

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 31 日現在

機関番号：15301

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2012～2015

課題番号：24680039

研究課題名(和文)性機能を司る脳-脊髄神経ネットワークにおける非シナプスの神経制御メカニズムの解明

研究課題名(英文)Oxytocin and the gastrin-releasing peptide system in the lumbosacral spinal cord

研究代表者

坂本 浩隆 (SAKAMOTO, Hirotaka)

岡山大学・自然科学研究科・准教授

研究者番号：20363971

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 20,900,000円

研究成果の概要(和文)：研究代表者はこれまでに、脊髄に存在するガストリン放出ペプチド(GRP)ニューロン系が雄優位な局所神経ネットワークを構築し、雄の性機能を調節していることを見出した。この新規に見出した性機能を司る回路システムと脳との機能的・器質的結びつきについて、現在はさらに脊髄GRP系とオキシトシン(OXT)との機能連関についての解析を進めている。

その過程で、(1)OXTが脊髄GRP系を介して雄の性機能を調節することを明らかにした。(2)GRPプロモータの下流に蛍光タンパク質の遺伝子を繋いだトランスジーンを挿入したトランスジェニック・ラットを作成し、効果的な解析を実現した。

研究成果の概要(英文)：We previously demonstrated that the gastrin-releasing peptide (GRP) system, located in the lumbosacral spinal cord of rats, controls spinal centers to promote penile reflexes during male copulatory behavior. The identification of a male-specific neural system regulating sexual functions offers new avenues for potential therapeutic approaches to male reproductive dysfunction. A group of oxytocin neurons situated in the parvocellular part of the paraventricular nucleus and projecting to the spinal cord controls penile reflexes. We have found that the axonal distribution of oxytocin in the lumbar spinal cord exhibits a male-dominant sexual dimorphism in rats. Furthermore, oxytocin binding and expression of the specific oxytocin receptor were both observed in the spinal GRP neurons. Thus, oxytocin efferents might regulate male sexual function through a GRP system-mediated mechanism in the spinal cord.

研究分野：神経解剖学、神経内分泌学

キーワード：性機能 脳 脊髄 神経解剖 非シナプスの ガストリン放出ペプチド オキシトシン 神経内分泌

1. 研究開始当初の背景

雄の性機能を司る神経ネットワークは、脳と脊髄の多くの部位から構成される。ラットの腰髄を局所破壊すると反射性勃起が消失することから、腰髄には雄性性機能に重要な中継核が存在することが知られているが、その分子・神経回路メカニズムについてはいまだ不明な点が多い。

一方、研究代表者はこれまでに神経ペプチド gastrin-releasing peptide (GRP) の発現が雌に比べ、雄の腰髄に有意に高いことを新規に見いだした。さらに、この腰髄 GRP 系は脊髄内に複雑な神経回路を構築し、勃起、射精等の雄の性機能を調節していることを明らかにした。

2. 研究の目的

雄の性機能を制御する脊髄神経回路が同定されたので、今後はこの脊髄GRP系と脳との相互作用・機能連関を解析していく必要がある。そこで本研究では、この脊髄GRP系から脳への求心性および遠心性投射経路を解明することを目標とする。雄の性機能を司る脳-脊髄ネットワークの全貌を明らかにすることにより、男性性機能障害(勃起障害など)の原因究明・治療法開発に新規アプローチを提案できる可能性が高い。

3. 研究の方法

- (1) 腰仙髄に存在し、性機能に関わる仙髄副交感神経核 (SPN) への脊髄GRPニューロン線維の投射を、超高圧電子顕微鏡を用いた三次元トモグラフィ法により、超微形態レベルでラットを用いて解析した。
- (2) シナプス通過型神経トレーサーである弱毒化狂犬病ウイルス (PRV) を用い、球海綿体筋 [球海綿体脊髄核 (SNB) の運動ニューロンにより支配される] から脊髄GRPニューロン群への神経投射を逆行的にラットで解析した。
- (3) 脊髄GRP系はアンドロゲン受容体 (AR) を発現し、アンドロゲン依存的にGRPの発現が制御される。本研究では、ネスチンプロモータを利用して、神経細胞(ニューロン・グリア) 特異的に、AR遺伝子を欠損させたコンディショナルノックアウト (AR^{NesCre}) マウスを用いた。本ミュータントマウスは、アンドロゲンシグナルに関して神経系と末梢器官系との機能的乖離を実現しているため、アンドロゲンシグナルに依存的な生体反応において、神経系のみを浮き彫りにして解析することができる。
- (4) 血中テストステロン濃度が劇的に上昇する思春期(生後30日前後)に着目し、脊髄GRP系の性差発現時期をラットで調べた。
- (5) 哺乳類において脳の性分化は臨界期に精

