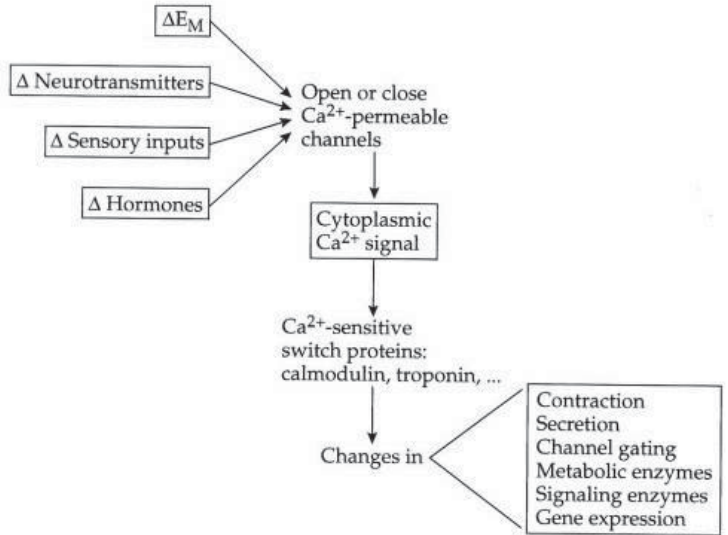
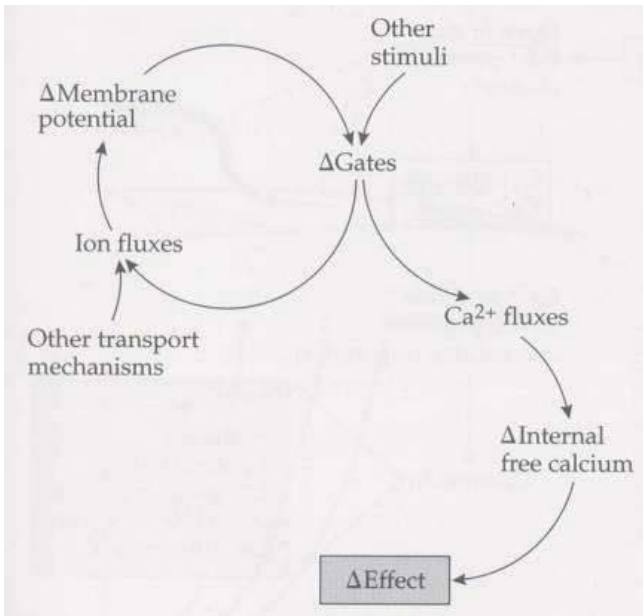
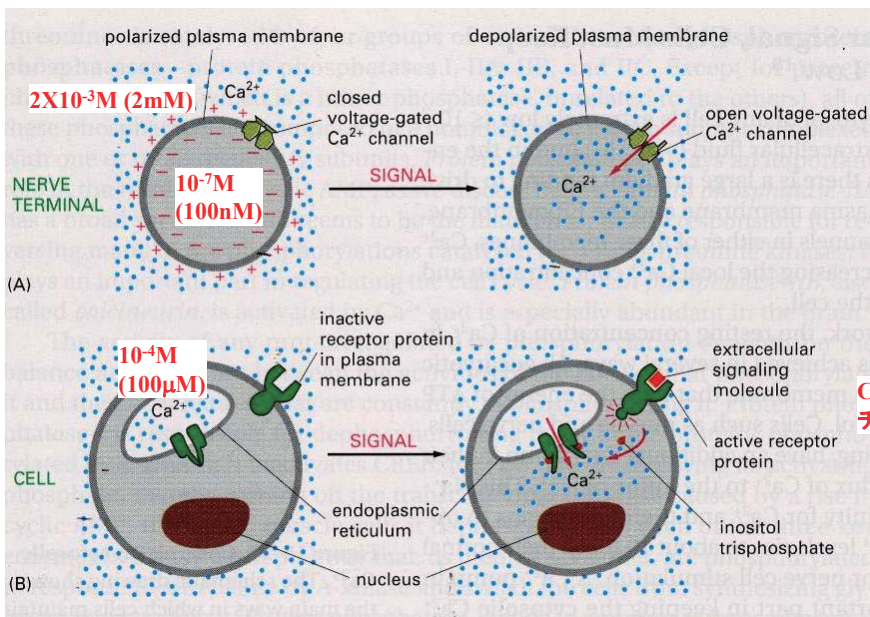


Ca²⁺ and cell function

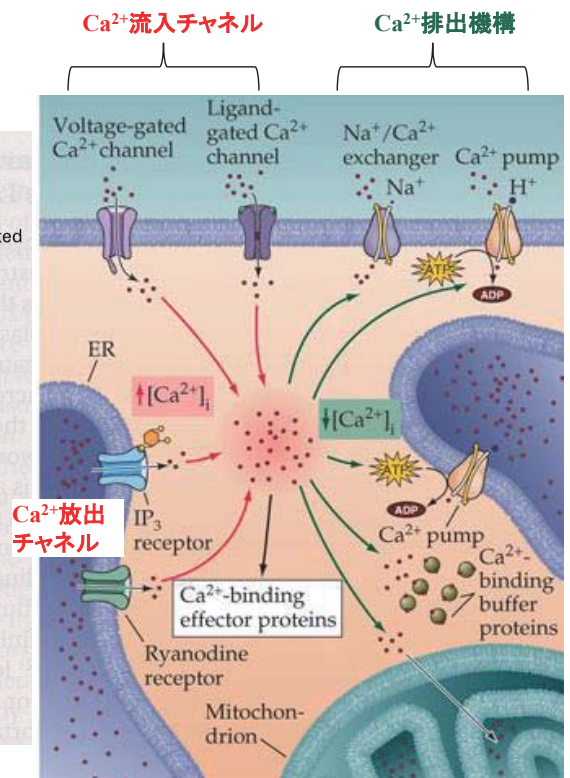


©2001 Sinauer Associates, Inc.

カルシウムイオンを細胞質に動員する主な2つの経路



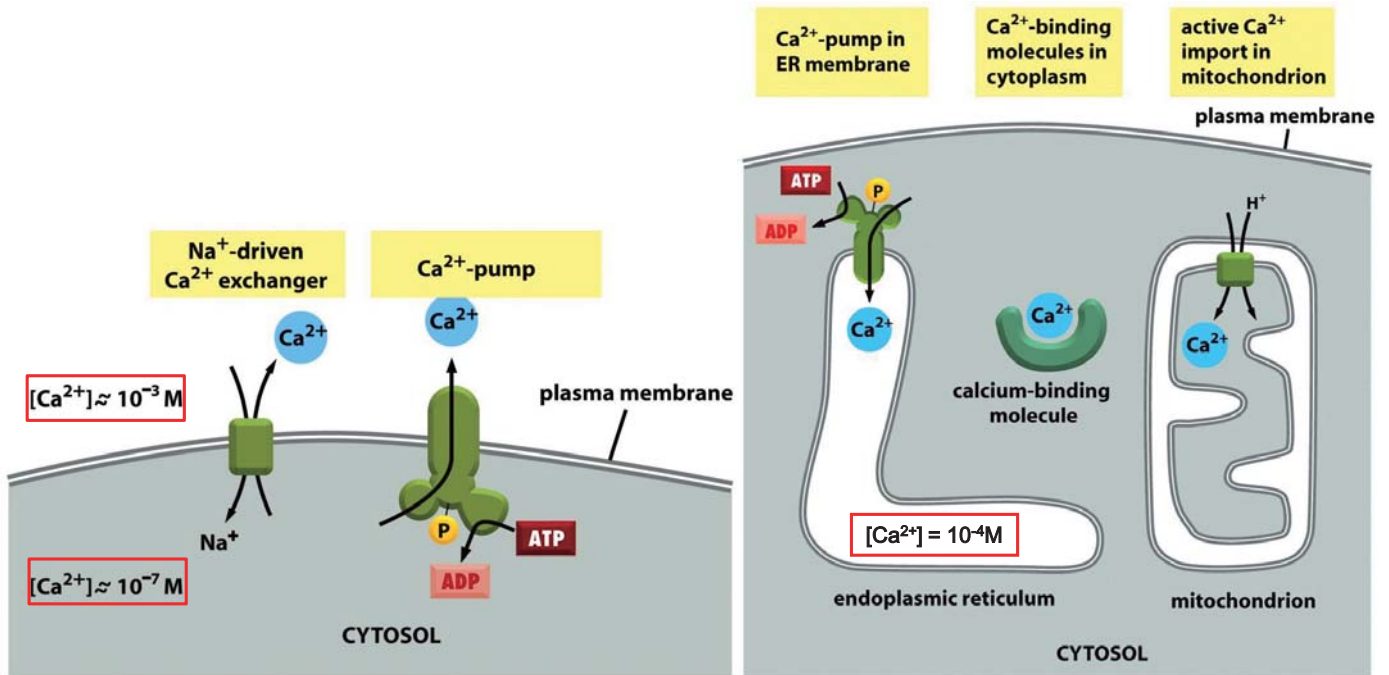
©2002 Alberts et al.



<http://sites.sinauer.com/neuroscience5e/animations07.02.html>

©2004 Sinauer Associates, Inc.

Cells maintain a very low concentration of free Ca^{2+} in the cytosol



©2002 Alberts et al.

Ca²⁺ 感受性色素を用いたCa²⁺ イメージング

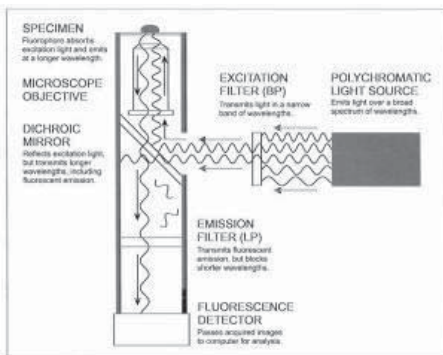


Fig. 8 Excitation of a fluorescent sample and detection of the emitted fluorescence. A typical setup for measuring fluorescence in an inverted microscope. See text for description.

Ca²⁺ 感受性色素:
Rhod-2(左)
Fura-2(右)など

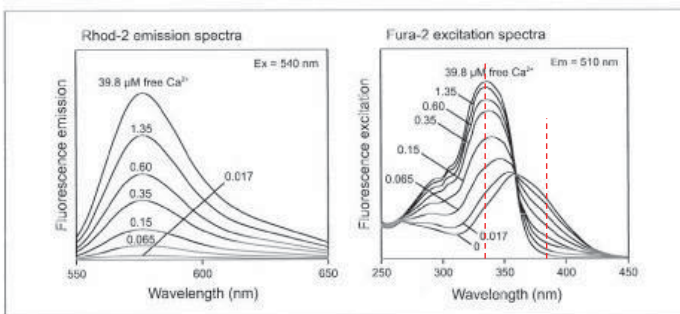
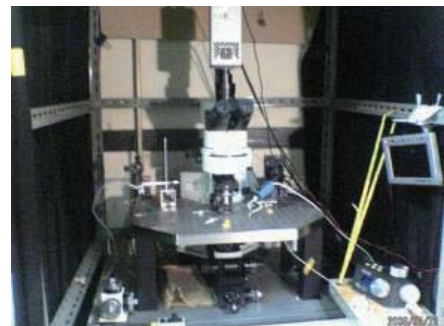
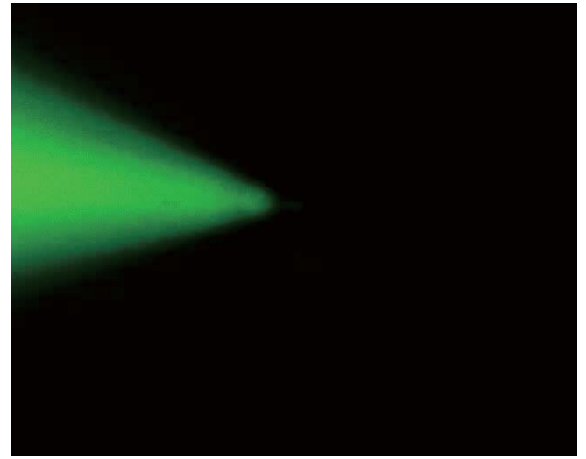
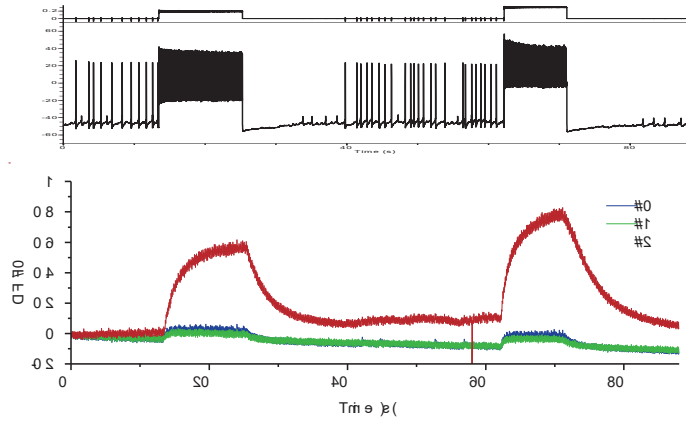


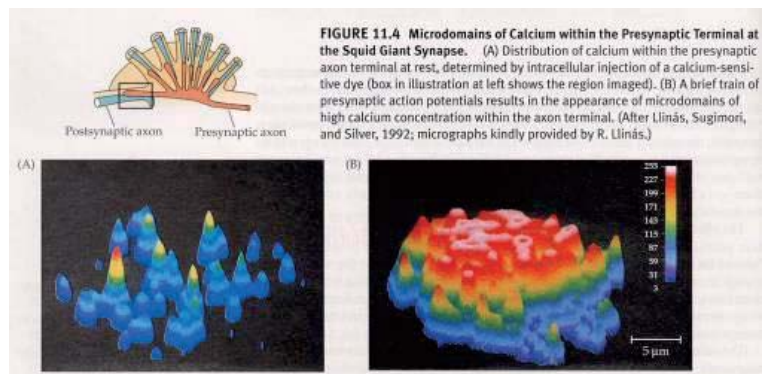
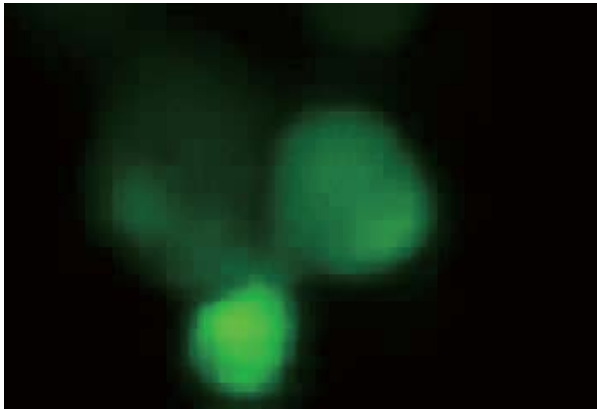
Fig. 9 Fluorescence spectra for rhod-2 and fura-2. The panel on the left shows emission spectra for rhod-2 at a series of Ca²⁺ concentrations using excitation light with a wavelength of 540 nm. The panel on the right shows excitation spectra for fura-2 at a series of Ca²⁺ concentrations as measured at a wavelength of 510 nm. Used with the permission of Molecular Probes (65).



ElectroporationによるCalcium Greenの細胞内導入とカルシウムイメージング



神経伝達物質の放出におけるカルシウムの役割



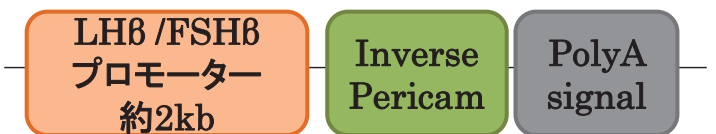
脳下垂体LHβ, FSHβ細胞にInverse Pericam (IP)を発現させるトランスジェニックメダカを作製

Inverse Pericam

Ca²⁺が結合すると蛍光強度が低下するCa²⁺インジケータータンパク質

The diagram illustrates the mechanism of Inverse Pericam. It is shown as a green cylindrical protein structure. A red arrow points upwards from the base, and another red arrow points downwards from the top. A small orange sphere labeled Ca²⁺ is positioned near the top of the cylinder, indicating its binding site.

