

令和 2 年 9 月 11 日現在

機関番号：13901
 研究種目：基盤研究(C) (一般)
 研究期間：2016～2019
 課題番号：16K06991
 研究課題名(和文) 後脳分節に基づいたモチーフ回路の形成過程

研究課題名(英文) Circuit motif in hindbrain segments

研究代表者

小田 洋一 (Oda, Yoichi)

名古屋大学・理学研究科・名誉教授

研究者番号：00144444

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：脊椎動物の脳に生まれる相同なニューロンが、それぞれ特異的な興奮性を獲得したうえで、機能的な回路を形成するメカニズムを調べることを目的とした。ゼブラフィッシュの後脳に存在し逃避運動を駆動するマウスナー(M)細胞は、発達初期にはほかの網様体脊髄路ニューロンと同様に連続発火するが、発達初期に2種類の低閾値型カリウムチャネルを発現して、特異的な単発発火特性の獲得を獲得することを見出した。さらに、左右のM細胞間の相反抑制回路を同定し、逃避運動に果たす重要な役割を明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

脊椎動物の中で脳のニューロンが単一細胞レベルで同定でき、遺伝子改変標本を活用して分子生物学的、形態学的、神経生理学および行動学的解析ができるゼブラフィッシュの利点を最大限に生かして、分節に繰り返し発現するニューロン群が、発達過程で異なる興奮性を獲得し、機能的な回路を形成するメカニズムを明らかにした成果は大きく、今後哺乳動物を含む多くの動物への展開が期待される。

研究成果の概要(英文)：Mauthner (M) cells, paired giant reticulospinal neurons, are known to deliver a single spike to initiate escape behavior in teleost fish. Here we demonstrated first that the M-cell's unique single firing property was established during early development by expressing two types of low threshold potassium channels. Second we completely identified reciprocal inhibitory circuit of the bilateral M-cells and found its critical role for fast escape.

研究分野：神経科学

キーワード：マウスナー細胞 カリウムチャネル 相反性抑制 逃避運動 後脳 網様体脊髄路ニューロン ゼブラフィッシュ

1. 研究開始当初の背景

すべての脊椎動物の脳は、発生過程で吻尾軸方向に前脳胞・中脳胞・後脳胞に領域化され、さらにいくつかの分節に分かれる(Lumsden and Keynes 1989; Rubenstein et al. 1994)。分節にはそれぞれ Hox など特異的な形態形成因子が発現し(Studer et al. 1996; Zhang et al. 1994)、各分節に固有のニューロンが生まれ、それらが回路を形成して脳が出来ていると考えられている。脳の基本構造の一つである分節構造は脳の働きにどのように反映されているのだろうか？

系統発生的に古く脳の雛形ともいえる網様体脊髄路(Reticulospinal, RS)ニューロン群は後脳の各分節に生まれ、分節構造に基づいた脳の回路構成や機能を細胞レベルで調べる対象と期待される。哺乳類や鳥類では分節に生まれた RS ニュー

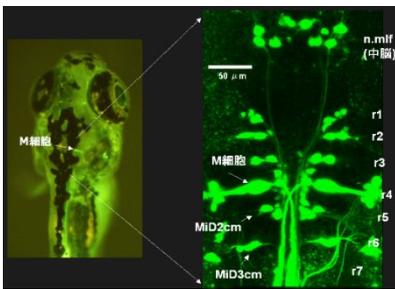


図 1. ゼブラフィッシュ稚魚(左)と網様体脊髄路(RS)ニューロン群(右)。マウスナー(M)細胞と相同なニューロン(MiD2/3cm)が隣接した分節に繰り返す

ニューロンが、発生が進むにつれて分布が複雑になって分節構造が不明瞭になり、細胞レベルでの追跡はできない。それに対して、魚類の RS ニューロン群は哺乳類や鳥類に比べて数が 1~2 桁以上少ないうえに、成熟しても分節構造を保って配置されるために、完成した回路機能と分節の関係を議論できる。さらに、硬骨魚のゼブラフィッシュやキンギョの後脳のすべての RS ニューロン(片側 100~150 個)に名前が付けられて識別できるため、データの再現性が約束される(図 1)。興味深いことに、隣接する分節には発生時期や形態が似る相同 RS ニューロンが繰り返し出現する(図 2)。相同ニューロンは機能的にも関連があると予想されていた(Metcalf et al. 1986)が、その実体は長い間謎のままであった。

