

令和 2 年 6 月 22 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2015～2019

課題番号：15H04397

研究課題名(和文) 求愛と攻撃の解発とスイッチングの神経機構の解明

研究課題名(英文) Neural mechanism for the switching courtship and aggression

研究代表者

小金澤 雅之 (Koganezawa, Masayuki)

東北大学・生命科学研究科・准教授

研究者番号：10302085

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,600,000円

研究成果の概要(和文)：ショウジョウバエの神経系の性差決定にはfruitless (fru)とdoublesex (dsx)と呼ばれる遺伝子が中心的に機能している。性差を持つ神経回路は求愛行動や攻撃行動などの実行に重要な役割を果たしている。本研究では、dsx発現pC1ニューロン群に焦点を絞って研究を行った。pC1ニューロン群はfru発現の有無により2つのグループに分けることができる。ニューロンの活動操作実験などにより、fru陽性のpC1ニューロン群は求愛行動の司令に、fru陰性 pC1は攻撃行動の司令に、それぞれ機能していることが明らかとなった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究により今まで不明であった攻撃行動の司令ニューロンシステムを同定することができた。また求愛と攻撃という行動が相反して生ずることの基盤として、GABA作動性抑制性ニューロンによる司令ニューロンシステムへの抑制が重要であることも明らかとなった。このような抑制性ニューロンの機能はショウジョウバエ以外の動物でも相反的行動の実現に機能している可能性がある。

研究成果の概要(英文)：Sex differentiation of the central nervous system in *Drosophila* is controlled by the function of genes named fruitless (fru) and doublesex (dsx). Sexually dimorphic neural circuitry plays an important role in the execution of courtship and aggression. In this study, we focused on the dsx-expressing pC1 neurons. These neurons can be divided into two groups based on the presence or absence of fru expression. Using the activity manipulation experiments, we revealed that fru-positive subset of pC1 neurons were responsible for commanding courtship behavior, on the other hands, fru-negative subset of pC1 neurons were the commanding neurons for aggressive behavior.

研究分野：神経行動学

キーワード：ショウジョウバエ 求愛行動 攻撃行動 fruitless doublesex

## 1. 研究開始当初の背景

モデル生物を使った研究により、求愛・攻撃行動などの性差を示す行動の神経基盤として性的二型神経回路が重要である事が明らかとなってきた。中でも同定可能ニューロンのレベルまで解析可能なショウジョウバエを用いた求愛行動の研究は近年めざましい進歩を遂げてきた (Yamamoto and Koganezawa, 2013; Pavlou and Goodwin, 2013; Billeter and Levine, 2013)。ショウジョウバエの神経系の性差決定では転写因子をコードする *fruitless* (*fru*) 遺伝子が決定的な役割を果たしている。*fru* 転写産物はスプライシングによって構造的な性差をもっており、Fru タンパク質は雄の神経系にのみ発現する。雄特異的 Fru タンパク質発現は下流の遺伝子の発現を制御しニューロンの数や神経突起の構造を変化させ、性的二型を持つ神経回路を作り出している (Kimura et al., 2005; Ito et al., 2013)。我々は温度感受性チャンネルを利用したニューロンの強制活性化実験を通して、求愛行動を解発する 2 つの *fru* 発現ニューロン群 (P1 と P2b) を同定した (Kohatsu, Koganezawa et al., 2011)。P1 もしくは P2b ニューロンの強制活性化により、雌が存在しない条件でも求愛行動を解発することが出来たことから、これらのニューロンは雄型求愛行動の「司令ニューロンシステム」を構成していると結論した。同時期にオーストリアと米国のグループが同様の技術を利用した求愛行動制御回路について報告されていた (von Philipsborn et al., 2011, Pan et al., 2011)。

ショウジョウバエの求愛・攻撃行動には明確な性差が見られ、それは Fru タンパク質の有無によって決定されることが報告されている (Vrontou et al., 2006)。それ故、求愛行動と同様に攻撃行動の実現にも性的二型回路が重要であると考えられている。攻撃行動の中核機構については生体アミンの効果がよく研究されてきたが (Zwarts et al., 2012)、その多くは修飾的な効果に留まり、司令ニューロンシステムの同定には至っていない。最近、ニューロンの強制活性化を用いた研究により、攻撃行動を強く増強するタチキニン (TK) 発現ニューロンが同定された (Asahina et al., 2014)。TK ニューロンは *fru* を発現し性的二型を示すが、その活性化は攻撃への動機付けの促進をもたらすと考えられており、司令ニューロンシステムとは異なる。性的二型行動を理解する上で、攻撃行動の司令ニューロンシステムを同定することは最も重要な課題の一つであった。

