

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 2 年 6 月 9 日現在

機関番号：14401

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17H04014

研究課題名(和文) スパイン基部括約調節による神経情報伝達制御機構のナノオプティクスの検討

研究課題名(英文) Studies on a novel regulatory mechanisms for neurotransmission through controlling the morphology of spine neck

研究代表者

佐藤 真 (SATO, MAKOTO)

大阪大学・連合小児発達学研究所・教授

研究者番号：10222019

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,800,000円

研究成果の概要(和文)：学習の細胞基盤の一つはシナプス後部位のスパインの形態変化である。今回、FIB-SEM法を用いて、スパイン頸部を3次元再構築し観察した。その結果、従来頸部が頭部と同じ程度の径を持つとされるスパインの多くは、実は異なる方向から観察すると頸部が細いタイプであった。これは、従来のスパイン形態分類比率の常識を覆すものであり、スパイン基部(頸部)の形態が従来の想定よりも細いことを意味した。スパイン基部は樹状突起とスパイン頭部間の受容体分子の通り道であるため、その形態制御が神経情報伝達の効率に重要であるとの可能性が示唆された。あわせてPhldb2, LUZP1がスパイン内で機能制御にあずかることを示した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

後シナプス側であるスパインの形態変化は、学習の細胞基盤の一つである。しかし必ずしもその形態が正確に評価できていなかった。そこで、FIB-SEMを用いて、スパインの形態の正確な評価を試みた。結果、従来スパインの頸部が太くstubby型と考えられていたスパインのほとんどが、別角度からの観察では頸部の細いマッシュルーム型であった。また、頸部は従来考えられていたより細く、樹状突起とスパイン頭部との間を行き来する受容体にとり、頸部が律速部位となりうること、つまり、シナプス可塑性の一つの制御部位である可能性が考えられた。

研究成果の概要(英文)：Learning induces morphological changes of the postsynaptic spines. However, 3D structure of the spine has not been intensively investigated. We here study the fine 3D structure of spines of hippocampal neurons by reconstructing the whole spine images using FIB-SEM. FIB-SEM allows us to examine the whole structure of the spine at high resolution. Unexpectedly, most stubby type spines, of which neck widths appeared to be as wide as the head diameters, belonged to the mushroom type; their neck widths were much narrow when they were observed from the different angles. This indicates that most necks of the spines are narrower compared to the heads, suggesting that the spine neck works as the limiting region for the receptor transports between the dendritic shafts and the spine heads where synaptic transmission occurs.

研究分野：解剖学、神経科学

キーワード：細胞機能形態学 解剖学 神経科学 脳・神経

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

(1) 筋細胞では収縮の方向(筋細胞の配置)がその機能に重要である。例えば、瞳孔散大筋は瞳孔の周に直行して(中心から法線方向に)走り、瞳孔括約筋は瞳孔の周に沿って(接線方向に)走るが、この異なる走行ゆえに、同じ筋肉の収縮であっても、正反対の働き、すなわちそれぞれ光量などに応じて瞳孔を拡げる、閉じるという働きを担う。

我々は、神経系の形成時に神経細胞移動に働く新規分子 Filip (Filamin A interacting protein) を同定し、その研究過程で、同分子がアクチン結合蛋白質フィラミン A およびミオシン II に結合し機能すること、またスパインに局在し神経情報伝達に関わることを明らかとしてきた(Nagano et al. *Nat. Cell Biol.*, 2002 (*Nature Reviews Mol. Cell Biol.* 3:472, 2002 の *Highlights* 欄で紹介); Nagano et al., *J. Neurosci.*, 2004 (発刊号ハイライトペーパーに選出); Takabayashi et al., *J. Biol. Chem.*, 2010; Yagi et al., *Sci. Rep.* 2014; Yagi et al., *Neurosci. Lett.* 2016)。さらには、同分子およびその類縁分子がそれぞれ統合失調症や発達障害の発症や病態に密接に関わる事が報告されており (Voineagu et al., *Nature*, 2011; Gulsner et al., *Cell*, 2013) これらの疾患と脳の形成異常を伴う疾病との関連も研究してきた (Okamoto et al., *J. Neurosci.*, 2015; Toba et al., *Sci. Rep.*, 2013; Yamada et al., *Nat. Med.*, 2009)。

