様式Ｃ－１９

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 24 年 6 月 22 日現在

機関番号：１５５０１
研究種目：基盤研究(C)
研究期間：2009～2011
課題番号：21500326
研究課題名（和文）　局所的脳内エストロゲン合成によるホルモン感受性制御と脳の性分化の新しい芳香化仮説
研究課題名（英文）　A New Hypothesis on Brain Sexual Differentiation and Regulation of Hormone Sensitivity by Local Brain Estrogen-Synthesis
研究代表者
篠田　晃　（SHINODA　KOH）
山口大学・大学院医学系研究科・教授
研究者番号：40192108

研究成果の概要（和文）：ラット内側視索前野・扁桃体・海馬の性差指標として AR、ERα、ERβ の発現の雌雄差を免疫組織化学的に明らかにし、海馬 ERα 陽性細胞を SLH 細胞として同定した。雌雄共にアンドロゲンによる AR 発現上昇とエストロゲンによる ERα 発現降下の制御と安定的 ERβ 発現が主に性差発現を誘導し、AR、ERα、ERβ、GR 遺伝子導入培養細胞下で HAP1/STB がリガンド結合領域を介し核移行制御に関わる事が示唆された。

研究成果の概要（英文）：Sexually dimorphic expression of AR, ERα, and ERβ were immunohistochemically clarified in the medial preoptic and amygdaloid nuclei and hippocampus of male and female rats; ERα-immunoreactive cells were identified as the SLH neurons in the hippocampus. The sex differences were primarily attributable to up-regulation of AR by androgen, down-regulation of ERα by estrogen and relatively stable ERβ expression in both sexes. It was suggested that HAP1/STB is involved in regulation of nuclear translocation of AR, ERα, ERβ, and GR through its binding to their LBDs in each cDNA-transfected cultured cells.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合　計
2009 年度	1,300,000	390,000	1,690,000
2010 年度	1,100,000	330,000	1,430,000
2011 年度	900,000	270,000	1,170,000
年度			
年度			
総　計	3,300,000	990,000	4,290,000

研究分野：神経解剖学
科研費の分科・細目：神経科学・神経解剖学・神経病理学
キーワード：アンドロゲン受容体、エストロゲン受容体、HAP1、内側視索前野、分界条床核、内側扁桃体、海馬

１．研究開始当初の背景

脳の機能的性差は、同じ血中ステロイド変動刺激や嗅覚情報が、雌雄で異なる性周期形成や攻撃･生殖行動の誘発を示すことより明らかである。こうした脳の性分化は、遺伝的要因よりも脳の発達段階における性ホルモンが重大に関与し、特に脳の雄性化では胎生期･周生期のアンドロゲンサージが決定的要因となることが知られる。しかし男性ホルモンが雄性化、女性ホルモンが雌性化という単

純な図式ではなく、アンドロゲンのステロイドA環が脳内で芳香化されエストロゲンに変換され、これが脳の雄性化を引き起こすという芳香化仮説が 1970 年代より提唱されており、この脳内芳香化が性分化の鍵を握ると考えられてきた。しかし、脳内に実際エストロゲン合成細胞が存在するのか、また存在するとしてどの領域か、ニューロンなのかグリアなのか上衣細胞なのかは不明のままであった。この状況下、1993 年、私どもは、哺乳類脳内でアンドロゲンをエストロゲンに変換する芳香化酵素アロマテース(AROM)を有するニューロンが実際に辺縁系・視床下部に存在することを世界で初めて証明した(Shinoda et al 1994 J Comp Neurol 343:113; Shinoda 1994 Horm Behav 28:545)。その中で、脳の性分化の臨界期と言われる胎生期から生後成獣にかけての脳内 AROM ニューロンの分布と変化を明らかにし、ラット脳内には AROM 発現のピーク時期の違いにより、胎生期群と胎生-新生仔期群と若年成獣群の 3 タイプが分類できることを報告した。特に胎生-新生仔群に属する内側視索前野・分界条床核・内側扁桃体核に局在する膨大な数の AROM ニューロン群は生涯を通じて脳内最大グループであり、分界条に沿って内側視索前野・扁桃体弓状連続体(mPOAM)を形成する。この mPOAM は雄で雌より数倍大きく、顕著な性差を示し、また性ステロイド感受性が高く、エストロゲン受容体(ERα、 ERβ)とアンドロゲン受容体(AR)が豊富に分布することを見出している。また大脳皮質を介して海馬に入る情報の記憶処理の性差も指摘されるが、海馬についてはAROM やエストロゲン受容体の発現の真偽や局在場所は議論が分かれる。

