

令和 4 年 6 月 13 日現在

機関番号：15301

研究種目：挑戦的研究(萌芽)

研究期間：2020～2021

課題番号：20K21429

研究課題名(和文)ステロイドホルモン系の起源は“細胞外液”を獲得した新設の後口動物の群に迎れるか？

研究課題名(英文)Chordate steroid receptor is ancient in the acoel

研究代表者

坂本 竜哉 (Sakamoto, Tatsuya)

岡山大学・自然科学学域・教授

研究者番号：10294480

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 5,000,000円

研究成果の概要(和文)：ステロイド系の原点と思われる珍無腸動物の本系とその機能に、ムチョウウズムシを用いて挑んだ。まず、ERとSRのcDNAを配列から同定した。SRは、既存のアゴニスト、アンタゴニストが作用する可能性は低い、ムチョウウズムシからの脂質の粗抽出画分にリガンド活性が検出された。すなわち、新奇の祖先型リガンドが存在する可能性が示された。このリガンドの基となるコレステロールを本種も持つが、合成に必要な遺伝子の欠損も予備的にみている。無腸ウズムシでは栄養と同様、共生藻により供給されているのかもしれない。SR、ERは、生殖腺、平衡胞などで発現し、明暗周期や温度の変化/成熟にともない異なった動態を示した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

非モデル生物の遺伝子解読が行われているが、祖先分子～機能的原点への着目は少ない。珍無腸動物は原始左右相称動物で、統合された機能とその制御分子が出現したともいえる。単純な体制の祖先型の解明は、普遍的機能に繋がろう。生殖制御が普遍的とされれば、多様な有用動物の養殖や環境ホルモン検出系への応用等も期待される。行動制御となれば、本能行動の内分泌制御の基礎になりうる。また、珍無腸動物の“細胞外液”の獲得が、転写因子からの核内受容体を介す内分泌系の分化を促したともいえる。生体制御全般に新概念を提唱しよう。ムチョウウズムシは飼育・解析が簡便で新モデルに期待できる。適応生物学、生殖生物学など幅広く貢献できる。

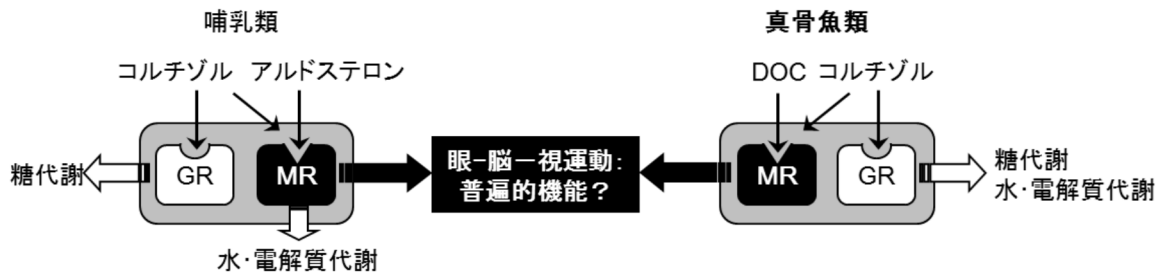
研究成果の概要(英文)：We isolated and characterized the steroid hormone receptors (SRs) of the acoel *Prasagittifera naikaiensis*, which belongs to a clade (Xenacoelomorpha) that could be a sister group to other animals with bilateral symmetry (Bilateria) or could belong within deuterostomes, closely related to a group that includes sea stars (Ambulacraria). The *P. naikaiensis* genome contains two SRs: PnEER, an ortholog of the vertebrate estrogen-related receptors, and PnSR, an ortholog of the vertebrate receptors for androgens, progestins, and corticosteroids. PnSR does not activate transcription in response to conventional steroid hormones of vertebrate. These genes are expressed in the statocyst and gonad specifically, suggesting an ancient role in behaviours affected by environmental stimuli and germ cell development.