巢から一過的に大量に分泌されるアンドロゲン(アンドロゲン・シャワー)により引き起こされると考えられている。ラット脊髄GRP系の性差構築過程の解析からも、思春期前の生後16日以前に性差構築されることが示されており、脊髄GRP系の発達においても臨界期のアンドロゲン・シャワーが重要であると考えられる。そこで本研究では、脊髄GRP系の性差構築機構を明らかにする目的で、臨界期のアンドロゲン・シャワーを操作し、成熟期における脊髄GRP系をラットで解析した。

(6) 脊髄GRP系を中心とした雄の性機能を制御する神経回路系を効率的に解析できるモデル作出を目的とし、GRPプロモータ下流に蛍光タンパク質 (Venus) をつなぎ、GRP発現細胞がVenus蛍光で安定的、かつ生体で標識されるGRP-Venusトランスジェニック (GV) ラットを作出した。

(7) 雄の性機能制御における脳-脊髄神経ネットワークの動作メカニズムを、性行動時の脊髄におけるオキシトシン (OXT) 作用に着目してラットで解析した。

4. 研究成果

- (1) 超高圧電子顕微鏡・トモグラフィ法を用いて、SPN ニューロンの1本の樹状突起への多数の脊髄 GRP ニューロンからのシナプス入力を明らかにした。このことから、GRP ニューロンは射精に関わる自律神経核にシナプス入力することで雄の性機能を制御することを明らかにした。
- (2) 球海綿体筋に PRV を感染させた雄ラット脊髄の連続凍結切片を用いて、PRV/GRP に対する二重免疫染色を行った。結果、およそ半数の GRP ニューロンが PRV 陽性を示し、SNB・GRP ニューロン間の直接的なシナプスを介した神経ネットワークの存在が確認された。球海綿体筋の収縮は勃起や射精に深く関与しており、SNB への求心性 GRP シナプス入力を介して雄の性機能を制御することを明らかにした。
- (3) 成熟した AR^{NesCre} 雄マウスではコントロール群の雄マウスに比べて GRP ニューロン細胞体数、染色強度ともに有意に減少していた。これらのことから、神経系で発現する AR を介したアンドロゲンシグナルが脊髄 GRP 系の性差構築に重要であることを明らかにした。
- (4) 思春期前の生後 16 日において既に雄優位な性差が存在した。生後 23 日では性差が観察されなかったものの、生後 30 日以降、脊髄 GRP ニューロン細胞体数に再び雄優位な性差が観察された。興味深いことに、雌では思春期前期にあたる生後 30 日以降、GRP ニューロン細胞体はほとんど観察されず、成熟後、生

後 16 日と同様の細胞体数を示した。発達段階において、雄の細胞体数に大きな変化はみられなかったものの、染色強度が有意に増加したことから、思春期以降に上昇する血中テストステロンによって GRP の発現が増加することで、脊髄 GRP 系の雄優位な性差が構築されることを明らかにした。

(5) 臨界期後期にあたる生後 0、1 日の雄ラットにおいて AR の特異的なアンタゴニストであるフルタミドを投与することにより、アンドロゲン・シャワーを阻害した。また、雄ラットを出生日に精巣除去し、臨界期のアンドロゲン・シャワーの効果を減衰させた。これらの去勢雄には生後 30 日（思春期前期）にテストステロンチューブを皮下に植込むことによりアンドロゲンを補充した。これらの雄ラットを成熟後に脊髄 GRP 系を解析した。その結果、フルタミド投与雄ラット、去勢雄ラットともに脊髄 GRP ニューロン細胞体数が有意に減少した。このことから、臨界期のアンドロゲン・シャワーが脊髄 GRP 系の雄性化に極めて重要であることを明らかにした。次いで、生後 0、1 日の雌ラットへのアンドロゲン投与実験を行った。生後 30 日（思春期前期）において卵巣摘除し、同時にテストステロンチューブを皮下に植込み、雄と同等の高アンドロゲン濃度に曝した。その結果、新生時期のアンドロゲン投与により、成熟雌ラットの脊髄 GRP ニューロン細胞体数は雄レベルにまで増加した。これらのことから、雄の臨界期アンドロゲン・シャワーにより脊髄 GRP 系の雄性化が引き起こされることを明らかにした。