動物はコミュニケーションの対象の性によって求愛行動と攻撃行動を切り替えている。異性に対しては求愛行動を解発するとともに攻撃行動を抑制し、同性に対しては攻撃行動を解発するとともに求愛行動を抑制すると考えられることから、各行動間の相互抑制機構の存在が示唆される。しかしながらこのような求愛と攻撃の相互抑制を実現する神経機構については脊椎動物・無脊椎動物を含め全く分かっていなかった。司令ニューロンシステムでの感覚シグナル統合や各司令ニューロンシステム間の相互作用を通して、求愛と攻撃の相反性がどのように実現されているのかを明らかにすることも、性的二型行動の理解にとって重要な課題であった。

## 2. 研究の目的

### 項目 A. 攻撃行動の司令ニューロンシステムの同定

動物行動の理解において、N. Tinbergen の提唱した生得的解発機構は重要なフレームワークとなっている。神経行動学では、入力レベルからは鍵刺激とその感覚情報処理に注目した研究、運動出力のレベルからは中枢パターン発生器の解析、などの多くの研究が行われてきた。しかしながら、どの行動を選択するかという中枢最深部の「意思決定メカニズム」に関しては十分な理解が進んでいない。我々が明らかとした、求愛行動を解発する司令ニューロンシステムは、生得的解発機構の最上位に位置するものである点に大きな特色がある。一方で、性的二型行動のもう一方の柱である攻撃行動に関しては「司令ニューロンシステム」は未だ同定されていない。そこで、本研究は豊富な分子遺伝学的ツールを活用できるショウジョウバエを用いて、攻撃行動の司令ニューロンシステムを同定することを第一の目的とする。ニューロンの機能操作技術を用いて、攻撃行動を誘起するニューロン群を探索するとともに、同定されたニューロン群の  $Ca^{2+}$  イメージング解析を行いその機能を探る。

### 項目 B. 求愛と攻撃の相反的關係を実現する中核回路間の相互作用の同定

動物は同時に一つの行動しか実行できないため「どの行動を選ぶのか」という問題に常に直面している。複数の異なる行動レパートリーの中から特定の行動を解発する「意思決定メカニズム」を解明するためには、複数の行動解発システムがどのように相互作用しているのかを明らかにする必要がある。本研究では、動物一般に観察される「求愛と攻撃の相反性」に注目して、それらを生み出す中枢での相互作用機構を解明することを第二の目的とする。ニューロンの機能操作技術を用いて、求愛と攻撃を切り替えるスイッチングニューロンを探索するとともに、その制御下にある標的ニューロンの探索を行う。

### 3. 研究の方法

#### 項目 A. 攻撃行動の司令ニューロンシステムの同定

##### (1) 攻撃行動の司令ニューロンの探索

求愛行動の司令ニューロンシステムの中核を担う「*fru* 発現 P1 ニューロン群」は神経系の性的二型形成に重要な *fru* を発現するのみならず、もう一つの性決定因子である *doublesex* (*dsx*) も発現している。P1 ニューロン群は *dsx* 発現 pC1 ニューロン群の一部を構成している。本研究では pC1 クラスタ内のニューロンを攻撃行動の司令ニューロンシステムの候補と想定し実験を行った。ニューロンの強制的活性化には温度感受性陽イオンチャンネル dTrpA1 の異所発現を利用した。少数の pC1 ニューロンを複数のグループに区分けして選択的活動操作するために intersection 法を活用した。*fru* 発現 P1 ニューロンの選択的操作には、*fru*<sup>FLP</sup>, *UAS>stop>dTrpA1*, *NP2631-GAL4*, *dsx* 発現 pC1 クラスタ全体の選択的操作には *dsx*<sup>FLP</sup>, *UAS>stop>dTrpA1*, *NP2631-GAL4*, *fru* 陰性・*dsx* 陽性の pC1 ニューロンだけの操作には、*dsx*<sup>FLP</sup>, *UAS>stop>dTrpA1*, *NP2631-GAL4*, *fru*<sup>LexA</sup>, *lexAop-GAL80*, それぞれのトランスジーンを持つハエを用いた。ニューロンの強制活性化を行った際の、同一遺伝子型の雄同士の行動、単独雄個体の行動を解析した。

##### (2) 司令ニューロン候補の Ca<sup>2+</sup>イメージング解析

トラックボール上で自由行動する個体からの脳内 Ca<sup>2+</sup>イメージング技術 (Kohatsu, Koganezawa et al., 2011) を用いて、*dsx* 発現 pC1 ニューロン群の応答特性を解析した。Ca<sup>2+</sup>イメージングには高感度の GCaMP6s を標的ニューロンに発現させた個体を用いた。頭部クチクラを除去し、脳を露出させた状態で固定し、空気圧で浮かせた発泡スチロール上を自由歩行させた。求愛行動や攻撃行動の誘起には他個体との接触が重要であることから、他個体の腹部をフェロモン受容体の存在する前脚に接触させた時の pC1 クラスタの応答を測定した。