研究分野：生体制御学

キーワード：進化

## 1. 研究開始当初の背景

後口動物の副腎皮質ホルモンの本質的な機能は、哺乳類ではグルココルチコイド受容体 (GR)、ミネラルコルチコイド受容体 (MR) とともにノックアウト (KO) は致死で解明が困難であった。坂本は、魚類に存在しないとされていたミネラルコルチコイド系の同定 (Takahashi & Sakamoto *Gen Comp Endocrinol* 2013)、ステロイド受容体サブファミリーの祖先としての MR の位置づけ (Ortlund ら *Science* 2007) を背景に、初めて系統化した MRKO のメダカで、MR の普遍的な作用、ひいてはこの受容体ファミリーの本来の機能として、視運動の制御を提唱した (Sakamoto ら *Sci Rep* 2016, *Sci Data* 2017, *Nutrients* 2019 他、下図)。この評価は高く、核内受容体分野を先導する V. Laudet 教授らから総説を依頼された。アメリカ生理学会のシンポジストにも指名された。さらに、本受容体サブファミリーの分子進化の権威 ME Baker カルフォルニア大特別教授の訪問も打診された。



魚類の MR は、体液調節でなく視運動に重要であることを解明した。この脊椎動物を通して普遍的な中枢作用こそがその MR の本来の機能、ひいては MR を祖先とするステロイドホルモン受容体ファミリーの機能的原点の可能性がある。体液調節や配偶子形成における機能は進化の過程で獲得されたのかもしれない (Sakamoto ら *J Steroid Biochem Mol Biol* 2018)。DOC: 11-デオキシコルチコステロン; アルドステロンをもたない魚類の MR に特異的な内因性リガンド

しかし、前口動物でもこれらの受容体ホモログの報告があり、機能的原点/起源は不明である。そこで本研究では、左右相称動物の起源ないし最も単純な後口動物の珍無腸動物門で発見した祖先型ステロイド受容体により (Sakamoto 国際魚類生物会議招待講演 2018 等)、ステロイド受容体ファミリーの原点を究明する。本門のムチョウウズムシが大量採取できる申請者の実験所では、30 年来、飼育等の知見を蓄積してきた。本種は明確な走行性をもつ。やはり視運動の制御が、機能的原点となるかもしれない。これを背景に、脊椎・無脊椎動物を通じたホルモン機能という国際的にもオリジナルな研究をしてきた坂本が、水生無脊椎動物の遺伝子解析・分子形態学に優れた濱田と計画に挑む。