(6) 雄の成熟 GV ラット脊髄（L3-L4 レベル）では、Venus 陽性ニューロンが多数観察されたが、雌では痕跡的であった。また雄では、ほとんどの Venus 陽性ニューロンが GRP 免疫陽性であった。そこで、成熟雌を用いて Venus 発現へのアンドロゲンの応答性を解析した。雌において卵巣摘除と同時にテストステロンを慢性投与すると、Venus 発現が有意に増加した。これらのことから、GV ラット脊髄における Venus 発現は GRP 発現と同様のアンドロゲン応答を示した。

以上の結果から、GV ラットでは脊髄 GRP 系が生体内で Venus によって標識されており、脊髄 GRP 系の生理機能を解析する優れたモデルになり得ると考えられる。

(7) 性行動後、雄ラットにおいて脊髄 GRP ニューロンの神経活性を、phosphorylated extracellular signal-regulated kinase (pERK) 発現を指標に解析した。結果、性行動後、脊髄 GRP ニューロンにおける pERK 発現が有意に増加した。次いで、ラット腰髄くも

膜下腔に OXT を局所・微量投与し、脊髄 GRP ニューロンにおける pERK 発現に対する OXT の作用を解析した。結果、OXT 投与は脊髄 GRP ニューロンにおける pERK 発現率を上昇させた。これらのことから、雄の性行動時に腰髄で放出された OXT は脊髄 GRP ニューロンの pERK 発現を誘起し、脊髄 GRP 系を活性化すると考えられた。

以上のことから、間脳 OXT ニューロンの投射先のひとつである腰髄で放出される OXT は、脊髄 GRP 系を活性化することで雄の性機能を調節していることが示された。

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 24 件のうち関係が深い 20 件を抜粋）

Oti T, Satoh K, Saito K, Murata K, Kawata M, Sakamoto T, Sakamoto H. Three-dimensional evaluation of the spinal local neural network revealed by the high-voltage electron microscopy: A double immunohistochemical study. *Histochemistry and Cell Biology* 138: 693-697 (2012), DOI: 10.1007/s00418-012-0976-6.

Sakamoto H, Satoh K, Oti T. Achieve orgasm? Oxytocin triggers ejaculation in men. *Reproductive System & Sexual Disorders* 1:e101, 1-2, 2012. DOI: 10.4172/2161-038X.1000e101.

Sakamoto H. Brain-spinal cord neural circuits controlling male sexual function and behavior. *Neuroscience Research* 72: 103-116, 2012, DOI: 10.1016/j.neures.2011.11.002.

Sakamoto H, Takahashi H, Matsuda KI, Nishi M, Takanami K, Ogoshi M, Sakamoto T, Kawata M. Rapid signaling of steroid hormones in the vertebrate nervous system. *Frontiers in Bioscience* 17: 996-1019, 2012. DOI: 10.2741/3970.

Sakamoto H, Kawata M. Ultrahigh voltage electron microscopy links neuroanatomy and neuroscience/neuroendocrinology. *Anatomy Research International* Article ID: 948704, 1-5, 2012. DOI: 10.1155/2012/948704.

Sakamoto H, Saito K, Marie-Luce C, Raskin K, Oti T, Satoh K, Tamura K, Sakamoto T, Mhaouty-Kodja S. Androgen regulates development of the sexually dimorphic gastrin-releasing peptide neuron system in the lumbar spinal cord: Evidence from a mouse line lacking

androgen receptor in the nervous system. *Neuroscience Letters* 558: 109-114, 2014. DOI: 10.1016/j.neulet.2013.10.068.

Dobberfuhr AD, Oti T, Sakamoto H, Marson L. Identification of CNS neurons innervating the levator ani and ventral bulbospongiosus muscles in male rats. *Journal of Sexual Medicine* 11: 664-677, 2014. DOI: 10.1111/jsm.12418.

