

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 12 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(S)

研究期間：2012～2016

課題番号：24220009

研究課題名(和文)時系列情報の神経回路基盤

研究課題名(英文)Neural basis of syntactic information processing

研究代表者

渡邊 大(Watanabe, Dai)

京都大学・医学研究科・教授

研究者番号：90303817

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 167,800,000円

研究成果の概要(和文)：ソングバードは、生得的にパターンが決定している「コール」に加えて、ヒトと同様に模倣により獲得する「ソング」という2種類の音声信号によりコミュニケーションする。高度な時系列情報処理を必要とする音声認識・制御の神経回路の形成機構を明らかにするために、トランスジェニックソングバードを作成し解析した。その結果、神経活動依存的な転写因子CREBの活性を操作してもコールには影響ないが、CREB活性を抑えるとソングの発達が有意に障害されることが明らかとなった。以上の結果は、後天的に獲得される音声のような時系列情報処理能力の獲得にはCREBを介する神経活動依存的な遺伝子発現調節が重要であることを示唆する。

研究成果の概要(英文)：Songbirds communicate using vocal signals termed "songs" which are postnatally acquired by imitating conspecific adult vocalization like human languages, in addition to "calls" which are generally innate. To explore the development of the vocal system, which enables precise temporal control of vocal signals, we studied using transgenic songbirds. As a result, we found that genetic manipulation of activity of cAMP response element-binding protein (CREB) does not affect call development, while suppression of CREB activity significantly impairs song development. This indicates that neural-activity dependent gene regulation through CREB activity is essential for the establishment of vocalization which is acquired through imitative learning process.

研究分野：神経科学

キーワード：ソングバード 音声学習 基底核 文法情報

1. 研究開始当初の背景

社会学習を通じて生後獲得されるヒトの言語は、複数の異なる音素から構成され、その音素配列の時系列構造や規則性すなわち「文法 (syntax)」を理解する能力を必要とする。しかしながら、ヒトのように音声を学習する適当な哺乳類モデル動物が存在しないことから、文法のような複雑な時系列情報の認知・制御に関わる神経機構の生物学的基盤の詳細は不明であった。一方、スズメ亜目に属する鳥類 (ソングバード) は、ヒトと同様に模倣により文法規則をもつ音声 (さえずり、ソング) を学習する。これらの鳥類が発達した大脳皮質を有し、その音声制御回路が哺乳類の大脳-基底核と類似の構造をもつことが明らかにされたこと、さらに研究代表者らにより、ソングバードが「再帰的埋め込み規則 (center embedding rule)」のような従来ヒトのみに可能と考えられていた高度な文法規則を学習可能であること、前運動野 HVC_Xニューロンが文法情報をコードしていることが明らかとなった。以上の知見をふまえ、鳥類の音声制御系および聴覚系神経回路、さらにこれと類似の構造をもつ哺乳類の大脳-基底核神経回路に注目して、時系列情報制御を必要とする音声や行動スキルの神経回路の研究を推進することで、言語や行動スキルの獲得・制御に関する脳機構の理解がすすむと期待された。

2. 研究の目的

ソングバードの音声制御系 (運動系) およびこれと類似した構造をもつ哺乳類の大脳-基底核に注目して、文法 (時系列) 規則に従う音声および行動シーケンス制御の神経回路機構の解明を最終目標とし、そのために必要な分子遺伝学的手法、電気生理学的手法、イメージング技術を開発すること、さらにこれらの新技術を用いてソングバードの音声制御系および哺乳類の大脳皮質-基底核神経回路の回路動作を研究することを第 1 の目的とした。音声学習は聴覚系の機能的成熟と密接に関係するが、聴覚系回路の発達プロセスについて詳細は不明である。そこで高次聴覚系における時系列情報に関する電気生理学的解析と並行して、周波数局在を特徴とする聴覚系から時系列情報を抽出する回路の発達期の分子プロファイルの解明を第 2 の目的とした。さらにトランスジェニックソングバードの作成および解析を第 3 の目的に設定した。具体的には、以下の 3 課題を実施した。

