

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25年 5月30日現在

機関番号：63904

研究種目：基盤研究（A）

研究期間：2008～2012

課題番号：20240030

研究課題名（和文） 霊長類大脳皮質領野特異的発現遺伝子の機能解析

研究課題名（英文） functional studies of genes selectively expressed in primate neocortical areas

研究代表者

山森 哲雄（YAMAMORI TETSUO）

基礎生物学研究所・脳生物学研究部門・教授

研究者番号：80260206

研究成果の概要（和文）：

先ず、霊長類の大脳皮質領野特異的な発現遺伝子の機能をげっ歯類と比較しながらその特徴的機能を明らかにした。げっ歯類（ラット）を用いて、V2L（第二次視覚野外側領域）で活動が特異的に増加することを示した。また、以前に我々が開発した CorticalBox 法を用いてラットの大脳皮質に発現する3遺伝子（RORb, ER81, Nurr1）の発現パターンを解析して、げっ歯類でも、基本的な領野は、霊長類程顕著ではないが、遺伝子発現から客観的に描出できることが分かった。霊長類に於ける大脳皮質連合野に特異的に発現する遺伝子として新たに SLIT1 を報告した。更に、AAV ベクターや shRNA 法を用いて、霊長類の大脳皮質での遺伝子発現制御法を確立した。

研究成果の概要（英文）：

First, we aimed to analyze the function of the genes selectively expressed in the primate neocortical areas in comparison with that in rodents. We examined the expression of c-Fos when rats were subjected to an audio-visual multisensory task. We found that specific enhancement of c-Fos expression in V2L (the lateral secondary visual area) upon being exposed to the task. Using previously developed cortical box method, we analyzed three layer specific genes (RORb, ER81, Nurr1) in the rat neocortex. Each of three genes showed a mutually exclusive and complimentary expression pattern, which demonstrated that the areas in rodents were able to be automatically or objectively described although the area selective expression was not as prominent as that in primates. We reported SLIT1 as a gene that was selectively expressed in the association areas of the macaque neocortex. Finally, we have established the gene manipulation system in the primate neocortex.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	7,700,000	2,310,000	10,010,000
2009年度	6,900,000	2,070,000	8,970,000
2010年度	7,300,000	2,190,000	9,490,000
2011年度	7,000,000	2,100,000	9,100,000
2012年度	7,000,000	2,100,000	9,100,000
総計	35,900,000	10,770,000	46,670,000

研究分野：統合領域

科研費の分科・細目：神経科学・神経科学一般

キーワード：大脳皮質、領野、視覚野、連合野、霊長類、ウイルスベクター、遺伝子発現

1. 研究開始当初の背景

哺乳類の大脳皮質は、ブロードマンにより領

野と呼ばれる組織化学的な区分に分けられた (Brodmann, 1909 年)。その後の 1 世紀余りの脳科学の研究の進展に伴い、領野の生理学的意味が次第に明らかにされてきた。ここ 10 年程 (2008 年以前)、領野特異的に発現する遺伝子を分離しようとする試みが為されてきたが、げっ歯類では、各遺伝子発現の領野間の差は、全て 2 倍以下で、こうした微妙な遺伝子発現の差によって、領野の特性が決定されていると考えられている (O'Leary, DD & Nakagawa, Y. Curr Opin Neurobiol. 12, 14-25. 2002)。しかし、私達は、大脳皮質領野の良く発達した霊長類では事情が異なるかもしれないと考えて、Differential Display (DD) 法により、代表的 5 領野間で、顕著な発現遺伝子の差のあるものを調べた。その結果、視覚野 (occl1)、運動野 (gdf-7)、連合野 (Rbp) の各々の領野に特異的に発現する遺伝子を始めて見出し、その発現パターンの詳細な解析を行い、その代表的なものを報告してきた (OCC1, Tochitani, S. et al., 2001, Takahata, T. et al., 2006; gdf7, Watakabe, A. et al., 2001; Rbp, Komatsu, Y. et al., 2005)。