mPOAM は扁桃体皮質核などで処理された嗅覚情報や海馬で処理された記憶情報を受けて、終板器官から視索前野・乳頭体領域を含む視床下部内にある GnRH 分泌制御領域や攻撃行動・生殖行動制御領域を制御している。実際、mPOAM 領域を刺激すると、GnRH の分泌を促進し排卵を引き起し、攻撃行動や生殖行動を引き起こす。mPOAM は、性ステロイド情報と嗅覚情報を統合処理し、排卵や攻撃行動・生殖行動を制御する情報に変換して視床下部に出力する「ホルモン・嗅覚情報の攻撃・生殖機能情報への変換器」であると考えられる(Shinoda 1994 Endcr J 41:115; Zhao et al 2007 J. Comp Neurol 500:557)。これらを背景に、私どもは、mPOAM の性分化こそが、同じホルモン変動や嗅覚刺激が雌雄で異なる神経内分泌学的変化や攻撃・生殖行動を引き起こす「皮質下情報処理メカニズムの性分化の中核」を担うと考えるに至った。この領域や海馬はエストロゲン受容体やアンドロゲン受容体に感受性が高く、これらを介して性分化を果たし、性特異的な機能を発揮する。性ホルモンと脳内 AROM によって局所的に芳香化合成されるエストロゲンがホルモン感受性制御を行ない mPOAM や海馬の性分化の鍵を握る。

２．研究の目的

内側視索前野や内側扁桃体や海馬は、性ステロイドが強く分布する領域で、また AROM の発現があると報告されている。我々は、性腺・副腎摘出雄ラットを使ったホルモン投与による性ステロイド受容体発現制御に関する予備実験を通じて、雄の mPOAM 領域では、高濃度アンドロゲン環境とともに AROM による局所的芳香化により局所的高エストロゲン状態に調整し、性ステロイド受容体発現を雄型に制御する可能性を考えている。結果として性ホルモン感受性が雄型に変わる事で、脳を雄性化に誘導するという ERα、ERβ、AR の制御を踏まえた新しい芳香化仮説「性ステロイド受容体制御相関性芳香化仮説(Correlated aromatase and steroid-receptor regulation hypothesis)」を考えている。本研究の目的は、この新たな「性ステロイド受容体制御相関性芳香化仮説」の妥当性を形態学的側面から以下の点をラットやマウスの脳で確かめることにある。

⑴ mPOAM と海馬における AR、ERα、ERβ と AROM ニューロンの発現・分布とその雌雄差を組織化学的に明らかにする。

⑵ 性腺・副腎摘出雄ラットを用い、性ステロイド（エストロゲンとアンドロゲン）による脳内 AR、ERα、ERβ および AROM の発現制御を明らかにする。

⑶ ステロイド受容体の遺伝子導入した培養細胞を用いて性ステロイド（エストロゲンとアンドロゲン）による細胞内 AR、ERα、ERβ の発現制御や核移行制御を明らかにする。

⑷ ERαKO と ERβKO マウスでの mPOAM の大きさや ERα と AR の発現の雌雄差を明らかにする。

３．研究の方法

⑴ mPOAM と海馬における AR、ERα、ERβ と AROM ニューロンの発現・分布とその雌雄差を組織化学的に明らかにする課題に対しては、雌雄の成獣ウィスターラットを用いて内側視索前野・扁桃体弓 mPOAM および海馬内での連続ニッスル染色標本作成をし、一方で雌雄ラット内側視索前野・扁桃体弓 mPOAM および海馬内での ERα、ERβ、AR、AROM の mPOAM 内での性ステロイド受容体のタンパク発現・分布を免疫組織化学的に明らかにする。また、AROM/ERα；AROM/ERβ；AROM/AR および ERα/ERβ；ERα/AR；ERβ/AR の組み合わせで二重染色し、その関係を明らかにする。