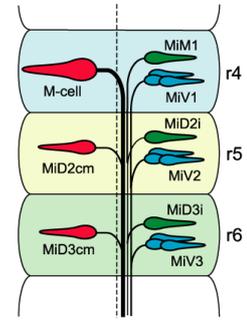


図 2. 後脳分節に繰り返される形態学的相同 RS ニューロン群

我々はゼブラフィッシュとキンギョ(ともにコイ科)の RS ニューロンの中で最も大きく逃避運動をトリガーするニューロン(Zottoli 1977; Oda et al. *Nature* 1998; Korn and Fabor 2005; Kohashi and Oda, *J. Neurosci.* 2008)として知られている第 4 分節(r4)のマウスナー細胞(M細胞)と、その形態学的相同ニューロンである第 5 分節(r5)の MiD2cm 細胞と第 6 分節(r6)の MiD3cm 細胞からなるマウスナー・シリーズの入出力特性や回路結合を調べて、以下の重要な結果を得た。

(1) マウスナー・シリーズのニューロンは聴覚神経から同じように入力を受けながら、全く異なる発火特性を示す(図 3. Nakayama and Oda *J. Neurosci.* 2004; Watanabe et al. *J. Neurophysiol.* 2014)。

(2) 発達初期のマウスナー・シリーズは同じバースト発火特性を示すが、聴覚刺激に逃げる時期から M 細胞だけが入力の開始時に単発発火するようになる(図 4)。その分子基盤の一つは、M 細胞特異的に発現する低閾値型カリウムチャンネル *Kv1* である(Watanabe et al. *J. Neurophysiol.* 2014)。しかし、*Kv1* の発現だけでは M 細胞の特異的単発発火特性を説明するのに不十分であった。

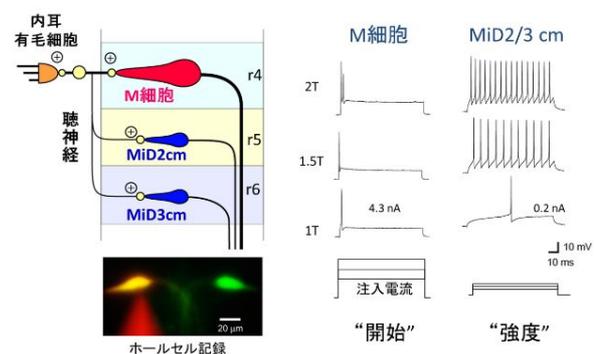


図 3. M 細胞とその形態学的相同ニューロン(MiD2/3cm)は、ともに聴神経から入力を受けながら、異なる発火パターンを示す。

(3) また、我々はこれまでに、M細胞から r4~6 のすべての RS ニューロンに一方方向のシナプス結合があり、その結合様式は形態学的相同性を反映することを見出し、逃避運動のモチーフ回路を示唆した(図5 .Neki et al. *J. Neurosci.* 2014) . そのモチーフ回路の介在ニューロンや運動制御における役割については、不明のままであった .

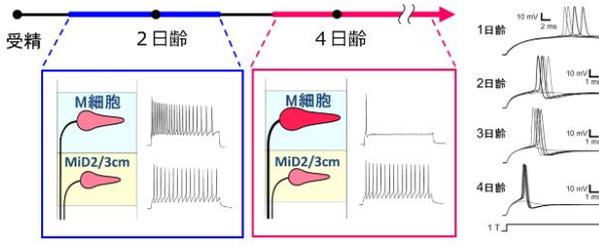


図 4 . M 細胞の特異的な単発発火特性は発達過程で獲得される(左) . 発火までの潜時も発達とともに短くなる(右)