次に、DD 法により得られた領野特異的な遺伝子発現がどの程度、領野発現に関して一般性を持ち得るのかを検証する為、RLCS (restriction landmark cDNA scanning) 法を用いて、領野間 (前頭葉、運動野、側頭葉、視覚野) での発現差異を網羅的に検索した。その結果、領野間で 5 倍以上の差のある遺伝子を 5 個、同定した。

RLCS 法で 5 倍以上の領野差のある 5 遺伝子について、その発現パターンの詳細な解析を行ったところ、基本的に上図のような視覚野特異的と連合野特異的な 2 群に分けられ、霊長類の進化に供なって、殊に良く発達した領野 (Neuwenhuys, Anatomy & Embryology, 190, 307-337. 1994) と一致する。従って、これらの遺伝子の霊長類大脳皮質に於ける機能を哺乳類の代表的モデル動物であるげっ歯類と比較することによって解析することによって、霊長類の大脳皮質の情報処理の特徴の異同を明らかにすることができると考えた。

2. 研究の目的

こうした霊長類の領野特異的な遺伝子発現の意味を明らかにするには、その機能解析を行うことが、必須である。上記の霊長類領野特異的発現遺伝子は、ヒトやげっ歯類に於ける分子細胞機能に関して、これ迄 (2008 年) に知られているその相同遺伝子の知見から次の 3 つに分けられる。

(1) 既に、ヒトやマウスで分子細胞レベルでの詳細な研究が行われ、神経系でもかなりの情報が得られており、特異的な阻害剤や促

進剤が入手できるもの。RLCS15 はセロトニンの受容体のサブタイプである 5-HT_{1B} である。これ迄知られている全てのセロトニン受容体の霊長類大脳皮質に於ける発現パターンを調べたところ、5-HT_{2A} のみが 5-HT_{1B} と同様の領野特異性を示したが、5-HT_{1B} と 5-HT_{2A} は agonist や antagonist が使える。そこで、5-HT_{2A} と 5-HT_{1B} の各受容体に対する特異的 agonist と antagonist を用いて、その視覚応答性を調べることができた。

(2) 分子細胞レベルでの研究がかなり行われているが、特異的な阻害剤や促進剤は知られていないもの (Rbp, occl1 を含む testican ファミリー)。

(3) 分子細胞レベルの機能が全く未知なもの (RLCS16)。

これらの現状を良く考えた上で、本研究計画では、次の 3 つの方向の研究を行うことにする。

(1) げっ歯類の遺伝子操作による機能解析
上述の全ての領野特異的発現遺伝子は、霊長類特異的であり、霊長類 (マカカ属、マーモセット) に於いてのみ観察され、他の代表的哺乳類のモデル生物 (フェレット、兎、マウス) では観察されない。従って、最終的にその生理的機能を明らかにする為には、霊長類においてその遺伝子機能を gain of function と loss of function の手法で明らかにする必要がある。しかし、その前提として、これらの領野特異的発現遺伝子の脳における機能を知るには、より精緻で多様な機能解析を行うことができるげっ歯類での機能解析が欠かせない情報を与えてくれると考える。このことは、一般にどの遺伝子にも当てはまる。しかし、本研究計画では、分子細胞レベルでの従来研究の蓄積は全く違うが、何れも、神経系での機能は判っていない、特に、occl1 と RLCS16 ファミリーで、特にその必要と意義を感じている。

(2) 霊長類に於ける遺伝子操作法の開発
その上で、しかし、霊長類領野特異的発現遺伝子の生理学的な機能を明らかにするには、どうしても霊長類を材料とした遺伝子導入系を開発し、gain of function と loss of function を明らかにする必要がある。その為、私達は、現在、ウイルスを用いた遺伝子導入系が動きつつあり、これを用いてマーモセットへの遺伝子導入系を開発し、霊長類領野特異的遺伝子発現神経細胞の機能的結合の特徴とその生理的機能を明らかにしたい。