## 2. 研究の目的

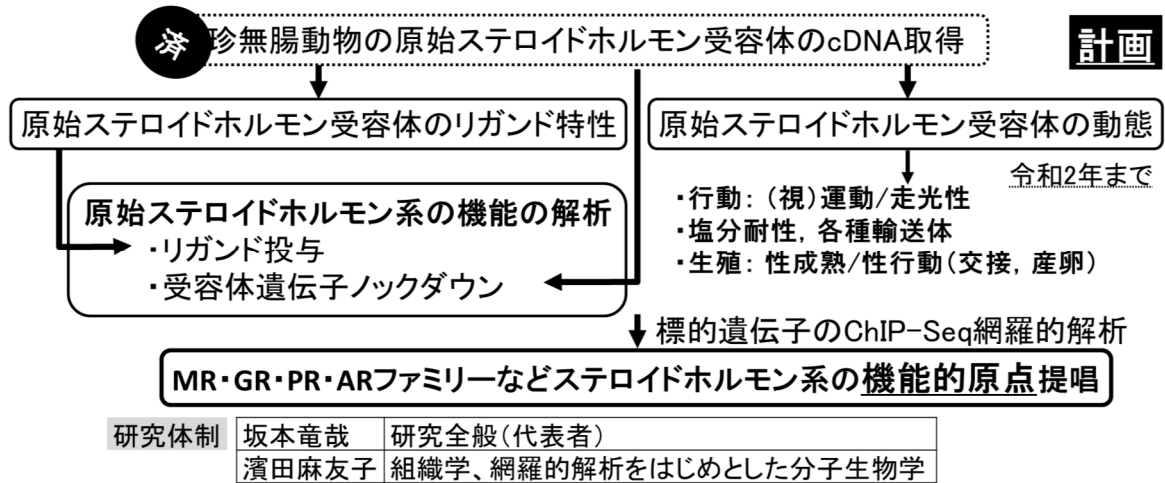
ステロイドホルモンは転写因子である核内受容体を介し、多彩な機能を発揮する。その受容体は後口動物の脊索動物では、エストロゲン受容体 (ER) 族と、MR・GR・プロゲステロン・アンドロゲンの各受容体 (PR・AR) 族の、2 つのサブファミリーを形成する。後者の分子多様化の原点が MR であると示唆されていた (Bridgham ら *Science* 2006)。よって、MR の役割から、このグループの機能的な原点にも迫りうる。しかし哺乳類では、MR KO が致死となり、その解明は困難であった (Sakamoto, Sakamoto ら *Front Biosci* 2012)。坂本らは、MR KO の系統化に初めてメダカで成功した (Sakamoto ら *Sci Rep* 2016; *Sci Data* 2017 他)。また魚類に加え、鳥類や原始的な軟骨魚類のこれらステロイド系も検討した (Takahashi, Sakamoto ら *Mol Cell Endocrinol, Data Brief, Gen Comp Endocrinol* 2016; Thomas, Sakamoto ら同左 2018; Takagi & Sakamoto *Data Brief* 印刷中他)。そして四足動物での命名に反し、視運動の制御が、本グループの本来の機能と提唱した (Sakamoto ら *J Steroid Biochem Mol Biol* 2018; *Nutrients* 2019 他、3 頁)。しかし、進化軸の異なる前口動物のタコ等でも、疑問視されているが ER 相同体が報告された。ステロイド系の機能的原点/起源は不明といえる。

一方、左右相称動物の起源ないし最も単純な後口動物、珍無腸動物門が新設された (Cannon ら *Nature* 2016, Philippe ら *Curr Biol* 2019)。体外ともいえる水力学的骨格とは異なる“細胞外液”を獲得したともいえる。これに属するナйкаイムチョウウズムシ (*Praesagittifera naikaiensis*, *Convoluta* として原記載) の RNAseq から、MR・GR・PR・AR の共通祖先 (SR) と ER の配列を我々は発見した。エクソン/イントロン構造も保存されている。体内の“細胞外液”へのホルモン放出も可能で、これらこそ各ホルモン系の受容体の祖先型候補である (Sakamoto 国際魚類生物会議招待講演 2018 等)。核内受容体を介す内分泌系 (体液に放出されたホルモンによる末梢の液性調節) の転写因子からの誕生かもしれない。

そこで本研究では、珍無腸動物におけるステロイドホルモン系とその機能を、ムチョウウズムシを用いて解明し、本系の起源に迫る。本ムチョウウズムシで、明確な走行性と、それに関連する性成熟も見出している。視運動の制御等が機能的原点となる可能性もある。

### 3. 研究の方法

本研究計画では、ステロイド系の原点と思われる珍無腸動物の本系とその機能を、ムチョウウズムシを用いて解明する(下図)。坂本の実績と関わる SR に重きをおく。これは無脊椎動物では、ほとんど報告がない。