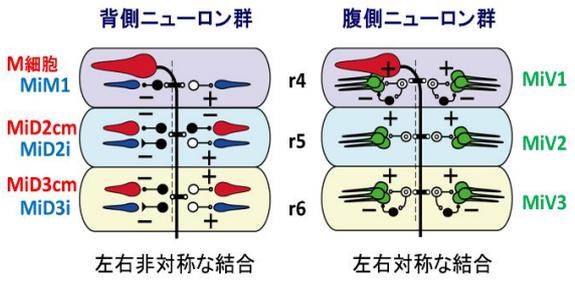


図 5 . M 細胞から隣接する分節の RS ニューロンへの結合(左右の M 細胞間の結合は図 9 に示す)

2 . 研究の目的

脊椎動物の脳の基本構造の一つである分節に繰り返し現れる形態学的相同ニューロンが、発達過程で機能的に分化し、異なる特徴抽出能を獲得し、最適の運動制御回路を形成するメカニズムの解明を目的とする . 具体的には、ゼブラフィッシュの逃避運動を駆動する後脳マウスナー(M)細胞と形態学的に相同な後脳網様体脊髄路(RS)ニューロン群が (I) 異なる興奮性を獲得する分子機構を解明すること、および (II) M 細胞が形成するモチーフ回路の構成を介在ニューロンも含めて全貌を明らかにし、M 細胞の活動によって駆動される逃避運動におけるモチーフ回路の役割を調べる .

3 . 研究の方法

(1) M 細胞と相同 RS ニューロンが、発達に伴って異なる発火特性を獲得する分子基盤

チャンネルの薬理的阻害実験から、ゼブラフィッシュの M 細胞の単発発火には、これまでに見出された Kv1 チャンネル以外に低閾値型カリウムチャンネルの Kv7 (KCNQ) チャンネルが必要と示唆されている . 候補となる Kv7 チャンネルのファミリー(Kv7.1 ~ 7.5)をすべてクローニングし、それを鋳型に DIG ラベルした RNA プローブを作成して *in situ* hybridization による発現解析を行った .

内在性のチャンネルが少ないアフリカツメガエルの卵母細胞に Kv7 チャンネルを発現させ膜電位依存性とキネティクスを二電極電位固定法で調べた .

(2) M 細胞が自身を抑制する反回性抑制回路および反対側の M 細胞を抑制する相反性抑制回路の同定 .

これらの回路の介在ニューロンとしては、第 7 分節の吻尾軸方向に並ぶ 8 対の T 型網様体(TR)ニューロン群の一部が候補として考えられていた . そこで、

TR ニューロンに GFP を発現するトランスジェニックラインを対象にして、赤色蛍光色素 Alexa Fluor 568 を標的 TR ニューロンにエレクトロポレーションし、軸索分枝構造を中心に形態計測した .

M 細胞と TR ニューロンおよび抑制性介在ニューロン間のシナプス結合を電気生理学的に解析したさらに、同定された介在ニューロンを選択的に破壊して、M 細胞の発火で駆動される逃避運動にどのような影響を及ぼすかを調べ、M 細胞の反回性抑制回路および相反性抑制回路が逃避運動の制御に果たす役割を調べた .

4. 研究成果

(1) 発達に伴う M 細胞と相同 RS ニューロンの異なる発火特性の分子基盤

2 日齢までのゼブラフィッシュの M 細胞は、相同 RS ニューロンと同様に脱分極の大きさを反映した頻度で連続発火するが、4 日齢以降には大きな脱分極に対しても、その開始時に単一の活動電位のみを発生するようになる。これまでに、低閾値型カリウムチャンネル Kv1.1 が M 細胞と相同 RS ニューロンに発現するが、Kv1.1 の膜表出を促進する修飾サブユニット $\beta 2$ が M 細胞のみで共発現することが、M 細胞の単発発火の分子基盤の一つとして示されたが、それだけでは十分でなかった(Watanabe et al., *J. Neurophysiol.* 2014)。

