

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 5 月 29 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25250002

研究課題名(和文) 発達過程で聴覚を獲得するメカニズムに関する生理学的・分子生物学的研究

研究課題名(英文) Physiological and Molecular Biological Studies on Mechanisms underlying Acquisition of Audition during Development

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) 36,100,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では動物が発達段階で聴覚を獲得するメカニズムの理解を目的とした。モデル脊椎動物のゼブラフィッシュを対象に生理学的・分子生理学的および薬理的・数理的手法を用いて解析し、以下の成果を得た。音の受容に関しては、微弱な音振動を受容する上で耳石という細胞装置の重要性を明らかにした。音の特徴抽出に関しては、後脳の分節に繰り返される形態学的に相同な網様体脊髄ニューロン群が同じように聴覚入力を受けながら、発達初期に興奮性を変化させることを明らかにした。そのなかで、マウスナー細胞は2種類の低閾値型カリウムチャンネルを特異的に組み合わせて発現し、音の開始時をコードする特性を獲得することを見出した。

研究成果の概要(英文)：In the present study we examined physiological and molecular mechanisms underlying acquisition of audition during development by using zebrafish embryo and larva. We showed first that otolith size in the larval ear is crucial to differentially sense auditory and vestibular information. Second, Mauthner cell among the hindbrain reticulospinal neurons receiving auditory nerve inputs acquires single firing property during early development, while other neurons keep regular spiking in response to membrane depolarization. Third, expression of two types of low threshold potassium channels plays a key role in the Mauthner cell's acquisition of the unique firing property.

研究分野：神経科学

キーワード：ゼブラフィッシュ 内耳 有毛細胞 耳石 マウスナー細胞 カリウムチャンネル 網様体脊髄路ニューロン 特徴抽出

1. 研究開始当初の背景

我々が音を聞くには、内耳で音の振動を電気信号に変換し(第1過程)、その信号を聴神経によって中枢に伝え(第2過程)、中枢で電気信号の時系列から音信号の特徴を抽出する過程(第3過程)が必要である。

第1過程や第2過程のメカニズムは、これまで主に哺乳類・鳥類・両生類で調べられ、(a) 空気の振動を増幅して、内耳の有毛細胞の感覚毛の変位に換える機械過程の重要性、(b) 有毛細胞において感覚毛の変位を電気信号に変換する機械刺激受容チャネルの存在位置(Beurg et al., 2009)や候補分子(Christensen and Corey, 2007)が示唆され、(c) 内耳有毛細胞の機械刺激受容能の獲得過程(Geleoc and Holt, 2003; Lelli et al., 2009)や、(d) 有毛細胞から蝸牛神経核への聴覚回路形成過程(Rubel and Fritzsche, 2002)が調べられている。第3過程で働く聴覚中枢では、音の位相・周波数・振幅をコードする“特徴抽出ニューロン”が見出されている。発達期では、電位依存性カリウムチャネルの発現に伴って(Kuba et al. 2002)特異的な発火応答特性が獲得される(Nakamura and Takahashi 2007)という報告がある。また、(e) 聴神経の自発的な神経活動が(Tritsch et al. 2007)、蝸牛神経核の細胞の発達・生存に影響を与える(Rubel and Fritzsche 2002)という興味深い概念が示唆されている。しかし(a)についてはオングストロームの振動を有毛細胞が感知しうる10nmオーダーに増幅する人工機械が及ばない生物機械の妙が解かれていない。(b)の受容チャネルの同定はいまだに決着がついていない。(c)(d)(e)に関しては、これらの現象が起こる正確な順序と因果関係を決定するのに必要な、生体内でのニューロン活動の計測や操作が困難であった。

我々はこれらの問題点を克服して、動物が聴覚を獲得するメカニズムをする理解するために、豊富な遺伝学的・発生学的背景を持つモデル脊椎動物であるゼブラフィッシュを用いて、聴覚の獲得過程を調べてきた。ゼブラフィッシュは音に敏感に反応するHearing expertあるいはHearing specialistと呼ばれる魚で、刺激音から素早く逃げる。その逃避運動を駆動する主要回路は、内耳の有毛細胞から後脳を経て脊髄に至るまで明らかにされており、聴覚の獲得においてどの部位でどのような変化が起こっているかを同定する上で理想的な研究対象である。内耳で受容した音刺激は、聴神経を介して後脳のマウスナー(M)細胞という巨大な網様体脊髄路(Reticulospinal, RS)ニューロンに伝えら