これらの、特にスパインでのミオシン II と共に果たす役割の解明の研究過程で、スパイン基部の形が動的に変化すること、さらにはスパイン基部でのアクチン線維の走行に、非常におおまかだが、二種類の様式があることを見出した。すなわち、基部からスパイン頭部~シナプス面に、いわば縦方向(長軸方向)に伸びる線維群と基部を輪状に走る線維群である。そのため、従来ほとんど顧みられなかったスパインと樹状突起の接合部(スパインをシナプス面のあるスパイン上部を頭、樹状突起側の基部を首(頸部)に例えると、その基部(頸部))が重要な役割を担っている可能性、すなわちこれらアクチン線維が、その走行から、ミオシン II とともに瞳孔における括約筋のような働きに関わるとの仮説を立てた。

アクチン線維はアクチン結合蛋白質ミオシンとともに細胞内では収縮装置として働く。すなわち、ミオシンはアクチンに結合し ATP の加水分解活性を有するドメイン(ミオシンヘッドドメイン)を N 端側に持つが、ATP の加水分解でエネルギーを得て、ミオシンはアクチン線維上を移動する。このことで、アクチン線維間が短くなり、結果として線維の収縮が起こる。神経細胞では、非筋肉型タイプ II ミオシン(ミオシン II)が働くが、それらは、両端にミオシンヘッドドメインを有し、両端それぞれでアクチン線維と結合し、ATP 加水分解により両端に結合したアクチン線維同士を近づけることができる。この作用により、非筋肉型ミオシン II は、細胞の様々な活動に応じて、細胞形態の調節を司る。成熟したスパインの形はマッシュルームに例えられることも多い。ミオシン IIb はその基部(頸部)に多く局在した。そして、ミオシン IIb の働きを抑制するとスパインの形態は首が長くなった。興味深いことに、シナプス(スパイン)での長期増強には非筋肉型ミオシン IIb の働きが重要な役割を担うことが報告されている (Ryu et al., *Neuron*, 2006; Rex et al., *Neuron*, 2010; Hodges et al., *PLoS ONE*, 2011)。しかしながら、神経情報伝達に対してのスパインの形態、特にその基部の構造と役割は、あまり顧みられてこなかった。さらに、スパイン形態の解析に、簡便さからか、近年はラピッドゴルジ法が用いられることも多いが、同法による処理では組織が膨張するためか、少なくとも我々の経験では、基部の形態がわかりにくいきらいがある。

2. 研究の目的

スパイン基部の形態による、神経情報伝達機能制御という新たなコンセプトの確立を目指す。

そのために、まずスパイン基部の評価法の確立を目指す。そして、スパインにおけるミオシン II とアクチンの関係性について検討を進める。

3. 研究の方法

研究期間中、特に次の点に注力し、研究を進めた。

(1) スパイン基部形態の観察法の確立

スパインの形態研究において、通常の GFP (Green Fluorescent protein) 発現遺伝子の導入によるスパインの可視化では、例えば培養神経細胞の観察を行う場合、遺伝子導入される細胞が多くなりがちである。そのため、特定の神経細胞のスパイン像を一本の樹状突起にわたって観察することが困難である。ところが、導入遺伝子の濃度を下げると、蛍光強度が落ちがちであり、十分な観察が難しい。そこで、今回、新たに細胞ごとの蛍光強度を落とすことなく、低頻度に細胞を標識できる方法を開発する。これは光学顕微鏡でのスパイン観察に重要な手法となる。

また、スパインの可視化に近年用いられることの多いラピッドゴルジ法では、必ずしもその形態が正確には再現できない(細胞がやや膨隆するため、スパインのうち、stubby 型の割合が高くなる可能性がある)。一方、旧来の電子顕微鏡での観察像からスパインを再構築する方法は、同一スパインの時間を追っての観察ができず、手技が煩雑である。さらに、超薄切片とはいえ、一枚の厚さが厚く、極小のスパインの頸部の正確な 3 次元再構築は困難であった。そこで、スパインの 3 次元構造の正確な観察を目指し、表面を薄くそぎ取るため、結果として大変薄い超薄切片と同等の観察が可能となる集束イオンビーム走査電子顕微鏡(略称:FIB-SEM)を用いてのスパイン形態の研究を進める。

