

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 6 年 6 月 19 日現在

機関番号：63801
研究種目：基盤研究(B)（一般）
研究期間：2021～2023
課題番号：21H02463
研究課題名（和文）トランスポゾンを用いた遺伝子トラップ法に基づく生命科学の基盤形成と神経科学研究

研究課題名（英文）Biological research foundation formation and neuroscience studies based on transposon-mediated gene trap methods

研究代表者
川上 浩一（Kawakami, Koichi）

国立遺伝学研究所・遺伝形質研究系・教授

研究者番号：70195048
交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 13,300,000円

研究成果の概要（和文）：我々は、独自に開発してきたトランスポゾン転移技術を用いた遺伝子トラップ法、Gal4-UAS法を駆使して大規模な遺伝子トラップスクリーンを行い、特定の脳神経細胞・臓器・組織を可視化、操作できるトランスジェニックゼブラフィッシュを新たに300系統作製した。これらの中から特定の脳領域を可視化、操作できるフィッシュシステムを利用して機能阻害実験を行い、魚類終脳において記憶・学習行動を司る、哺乳類脳の海馬に相当する機能的神経回路を明らかにした。さらに、これらフィッシュシステムを基にして国内外の研究者と共同研究を行い、目の発生、脊椎の運動神経の発生等、発生生物学、神経科学の分野で論文を発表してきた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究では、特定の脳神経細胞もしくは特定の臓器・組織にGal4を発現するトランスジェニックフィッシュを新たに300系統作製した。これらフィッシュシステムは、ゼブラフィッシュを用いた基礎生物学研究・医学薬学研究の基盤となる。本研究で我々は、ゼブラフィッシュ成魚の記憶・学習をアッセイする方法の開発に成功した。これらはゼブラフィッシュの神経科学研究に新しい展開をもたらすものである。また哺乳動物脳の海馬の機能を担う神経回路を発見したことは比較進化学の観点から意義深い。さらに、国内外の研究者と共同研究を行い、論文発表してきた。これにより国際的研究拠点の構築という目標を達成したと考える。

研究成果の概要（英文）：In this study, we developed 300 transgenic zebrafish lines that expressed Gal4 in specific neurons in the brain or specific organs/tissues by utilizing the transposon-mediated gene trap method and the Gal4-UAS system we have developed. Using these fish, we conducted experiments to inhibit neuronal functions in the brain, thereby elucidating the functional neural circuits responsible for memory and learning behaviors, that should be a homolog of the mammalian hippocampus. In addition, in collaboration with researchers both domestically and internationally, we published papers on topics such as eye development and the development of spinal motor neurons. In this way, we believe we have achieved our goal of establishing a foundation for basic biological research and medical pharmaceutical research using zebrafish, as well as creating an international research hub.

研究分野：ゲノム科学、発生遺伝学、神経科学

キーワード：ゼブラフィッシュ トランスポゾン 遺伝子トラップ 機能的脳神経回路 カルシウムイメージング Gal4-UAS

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

様式 C - 19、F - 19 - 1 (共通)

1. 研究開始当初の背景

研究代表者(川上)は、モデル脊椎動物ゼブラフィッシュにおいてトランスポゾンを用いた遺伝子トラップ法、Gal4-UAS法などを独自に開発してきた。これらの方法により、さまざまな細胞・器官・組織特異的にGal4を発現するトランスジェニックゼブラフィッシュを作製することが可能になっていた。

2. 研究の目的

(1)大規模遺伝子トラップスクリーンの実施：遺伝子トラップ法を実施し、特定の細胞・組織・器官を可視化あるいは操作できる高品質なトランスジェニックフィッシュ系統を作製する。それらを活用して国内外の研究者との共同研究を推進し、発生生物学、神経科学研究を強力に推進するとともに、国際的な研究拠点を形成する。

(2)終脳の機能的神経回路の解明：魚類終脳の機能領域についてはよくわかっていない。本研究では、未知であるゼブラフィッシュ終脳の、哺乳類脳の海馬に相当する神経回路を明らかにする。