れる。背側に左右1対存在するM細胞の一方が活動電位を発生すると、その信号は反対側の脊髄運動ニューロンに伝えられ、胴筋が一斉に収縮する。その結果、魚は体をC字状に曲げて、反対側に逃げる(Faber and Korn 1978; Oda et al., *Nature*, 1998; Kohashi and Oda *J. Neurosci.* 2008; Kohashi et al., *J. Neurosci.* 2012)。本研究を開始するまでの大きな成果として、『内耳から中枢までの聴覚路は聴覚獲得以前に既に形成されており、中枢が音に応じるための最終段階は内耳有毛細胞の音感受性の獲得である』ことを見出した(Tanimoto et al. *J. Neurosci.* 2009; *J. Neurosci.* 2011,)。このとき、音感受性のない時期の有毛細胞も大きな機械刺激に対しては十分応答するので、有毛細胞がごく微弱な音刺激に対して感受性を獲得するメカニズムが音の受容に重要なのではないかと考えた。

また、ゼブラフィッシュと同じコイ科のキンギョの成魚を対象にした研究で我々は、M細胞に隣接する分節にはM細胞と形態学的に相同なRSニューロンが繰り返し存在し、それらも聴神経から直接入力を受けていて、相同RSニューロン(MiD2/3)が入力量に応じた発火頻度で連続発火するのに対して、M細胞だけが極めて短い時定数を持ち、大きな聴覚入力のオンセットで単発発火することを見出し、M細胞と相同ニューロンが異なる特徴を抽出することを明らかにした(Nakayama and Oda, *J. Neurosci.* 2004)。同時期に生まれ、同じ形態学的特徴を持ち、共通の聴覚入力を受ける相同なニューロンが、異なる興奮性を持つメカニズムが明らかにされれば、脳の多様な特徴抽出機構の働き方の理解につながるであろう。

以上のような背景で、聴覚の獲得における内耳の有毛細胞で起こる「音の受容」と中枢での「特徴抽出」のメカニズムが、この系で解析できると考えるに至り、本研究を開始した。

2. 研究の目的

本研究では、主にゼブラフィッシュの胚や仔魚に分子生物学的・生理学的・行動学的アプローチを適用し、「音の受容」と「音の特徴抽出」を達成する内耳有毛細胞とM細胞の機能的発達メカニズムを探究することを目的とした。具体的には、(1)有毛細胞が音感受性を獲得するための細胞装置の発達と、(2)M細胞の特異的な膜特性を決定する分子基盤とその膜特性の生理学的意義を調べた。(1)については、ゼブラフィッシュの内耳の中で音(聴覚)を受容する球形嚢の有毛細胞と重力加速度(平衡感覚)を受容する卵形嚢の有毛細胞を比較し、音受容に必須のメカニズム

を解析した。(2)については、薬理的解析の結果からM細胞と相同RSニューロンの膜特性を左右するカリウムチャンネルに焦点を絞って、発現するカリウムチャンネルの違いやその性質について検討した。

3. 研究の方法

ゼブラフィッシュの胚と仔魚およびキンギョの成魚を用いて、以下の実験を行った。

(1) 内耳有毛細胞の音感受性を担う細胞装置については耳石に注目して、その発達や音受容における役割を調べた。マイクロ・マニピュレーションで耳石を操作して有毛細胞の音受容特性に対する効果を調べた。有毛細胞の音応答は、耳胞内に刺入した微小ガラス管電極で記録するマイクロフォン電位から解析した。また、有毛細胞の感覚毛(stereocilia)をアクチンに結合する蛍光ファロイジンでラベルし、その極性分布を調べた。

(2) M細胞の興奮性の変化については、胚と仔魚のM細胞と相同RSニューロン(MiD2/3)から *in vivo* ホールセル記録を行い、矩形波電流の注入に対する発火応答を調べた。特異的な膜特性を担う電位依存性カリウムチャンネル候補を薬理的手法で絞り、候補チャンネルサブユニットの発現を分子生物学的・生理学的に解析した。加えて、異なる電位依存性カリウムチャンネルの組み合わせがM細胞の単発発火に果たす役割について数理モデル解析によって検討した。

(3) 音に対する逃避運動中のM細胞の活動をカルシウムイメージングで計測した。M細胞にカルシウム指示蛍光物質(Oregon Green BAPTA-1)を取り込ませて高速カルシウムイメージングを行い、同時に尾の運動を高速カメラで記録した。