(2) シナプスでの情報伝達を担う分子のスパイン移入および移出の動態観察法の確立

(3) スパインにおけるミオシン II の制御についての検討

ミオシン II に結合する、FILIP 類似の分子である LUZP1 を用いて、スパインでのミオシン II 制御の分子機構について、解析を進める。

(4) in vivo での意義についての検討

4. 研究成果

(1) スパイン基部形態の観察法の確立

まず、細胞ごとの蛍光強度を落とすことなく、低頻度に細胞を標識する方法を確立した。ドライバーから発現する Cre に依存的に Cre の発現を増幅する新規のベクター pCAGGS-DIO-iCre を開発し、これを pCAGGS-loxP-stop-loxP-EGFP ベクターと同時に神経細胞に導入した。その結果、軸索構造を低頻度にかつそれぞれは非常に明瞭に可視化することに成功した。この方法については、すでに投稿した(Oka et al., submitted)。ただし、大阪大学に設置された超高压電子顕微鏡での観察を予定していたが、大阪北部地震で機器が損壊し、その後修理中のため、令和 2 年 3 月までには実現できなかった。

電子顕微鏡での観察においては、大きな成果が得られた。今回、FIB-SEM 法を用いて、スパイン頸部を 3 次元再構築し観察したが、その結果、従来頸部が頭部と同じ程度の径を持つとされるスパインの多くは、実は異なる方向から観察すると頸部が細いタイプであった。これは、従来のスパイン形態分類比率の常識を覆すものであり、スパイン基部(頸部)の形態が従来の想定よりも細いことを意味した。また、stubby 型と称される、スパイン頸部と頭部の径がほぼ同じスパインが、実は想定よりも大変少ないことも判明した。スパイン基部は樹状突起とスパイン頭部間の受容体分子の通り道であるため、その形態制御が神経情報伝達の効率に重要であるとの可能性

が示唆された。

(2) シナプスでの情報伝達を担う分子のスパイン移入および移出の動態観察法の確立

興奮性シナプスでの神経情報伝達にはグルタミン酸受容体(群)が重要な役割を担う。スパインから樹状突起への移入、もしくは樹状突起からスパインへ移出する分子の可視化を FRAP 法(光褪色後蛍光回復法)もしくは Photo-activation 法(光活性化法)にて検討した。そして、我々は、スパイン 樹状突起間 の分子移動に、フォスファチジルイノシトール3リン酸が重要な役割を担うこと、その際、フォスファチジルイノシトール3リン酸に、高い感受性で結合する特定の分子 Phldb2 が重要であることを見出した。グルタミン酸受容体のサブユニットに加え、Phldb2 の動態(移動速度)およびスパインの形態について検討し、論文として公表した(Xie et al., 2019)。

(3) スパインにおけるミオシン II の制御についての検討

我々が長年研究している Filip は基部を含むスパインに局在し、ミオシン II に強く結合し、その働きを阻害する。但し、海馬には発現していない。我々は、研究の過程で、Filip 類似で、やはりミオシン II に強く結合し、その活性(ATPase 活性)を阻害する働きのある分子 LUZP1(Leucine zipper protein-1)を同定した。さらに LUZP1 に結合する数種類の分子を同定し、これら分子とミオシン II の競合により、LUZP1-ミオシン II の機能が制御される可能性を見出した(Kuroda et al., 論文準備中)。