コンストラクト



メダカに導入

LHβ-IP

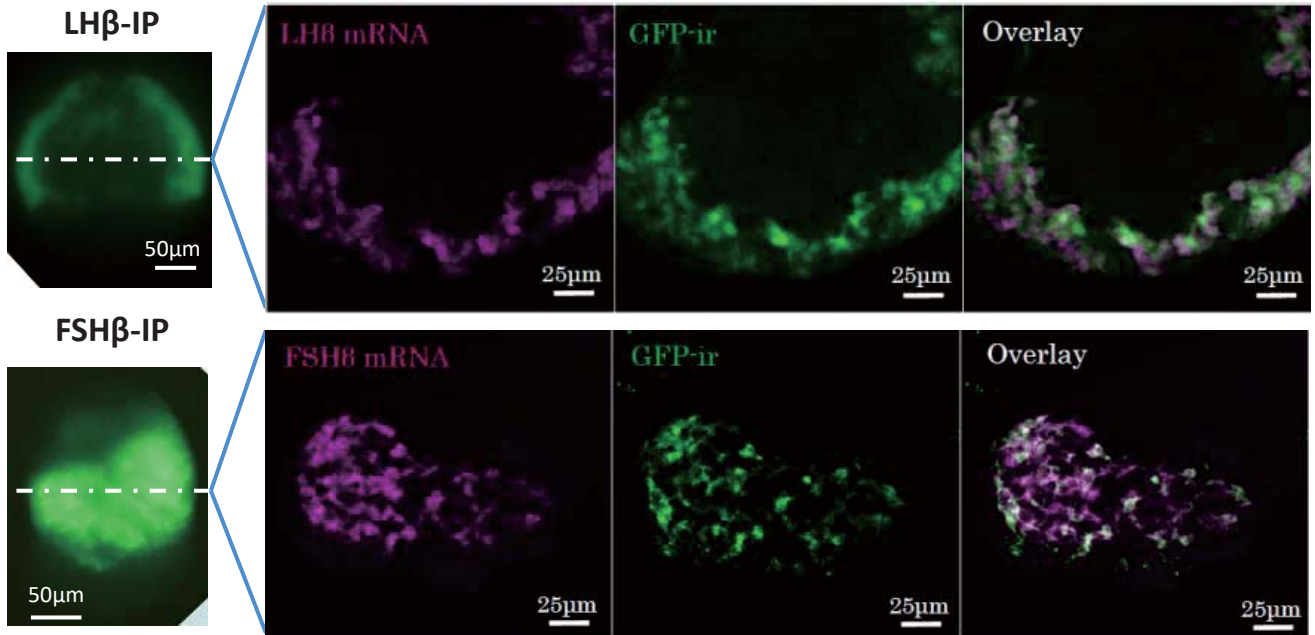


FSHβ-IP



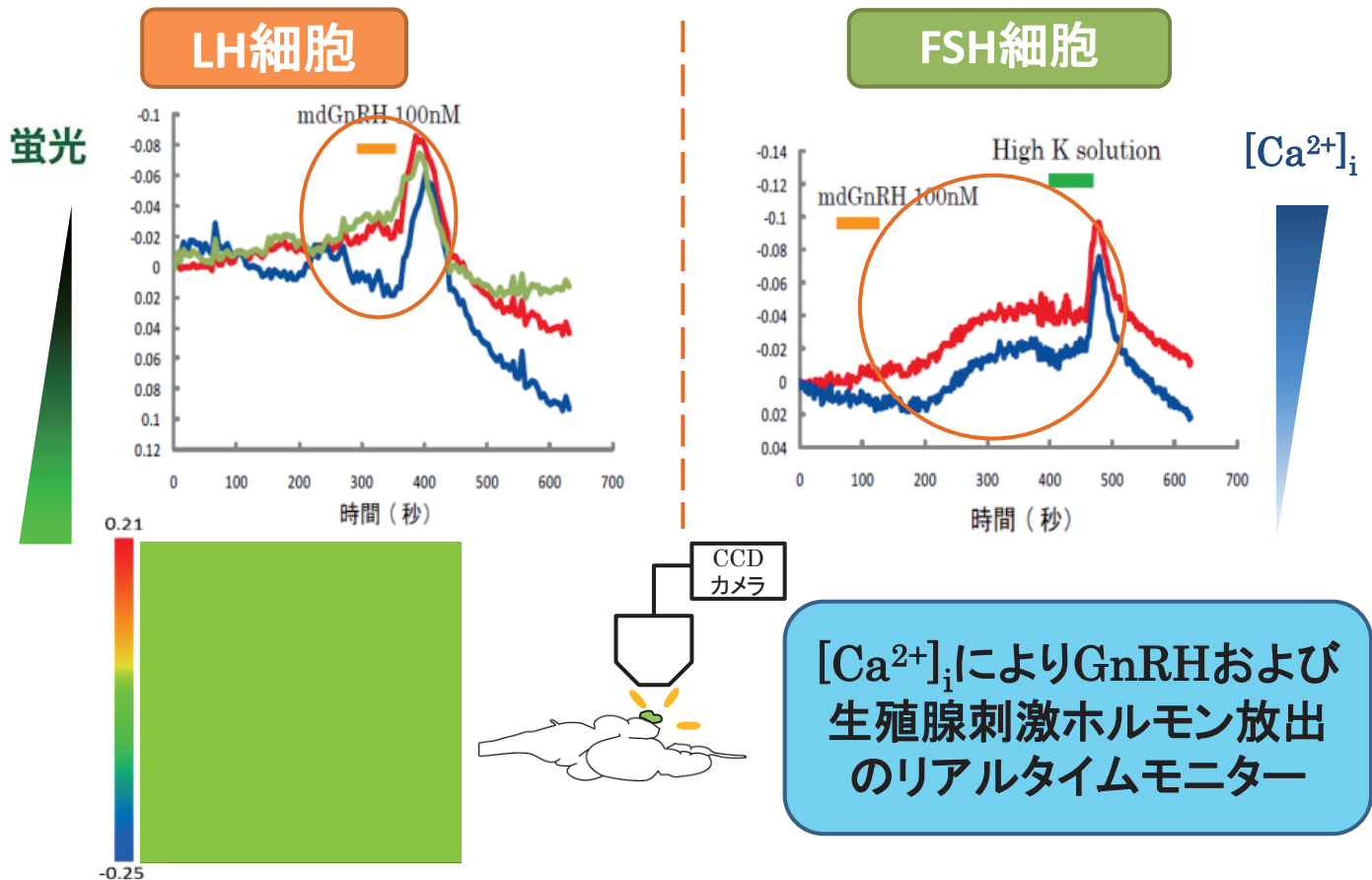
LHβ-IP, FSHβ-IP
メダカで作製に成功

トランスジェニックメダカにおける IP発現特異性の検証

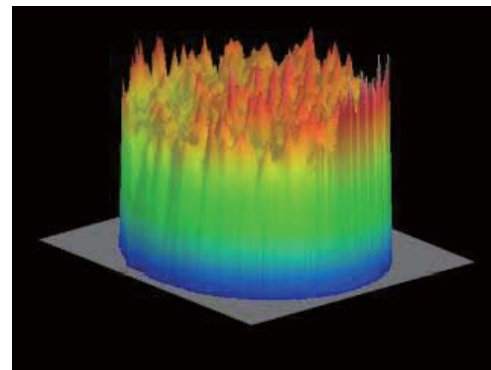
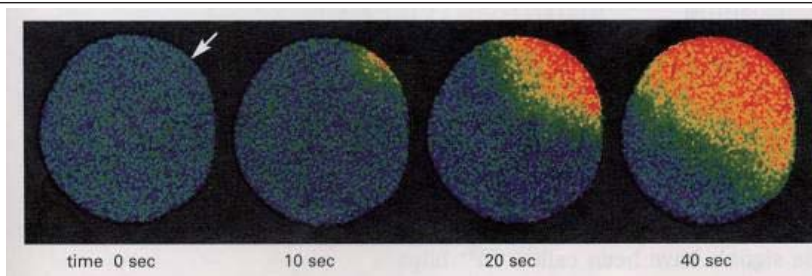


LH細胞・FSH細胞特異的なCa²⁺イメージングが可能

LH細胞およびFSH細胞における mdGnRHによる[Ca²⁺]_i応答

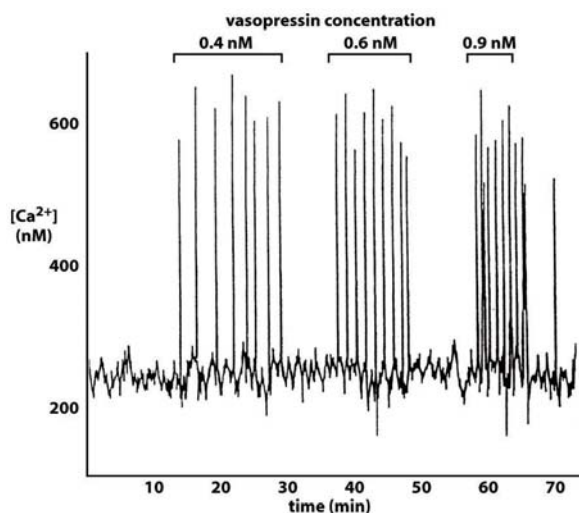
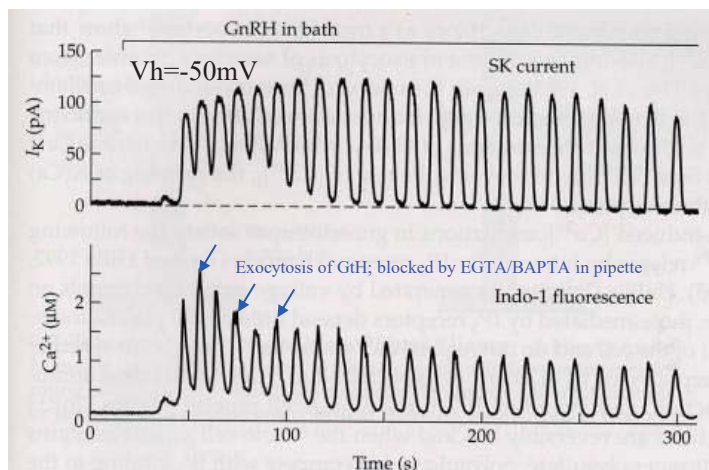


ヒトデ卵の受精時のカルシウムイオン濃度変化



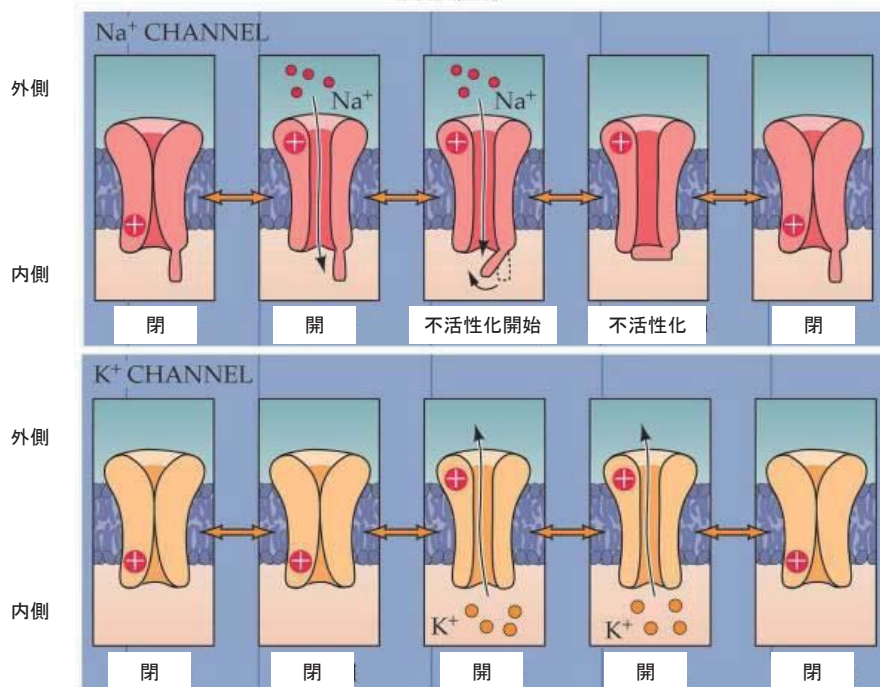
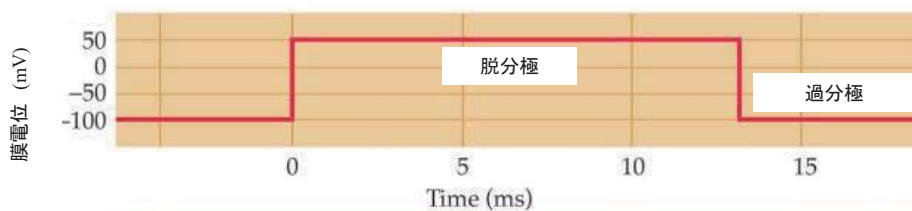
ゴナドトロフにおいてGnRHにより引き起こされるCa²⁺振動

肝細胞においてバソプレッシンによって引き起こされるCa²⁺振動

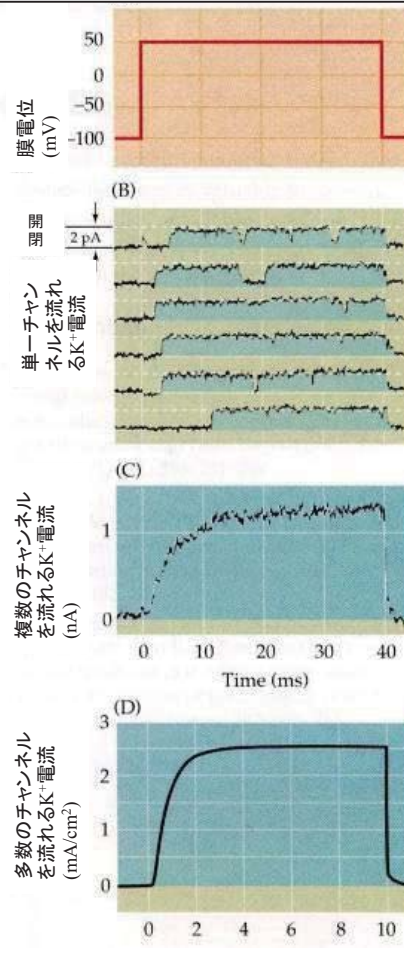
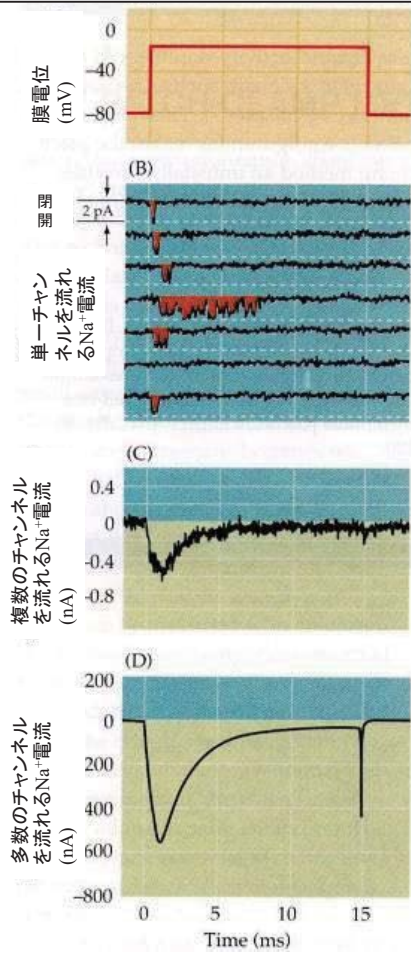


©2001 Sinauer Associates, Inc.