(3)脳アトラスデータベースの構築：ゼブラフィッシュ遺伝子トラップ系統の成魚の脳におけるGal4発現パターンを解析し、それを基にデータベースを構築する。

3. 研究の方法

(1)大規模遺伝子トラップスクリーンの実施：

スプライスアクセプター(SA)の下流にIRES、Gal4FFを組み込んだ改良型遺伝子トラップコンストラクトをランダムにゲノムに挿入させ、実体蛍光顕微鏡下での観察により細胞・器官・組織特異的にGal4を発現する(UAS:GFPにより視覚化する)トランスジェニックフィッシュ系統を樹立する。サザンブロット解析、インバースPCR解析を行い、トランスポゾン挿入部位を決定する。トランスポゾン挿入部位をゲノム上へマップし、トラップされている遺伝子を明らかにする。得られた発現パターン情報、トラップされた遺伝子情報をデータベース(zTrap)に登録し、閲覧・検索可能にする。

(2)終脳の機能的神経回路の解明：ゼブラフィッシュにおける痕跡恐怖条件付け学習(光刺激と電気ショックの間に時間差を設定)および空間学習の行動アッセイシステムを開発する。特定の脳神経細胞にGal4を発現する系統とUASの下流に神経毒素遺伝子をもつトランスジェニックフィッシュをかけあわせ、作製した二重トランスジェニックフィッシュの行動解析実験を行なう。

(3)脳アトラスデータベースの構築：特定の脳神経回路でGal4を発現するトランスジェニックフィッシュ系統を既存の系統から選別する。トランスジェニックフィッシュ系統の成魚期における脳神経細胞のGal4発現パターン(UAS:GFPにより視覚化する)の詳細な解析を行なう。得られた発現パターン情報を閲覧・検索可能なデータベースを構築する。

4. 研究成果

(1)大規模遺伝子トラップスクリーンの実施：

改良型遺伝子トラップコンストラクトをゲノムに挿入させ、細胞・器官・組織特異的にGal4を発現するトランスジェニックフィッシュ系統を新たに300系統樹立した。トランスポゾン挿入部位を決定し、トラップされている遺伝子を明らかにした。得られた発現パターン情報、ゲノム情報について、独自のデータベースに登録し閲覧・検索可能にした(図1)。これらフィッシュ系統を基に国内外の研究者らと共同研究を行い、目の発生、脊髄の運動神経の発生等、発生生物学、神経科学の分野における論文を出版した。

The screenshot shows the zTrap database interface. At the top, there is a navigation bar with links for 'National Institute of Genetics', 'KAWAKAMI LAB', and 'zTrap Zebrafish Gene Trap and Enhancer Trap Database'. Below this is a search bar with the text 'Find Image advanced search help'. The main content area is divided into three columns: 'by region', 'by construct', and 'by number'. The 'by region' column lists various anatomical regions like 'ectoderm', 'brain/head', 'midbrain', etc. The 'by construct' column lists specific transgenic lines such as 'HG', 'SAG', 'SAGm', etc. The 'by number' column lists line numbers from 7A to 193A. To the right of the list, there are several thumbnail images showing the expression patterns of Gal4 in zebrafish embryos at different stages (day 1 and day 5). The images are labeled with line numbers like 'SAGFF(LF)7A', 'SAGFF(LF)13A', 'SAGFF(LF)14A', and 'SAGFF(LF)19A'. There are also navigation buttons for 'Previous', 'Next', and 'Show Image List'.

図1 zTrap : ゼブラフィッシュ遺伝子トラップ・エンハンサートラップデータベース

(2)終脳の機能的神経回路の解明:ゼブラフィッシュにおける痕跡恐怖条件付け学習および空間学習の行動アッセイシステムの開発に成功した。終脳の背側側方部の脳神経細胞に Gal4 を発現する系統と UAS 下流に神経毒素遺伝子をもつ系統をかけあわせた二重トランスジェニックフィッシュが、これらのアッセイシステムにおいて欠損を示すことを明らかにした(図2)。同定した神経細胞群について RNA-seq による発現プロファイル解析を行い、哺乳類の海馬の神経細胞群との相同性を明らかにした。