#### 項目 B. 求愛と攻撃の相反的關係を実現する中核回路間の相互作用の同定

##### (1) 求愛と攻撃のスイッチングニューロンの探索

求愛と攻撃が相反して出現することは中枢内での相互の抑制機構の存在を示唆する。そこで、性的二型行動の実現に関わると考えられている *fru* 発現ニューロンの内、GABA 陽性の抑制性ニューロンに焦点を絞ってニューロンの強制活性化・抑制等の神経活動操作実験を行い、求愛と攻撃を切り替えるニューロン群の機能解析を行った。ニューロンの強制的活性化には dTrpA1 を、シナプス伝達の阻害にはテタヌストキシン (TNT) の異所発現を利用した。本研究では GABA 陽性 *fru* 発現ニューロンである LC1 と mAL に注目した。LC1 ニューロンの選択的活性化には *fru*<sup>FLP</sup>, *UAS>stop>dTrpA1*, *9-10-GAL4*, 選択的伝達阻害には *fru*<sup>FLP</sup>, *UAS>stop>TNT*, *9-10-GAL4*, mAL ニューロンの選択的活性化には *fru*<sup>FLP</sup>, *UAS>stop>dTrpA1*, *9-189-GAL4*, 選択的伝達阻害には *fru*<sup>FLP</sup>, *UAS>stop>TNT*, *9-189-GAL4*, それぞれのトランスジーンを持つハエを用いた。ニューロン活動の操作時に、雌個体に対する行動、同一遺伝子型の雄同士の行動を解析した。

##### (2) 求愛と攻撃のスイッチングニューロンの標的ニューロンの探索

GABA 作動性ニューロンの制御対象となるニューロンを探索するために、特定ニューロンに GABA 受容体遺伝子の dsRNA を発現させることにより、当該ニューロンでの GABA 受容体ノックダウンした個体を用いた行動解析を行った。ショウジョウバエは複数の GABA 受容体遺伝子をもつ (*Rdl*, *GABA-B-R1*, *GABA-B-R2*, *GABA-B-R3*, *Lcch3*, *Grd* など) が、本研究では特に *Rdl* 遺伝子に注目して解析を行った。標的ニューロンの候補として *dsx* 発現 pC1 ニューロン群を想定し、項目 A (1) と同様の intersection 技術を用いて、pC1 ニューロン群で *Rdl* 遺伝子のノックダウンを行い、同一遺伝子型の雄同士の行動を解析した。

### 4. 研究成果

#### 項目 A. 攻撃行動の司令ニューロンシステムの同定

##### (1) 攻撃行動の司令ニューロンの探索

求愛行動の司令ニューロンシステムの中核を担う *fru* 発現 P1 ニューロンは *fru* と *dsx* を共発現するニューロン群である。*fru* 発現 P1 ニューロン含む *dsx* 陽性 pC1 ニューロン群は、*dsx* にのみ陽性で *fru* 陰性なニューロン群も含んでいる。つまり *dsx* 発現 pC1 ニューロン群は *fru* 陽性のグループ (*fru* 発現 P1 ニューロンに相当) と *fru* 陰性のグループ (以下 *fru*-/*dsx*+ pC1 ニューロンと標記) から構成されていることになる。*fru* 発現 P1 ニューロンは雄の脳の片半球に約 25 個存在し、雌の脳には存在しない。一方、*fru*-/*dsx*+ pC1 ニューロンは雄で約 30 個、雌で約 9 個存在している。本研究では intersection 技術により、*fru* 発現 P1 ニューロン (*fru*+/*dsx*+ pC1), *dsx* 発現 pC1 ニューロン全体 (*dsx* pC1), *fru*-/*dsx*+ pC1 ニューロン、それぞれを選択的に強制活性化した時の行動を調べた。その結果先行論文と同様、*fru* 発現 P1 ニューロンの活性

