

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 5 月 22 日現在

機関番号：15401

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2011～2013

課題番号：23500449

研究課題名(和文) 摂食うつ関連G蛋白質共役型受容体の分子解剖による新展開

研究課題名(英文) Molecular dissection of melanin-concentrating hormone receptor 1

研究代表者

斎藤 祐見子 (Saito, Yumiko)

広島大学・総合科学研究科・教授

研究者番号：00215568

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円、(間接経費) 1,170,000円

研究成果の概要(和文)：メラニン凝集ホルモン受容体MCHR1はG蛋白質結合型受容体に属し、「摂食」「うつ不安」の両方に関与する興味深い分子である。本研究ではMCHR1について以下の点を明らかにした。機能獲得変異体F318K-Gタンパク質の3次元モデリング、Gi/o偏向性を示す置換体の同定、MCHR1と機能的に結合するタンパク質のトランスジェニックマウス作成、Xenopus由来の4種類のMCH受容体クローニングとその特徴付け、MCHR1が「選択的」に1次繊毛に発現するために必要な2つのアミノ酸(細胞内第3ループ)の特定。この一連の成果により、創薬にとって新規のストラテジーを提供する可能性が生まれた。

研究成果の概要(英文)：Melanin-concentrating hormone receptor 1 (MCHR1) is a G protein-coupled receptor (GPCR) that is highly expressed in the central nervous system. Many studies of genetically engineered animals and selective antagonists showed an important role of MCHR1 in the regulation of many physiological functions including energy homeostasis and emotional processing. By extensive biological and pharmacological studies of rat MCHR1, we have accomplished that (1) generation of 3D-modeling of gain-of-function mutant with G protein, (2) identification of two mutants that are sensitive for Gi but not for Gq activation, (3) generation of transgenic mice that selectively over express one of MCHR1-binding molecule in the CNS, and (4) molecular cloning and signaling pathway for four MCHR from frog. We further characterized ciliary targeting sequence of MCHR1. These results will provide important information to better understand the complex mechanism for MCHR1 activation in vivo.

研究分野：総合領域

科研費の分科・細目：脳神経科学 神経化学・神経薬理学

キーワード：Gタンパク質共役型受容体 摂食 シグナル伝達 うつ不安

1. 研究開始当初の背景

メラニン凝集ホルモン(melanin-concentrating hormone: MCH)は、そのノックアウトにより摂食量が低下し体重が減少する「ヤセ」表現形を示す唯一の中樞神経ペプチドである。1999年、斎藤らはGタンパク質キメラを活用した新規ストラテジーによりオーファンGタンパク質結合型受容体(GPCR)のひとつであるSLC-1がMCH受容体(MCHR1)のものであることを同定し、創薬開発への最初の突破口を開いた。その後、多くの研究からMCHR1はうつ不安にも関与することが判明している。しかしながら、MCHRの詳細な構造解析、特に、MCHが結合した受容体がどのような構造変化をおこし、その結果、どのような分子メカニズムでG蛋白質を選択して活性化するかという構造ダイナミクスについては未解決である。そこでMCHR1の徹底した分子解剖を行い、(1)不活性型から活性型への構造動態(2)G蛋白質選択性決定機構(G蛋白質が異なる→下流シグナルが全く異なるため、選択機構解明は非常に重要)そして(3)MCHR1の特異な形質膜構造(1次繊毛)への局在が判明したため、その移行機構を明らかとする。さらに申請者が同定したMCHR1結合分子についてその遺伝子改変動物を作成し、in vivoにおける生理機能を検証するツールを作成する。

2. 研究の目的

MCHR1はG蛋白質結合型受容体に属し、「摂食」「うつ不安」の両方に関与する極めて興味深い分子であり、重要な創薬標的でもある。本研究ではMCHR1の徹底した分子解剖を行い、『MCHが結合した受容体がどのような構造変化をおこし、その結果、どのような分子メカニズムでG蛋白質を選択して活性化するか』という構造ダイナミクス及びMCHR1結合分子の生理的意義、さらにMCHR1の膜特殊構造への局在機構も明らかにする。その結果、既存の中樞性ペプチド受容体研究では得られなかった新しい機能発現機構の提唱が可能となり、創薬にとって新規のストラテジーを提供する可能性が生まれる。