(4) in vivo での意義についての検討

LUZP1 および Phldb2 についてノックアウトマウス等を作成し、in vivo でのスパインの様子を検討した。特に、Phldb2 において、シナプス面での受容体動態に関わることを見出し、機能への関与が示唆された(Xie et al., 2019)。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計7件（うち査読付論文 7件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Kensuke Matsumura, et al.	4. 巻 11
2. 論文標題 Pathogenic POGZ mutation causes impaired cortical development and reversible autism-like phenotypes.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nat Commun	6. 最初と最後の頁 859
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41467-020-14697-z	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 Matsumura K., Baba M., Nagayasu K., Yamamoto K., Kondo M., Kitagawa K., Takemoto T., Seiriki K., Kasai A., Ago Y., Hayata-Takano A., Shintani N., Kuriu T., Iguchi T., Sato M., Takuma K., Hashimoto R., Hashimoto H., Nakazawa T.	4. 巻 519
2. 論文標題 Autism-associated protein kinase D2 regulates embryonic cortical neuron development.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Biochem Bioph Res Co	6. 最初と最後の頁 626-632
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.bbrc.2019.09.048	査読の有無 有
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 Tiong S.Y.X., Oka Y., Sasaki T., Taniguchi M., Doi M., Akiyama H., Sato M.	4. 巻 13
2. 論文標題 Kcnab1 is expressed in subplate neurons with unilateral long-range inter-areal projections.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Front Neuroanat	6. 最初と最後の頁 39
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fnana.2019.00039	査読の有無 有
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 Xie Min-Jue, Ishikawa Yasuyuki, Yagi Hideshi, Iguchi Tokuichi, Oka Yuichiro, Kuroda Kazuki, Iwata Keiko, Kiyonari Hiroshi, Matsuda Shinji, Matsuzaki Hideo, Yuzaki Michisuke, Fukazawa Yugo, Sato Makoto	4. 巻 9
2. 論文標題 PIP3-Phldb2 is crucial for LTP regulating synaptic NMDA and AMPA receptor density and PSD95 turnover	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 4305
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） https://doi.org/10.1038/s41598-019-40838-6	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 Yagi Hideshi, Takabayashi Tetsuji, Xie Min-Jue, Kuroda Kazuki, Sato Makoto	4. 巻 12(2)
2. 論文標題 Subcellular distribution of non-muscle myosin IIb is controlled by FILIP through Hsc70	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 PLoS ONE	6. 最初と最後の頁 e0172257
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0172257	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 Zhong, F.-F., Wu, C.-L., Zhang, Y.-X., Sun, X.-F., Xie, M.-J., Sato, M	4. 巻 10(4)
2. 論文標題 Effects of Buyang Huanwu decoction combined with edaravone on mitochondrial apoptotic pathway of nerve cells in mice with cerebral ischemia-reperfusion injury	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Int. J. Clin. Exp. Med	6. 最初と最後の頁 6749-6755
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
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 Kumamoto Kanako, Iguchi Tokuichi, Ishida Ryuichi, Uemura Takuya, Sato Makoto, Hirotsune Shinji	4. 巻 6
2. 論文標題 Developmental downregulation of LIS1 expression limits axonal extension and allows axon pruning	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Biology Open	6. 最初と最後の頁 1041-1055
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/bio.025999	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 -

〔学会発表〕 計31件 (うち招待講演 4件 / うち国際学会 4件)