「課題 1 : 音声制御系神経回路 (運動系) における文法情報処理機構」、「課題 2 : 聴覚系神経回路 (感覚系) における文法情報抽出機構」、「課題 3 : ソングバードにおける新規分子遺伝学的手法の開発」

3. 研究の方法

・**遺伝子改変動物の作成** : synapsin プロモーター下に変異 CREB を発現するレンチウイルスベクターをソングバードの受精卵にインジ

ェクションした。PCR および免疫染色によりトランスジーン の生殖細胞系列への伝搬および神経細胞選択的な遺伝子発現を確認した。マウス ES 細胞にエレクトロポレーションにより遺伝子導入を行い、薬剤スクリーニング後に PCR 法により確認後、胚へインジェクションを行い、マウス系統を確立した。

・**電気生理学的計測** : ソングバードの HVC の投射ニューロンは、基底核 X へ投射する HVC_Xニューロンと運動野 RA へ投射する HVC_{RA}ニューロンに大別される。X および RA に刺激電極を設置し、逆行性に活動電位を発生させることで両者を区別して計測した。

・**内視顕微鏡イメージング** : GCaMP / RCaMP あるいは FRET バイオセンサーをドーパミン受容体 1 型プロモーター下に発現するマウス系統あるいは、アデノ随伴ウイルスベクターを定位脳手術によりインジェクションし、約 10 日後に麻酔下に内視顕微鏡の設置手術を行った。イメージング後に灌流固定を行い、内視顕微鏡の挿入位置および蛍光指示タンパク質の発現パターンを確認した。

・**マイクロアレイ解析** : 鳥類の層状核、大細胞核より RNA を抽出し PCR により増幅し、Affymetrix 社マイクロアレイにより分子プロファイルの比較解析した。PANTHER (Thomas et al., Genome Res. 2013) により遺伝子オントロジー解析を実施した。リアクトームデータベース (Jupe et al., Curr Protoc Bioinformatics. 2016) に登録されているヒトのシグナル経路情報を用いシグナル経路解析を実施した。

4. 研究成果

課題 1 音声制御系神経回路 (運動系) における文法情報処理機構

(1) 自由行動下のシナプス活動計測技術の確立 : 文法情報をコードする HVC_Xニューロンの正確な神経活動 (活動電位) パターン生成プロセスを明らかにするためには、HVC の上流からのシナプス入力を解析することが重要である。しかしながら閾値以下のシナプス

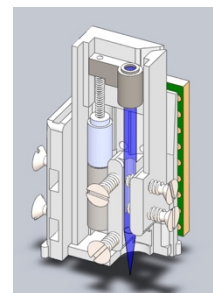


図 1 : 細胞内記録用マイクロドライブ

電位は、従来から自由行動下で用いられてきた細胞外記録法では計測不可能である。そこで行動を阻害しない小型軽量の細胞内記録手法により計測を実施した (図 1)。

(2) ワイヤレス方式マイクロドライブによる単一ニューロン神経活動計測技術 : 哺乳類

モデル動物での音声コミュニケーション等の神経機構の解析を目的として、超軽量のワイヤレス方式の神経活動計測技術を開発した。ファラデーケージのような電磁シールド設置が困難な屋外や広いスペースでの計測を可能とするために、デジタル方式

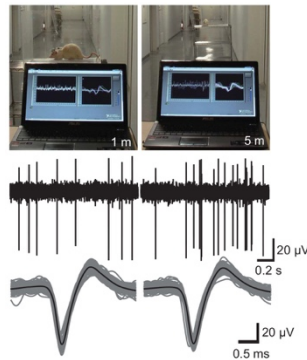


図2：電磁シールドの無い空間でのワイヤレス単一神経細胞記録

(Bluetooth)とし、さらに安定してデータ転送を行うために電気生理データに適したデータ圧縮技術を開発した。その結果、実験動物に搭載可能なコンパクトな電子回路という制約にもかかわらず、ほぼ理論的限界に近い圧縮効率を達成することに成功した。これにより、集団の中で行動する動物個体から、リアルタイムに単一ニューロンの精度で神経活動計測が可能となった。本技術を用いて、視床束傍核からの単一神経細胞記録に成功し、社会的接触により束傍核ニューロンの神経活動が持続的に促進するという興味深い結果を得た。束傍核は視床-線条体投射の主たる起源の一つであることから、他個体との接触による認知・行動の切替えに視床-線条体経路が関与している可能性を示唆する(図2: Hasegawa et al., Scientific Reports 2015)。

(3) 行動スキル学習中の線条体ニューロンの神経情報の推移の解析: 上記(1)(2)での電気生理学的手法の問題として、同時に計測できる神経細胞の数が限られること、さらに特定の種類の神経細胞を同定して計測することが困難であることが挙げられる。そこで内視顕微鏡を設置して自由行動下のマウスの線条体からCa²⁺イメージングにより直接経路を構築するドーパミン受容体1型(+)中型有棘神経細胞(medium spiny neuron, MSN) 選択的な神経活動計測技術を開発することに成功した(論文投稿準備中)。今後は本内視顕微鏡イメージングにより、時系列情報処理を必要とするタッチスクリーン課題におけるMSNの神経情報の推移を解析する。

課題2 聴覚系神経回路(感覚系)における文法情報抽出機構

(1) 聴覚系における文法情報の抽出機構の解析: ソングバードの音声制御系は自己の音声シーケンスとよく似た聴覚刺激に対して発声中と同様な神経活動を示す「ミラーニューロン・システム」の特性を有する。この聴覚応答を利用して、聴覚情報の中から文法情報を抽出するプロセスを解析するために、細胞内記録法によりHVC_xニューロンからシナプス応答を記録する実験系を確立した。

(2) 周波数情報にもとづく聴覚情報処理の神経回路形成メカニズムの探索: 聴覚系の各階層では、周波数情報が各神経回路の位置情報に変換される「tonotopy」の性質を有する。従って、聴覚系では、文法情報も tonotopy に変換された周波数情報から抽出されると考えられる。しかしながら、聴覚系神経回路の問題として、視覚系(retinotopy)や嗅覚系のような「topographic map」形成の分子基盤について知見に乏しく、どのように周波数の「topographic map」から、文法情報抽出が行われるのか解析困難である。そこで、鳥類の聴覚系への選択的遺伝子導入技術の開発および「tonotopy」の基盤となる分子マーカー探索を行った。鳥類の神経回路操作に必要なウイルスベクターの探索を行った結果、鳥類アデノ随伴ウイルス(Avian Adeno-Associated Virus, A3V)ベクターが最終分化した神経細胞にも効率良く遺伝子導入可能であることを見出した。さらにA3Vベクターを用いて、時間情報検出回路である大細胞核-層状核の中で大細胞核選択的に遺伝子を発現させる手法の開発に成功した(Matsui et al., PLoS ONE, 2012)。なお本手法で開発したウイルスベクター技術を応用し、生理学研究所(伊佐正)、福島県立医大(小林和人)らと共同で、霊長類モデル動物での経路選択的・可逆的神経伝達操作技術の開発に成功した(Kinoshita et al., Nature, 2012)。以上の成果は、平成25年度科学技術分野の文部科学大臣表彰(伊佐、小林と共同受賞)につながった。

次に tonotopy に関する分子群の網羅的探索を大細胞核-層状核神経回路を対象に行った結果、tonotopy の分子マーカー群の同定に成功した(論文投稿準備中)。今後はこれらのマーカー群を指標に聴覚系回路の正確な投射パターンを解析し、文法情報抽出の回路基盤へと進める予定である。

課題3 ソングバードにおける新規分子遺伝学的手法の開発

(1) トランスジェニック(TG)ソングバードの行動解析: ソングバードは複雑な時系列情報制御が必要な音声を生後発達期に模倣により学習する。このような音声学習では、感覚情報のみならず、社会的接触の程度も学習効率に大きく影響する。社会的接触を媒介する神経機構を解析する目的で、社会的接触の有無による遺伝子発現を解析した結果、有意に変化する遺伝子群の同定に成功した。一方、神経活動依存的にその活性が制御されるCREBに注目し、分子遺伝学的に神経系のCREB活性が異なるTGソングバードシステムを作成し、CREB活性の音声スキル獲得への影響について基底核神経回路に注目して解析した。その結果、CREB活性を抑制したTG群では、聴力は正常であり、生得的な音声であるコール(地鳴き)も変化しないが、後天的な音声であるソングの学習が障害された。以上

の結果は、CREB の活性化が社会的な模倣学習に必須であることを示す (Abe et al., PNAS 2015 : 図 3)。これは、単一遺伝子の機能が複雑な時系列情報制御を必要とする音声スキルの社会学習に必須であることを明確に示す最初の報告である。

(2) 遺伝子ターゲティングを可能とするソングバードの分子遺伝学的操作の探索 : 上記

(1)のレンチウイルスベクターによる TG 系統作成では、導入可能な遺伝子コンストラクトのサイズも限定され、またマウスで実現されているような遺伝子ターゲティングは困難である。より自由度の高い分子遺伝学的操作を確立するために、生殖細胞の幹細胞である始原生殖細胞の培養について条件検討を行い、2週間以上の培養で始原生殖細胞のマーカー遺伝子の発現を確認できた。以上の結果は、ソングバードの始原生殖細胞の長期培養の可能性を示唆するもので、CRISPR などゲノム編集による遺伝子操作も期待できる成果である。

(3) 行動シーケンス学習における可塑性関連シグナル伝達と神経活動の推移の解析 : 上記

(1)の学習中の基底核における CREB 活性化に伴う神経情報の変容を解析するために、分子遺伝学的操作が容易なマウスを用いて内視顕微鏡による Ca²⁺イメージングと FRET イメージングの条件検討を実施し、神経活動 (Ca²⁺イメージング) と CREB 関連シグナル (ERK 活性、PKA 活性、CREB 活性) を同時に計測する手法の開発に成功した。今後は、本技術をソングバードの音声学習の解析へ適用する予定である。

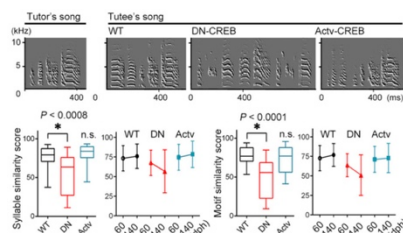


図 3 : CREB 活性操作の音声学習への影響

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 11 件)

- Tohyama, T., Kinoshita, M., Kobayashi, K., Isa, K., Watanabe, D., Kobayashi, K., Liu, M., and Isa, T. (2017) Contribution of propriospinal neurons to recovery of hand dexterity after corticospinal tract lesions in monkeys. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* 114, 604-609. DOI: 10.1073/pnas.1610787114 (査読有)
- Deguchi, Y., Harada, M., Shinohara, R., Lazarus, M., Chérasse, Y., Urade, Y., Yamada, D., Sekiguchi, M., Watanabe, D., Furuyashiki, T., and Narumiya, S. (2016) mDia and ROCK Mediate Actin-Dependent Presynaptic Remodeling Regulating Synaptic Efficacy and Anxiety. *Cell Rep.* 17, 2405-2417. DOI: 10.1016/j.celrep.2016.10.088 (査読有)
- Imamura, K., Sahara, N., Kanaan, N. M., Tsukita, K., Kondo, T., Kutoku, Y., Ohsawa, Y., Sunada, Y., Kawakami, K., Hotta, A., Yawata, S., Watanabe, D., Hasegawa, M., Trojanowski, J. Q., Lee, V. M.-Y., Suhara, T., Higuchi, M., and Inoue, H. (2016) Calcium dysregulation contributes to neurodegeneration in FTLD patient iPSC-derived neurons. *Sci. Rep.* 6, 34904. DOI: 10.1038/srep34904 (査読有)
- Abe, K., Matsui, S., and Watanabe, D. (2015). Transgenic songbirds with suppressed or enhanced activity of CREB transcription factor. *Proc Natl Acad Sci U S A* 112, 7599-7604. DOI: 10.1073/pnas.1413484112 (査読有)
- Hasegawa, T., Fujimoto, H., Tashiro, K., Nonomura, M., Tsuchiya, A., and Watanabe, D. (2015) A wireless neural recording system with a precision motorized microdrive for freely behaving animals. *Sci. Rep.* 5, 7853. DOI: 10.1038/srep07853 (査読有)
- Watakabe, A., Takaji, M., Kato, S., Kobayashi, K., Mizukami, H., Ozawa, K., Ohsawa, S., Matsui, R., Watanabe, D., and Yamamori, T. (2014) Simultaneous visualization of extrinsic and intrinsic axon collaterals in Golgi-like detail for mouse corticothalamic and corticocortical cells: a double viral infection method. *Front Neural Circuits* 8, 100. DOI: 10.3389/fncir.2014.00110 (査読有)
- Kondo, T., Asai, M., Tsukita, K., Kutoku, Y., Ohsawa, Y., Sunada, Y., Imamura, K., Egawa, N., Yahata, N., Okita, K., Takahashi, K., Asaka, I., Aoi, T., Watanabe, A., Watanabe, K., Kadoya, C., Nakano, R., Watanabe, D., Maruyama, K., Hori, O., Hibino, S., Choshi, T., Nakahata, T., Hioki, H., Kaneko, T., Naitoh, M., Yoshikawa, K., Yamawaki, S., Suzuki, S., Hata, R., Ueno, S.-I., Seki, T., Kobayashi, K., Toda, T., Murakami, K., Irie, K., Klein, W. L., Mori, H., Asada, T., Takahashi, R., Iwata, N., Yamanaka,

- S., and Inoue, H. (2013) Modeling Alzheimer's disease with iPSCs reveals stress phenotypes associated with intracellular A β and differential drug responsiveness. *Cell Stem Cell* 12, 487-496. DOI: 10.1016/j.stem.2013.01.009 (査読有)
8. Sooksawate, T., Isa, K., Matsui, R., Kato, S., Kinoshita, M., Kobayashi, K., Watanabe, D., Kobayashi, K., and *Isa, T. (2013) Viral vector-mediated selective and reversible blockade of the pathway for visual orienting in mice. *Front Neural Circuits* 7, 162. DOI: 10.3389/fncir.2013.00162 (査読有)
 9. Egawa, N., Kitaoka, S., Tsukita, K., Naitoh, M., Takahashi, K., Yamamoto, T., Adachi, F., Kondo, T., Okita, K., Asaka, I., Aoi, T., Watanabe, A., Yamada, Y., Morizane, A., Takahashi, J., Ayaki, T., Ito, H., Yoshikawa, K., Yamawaki, S., Suzuki, S., Watanabe, D., Hioki, H., Kaneko, T., Makioka, K., Okamoto, K., Takuma, H., Tamaoka, A., Hasegawa, K., Nonaka, T., Hasegawa, M., Kawata, A., Yoshida, M., Nakahata, T., Takahashi, R., Marchetto, M. C. N., Gage, F. H., Yamanaka, S., and Inoue, H. (2012) Drug screening for ALS using patient-specific induced pluripotent stem cells. *Sci Transl Med* 4, 145ra104-145ra104. DOI: 10.1126/scitranslmed.3004052 (査読有)
 10. Kinoshita, M., Matsui, R., Kato, S., Hasegawa, T., Kasahara, H., Isa, K., Watakabe, A., Yamamori, T., Nishimura, Y., Alstermark, B., Watanabe, D., Kobayashi, K., and Isa, T. (2012) Genetic dissection of the circuit for hand dexterity in primates. *Nature* 487, 235-238. DOI: 10.1038/nature11206 (査読有)
 11. Matsui, R., Tanabe, Y., and Watanabe, D. (2012) Avian adeno-associated virus vector efficiently transduces neurons in the embryonic and post-embryonic chicken brain. *PLoS ONE* 7, e48730. DOI: 10.1371/journal.pone.0048730 (査読有)
- [学会発表] (計 27 件)
1. 安部健太郎、渡邊 大 (ポスター) CREB-mediated interplay of genes and environment in the postnatal song learning in songbirds. Neuroscience 2016 (Society for Neuroscience). 2016.11.12-16. San Diego Convention Center (USA).
 2. Takamichi Tohyama, Masaharu Kinoshita, Kenta Kobayashi, Kaoru Isa, Dai Watanabe, Kazuto Kobayashi, Meigen Liu, and Tadashi Isa. (ポスター) Contribution of propriospinal neurons to recovery of hand dexterity after corticospinal tract lesions in monkeys. Neuroscience 2016 (Society for Neuroscience). 2016.11.12-16. San Diego Convention Center (USA).
 3. 渡邊 大 (招待講演) The Science of Birdsong. 科学と音楽の出会い(シヤネル). 2016.9.24、京都大学清風荘(京都府・京都市).
 4. 渡邊 大 (講演) Genetic and neural circuit basis of learned vocalization. 新学術領域「適応回路シフト」国際シンポジウム. 2016.3.3. 同志社大学寒梅館(京都府・京都市).
 5. 渡邊 大 (講演) 社会学習によるスキル獲得の神経機構. 国際高等研究所研究プロジェクト「精神発達障害から考察する decision making の分子的基盤」. 2016.1.30-31. 国際高等研究所(京都府・木津川市).
 6. 渡邊 大 (講演) 音声スキル獲得・制御の神経回路機構. 生理研研究会「大脳皮質の機能原理を探る」. 2015.12.3-4. 岡崎カンファレンスセンター(愛知県・岡崎市).
 7. 安部健太郎 (一般講演) The neural mechanism of vocal signal transmission beyond generations in songbirds. 第120回日本解剖学会・第92回日本生理学会大会. 2015.3.22. 神戸国際会議場(兵庫県・神戸市).
 8. 渡邊 大 (招待講演) 音声スキルの獲得と制御の神経機構. ライフサイエンスイノベーション推進機構セミナー. 2015.2.20. 福井大学(福井県・吉田郡).
 9. 渡邊 大 (招待講演) Neural Basis of Social Learning and Vocal Communication. 第1回 Neuroscience Network in Kobe シンポジウム「分子から疾患へー基礎と臨床を繋ぐ神経科学研究」. 2015.2.6. 神戸大学神緑会館(兵庫県・神戸市).
 10. 濱口航介 (ポスター) 温度操作と膜電位記録が明らかにする、小鳥の歌タイミングを作る神経機構. 光操作研究会 in 東北大学 2014. 2014.8.21-22. 東北大学(宮城県・仙台市).
 11. 渡邊 大 (招待講演) モデル生物による音声スキル獲得の神経機構へのアプローチ. 第5回札幌神経科学研究会. 2014.7.16-17. ホテルさっぽろ芸文館(北海道・札幌市).
 12. 渡邊 大 (講演/シンポジウムオーガナイザー) Neural basis of social learning and its disorders. Kyoto-Bristol Symposium. 2014.1.9-10. 京都大

- 学（京都府・京都市）
13. 渡邊 大（招待講演）社会学習による音声スキル獲得・制御の神経基盤. 生理学研究会 記憶回路研究会. 2013. 12. 12. 生理学研究所（愛知県・岡崎市）
 14. 安部健太郎（招待講演）鳴禽類音声コミュニケーション能力の生後発達機構. 生理学研究所研究会「シナプス神経ネットワークの機能ダイナミクス」. 2013. 12. 12-13. 生理学研究所（愛知県・岡崎市）.
 15. 渡邊 大（招待講演）Neural and Molecular Basis of Learned Vocal Communication. Swiss-Kyoto Symposium. 2013. 11. 22. ETH. Zurich (Switzerland) .
 16. 安部健太郎（ポスター）Transgenic zebra finches reveal the role of genetic factors in the postnatal song learning. Neuroscience2013 (Society for Neuroscience). 2013. 11. 9-13. San Diego Convention Center (USA) .
 17. 渡邊 大（一般講演）第86回日本生化学会大会シンポジウム「脳神経回路の可塑性の生化学研究：分子メカニズムから疾患まで」. 2013. 9. 12. パシフィコ横浜（神奈川県・横浜市）.
 18. 安部健太郎（ポスター）遺伝子改変鳴禽類のさえずり発達 Song development of the transgenic songbird. 第36回日本神経科学会. 2013. 6. 22. 国立京都国際会館（京都府・京都市）
 19. 渡邊 大（講演）Mark Konishi's 80th Birthday Symposium. 2013. 2. 21-25. (カリフォルニア工科大学 Beckman Institute Auditorium. Pasadena (USA) .
 20. 渡邊 大（招待講演）Perception and control of syntax in avian vocal signals. 国際シンポジウム「Sensory Systems & Neural Circuits」. 2013. 2. 12. 東京大学 伊藤国際学術センター（東京都・文京区）.
 21. 松井亮介（ポスター）鳥類アデノ随伴ウイルスベクターによるニワトリ脳への遺伝子導入. 第85回日本生化学会大会. 2012. 12. 15. 福岡国際会議場・マリンメッセ福岡（福岡県・福岡市）.
 22. 渡邊 大（招待講演）Neural coding of syntactic vocal signals. 第7回国際Chick ミーティング. 2012. 11. 17. 名古屋大学（愛知県・名古屋市）.
 23. 松井亮介（ポスター）Avian adeno-associated virus vector as an efficient gene transfer tool in the embryonic and post-embryonic chickne brain. 第7回国際Chick ミーティング. 2012. 11. 17. 名古屋大学（愛知県・名古屋市）.
 24. 渡邊 大（招待講演）Neural basis of syntactic computation in learned vocal communication. Cold Spring Harbor Asia

- Conferences. 2012. 11. 7. 上海 Suzhou Dushu Lake Conference Center. 蘇州市（中国）.
25. 松井亮介（ポスター）Avian adeno-associated virus vector as an efficient gene transfer tool in the embryonic and post-embryonic chickne brain. Neuroscience 2012. Society of Neuroscience. 2012. 10. 15. New Orleans Ernest N. Morial Convention Center. New Orleans (USA) .
 26. 渡邊 大（招待講演）Perception and control of syntactic vocal signals. BMAP2012「脳/心の進化と疾患」. 2012. 8. 31. 慶応義塾大学（東京都・新宿区）.
 27. 安部健太郎（一般講演）2012年度包括脳ワークショップ. 2012. 7. 24. 仙台国際センター（宮城県・仙台市）.

[その他]
ホームページ等
<http://www.phy.med.kyoto-u.ac.jp/>

6. 研究組織
- (1) 研究代表者
渡邊 大 (Dai Watanabe)
（京都大学・医学研究科・教授）
研究者番号：90303817
- (3) 連携研究者
安部 健太郎 (Kentaro Abe)
（京都大学・医学研究科・講師）
研究者番号：70462653
- 濱口 航介 (Kosuke Hamaguchi)
（京都大学・医学研究科・講師）
研究者番号：50415270
- 松井 亮介 (Ryosuke Matsui)
（京都大学・医学研究科・助教）
研究者番号：80633940
- *長谷川 拓 (Taku Hasegawa)
（京都大学・医学研究科・特定助教）(*平成27年2月まで)
研究者番号：90713256