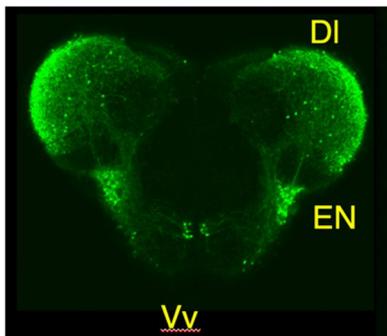


図2 終脳の背側側方部の神経細胞

(3)脳アトラスデータベースの構築:特定の脳神経回路で Gal4 を発現するトランスジェニックフィッシュ系統の成魚期における脳神経細胞の Gal4 発現パターンの詳細な解析を行ない、得られた発現パターン情報を閲覧・検索可能なデータベースを構築した(図3)。

National Institute of Genetics
KAWAKAMI LAB

ZeBrain Zebrafish Brain Atlas

Home | Reference Atlas | Search | Gene Expression | Behavioral Analysis

Welcome to ZeBrain !!

ZeBrain is a database containing GFP expression patterns in the adult zebrafish brain obtained from transgenic zebrafish created in Kawakami lab at National Institute of Genetics, Mishima, Japan.

In Kawakami lab, a large number of transgenic fish have been generated by the Tol2 transposon-mediated gene trap and enhancer trap methods, that express the Gal4FF transcription activator in spatially and temporally restricted fashions (1). From this transgenic resource, transgenic fish that show specific Gal4FF expression in the adult brain have been collected and analyzed by sectioning. The ZeBrain database was constructed to easily search these useful transgenic fish lines for expression patterns of interests.

(1) Asakawa et al. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 105, 1255-1260 (2008).

Search

- External View Search
- Section Search
- Structure Search
- Text Search
- Line Search

図3 ZeBrain : ゼブラフィッシュ脳アトラスデータベース

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計19件（うち査読付論文 16件／うち国際共著 13件／うちオープンアクセス 16件）