化では、ターゲットとなる個体のいない単独状態で求愛行動に特徴的な行動パターンである片羽展開が誘導されることが確認された。さらに同一遺伝子型の雄個体同士を対面させたところ、両者が向かい合って片羽展開を行う相互求愛が観察された。これらの結果は *fru* 発現 P1 ニューロンが求愛中枢であることを明確に示している。*dsx* 発現 pC1 ニューロン群全体を強制活性化すると、*fru* 発現 P1 ニューロンの活性化時と同様、単独個体でも片羽展開が観察された。これは *dsx* 発現 pC1 ニューロン群の中には *fru* 発現 P1 ニューロンが含まれていることによって説明できる。一方で、*dsx* 発現 pC1 ニューロン群全体を強制活性化した雄同士は、相互に向き合って片羽展開する相互求愛を示したが、その度合いは P1 ニューロンを強制活性化した時に比べて弱く、興味深いことに、攻撃行動において特徴的な行動パターンに似た他個体に飛びかかるような行動も観察された。このことから *dsx* 発現 pC1 ニューロン群全体の強制活性化は求愛も攻撃も解発している可能性が示唆された。*fru*-/dsx+ pC1 ニューロンの強制活性化の効果を検討したところ、単独個体では片羽展開は観察されなかったことから、*fru*-/dsx+ pC1 ニューロンには求愛を司令する能力はないことが示唆された。*fru*-/dsx+ pC1 ニューロンの強制活性化時の雄同士の相互作用では、相互求愛はさらに弱くなり、他個体への飛びかかり行動（攻撃行動）が強く誘導されることが明らかとなった。以上の結果から *dsx* 発現 pC1 ニューロン群は求愛と攻撃 2 種のコミュニケーション中枢を形成しており、*fru*+/*dsx*+ のグループが求愛を、*fru*-/dsx+ のグループが攻撃を、それぞれ解発できる司令ニューロンであることが明らかとなった。（図 2 模式図参照）

なお、雌には *fru* 発現 P1 ニューロンに相当する *fru*+/*dsx*+ pC1 ニューロンは存在しないが *fru*-/dsx+ pC1 ニューロンは存在する。そこで、その強制活性化による行動への影響を調べたところ、雌同士の激しい攻撃行動が誘起されることも明らかとなった。このことは雄で観察されたに *fru*-/dsx+ pC1 ニューロンが攻撃行動の司令ニューロンシステムの中核である事と対応していると考えられる。

## (2) 司令ニューロン候補の Ca<sup>2+</sup>イメージング解析

*fru*+/*dsx*+ pC1 ニューロンと *fru*-/dsx+ pC1 ニューロンが、それぞれ求愛と攻撃という相反した行動を解発しているならば、*fru* 陽性と *fru* 陰性のそれぞれの pC1 ニューロン群は、「求愛行動を引き起こす雌」「攻撃行動を引き起こす雄」に対して異なる応答を示すことが予想される。そこでトラックボール上で自由行動する個体からの脳内 Ca<sup>2+</sup>イメージング技術を利用して、*dsx* pC1 ニューロン群の応答解析を行った。*dsx* 発現 pC1 ニューロン群は lateral protocerebrum (lpr) に神経突起を大きく展開している。この領域の神経突起は pC1 ニューロンに由来するものが多いため、*dsx* 発現ニューロン全体に Ca<sup>2+</sup>イメージングプローブである GCaMP6s を発現し、lpr 領域の応答を記録することにより pC1 ニューロン群の機能解析を行った。その結果、*fru* 陽性の *dsx* 発現ニューロンは雌との接触に対してより強く応答し（図 1）、*fru* 陰性の *dsx* 発現ニューロンは逆に雄刺激に対する応答の方が大きいことが明らかとなった。このことは、求愛行動を解発する *fru*+/*dsx*+ pC1 ニューロンは雌との接触により強く応答することが、*fru*-/dsx+ pC1 は攻撃行動の司令ニューロンを構成するため雌よりも雄との接触に強く興奮することが、それぞれ必要であるためと解釈できる。

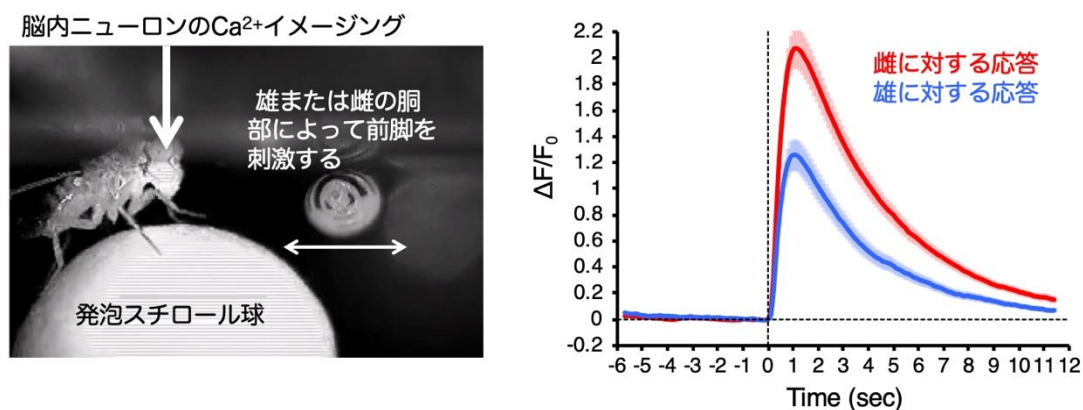


図 1 *fru* 陽性の *dsx* 発現ニューロン群からの Ca<sup>2+</sup>イメージング記録

## 項目 B. 求愛と攻撃の相反的關係を実現する中核回路間の相互作用の同定

### (1) 求愛と攻撃のスイッチングニューロンの探索

求愛と攻撃が相反して出現することは中枢内での相互の抑制機構の存在を示唆する。J-P Ewert らが行った神経行動学の古典的研究であるヒキガエルの捕食 / 逃避行動の制御に関しても、捕食を解発する視蓋と逃避行動を解発する視床の間に抑制性の結合がある事が知られている。ショウジョウバエの求愛と攻撃の相反性についても中枢内の抑制性接続が重要である可能