3. 研究の方法

MCHR1の活性化-不活性化構造変換機構H22年度に他のGPCRでは非常に稀なGain-of-Function(機能獲得)変異体を同定した。この成果を継続して発展させるために、当該アミノ酸と相互作用するアミノ酸側鎖を同定し、3次元分子モデルを構築する。具体的にはロドプシン立体構造をテンプレートとして相互作用部位を予測→ダブルあるいはトリプル置換変異体の作成→機能獲得の程度が大きく変化する位置を丹念に追求する。この方法によりMCHR1の構造ダイナミクスの一端が初めて明らかとなると考えられる。その予測をMCHR1のサブタイプMCHR2やMCHR1とアミノ酸配列上近縁と

予測されるキスペプチン受容体、オピオイド受容体、ソマトスタチン受容体へ適用することにより、更に考察の幅を広げる。

MCHR1のG蛋白質選択性決定機構哺乳類MCHR1をHEK293細胞などに発現させた場合、受容体は2つのG α 蛋白質(Gi/o, Gq)に共役する。ところが哺乳類MCHR1のオルソログであるにもかかわらず、魚類MCHR1はGqのみに共役することを初めて見出した。そこでこの両者の配列アライメントを行うことで哺乳類MCHR1のG蛋白質選択性に関わる領域及びアミノ酸残基を特定する。具体的には、予測したアミノ酸残基に次々と変異を入れて、GTP γ S結合アッセイ、PIアッセイ、cyclic AMPアッセイを行い、Gi/o結合に關与する部位を決定する。申請者はGq, G15/16それぞれのC末をGiへと変換したG蛋白質キメラを有している。これらキメラとMCHR1を共導入して、Flexstation(96ウェルプレートで蛍光活性を一度に測定できる装置)で測定することによりGi機能測定も可能である。また、選択性変動に伴う受容体の他の機能(アレクチン依存性インターナリゼーション能やERK活性)についても多面的に検討を行う。GPCRのG蛋白質選択性に關与する配列について述べた論文はごく少数しかなく、単独のアミノ酸残基がMCHR1のG蛋白質選択性の決定的要因ではない可能性も考えられる。その場合は他の脊椎動物由来のMCH受容体の情報を得て、Gタンパク質選択性に關連する情報を取得する。例えば、Xenopus tropicalisゲノム配列解読によりMCH受容体は4種類あることが判明している。そこで、それぞれクローニングしてG蛋白質共役性を決定し、魚類、哺乳類のMCH受容体配列データとアライメントし、選択性に關与する部位を予測抽出することが考えられる。

MCHR1結合タンパク質の個体レベルにおける解析

MCHR1と機能的に結合するタンパク質数個をpull-down assayなどにより同定している。そのうちのいくつかは培養細胞レベルの機能アッセイにおいてMCHR1機能を大きく抑制する。そこで、そのタンパク質に対する特異抗体により、脳組織切片における発現部位を同定し、MCHR1発現箇所と比較検討を詳細に行う。さらに当該遺伝子の改変動物を作成する。

MCHR1と1次繊毛

その局在機構：ほとんどの動物細胞は微小管含有の1次繊毛を持つ。これは外部の状況を細胞内部に伝え、情報伝達の効率を変化させていると考えられる。1次繊毛の欠損は肥満など多様な疾患と關連するが、どのような機構でシグナル変換が行われるのか不明な点が多い。最近、MCHR1が神経細胞1次繊毛に局在することが判明した。GPCRでこのような局在を示す例は非常に少ない。そこで、1次繊毛という場におけるMCHR1の機能を調べ、その特異なセンシング機構の本体につ

いて追求する。通常細胞株では1次繊毛が退化している。(1) MCHR1が「選択的」に1次繊毛に発現するために必要なアミノ酸残基及び結合分子同定：MCHR1の1次繊毛への輸送は厳密にされているだろう。そこで1次繊毛へ局在しないことが判明しているGPCR(ソマトスタチン受容体5など)と種々のキメラを作成後、1次繊毛を持つ培養細胞へ導入して、1次繊毛への局在化に必要な領域を特定する。特定後は、1次繊毛への輸送機能を持つBBSome蛋白質群を中心に、当該残基に変換した場合にMCHR1への結合が消失するアダプター分子の探索を行う。(2) 1次繊毛に位置するMCHR1の情報伝達系：RPE1細胞1次繊毛にMCHR1が発現している場合の機能をCa²⁺動態、サイクリックAMPの増減、ERK活性化について解析する。MCHR1-EGFPは作成済みのため、MCH添加後の1次繊毛に局在する受容体動態はただちに分析可能である。また上述で作成したG蛋白質選択性が変化した置換体を1次繊毛を持つ培養細胞モデルへ導入し、その局在や機能を解析し、1次繊毛におけるMCHR1のG蛋白質選択性についても検討する。