4. 研究成果

モデル脊椎動物であるゼブラフィッシュを研究対象にして、聴覚獲得に関わる末梢から中枢にいたる経路の機能的な発達に関して、以下のような知見を得た。

(1) 胚および仔魚の内耳には、形態の良く似た2つの耳石器官(球形嚢と卵形嚢)が存在する。ともに炭酸カルシウムでできた耳石と振動や直線加速度を受容する有毛細胞およびその支持細胞から構成される。耳石は有毛細胞より比重が大きいことから、加速度に対して両者の動きに差ができて、その結果有毛細胞の感覚毛が倒れて、先端に存在する機械受容チャンネルが開くと考えられている。これまでには行動に対する耳石の破壊効果から、

球形嚢(S)は聴覚を、卵形嚢(U)は平衡感覚を受容すると示唆されていた。今回は音刺激に対する電位応答(マイクロフォン電位)から、Sの有毛細胞にのみが音受容することを明らかにした。その原因は何かを探るために、SとUの耳石の大きさの違いに着目した。受精後5日のゼブラフィッシュではSの耳石はUの2.5倍であった。もし耳石の大きさの差が、音受容能を左右すると仮定すると、Uの耳石を大きくすれば本来平衡感覚しか受容しないUの有毛細胞が音に応答することが期待される。そこでマイクロ・マニピュレーションによって取り外したSの耳石をUの耳石と融合させて大きな耳石を持つUを作成した。その結果、大きな耳石を持ったUの有毛細胞が音を受容することを見出し、わずかな物理量の差が音受容の獲得に重要であることを明らかにした(Inoue et al. *Scientific Reports* 2013 他)。このとき、Uのマイクロフォン電位は音と同じ周波数を示し、音の2倍の周波数を示すSのマイクロフォン電位とは異なっていた。これは蛍光ファロイジンで調べられた感覚毛の極性分布を反映していて、上記の結論を保証した。

(2) 内耳から中枢に信号を伝える第VIII神経にも、Sに接続するVIIIp神経とUに接続するVIIIa神経がある。それぞれの音刺激に対する応答を比較すると、VIIIp神経は音の位相に一致して発火するが、U耳石を大きくして音応答を示すVIIIa神経は音の位相にロックせずに発火することを見出した。さらにVIIIp神経は脱分極の開始時のみに発火するのに対して、VIIIa神経は脱分極の大きさに応じて発火頻度で連続発火することを明らかにし、両者の膜特性に差があることを示唆した。

(3) ゼブラフィッシュとほぼ等しい後脳RSニューロン群の構成を持つキンギョの成魚を対象にして、細胞内同時記録で得られるシナプス電位から、M細胞と相同RSニューロン間の結合を解析した。その結果、M細胞からRSニューロン群に一方方向のシナプス結合が存在し、その結合様式は形態学的相同性を反映していることを見出した。すなわち、M細胞から背側のMiD2/3細胞へは同側は抑制性、反対側へは1つの例外を除いて興奮性の結合が見出された。一方、M細胞やMiD2/3細胞より遅く生まれ腹側に位置するMiV2/3細胞には両側に強い興奮性結合が明らかにされた(Neki et al. *J Neurosci.* 2014)。ニューロン間の相同性を反映した結合様式は、音の特徴抽出と逃避運動の制御回路の成り立ちとして注目すべきである。

(4) ゼブラフィッシュの胚および仔魚の後

脳背側に存在し聴神経から直接入力を受ける M 細胞とその相同 RS ニューロン(MiD2/3)からホールセル記録を行い、矩形波電流刺激に対する発火応答を比較した。M 細胞も発達初期には相同 RS ニューロンと同様に連続発火を示すが、ゼブラフィッシュが聴覚に応答し始める受精後 3 日以降に発火特性を大きく変え、M 細胞だけが矩形波のオンセットのみに活動電位を発生する単発発火特性を獲得することを見出した(Watanabe et al. *J Neurophysiol.* 2014 他)。この結果は、同じ聴覚入力を受けるニューロンが、発達に伴って興奮性を変化させ、異なる特徴抽出をするニューロンに機能的に分化することを示唆する。