性がある。そこで性的二型行動の実現に関わると考えられている *fru* 発現ニューロンの内、GABA 陽性の抑制性ニューロンに焦点を絞って解析を行った。本研究では、GABA 陽性 *fru* 発現ニューロンである LC1 と mAL に注目した。これら 2 つの GABA 陽性ニューロンは性フェロモン応答性が示唆されている。LC1 ニューロンは雄のフェロモンである cVA に感受性をもつ嗅覚 3 次ニューロンの一つである (Ruta et al., 2010)。一方 mAL は雄の体表フェロモンである 7-T を受容すると考えられている *Gr32a* 発現ニューロンの軸索末端と食道下神経節内で接続をしていることが示唆されている (Koganezawa et al., 2010)。これらのニューロンを強制活性化、もしくはシナプス伝達の阻害をしたとき、求愛行動や攻撃行動にどのような影響が現れるかを解析した。その結果、LC1 ニューロンはその活性化により雄同士の強い攻撃行動が誘起される一方、その不活性化は求愛行動を増強し雄同士の求愛行動も誘起するということが明らかとなった。これは LC1 ニューロンが求愛と攻撃を切り替える際に重要である事を示唆している。一方、mAL ニューロンの活性化は求愛行動も攻撃行動も抑制し、その不活性化は求愛行動の増強、雄同士の求愛行動・攻撃行動の増強をもたらした。さらに LC1 ニューロンの活性化により引き起こされる強い雄同士の攻撃行動は、同時に mAL ニューロンを活性化することにより抑制されることも明らかとなった。これは LC1 ニューロンが mAL ニューロンを抑制し、mAL ニューロンの攻撃抑制効果を脱抑制することにより攻撃行動をトリガーしている可能性を示唆する。(図 2 模式図参照)

## (2) 求愛と攻撃のスイッチングニューロンの標的ニューロンの探索

求愛と攻撃のスイッチングに関わる GABA 作動性ニューロンの制御対象となるニューロンの探索を行った。*dsx* 発現 pC1 ニューロン群は求愛行動と攻撃行動の司令中枢であり、さらに pC1 ニューロン群の神経突展開領域は GABA 作動性の LC1 ニューロンと mAL ニューロンの神経突起展開領域と重なっていることから、これらの GABA 作動性ニューロンのターゲットとして最も有望である。そこで、intersection 法を利用して GABA 受容体遺伝子 (*Rdl* 遺伝子) の dsRNA を *dsx* 発現 pC1 ニューロン群に特異的に発現し、GABA 受容体をノックダウンした個体の行動解析を行った。その結果、*fru+/dsx+* pC1 ニューロンにおけるノックダウンでは雄同士の求愛行動が誘起されたのに対して、*fru-/dsx+* pC1 ニューロンにおけるノックダウンでは攻撃行動が誘起されることが分かった。これらの結果は、*fru+/dsx+* pC1 ニューロン群は求愛行動の、*fru-/dsx+* pC1 ニューロン群は攻撃行動の、それぞれの司令ニューロン群であることをさらに支持する結果であるとともに、pC1 ニューロンに対する GABA 作動性の抑制入力 of the switching が求愛と攻撃の相反性を実現していることを示唆している。(図 2 模式図参照)