4. 研究成果

MCHR1の活性化-不活性化構造変換機構培養細胞を用いた高発現系においてMCHR1はG_qとG_{i/o}に共役する。しかし我々が見出した機能獲得変異体F318KはG_q選択的に活性化することを見出した。さらに活性型ロドプシンを鋳型とすることで3次元モデルを作成し、K318と水素結合する部位は細胞内第1ループD79、W73であることを示した。さらにF318KにおいてG_qとの共役能が強化する事実は「G_qのC末端にあるN357とMCHR1のK318-W73-D79が相互作用する」ことで解釈が可能であることを示した。

MCHR1のG蛋白質選択性決定機構

ラットMCHR1はG_q、G_{i/o}と共役するが、キンギョMCHR1はG_qとのみ共役する。そこで両者のアミノ酸配列を比較して30種類の変異体を作成し、G_q選択傾向を持つ置換体のスクリーニングを行なった。ほとんどの変異体はGタンパク質共役において変化を示さなかったが、i3_{6sub}(細胞内第3ループと第5膜貫通部位に存在する6つのアミノ酸残基の置換体)はG_{i/o}偏向性に関与することが判明した。さらに細胞内第2ループにおける6アミノ酸同時置換体(i2_{6sub})においてもG_{i/o}偏向性傾向を見出した。加えて、さらに3種類の機能アッセイによる精査を行い、上述の2つの置換体はともにG蛋白質選択性が変化していることを確認した。

*Xenopus tropicalis*MCH受容体クローニング両生類に属し、2倍体である*Xenopus tropicalis*から4種類のMCH受容体(MCHR1a, 1b, 2a, 2b)のcDNAクローニングを初めて行ない、それぞれ組織におけるmRNA局在を明らかにした。さらに、哺乳類培養細胞を用いることにより、それぞれの情報伝達系を解析した。な

かでもMCHR2bは膜に存在するものの、他のMCHRとは異なる特異なシグナル系を持つことがわかった。また、皮膚を用いた実験により、低濃度では黒色素胞内の色素が凝集し、高濃度では逆に色素が拡散する2相性の反応を明らかにした。

MCHR1結合タンパク質の個体レベルにおける解析

MCHR1と機能的に結合する蛋白質RGS8は培養細胞レベルの実験ではMCHR1機能を大きく抑制する。そこで、中枢特異的にRGS8が発現する発現コンストラクトを作成し、トランスジェニック(tg)マウスを3系統確立した。*in situ*により、RGS8がwildに比べ豊富に発現していることを確認した。

MCHR1と1次繊毛

MCHR1は神経細胞1次繊毛に局在する。1次繊毛という場におけるMCHR1に特異なセンシング機構の本体について追求するために、1次繊毛含有のヒト網膜由来不死化細胞RPE1を入手した。このモデル系において、(1)MCHR1が効率よく1次繊毛へ局在する条件設定を確立、(2)MCHR1は1次繊毛マーカーであるアセチル化チューブリンと共局在することを確認した。そして、様々なMCHR1置換体を作成することにより、MCHR1が「選択的」に1次繊毛に発現するために必要なアミノ酸(細胞内第3ループ)を初めて2残基特定した。さらにアストロサイト初代培養系においてもこのアミノ酸残基がMCHRの1次繊毛局在にとって重要であることを見出した。

～ まで記述したように、研究計画書に記載した*in vitro*実験はほとんど達成した。しかし、MCHR1を特異的に認識するとされる抗体について精査したところ、特異抗体ではないことを見出した(MCHR1ノックアウトマウスでもウエスタンプロット及び組織染色で陽性となる)。そこで、現在、免疫組織化学の目的に耐える抗体を検索中である。

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8件)