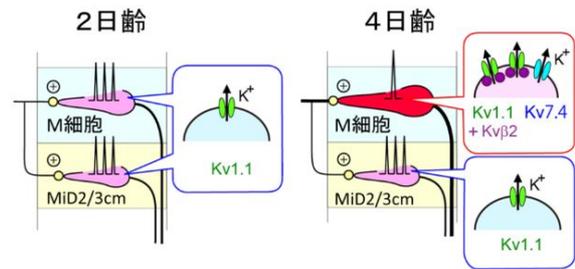


図 6. M 細胞の単発発火特性は 2 種類の低閾値型カリウムチャンネル(Kv1.1, Kv7.4)と修飾ユニット(Kv β 2)の発現による

本研究では、低閾値型カリウムチャンネルの阻害剤を与える実験から、Kv1 チャンネルに加えて Kv7 チャンネルが M 細胞の単発発火特性にとって、重要な役割を果たすことが示された。サブユニットをクローニングして発現を調べた結果、Kv7.4 が 3 日齢以降の M 細胞のみで発現していることが明らかにされた(図 6)。

さらに、アフリカツメガエル卵母細胞に発現させて、そのキネティクスを調べると、Kv7.4 チャンネルは Kv1.1 チャンネルとは異なった時間経過で開く低閾値型カリウムチャンネルであることが見出された。さらに、2 つの低閾値型カリウムチャンネルの発現で初めて M 細胞の単発発火が達成されることを、モデル解析で明らかにした(図 7. Watanabe et al., *eNeuro*, 2017)。

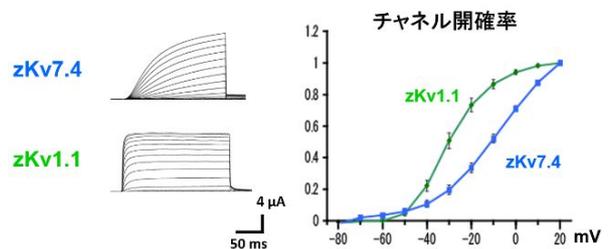


図 7. M 細胞に発現する低閾値型カリウムチャンネル(Kv1.1, Kv7.4). コマンド膜電位(-70 ~ +20mV)に対する外向き電流. 異なる時間経過でチャンネルが開く。

(2) M 細胞が形成するモチーフ回路

M 細胞の発火活動は上記の膜特性に加えて、自身を抑制する反回性抑制回路および左右の相互を抑制する相反性抑制回路によっても強く制御されていて、1 対の M 細胞の一方が単発発火することに寄与すると考えられている。網様体脊髄路ニューロン群の尾側には、吻尾軸方向に並ぶ約 8 対の T 型網様体(TR)ニューロンが存在する。TR ニューロンは細胞体から伸びた軸索が反対側の内側縦束に入ったところで吻尾軸方向に T 字形に分枝し、それぞれ上行・下行する(Kimmel et al, 1985; Koyama et al., 2011)。それらの一部あるいは全部が M 細胞の相反性および反回性の抑制を中継する介在ニューロンと考えられてきたが、どの TR ニューロンがこれらの回路を中継するかは不明であった。

最も吻側部に位置する 2 対(Ta1 細胞と Ta2 細胞)は、ほかの TR ニューロンより大きな細胞体を持つ。また、トランスジェニックゼブラフィッシュ系統の中で、TR ニューロン群の中で Ta1 細胞と Ta2 細胞のみに GFP を発現するもの(*Tol056*)が見つかった(図 8)。電気生理学および形態学的解析を行った結果、2 対の形態は極めて酷似していて、ともに M 細胞から単シナプス性