(3) 視覚野特異的発現遺伝子の生理機能の解明

これらの遺伝子操作系を用いて、領野特異的発現遺伝子の機能を明らかにする為、本提案では、視覚野特異的遺伝子の生理的機能の解明を目指す。その為、げっ歯類及び、霊長

類においてその生理機能を解明することができる系を開発する。

3. 研究の方法

研究代表者等が見出した霊長類領野特異的な発現遺伝子の解析は、霊長類大脳皮質の機能的特徴を考える場合に、重要な手懸かりとなるものと考えている。即ち、霊長類の大脳皮質領野で5倍以上の顕著な差を示す遺伝子は、基本的に modulatory な役割を示すもの (5-HT_{1B}・5-HT_{2A}, OCC1 を含む testican family, Rbp, それと機能は未知であるがと細胞結合に関与すると考えられるもの (RLCS7 と RLCS56) との2つに分けられる。RLCS7 はおそらく霊長類視覚野の形成が発生の早い段階から他の領野とは区別されてプログラムされていることを反映しており、RLCS56 は、連合野の機能的結合に関与していると考えられる。しかし、Tetsican ファミリー、Rbp とレチノイド、RLCS16 とそのファミリーについての大脳皮質での機能的役割は、なお殆ど未知である。本研究提案は、その機能を明らかにすることによって、げっ歯類と比較することによって、霊長類大脳皮質の情報処理の特徴を解明することを目指した。

4. 研究成果

<平成 20 年度>

動物の脳は、複数の感覚チャネルからの情報を統合することによって、より素早く正確な運動を可能にしている (multisensory facilitation)。本研究課題の一つとして、我々は、脳のどこで視覚と聴覚情報が統合され、どのようにして素早い運動が可能になるのか、その神経機構の解明を目的とした研究を行っている。ラットに視聴覚統合課題を行わせたときに大脳皮質において c-Fos 遺伝子の発現を調べ、V2L (第二次視覚野外側領域) で、視聴覚統合刺激で特異的に発現が増加することを見いだした。更にムシモール (抑制性神経の活動を促進し興奮性神経の活動を抑える) を投与しこの領域の電気的活動を押さえたところ視聴覚統合課題のみが特異的に抑制されることを見いだした (Hirokawa J, Bosch M, Sakata S, Sakurai Y, Yamamori T. *Neuroscience* 2008, 153:1402-1417)。

また、以前に我々が開発した CorticalBox 法を用いてラットの大脳皮質に発現する3種類の遺伝子 (RORb, ER81, Nurr1) の発現パターンを解析して、これらの遺伝子はお互いに相補的・排他的な発現パターンをしていることを明らかにし、大脳皮質における遺伝子発現によりげっ歯類における大脳皮質領野を自動的に描出されることを見いだした (Hirokawa J, et al., 2008, PLoS ONE 3(9): e3266)。

<平成 21 年度>

連合野の機能を解明する為にラットと霊長類を用いて以下の研究を行った。

(1) 当研究室と京都大学の櫻井芳雄教授との共同研究でラットの視聴覚課題の脳内過程を解析している。これまでの研究で視聴覚別課題における視覚と聴覚刺激がほぼ同時刻に与えられた時の、反応速度の促進にラット二次視覚野の外側部 (V2L) が重要な役割を果たすことを最初期遺伝子 c-Fos の発現とムシモールによる局所的神経活動の阻害実験により明らかにしてきた。今年度は、更に上丘からの多点電極記録法により、視聴覚連合刺激が左右の上丘の神経活動の差を強調することによって反応速度の促進を惹起している可能性を示した。