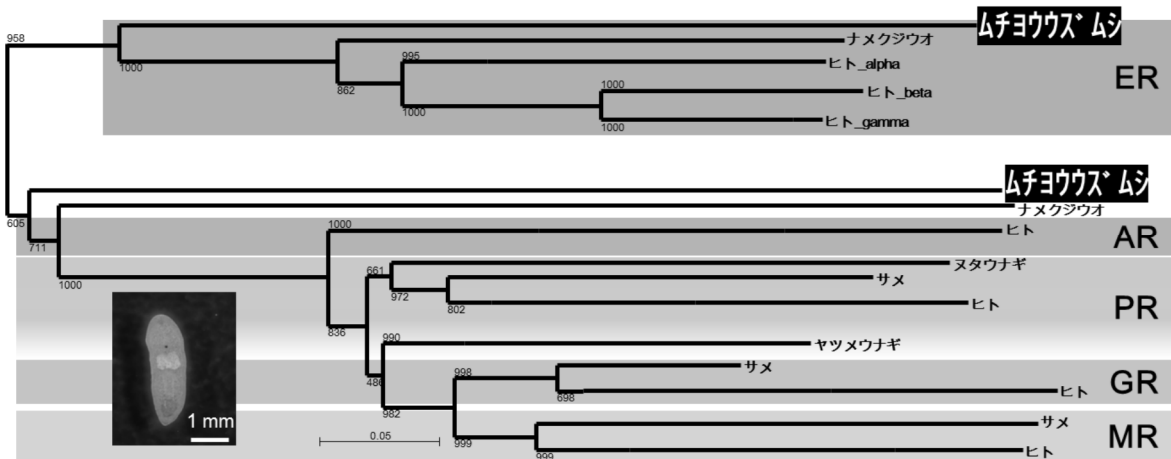
(1) 各受容体のアゴニスト、アンタゴニストを、哺乳類等で有効なものから探索する。各受容体での DNA 結合領域の保存性は高いので、各コンセンサス応答配列の下流に基本プロモーター次いで蛍光タンパク質 cDNA を繋いだ遺伝子と、各受容体遺伝子を導入した培養細胞 COS7/HEK293/CHO によるレポーターアッセイを行う。MR・GR・PR・AR では、各々のリガンドと結合して認識する標的遺伝子のプロモーターの応答配列は共通する。専門の北大・理・勝義直教授の協力を得る。内因性リガンドの同定も、無脊椎動物のステロイドホルモン同定をリードする東京大学の永田晋治博士らと共同研究を開始する。

(2) SR、ER の機能を推定するため、各々の発現様式を明らかにする。明暗、性成熟にフォーカスする。Real-time PCR で発現変化を解析する。発現部位の同定は、すでに特異的抗体を作製している免疫染色により、神経、輸送体、生殖腺など組織特異的マーカーとの関連でみる。

そして、ステロイドホルモン系の機能的原点～内分泌系の起源を考察する。

### 4. 研究成果

(1) ステロイド系の原点と思われる珍無腸動物の本系とその機能に、ムチョウウズムシを用いて挑んだ。まず、ER と SR の cDNA を配列から同定した(下図)。



ステロイドホルモン受容体の分子系統樹。ナイカイムチョウウズムシ(写真)が属する珍無腸動物より前に分岐した刺胞動物のゲノム等には各受容体は見出せていない。

(2) これらのアゴニスト、アンタゴニストを、哺乳類等で有効なものから探索した。専門の北大・理・勝義直教授が協力した。代表研究者の実績と関わる SR に重きをおいた。これは無脊椎動物では、ほとんど報告がない。各種応答配列の下流に基本プロモーター次いで蛍光タンパク質 cDNA を繋いだ遺伝子と、SR 遺伝子を導入した培養細胞によるレポーターアッセイを行った。100-nM のプロゲステロン、11-デオキシコルチコステロン、エストラジオール、ジヒドロキシテストステロンのいずれでも活性化されなかった。そこで、ヌタウナギ副腎皮質ホルモン受容体とのキ

メラコンストラクトを包括的に作製・導入して、アッセイを行った。結果、無腸動物の SR は、  
・認識する標的遺伝子のプロモーターの応答配列が、脊索動物のステロイドホルモン受容体の応答配列とはかなり異なる。