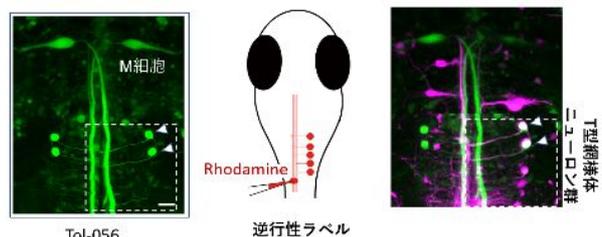


図 8. *Tol056* ゼブラフィッシュでは T 型網様体ニューロンのうち、最も吻側の 2 対が GFP を発現する。

の興奮性入力を受け，両側の M 細胞に抑制性介在ニューロンを介して，強力な抑制を与えていることを明らかにした．更に，Ta1 細胞と Ta2 細胞の破壊により，両側の M 細胞がほぼ同時に発火する確率が上昇し，その結果，M 細胞によって駆動される逃避運動の最初に見られる体の屈曲が阻害されることを見出し，Ta1 細胞と Ta2 細胞が左右の M 細胞間の相反性および反回性抑制に重要な役割を果たしていることを結論した(図 9 . Shimazaki et al., *J. Neurosci.* 2019) . M 細胞の出力系には，脊髄内で反対側を強く抑制する CoLo 細胞が知られている(Satou et al., 2009) . CoLo 細胞は M 細胞から gap junction を介して興奮し，反対側の運動ニューロンや CoLo 細胞を直接抑制する．したがって，CoLo 抑制は 3 シナプスを介して約 2 ミリ秒かかる相反性抑制より早く働き，たとえ両側の M 細胞が発火しても，先に発火した M 細胞の司令を優先して，一方向に逃げる事ができる．すなわち，2 ミリ秒以内に脊髄で働く CoLo 抑制と，それ以降に後脳の左右の M 細胞間で働く相反抑制によって，一方向への逃避運動が保障されていることが示された．

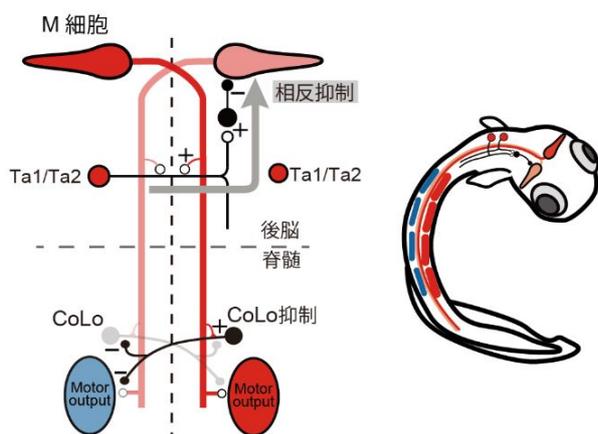


図 9 . M 細胞が発火したときに，反対側を強く抑制する回路．後脳と脊髄に多重に存在する．

本研究では，ゼブラフィッシュの後脳分節に繰り返される相同な RS ニューロンが同じように聴神経から入力を受けながら，M 細胞だけが特異的に単発発火特性を発達段階で獲得する分子基盤を明らかにした．さらに，左右の M 細胞が互いに抑制して，片側の M 細胞が興奮する相反性回路の実態を明らかにした．その介在ニューロンは後脳に繰り返される 8 対の TR ニューロンの吻側の 2 対であった．これらのニューロンの特性とモチーフ回路の形成は，素早く刺激から遠ざかることが求められる逃避運動回路に重要な役割を果たすと同時に，脳に繰り返される構造から，特異的な機能を生み出すニューロンとニューロン回路の形成過程を示すモデルと考える．