⑵ 性ステロイド（エストロゲンとアンドロゲン）による脳内 AR、ERα、ERβ および AROM の発現制御の雌雄差を明らかにする課題に対しては、雌雄の成獣ウィスターラットを用い以下を明らかにする。雄ラットにおいて性腺・副腎摘出により両者の影響を最小限にした ADX+OCX+oil、+testosterone、+17β-estradiol、+dihydrotestosterone のラットを作成し、４種の個体間で脳内 ERα、ERβ、 AR の発現の数と反応強度について、内側扁桃体、分界条床核、内側視索前野や海馬を中心にその制御効果の比較を行う。また、性腺・副腎摘出により両者の影響を最小限にした雌ラットを用い、ADX+OVX+oil、+testosterone、+17β-estradiol、+dihydrotestosterone のラットを作成し、個体間で脳内 ERα、ERβ、AR の発現の数と反応強度について、内側扁桃体、分界条床核、内側視索前野や海馬を中心にその制御効果の比較を行う。

⑶ ステロイド受容体の遺伝子導入した培養細胞を用いて性ステロイド（エストロゲンとアンドロゲン)による細胞内 AR､ERα、ERβ の発現制御および核移行制御を明らかにする課題に対しては､In vitro で､DSRed- or GFP-ERα、-ERβ、-AR 等の cDNA を作成し、予備的に Cos7、HEK293、HeLa、HEp-2 等に transfection して、適性条件を決める。適性条件下で DSRed-ERα､-ERβ、-AR を transfection して、性ステロイドによる動きの動画データと局在変化(核内移行等)に関するデータ等の収集・解析を行ない、その後、最近アンドロゲン受容体の核内移行制御を行う事が示される HAP1/STB との関わりについても明らかにする。

⑷ ERαKO と ERβKO マウスでの mPOAM の大きさや ERα と AR の発現の雌雄差を明らかにする課題に対しては、上記 KO マウスの内側視索前野・扁桃体弓 mPOAM 内での連続ニッスル染色標本作成をして ERα、ERβ、AR､AROM の mPOAM 内での性ステロイド受容体マップを行い、発現の性差や領域サイズの性差を調べる。

４．研究成果

⑴ 内側視索前野/分界条床核、内側扁桃体核(mPOAM)と海馬における AR、ERα、ERβ と AROM ニューロンの発現･分布を免疫組織化学的に明らかにした。その結果、mPOAM において、AR の発現は、雌雄とも広く発現するが、免疫反応性は雄で強く、雌で弱いことが明らかになった。また、ERα も広く発現しているが、雄では弱く、雌で強い発現を示す事が明らかになった。ERβ は mPOAM の比較的狭い領域に雌雄差無く限局的に強く発現している事がわかった。また､AROM 発現ニューロンは AR を多くが共発現しており、ERα は一部共発現するが一般に発現は弱いが、ERβ との共発現が強い相関で見られる。ERα/ERβ；ERα/AR；ERβ/AR の組み合わせで免疫二重染色を施すと、いずれも一部が共発現を示す事がわかった。一方、海馬においては AR の発現は CA1 の錐体細胞に局在し、雄で発現が強く、雌で発現が弱い。GR の発現は、雌雄とも同様で CA1 錐体細胞と歯状回の顆粒細胞と一部を除く非錐体・非顆粒細胞に強い反応が見られ、CA2、CA3 においても弱い反応が見られ、CA1 の錐体細胞は AR と GR を共発現する事が示された。ERα の発現は雌雄同様で、散在的にアンモン角の各領域の特に網状分子層と歯状回の特に門領域に接する最深層(顆粒細胞下帯 SGZ)に集中してみられた。ERβ の発現はいずれの領域でもはっきりとした陽性反応は見られなかった。ERα 陽性細胞は神経幹細胞の存在領域に一致するが、未分化細胞マーカーは陰性でニューロンマーカー陽性で数は GABA 陽性であった。また、ステロイド受容体の核移行制御に関わる事が指摘される HAP1 陽性であることが明らかにされ、海馬内 ERα 細胞は散在的潜伏性 HAP1 神経細胞 sporadically lurking cells (SLH neurons)として同定された。これらの結果は英文論文掲載に至った。

⑵ 性腺・副腎摘出雄ラットを用い、性ステロイド（エストロゲンとアンドロゲン）による脳内 AR、ERα、ERβ および AROM の発現制御の雌雄差を明らかにした。初めに性腺・副腎を摘出する(ADX+OCX+oil)と、雌雄ともに AR の発現と陽性細胞の数は減少し、ERα の発現と陽性細胞数は増えるが、ERβ は反応性も数もあまり変化しないことがわかった。ここにエストロゲンを投与する(+E2)と AR 発現は反応性も陽性細胞数も上昇し、ERα では反応性も陽性細胞数も減少し、ERβ はあまり変わらなかった。DHT を投与する(+ DHT) と、AR の反応性と陽性細胞数は増加し、ERα および ERβ の反応性には明らかな変化は観察されなかった。テストステロンの投与（+T） は、AR 発現の反応性と陽性細胞数を増大させ、ERα 発現の反応性と陽性細胞数を減少させるが、ERβ については不変であった。すなわち ERα が E2 と T に down regulation を示し､AR が T と DHT に up-regulation を示す事を明らかになった。