1. 著者名 Koyama Wataru, Hosomi Ryo, Matsuda Koji, Kawakami Koichi, Hibi Masahiko, Shimizu Takashi	4. 巻 8
2. 論文標題 Involvement of Cerebellar Neural Circuits in Active Avoidance Conditioning in Zebrafish	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 eNeuro	6. 最初と最後の頁 0507 ~ 0520
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1523/ENEURO.0507-20.2021	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 Terai Haruhi, Gwedela Mayeso Naomi Victoria, Kawakami Koichi, Aizawa Hidenori	4. 巻 126
2. 論文標題 Electrophysiological and pharmacological characterization of spreading depolarization in the adult zebrafish tectum	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Neurophysiology	6. 最初と最後の頁 1934 ~ 1942
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1152/jn.00343.2021	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 Lal, P., and Kawakami, K.	4. 巻 16
2. 論文標題 Integrated Behavioral, Genetic and Brain Circuit Visualization Methods to Unravel Functional Anatomy of Zebrafish Amygdala	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Frontiers in Neuroanatomy	6. 最初と最後の頁 837527
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fnana.2022.837527	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 Brown, E.A., Kawakami, K., and Kucenas, S.	4. 巻 482
2. 論文標題 A novel gene trap line for visualization and manipulation of erbb3b+ neural crest and glial cells in zebrafish	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Developmental Biology	6. 最初と最後の頁 114-123
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ydbio.2021.12.007	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 Asakawa, K., Hnada, H., and Kawakami, K.	4. 巻 25
2. 論文標題 Optogenetic Phase Transition of TDP-43 in Spinal Motor Neurons of Zebrafish Larvae	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Visualized Experiments	6. 最初と最後の頁 62932
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3791/62932	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 Yang Yu Hsuan Carol, Briant Linford JB, Raab Christopher A, Mullapudi Sri Teja, Maischein Hans-Martin, Kawakami Koichi, Stainier Didier YR	4. 巻 11
2. 論文標題 Innervation modulates the functional connectivity between pancreatic endocrine cells	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 eLife	6. 最初と最後の頁 e64526
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7554/eLife.64526	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 Miyamoto Kazuhide, Kawakami Koichi, Tamura Koji, Abe Gembu	4. 巻 12
2. 論文標題 Developmental independence of median fins from the larval fin fold revises their evolutionary origin	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 7521
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-022-11180-1	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 Ando Koji, Tong Lei, Peng Di, Vazquez-Liebanas Elisa, Chiyoda Hirohisa, He Liqun, Liu Jianping, Kawakami Koichi, Mochizuki Naoki, Fukuhara Shigetomo, Grutzendler Jaime, Betsholtz Christer	4. 巻 57
2. 論文標題 KCNJ8/ABCC9-containing K-ATP channel modulates brain vascular smooth muscle development and neurovascular coupling	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Developmental Cell	6. 最初と最後の頁 1383 ~ 1399.e7
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.devcel.2022.04.019	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 Mackowetzky Kacey, Dicipulo Rene, Fox Sabrina C., Philibert Danielle A., Todesco Hayley, Doshi Jainil D., Kawakami Koichi, Tierney Keith, Waskiewicz Andrew J.	4. 巻 251
2. 論文標題 Retinoic acid signaling regulates late stages of semicircular canal morphogenesis and otolith maintenance in the zebrafish inner ear	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Developmental Dynamics	6. 最初と最後の頁 1798 ~ 1815
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/dvdy.510	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 Iwasaki Miki, Kawakami Koichi, Wada Hironori	4. 巻 489
2. 論文標題 Remodeling of the hyomandibular skeleton and facial nerve positioning during embryonic and postembryonic development of teleost fish	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Developmental Biology	6. 最初と最後の頁 134 ~ 145
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ydbio.2022.06.009	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 Asakawa Kazuhide, Handa Hiroshi, Kawakami Koichi	4. 巻 65
2. 論文標題 Dysregulated TDP 43 proteostasis perturbs excitability of spinal motor neurons during brainstem mediated fictive locomotion in zebrafish	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Development, Growth & Differentiation	6. 最初と最後の頁 446 ~ 452
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/dgd.12879	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 Walker Lauren J., Guevara Camilo, Kawakami Koichi, Granato Michael	4. 巻 21
2. 論文標題 Target-selective vertebrate motor axon regeneration depends on interaction with glial cells at a peripheral nerve plexus	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 PLOS Biology	6. 最初と最後の頁 e3002223
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pbio.3002223	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 Shiraki Tomoya, Kawakami Koichi	4. 巻 2707
2. 論文標題 Generation of Transgenic Fish Harboring CRISPR/Cas9-Mediated Somatic Mutations Via a tRNA-Based Multiplex sgRNA Expression	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Methods in Molecular Biology	6. 最初と最後の頁 305 ~ 318
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/978-1-0716-3401-1_20	査読の有無 無
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 Asakawa Kazuhide, Handa Hiroshi, Kawakami Koichi	4. 巻 2707
2. 論文標題 In Vivo Optogenetic Phase Transition of an Intrinsically Disordered Protein	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Methods in Molecular Biology	6. 最初と最後の頁 257 ~ 264
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/978-1-0716-3401-1_17	査読の有無 無
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 Lal Pradeep, Tanabe Hideyuki, Kawakami Koichi	4. 巻 2707
2. 論文標題 Genetic Identification of Neural Circuits Essential for Active Avoidance Fear Conditioning in Adult Zebrafish	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Methods in Molecular Biology	6. 最初と最後の頁 169 ~ 181
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/978-1-0716-3401-1_11	査読の有無 無
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 該当する