< 引用文献 >

- Lumsden, A., Keynes, R. *Nature* **337**, 424-428 (1989).
- Rubenstein, J.L., Martinez, S., Shimamura, K. Puelles, L. *Science* **266**, 578-580 (1994).
- Studer, M., Lumsden, A., Ariza-McNaughton, L., Bradley, A., Krumlauf, R. *Nature* **384**, 630-634 (1996).
- Zhang, M., Kim, H.J., Marshall, H., Gendron-Maguire, M., Lucas, D.A., Baron, A., Gudas, L.J., Gridley, T., Krumlauf, R., Grippo, J.F. *Development* **120**, 2431-42 (1994).
- Metcalfe, W.K., Mendelson, B., Kimmel, C.B. *J Comp Neurol.* **251**, 147-159 (1986).
- Zottoli, S. J. *J. Exp. Biol.* **66**, 243-54 (1977).
- Oda, Y., Kawasaki K., Morita, M., Korn, H., Matsui, H. *Nature* **394**, 182-185 (1998).
- Korn, H. & Faber, D. S. *Neuron* **47**, 13-28 (2005).
- Kohashi, T., Oda, Y. *J. Neurosci.* **28**, 10641-10653 (2008).
- Nakayama, H., Oda, Y. *J. Neurosci.* **24**, 3199-3209 (2004).
- Watanabe, T., Shimazaki, T., Mishiro, A., Suzuki, T., Hirata, H., Tanimoto, M., & Oda, Y. *J. Neurophysiol.* **111**, 1153-1164 (2014).
- Neki, D., Nakayama, H., Fujii, T., Matsui-Furusho, H., Oda, Y. *J. Neurosci.* **34**, 3291-3302 (2014)
- Kimmel, C.B., Metcalfe, W.K., Schabtach, E. *J Com Neurol.* **233**, 365-376 (1985)
- Koyama, M., Kinkhabwala, A., Satou, C., Higashijima, S., Fetcho, J. *Proc Natl Acad Sci.* **108**, 1170-1175 (2011).
- Satou, C., Kimura, Y., Kohashi, T., Horikawa, K., Takeda, H., Oda, Y., & Higashijima, S. *J. Neurosci.* **29**, 6780-6793 (2009).

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計15件（うち査読付論文 15件 / うち国際共著 3件 / うちオープンアクセス 15件）

1. 著者名 Takashi Shimazaki, Masashi Tanimoto, Yoichi Oda, Shin-ichi Higashijima	4. 巻 39
2. 論文標題 Behavioral role of the reciprocal inhibition between a pair of Mauthner cells during fast escapes in zebrafish	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Neuroscience	6. 最初と最後の頁 1182-1194
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1523/JNEUROSCI.1964-18.2018	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 Yukiko Kimura, Shin-ichi Higashijima	4. 巻 -
2. 論文標題 Regulation of locomotor speed and selection of active sets of neurons by V1 neurons	5. 発行年 2019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/s41467-019-09871-x	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 Takeuchi Yuichi, Ishikawa Asano, Oda Yoichi, Kitano Jun	4. 巻 28
2. 論文標題 Lateralized expression of left-right axis formation genes is shared by adult brains of lefty and righty scale-eating cichlids	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics	6. 最初と最後の頁 99 ~ 106
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cbd.2018.07.002	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 Yuichi Takeuchi, Hiroki Hata, Atsushi Maruyama, Takuto Yamada, Takuma Nichikawa, Makiko Fukui, Richard Zatha, Bosco Rusuawa, Yoichi Oda	4. 巻 222
2. 論文標題 Specialized movement and laterality of fin-biting behaviour in <i>Genyochromis mento</i> in Lake Malawi	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Biology	6. 最初と最後の頁 jeb191676
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1224/jeb.191676	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 Watanabe Takaki, Shimazaki Takashi, Oda Yoichi	4. 巻 4
2. 論文標題 Coordinated Expression of Two Types of Low-Threshold K + Channels Establishes Unique Single Spiking of Mauthner Cells among Segmentally Homologous Neurons in the Zebrafish Hindbrain	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 eNeuro	6. 最初と最後の頁 ENEURO.0249 ~ 17
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1523/ENEURO.0249-17.2017	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 Takahashi Megumi, Inoue Maya, Tanimoto Masashi, Kohashi Tsunehiko, Oda Yoichi	4. 巻 121
2. 論文標題 Short-term desensitization of fast escape behavior associated with suppression of Mauthner cell activity in larval zebrafish	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Neuroscience Research	6. 最初と最後の頁 29 ~ 36
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.neures.2017.03.008	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 Taniguchi Atsushi, Kimura Yukiko, Mori Ikue, Nonaka Shigenori, Higashijima Shin-ichi	4. 巻 59
2. 論文標題 Axially-confined in vivo single-cell labeling by primed conversion using blue and red lasers with conventional confocal microscopes	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Development, Growth & Differentiation	6. 最初と最後の頁 741 ~ 748
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/dgd.12412	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 Ratanayotha Adisorn, Kawai Takafumi, Higashijima Shin-ichi, Okamura Yasushi	4. 巻 5
2. 論文標題 Molecular and functional characterization of the voltage-gated proton channel in zebrafish neutrophils	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Physiological Reports	6. 最初と最後の頁 e13345 ~ e13345
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.14814/phy2.13345	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 Ota, S., Taimatsu, K., Yanagi, K., Namiki, T., Ohga, R., Higashijima, S., and Kawahara, A.	4. 巻 6
2. 論文標題 Functional visualization and disruption of targeted gene using CRISPR/Cas9-mediated eGFP reporter integration in zebrafish.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 34991
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/srep34991	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 Sakuragi S, Niwa F, Oda Y, Mikoshiba K, Bannai H	4. 巻 486
2. 論文標題 Astroglial Ca ²⁺ signaling is generated by the coordination of IP3R and store-operated Ca ²⁺ channels	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Biochem Biophys Res Commun.	6. 最初と最後の頁 879-885
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbrc.2017.03.096	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 Niwa F, Sakuragi S, Kobayashi A, Takagi S, Oda Y, Bannai H, Mikoshiba K	4. 巻 479
2. 論文標題 Dissection of local Ca ²⁺ signals inside cytosol by ER-targeted Ca ²⁺ indicator.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Biochem Biophys Res Commun.	6. 最初と最後の頁 67-73
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbrc.2016.09.034	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 Ogino Kazutoyo, Yamada Kenta, Nishioka Tomoki, Oda Yoichi, Kaibuchi Kozo, Hirata Hiromi	4. 巻 39
2. 論文標題 Phosphorylation of Gephyrin in Zebrafish Mauthner Cells Governs Glycine Receptor Clustering and Behavioral Desensitization to Sound	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The Journal of Neuroscience	6. 最初と最後の頁 8988 ~ 8997
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1523/JNEUROSCI.1315-19.2019	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 Satou Chie, Sugioka Takumi, Uemura Yuto, Shimazaki Takashi, Zmarz Pawel, Kimura Yukiko, Higashijima Shin-ichi	4. 巻 30
2. 論文標題 Functional Diversity of Glycinergic Commissural Inhibitory Neurons in Larval Zebrafish	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Cell Reports	6. 最初と最後の頁 3036 ~ 3050.e4
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.celrep.2020.02.015	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 島崎 宇史、小田 洋一	4. 巻 71
2. 論文標題 総説 「脳が左右非対称にはたらく神経メカニズム」	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 BRAIN and NERVE	6. 最初と最後の頁 1409 ~ 1417
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11477/mf.1416201462	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 島崎宇史、小田洋一	4. 巻 -
2. 論文標題 総説「さまざまな動物の逃避運動を駆動する巨大ニューロン」	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 比較生理生化学会誌 (印刷中)	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) なし	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3件 (うち招待講演 1件 / うち国際学会 1件)

