新奇チャネル (CALHM2) の局在解析
3. 学会等名 第43回日本神経科学大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 下畑 充志、赤木 巧、荻原 郁夫、金田 誠
2. 発表標題 代謝型グルタミン酸6型受容体C末端領域と相互作用するタンパク質の検索
3. 学会等名 第43回日本神経科学大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 赤木 巧、下畑 充志、荻原郁夫、金田 誠
2. 発表標題 初代培養網膜双極細胞における代謝型グルタミン酸受容体6型の細胞内局在および膜発現の解析
3. 学会等名 第43回日本神経科学大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 雁木 美衣、金田 誠
2. 発表標題 網膜における鏡面对称なON型/OFF型スターバーストアマクリン細胞は非対称な生理学的性質を持つ
3. 学会等名 第43回日本神経科学大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 尹 成珠、石井 俊行、 金田 誠
2. 発表標題 2つの異なるClトランスポーターが網膜のON型およびOFF型双極細胞における細胞内Cl濃度の調節に關与する
3. 学会等名 第98回日本生理学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 石井 俊行、本間 耕平、丸山 拓真、真野 あすか、赤木 巧、柿沼 由彦、金田 誠
2. 発表標題 網膜コリン作動性ニューロンにおける新奇なアセチルコリン合成経路の発見
3. 学会等名 第98回日本生理学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 赤木 巧、Dilip Rai、下畑 充志、石井 俊行、雁木 美衣、丸山 拓真、木山 裕子、荻原 郁夫、金田 誠
2. 発表標題 代謝型グルタミン酸6型受容体の細胞膜発現におけるC末端領域の役割
3. 学会等名 第98回日本生理学会大会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 金田 誠、(監修)岡田 泰伸、(監訳)佐久間 康夫/岡村 康司	4. 発行年 2022年
2. 出版社 丸善	5. 総ページ数 886
3. 書名 ギャノン生理学(26版)	

〔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
研究分担者	石井 俊行  (Ishii Toshiyuki)  (10643140)	日本医科大学・医学部・准教授    (32666)	
研究分担者	赤木 巧  (Akagi Takumi)  (50192878)	日本医科大学・医学部・助教    (32666)	
研究分担者	丸山 拓真  (Maruyama Takuma)  (90838103)	日本医科大学・大学院医学研究科・ポストドクター    (32666)	

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