(5) M 細胞と相同ニューロン(MiD2/3)が異なる興奮性を示す分子基盤を薬理的に検討した。受精後 5 日ゼブラフィッシュの M 細胞に 2 つの低閾値型電位依存性カリウムチャネルの阻害剤(dendrotoxin I と XE991)を与えると、単発発火特性が完全に失われ、相同ニューロンと同様のきれいな連続発火を示した。したがって、M 細胞にはこれらの阻害剤でブロックされる 2 種類の低閾値型電位依存性カリウムチャネル(Kv1 チャネルと Kv7 チャネル)が発現し、特異的な単発発火の興奮性を獲得することが示唆された(Watanabe et al. *J Neurophysiol.* 2014 および投稿中)。

(6) 次にゼブラフィッシュの Kv1 チャネルと Kv7 チャネルを構成するサブユニットをクローニングし、M 細胞にはサブユニットとして zKv1.1 と zKv7.4 が発現していることを見出した。興味深いことに zKv7.4 は M 細胞と相同ニューロンのうち M 細胞のみに発現していたが、zKv1.1 は相同ニューロンにも発現していた。したがって、zKv1.1 サブユニットの発現だけでは M 細胞の単発発火特性を説明できないが、チャネルの働きを修飾するサブユニット(zKv 2)が単発発火を示す M 細胞特異的に発現することを見出した(Watanabe et al. *J Neurophysiol.* 2014 他)。

(7) zKv1.1 と zKv7.4 サブユニットをアフリカツメガエル卵母細胞に発現させて、カリウムチャネルのキネティクスを電気生理学的に解析した。その結果、ともに静止膜電位付近から脱分極電位でチャネルを開く低閾値型カリウムチャネルであるが、Kv1.1 は電位変化に対して早く開き、Kv7.4 は遅く開くというキネティクスの違いが明らかになった。また、補助サブユニットである zKv 2 を共発現すると、カリウム電流量が増大することが見出された(Watanabe et al., *J Neurophysiol.* 2014 他)。このとき、チャネルのキネティクスには全く変化が見られないので、zKv 2 は zKv1.1 の膜表出を促進すると考えられる。こ

れらの結果から、M 細胞に zKv1.1 と zKv7.4 および zKv 2 が組み合わせられて発現することによって、M 細胞は特異的な興奮性を獲得したと結論した(Watanabe et al. *J Neurophysiol.* 2014 および投稿中)。

(8) 硬骨魚の音に対する逃避運動は、音刺激によって M 細胞が活動電位を発生し、その結果反対側の脊髄の運動ニューロンが一斉に活動して胴を反対側に曲げることから始まると理解されている(Zottoli 1977; Kohashi and Oda *J Neurosci.* 2008 他)。また、刺激音の繰り返し与えると逃避運動が抑圧されることが知られている(Oda et al. 1998; Robert et al. 2011; Marsden and Granato 2015)。本研究では、受精後 5 日のゼブラフィッシュの逃避運動中に M 細胞の活動をカルシウムイメージングし(*Nature Neurosci.* 2017)、音刺激に対して M 細胞が単発の活動電位を発生すると最短潜時の逃避運動が起こることを明らかにし、これまでの解釈を確認する一方、M 細胞を伴わない逃避運動もわずかに起こることも見出した。さらに、M 細胞の発火を起こす閾値以下の音刺激を繰り返すと、その後 10 分間 M 細胞の活動電位の発生が抑圧され同時に逃避運動が誘発されにくくなる短期脱感作を見出した。このとき内耳の有毛細胞の応答には変化が行ないことから、その変化部位は聴神経から M 細胞の間であると推定した(Takahashi et al. *Neurosci Res.* 2017)。興味深いことに、ゼブラフィッシュ仔魚では抑圧が短期間しか持続せず、成魚のキンギョの 1 時間以上持続する長期脱感作(Oda et al. *Nature* 1998)とは異なっていた。この可塑的变化の持続時間の差は魚の成熟度に依存するのではないかと推定した。

本研究では動物が発達段階で聴覚を獲得するメカニズムについて、主にモデル脊椎動物のゼブラフィッシュを対象に生理学的・分子生理学的および薬理的・数理学的手法を用いて解析し、音の受容に関しては、微弱な音振動を受容する上で耳石という細胞装置の重要性を示した。音の特徴抽出に関しては、同じように聴覚入力を受ける中枢ニューロンのうち新たに膜電位依存性チャネルを発現した M 細胞が特異的な情報処理をするように特性を獲得する機構を見出した。

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 24 件)

Inoue M, Tanimoto M, Oda Y. The role of ear stone size in hair cell acoustic sensory