膜電位依存性Na⁺チャンネルとK⁺チャンネルの機能的状態変化

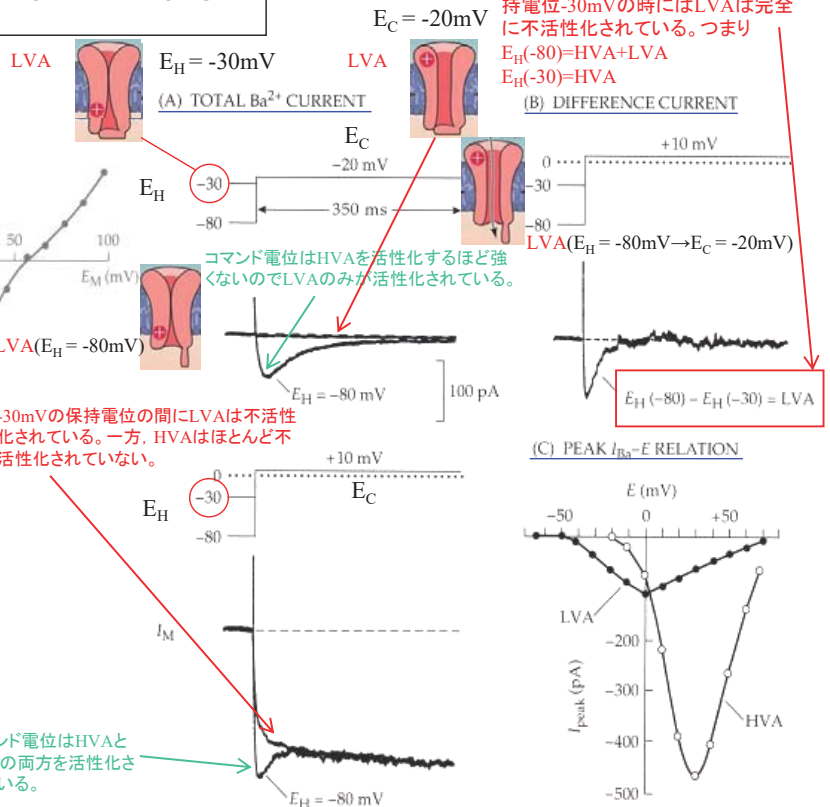
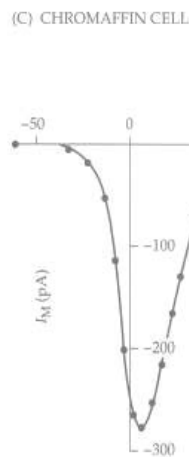
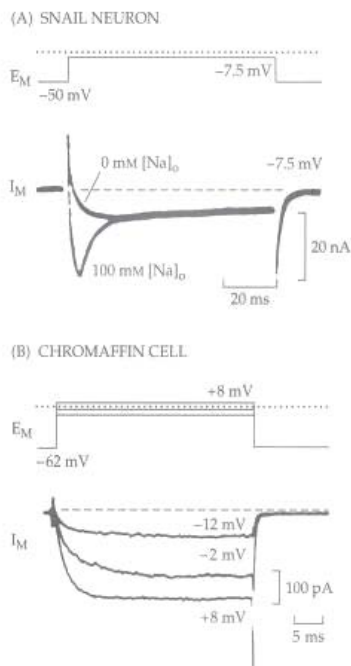


Na⁺チャンネル(左図)およびK⁺チャンネル(右図)を流れるイオン電流



©2004 Sinauer Associates, Inc.

Voltage-dependent Ca²⁺ channels

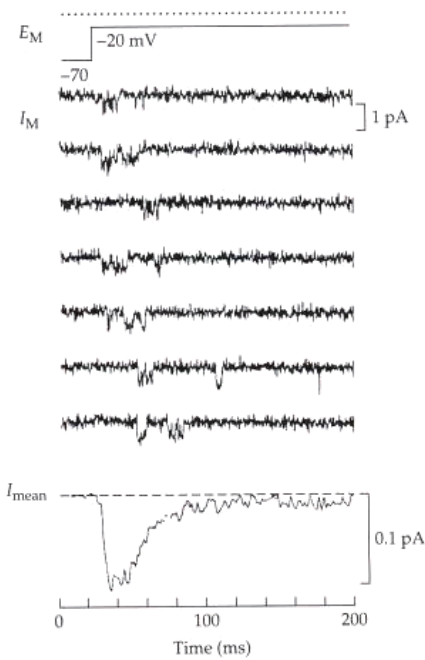


(B)ピペット溶液: CsCl, TEA, EGTA
灌流液: TTX, 5mM Ca²⁺

(A)灌流液: TTX, 115mM Ba²⁺
保持電位とコマンド電位を変化させる
(B)保持電位-80mVの時と-30mVの時の電流の差が低閾値型電流成分
(C)電流-電圧曲線: 保持電位-30mVの時の電流が高閾値型電流成分

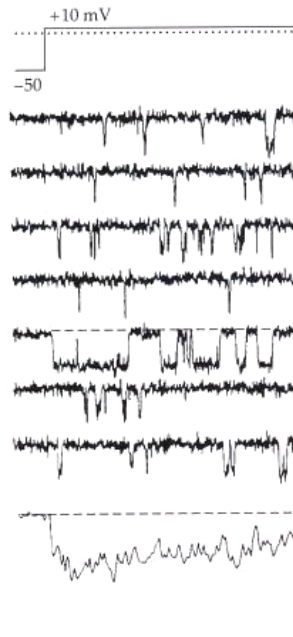
脊椎動物Ca²⁺チャネルの分類

(A) T-TYPE CURRENTS



*t*iny conductance
*t*ransient current

(B) L-TYPE CURRENTS



*l*arge conductance
*l*ong-*l*asting current

各Ca²⁺チャネルの特徴

	活性化遅い、持続的				活性化速い、不活性化有り					
	HVA				HVA			LVA		
Tsienの分類	L				P/Q	N	R	T		
αサブユニット	α1S	α1C	α1D	α1F	α1A	α1B	α1E	α1G	α1H	α1I
構造	Ca _v 1.1	Ca _v 1.2	Ca _v 1.3	Ca _v 1.4	Ca _v 2.1	Ca _v 2.2	Ca _v 2.3	Ca _v 3.1	Ca _v 3.2	Ca _v 3.3
活性化の閾値	-30mV				-20mV			-70mV		
不活性化	極めて遅い(τ>500ms)				部分的(τ=50~80ms)			完全(τ=20~50ms)		
単一チャネルコンダクタンス	25pS				13pS			8pS		
2価陽イオンによる阻害	Cd ²⁺ >Ni ²⁺				Cd ²⁺ >Ni ²⁺			Ni ²⁺ >Cd ²⁺		
ω-CTX GVIAによる阻害	なし				なし	あり	なし	なし		
ω-agatoxinによる阻害	なし				あり	なし		なし		
DHPによる阻害	あり				なし			なし		
ミベフラジルによる阻害	なし				なし			あり		

©2001 Sinauer Associates, Inc.

イカの巨大シナプス

Hodgkin, A. & Huxley, A.
1963年ノーベル医学・
生理学賞
(Eccles, J.C. と同時受賞)

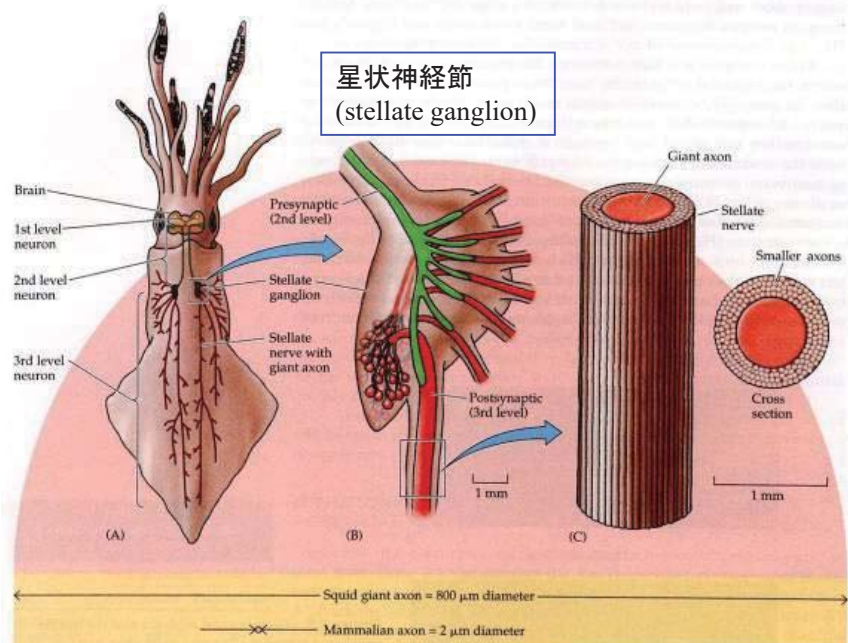
Box A

THE REMARKABLE GIANT NERVE CELLS OF SQUID

Many of the initial insights into how ion concentration gradients and changes in membrane permeability produce electrical signals came from experiments performed on the extraordinarily large nerve cells of the squid. The axons of these nerve cells can be up to 1 mm in

diameter—100 to 1000 times larger than mammalian axons. Squid axons are large enough to allow experiments that would be impossible on most other nerve cells. For example, it is not difficult to insert simple wire electrodes inside these giant axons and make reli-

able electrical measurements. The relative ease of this approach yielded the first intracellular recordings of action potentials from nerve cells and, as will be discussed in the next chapter, the first experimental measurements of the ionic currents that produce action potentials.

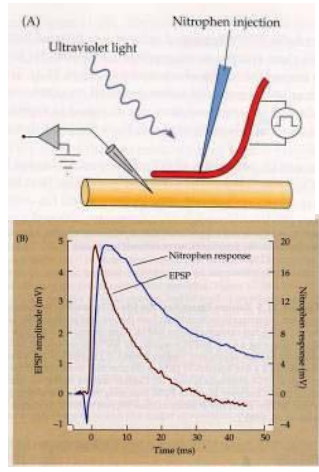
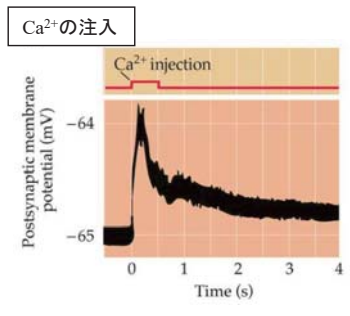
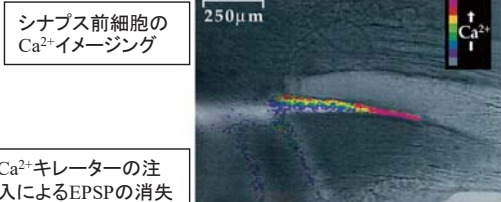
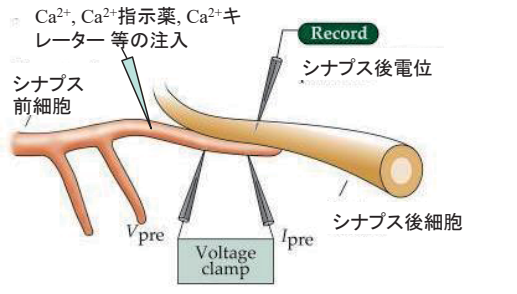


(A) Diagram of a squid, showing the location of its giant nerve cells. Different colors indicate the neuronal components of the escape circuitry. The first- and second-level neurons originate in the brain, while the third-level neurons are in the stellate ganglion and innervate muscle cells of the mantle. (B) Giant synapses within the stellate ganglion.

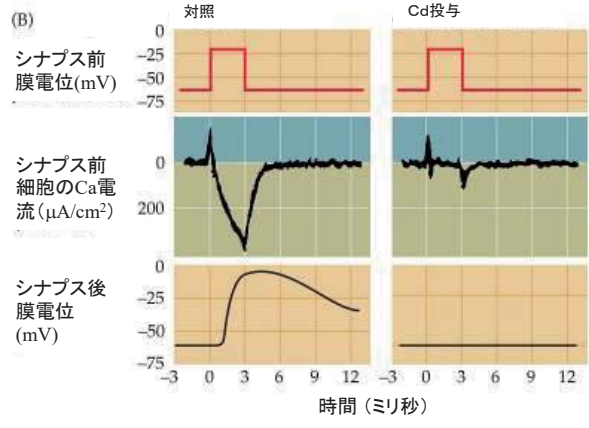
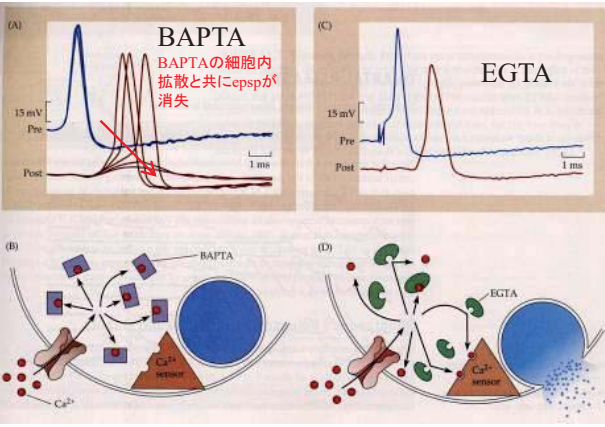
The second-level neuron forms a series of fingerlike processes, each of which makes an extraordinarily large synapse with a single third-level neuron. (C) Structure of a giant axon of a third-level neuron lying within its nerve. The difference in the diameters of a squid giant axon and a mammalian axon are shown below.

©2004 Sinauer Associates, Inc.

神経伝達物質の放出におけるCa²⁺の役割

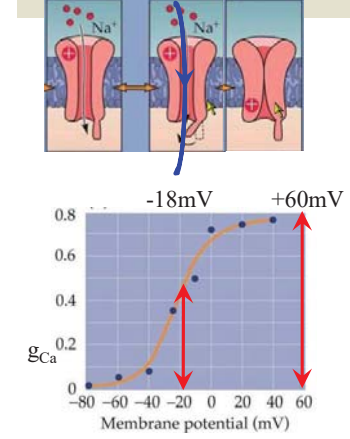
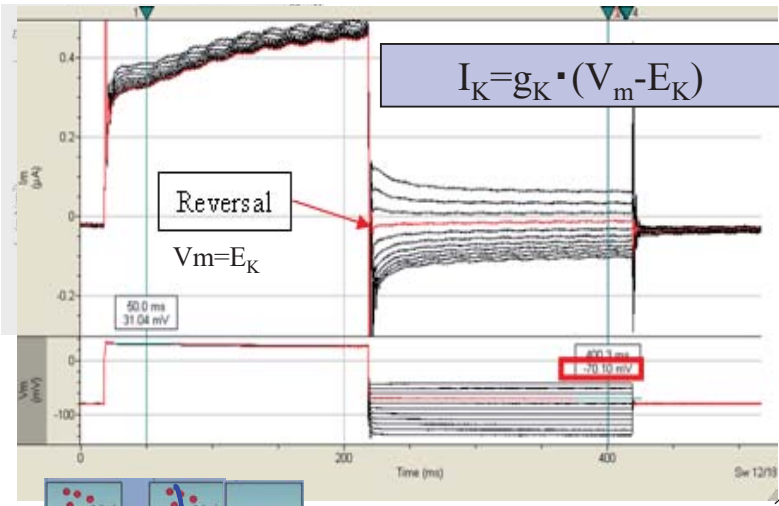


シナプス前細胞のCa²⁺電流とシナプス後膜電位



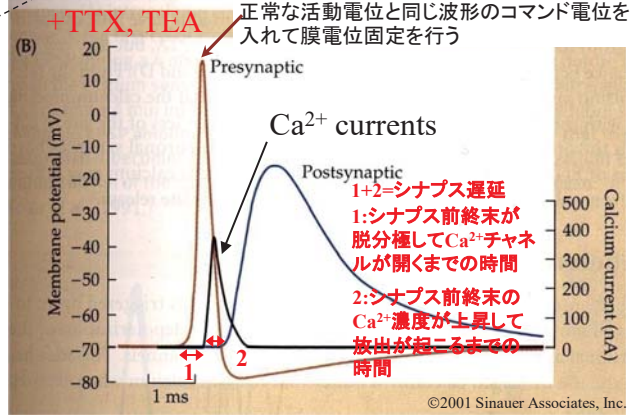
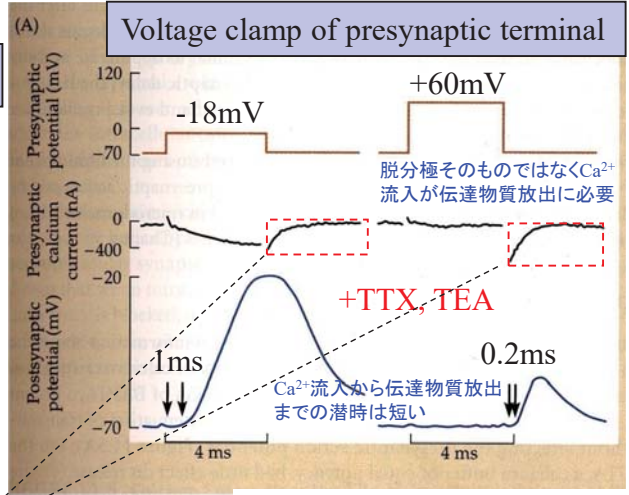
©2004 Sinauer Associates, Inc.