⑶ ステロイド受容体の遺伝子導入した培養細胞を用いてステロイドによる細胞内 AR、ERα、ERβ の発現制御および核移行制御を明らかにした。DSRed と GFP 標識のエストロゲン受容体 α、β、アンドロゲン受容体、グルココルチコイド受容体の cDNA を作成し、これらを Cos7､HeLa 細胞内に transfection して、性ステロイドによるステロイド受容体の核内移行のリアルタイムイメージ撮影に成

功した。ERα と ERβ はリガンドフリーの状態で核内に局在するが、AR と GR は細胞質に存在し、リガンド投与と同時に核内移行を示す。また同時に HAP1cDNA を細胞内導入し、HAP1 が stigmoid body(STB)を形成するとそれぞれのステロイド受容体のリガンド結合領域と細胞質で結合し、特にアンドロゲン受容体とグルココルチコイド受容体については受容体全長でも HAP1/STB に吸着することが初めて証明された。リガンド投与後の核内移行機能については維持され、機能阻害ではなく抑制的制御であり、chaperon 的に働くと考えられた。これらの結果はまとめて英文論文掲載に至った。

⑷ ERαKO と ERβKO マウスでの mPOAM の大きさや ERα と AR の発現の雌雄差を検討しているが、これらについては現在なお進行中である。

以上、ラット内側視索前野・扁桃体・海馬の性差指標として AR、ERα、ERβ の発現の雌雄差を免疫組織化学的に明らかし、海馬 ERα 陽性細胞を SLH 細胞として同定した。雌雄共にアンドロゲンによる AR 発現上昇とエストロゲンによる ERα 発現降下の制御と安定的 ERβ 発現が主に性差発現を誘導し、新たな「性ステロイド受容体制御相関性芳香化仮説」の妥当性が形態学的側面から確認された。また背後に AR、ERα、ERβ、GR 遺伝子導入培養細胞下で HAP1/STB がリガンド結合領域を介し核移行制御に関わる事が示唆された。

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 5 件）

① Islam MN, Fujinaga R, Yanai A, Jahan MR, Takeshita Y, Kokubu K, Shinoda K. Characterization of the "sporadically lurking HAP1-immunoreactive (SLH) cells" in the hippocampus, with special reference to the expression of steroid receptors, GABA, and progenitor cell markers. Neuroscience. 2012, 210: 67–81 査読有

② Fujinaga R, Takeshita Y, Yoshioka K, Nakamura H, Shinoda S, Islam MN, Jahan MR, Yanai A, Kokubu K, Shinoda K. Intracellular colocalization of HAP1/STBs with steroid hormone receptors and its enhancement by a proteasome inhibitor. Exp Cell Res. 2011, 317(12): 1689-1700 査読有

③ Takeshita Y, Fujinaga R, Kokubu K, Islam MN, Jahan MR, Yanai A, Kakizuka A, Shinoda K. (2011) Interaction of ataxin-3 with huntingtin-associated protein 1 through Josephin domain. Neuroreport. 22(5): 232-238. 査読有

④ Fujinaga R, Takeshita Y, Uozumi K, Yanai A, Yoshioka K, Kokubu K, Shinoda K. (2009) Microtubule-dependent formation of the stigmoid body as a cytoplasmic inclusion distinct from pathological aggresomes. Histochem Cell Biol. 2009 Jul 4.132:305-318 査読有

⑤ Kawano J, Fujinaga R, Yamamoto-Hanada K, Oka Y, Tanizawa Y, Shinoda K. (2009) Wolfram syndrome 1 (Wfs1) mRNA expression in the normal mouse brain during postnatal development. Neurosci Res. 2009 Jun;64(2):213-30. 査読有

〔学会発表〕（計 24 件）

① Jahan Mir Rubayet, Keiji Kokubu, Chikahisa Matsuo, Islam Md. Nabiul, Akie Yanai, Ryutaro Fujinaga, Koh Shinoda (2012); Androgen receptor expression in the preoptic and anterior hypothalamic areas of the adult male rats and mice. 第 117 回 日本解剖学会総会・全国学術集会 2012.3.26-28 甲府 山梨大学