(2) 霊長類の連合野特異的な発現遺伝子の一つとして、RLCS 法により、SLIT1 を見出した。Slit 遺伝子は、もともとショウジョウバエ幼虫の表皮のパターン形成に異常のある遺伝子として報告されたものであるが、マウスの脊髄交連線維の中線交差の制御因子として有名である。しかし、これらの発生期における制御では、SLIT の受容体である ROBO 発現神経細胞は SLIT を避けて投射する為、SLIT と ROBO の発現は、相補的であるのに対して、霊長類連合野では、SLIT1 と ROBOs は同じ神経細胞に共に発現しており、発生期とは、異なる役割を演じていると考えられる。また、SLIT1 のファミリー遺伝子である SLIT2 と SLIT3 の発現を調べたところ一部オーバーラップしているものの基本的に異なる層で相補的に発現していることから何らかの機能的分担があるものと推測された。

<平成 22 年度>

大脳皮質視覚野に特異的に発現する遺伝子 occ1 (Tochitani et al., *Eur. J. Neurosci.*, 13, 297-307, 2001), testican-1/2 (Takahata et al., *Cereb. Cortex.*, 16, 929-940, 2006) としてセロトニン受容体 1B/2A (Watakabe et al., *Cereb. Cortex.*, 17, 1918-1933, 2007) や連合野特異的に発現する遺伝子 Rbp (Komatsu et al., *Cereb. Cortex.*, 16, 929-940, 2005)、SPARC (同上)、PNMA5 (Takaji et al., *Cereb. Cortex.*, 19, 2865-79, 2009)、SLIT1 (Sasaki et al., *Cerebral Cortex*, in press) の報告を行ってきた。これら霊長類の領野特異的な発現遺伝子は、大別すると視覚野特異的に発現するもの (occ1, testican-1/2, 5HT1B/2A) と連合野特異的に発現するもの (Rbp, SPARC, PNMA5, SLIT1) の2群に分けられる。本年度は、ウイルスベクター等を用いた遺伝子導入法によりこれらの遺伝子の gain of function や loss of function 法により、これらの遺伝子の生理的な機能を明らかにする為の基盤的研究を尾上浩隆と共同で行っている。今年度は、特に、AAV ウイルスベクター法による

shRNA 導入による loss of function の評価系の確立を PET を用いて行い、標的遺伝子の優位な低下をマーマセット生体で確認した。

<平成 23 年度>

平成 22 年度に引き続き、研究目的「霊長類の大脳皮質領野特異的に発現する遺伝子の解析により、霊長類の大脳皮質の特質を解明したいと考えている。その為、研究代表者の研究室で見出された視覚野特異的発現遺伝子と連合野特異的発現遺伝子の機能解析をウイルスによる遺伝子導入法を用いて、その機能を解明する。」を達成する為、AAV ウイルスベクター法を用いた遺伝子導入法を用いて、以下の解析を行った（各項目は、研究実施計画の項目に対応）。

(1) 視覚野特異的発現遺伝子の霊長類大脳皮質に於ける機能を明らかにする為に、マーマセット視覚野に shRNA 法により、標的遺伝子の発現を制御しようとした。しかし、shRNA と同じベクターに導入したレポーター遺伝子の発現により、神経変性や神経細胞死が誘導されることが分った為、現在、その条件を検討中である。霊長類領野特異的遺伝子発現についても同様の問題が生じた為、合わせて検討中である。

(2) 共同研究者の尾上と協力して、既に、TTX の片眼注入法により活動依存的遺伝子発現変化を in situ hybridization で報告している霊長類視覚野特異的発現遺伝子が、生体でも、日周変動するかどうかを PET 法で計測して、その変動を実際に確認した。

(3) AAV ウイルスベクター法の有効性を検証する為に、共同研究者の尾上と協力して、線条体におけるドーパミン受容体の shRNA による発現制御を試み、shRNA で標的としたドーパミン受容体に特異的な遺伝子発現の低下を PET 法で確認する事ができた。