- transduction. *Scientific Reports* 3: 2114 (2013). doi: 10.1038/srep02114
- Yamanaka I, Miki M, Asakawa K, Kawakami K, Oda Y, Hirata H. Glycinergic transmission and postsynaptic activation of CaMKII are required for glycine receptor clustering in vivo. *Genes Cells*. 18(3):211-224 (2013). doi:10.1111/gtc.12032
- Sudo Y, Okazaki A, Ono H, Yagasaki J, Sugo S, Kamiya M, Reissig L, Inoue K, Ihara K, Kandori H, Takagi S, Hayashi S. A blue-shifted light-driven proton pump for neural silencing. *Journal of Biological Chemistry* 288(28) 20624-32. (2013). doi: 10.1074/jbc.M113.475533
- Suzuki M, Toyoda N, Shimojou M, Takagi S. IR Laser-induced gene expression in targeted single cells of *C. elegans*. *Dev Growth Differ*. 55(4):454-61 (2013). doi: 10.1111/dgd.12061.
- Arizono M, Bannai H, Mikoshiba K. Imaging mGluR5 Dynamics in Astrocytes Using Quantum Dots. *Curr Protoc Neurosci*. 66: Unit 2.21. (2014). doi: 10.1002/0471142301.ns0221s66.
- Wu YW, Tang X, Arizono M, Bannai H, Shih PY, Dembitskaya Y, Kazantsev V, Tanaka M, Itohara S, Mikoshiba K, Semyanov A. Spatiotemporal calcium dynamics in single astrocytes and its modulation by neuronal activity. *Cell Calcium*. 55(2):119-29 (2014). doi: 10.1016/j.ceca.2013.12.006. Epub 2014 Jan 8
- Suzuki M, Toyoda N, Takagi S. Pulsed Irradiation Improves Target Selectivity of Infrared Laser-Evoked Gene Operator for Single-Cell Gene Induction in the Nematode *C. elegans*. *PLoS One*. 9(1):e85783. (2014). doi: 10.1371/journal.pone.0085783.
- Okazaki A, Takahashi M, Toyoda N, Takagi S. Optical silencing of *C. elegans* cells with light-driven proton pumps. *Methods*. 68(3):425-30 (2014). doi: 10.1016/j.ymeth.2014.02.030.
- Neki D, Nakayama H, Fujii T, Matsui-Furusato H, Oda Y. Functional motifs composed of morphologically homologous neurons repeated in the hindbrain segments. *J. Neuroscience* 34(9): 3291-3302 (2014). doi: 10.1523/JNEUROSCI.4610-13.2014
- Watanabe T, Shimazaki T, Mishiro A, Suzuki T, Hirata H, Tanimoto M, Oda Y. Coexpression of auxiliary Kvb2 subunits with Kv1.1 channels is required for developmental acquisition of unique firing properties of zebrafish Mauthner cells. *J. Neurophysiology* 111(6) 1153-1164 (2014). doi:10.1152/jn.00596.2013
- Oda Y. Escape behavior and its underlying neuronal circuits. *BRAIN and NERVE* 67 (10):1173-1183 (2015). DOI: 10.11477/mf.1416200281
- Bannai H, Niwa F, Sherwood MW, Shrivastava AN, Arizono M, Miyamoto A, Sugiura K, Levi S, Triller A, Mikoshiba K. Bidirectional Control of Synaptic GABAAR Clustering by Glutamate and Calcium. *Cell Reports* 13(12): 2768-2780 (2015). doi: 10.1016/j.celrep.2015.12.002
- Takeuchi Y, Hori M, Tada S, Oda Y. Acquisition of lateralized predation behavior associated with development of mouth asymmetry in a Lake Tanganyika scale-eating cichlid fish. *PLOS ONE* 11(1): e0147476 (2016). doi:10.1371.
- Tsukamoto T, Mizutani K, Hasegawa T, Takahashi M, Honda N, Hashimoto N, Shimono K, Yamashita K, Yamamoto M, Miyauchi S, Takagi S, Hayashi S, Murata T, Sudo Y. X-ray crystallographic structure of thermophilic rhodopsin: implications for high. *J Biol Chem*. 291(23):12223-32 (2016). doi: 10.1074/jbc.M116.719815.
- Niwa F, Sakuragi S, Kobayashi A, Takagi S, Oda Y, Bannai H, Mikoshiba K. Dissection of local Ca²⁺ signals inside cytosol by ER-targeted Ca²⁺ indicator. *Biochem. Biophys. Res. Comm*. 479: 67-73, (2016). doi:10.1016/j.bbrc.2016.09.034
- Nukazuka A, Takagi S. Characterizing Semaphorin Signaling in vivo using *C. elegans*. *Methods in Molecular Biology* 1493:485-498 (2017). doi:10.1007/978-1-4939-6448-2_34
- Sherwood MW, Arizono M, Hisatsune C, Bannai H, Ebisui E, Sherwood JL, Panatier A, Oliet SH, Mikoshiba K. Astrocytic IP3Rs: Contribution to Ca²⁺ signalling and hippocampal LTP. *Glia* 65 (3) 502-513 (2017). doi: 10.1002/glia.23107.