1. 著者名 D'Elia Kristen P., Hameedy Hanna, Goldblatt Dena, Frazel Paul, Kriese Mercer, Zhu Yunlu, Hamling Kyla R., Kawakami Koichi, Liddel Shane A., Schoppik David, Dasen Jeremy S.	4. 巻 42
2. 論文標題 Determinants of motor neuron functional subtypes important for locomotor speed	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Cell Reports	6. 最初と最後の頁 113049 ~ 113049
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.celrep.2023.113049	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 Sherman Shachar, Arnold-Ammer Irene, Schneider Martin W., Kawakami Koichi, Baier Herwig	4. 巻 14
2. 論文標題 Retina-derived signals control pace of neurogenesis in visual brain areas but not circuit assembly	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 6020
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-023-40749-1	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 Miyamoto Kazuhide, Abe Gembu, Kawakami Koichi, Tamura Koji, Ansai Satoshi	4. 巻 1
2. 論文標題 The dwarf neon rainbowfish <i>Melanotaenia praecox</i> , a small spiny rayed fish with potential as a new Acanthomorpha model fish: II. Establishment of a microinjection procedure for genetic engineering	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Developmental Dynamics	6. 最初と最後の頁 1-14
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/dvdy.698	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 Liang Shuzhang, Zhou Yating, Chang Yue, Li Jiayi, Zhang Min, Gao Peng, Li Qi, Yu Hong, Kawakami Koichi, Ma Jinmin, Zhang Ruilin	4. 巻 81
2. 論文標題 A novel gene-trap line reveals the dynamic patterns and essential roles of cysteine and glycine-rich protein 3 in zebrafish heart development and regeneration	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Cellular and Molecular Life Sciences	6. 最初と最後の頁 158
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00018-024-05189-0	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

〔学会発表〕 計11件 (うち招待講演 10件 / うち国際学会 6件)

1. 発表者名 川上浩一
2. 発表標題 J-RDMM and the neurological disorder
3. 学会等名 10th Strategic Conference of Zebrafish Investigators (国際学会)
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 川上浩一
2. 発表標題 A novel genetic system to visualize activated neurons during behaviors in the adult zebrafish
3. 学会等名 Asian Conference on Fish Models for Diseases (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 川上浩一
2. 発表標題 J-RDMM and the study of rare and undiagnosed diseases using zebrafish
3. 学会等名 Human Genetics Asia 2023 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 川上浩一
2. 発表標題 Zebrafish: a model vertebrate for basic biology and human diseases
3. 学会等名 Asian conference on fish models for diseases (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 川上浩一
2. 発表標題 ゼブラフィッシュがつなぐ基礎科学研究とヒト疾患研究
3. 学会等名 第45回分子生物学会年会 (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 川上浩一
2. 発表標題 ゼブラフィッシュがつなぐ基礎科学研究とヒト疾患研究
3. 学会等名 第8回ゼブラフィッシュ・メダカ創薬研究会.(招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 川上浩一
2. 発表標題 ゼブラフィッシュの神経科学研究とヒト疾患研究への応用
3. 学会等名 第49回日本毒性学会学術年会(招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 川上浩一
2. 発表標題 モデル脊椎動物ゼブラフィッシュ: 神経科学研究からヒト疾患研究まで
3. 学会等名 母と子のすこやか基金 大阪母子医療センター研究所セミナー(招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 川上浩一
2. 発表標題 A quest with a transposon: From functional genomics to neuroscience
3. 学会等名 2021 Korean Zebrafish Meeting(招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 川上浩一
2. 発表標題 IRUD Beyond J-RDMM : 希少・未診断疾患研究へのゼブラフィッシュの挑戦
3. 学会等名 第61回 日本先天異常学会学術集会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 川上浩一
2. 発表標題 A quest with a transposon: From functional genomics to neuroscience
3. 学会等名 16th International Zebrafish Conference (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Amatruda, J.F., Houart, C., Kawakami, K., Poss, K.D.	4. 発行年 2023年
2. 出版社 Humana Press	5. 総ページ数 357
3. 書名 Zebrafish: Methods and Protocols: Third Edition	

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>(1) Kawakami, K. クリスティアーネ・ニュースライン=フォルハルト (Christiane Nusslein-Volhard) 賞受賞 (2021)。 (2) 川上浩一. 令和5年文部科学大臣表彰 (研究部門) 「脊椎動物における遺伝子組換え技術に関する研究」受賞 (2023)。 (3) データベース : zTrap : https://ztrap.nig.ac.jp/ztrap/ ZeBrain : https://zebrain.nig.ac.jp/zebrain/page.do?p=welcome</p>

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
--	---------------------------	-----------------------	----

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			
カナダ	Western University	University of Alberta		
ノルウェー	NORCE Norwegian Research Centre			
米国	University of Virginia	University of Pennsylvania		
ドイツ	Max Planck Institute			
中国	Wuhan University			
スウェーデン	Uppsala University			