<平成 24 年度>

前年度までに、霊長類の大脳皮質領野の形成機構と機能的意味を明らかにするため、霊長類の代表的領野に発現する遺伝子を網羅的に解析し、その結果、視覚野に特異的に発現する遺伝子群 (5HT1B, 5HT2A, OCC1/fst11, testican 1, testican2) と連合野に特異的に発現する遺伝子群 (RBP, PNMA5, SPARC, SLIT1) を報告して来た (Yamamori, T., Progress NeuroBiol., 94, 201-222, 2011)。本研究では、AAV ウイルスベクターを用いた標的遺伝子に対する shRNA 導入法により、loss of function によるこれらの霊長類領野特異的遺伝子の発現評価法の確立と機能解析を行った。

当該年度は、共同研究者・連携研究者とともに、大脳基底核において、所定の遺伝子を AAV-shRNA 法を用いてノックダウンし、①AAV の各種血清型の霊長類大脳皮質における有効性を検証した。②shRNA 導入の確認に用い

る GFP 等のレポーターの発現にどのようなプロモーターが最適かを決定した。③①、②の検証を行ったうえで、研究目的に記した視覚野と連合野に特異的に発現する遺伝子を標的とする shRNA を霊長類の大脳皮質に導入し、その遺伝子発現を PET 法により確認した。

[研究分担者] 尾上浩隆

[連携研究者] 基礎生物学研究所・脳生物学研究部門・准教授・渡我部昭哉 ウイルスベクターを用いた遺伝子導入

生理学研究所・脳科学新領域開拓研究室・特任助教・小松勇介 領野特異的発現遺伝子解析

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 26 件)

①Yuki Nakagami, Akiya Watakabe and Tetsuo Yamamori. Monocular inhibition reveals temporal and spatial changes in gene expression in the primary visual cortex of marmoset. *Frontiers in Neural Circuits*, 査読有, 7(43), 2013, doi:10.3389/fncir.2013.00043

②Satoru Moritoh, Yusuke Komatsu, Tetsuo Yamamori, Amane Koizumi. Diversity of Retinal Ganglion Cells Identified by Transient GFP Transfection in Organotypic Tissue Culture of Adult Marmoset Monkey Retina. *PLoS One*, 査読有, 8(1):e54667, 2013, doi:10.1371/journal.pone.0054667

③Yuriko Komine, Keizo Takao, Tsuyoshi Miyakawa, Tetsuo Yamamori. Behavioral abnormalities observed in Zfh2-deficient mice. *PLoS One*, 査読有, 7(12):e53114, 2012, doi:10.1371/journal.pone.0053114

④山森哲雄、霊長類の大脳皮質視覚野と連合野で顕著に発現する遺伝子の機能的意義、生体の科学、査読無、Vol. 63 No. 6、2012、592-598

⑤Akiya Watakabe, Shigeki Kato, Kazuto Kobayashi, Masafumi Takaji, Yuki Nakagami, Osamu Sadakane, Masanari Ohtsuka, Hiroyuki Hioki, Takeshi Kaneko, Hiroyuki Okuno, Takashi Kawashima, Haruhiko Bito, Yoshihiro Kitamura Tetsuo Yamamori. Visualization of Cortical Projection Neurons with Retrograde TET-Off Lentiviral Vector. *PLoS One*, 査読有, 7(10):e4615, 2012, doi:10.1371/journal.pone.0046157