神経伝達物質の放出におけるCa²⁺の役割 コマンド電位をoffにした瞬間に流れる大きなCa²⁺ "tail current"



V_m-E_{Ca}が一定の時Tail currentの大きさは測定する瞬間のg_{Ca}の値に比例

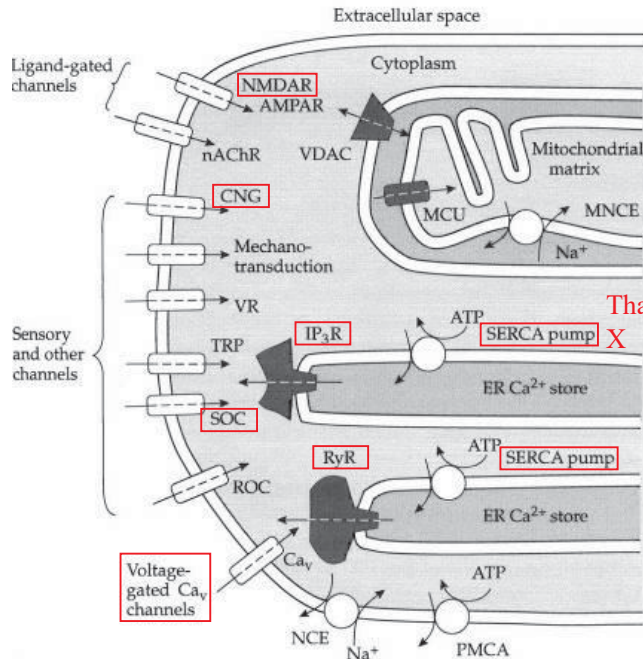
$$I_{Ca} = g_{Ca} \cdot (V_m - E_{Ca})$$



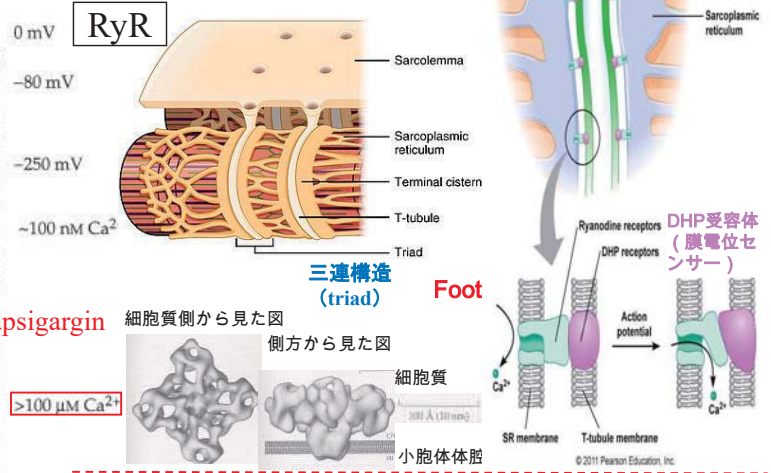
©2001 Sinauer Associates, Inc.

Channels and transporters for Ca²⁺

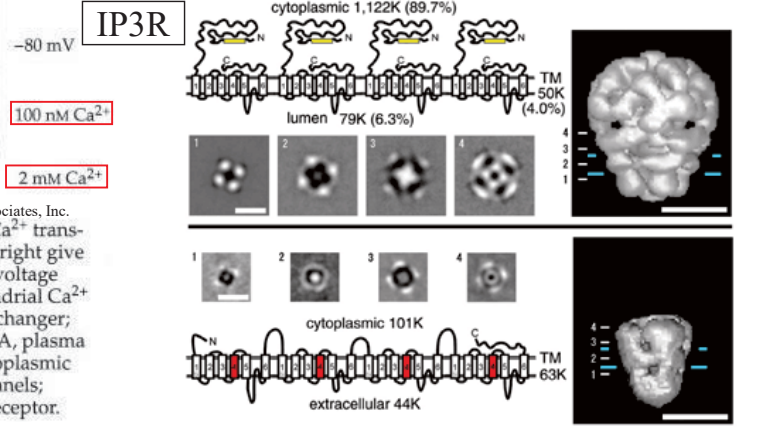
Ca²⁺ as a second messenger



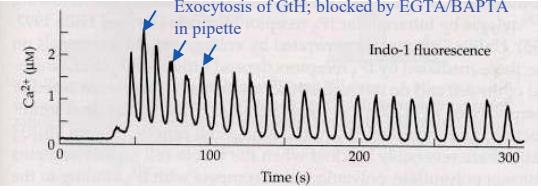
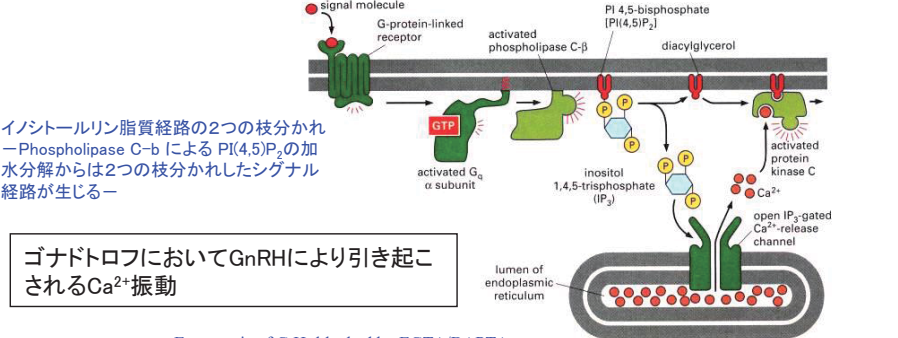
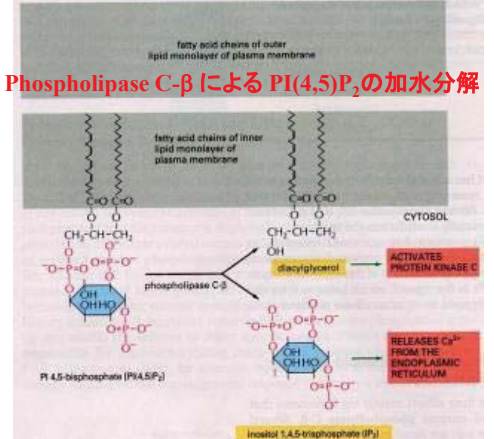
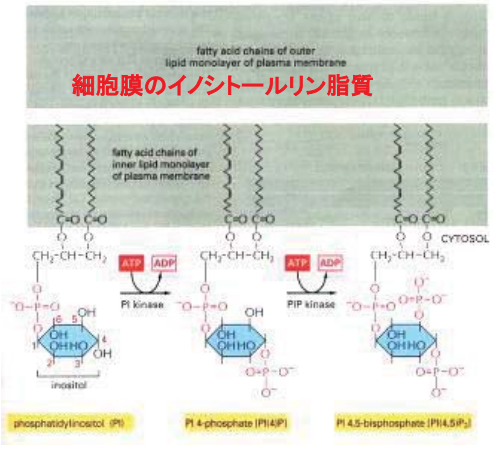
Ca²⁺放出チャネル(リアノジン受容体, IP3受容体)の構造



9.2 Channels and Transporters for Ca²⁺ Many ion channels and Ca²⁺ transporters collaborate in generating cytoplasmic Ca²⁺ signals. Labels on the right give the resting free Ca²⁺ concentration of each compartment and the resting voltage level relative to the extracellular potential. Abbreviations: MCU, mitochondrial Ca²⁺ uniporter; MNCE, mitochondrial Na⁺-Ca²⁺ exchanger; NCE, Na⁺-Ca²⁺ exchanger; NMDAR and AMPAR, two kinds of ionotropic glutamate receptor; PMCA, plasma membrane Ca²⁺ ATPase; ROC, receptor-operated channels; SERCA, sarcoplasmic reticulum endoplasmic reticulum Ca²⁺ ATPase; SOC, store-operated channels; VDAC, mitochondrial voltage-dependent anion channel; VR, vanilloid receptor.

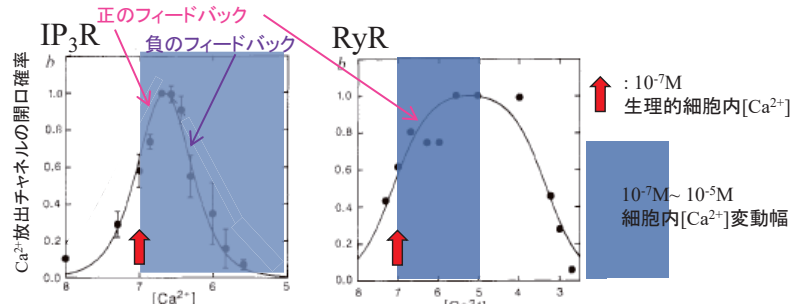


イノシトールリン脂質シグナルと小胞体Ca²⁺放出チャネル

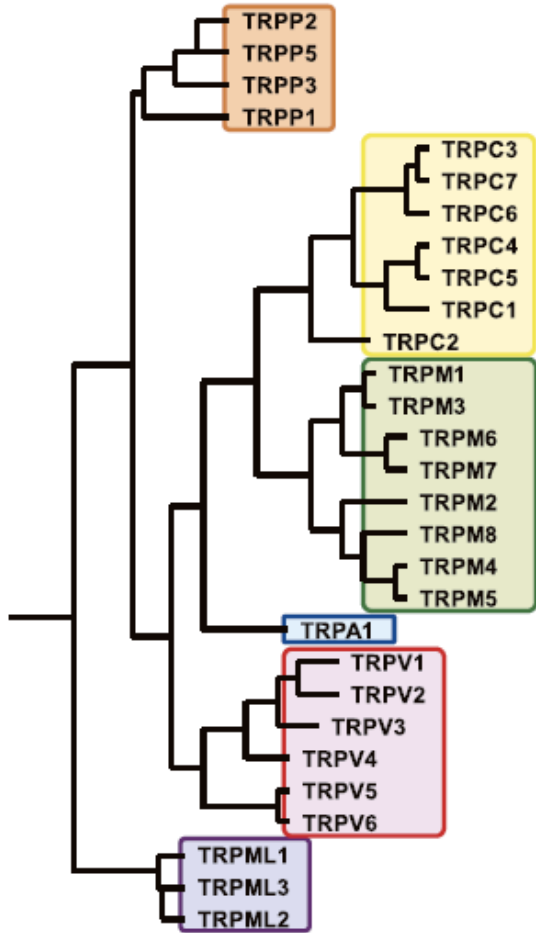


- GnRHによってゴナドトロフに生じる細胞内Ca²⁺オシレーションは、
- 膜電位に依存しない
- 細胞外のCa²⁺を必要としない
- ピペットにヘパリンを入れておくとブロックされる
- ピペットにIP3を入れるとGnRH作用が模倣できる
- Thapsigarginによってオシレーションがブロックされる

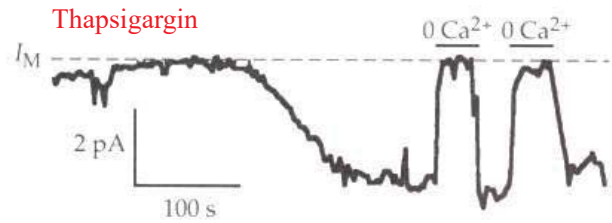
Ca²⁺放出チャネルの開口確率のCa²⁺依存性



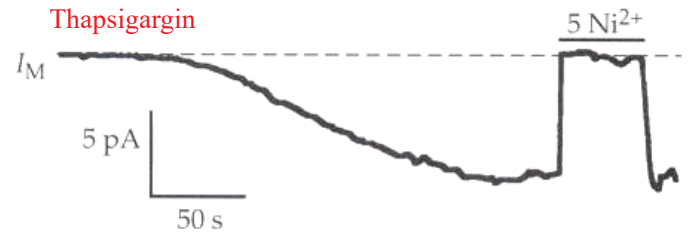
(A) TRPチャネルの進化系統樹



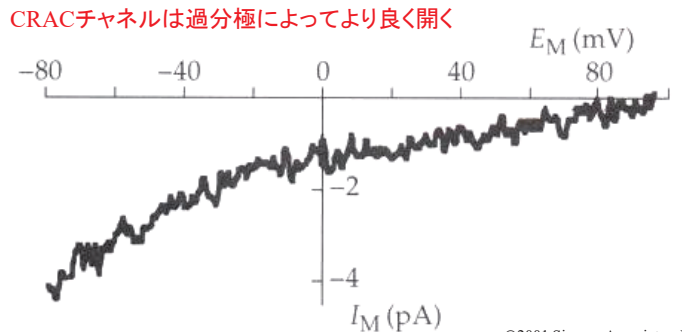
(B) CRAC CURRENT



(C) NICKEL BLOCK

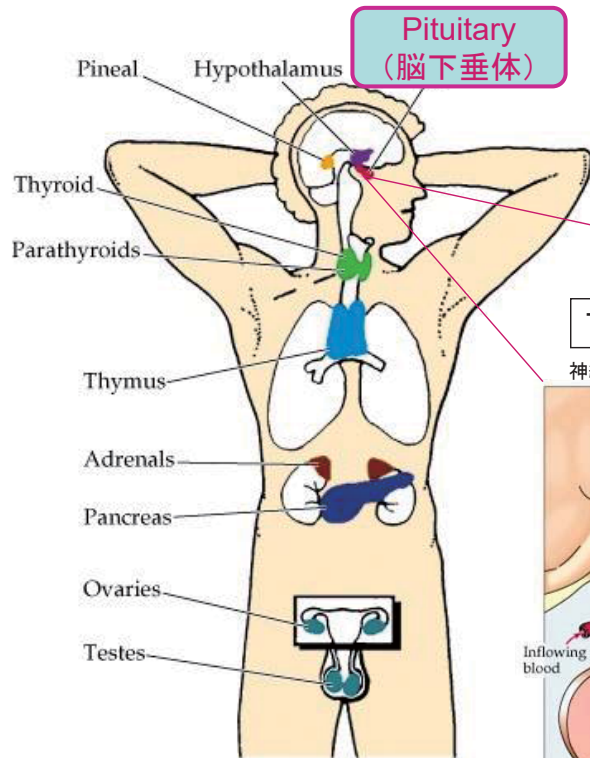


(D) INWARDLY RECTIFYING

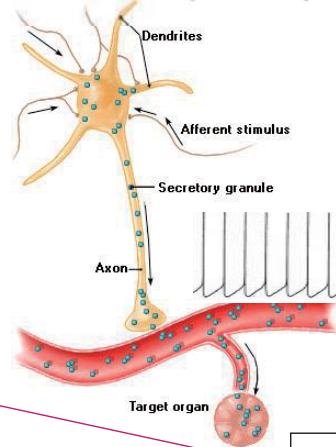


©2001 Sinauer Associates, Inc.