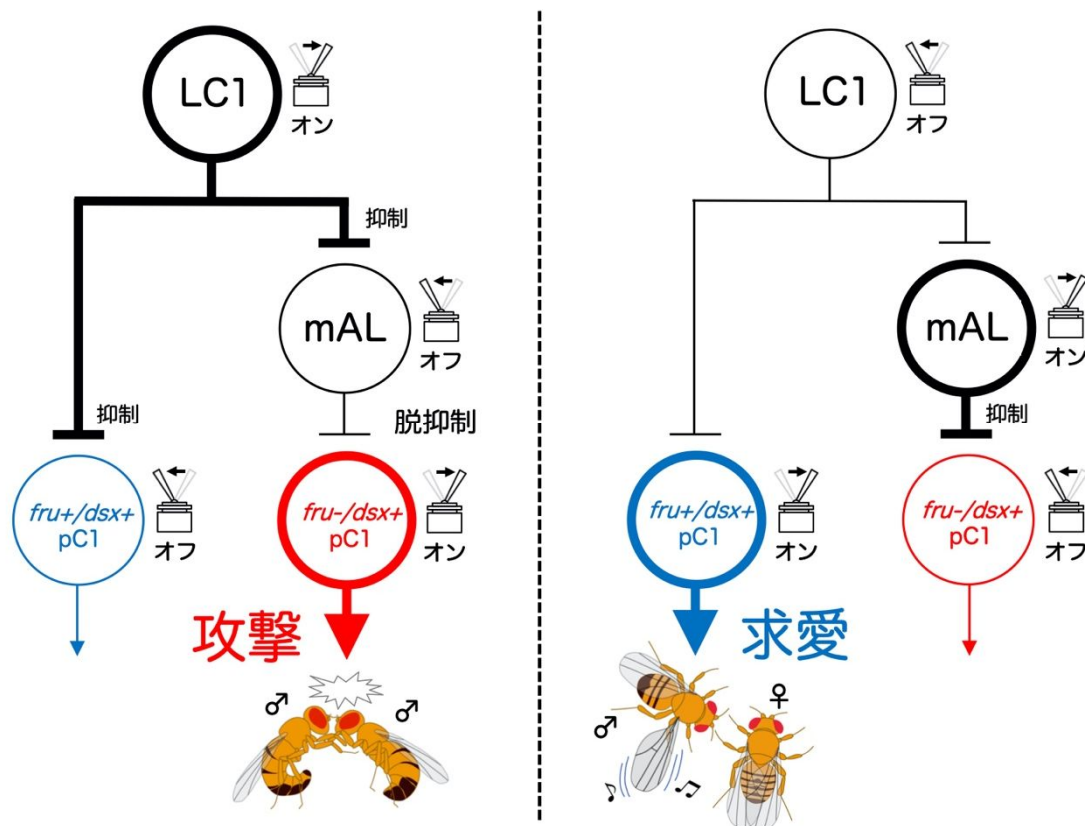


図 2 求愛と攻撃の司令ニューロン群と抑制性ニューロンによる行動のスイッチングの模式図

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計10件（うち査読付論文 8件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Sato Kosei, Ahsan Md. Tanveer, Ote Manabu, Koganezawa Masayuki, Yamamoto Daisuke	4. 巻 15
2. 論文標題 Calmodulin-binding transcription factor shapes the male courtship song in <i>Drosophila</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 PLOS Genetics	6. 最初と最後の頁 e1008309
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1371/journal.pgen.1008309	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 Miwa Yusuke, Koganezawa Masayuki, Yamamoto Daisuke	4. 巻 32
2. 論文標題 Antennae sense heat stress to inhibit mating and promote escaping in <i>Drosophila</i> females	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Neurogenetics	6. 最初と最後の頁 353 ~ 363
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1080/01677063.2018.1513507	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 Yilmazer Yasemin B., Koganezawa Masayuki, Sato Kosei, Xu Jinhua, Yamamoto Daisuke	4. 巻 7
2. 論文標題 Serotonergic neuronal death and concomitant serotonin deficiency curb copulation ability of <i>Drosophila</i> platonic mutants	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/ncomms13792	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 Koganezawa Masayuki, Kimura Ken-ichi, Yamamoto Daisuke	4. 巻 26
2. 論文標題 The Neural Circuitry that Functions as a Switch for Courtship versus Aggression in <i>Drosophila</i> Males	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 1395 ~ 1403
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.cub.2016.04.017	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 Sunouchi Kazuya, Koganezawa Masayuki, Yamamoto Daisuke	4. 巻 91
2. 論文標題 REQUIREMENT OF THE TEC FAMILY TYROSINE KINASE BTK29A FOR COURTSHIP MEMORY IN <i>Drosophila</i> MALES	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Archives of Insect Biochemistry and Physiology	6. 最初と最後の頁 165 ~ 174
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/arch.21316	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 Goto Takaaki, Sato Kosei, Sone Hiroyuki, Koganezawa Masayuki, Ito Hiroki, Yamamoto Daisuke	4. 巻 29
2. 論文標題 Zeste tunes the timing of ecdysone actions in triggering programmed tissue degeneration in <i>Drosophila</i>	5. 発行年 2015年
3. 雑誌名 Journal of Neurogenetics	6. 最初と最後の頁 169 ~ 173
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3109/01677063.2015.1098638	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 Hara Yusuke, Koganezawa Masayuki, Yamamoto Daisuke	4. 巻 29
2. 論文標題 The <i>Dmca1D</i> channel mediates Ca <sup>2+</sup> inward currents in <i>Drosophila</i> embryonic muscles	5. 発行年 2015年
3. 雑誌名 Journal of Neurogenetics	6. 最初と最後の頁 117 ~ 123
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3109/01677063.2015.1054991	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 Kimura Ken-ichi, Sato Chiaki, Koganezawa Masayuki, Yamamoto Daisuke	4. 巻 10
2. 論文標題 <i>Drosophila</i> Ovipositor Extension in Mating Behavior and Egg Deposition Involves Distinct Sets of Brain Interneurons	5. 発行年 2015年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0126445
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0126445	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 小金澤雅之	4. 巻 530
2. 論文標題 ショウジョウバエの求愛行動(上) 求愛を制御するフェロモン	5. 発行年 2015年
3. 雑誌名 現代化学	6. 最初と最後の頁 48-50
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 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 小金澤雅之	4. 巻 531
2. 論文標題 ショウジョウバエの求愛行動(下) 脳の性差をつくる分子・愛を生み出す神経	5. 発行年 2015年
3. 雑誌名 現代化学	6. 最初と最後の頁 52-55
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 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 -