- ⑥ Masaharu Kinoshita, Ryosuke Matsui, Shigeki Kato, Taku Hasegawa, Hironori Kasahara, Kaoru Isa, Akiya Watakabe, Tetsuo Yamamori, Yukio Nishimura, Bror Alstermark, Dai Watanabe, Kazuto Kobayashi & Tadashi Isa. Genetic dissection of the circuit for hand dexterity in primates. *Nature*, 査読有, 487(7406):235-238, 2012, doi:10.1038/nature11206
- ⑦ Akiya Watakabe, Junya Hirokawa, Noritaka Ichinohe, Sonoko Ohsawa, Takeshi Kaneko, Kathleen S. Rockland, and Tetsuo Yamamori. Area-Specific Substratification of Deep Layer Neurons in the Rat Cortex. *The Journal of Comparative Neurology*, 査読有, 520(16):3553-3573, 2012, doi:10.1002/cne.23160
- ⑧ Toru Takahata, Rammohan Shukla, Tetsuo Yamamori and Jon H. Kaas. Differential expression patterns of striate cortex-enriched genes among Old World, New World, and prosimian primates. *Cerebral Cortex*, 査読有, 22(10):2313-2321, 2012, doi:10.1093/cercor/bhr308
- ⑨ Junya Hirokawa, Osamu Sadakane, Shuzo Sakata, Miquel Bosch, Yoshio Sakurai, Tetsuo Yamamori. Multisensory information facilitates reaction speed by enlarging activity difference between superior colliculus hemispheres in rats. *PLoS ONE*, 査読有, 6(9):e25283, 2011, doi:10.1371/journal.pone.0025283
- ⑩ Laura Rossini, Ramona F. Moroni, Laura Tassi, Akiya Watakabe, Tetsuo Yamamori, Roberto Sprea fico, and Rita Garbelli. Altered layer-specific gene expression in cortical samples from patients with temporal lobe epilepsy. *Epilepsia*, 査読有, 52(10):1928-1937, 2011, doi:10.1111/j.1528-1167.2011.03246.x
- ⑪ Tetsuo Yamamori. Selective gene expression in regions of primate neocortex: Implications for cortical specialization. *Progress in Neurobiology*, 査読有, 94(3):201-222, 2011, doi:10.1016/j.pneurobio.2011.04.008
- ⑫ Takashi Kitsukawa, Masatoshi Nagata, Dai Yanagihara, Ryohei Tomioka, Hideko Utsumi, Yasuo Kubota, Takeshi Yagi, Ann M. Graybiel, and Tetsuo Yamamori. A novel instrumented multipeg running wheel system, Step-Wheel, for monitoring and controlling complex sequential stepping in mice. *Journal of Neurophysiology*, 査読有, 106(1):479-487, 2011, doi:10.1152/jn.00139.2011
- ⑬ 渡我部昭哉, 小松勇介, 山森哲雄, 脳の蛍光 in situ hybridization 法、実験医学、査読無、Vol.29、No.3、2011、467-472
- ⑭ Akiya Watakabe, Yusuke Komatsu, Sonoko Ohsawa, Tetsuo Yamamori. Fluorescent in situ hybridization technique for cell type identification and characterization in the central nervous system. *Methods*, 査読有, 52(4):367-374, 2010, doi:10.1016/j.ymeth.2010.07.003
- ⑮ Toru Takahata, Tsutomu Hashikawa, Shiro Tochitani, Tetsuo Yamamori. Differential expression patterns of OCC1-related, extracellular matrix proteins in the lateral geniculate nucleus of macaque monkeys. *Journal of Chemical Neuroanatomy*, 査読有, 40(2):112-122, 2010, doi:10.1016/j.jchemneu.2010.05.001
- ⑯ M. Victoria Puig, Akiya Watakabe, Mika Ushimaru, Tetsuo Yamamori, and Yasuo Kawaguchi. Serotonin Modulates Fast-Spiking Interneuron and Synchronous Activity in the Rat Prefrontal Cortex through 5-HT1A and 5-HT2A Receptors. *The Journal of Neuroscience*, 査読有, 30(6):2211-2222, 2010, doi:10.1523/JNEUROSCI.3335-09.2010
- ⑰ Tetsuya Sasaki, Yusuke Komatsu, Akiya Watakabe, Kaoru Sawada and Tetsuo Yamamori. Prefrontal-enriched SLIT1 expression in Old World monkey cortex established during the postnatal development. *Cereb Cortex*, 査読有, 20(10):2496-2510, 2010, doi:10.1093/cercor/bhp319
- ⑱ Toru Takahata, Noriyuki Higo, Jon H. Kaas, and Tetsuo Yamamori. Expression of immediate-early genes reveals functional compartments within ocular dominance columns after brief monocular inactivation. *PNAS*, 106(29):12151-12155, 2009, doi:10.1073/pnas.0905092106
- ⑲ Masafumi Takaji, Yusuke Komatsu, Akiya Watakabe, Tsutomu Hashikawa and Tetsuo