1. Kobayashi Y, Hamamoto A, Hirayama Y, Saito Y. Molecular cloning, expression, and signaling pathway of four melanin-concentrating hormone receptors from *Xenopus tropicalis*. General Comp Endocri, in press 査読あり
2. Nagata A, Hamamoto A, Horikawa M, Yosimura K, Takeda S, Saito Y. Characterization of ciliary targeting sequence of rat melanin-concentrating hormone receptor 1. General Comp Endocri, 188:159-165, 2013 査読あり
3. Hamamoto A, Horikawa M, Saho T, Saito Y. Mutation of Phe318 within the NPxxY(x)_{5,6}F

motif in melanin-concentrating hormone receptor 1 results in an efficient signaling activity. *Front. Endocrinology*. 3:147, 2012 査読あり

4. Hamamoto A, Mizusawa K, Takahashi A, **Saito Y**. Signaling pathway of the goldfish melanin-concentrating hormone receptor 1 and 2. *Regulatory Peptides*. 169, 6-12, 2011 査読あり

(総説)

5. **Saito Y**, Hamamoto A, Kobayashi Y. Regulated control of melanin-concentrating hormone receptor 1 through glycosylation and phosphorylation. *Frontiers in Endocrinology*, 4, article 154, 2013 査読あり
6. Mizusawa, K. Kobayashi, Y, Yamanome, **Saito, Y**, and Takahashi, A. Interrelation between melanocyte-stimulating hormone and melanin-concentrating hormone in physiological body color change: roles emerging from barfin flounder *Verasper moseri* *General and Comparative Endocrinology*. 181, 229-234, 2013 査読あり
7. Kobayashi, Y., Mizusawa, K., **Saito, Y**, and Takahashi A. Melanocortin systems on pigment dispersion in fish chromatophores. *Frontiers in Experimental Endocrinology*. 3:9. 2012 査読あり
8. **齋藤祐見子** オーフアン GPCR 系とうつ病 273-280, 日本薬理学会編集「実践治療薬」金芳堂 2012 査読なし

[学会発表](計 44 件)

1. 小林勇喜 濱本明恵 齋藤祐見子 カレイ目マツカワにおける黒色素胞刺激ホルモン (MSH) 類を介した体色調節機構 2014 年度日本動物学会中国四国支部 広島県例会 3月27日, 2014 広島
2. 濱本明恵 小林勇喜 齋藤祐見子 メラニン凝集ホルモン受容体 MCHR1 の Gi/o 共役抑制型変異体と情報伝達系解析 2014 年度日本動物学会中国四国支部 広島県例会 3月27日, 2014 広島
3. 竹本梨紗 小林勇喜 濱本明恵 齋藤祐見子 RGS8 過剰発現マウスの系統確立及び RGS8 の生化学的解析 2014 年度日本動物学会中国四国支部 広島県例会 3月27日, 2014 広島
4. Hamamoto A, Kobayashi Y, Horikawa M, **Saito Y**. Identification of discrete amino acids that responsible for Gi/o selectivity by melanin-concentrating hormone receptor 1. *Society for Neuroscience* 2013 11月9日, 2013 San Diego (U.S.A California)
5. 徳丸雄一 岡村好子 **齋藤祐見子** オーフアン受容体 bombesin receptor subtyper 3 (BRS3) の代替リガンド 日本動物学会第 84 回岡山大会 9月28日, 2013 岡山