Takanami K, Sakamoto H, Matsuda KI, Satoh K, Inoue K, Yamada S, Tanida T, Oti T, Sakamoto T, Kawata M. Distribution of gastrin-releasing peptide in the rat trigeminal and spinal somatosensory systems. *Journal of Comparative Neurology* 522: 1858-1873, 2014. DOI: 10.1002/cne.23506.

Sakamoto H. Sexually dimorphic nuclei in the spinal cord control male sexual functions. *Frontiers in Neuroscience* 8: 184, 1-6, eCollection 2014. DOI: 10.3389/fnins.2014.00184. eCollection 2014.

Takanami K, Sakamoto H. The gastrin-releasing peptide receptor (GRPR) in the spinal cord as a novel pharmacological target. *Current Neuropharmacology* 12: 434-443, 2014. DOI: 10.2174/1570159X12666140923201432.

Satoh K, Oti T, Katoh A, Ueta Y, Morris JF, Sakamoto T, Sakamoto H. In vivo processing and release into the circulation of GFP-fusion protein in arginine vasopressin-enhanced GFP transgenic rats: response to osmotic stimulation. *FEBS Journal* 282: 2488-2499, 2015. DOI: 10.1111/febs.13291.

Satoh K, Takanami K, Murata K, Kawata M, Sakamoto T, Sakamoto H. Effective *synaptome* analysis of itch-mediating neurons in the spinal cord: a novel immunohistochemical methodology using high-voltage electron microscopy. *Neuroscience Letters* 599: 86-91, 2015. DOI: 10.1016/j.neulet.2015.05.031.

Sakamoto T, Nishiyama Y, Ikeda A, Takahashi H, Hyodo S, Kagawa N, Sakamoto H. Neurohypophysial hormones regulate the amphibious behavior in the mudskipper goby. *PLoS ONE* 10(e0134605): 1-16, 2015. DOI: 10.1371/journal.pone.0134605. eCollection 2015.

Satoh K, Takanami K, Murata K, Kawata M, Sakamoto T, Sakamoto H.

Three-dimensional visualization of multiple synapses in thick sections using high-voltage electron microscopy in the rat spinal cord. *Data in Brief* 4: 566-570, 2015. DOI: 10.1016/j.dib.2015.07.005. eCollection 2015 Sep.

Takahara Y, Inatani M, Eto K, Inoue T, Iwao K, Kreymerman A, Miyake S, Ueno S, Nagaya M, Nakanishi A, Iwao K, Takamura Y, Sakamoto H, Satoh K, Kondo M, Sakamoto T, Goldberg JF, Nabekura J, Tanihara H. *In vivo* imaging of mitochondrial axonal transport in the diseased and aged mammalian CNS. *Proc Natl Acad Sci USA* 2015 112: 10515-10520, 2015. DOI: 10.1073/pnas.1509879112.

Sakamoto T, Ogawa S, Nishiyama Y, Akada C, Takahashi H, Watanabe T, Minakata H, Sakamoto H. Osmotic/ionic status of body fluids in the euryhaline cephalopod suggest parallel evolution of osmoregulation. *Scientific Reports* 5(14469): 1-11, 2015. DOI: 10.1038/srep14469.

Sakamoto H, Oti T. Oxytocin and the gastrin-releasing peptide system in the spinal cord: Implications for male sexual problems. *Interdisciplinary Information Sciences* 21: 235-242, 2015. DOI: 10.4036/iis.2015.B.08.

Oti T, Takanami K, Katayama N, Edey T, Satoh K, Sakamoto T, Sakamoto H. Perinatal testosterone exposure is critical for the development of the male specific sexually dimorphic gastrin-releasing peptide system in the lumbosacral spinal cord that mediates erection and ejaculation. *Biology of Sex Differences* 7(4): 1-10, 2016. DOI: 10.1186/s13293-016-0058-x. eCollection 2016.

Katayama N, Oti T, Takanami K, Sakamoto T, Sakamoto H. Postnatal development of the gastrin-releasing peptide system in the lumbosacral spinal cord controlling male reproductive function in rats. *Proc Jpn Acad Ser B Phys Biol Sci* 92: 69-75, 2016. DOI: 10.2183/pjab.92.69.