・既存のアゴニスト、アンタゴニストが作用する可能性は低いが、ムチョウウズムシからの脂質の粗抽出画分にリガンド活性が検出された。すなわち、新奇の祖先型リガンドが存在する可能性が示された。このリガンドの基となるコレステロールを本種も持つが、合成に必要な遺伝子の欠損も予備的にみている。無腸ウズムシでは栄養と同様、共生藻により供給されているのかもしれない。代表者の実験所では 30 年来、光走性（視運動） 光合成と共生藻との関係も確認している。「ステロイドホルモンの誕生に藻類が関り、視運動も制御する」ともいえる。

(3) SR、ER の機能を推定するため、各々の発現様式を検討した。明暗周期や温度の変化 / 成熟にともなう発現変化を Real-time PCR で解析した。また発現部位は、*in situ* hybridization に加え、特異的抗体を作製し免疫染色により同定した。SR、ER は、組織特異的マーカーで同定した生殖腺、平衡胞などで発現し、異なった動態を示した。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計17件（うち査読付論文 17件／うち国際共著 6件／うちオープンアクセス 16件）

1. 著者名 Takanami Keiko, Oti Takumi, Kobayashi Yasuhisa, Hasegawa Koki, Ito Takashi, Tsutsui Naoaki, Ueda Yasumasa, Carstens Earl, Sakamoto Tatsuya, Sakamoto Hirotaka	4. 巻 -
2. 論文標題 Characterization of the expression of gastrin releasing peptide and its receptor in the trigeminal and spinal somatosensory systems of Japanese macaque monkeys: Insight into humans	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Comparative Neurology	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） 10.1002/cne.25376	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 該当する
1. 著者名 Kobayashi Aoshi, Hamada Mayuko, Yoshida Masa-aki, Kobayashi Yasuhisa, Tsutsui Naoaki, Sekiguchi Toshio, Matsukawa Yuta, Maejima Sho, Gingell Joseph J., Sekiguchi Shoko, Hamamoto Ayumu, Hay Debbie L., Morris John F., Sakamoto Tatsuya, Sakamoto Hirotaka	4. 巻 8
2. 論文標題 Vasopressin-oxytocin?type signaling is ancient and has a conserved water homeostasis role in euryhaline marine planarians	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Science Advances	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） 10.1126/sciadv.abk0331	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 該当する
1. 著者名 Kawashima Takeshi, Yoshida Masa-aki, Miyazawa Hideyuki, Nakano Hiroaki, Nakano Natumi, Sakamoto Tatsuya, Hamada Mayuko	4. 巻 39
2. 論文標題 Observing Phylum-Level Metazoan Diversity by Environmental DNA Analysis at the Ushimado Area in the Seto Inland Sea	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Zoological Science	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） 10.2108/zs210073	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 Oti Takumi, Ueda Ryota, Kumagai Ryoko, Nagafuchi Junta, Ito Takashi, Sakamoto Tatsuya, Kondo Yasuhiko, Sakamoto Hirotaka	4. 巻 22
2. 論文標題 Sexual Experience Induces the Expression of Gastrin-Releasing Peptide and Oxytocin Receptors in the Spinal Ejaculation Generator in Rats	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 10362 ~ 10362
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/ijms221910362	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 Otubo Akito, Maejima Sho, Oti Takumi, Satoh Keita, Ueda Yasumasa, Morris John F., Sakamoto Tatsuya, Sakamoto Hiroataka	4. 巻 22
2. 論文標題 Immunoelectron Microscopic Characterization of Vasopressin-Producing Neurons in the Hypothalamo-Pituitary Axis of Non-Human Primates by Use of Formaldehyde-Fixed Tissues Stored at 25 °C for Several Years	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 9180 ~ 9180
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms22179180	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 Takanami Keiko, Uta Daisuke, Matsuda Ken Ichi, Kawata Mitsuhiro, Carstens Earl, Sakamoto Tatsuya, Sakamoto Hiroataka	4. 巻 118
2. 論文標題 Estrogens influence female itch sensitivity via the spinal gastrin-releasing peptide receptor neurons	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	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) 10.1073/pnas.2103536118	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 該当する