Lu R, Sun W, Liang Y, Kerlin A, Bierfeld J, Seelig JD, Wilson DE, Scholl B, Mohar B, Tanimoto M, Koyama M, Fitzpatrick D, Orger MB, Ji N. Video-rate volumetric functional imaging of the brain at synaptic resolution. *Nature Neuroscience* 20, 620-628 (2017) doi:10.1038/nn.4516

Sakuragi S, Niwa F, Oda Y, Mikoshiba K, Bannai H. Astroglial Ca^{2+} signaling is generated by the coordination of IP3R and store-operated Ca^{2+} channels. *Biochem Biophys Res Commun*. 486(4):879-885 (2017). doi: 10.1016/j.bbrc.2017.03.096.

Takahashi M, Inoue M, Tanimoto M, Kohashi T, Oda Y. Short-term desensitization of fast escape behavior associated with suppression of Mauthner cell activity in larval zebrafish. *Neurosci Res*. (2017) doi:10.1016/j.neures.

〔学会発表〕(計 56 件)

Tanimoto M, Yokomichi S, Sugimoto A, Oda Y. Sound/vibration-evoked fast escapes triggered by Mauthner circuits or non-Mauthner circuits in zebrafish. *Neuro 2013* (June 20-23, 2013, Kyoto)

Shimazaki T, Watanabe T, Oda Y. Expression and dephosphorylation of Kv7/KCNQ channels for acquiring the unique membrane properties of zebrafish Mauthner cells. 19th Japanese Medaka and Zebrafish Meeting (September 20-21, 2013, Sendai)

Oda Y, Neki D, Nakayama H. Functional motifs composed of morphologically homologous neurons repeated in the teleost hindbrain segments. The 11th International Comparative Neuroethology Meeting. (July 28, 2014, Sapporo)

Inoue M, Tanimoto M, Oda Y. A semi-in-vivo electrophysiological analysis of auditory nerve development in larval zebrafish. *Neuroscience 2014* (September 13, 2014, Yokohama)

Tanimoto M, Sugimoto A, Yokomichi S, Asakawa K, Kawakami K, Oda Y. Optogenetic analysis of the functional role of Mauthner cell on the sound/vibration-evoked fast escapes in larval zebrafish. *Neuroscience 2014* (September 13, 2014, Yokohama)

Oda Y. Acquiring the sense of sound: from

ear to brain. IBRO ADVANCED SCHOOL OF NEUROSCIENCE MALAYSIA (Invited) (Monash University, September 18, 2014, Kuala Lumpur)

Tanimoto M, Sugimoto A, Yokomichi S, Asakawa K, Kawakami K, Oda Y. Optogenetic analysis of neural circuits for sound/vibration-evoked fast escapes in larval zebrafish. 20th Japanese Medaka and Zebrafish Meeting (September 20, 2014, Tokyo)

Shimazaki T, Oda Y. Functional circuits composed of different classes of reticular neurons in zebrafish hindbrain. *Neuro2015* (July 29, 2015, Kobe)

Uemura Y, Oda Y, Higashijima S. Neuronal circuits that control rhythmic pectoral fin movements in larval zebrafish. *Neuro 2016* (July 20-22, 2016, Yokohama)

〔図書〕(計 1 件)

「生き物の音の事典」(朝倉書店, 印刷中)

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.bio.nagoya-u.ac.jp/~m7home/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

名古屋大学・大学院理学研究科・教授
小田 洋一 (Yoichi Oda)
研究者番号: 00144444

(2) 研究分担者

名古屋大学・大学院理学研究科・准教授
高木 新 (Shin Takagi)
研究者番号: 90171420

名古屋大学・大学院理学研究科・特任講師
坂内博子 (Hiroko Bannai)
研究者番号: 40332340

名古屋大学・大学院理学研究科・助教/研究員
谷本 昌志 (Masashi Tanimoto)
研究者番号: 30608716