Pituitary gland and neurosecretory cells

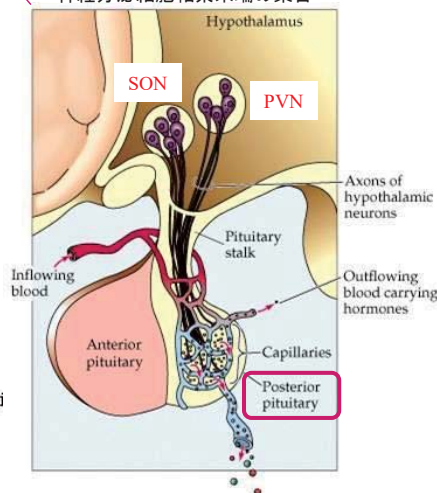


neurosecretory cells (neuroendocrine)



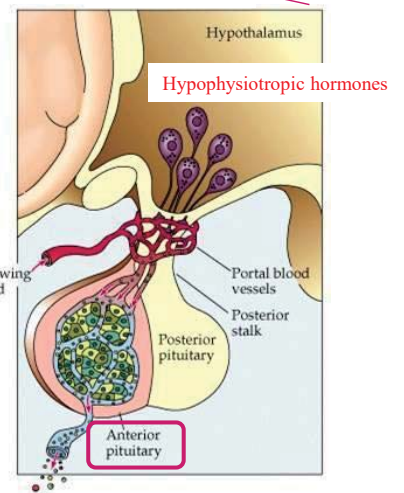
下垂体後葉

神経分泌細胞軸索末端の集合



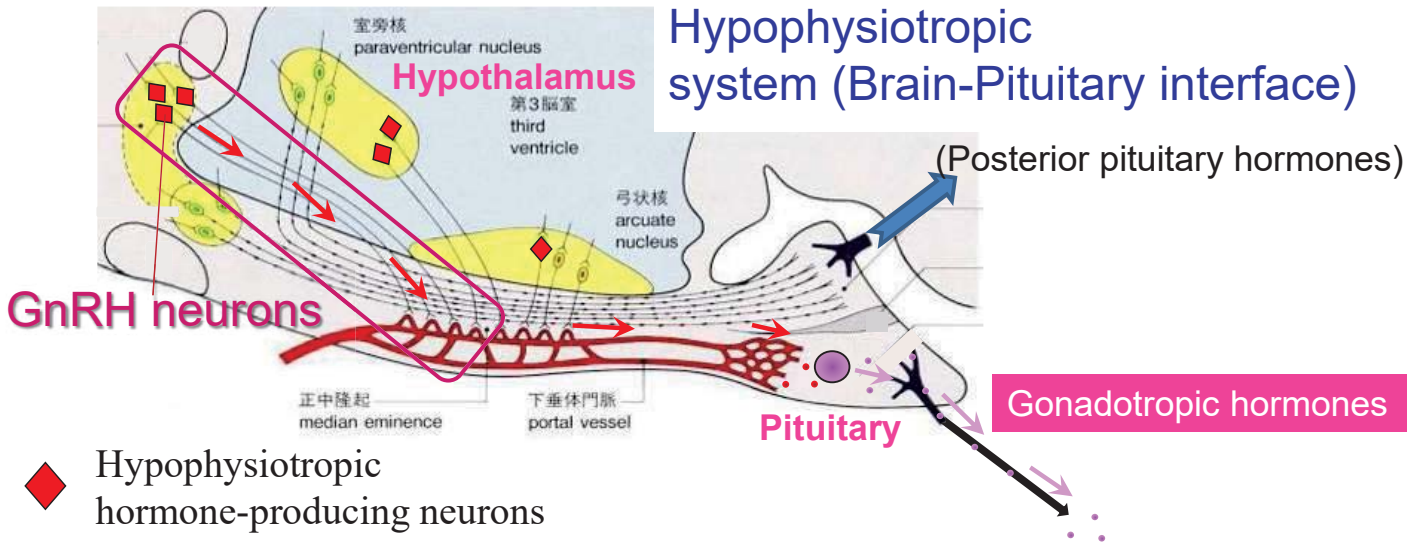
下垂体前葉

ラケ囊から発生



© 2001 Sinauer Associ

Hypophysiotropic system (Brain-Pituitary interface)



◆ Hypophysiotropic hormone-producing neurons

The Nobel Prize in Physiology or Medicine 1977
Roger Guillemin, Andrew V. Schally, Rosalyn Yalow

Share this:

The Nobel Prize in Physiology or Medicine 1977



Roger Guillemin
Prize share: 1/4

Andrew V. Schally
Prize share: 1/4

Rosalyn Yalow
Prize share: 1/2

The Nobel Prize in Physiology or Medicine 1977 was divided, one half jointly to Roger Guillemin and Andrew V. Schally "for their discoveries concerning the peptide hormone production of the brain" and the other half to Rosalyn Yalow "for the development of radioimmunoassays of peptide hormones".

Gonadotropin-releasing hormone (GnRH) system

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10

mGnRH

pGlu-His-Trp-Ser-Tyr-Gly-Leu-Arg-Pro-Gly-NH₂

脊椎動物の主要なホルモン

1) Protein and peptide hormones

視床下部ホルモン

タンパク質・ペプチドホルモンの特徴
 ・開口放出によって分泌される
 ・血中で溶けている(キャリアータンパク質を必要としない)

TRH
pGlu^{*}-His-Pro-NH₂^{**}

*Denotes pyrroglutamyl

**Denotes amide of C-terminal amino acid, thus prolinamide in TRH, glycynamide in GnRH, alanylamide in CRH, or leucinamide in GHRH.

GnRH
1 3 10
pGlu-His-Trp-Ser-Tyr-Gly-Leu-Arg-Pro-Gly-NH₂

→ “種特異性” →

Somatostatin
1 14
Ala-Gly-Cys-Lys-Asn-Phe-Phe-Trp-Lys-Thr-Phe-Thr-Ser-Cys

CRH
1 20 30 40 41
Ser-Gln-Glu-Pro-Pro-Ile-Ser-Leu-Asp-Leu-Thr-Phe-His-Leu-Leu-Arg-Glu-Val-Leu-Glu-Met-Thr-Lys-Ala-Asp-Gln-Leu-Ala-Gln-Gln-Ala-His-Ser-Asn-Arg-Lys-Leu-Leu-Asp-Ile-Ala-NH₂

GHRH
1 10 20 30 40 44
Tyr-Ala-Asp-Ala-Ile-Phe-Thr-Asn-Ser-Tyr-Arg-Lys-Val-Leu-Gly-Gln-Leu-Ser-Ala-Arg-Lys-Leu-Leu-Gln-Asp-Ile-Met-Ser-Arg-Gln-Gln-Gly-Glu-Ser-Asn-Gln-Glu-Arg-Gly-Ala-Arg-Ala-Arg-Leu-NH₂

視床下部ホルモンの中には中枢神経系で神経伝達(修飾)物質として働くものがある

Amino acid sequence of the identified GnRH peptides

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
MAMMAL	pGlu	His	Trp	Ser	Tyr	Gly	Leu	Arg	Pro	Gly-NH ₂
CHICKEN-I	pGlu	His	Trp	Ser	Tyr	Gly	Leu	Gln	Pro	Gly-NH ₂
SEA BREAM	pGlu	His	Trp	Ser	Tyr	Gly	Leu	Ser	Pro	Gly-NH ₂
CATFISH	pGlu	His	Trp	Ser	His	Gly	Leu	Asn	Pro	Gly-NH ₂
SALMON	pGlu	His	Trp	Ser	Tyr	Gly	Trp	Leu	Pro	Gly-NH ₂
DOG FISH	pGlu	His	Trp	Ser	His	Gly	Trp	Leu	Pro	Gly-NH ₂
CHICKEN-II	pGlu	His	Trp	Ser	His	Gly	Trp	Tyr	Pro	Gly-NH ₂
LAMPREY-III	pGlu	His	Trp	Ser	His	Asp	Trp	Lys	Pro	Gly-NH ₂
LAMPREY-I	pGlu	His	Trp	Ser	Leu	Glu	Trp	Lys	Pro	Gly-NH ₂
TUNICATE-I	pGlu	His	Trp	Ser	Asp	Tyr	Phe	Lys	Pro	Gly-NH ₂
TUNICATE-II	pGlu	His	Trp	Ser	Leu	Cys	His	Ala	Pro	Gly-NH ₂

(modified after Powell et al., 1996)

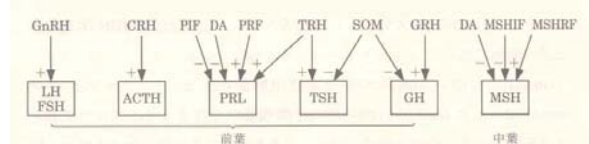


図6・5 視床下部ホルモンによる下垂体前・中葉ホルモンの分泌調節

□はそれぞれのホルモンの分泌細胞、MSH：中葉ホルモン、DA：ドーパミン、PIF：PRL抑制因子、PRF：PRL放出因子、SOM：ソマトスタチン、+：放出促進、-：放出抑制

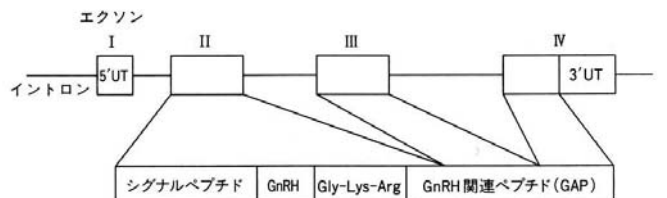


図3 GnRH 前駆体遺伝子の基本構造 [37]

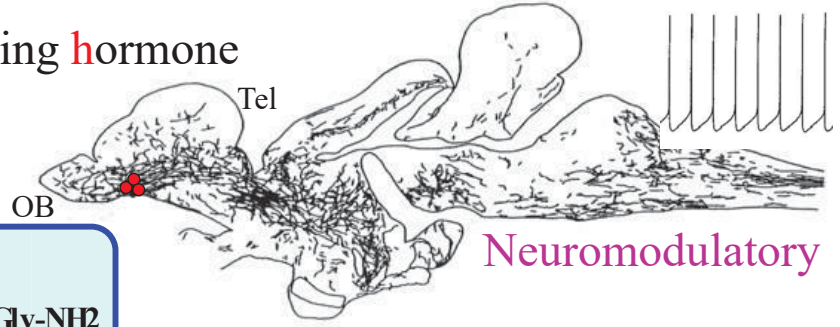
IからIVはエクソンを示す。UTは非翻訳領域、黒線がイントロン。

脊椎動物は分子種と機能の異なる複数のGnRH 神経系を持つ

Gonadotropin-releasing hormone

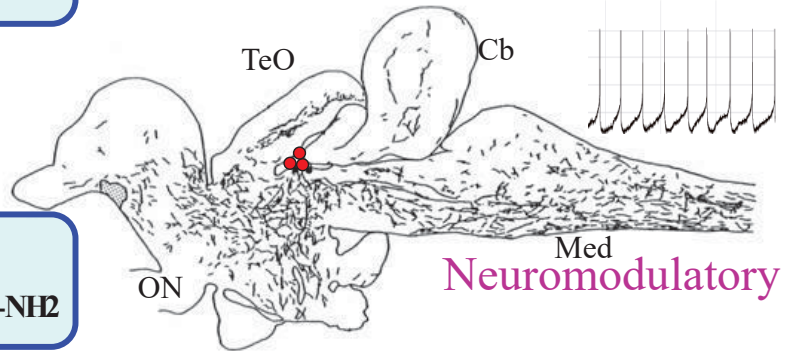
Terminal Nerve GnRH System (sGnRH)

sGnRH **GnRH3**
 pGlu-His-Trp-Ser-Tyr-Gly-Trp-Leu-Pro-Gly-NH₂



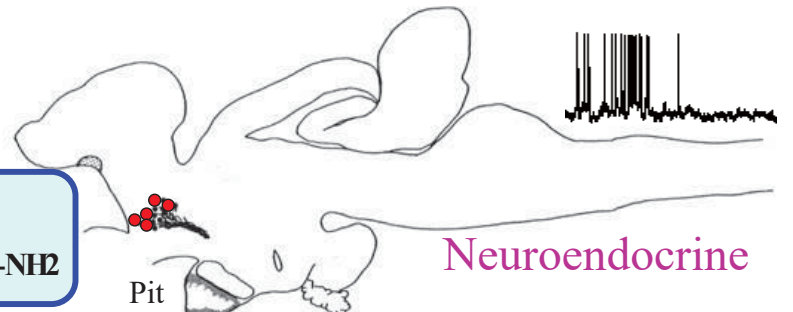
Midbrain GnRH System (cGnRH-II)

cGnRH-II **GnRH2**
 pGlu-His-Trp-Ser-His-Gly-Trp-Tyr-Pro-Gly-NH₂



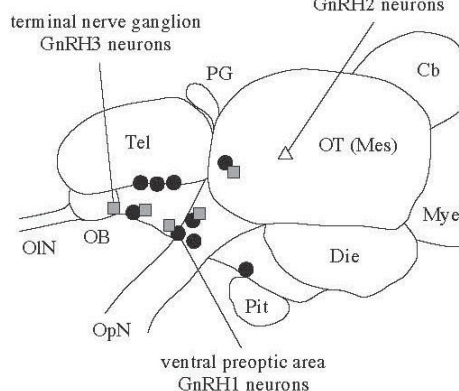
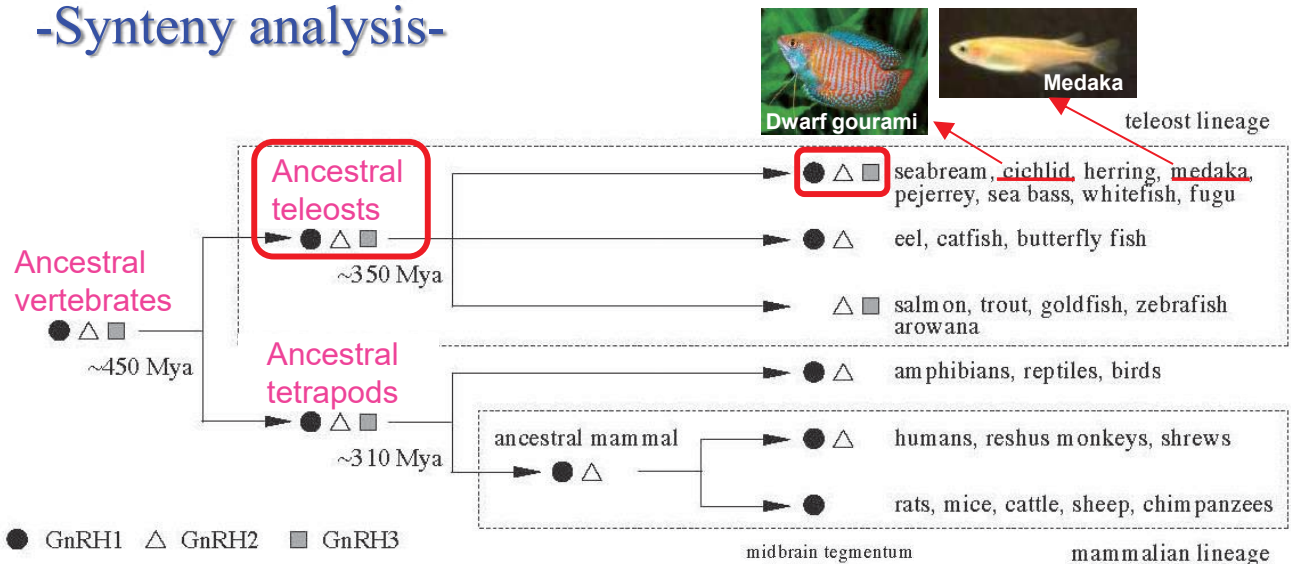
Hypophysiotrophic Preoptic GnRH System (sbGnRH)