1. 著者名 Hirooka Asuka, Hamada Mayuko, Fujiyama Daiki, Takanami Keiko, Kobayashi Yasuhisa, Oti Takumi, Katayama Yukitoshi, Sakamoto Tatsuya, Sakamoto Hiroataka	4. 巻 11
2. 論文標題 The gastrin-releasing peptide/bombesin system revisited by a reverse-evolutionary study considering Xenopus	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Scientific Reports	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) 10.1038/s41598-021-92528-x	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 Oti Takumi, Satoh Keita, Uta Daisuke, Nagafuchi Junta, Tateishi Sayaka, Ueda Ryota, Takanami Keiko, Young Larry J., Galione Antony, Morris John F., Sakamoto Tatsuya, Sakamoto Hiroataka	4. 巻 31
2. 論文標題 Oxytocin Influences Male Sexual Activity via Non-synaptic Axonal Release in the Spinal Cord	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 103 ~ 114. e5
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2020.09.089	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 該当する

1. 著者名 Tsutsui Naoaki, Kobayashi Yasuhisa, Izumikawa Kouichi, Sakamoto Tatsuya	4. 巻 11
2. 論文標題 Transcriptomic Analysis of the Kuruma Prawn <i>Marsupenaeus japonicus</i> Reveals Possible Peripheral Regulation of the Ovary	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Endocrinology	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/fendo.2020.00541	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 Aburatani Naotaka, Takagi Wataru, Wong Marty Kwok-Sing, Kadota Mitsutaka, Kuraku Shigehiro, Tokunaga Kotaro, Kofuji Kazuya, Saito Kazuhiro, Godo Waichiro, Sakamoto Tatsuya, Hyodo Susumu	4. 巻 37
2. 論文標題 Facilitated NaCl Uptake in the Highly Developed Bundle of the Nephron in Japanese Red Stingray <i>Hemirhynchus akajei</i> Revealed by Comparative Anatomy and Molecular Mapping	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Zoological Science	6. 最初と最後の頁 1~1
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2108/zs200038	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 Katayama Yukitoshi, Saito Kazuhiro, Sakamoto Tatsuya	4. 巻 21
2. 論文標題 Introducing the Amphibious Mudskipper Goby as a Unique Model to Evaluate Neuro/Endocrine Regulation of Behaviors Mediated by Buccal Sensation and Corticosteroids	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 6748~6748
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms21186748	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 Kawakami Natsuko, Otubo Akito, Maejima Sho, Talukder Ashraf H., Satoh Keita, Oti Takumi, Takanami Keiko, Ueda Yasumasa, Itoi Keiichi, Morris John F., Sakamoto Tatsuya, Sakamoto Hirota	4. 巻 529
2. 論文標題 Variation of pro vasopressin processing in parvocellular and magnocellular neurons in the paraventricular nucleus of the hypothalamus: Evidence from the vasopressin related glycopeptide copeptin	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Comparative Neurology	6. 最初と最後の頁 1372~1390
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/cne.25026	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 該当する

1. 著者名 Otubo Akito, Kawakami Natsuko, Maejima Sho, Ueda Yasumasa, Morris John F., Sakamoto Tatsuya, Sakamoto Hirotaka	4. 巻 32
2. 論文標題 Vasopressin gene products are colocalised with corticotrophin releasing factor within neurosecretory vesicles in the external zone of the median eminence of the Japanese macaque monkey ( <i>Macaca fuscata</i> )	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Neuroendocrinology	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/jne.12875	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 該当する