Takayanagi Y, Yoshida M, Takashima A, Takanami K, Yoshida S, Nishimori K, Nishijima I, Sakamoto H, Yamagata T, Onaka T. Activation of supraoptic oxytocin neurons by secretin facilitates social recognition. *Biological Psychiatry* 2016 in press. DOI: 10.1016/j.biopsych.2015.11.021.

〔学会発表〕(計 70 件のうち関係が深い 20 件を抜粋)

Sakamoto, H. 'Volume transmission' role for oxytocin projections in the lumbar spinal cord controlling male sexual function. *Parvo- and Magnocellular Symposium in Sendai 2015*. 2015 年 9 月 17 日. Gonryo Kaikan, Sendai, Japan【招待講演】

Takanami, K., Satoh, K., Miyazaki, N., Murata, K., Kawata, M., Sakamoto, T., Sakamoto, H. Effective ultrastructure neuroimaging of itch. The 8th World Congress on Itch. 2015 年 9 月 27 日～2015 年 9 月 29 日. Nara Kasugano International Forum IRAKA, Nara, Japan【招待講演】

坂本浩隆. 神経ペプチド・ホルモン分子の進化と機能 行動制御モデルとしてのスunks. 第 4 回実験動物科学シンポジウム. 2015 年 12 月 11 日. 岡山理科大学、岡山【招待講演】

高浪景子、松田賢一、河田光博、坂本竜哉、坂本浩隆. 公募シンポジウム「かたちの意味」, 形態学解析から考える痒みの伝達機構. 第 121 回日本解剖学会総会・全国学術集会. 2016 年 3 月 28 日～2016 年 3 月 30 日. ビックパレットふくしま、福島【招待講演】

高浪景子、坂本浩隆. スunksにおける神経ペプチド・ホルモン分子の進化と機能. 第 10 回スunks研究会 2016 年 3 月 27 日. ビックパレットふくしま、福島【招待講演】

坂本浩隆、越智拓海、坂本竜哉. 男性性機能を制御する神経ネットワークと神経ホルモンとの機能連関. 第 25 回日本性機能学会中部総会 2015 年 6 月 20 日. ハービス OSAKA、大阪

越智拓海、高浪景子、高橋俊次、松田賢一、河田光博、坂本竜哉、坂本浩隆. Visualization of GRP-containing neurons expressing Venus fluorescence under the control of the GRP promoter: a new rodent model for the analyses of the male sexual function and itch sensation at the spinal cord level. 第 38 回日本神経科学大会 2015 年 7 月 28 日～2015 年 7 月 31 日. 神戸国際会議場、神戸

高橋俊次、越智拓海、高浪景子、坂本竜哉、坂本浩隆. ガストリン放出ペプチド受容体に着目した雄の性行動を司る脳 - 脊髄神経ネットワークの解析. 第 42 回日本神経内分泌学会 第 23 回日本行動神経内分泌学会合同学術集会. 2015 年 9 月 18 日～2015 年

9 月 20 日. 仙台市戦災復興記念館、仙台
佐藤慧太、越智拓海、加藤明子、上田陽一、John F. Morris、坂本竜哉、坂本浩隆. AVP-eGFP Tg ラットにおけるインビボ GFP 動態. 第 56 回日本組織細胞化学会 総会・学術集会. 2015 年 10 月 3 日～2015 年 10 月 4 日. 関西医科大学、枚方

Sakamoto, H. Oxytocinergic projections mediate the spinal gastrin-releasing peptide system controlling male sexual function. 10th WORLD CONGRESS ON NEUROHYPOPHYSIAL HORMONES. 2014 年 7 月 15 日～2014 年 7 月 19 日. St. George's Bristol, Bristol, England【招待講演】

坂本浩隆. 公募シンポジウム「オキシトシンの脳内作用: 研究の最前線と今後の展望」, Oxytocin projections regulate the spinal gastrin-releasing peptide system that controls male sexual function. 第 120 回日本解剖学会総会・全国学術集会・第 92 回日本生理学会大会合同大会. 2014 年 3 月 21 日～2014 年 3 月 23 日. 神戸国際会議場、神戸【招待講演】