6. 田口一馬 齋藤祐見子 オーフアンペプチド CART により誘導される情報伝達系の同定 日本動物学会 第 84 回岡山大会 9月28日, 2013 岡山
7. 濱本明恵 小林勇喜 堀川学 齋藤祐見子 Gi/o 選択的に活性低下を示すメラニン凝集ホルモン受容体 1 変異体の解析 第 86 回日本生化学会大会 9月12日, 2013 神奈川
8. Hamamoto A, Kobayashi Y, **Saito Y**. The structure-activity relationship in rat melanin-concentrating hormone receptor 1 -Structural determinants for G-protein selectivity. *Neuro 2013* (日本神経化学会・日本神経科学会合同学会) 6月22日, 2013 京都
9. 小林勇喜 濱本明恵 高橋明義 齋藤祐見子 魚類の体色調節機能から見出した, メラノコルチン受容体ヘテロダイマー形成の検討 第 10 回 GPCR 研究会 5月10日, 2013 東京
10. 濱本明恵 堀川学 齋藤祐見子 メラニン凝集ホルモン受容体 MCHR1 における「機能獲得型」変異体の解析 第 10 回 GPCR 研究会 5月10日, 2013 東京
11. 小林勇喜 濱本明恵 高橋明義 齋藤祐見子 カレイ目マツカワにおけるメラノコルチン受容体 (MCR) のヘテロダイマー形成と体色調節の関係 平成 25 年度日本水産学会春季大会 3月29日, 2013 東京
12. 齋藤祐見子 濱本明恵 平山大 小林勇喜 摂食に關与する脳内受容体 MCHR1 の構造活性解析 細胞のかたちと機能プロジェクト研究センター「成果発表会」 3月26日, 2013 広島
13. 濱本明恵 堀川学 齋藤祐見子 摂食に關与する脳内受容体 MCHR1 の構造活性解析 細胞のかたちと機能プロジェクト研究センター「成果発表会」 3月26日, 2013 広島
14. 田口一馬 齋藤祐見子 オーフアンペプチド CART における新規受容体の探索 2013 年度日本動物学会中国四国支部 広島県例会 3月2日, 2013 広島
15. 徳丸雄一 益田恵子 岩越栄子 浮穴和義 岡村好子 齋藤祐見子 オーフアン受容体 BRS-3 の代替リガンド及び BRS-3.5 の内在性リガンド探索 2013 年度日本動物学会中国四国支部 広島県例会 3月2日, 2013 広島
16. 小林勇喜 濱本明恵 高橋明義 齋藤祐見子 魚類色素胞に対する黒色素胞刺激ホルモン (MSH) の作用とその受容体の関係 第 37 回日本比較内分泌学会大会 11月30日, 2012 福井
17. 濱本明恵 齋藤祐見子 メラニン凝集ホルモン 1 型受容体 (MCHR1) における G タンパク質共役の選択機構 第 37 回日本比較内分泌学会大会 11月30日, 2012