seabreamGnRH **GnRH1**
 pGlu-His-Trp-Ser-Tyr-Gly-Leu-Ser-Pro-Gly-NH₂

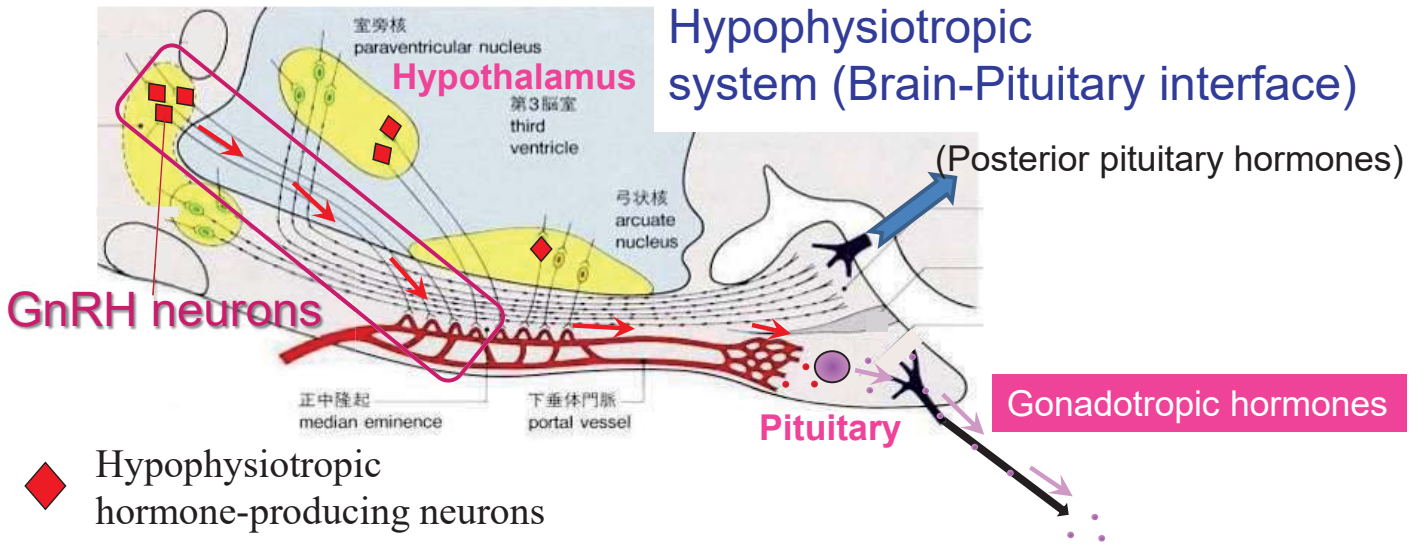


Three paralogous genes for GnRH

-Synteny analysis-



Hypophysiotropic system (Brain-Pituitary interface)



Hypophysiotropic hormone-producing neurons

The Nobel Prize in Physiology or Medicine 1977
Roger Guillemin, Andrew V. Schally, Rosalyn Yalow

Share this:

The Nobel Prize in Physiology or Medicine 1977



Roger Guillemin
Prize share: 1/4



Andrew V. Schally
Prize share: 1/4



Rosalyn Yalow
Prize share: 1/2

The Nobel Prize in Physiology or Medicine 1977 was divided, one half jointly to Roger Guillemin and Andrew V. Schally "for their discoveries concerning the peptide hormone production of the brain" and the other half to Rosalyn Yalow "for the development of radioimmunoassays of peptide hormones".

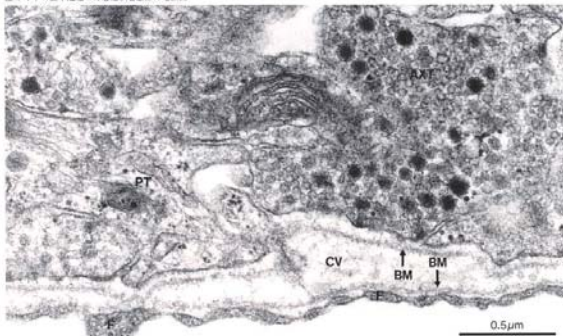
Gonadotropin-releasing hormone (GnRH) system

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10

mGnRH

pGlu-His-Trp-Ser-Tyr-Gly-Leu-Arg-Pro-Gly-NH₂

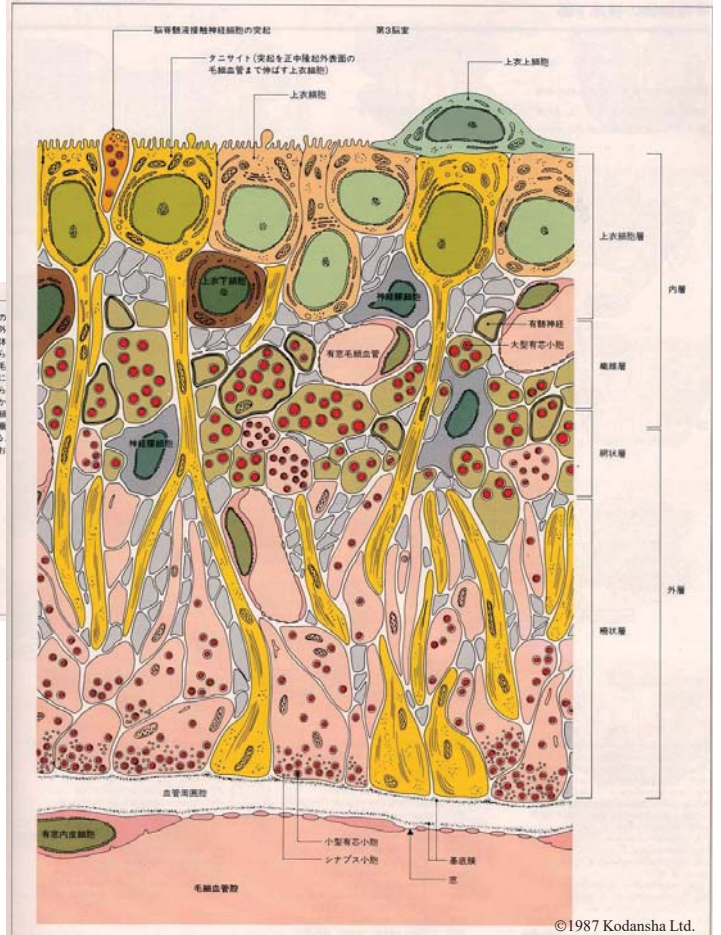
ラットの正中隆起の外層神経細胞の電顕図



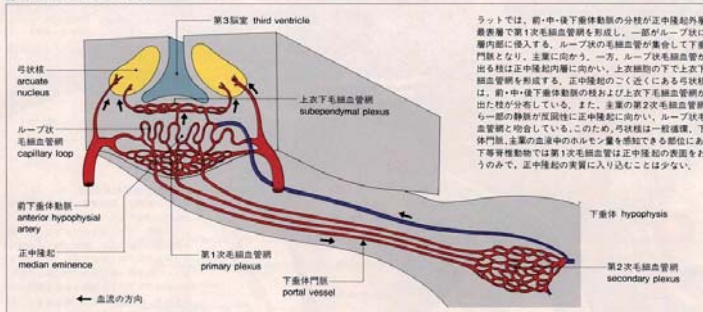
表面200nmの厚さと100nmの長さの細胞小胞を主とする神経終末(AXT)と毛細血管(PT)に囲われている。タニサイトの突起(PT)も認められる。BMは基底膜。PTは下垂体門脈血管系

正中隆起と下垂体の血管系

ラットの正中隆起の模式図

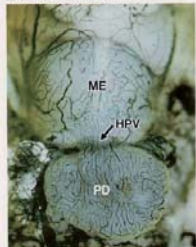


ラットの正中隆起の血管系



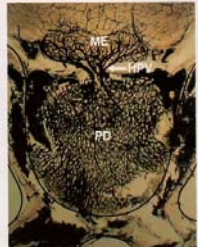
ラットでは、前・中・後下垂体動脈の分枝が正中隆起外層の最表層で第1次毛細血管網を形成し、一部がループ状に外層内部に侵入する。ループ状の毛細血管が集まって下垂体門脈となり、主要に向かう。一方、ループ状毛細血管から出る枝は正中隆起内層に向かい、上細胞の下で上低下毛細血管網を形成する。正中隆起のごく近くにある弓状核には、前・中・後下垂体動脈の枝および上低下毛細血管網から出た枝が分布している。また、主要の第2次毛細血管網から一部の静脈が反方向に正中隆起に向かい、ループ状毛細血管網と併合している。このため、弓状核は一般に、下垂体門脈、主要の血管中のホルモンの濃度を検知できる部位である。下垂体動脈では第1次毛細血管は正中隆起の表面をおおうのみで、正中隆起の裏面に入り込むことは少ない。

ラットの下垂体の血管系



腹面、正中隆起の内部から伸びる前下垂体動脈は正中隆起(ME)表面で第1次毛細血管をつくりその血管の中流に集まって下垂体門脈(HPV)を形成し、主要(PD)に入ってから第2次毛細血管をつくる。>90

ラットの下垂体の血管系



後面、正中隆起(ME)表面に分布した第1次毛細血管は、その内部の中流に集まって下垂体門脈(HPV)を形成し、主要(PD)に入ってから第2次毛細血管となる。最終には前後の門脈がある。>90

脊椎動物の主要なホルモン

1) Protein and peptide hormones

下垂体ホルモン (下垂体前葉・中葉・後葉)

Basophils (Glycoproteins)
共通のαサブユニットとホルモン特異的βサブユニットより成る糖タンパク(下図参照)

Acidophils
ポリペプチド

Chromatophobes

後葉ホルモン
ノナペプチド

Luteinizing hormone (LH)
Follicle-stimulating hormone (FSH)
Thyroid-stimulating hormone (TSH)

Growth hormone (GH)
Prolactin (PRL)

Adrenocorticotrophic hormone (ACTH)
Melanocyte-stimulating hormone (MSH)

Oxytocin (乳汁射出, 子宮収縮)
Vasopressin (血圧上昇, 水分再吸収)

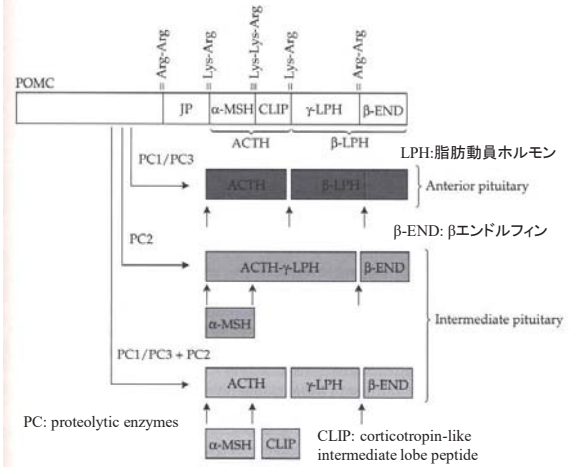
表 8・3 解離したモノマーを再結合した時のホルモン作用

組合せ	TSH 作用	FSH 作用	LH 作用
TSH α + TSH β	+	-	-
FSH α + TSH β	+	-	-
TSH α + FSH β	-	+	-
FSH α + LH β	-	-	+
LH α + FSH β	-	+	-

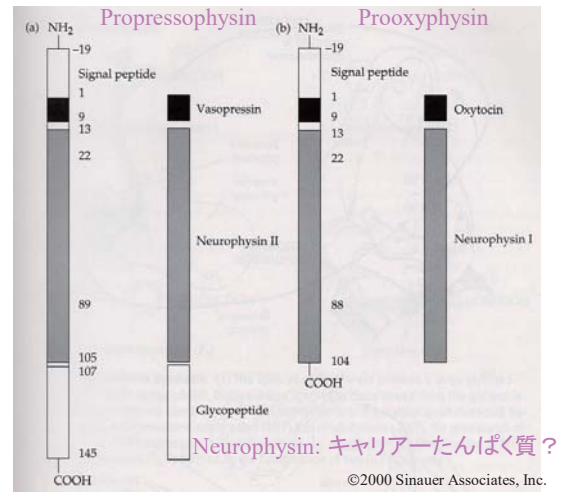
+ : 作用あり - : 作用なし



Pro-opiomelanocortin (POMC)から各種のホルモンができる様子



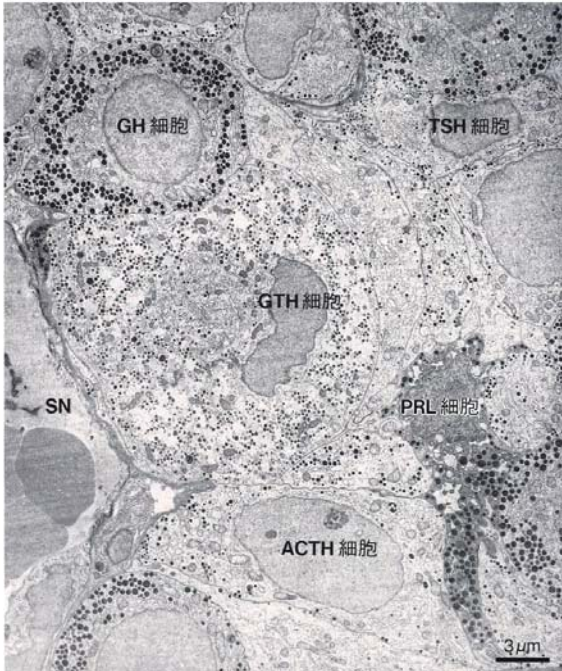
プロホルモンから後葉ホルモンができる様子



Neurophysin: キャリアーたんぱく質?

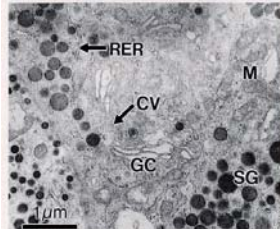
©2000 Sinauer Associates, Inc.