〔学会発表〕 計33件(うち招待講演 2件/うち国際学会 11件)

1. 発表者名 小金澤雅之・鈴木拓也・山元大輔
2. 発表標題 婚姻贈呈行動に関わるショウジョウバエ脳内ニューロン
3. 学会等名 日本動物学会第90回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Koganezawa, M.
2. 発表標題 The effects of serotonin and dopamine to the experience dependent courtship in Drosophila
3. 学会等名 新学術領域「人工知能と脳科学」「適応回路シフト」合同領域会議
4. 発表年 2018年



1. 発表者名 小金澤雅之・山元大輔
2. 発表標題 Drosophila subobscura 求愛時の婚姻贈呈に関わるニューロン
3. 学会等名 平成30年度日本動物学会東北支部大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 小金澤雅之・山元大輔
2. 発表標題 ショウジョウバエ種特異的求愛行動パターンを生み出す脳内介在ニューロン
3. 学会等名 第89回日本動物学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 小金澤 雅之・鈴木拓也・山元 大輔
2. 発表標題 A brain interneuron shaping the species-specific courtship pattern in Drosophila
3. 学会等名 日本比較生理生化学会第40回神戸大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Koganezawa, M.
2. 発表標題 Imprinting of social experience via serotonin to the courtship releasing mechanism of Drosophila
3. 学会等名 新学術領域「適応回路シフト」第8回領域会議
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Koganezawa, M. and Ymamoto, D.
2. 発表標題 Ca2+ imaging analysis of doublesex-expressing neurons in Drosophila.
3. 学会等名 新学術研究領域「適応回路シフト」領域会議
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 小金澤 雅之・山元 大輔
2. 発表標題 Ca2+ imaging study of courtship and aggression triggering center in Drosophila.
3. 学会等名 日本比較生理生化学会第39回福岡大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Miwa, Y., Koganezawa, M. and Yamamoto, D.
2. 発表標題 Searching for neurons controlling sexual receptivity in Drosophila females.
3. 学会等名 Neurobiology of Drosophila (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 小金澤 雅之・山元 大輔
2. 発表標題 doublesex発現ニューロンの性的指向性に関するCa2+イメージング解析
3. 学会等名 日本動物学会第88回富山大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 小金澤 雅之・山元 大輔
2. 発表標題 ショウジョウバエ求愛・攻撃中枢のCa <sup>2+</sup> イメージング解析
3. 学会等名 日本動物学会平成29年度東北支部大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 小金澤 雅之・山元 大輔
2. 発表標題 ショウジョウバエ求愛解発機構に対するセロトニンによる社会的経験の刻印
3. 学会等名 新学術領域「適応回路シフト」第5回領域班会議
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Koganezawa, M., Yamamoto, D.
2. 発表標題 The neural switch for courtship versus aggression in <i>Drosophila</i> .
3. 学会等名 Environmental Sensing and Animal Behavior (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 小金澤雅之
2. 発表標題 ショウジョウバエの経験依存的求愛行動に関わる外的・内的要因
3. 学会等名 新学術領域「適応回路シフト」第3回領域会議
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 小金澤雅之・山元大輔
2. 発表標題 ショウジョウバエの攻撃と求愛の切替を行う脳内神経回路
3. 学会等名 平成28年度日本動物学会東北支部大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Koganezawa, M., Yamamoto, D.
2. 発表標題 Central brain neurons controlling courtship and aggression in <i>Drosophila melanogaster</i> .
3. 学会等名 JSCPB 2016 Tokyo (日本比較生理生化学会第38回年会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 小金澤雅之
2. 発表標題 求愛と攻撃の相反性を実現するショウジョウバエ脳内神経回路
3. 学会等名 2016年度行動遺伝学研究会「個体の繋がり」の分子進化研究」(招待講演)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Koganezawa, M., Yamamoto, D.
2. 発表標題 Sexually dimorphic neural circuitry that functions as a switch for courtship versus aggression in <i>Drosophila</i> .
3. 学会等名 The 22nd International Congress of Zoology (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 小金澤雅之
2. 発表標題 セロトニンによるショウジョウバエ経験依存的求愛行動の調節とその神経基盤
3. 学会等名 新学術領域「適応回路シフト」第4回領域会議
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Miwa Y., Koganezawa M., Emoto K., Yamamoto D.
2. 発表標題 Searching for ppk-expressing neurons that control female receptivity in Drosophila
3. 学会等名 日本昆虫学会第76回大会・第60回日本応用動物昆虫学会大会合同大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Miwa Y., Koganezawa M., Emoto K., Yamamoto D.
2. 発表標題 Manipulating ppk-expressing neurons yields a post-mating-like behavior in Drosophila females
3. 学会等名 International Symposium on Adaptive Circuit Shift 2016 (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 小金澤雅之
2. 発表標題 ショウジョウバエの求愛と攻撃を切り替える神経機構
3. 学会等名 新学術領域「適応回路シフト」第2回領域会議
4. 発表年 2015年