坂本浩隆. 免疫組織化学の超高压電子顕微鏡観察への応用. 平成 25 年度 生理学研究所研究会「電子顕微鏡機能イメージングの医学・生物学への応用」. 2013 年 11 月 13 日～2013 年 11 月 14 日. 自然科学研究機構 岡崎コンファレンスセンター、愛知県岡崎市【招待講演】

坂本浩隆. 男性性機能と神経ホルモン. 第 40 回京阪泌尿器腫瘍セミナー. 2014 年 2 月 14 日. メルパルク京都、京都市【招待講演】

越智拓海、佐藤慧太、坂本竜哉、坂本浩隆. 雄の性行動は脊髄 GRP ニューロンにおける pERK 発現を誘起する. 第 40 回日本神経内分泌学会学術集会 2013 年 10 月 25 日～2013 年 10 月 26 日. 宮崎市民プラザ、宮崎市

越智拓海、佐藤慧太、坂本竜哉、坂本浩隆. 雄の性行動時に脊髄で放出されるオキシトシンは脊髄 gastrin-releasing peptide 系を活性化する. 第 119 回日本解剖学会総会・全国学術集会. 2014 年 3 月 27 日～2014 年 3 月 29 日. 自治医科大学キャンパス、栃木県、下野市

Sakamoto, H. Regulation of male sexual functions by oxytocin-mediated volume transmission in the spinal cord. The 2012 Edwin W. Pauley Summer Program in Marine Biology "Integrative, Experimental and environmental physiology of marine organisms". 2012 年 7 月 26 日～2012 年 7 月 27 日. Hawaii Institute of Marine

Biology, University of Hawaii, Hawaii, USA【招待講演】

Sakamoto, H. Regulation of male sexual functions by oxytocin-mediated volume transmission in the lumbar spinal cord. International Symposium: Frontiers in Biologically Active Peptide Research, -The 3rd Meeting of the Japan Branch of International Neuropeptide Society (INPS)- “New aspects of hypothalamo-pituitary function”. 2012年9月28日～2012年9月29日. アジア太平洋インポートビル、福岡県北九州市【招待講演】

佐藤慧太、越智拓海、John F. Morris、加藤明子、上田陽一、坂本竜哉、坂本浩隆. バソプレシン-eGFP トランスジェニックラットを用いた下垂体後葉における放出活性. 第39回日本神経内分泌学会学術集会. 2012年9月28日～2012年9月29日. 北九州国際会議場、福岡県北九州市

越智拓海、佐藤慧太、片山奈保、佐藤佳亮、西森克彦、松田賢一、河田光博、坂本竜哉、坂本浩隆. オキシトシンは腰髄 gastrin-releasing peptide 系を介して雄の性機能を調節する. 第39回日本神経内分泌学会学術集会. 2012年9月28日～2012年9月29日. 北九州国際会議場、福岡県北九州市

越智拓海、佐藤慧太、齊藤和裕、村田和義、河田光博、坂本竜哉、坂本浩隆. 超高压電子顕微鏡を用いたラット脊髄 gastrin-releasing peptide 系を中心とした脊髄内局所神経回路の三次元的解析. 第118回日本解剖学会総会・全国学術集会. 2013年3月28日～2013年3月30日. サンポートホール高松・かがわ国際会議場、香川県、高松市

〔図書〕(計3件)

坂本浩隆: 雄の性機能を司る脳-脊髄神経回路の解明. In 「ブレインサイエンス・レビュー2013」, 廣川信隆編, pp 83-101, クバプロ, 東京, 182 ページ(2013)

Sakamoto, H.: Gastrin-releasing peptide. In “Handbook of Hormones: Comparative and General Endocrinology”, ed. Takei Y, Ando H, Tsutsui K, pp. 191-192, Elsevier, Clare, 645 ページ (2015)

坂本浩隆: 第11章 動物における生体制御の仕組み(神経系)分担), 第12章 脳と行動の仕組み(分担), In 「基礎生物科

学」, 高橋純夫編, 培風館, 東京, (2016) 印刷中

〔その他〕

ホームページ等

岡山大学 理学部附属臨海実験所 / 文部科学省共同利用拠点 (UMI)

<http://www.science.okayama-u.ac.jp/~rinkai/ushi.htm>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

坂本 浩隆 (SAKAMOTO Hirotaka)

岡山大学・大学院自然科学研究科・准教授
研究者番号: 20363971