16 ラットの下垂体主要部の電顕図



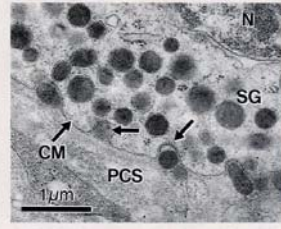
下垂体主要部の各細胞は、それぞれ同様血管(SN)の周囲に配列している。GTH細胞は大型で200nm前後の果粒を含み、GH細胞は300~400nmの果粒を含み、ACTH細胞は150nm、TSH細胞は100nm以下の果粒を含み、PRL細胞は500nmの最大果粒を含む。

17 ブタのGH細胞の分泌果粒形成の電顕図



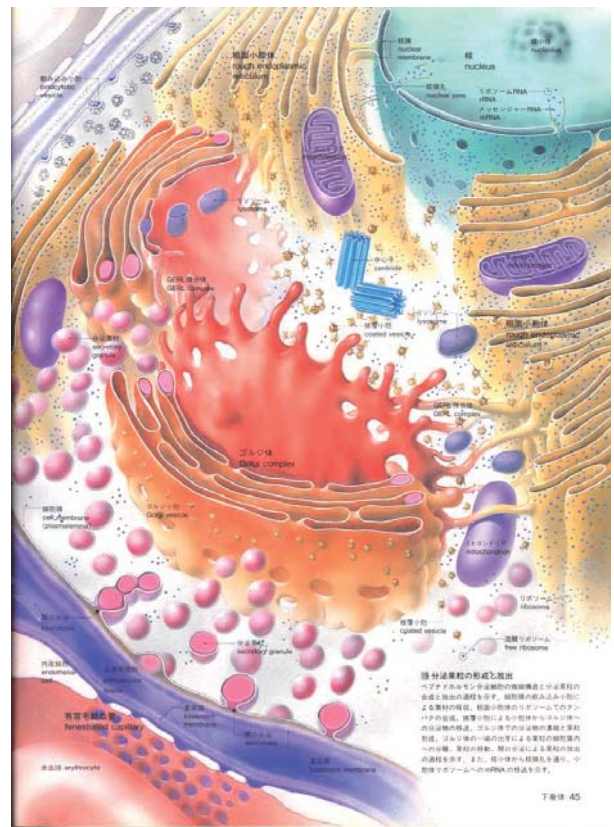
粗面小胞体(RER)で合成されたタンパク質は被覆小胞(CV)によってゴルジ体(GC)に運ばれ、濃縮されて分泌果粒(SG)が形成される。M:ミトコンドリア

18 ブタのGH細胞の開口分泌の電顕図



分泌果粒(SG)は分泌に先立って細胞膜(CM)の近くに移動し、果粒膜と細胞膜が融合してその部位が開孔L(矢印)。果粒の内容物のみが血管周囲腔(PCS)に放出される。N:核

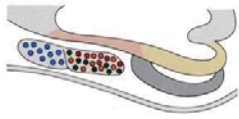
下垂体前葉の微細構造と分泌機構



魚類では整然とした下垂体細胞のコンパートメントがある ～下垂体主葉の免疫組織化学と細胞分布～

◆真骨魚類の下垂体には門脈系がなく直接神経支配

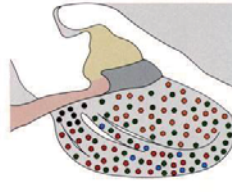
12 脊椎動物の下垂体主葉の細胞分布
12-1 ヤツメワナギ *Lampetra japonicus*



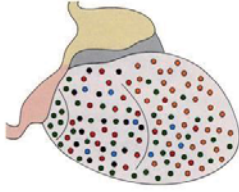
12-2 メダカ *Oryzias latipes*



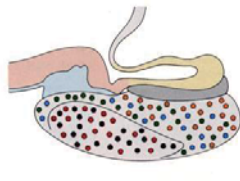
12-3 アカハライモリ *Triturus pyrrhogaster* (*Cynops pyrrhogaster*)



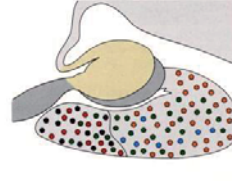
12-4 ヒキガエル



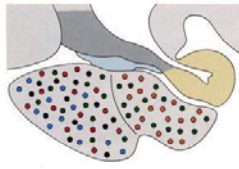
12-5 クサガメ



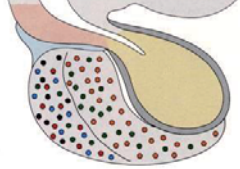
12-6 カナヘビ *Takydromus tachydromoides*



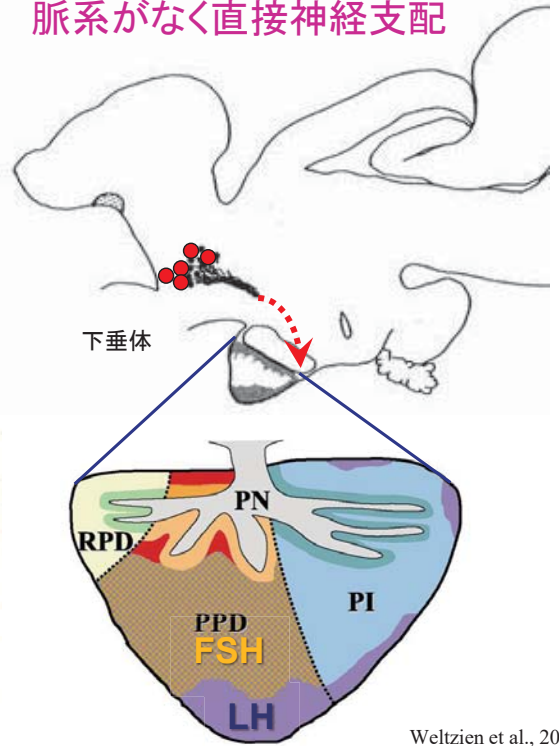
12-7 ウズラ



12-8 ネコ



- GH 細胞
- TSH 細胞
- GTH 細胞 (FSH 細胞, LH 細胞)
- PRL 細胞
- ACTH 細胞
- 正中隆起
- 神経葉
- 中葉
- 隆起葉

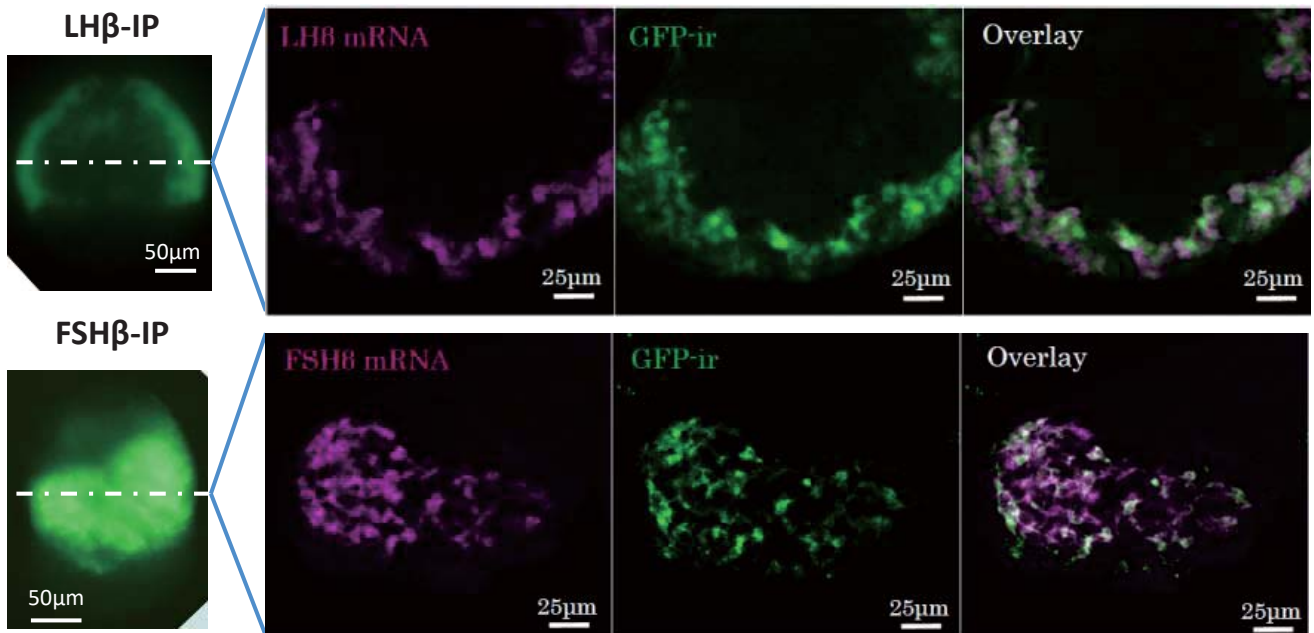


Weltzien et al., 2004

- P
- C
- T
- S
- GF
- GL
- SL
- M

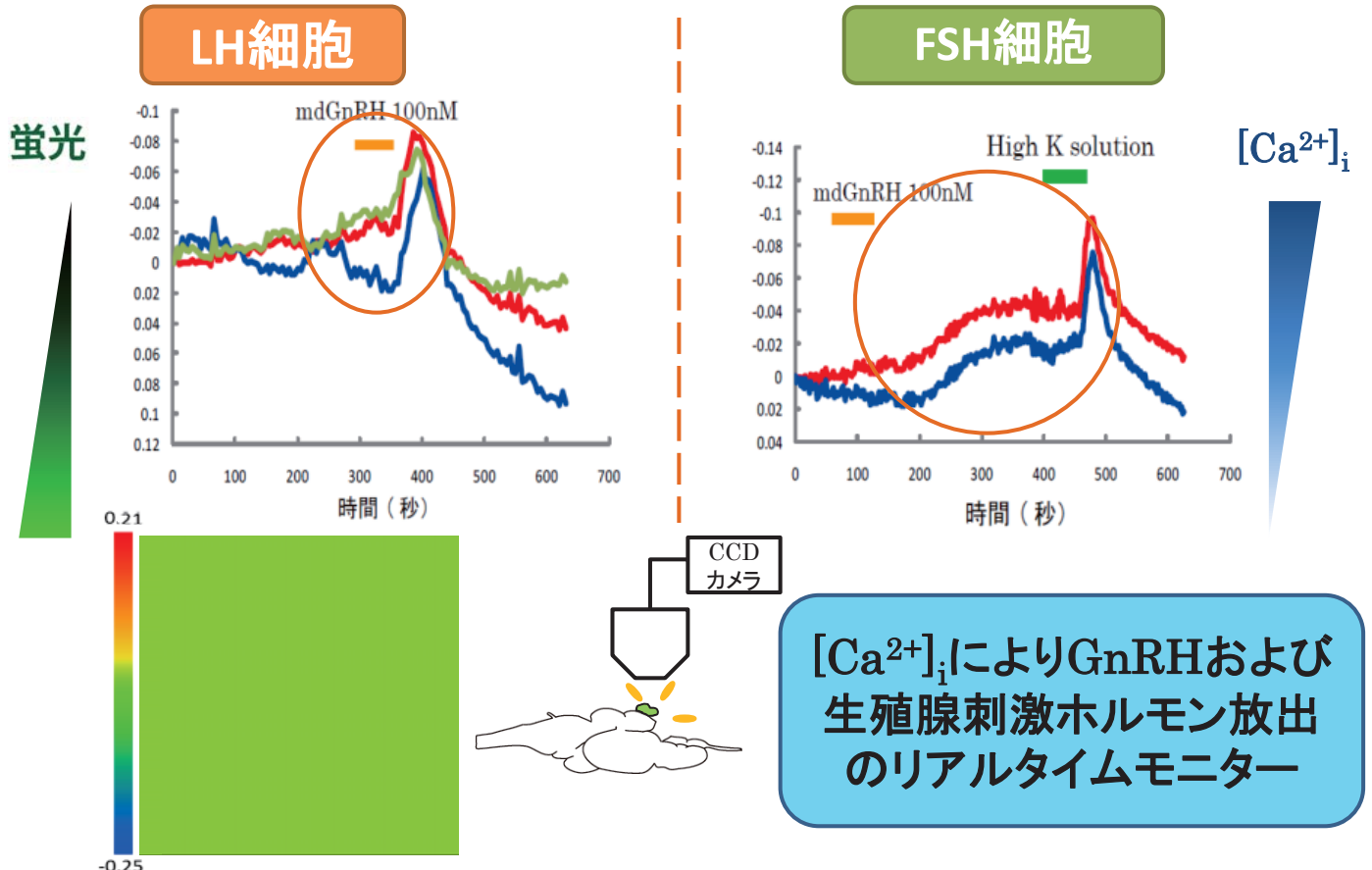
©1987 Kodansha Ltd.

トランスジェニックメダカにおける IP発現特異性の検証

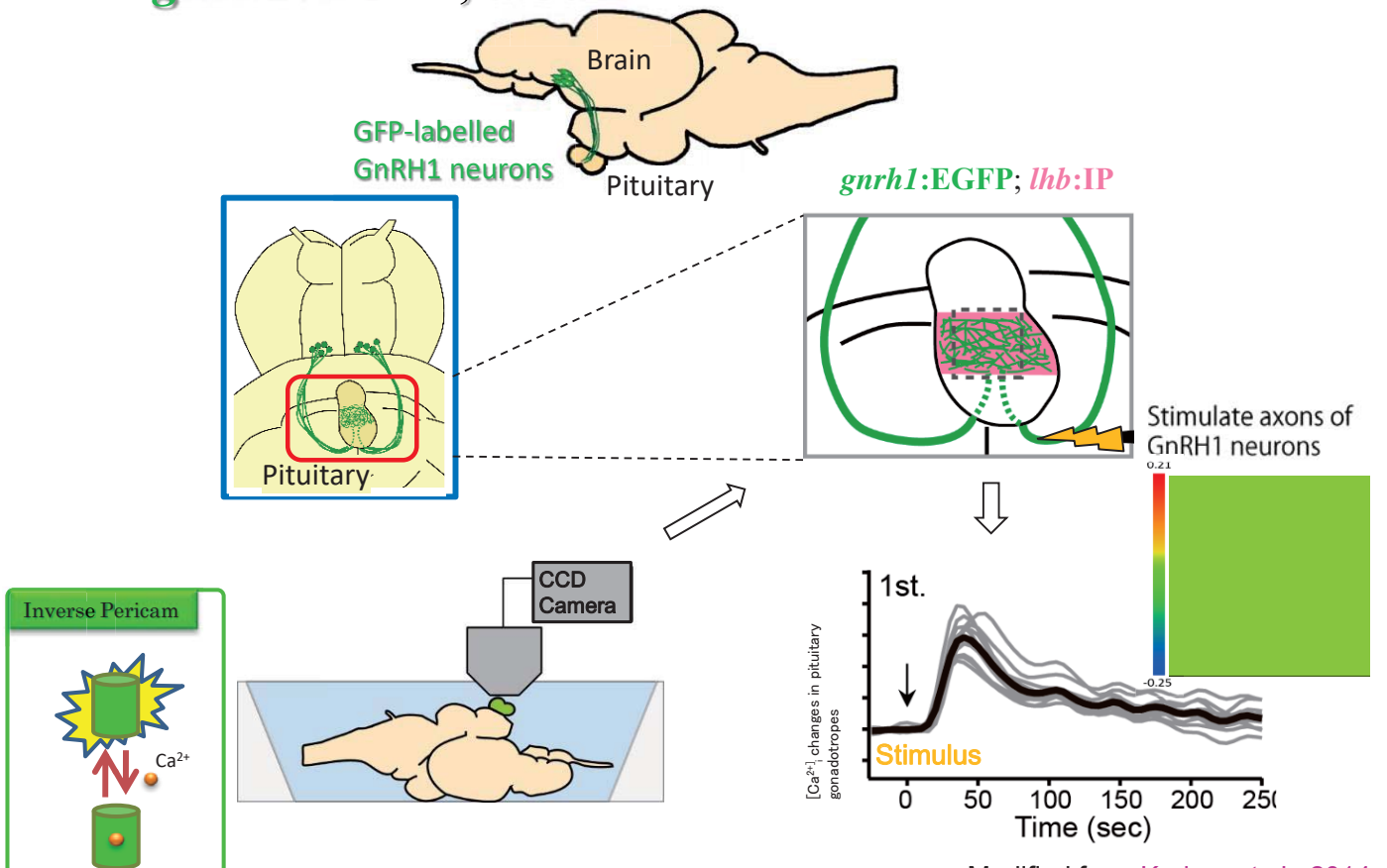


LH細胞・FSH細胞特異的なCa²⁺イメージングが可能

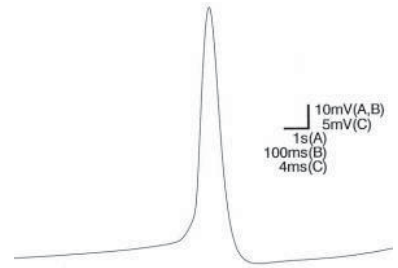
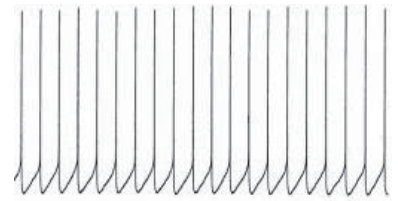
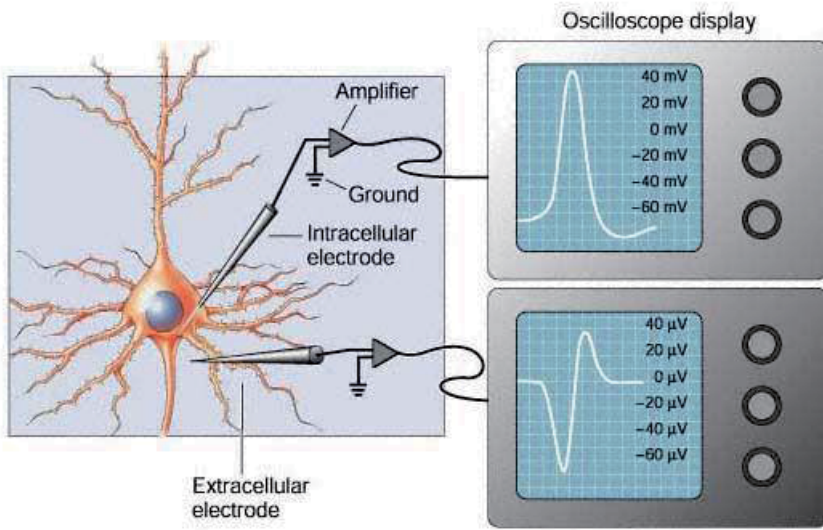
LH細胞およびFSH細胞における mdGnRHによる $[Ca^{2+}]_i$ 応答