Yamamori. Paraneoplastic antigen-like 5 gene (PNMA5) is preferentially expressed in the association areas in a primate specific manner. *Cerebral Cortex*, 査読有, 19(12):2865-2879, 2009, doi:10.1093/cercor/bhp062

[学会発表] (計16件)

① Akiya Watakabe Visualization of the cortical projection neuron subtypes by TET-double infection method (TEDI). Society for Neuroscience 2012, Saturday, October 13, 2012. Ernest N. Morial Convention Center, USA

② Yuki Nakagami Light induction causes dynamic alteration in the expression of activity-dependent genes in the marmoset primary visual cortex. Society for Neuroscience 2012, Tuesday, October 16, 2012. Ernest N. Morial Convention Center, USA

③ Katsusuke Hata Lentivirus-mediated gene delivery of cortical area-specific promoter-eGFP to the marmoset monkey cortical slice culture. Society for Neuroscience 2011, Tuesday, November 15, 2011. Walter E. Washington Convention Center, USA

④ Osamu Sadakane Comparison of layer 4 neurons in the primary visual cortex and the barrel cortex. Society for Neuroscience 2011, Sunday, November 13, 2011. Walter E. Washington Convention Center, USA

⑤ Toru Takahata Evolutionary changes in VI-selective gene expression in primate species. Society for Neuroscience 2011, Sunday, November 13, 2011. Walter E. Washington Convention Center, USA

⑥ Akiya Watakabe Tet-off lentiviral vectors drive high-level transgene expression in marmoset brains. Society for Neuroscience 2010, Tuesday, November 16, 2010. San Diego Convention Center, USA

⑦ Junya Hirokawa Neuronal oscillation and sensory-motor integration in superior colliculus. Society for Neuroscience 2010, Wednesday, November 17, 2010. San Diego Convention Center, USA

[その他]

ホームページ等

<http://www.nibb.ac.jp/divspel/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

山森 哲雄 (YAMAMORI TETSUO)
基礎生物学研究所・脳生物学研究部門・教授
研究者番号：80260206

(2) 研究分担者

尾上 浩隆 (ONOE HIROTAKA)
独立行政法人理化学研究所・分子イメージング科学研究センター・分子プローブ機能評価研究チーム・チームリーダー
研究者番号：80214196
(H22～H24 研究分担者として参画)

(3) 連携研究者

渡我部 昭哉 (WATAKABE AKIYA)
基礎生物学研究所・脳生物学研究部門・准教授
研究者番号：40290910

小峰 由里子 (KOMINE YURIKO)
基礎生物学研究所・脳生物学研究部門・助教
研究者番号：90280586
(H20～H22 連携研究者として参画)

定金 理 (SADAKANE OSAMU)
基礎生物学研究所・脳生物学研究部門・助教
研究者番号：90446261
(H20～H23 連携研究者として参画)

小松 勇介 (KOMATSU YUSUKE)
生理学研究所・多次元共同脳科学推進センター・脳科学新領域開拓研究室・特任助教
研究者番号：80450203
(H23～H24 連携研究者として参画)

廣川 純也 (HIROKAWA JUNYA)
基礎生物学研究所・脳生物学研究部門・特別協力研究員
研究者番号：40546470
(H22 連携研究者として参画)