1. 発表者名 Yuichiro Oka, Sheena Y. X. Tiong, Tatsuya Sasaki, Miyuki Doi, Manabu Taniguchi, Makoto Sato
2. 発表標題 Kcnab1 is an early marker for subplate of the mouse cerebral cortex and expressed in cortico-cortical projection neurons in layer 6b
3. 学会等名 第42回日本神経学会大会 / 第62回日本神経化学大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Mai Q Nguyen, Tokuichi Iguchi, Misato Yasumura, Makoto Sato
2. 発表標題 LAR-RPTPs dimer formation: a potential key-step in the receptors activation control
3. 学会等名 第42回日本神経学会大会/第62回日本神経化学大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 岡 雄一郎、土井 美幸、谷口 学、猪口 徳一、佐藤 真
2. 発表標題 単一大脳皮質2/3層ニューロンによる長連合性および交連性回路の形成過程の解析
3. 学会等名 第46回日本脳科学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 三田村耕平、猪口徳一、安村美里、岡雄一郎、黒田一樹、謝敏カク、Ruwaida Elhanbaly、深澤有吾、佐藤真
2. 発表標題 FIB-SEMを用いたPSD陽性樹状突起スパイン形態の解析
3. 学会等名 第95回 日本解剖学会近畿支部学術集会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Makoto Sato
2. 発表標題 Neocortical neurons develop neuronal circuits for cooperative tasks by multiple-targeting with collateral formation.
3. 学会等名 第2回 OIST-OU Joint Symposium
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Oka Yuichiro, Tiong Sheena Y.X., Yahaya Murtala Hamza, Sasaki Tatsuya, Doi Miyuki, Yasumura Misato, Taniguchi Manabu, Sato Makoto.
2. 発表標題 An early subplate marker Kcnab1 is expressed in cortico-cortical projection neurons in layer 6b in the mouse neocortex.
3. 学会等名 第125回日本解剖学会総会・全国学術集会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 土井美幸、岡雄一郎、佐藤真
2. 発表標題 発達段階の大脳新皮質において、Hs d11b1発現領域は一時的に拡大する
3. 学会等名 第125回日本解剖学会総会・全国学術集会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Yuichiro Oka, Yuka Lin, Sheena Y.X. Tiong, Tatsuya Sasaki, Miyuki Doi, Tokuichi Iguchi, Makoto Sato
2. 発表標題 Long associational projections of Plxnd1-expressing cortical neurons are formed by interstitial collaterals from the callosally-projecting primary axonal shaft
3. 学会等名 22nd Biennial Meeting of the International Society for Developmental Neuroscience (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Yuichiro Oka, Yuka Lin, Sheena Y.X. Tiong, Tatsuya Sasaki, Miyuki Doi, Tokuichi Iguchi, Makoto Sato
2. 発表標題 Elevated extension speed for a selected long associational collateral of a single cortical dual-projection neuron
3. 学会等名 2018 Joint Meeting between The Neurodevelopmental Biology Section of The Korean Society for Molecular and Cellular Biology and Japanese Developmental Neuroscientist (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Sheena Tiong, Yuichiro Oka, Tatsuya Sasaki, Makoto Sato
2. 発表標題 Potassium channel subunit Kcnab1 is expressed in cortical layer 6b long-range corticocortical projection neurons
3. 学会等名 11th FENS Forum of Neuroscience (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Makoto Sato
2. 発表標題 Faster extension for a predetermined associational collateral of a cortical dual-projection neuron
3. 学会等名 THE 5TH INTERNATIONAL ANATOMICAL SCIENCES AND CELL BIOLOGY CONFERENCE Malaysia (招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 岡雄一郎, 林由佳, Sheena Y. X. Tiong, 佐々木達也, 土井美幸, 猪口徳一, 佐藤真
2. 発表標題 単一皮質ニューロンは軸索毎に異なる伸長速度により複数領野へ同調的に投射する
3. 学会等名 第41回日本神経科学大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 林由佳, 岡雄一郎, 佐藤真
2. 発表標題 パレル皮質におけるP1xnd1発現第5a層ニューロンの軸索伸展様式の解析
3. 学会等名 第41回日本神経科学大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 安村美里, 猪口徳一, Nguyen Quynh Mai, 三田村耕平, 吉田知之, 佐藤真
2. 発表標題 受容体型チロシンフォスファターゼを介した軸索側枝形成の分子機構の解析
3. 学会等名 第41回日本神経科学大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Hideshi Yagi (八木 秀司)、佐藤 真
2. 発表標題 Regulation of intra-spine distribution of myosin is associated with morphology of spine