Ca²⁺ imaging using Double transgenic medaka: *gnrh1:EGFP; lhb:IP*

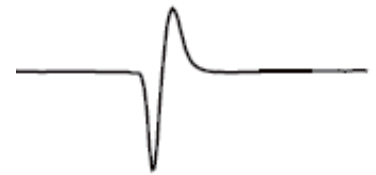


ニューロン活動の電気生理学的記録法

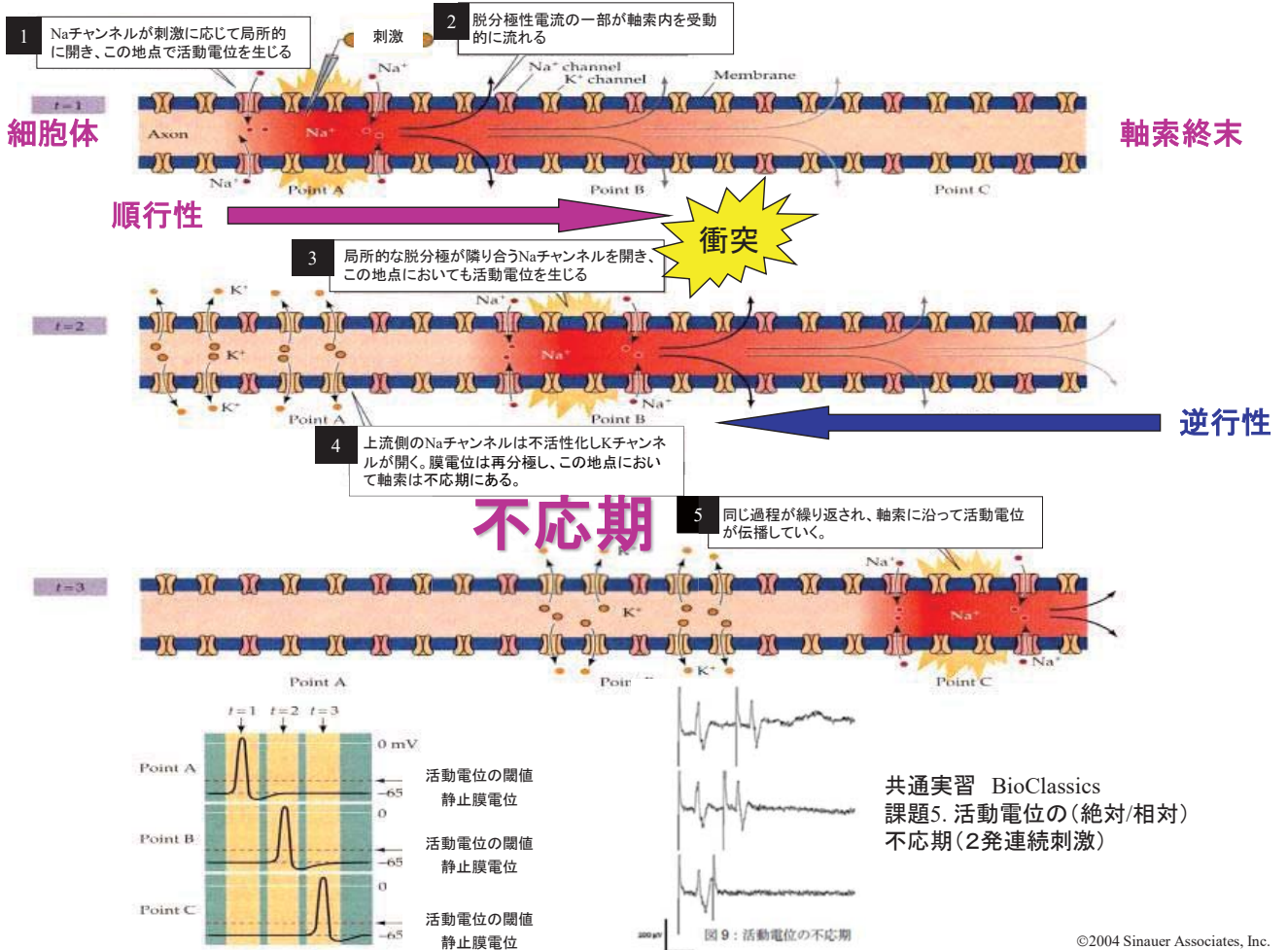


➤細胞内記録(上図): 神経細胞内に電極を刺入して膜電位の変化を記録する方法

➤細胞外記録(下図): 神経細胞に電極を接触させて活動電位や集合電位を記録する方法

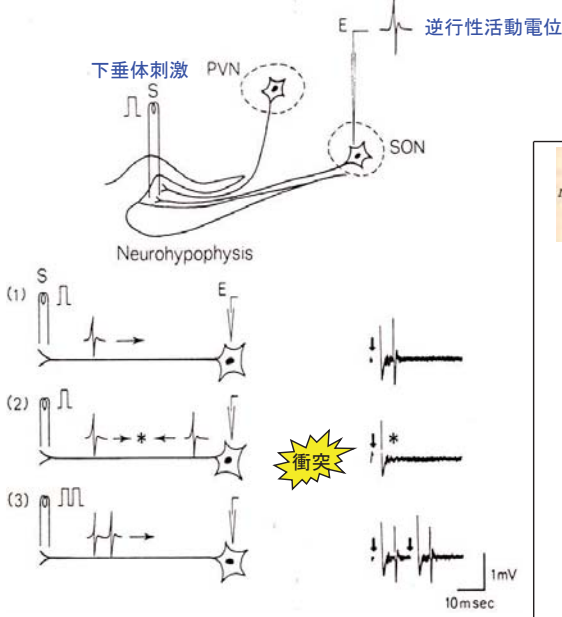


活動電位の伝導と順行性-逆行性活動電位の衝突



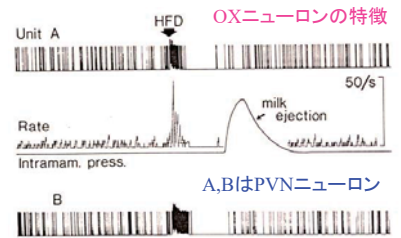
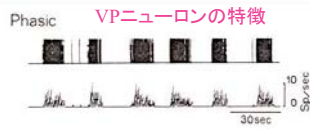
神経分泌細胞の電気生理学的研究

ラットの後葉ニューロン



Antidromic activation の条件

1. 一定の潜時(図1は5トレースの重ね描き)
2. 活動電位の衝突(自発放電と、それでトリガーされた活動電位が衝突して消える)
3. 高頻度刺激に追従



キンギョの後葉ニューロン

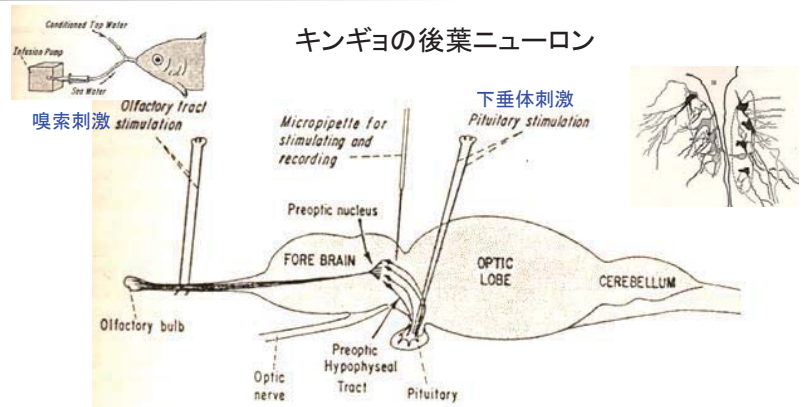
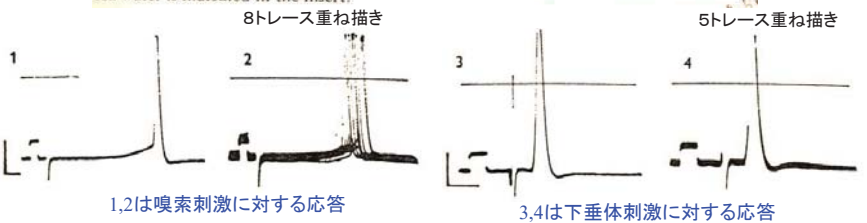


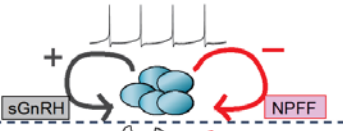
FIGURE 1. Schematic diagram of the goldfish brain indicating the location of the preoptic nucleus and the position of the electrodes for olfactory tract (orthodromic) and pituitary (antidromic) stimulation. Arrangement for perfusing with tap and with dilute sea water is indicated in the insert.



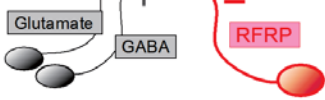
TN-GnRHニューロンにおける自発活動 (Pacemaker potential)の頻度調節

脱分極性(興奮性) 過分極性(抑制性)

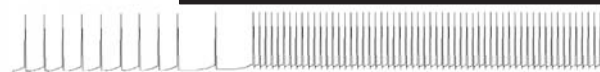
①自己・傍分泌制御



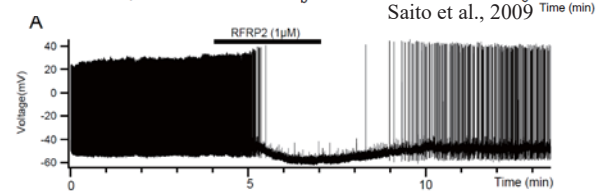
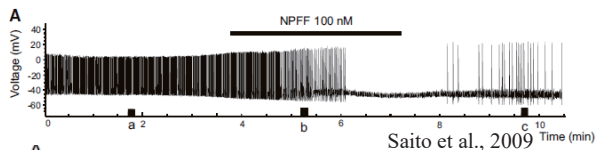
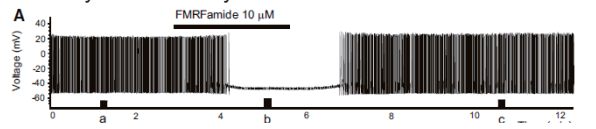
②他からの入力



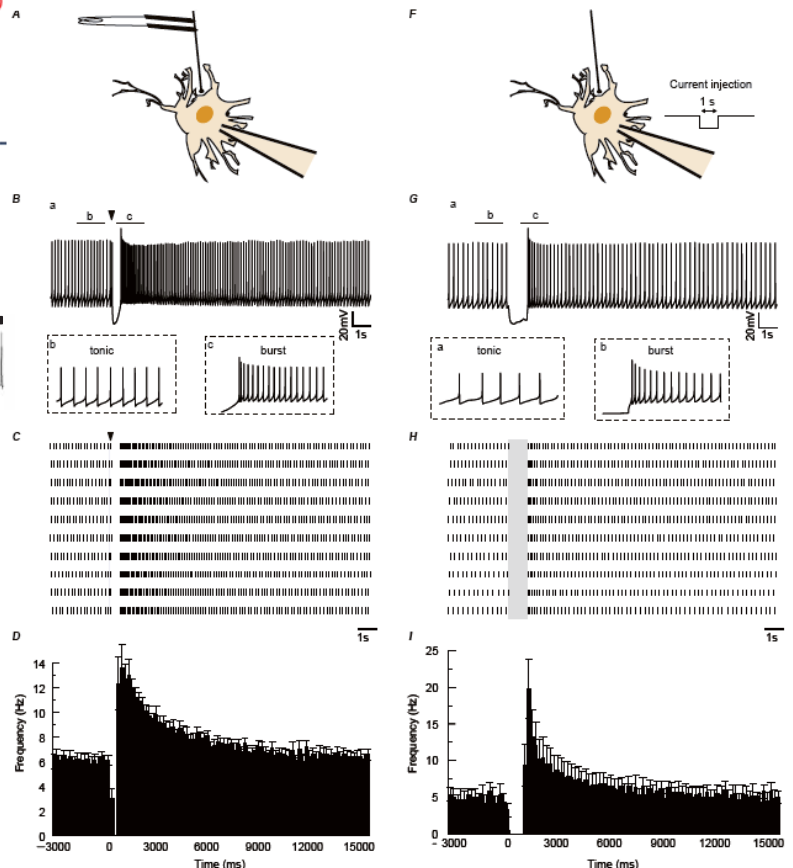
Facilitatory modulation by GnRH3 peptide (Abe and Oka, 2000)



Inhibitory modulation by NPFF & RFRP



Umatani et al., 2013

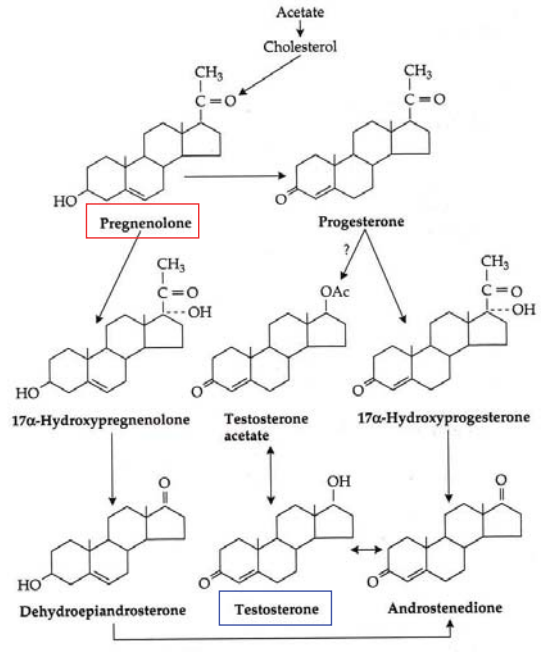
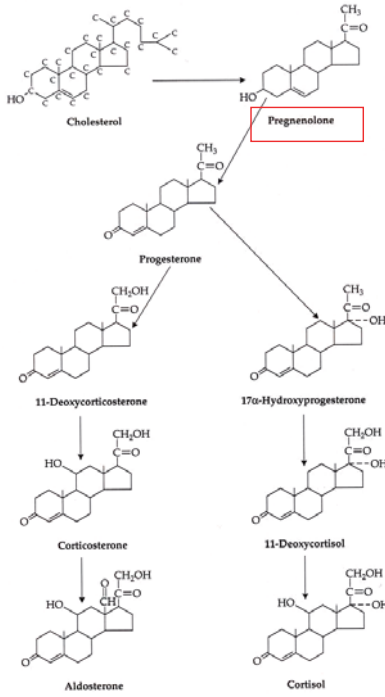


Kawai et al., 2013

脊椎動物の主要なホルモン

2) Steroid hormones

性ステロイドについては生体調節機構学を参照
副腎皮質ホルモンについては後述



ステロイドの構造と命名法