1. 発表者名 Koganezawa, M., Yamamoto, D.
2. 発表標題 GABAergic neural circuitry controlling courtship and aggression in Drosophila
3. 学会等名 NTNU-Tohoku Univ. Brain Science Meeting “Joy of Brain” (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2015年

1. 発表者名 Sato, K., Ito, H., Koganezawa, M., Toba, G., Yamamoto, D.
2. 発表標題 Sex-specific cleavage of lola specifies sex-specific neurite structures in Drosophila
3. 学会等名 NTNU-Tohoku Univ. Brain Science Meeting “Joy of Brain” (国際学会)
4. 発表年 2015年

1. 発表者名 Yilmazer, Y. Koganezawa, M. Yamamoto, D.
2. 発表標題 Doublesex expressing neurons that contribute to copulation in Drosophila
3. 学会等名 NTNU-Tohoku Univ. Brain Science Meeting “Joy of Brain” (国際学会)
4. 発表年 2015年

1. 発表者名 Miwa, Y., Koganezawa, M., Emoto, K., Yamaoto, D.
2. 発表標題 Select ppk-expressing neurons control female sexual receptivity in Drosophila
3. 学会等名 NTNU-Tohoku Univ. Brain Science Meeting “Joy of Brain” (国際学会)
4. 発表年 2015年



1. 発表者名 Takei, T., Koganezawa, M., Yamamoto, D.
2. 発表標題 Effects of social experience on inter-male courtship in <i>Drosophila</i> fruitless mutants
3. 学会等名 NTNU-Tohoku Univ. Brain Science Meeting “Joy of Brain” (国際学会)
4. 発表年 2015年

1. 発表者名 Sato, K. Ito, H. Koganezawa, M. and Yamamoto, D.
2. 発表標題 Male-specific transcription factor Fruitless non-transcriptionally suppresses proteolytic cleavage of a Lola isoform to generate sexual differences in neuronal structures and behavior of <i>Drosophila</i>
3. 学会等名 Neurobiology of <i>Drosophila</i> . Cold Spring Harbor Laboratory, USA (国際学会)
4. 発表年 2015年

1. 発表者名 小金澤雅之, 山元大輔
2. 発表標題 ショウジョウバエの求愛と攻撃を解発する脳内fru/dsx発現ニューロン
3. 学会等名 第86回日本動物学会
4. 発表年 2015年

1. 発表者名 小金澤雅之, 山元大輔
2. 発表標題 ショウジョウバエの攻撃を解発する脳内ニューロン
3. 学会等名 平成27年度日本動物学会東北支部大会
4. 発表年 2015年

1. 発表者名 小金澤雅之
2. 発表標題 ショウジョウバエ求愛行動の神経基盤とその経験依存的指向性シフト
3. 学会等名 新学術領域「適応回路シフト」第1回領域会議
4. 発表年 2015年

1. 発表者名 小金澤雅之
2. 発表標題 ショウジョウバエ求愛行動を司る中枢ニューロン
3. 学会等名 新学術領域「適応回路シフト」第1回領域会議
4. 発表年 2015年

1. 発表者名 Miwa Y., Koganezawa M., Emoto K., Yamamoto D.
2. 発表標題 Possible involvement of neuropeptide-expressing neurons in the regulation of female receptivity
3. 学会等名 The 3rd Asia-Pacific Drosophila Research Conference (国際学会)
4. 発表年 2015年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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
研究協力者	山元 大輔  (Yamamoto Daisuke)  (50318812)	東北大学・生命科学研究科・教授    (11301)	