3. 学会等名 第61回日本神経化学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 服部美咲, 谷口学, 岡雄一郎, 佐藤真
2. 発表標題 Fork cell-like neurons in the mouse insular cortex
3. 学会等名 第61回日本神経化学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 安村美里, 猪口徳一, Nguyen Quynh Mai, 三田村耕平, 吉田知之, 佐藤真
2. 発表標題 受容体型チロシン脱リン酸化酵素を介した皮質脊髄路軸索側枝形成の分子機構の解析
3. 学会等名 第92回日本薬理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 猪口 徳一、安村 美里、Nguyen Quynh Mai、三田村 耕平、吉田 知之、岡 雄一郎、佐藤 真
2. 発表標題 脳内局所環境感知を担う受容体による軸索側枝制御機構
3. 学会等名 第124回日本解剖学会総会・全国学術集会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Nguyen Quynh Mai, 猪口 徳一, 佐藤 真
2. 発表標題 Analysis of The Molecular Mechanism for Corticospinal Tract Collateralization
3. 学会等名 第64回日本生化学会近畿支部例会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 張 永欣, 岡 雄一郎, 佐藤 真
2. 発表標題 Molecular characterisation and axon projection pattern of deep cortical layer 6 neurons in mouse
3. 学会等名 第64回日本生化学会近畿支部例会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Y. Oka, Y. Lin, M. Hattori, S.Y.X. Tiong, M. Doi, T. Iguchi, M. Sato
2. 発表標題 Developmental analysis of the inter-areal connections from cortical neurons in different layers
3. 学会等名 第40回日本神経科学大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 T. Iguchi, M. Omi, Y. Oka, M. Sato
2. 発表標題 Antero-posterior organization of pontine nuclei contributes to the connection of cortico-ponto-cerebellar pathway through the expression of axon guidance molecules
3. 学会等名 第40回日本神経科学大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 S.Y.X. Tiong, Y. Oka, T. Sasaki, M. Sato
2. 発表標題 A potassium channel subunit as a novel molecular marker for long-range projection neurons in the earliest-formed cortical layer
3. 学会等名 第40回日本神経科学大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 M. Sato
2. 発表標題 Inter-laminar comparison of inter-areal circuit development in the mouse cerebral cortex
3. 学会等名 第60回日本神経化学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Y. Oka, Y. Lin, M. Hattori, S.Y.X. Tiong, M. Doi, T. Sasaki, T. Iguchi, M. Sato
2. 発表標題 Distant area-targeting axonal branches of layer 2/3 neurons develop more rapidly than locally targeting branches in mouse neocortex
3. 学会等名 第48回生理研国際シンポジウム
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 林由佳, 岡雄一郎, 佐藤真
2. 発表標題 発生過程における一次体性感覚野内の第5層神経細胞の軸索側枝伸展
3. 学会等名 第93回日本解剖学会近畿支部学術集会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Y. Lin, Y. Oka, M. Sato
2. 発表標題 Analysis on axonal development of P1xnd1-expressing L5a neurons in the barrel cortex
3. 学会等名 第11回神経発生討論会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Nguyen Quynh Mai, Tokuichi Iguchi, Manabu Taniguchi, Misato Yasumura, Makoto Sato
2. 発表標題 Functional analysis of receptor involvement in controlling axonal collateralization during brain development
3. 学会等名 第11回神経発生討論会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Makoto Sato, Yuichiro Oka
2. 発表標題 Inter-areal collateral branches of layer 2/3 neurons grow more rapidly than intra-areal collateral branches in the mouse neocortex
3. 学会等名 第123回日本解剖学会総会・全国学術集会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 猪口 徳一、Nguyen Quynh Mai、安村 美里、吉田 知之、岡 雄一郎、佐藤 真
2. 発表標題 脳発生における軸索側枝形成を制御する受容体群の役割について
3. 学会等名 第123回日本解剖学会総会・全国学術集会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 岡 雄一郎、林 由佳、Tiong Sheena、土井 美幸、佐々木 達也、猪口 徳一、佐藤 真
2. 発表標題 大脳皮質ニューロン軸索側枝による領野間回路形成過程の解析
3. 学会等名 第95回日本生理学会（招待講演）
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>大阪大学大学院医学系研究科解剖学講座（神経機能形態学） http://www.anat2.med.osaka-u.ac.jp/ 解剖学講座（神経機能形態学） http://www.anat2.med.osaka-u.ac.jp/index.html</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
研究分担者	岡 雄一郎 (OKA Yuichiro) (30614432)	大阪大学・連合小児発達学研究所・講師 (14401)	