1. 発表者名 島崎宇史、谷本昌志、小田洋一、東島真一
2. 発表標題 ゼブラフィッシュの逃避運動における左右のマウスナー細胞間の相反抑制の役割
3. 学会等名 日本神経科学学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 植村 悠人, 東島 眞一, 小田 洋一, 木村 有希子
2. 発表標題 ゼブラフィッシュ幼魚の胸びれ運動を制御する神経回路
3. 学会等名 日本神経科学学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Higashijima, S.
2. 発表標題 Functional analysis of spinal inhibitory neurons in controlling swimming
3. 学会等名 4th Conference, Imaging Structure and Function of the Zebrafish Brain (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2016年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 川原敦雄、東島眞一	4. 発行年 2016年
2. 出版社 羊土社	5. 総ページ数 233(90-97)
3. 書名 All about ゲノム編集	

1. 著者名 生物音響学会 (小田洋一他編および共著)	4. 発行年 2019年
2. 出版社 朝倉書店	5. 総ページ数 464
3. 書名 生き物と音の事典	

〔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 分 担 者	東島 真一 (Higashijima Shin-ichi) (80270479)	大学共同利用機関法人自然科学研究機構(新分野創成センター、アストロバイオロジーセンター、生命創成探究・生命創成探究センター・教授 (82675)	