② Md. Nabiul Islam, Ryutaro Fujinaga, Akie Yanai, Mir Rubayet Jahan, Yukio Takeshita, Keiji Kokubu, Koh Shinoda (2012); Sporadically lurking HAP1-immunoreactive cells in the hippocampus and their morphological relation with steroid receptors. 第 117 回日本解剖学会総会・全国学術集会 2012. 3.26-28 甲府 山梨大学

③ 柳井 章江、藤永 竜太郎、Islam Md. Nabiul、Jahan Mir Rubayet、國分 啓司、篠田 晃 (2012); Stigmoid body の新たな構成要素解析 第 117 回日本解剖学会総会・全国学術集会 2012.3.26-28 甲府 山梨大学

④ 篠田 晃(2012);神経細胞質封入体「斑点小体」の機能形態と神経細胞保護仮説、 奈良先端科学技術大学院大学バイオサイエンス GCOE セミナー 2012.3.23 生駒 奈良先端大学院大学

⑤ Mir Rubayet Jahan, Keiji Kokubu, Chikahisa Matsuo, Ryutaro Fujinaga, Md. Nabiul Islam, Akie Yanai, Koh Shinoda; Speacies difference in androgen receptor expression in the preoptic and anterior hypothalamic areas of the adult male rat and mice. 第 2 回テストステロ

ン研究会　2011.11.25　福岡　福岡大学

⑥ 篠田　晃(2011); 物忘れと認知症　宇部ロータリークラブ卓話　2011.10.13　宇部　クラウンプラザホテル

⑦ Ryutaro Fujinaga, Kanako Uozumi, Chikahisa Matsuo, Akie Yanai, Md. Nabiul Islam, Keiji Kokubu, Koh Shinoda (2012); Developmental changes in occurrence of the stigmoid body in the medial amygdala, bed nuclei of the stria terminalis and medial preoptic area of the rat brain)　第 34 回日本神経科学大会　2011.9.14-17　横浜　パシフィコ横浜

⑧ Md. Nabiul Islam, Ryutaro Fujinaga, Akie Yanai, Mir Rubayet Jahan, Yukio Takeshita, Keiji Kokubu, Koh Shinoda; (2011); Huntingtin-associated protein 1-immunoreactive cells in the subgranular zone of the rat dentate gyrus　第 34 回日本神経科学大会　2011.9.14-17　横浜　パシフィコ横浜

⑨ Mir Rubayet Jahan, Keiji Kokubu, Ryutaro Fujinaga, Md. Nabiul Islam, Akie Yanai, Koh Shinoda (2011); Androgen receptor expression in the preoptic and anterior hypothalamic areas of the adult Wistar rat and C57BL/6 mouse　第 34 回日本神経科学大会　2011.9.14-17　横浜　パシフィコ横浜

⑩ 篠田　晃、柳井章江、國分啓司、藤永竜太郎 (2011); 斑点小体によるステロイド受容体核移行制御 67 回日本顕微鏡学会、シンポジウム「ホルモンの脳内作用メカニズム」 2011.5.16　福岡　福岡国際会議場

⑪ 篠田　晃(2011); 脳のステロイド感受性と脳の性差　名古屋市立大学大学院薬学研究科大学院セミナー　創薬生命科学特別講義 II　2011.5.12　名古屋　名古屋市立大学

⑫ Yuki Isa, Akie Yanai, Maki Hayashi, Mir Rubayet Jahan, Md. Nabiul Islam, Keiji Kokubu, Ryutaro Fujinaga, Koh Shinoda, (2011) Morphological analysis of HAP1 expression during mouse spermatogenesis. 第 88 回日本生理学大会／第 116 回日本解剖学会総会・全国学術集会 合同大会　2011.3.28-30　横浜　パシフィコ横浜

⑬ Md. Nabiul Islam, Ryutaro Fujinaga, Mir Rubayet Jahan, Akie Yanai, Keiji Kokubu, Koh Shinoda (2011); Morphological characterization of Huntingtin-Associated Protein 1 (HAP)-immunoreactive cells in the subgranular zone of the rat dentate gyrus. 第 88 回日本生理学大会／第 116 回日本解剖学会総会・全国学術集会 合同大会　2011.3.28-30　横浜　パシフィコ横浜