- 福井
18. 平山大 小林勇喜 濱本明恵 齋藤祐見子 ネットアイツメガエル MCHR(メラニン凝集ホルモン受容体)の受容体機能と皮膚におけるMCHの生理機能 第37回日本比較内分泌学会大会 11月30日, 2012 福井
 19. Hamamoto A, Horikawa M, Saito Y. The "gain-of-function" phenotype of rat melanin-concentrating hormone receptor. Congress Secretariat for The 11th Biennial Meeting of the Asian Pacific Society for Neurochemistry The 55th Annual Meeting of the Japanese Society for Neurochemistry 10月1日, 2012 兵庫
 20. 吉村健太郎 三澤透 濱本明恵 齋藤祐見子 竹田扇 一次繊毛を介した3型ソマトスタチン受容体によるカルシウム動態の調節 第35回日本神経科学学会大会 9月19日, 2012 愛知
 21. 小林勇喜 平山大 濱本明恵 齋藤祐見子 ネットアイツメガエル (*Xenopus tropicalis*) MCHR の G タンパク質選択性と皮膚における役割 日本動物学会第83回大阪大会 9月15日, 2012 大阪
 22. 小林勇喜 平山大 濱本明恵 齋藤祐見子 ネットアイツメガエル MCHR の G タンパク質選択性とその生理作用 2012年度中国四国動物生理シンポジウム 8月15日, 2012 岡山
 23. 小林勇喜 齋藤祐見子 摂食に関するオーファン受容体/オーファンペプチドの新規システム探索 新学術領域研究【3217 食欲と脂肪蓄積制御】第3回班会議 8月13日, 2012 大阪
 24. 小林勇喜 濱本明恵 高橋明義 齋藤祐見子 魚類体色変化における MSH システム 平成 24 年度中国四国地区生物系三学会合同大会(島根大会) 5月13日, 2012 島根
 25. 平山大 小林勇喜 濱本明恵 齋藤祐見子 ネットアイツメガエル (*Xenopus tropicalis*) の MCH システム 平成 24 年度中国四国地区生物系三学会合同大会(島根大会) 5月13日, 2012 島根
 26. 濱本明恵 齋藤祐見子 メラニン凝集ホルモン受容体 MCHR1 における Gi/o 選択的共役に関与する細胞内領域 第9回GPCR研究会 5月11日, 2012 東京
 27. 小林勇喜 平山大 濱本明恵 齋藤祐見子 *Xenopus tropicalis* における MCHR の G タンパク質共役系の解析 第2回ペプチド・ホルモン若手研究会 IN 広島 3月16日, 2012 広島
 28. 濱本明恵 堀川学 齋藤祐見子 MCHR1 における C 末端 Helix8 領域の新しい機能 第2回ペプチド・ホルモン若手研究会 3月16日, 2012 広島
 29. 濱本明恵 齋藤祐見子 MCHR1 の構造活性相関 - G タンパク質選択機構の解明 - 2012 年度日本動物学会中国四国支部広島県例会 3月3日, 2012 広島
 30. 小林勇喜 濱本明恵 高橋明義 齋藤祐見子 魚類皮膚におけるメラノコルチンシステム - MCR ヘテロダイマー形成の可能性 - 2012 年度日本動物学会中国四国支部 広島県例会 3月3日, 2012 広島
 31. 平山大 小林勇喜 濱本明恵 齋藤祐見子 ネットアイツメガエルにおけるメラニン凝集ホルモン受容体 (MCHR) の G タンパク質共役系の解析 2012 年度日本動物学会中国四国支部 広島県例会 3月3日, 2012 広島
 32. 濱本明恵 齋藤祐見子 メラニン凝集ホルモン受容体 1 における Gi/o 選択的共役部位の特定 第54回日本神経化学学会大会 9月27日, 2011 石川
 33. 永田麻実 濱本明恵 齋藤祐見子 脳内摂食受容体 MCHR1 の 1 次繊毛局在に関わるアミノ酸残基の解明 第54回日本神経化学学会大会 9月26日, 2011 石川
 34. 古本有香 齊藤修 齋藤祐見子 うつに関与する受容体 TACRI(タキキニン受容体 1)の情報伝達調節因子 第54回日本神経化学学会大会 9月26日, 2011 石川
 35. 小林勇喜 齋藤祐見子 高橋明義 魚類におけるメラノコルチン受容体ヘテロダイマー形成の可能性 2011 年度中国四国動物生理シンポジウム 9月3日 2011 山口
 36. 濱本明恵 佐保智子 船越結 打田沙織 齋藤祐見子 メラニン凝集ホルモン (MCH) により引き起こされる細胞内シグナル 2011 年度中国四国動物生理シンポジウム 9月3日, 2011 山口
 37. 古本有香 齋藤祐見子 細胞内因子 RGS8 によるうつ関連受容体のシグナル伝達制御機構 2011 年度中国・四国動物生理シンポジウム 9月2日, 2011 山口
 38. 永田麻実 濱本明恵 齋藤祐見子 一次繊毛における G 蛋白質共役型受容体の局在解析 日本細胞生物学会サテライトシンポジウム 6月29日, 2011 北海道
 39. 濱本明恵 佐保智子 船越結 打田沙織 齋藤祐見子 摂食受容体 MCHR1 (メラニン凝集ホルモン受容体 1) の構造活性相関 - Helix 8 の新たな役割 - 第52回日本生化学会中国・四国支部例会・シンポジウム 5月14日, 2011 広島
 40. 古本有香 齋藤祐見子 うつに関与する受容体 TACRI(タキキニン受容体 1)の情報伝達調節因子 第52回日本生化学会中国・四国支部例会・シンポジウム 5月13日, 2011 広島
- (招待講演)
41. Saito, Y. "Structure-function insight on the

MCH receptor” MSH and MCH: Evolution from classical body change, 26th Conference of European Comparative Endocrinologists, Aug. 22th, 2012, Zurich, Switzerland
(シンポジウム全体の立案も担当)

42. 齋藤祐見子 GPCR を介した情報伝達 - 古典的概念から新しい概念へ - 日本神経化学会公開シンポジウム(兼オーガナイザー)“構造生物学から創薬まで: GPCR 研究がもたらすパラダイムシフト” 9月30日, 2012, 神戸
(シンポジウム全体の立案も担当)
43. 齋藤祐見子 メラニン凝集ホルモン受容体 - どのような信号が細胞内を駆け巡る? - 第2回 明治大学生殖内分泌研究所セミナー“魚類の内分泌研究とバイオテクノロジー” (2011) 11月12日, 2011, 川崎
44. 齋藤祐見子 濱本明恵 永田麻実 一次繊毛におけるG蛋白質共役型受容体の局在解析 第63回日本細胞生物学会サテライトシンポジウム“繊毛研究のニューフロンティア - 構造から機能そして病態へ” 6月29日, 2011, 札幌

[その他]

ホームページ等

<http://home.hiroshima-u.ac.jp/yumist/index.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

齋藤 祐見子 (SAITO YUMIKO)

研究者番号: 00215568

(2) 研究分担者

()

研究者番号:

(3) 連携研究者

()

研究者番号: