

令和元年6月17日現在

機関番号：12601

研究種目：新学術領域研究(研究領域提案型)

研究期間：2013～2017

課題番号：25115008

研究課題名(和文) ショウジョウバエの匂い記憶情報処理の時空間ダイナミズムの解明

研究課題名(英文) *Drosophila* olfactory coding and memory

研究代表者

多羽田 哲也 (Tabata, Tetsuya)

東京大学・定量生命科学研究所・教授

研究者番号：10183865

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 89,100,000円

研究成果の概要(和文)：ショウジョウバエの匂い報酬学習と罰学習において、それぞれの記憶のステージ(獲得、保持、想起)を通してValence(報酬と罰)特異的に機能し、相互抑制する3次および4次の嗅覚神経系を同定した。また記憶獲得時にドーパミン神経を抑制することによってS/Nを向上させる神経回路機能を見出した。さらにKCsに特異的に蓄積する小分子 GTPase、RGK1はRac1依存の忘却を抑制することによって記憶レベルを維持していることを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究はMBsの内在神経自体が報酬と罰の価値情報(valence)をコードしていることを明らかにした。最近、マウスの扁桃体(MBsと機能的に相同と思われる)に正と負のvalenceを担う2種の神経系が相互抑制していることが報告され、この機構は進化上保存された根源的なものであることが示唆される。また、Rac1依存的な忘却の機構も哺乳類で報告されていることから本研究で明らかにされたRGK1と相同の分子機構が進化上保存されている可能性がある。今後も本実験系は1神経細胞レベルで記憶の基本的な機構の解明に寄与することが期待される。

研究成果の概要(英文)：During olfactory associative learning in *Drosophila*, odors activate specific subsets of intrinsic mushroom body (MB) neurons. We identify two classes of intrinsic MB neurons, CRE-p and CRE-n, which encode aversive and appetitive valences and act antagonistically. The mushroom body output neurons, MBON-5^{2a/2mp} and MBON-2¹, mediate the actions of CRE-p and CRE-n neurons. We found that a single pair of GABAergic neurons (MBON-1pedc) inhibits the effects of dopaminergic neurons, resulting in the suppression of aversive memory acquisition during the odor presentation in the absence of electric shocks, but not during the odor presentation when shocked and thereby prevents an insignificant stimulus from becoming an aversive unconditioned stimulus. We also found RGK1, the RGK small GTPase is accumulated at the synaptic site in the MBs and enhances memory retention by suppressing Rac-dependent memory decay.

研究分野：神経生物学

キーワード：ショウジョウバエ 報酬記憶 罰記憶 相互抑制 キノコ体 扁桃体 ドーパミン 忘却

様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

ショウジョウバエにおいて、匂いとショ糖による連合学習（報酬学習）および匂いと電気ショックによる連合学習（忌避学習）は記憶研究のモデルとして長い歴史をもち、その嗅覚系3次神経であるキノコ体は、約2000の内在神経細胞（KCs）より構成され、その神経細胞の活動の組み合わせにより匂いを識別するとともに、匂い記憶において同時検出器として機能することが知られていた。報酬学習と忌避学習において、それぞれ固有のドーパミン神経群が強化子あるいは非条件刺激として機能することも知られていたが、その2、3年後に *Janelia Campus* の麻生らによって KCs の出力神経が全て同定され、かつそれらを人為的に操作することが可能な分子遺伝学的ツールも報告されるに至って、このパラダイムは真に一細胞レベルで解析できる記憶研究のモデル実験系となった。

2. 研究の目的

キノコ体 KCs は発生学、解剖学的に7種のサブタイプに分類され、それぞれ匂い記憶形成における特異的な機能が報告されている。本研究では最新の分子遺伝学ツールを用いて、KCs およびその出力神経群が匂い記憶形成における役割を詳細に検討し、相反する valence（報酬と罰）およびそれぞれの記憶のステージ（獲得、保持、想起）における機能を探り、valence と記憶形成のロジックを明らかにする。これに加えて KCs に記憶痕跡を探索とともに記憶の分子生物学的理解も深める。

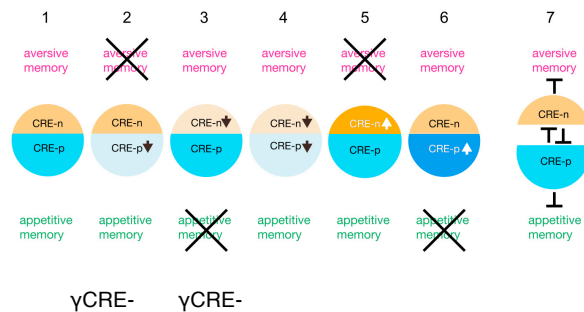
3. 研究の方法

予備実験で CRE 配列に依存した転写制御を指標として KCs をクラス分けすることにより valence に依存した KCs の新たな機能を見出したので、その詳細を明らかにする。そのために、神経細胞の出力を一過的に制御する分子遺伝学的手法や Ca²⁺イメージングを用いて昨日の解析を行う。同様に KCs に出力神経群（MBONs）の機能も調べる。また、KCs を解剖学的に単離し、transcriptome 解析を行い、特異的な発現遺伝子の中から記憶形成に機能する遺伝子を同定する。

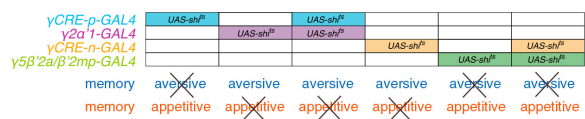
4. 研究成果

(1) KCs のサブタイプは相反する valence をコードしている

ショウジョウバエの匂い記憶実験系では2種の記憶、匂い（条件刺激）と正の非条件刺激である報酬刺激（ショ糖）との連合による報酬記憶及び匂いと負の非条件刺激である罰刺激（電気ショック）との連合による忌避記憶を調べることが可能である。この実験系を用いて転写因子 CREB (cAMP binding protein) の記憶形成における機能を調べるために CRE タンデム配列をシスエレメントとし GFP を発現したトランスジーンを導入して発現細胞を調べた。その結果、KCs の γ サブグループの3分の2程度の細胞に顕著な発現が見られたので γ CRE-p と名付けた。



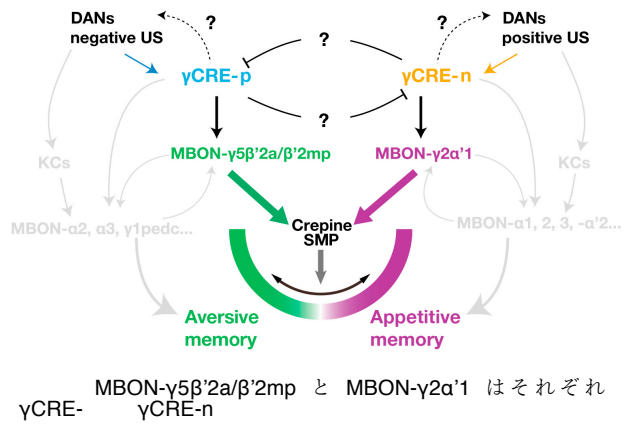
γ CRE-p の2時間忌避記憶における機能を調べると、記憶の獲得、保持、想起の全てのステージにその出力が必須であることがわかった。次に、 γ サブグループの中の CRE に応答しない細胞、 γ CRE-n を調べると、その出力は2時間忌避記憶の獲得、固定には必要とされないながら報酬記憶の獲得、固定及び想起の全てのステージに必要であることがわかった。 γ CRE-p の出力は報酬記憶には必要とされないが、人為的な活性化は報酬記憶の全てのステージを阻害する。一方、 γ CRE-n の人為的な活性化は忌避記憶の全てのステージを阻害する。 γ CRE-n の出力が報酬、忌避記憶双方の想起に必要である例外を除くと、 γ CRE-p は忌避記憶に必要で報酬記憶に阻害的に働き、 γ CRE-n は報酬記憶に必要で忌避記憶に阻害的に働く。 γ サブタイプ全体（ γ CRE-n と γ CRE-p を合わせた細胞種）を阻害しても忌避、報酬記憶の獲得、保持を阻害しない（図1）。このことから γ CRE-p は報酬記憶を、 γ CRE-n は忌避記憶を阻害しており、報酬記憶は γ CRE-n が γ CRE-p を抑制することにより、また忌避記憶は γ CRE-p が γ CRE-n を抑制することによりそれぞれの記憶を形成しているとの仮説を提唱するに至った。実際、光遺伝学実験により γ CRE-p と γ CRE-n は互いに抑制し合っていることが示唆された。さらに、KCs 上に直接シナプスを形成する MBONs として知られる一群の出力神経群の中の MBON- $\gamma 5\beta' 2\alpha/\beta' 2mp$ と MBON- $\gamma 2\alpha' 1$ がそれぞれ γ CRE-p と γ CRE-n の下流で働いていることがわかった（図2）。



MBON- $\gamma 5\beta' 2\alpha/\beta' 2mp$ と MBON- $\gamma 2\alpha' 1$ はそれぞれ γ CRE-p と γ CRE-n

さらに、KCs 上に直接シナプスを形成する MBONs として知られる一群の出力神経群の中の MBON- $\gamma 5\beta' 2\alpha/\beta' 2mp$ と MBON- $\gamma 2\alpha' 1$ がそれぞれ γ CRE-p と γ CRE-n の下流で働いていることがわかった（図2）。

KCsとMBONsの両者を同時に抑制し、記憶形性能を調べてみるとMBONsの抑制効果のみが表現型となる。 γ CRE-p が MBON- $\gamma 2\alpha' 1$ を、 γ CRE-nがMBON- $\gamma 5\beta' 2a/\beta' 2mp$ を抑制していると考えればこの回路機能を説明できる。しかし、光遺伝学的実験では抑制を観察することはできなかった。 γ CRE-pの下流にMBON- $\gamma 5\beta' 2a/\beta' 2mp$ が位置し、 γ CRE-nの下流にMBON- $\gamma 2\alpha' 1$ が位置して両MBONs間のバランスにより報酬・忌避記憶が形成されるといふ仮説を提唱した(図3)。

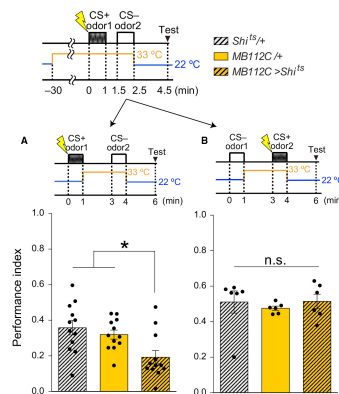


以上のことは KCs それ自身が valence をコードしていることを示している。そこで、匂いを提示している時に、US 無しに、 γ CRE-p を抑制または γ CRE-n を興奮させると短期の匂い報酬記憶が形成された。逆に、 γ CRE-p を興奮または γ CRE-n を抑制すると短期の匂い忌避記憶が形成された。以上のことは γ CRE-p と γ CRE-n は valence をコードして、相互に抑制しあっていることを再び示している。この両者を抑制するとどうなるであろうか。結果は個体の生理条件によって、空腹時に抑制するとその匂いは報酬記憶となり、飽食時には忌避記憶となった。

MBON- $\gamma 5\beta' 2a/\beta' 2mp$ と MBON- $\gamma 2\alpha' 1$ はそれぞれ γ CRE-p と γ CRE-n

(1)の図は Yamazaki et al. Cell Rep 22, 2346-2358. 2018 から引用。

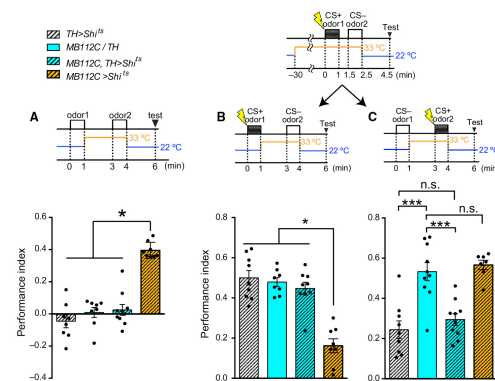
(2) ショウジョウバエをモデルに用いた匂い忌避学習のパラダイムでは匂い (CS+) を呈示している間に電気ショック (US) を与え、次に電気ショックなしに別の匂い (CS-) を呈示すると、CS-に比べてCS+の匂いを忌避する行動を記憶するようになる。この時に匂いを弁別するキノコ体KC細胞がCSとUSの同時検出器として働き、キノコ体出力神経群 (MBONs) の活性を制御することにより記憶を司っていると考えられている。またUSはドーパミン神経群 (DANs) によりキノコ体に伝達されると理解されている。



MBON- $\gamma 1pedc$ は CS-提示時に必要 (A) であるが CS+提示時には必要ない (B)。

短期忌避記憶を調べている過程で、MBONs に属する GABA 作動性 MBON- $\gamma 1pedc$ が、記憶の想起のみならず獲得にも必要であることがわかった。それは意外にも CS-を呈示している時であった(図4)。CS+を呈示している時にはこのようなことは起こらない。

MBON- $\gamma 1pedc$ を阻害するだけで短期忌避記憶が形成されることから、MBON- $\gamma 1pedc$ はUS非存在下で不用意な記憶が形成されることを抑制することが示唆された。この時に同時に DANs を抑制するとこの阻害から回復すること(図5)から、CS-を呈示している時にはMBON- $\gamma 1pedc$ が DANs の作用を抑制することが必要であることを示唆している。DANs はUSを仲介していることからCS+を呈示する時に必要であるが、それ以外にも外界及び生理学的な条件により様々に応答することが観察される。したがって、CS-を呈示している時にDANsが活性化されるとそれはUSと解釈され、CS+と干渉し、記憶の阻害が起こると考えられる。



MBON- $\gamma 1pedc$ を抑制すると US 非存在下でも忌避記憶が形成される (A)。CS-提示時に MBON- $\gamma 1pedc$ を抑制すると記憶阻害が起こるが同時に DANs も抑制すると記憶系性能が回復する (B)。CS+提示時には DANs のみが必要とされる (C)。

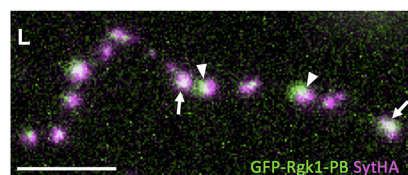
近年、KCs、MBONs と DANs からなる回路はコンパートメント構造をなしており、コンパートメントを単位としたマイクロサーキットが様々な機能を果たすことが示されている。そこで、ここで見られる短期記憶の制御が MBON- γ 1pedc に対応する DANs である PPL1- γ 1pedc に特異的なものであるか、操作する DANs の細胞を限定して記憶形成能を調べた。その結果、少なくとも PPL1- γ 1pedc と PPL1- γ 2 α '1 が含まれることがわかった。最近、DANs、KCs および MBONs 間の情報は双方向性で、これらの神経群は複雑なネットワークを形成していることがわかって来た。この結果もこの文脈で理解されるべきものの一つであるかもしれない。

(2)の図は Ueoka et al., 2017. FEBS Open Bio 7, 562-576. から引用

(3) KCs を単離し、トランスクリプトーム解析により、KCs に特異的に発現している遺伝子を探し、small GTPase family に属する RGK1 が KCs に特異的に蓄積していることを見出した。さらに、GFP と融合した RGK-1 を KCs で発現させ、シナプスのマーカーである synaptotagmin と共染色することにより、RGK1 がシナプスに局在していることが示された (図 6)。

この遺伝子の欠失変異を作成し、3 時間匂い忌避記憶を調べたところ、記憶の低下が見られ、それは全長 RGK1cDNA を成虫の KCs で発現させることによって回復したのみならず対照に比べてスコアの上昇も見られた。このことから RGK1 は 3 時間匂い忌避記憶の形成に必要であると結論づけた。

RGK1 の機能を調べるために欠失変異を作成した。C-末を欠失した RGK1 (GTPase ドメインを欠失) は RGK1 変異の 3 時間記憶阻害をレスキューできなかったが N-末を欠失した RGK1 (機能未知の保存された部位を欠失) はレスキューすることができた。3 時間記憶は安定な記憶成分 (麻酔耐性記憶 ARM、コールドショック耐性) と不安定な記憶成分 ASM からなることが知られている。コールドショック条件下で実験を行うと、全長 cDNA のみが記憶形成をレスキューできた。



以上のことから ASM 形成には N-末は不要であるが、ARM 形成には必要であることが示された。

rutabaga (rut) は ASM に dunce (dnc) は ARM に機能することが知られているので、RGK1 との二重変異を調べた。コールドショックでは rgk1 変異は dnc とともに rut とともに有意な差は見られなかった。dnc あるいは rut との二重変異では、各々の単独の変異に比べて有意にスコアは低下した。以上のことから rgk1 は ARM と ASM の両方に必要であると考えられる。

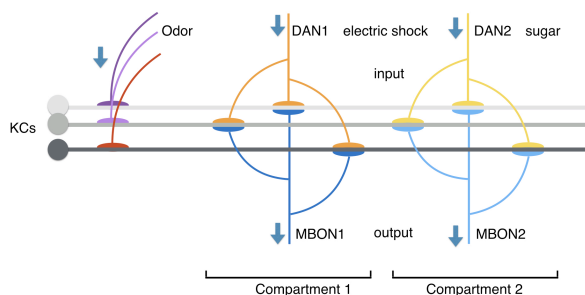
Small GTPase である Rac は、ASM の忘却を促進すること、Rac と RGK1 は細胞骨格形成を制御することが知られていることから忘却における Rgk1 の関与を探った。KCs に Rac の構成的活性型を発現させると忘却により記憶のスコアが低下するが、この時に同時に Rgk1 を発現させると記憶は回復する。また、Rac の構成的活性型による記憶スコアの低下は rgk1 を 1 コピー覗くことによってさらに低下する。以上のことから RGK1 の ASM における機能の少なくとも 1 つは Rac 依存の忘却を制御することにあると結論づけた。

(3) の図は Murakami et al., J. Neurosci., 2017, 37, 5496-5510. からの引用。

(4) 現在、ショウジョウバエの匂い記憶研究はコンパートメント仮説が広く受け入れられている。少数の細胞からなる DANs (ドーパミン作動性神経) は KCs 軸索のある決まった領域にシナプスを作る。そして、その領域に対応する MBONs もシナプスを形成する (図 7)。

この領域はコンパートメントとよばれ、KCs の情報が DANs による修飾を受け、対になった MBONs によって読み出されるというマイクロサーキットの機能を想定したものである。例えば同一の KCs 上のコンパートメントであっても DANs に依存して、正あるいは負の valence の入力

を受けることが考えられ、多くの実験結果が匂い記憶形成におけるコンパートメント仮説を支持している。これに対して本研究は KCs 自体も valence をコードしていることを明らかにしたものである。事実、当該 KCs を抑制あるいは興奮させることが US として機能することを示した。最近、マウスの扁桃体の BLA に正と負の valence を担う 2 種の神経の存在が示され (Kim et al., Nature neurosci., 2016, 12, 1636-1646.)、この機構は進化上保存された根源的なものであることが示唆される。今後、本研究の成果をコンパートメント仮説と統合するモデルが必要となる。また近年の研究では情報は DANs>KCs>MBONs と一方向性に流れるだけでなく、各階層間での



フィードバックを含む複雑な回路の存在が示唆されている。

記憶獲得時にドーパミンが強化子として機能することは広く受け入れられている。本研究では、CS+提示のみならずCS-提示時においてもドーパミンが（実験的にUSを提示することがなくても）強化子として機能するポテンシャルがあり、MBONsがそのことを抑制している新たな機構を示すことができた。MBONsがDANsを抑制する例が後に、長期記憶でも示された(Pavlovsky et al., Current Biology, 2018, 28, 1-11.)

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 7 件)

- ① [Yamazaki D](#), [Hiroi M](#), [Abe T](#), Shimizu K, Minami-Ohtsubo M, Maeyama Y, Horiuchi J, [*Tabata T](#). Two parallel pathways assign opposing odor valences during *Drosophila* memory formation. Cell Rep. 査読有、2018、22(9):2346-2358. DOI:10.1016/j.celrep.
- ② [Murakami S](#), Minami-Ohtsubo M, Nakato R, Shirahige K [*Tabata T](#). Two components of aversive memory in *Drosophila*, anesthesia-sensitive and anesthesia-resistant memory, require distinct domains within the Rgk1 small GTPase. J. Neurosci. 査読有、2017、37(22):5496-5510. DOI:10.1523/JNEUROSCI.3648-16.2017
- ③ Ueoka Y, [Hiroi M](#), [Abe T](#), [*Tabata T](#). Suppression of a single pair of mushroom body output neurons in *Drosophila* triggers aversive associations. FEBS openbio, 査読有、2017、7(4):562-576. DOI:10.1002/2211-5463.12203
- ④ Nitta Y, [Yamazaki D](#), Sugie A, [Hiroi M](#), [*Tabata T](#). DISCO Interacting Protein 2 regulates axonal bifurcation and guidance of *Drosophila* mushroom body neurons. Dev Biol. 査読有、2016、421(2):233-244. DOI:10.1016/j.ydbio.
- ⑤ Shin-Ichiro T, Kazushige T, [Aki E](#). Modification of Male Courtship Motivation by Olfactory Habituation via the GABAA Receptor in *Drosophila Melanogaster*. PLoS One, 査読有、2015、10(8), e0135186 DOI:10.1371/journal.pone.0135186
- ⑥ [Abe T](#), [Yamazaki D](#), [Murakami S](#), [Hiroi M](#), Nitta Y, Maeyama Y, [*Tabata T](#). The NAV2 homolog Sickie regulates F-actin-mediated axonal growth in *Drosophila* mushroom body neurons via the non-canonical Rac-Cofilin pathway. Development. 査読有、2014、141(24):4716-28. DOI:10.1242/dev.113308
- ⑦ [Hiroi M](#), Ohkura M, Nakai J, Masuda N, Hashimoto K, Inoue K, Fiala A, [*Tabata T](#). Principal component analysis of odor coding at the level of third-order olfactory neurons in *Drosophila*. Genes Cells. 査読有 2013 18(12):1070-81. DOI:10.1111/gtc.12094

[学会発表] (計 37 件)

- ① 清水一道「A Population of Projection Neurons that Inhibits the Lateral Horn but Excites the Antennal Lobe in *Drosophila*。」AChemS 2018. 2018 年
- ② [山崎大介](#)、[廣井誠](#)、[阿部崇志](#)、清水一道、[多羽田哲也](#)「ショウジョウバエの嗅覚記憶形成における罰情報経路と報酬情報経路の協働性」第 41 回日本分子生物学会年会 2018 年
- ③ [山崎大介](#)「ショウジョウバエ嗅覚連合記憶における価値情報の維持機構」第 40 回日本分子生物学会年会、2017 年
- ④ [廣井誠](#)「Functional imaging of the extrinsic neurons of the mushroom body in *Drosophila*」日本比較生理生化学会第 39 回大会、2017 年
- ⑤ [山崎大介](#)「Olfactory valence in *Drosophila*」第 10 回分子高次機能研究会、2017 年
- ⑥ [Daisuke Yamazaki](#), [Makoto Hiroi](#), [Takashi Abe](#), Yuko Maeyama, Maki M Ohtsubo, [Tetsuya Tabata](#)「Two parallel pathways assigning opposite odor valences in *Drosophila* olfactory memory.」Structure and Function of the Insect Mushroom Body. 2017 年
- ⑦ [Daisuke Yamazaki](#), [Makoto Hiroi](#), Maki M Ohtsubo, Yuko Maeyama, [Tetsuya Tabata](#).「Bidirectional switch of disinhibition for differentiating positive and negative associations.」第 39 回日本神経科学大会、2016 年
- ⑧ [村上智史](#)「olfactory aversive memory, gene expression, smallGTPase」第 9 回分子高次機能研究会、2016 年
- ⑨ [江島亜樹](#)、東原和成「Plastic control of pheromone sensitivity and male reproductive performance」XXV International Congress of Entomology「Molecular basis of insect learning and behavior」、2016 年
- ⑩ [江島亜樹](#)「～可塑性を生み出す情報統合機構～背景依存的・経験依存的なショウジョウバエ求愛行動制御機構」比較動物学と現象数学から考える「海の霊長類」の知の表現法、2016 年
- ⑪ [山崎大介](#)「記憶形成による匂い情報への価値変化を規定する双方向回路の同定」包括脳ネットワーク冬のシンポジウム、2015 年
- ⑫ [村上智史](#)「rgk1, a small GTPase of REM family, regulates olfactory memory maintenance possibly by counteracting Rac-dependent forgetting process.」第 38 回日本分子生物学会 2015 年

- ⑬ 山崎大介「記憶形成による匂い情報への価値変化を規定する双方向回路の同定」第38回日本分子生物学会年会、2015年
- ⑭ 廣井誠、多羽田哲也「ショウジョウバエ嗅覚連合学習における3次及び4次神経の細胞集団応答解析」第3回ケモビ研究会、2015年
- ⑮ 山崎大介「報酬記憶と罰記憶を切り替える双方向性脱抑制スイッチ」第8回分子高次機能研究会」2015年
- ⑯ 廣井誠「Functional imaging of the third-order olfactory neurons Kenyon cells in the mushroom body of Drosophila.」第13回国際シンポジウム「嗅覚味覚の分子神経機構」(国際学会)、2015年
- ⑰ 江島亜樹、橘真一郎、東原和成「Modification of Male Courtship Motivation by Olfactory Habituation via the GABAA Receptor in Drosophila.」Neurobiology of Drosophila 2015 (国際学会)、2015年
- ⑱ 江島亜樹、橘真一郎、東原和成「ショウジョウバエの匂い馴化：性フェロモン受容の可塑的制御機構」日本味と匂学会第49回大会、2015年
- ⑲ 廣井誠、多羽田哲也「Functional imaging of the third-order olfactory neurons Kenyon cells in the mushroom body of Drosophila」14th European Symposium for Insect Taste and Olfaction (ESITO) (国際学会) 2015年
- ⑳ 廣井誠、多羽田哲也「ショウジョウバエのキノコ体軸索部における匂い情報受容の定量的解析、記憶のメカニズムを理解する一数理解析からのアプローチ」数理シンポジウム、2015年
- ㉑ 山崎大介「CREB レポーター陽性・陰性細胞の記憶における役割」第38回日本神経科学学会大会 (国際学会) 2015年
- ㉒ 多羽田哲也、阿部崇志、上岡雄太郎、廣井誠「ショウジョウバエ3次嗅覚神経の機能イメージング -- 嗅覚コードと嗅覚記憶をめぐって」第38回日本神経科学学会大会シンポジウム 2015年
- ㉓ 阿部崇志、山崎大介、村上智史、廣井誠、新田陽平、前山有子、多羽田哲也「The NAV2 homolog Sickie regulates F-actin-mediated axonal growth in Drosophila mushroom body neurons via the non-canonical Rac-Cofilin pathway.」2015 Annual Drosophila Research Conference. (国際学会) 2015年
- ㉔ 橘真一郎、東原和成、江島亜樹「ライバルは気にしない：嗅覚系フェロモン馴化と求愛意欲」日本動物行動学会第33回大会 2014年
- ㉕ 江島亜樹「ショウジョウバエの目から：モデル動物の比較行動学」日本動物行動学会第33回大会 2014年
- ㉖ hin-Ichiro Tachibana, Kazushige Touhara, Aki Ejima, 「Plastic control of olfactory pheromone coding for decent courtship decision in Drosophila.」Cold Spring Harbor Asia meeting, Neurobiology: Diverse Species and Conserved (国際学会) 2014年
- ㉗ Satoshi Murakami, Maki Minami, Ryuichiro Nakato, Katsuhiko Shirahige, Tetsuya Tabata, 「A mushroom-body-specific small GTPase Rgk1 regulates the anesthesia-resistant component of Drosophila olfactory memory.」第37回日本神経科学大会 2014年
- ㉘ 廣井誠、多羽田哲也「キイロショウジョウバエ嗅覚記憶中枢における匂い応答のライブイメージング解析」第37回日本神経科学大会 2014年
- ㉙ 上岡雄太郎、山崎大介、市之瀬敏晴、大坪真樹、廣井誠、多羽田哲也「CREB レポーターを用いたショウジョウバエ嗅覚記憶に関わる神経の解析」第37回日本神経科学大会 2014年
- ㉚ 阿部崇志、山崎大介、村上智史、廣井誠、新田陽平、前山有子、多羽田哲也「Sickie, a human MAP Nav2 homolog, facilitates F-actin-mediated axonal growth in Drosophila MB neurons by relaying non-canonical Rac signaling to the Cofilin pathway.」第11回日本ショウジョウバエ研究会 2014年
- ㉛ Daisuke Yamazaki, Makoto Hiroi, Maki Ohtsubo-minami, Tetsuya Tabata, 「Genetic dissection of the mushroom bodies by CREB reporter flies that causes unique phenotypes in aversive olfactory memory.」79th CSHL Symposium (国際学会) 2014年
- ㉜ Aki Ejima 「ショウジョウバエの匂い馴化：性フェロモン受容の可塑的制御機構」第58回日本応用動物昆虫学会大会 2014年
- ㉝ Satoshi Murakami, Maki Minami, Ryuichiro Nakato, Katsuhiko Shirahige, Tetsuya Tabata, 「The requirement of a mushroom-body-specific RGK family protein in Drosophila olfactory memory retention.」第36回日本分子生物学会年会 2013年
- ㉞ Hiroi M, Ohkura M, Nakai J, Masuda N, Hashimoto K, Inoue K, Fiala A, Tabata T, 「Principal component analysis of odor coding at the level of third order olfactory neurons in Drosophila.」第36回日本分子生物学会年会 2013年
- ㉟ Daisuke Yamazaki 「Functional analyses of CREB reporter-positive mushroom body neurons in middle- and long-term memory in Drosophila.」第36回日本分子生物学会年会 2013年
- ㊱ Aki Ejima 「揮発性メスフェロモン成分の同定」第六回分子高次機能研究会 2013年
- ㊲ Satoshi Murakami, Maki Minami, Ryuichiro Nakato, Katsuhiko Shirahige, Tetsuya Tabata, 「The requirement of a mushroom-body-specific RGK family protein in Drosophila olfactory memory Retention.平成25年度『包括型脳科学研究推進支援ネットワーク』夏のワークショップ 2013年

6. 研究組織

(1)研究分担者

研究分担者氏名：江島 亜樹

ローマ字氏名：(EJIMA, aki)

所属研究機関名：東京大学

部局名：農学生命科学研究科

職名：特任講師

研究者番号 (8桁)：00548571

研究分担者氏名：山崎 大介

ローマ字氏名：(YAMAZAKI, daisuke)

所属研究機関名：東京大学

部局名：定量生命科学研究所

職名：助教

研究者番号 (8桁)：80588377

研究分担者氏名：廣井 誠

ローマ字氏名：(HIROI, makoto)

所属研究機関名：東京大学

部局名：定量生命科学研究所

職名：助教

研究者番号 (8桁)：80597831

研究分担者氏名：阿部 崇志

ローマ字氏名：(ABE, takashi)

所属研究機関名：東京大学

部局名：定量生命科学研究所

職名：助教

研究者番号 (8桁)：70756824

研究分担者氏名：村上 智史

ローマ字氏名：(MURAKAMI, satoshi)

所属研究機関名：東京大学

部局名：分子細胞生物学研究所

職名：助教

研究者番号 (8桁)：10463902

(2)研究協力者

研究協力者氏名：

ローマ字氏名：