1. 著者名 Sagoshi Shoko, Maejima Sho, Morishita Masahiro, Takenawa Satoshi, Otubo Akito, Takanami Keiko, Sakamoto Tatsuya, Sakamoto Hirotaka, Tsukahara Shinji, Ogawa Sonoko	4. 巻 438
2. 論文標題 Detection and Characterization of Estrogen Receptor Beta Expression in the Brain with Newly Developed Transgenic Mice	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Neuroscience	6. 最初と最後の頁 182 ~ 197
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.neuroscience.2020.04.047	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 Yada Takashi, Abe Michihisa, Kaifu Kenzo, Yokouchi Kazuki, Fukuda Nobuto, Kodama Sakie, Hakoyama Hiroshi, Ogoshi Maho, Kaiya Hiroyuki, Sakamoto Tatsuya, Moriyama Shunsuke, Tsukamoto Katsumi	4. 巻 245
2. 論文標題 Ghrelin and food acquisition in wild and cultured Japanese eel ( <i>Anguilla japonica</i> )	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology	6. 最初と最後の頁 110700 ~ 110700
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cbpa.2020.110700	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 Oti Takumi, Sakamoto Tatsuya, Sakamoto Hirotaka	4. 巻 14
2. 論文標題 Systemic effects of oxytocin on male sexual activity via the spinal ejaculation generator in rats	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Communicative & Integrative Biology	6. 最初と最後の頁 55 ~ 60
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/19420889.2021.1902056	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 Uta Daisuke, Oti Takumi, Sakamoto Tatsuya, Sakamoto Hirotaka	4. 巻 22
2. 論文標題 In Vivo Electrophysiology of Peptidergic Neurons in Deep Layers of the Lumbar Spinal Cord after Optogenetic Stimulation of Hypothalamic Paraventricular Oxytocin Neurons in Rats	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 3400 ~ 3400
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms22073400	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1件(うち招待講演 1件/うち国際学会 1件)

1. 発表者名 Keiko Takanami
2. 発表標題 Molecular evolution and functional conservation of itch perception and transmission
3. 学会等名 Joint Conference of the European Society for Comparative Endocrinology and of the International Society for Fish Endocrinology (招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計4件

1. 著者名 Tetsuya Tachibana, Tatsuya Sakamoto	4. 発行年 2021年
2. 出版社 Academic Press	5. 総ページ数 4
3. 書名 Handbook of Hormones: Prolactin-releasing peptide	

1. 著者名 Yamaguchi Yoko, Sakamoto Tatsuya	4. 発行年 2021年
2. 出版社 Academic Press	5. 総ページ数 2
3. 書名 Handbook of Hormones: Growth hormone/prolactin family	

1. 著者名 Yamaguchi Yoko, Sakamoto Tatsuya	4. 発行年 2021年
2. 出版社 Academic Press	5. 総ページ数 3
3. 書名 Handbook of Hormones: Prolactin	

1. 著者名 Katayama Yukitoshi, Kitahashi Takashi, Suzuki Nobuo, Sakamoto Tatsuya	4. 発行年 2020年
2. 出版社 Springer Nature	5. 総ページ数 367
3. 書名 Endocrinology in Japanese Marine Life	

〔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	濱田 麻友子 (HAMADA Mayuko)  (40378584)	岡山大学・自然科学学域・准教授  (15301)	
研究分担者	坂本 浩隆 (SAKAMOTO Hirotaka)  (20363971)	岡山大学・自然科学学域・准教授  (15301)	
研究分担者	前嶋 翔 (MAEJIMA Sho)  (10773286)	岡山大学・自然科学学域・特任助教  (15301)	

6. 研究組織（つづき）

	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	片山 侑駿  (KATAYAMA Yukitoshi)  (00837601)	岡山大学・自然科学学域・特任助教    (15301)	

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			
フランス	ソルボンヌ大/ロシア研			
カナダ	カルガリー大			
フランス	パリ第11大	ソルボンヌ大	ロシア研	
英国	オックスフォード			