⑭ Mir Rubayet Jahan, Keiji Kokubu, Ryutaro Fujinaga, Md. Nabiul Islam, Akie Yanai, Koh Shinoda (2011); Species difference in sex steroid receptor expression of the preoptic area and anterior hypothalamic area of rat and mouse brains.第 88 回日本生理学大会／第 116 回日本解剖学会総会・全国学術集会 合同大会　2011.3.28-30　横浜　パシフィコ横浜

⑮ 篠田　晃(2011)脳内エストロゲン合成と脳の性差形成: シンポジウム「次々と解明される性差の不思議−基礎と臨床の立場から」第 4 回日本性差医学・医療学会　2011.2. 6　下関　海峡メッセ下関

⑯ 篠田　晃(2010)斑点小体によるステロイド受容体機能修飾と神経細胞保護　第 1 回テストステロン研究会　2010.11.28　東京時事通信ホール

⑰ 篠田　晃(2010)テストステロンの脳内作用と脳の性分化　イブニングセミナー「テストステロンと脳機能」 第 10 回日本 Men's Health 医学会　2010.11.27　東京時事通信ホール

⑱ Ryutaro Fujinaga, Yukio Takeshita, Kazuhiro Yoshioka, Hiroyuki Nakamura, Shuhei Shinoda, Akie Yanai, Keiji Kokubu, Koh Shinoda (2010)；Relaying function of the STB/HAP1 on nuclear translocation of androgen and glucocorticoid receptors and its proteasome-dependent regulation. Society for Neuroscience 40th Annual Meeting in San Diego, USA. 2010.11.13-17　San Diego, USA.

⑲ 篠田　晃(2010)斑点小体 stigmoid body によるステロイド受容体の核内移行制御と神経細胞保護： シンポジウム「ステロイドホルモンとその受容体の組織化学」第 51 回日本組織細胞化学会総会・学術集会　2010.9.4　東京　ダイビル

⑳ Ryutaro Fujinaga, Yukio Takeshita, Kazuhiro Yoshioka, Hiroyuki Nakamura, Shuhei Shinoda, Akie Yanai, Keiji Kokubu, Koh Shinoda (2010) Relaying function of the STB/HAP1 on nuclear translocation of androgen and glucocorticoid receptors and its proteasome-dependent regulation. Neuro2010 (第 33 回日本神経科学大会、第 53 回日本神経化学会大会、第 20 回日本神経回路学会大会 合同大会)　2010.9.2-4　神戸　神戸国際展示場

㉑篠田　晃 (2010) 新規神経細胞封入体「斑点小体」の構造と機能〜特に「神経変性保護仮説」について〜；広島大学医学部

DCNT セミナー　2010.5.11　広島　広島大学医学部

㉒藤永竜太郎、竹下幸男、吉岡和博、中村裕幸、篠田崇平、柳井章江、國分啓司、篠田晃(2010) 細胞質内封入体 STB とステロイド受容体の相互作用およびその細胞内動態制御　第 115 回日本解剖学会総会・全国学術集会　2010.3.28-30　盛岡　岩手県民会館

㉓藤永竜太郎、魚住加奈子、竹下幸男、柳井章江、國分啓司、松尾義久、篠田　晃(2009) ラット脳内における HAP1 の時空間的発現パターンと stigmoid body 形成に関する形態学的解析　第 50 回日本組織細胞化学会総会・学術集会　2009.9.26-27　大津ピアザ淡海　滋賀県立県民交流センター

㉔國分啓司、趙長久、藤永竜太郎、柳井章江、戸田勝巳、篠田　晃(2009) 芳香化酵素免疫陽性反応を示す 3 つの脳内神経細胞群における AROM P450 発現と性ステロイドに対する反応特性　第 50 回日本組織細胞化学会総会・学術集会　2009.9.26-27 大津ピアザ淡海　滋賀県立県民交流センター

６．研究組織

(1)研究代表者

篠田　晃（SHINODA KOH）
山口大学・大学院医学系研究科・教授
研究者番号：40192108

(2)研究分担者

柳井　章江（YANAI AKIE）
山口大学・大学院医学系研究科・講師
研究者番号：20284854

藤永　竜太郎（FUJINAGA RYUTARO）
山口大学・大学院医学系研究科・講師
研究者番号：30335723

國分　啓司（KOKUBU KEIJI）
山口大学・大学院医学系研究科・助教
研究者番号：00432740