

令和 2 年 6 月 15 日現在

機関番号：13101

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16H01892

研究課題名(和文) 図形認知を担うマウス高次視覚野の研究

研究課題名(英文) Higher visual areas responsible for shape recognition in mice

研究代表者

澁木 克栄 (Shibuki, Katsuei)

新潟大学・脳研究所・非常勤講師

研究者番号：40146163

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 34,000,000円

研究成果の概要(和文)：覚醒マウス高次視覚野の応答を解析したところ、動く図形刺激に対して聴覚野周辺の後方から腹側部分が応答した。高次視覚野の図形認知を担う部位はこれらを含む広範な皮質部位であると思われる。視覚刺激に対する連想聴覚野応答解析を解析したところ、前聴覚野を中心とする領野で観察された。連想記憶の形成には、刺激複雑さが必要であり、この複雑さが刺激の特徴を形成して記憶されると思われる。図形認知機能は視覚的意識と関連している。ヒトで一次視覚野が損傷され、視覚的意識が障害された患者に動的視覚刺激を繰り返し提示すると、視覚刺激を知覚する確率が増強し、障害視野に提示されたひらがなを読めるまで図形認知機能が回復した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

我々は覚醒マウスの高次視覚野応答を解析し、高次視覚野が聴覚野の腹側まで広がっているという新知見を得た。またその部位の性質は一次視覚野の性質と大きく異なることが判った。これらの成果は、図形認知機能の分子機構解明に有用である。図形認知機能は、視覚的意識にかかわるが、視覚的意識を調べるためには、言語による報告が可能な人間を解析対象とする必要がある。我々は一次視覚野が脳梗塞によって障害された被検者の文字を読む図形認知機能について解析し、これらが動的視覚刺激の繰り返し提示によって回復することを示した。本研究の成果は、皮質盲の診断や治療といった臨床医学的観点からも有用であると考えられる。

研究成果の概要(英文)：We investigated the responses in the higher visual cortex of conscious mice.

The posterior-ventral cortical areas adjacent to the auditory cortex responded to moving object stimuli. Visual object recognition can be performed in wide cortical regions including these areas. Analysis of associative auditory responses to visual stimuli revealed that the associative responses were observed in diffuse auditory areas including the anterior auditory field. The formation of associative memory required stimulus complexity, which may be essential for characterizing stimuli. Visual object recognition is related to visual consciousness. Damages to the primary visual cortex (V1) impair visual consciousness. We investigated a male patient with the damaged V1. Repeated presentation of dynamic visual stimuli to him resulted in long-term potentiation in the probability of detection of visual stimuli, and after this potentiation, he could read hiragana letters presented in the impaired visual field.

研究分野：脳生理学

キーワード：高次視覚野 図形認知 マウス 皮質盲 視覚的意識

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

一次視覚野で処理された情報は逐次的に高次視覚野へと送られ、階層的に処理される。高次の視覚情報処理は、位置・動きを処理して空間認知を担う頭頂連合野に至る背側経路と、形・色を処理して図形認知を担う側頭連合野に至る腹側経路に大別される。マウスには一次視覚野の周辺に高次視覚野が存在する (Tohmi et al., 2014)。また霊長類の背側経路の頭頂連合野に相当する後部頭頂連合野が、視覚入力やヒゲ入力を統合して空間認知を担う機能を持つ (Yoshitake et al., 2013)。マウスにも背側経路だけでなく、図形認知を担う腹側経路が存在するはずである。我々は、マウスがどの程度の図形認知機能を持つのかを行動学的解析を用いて解析した (Yamagishi et al., 2018)。図形認知機能を調べる一つの方法は、遅延見本合わせテストを行うことである。我々はM字型の迷路の前にディスプレイを置き、提示した見本図形を手掛かりとするマウスの迷路選択を解析した。まず * の見本図形を中央に示し、その後、二つの迷路の入り口に と * の選択図形を提示する。見本と同じ図形の迷路を選べば正解とし、報酬を与える。1 - 2 か月訓練すると、マウスは約 90% の正答率で図形を選択した。次に見本図形を提示してから選択図形を提示するまで 20 秒間の遅延期間を置いたところ、マウスはこの記憶依存タスクでも高い正答率を示した。我々が驚いたことに、一旦 と * の図形ペアを用いた訓練が済むと、全く新しい図形ペア (例えば生まれて初めて見たアルファベットペア) を用いても、高い成績を示した。即ちマウスでは、テストの手順を覚え込ませるのに長い訓練期間を要するが、一旦訓練が済めば、霊長類に匹敵する視覚機能と視覚的短期記憶を示すことが判った (Yamagishi et al., 2018)。しかし、具体的にマウスの高次視覚野の性質、特に霊長類の腹側経路に相当する図形認知を担う高次視覚野の具体的な場所や性質については、殆ど判っていなかった。

2. 研究の目的

マウスは、種々の遺伝子改変系統が作成済みであり、これらを適切に用いれば分子機構を容易に研究できるという大きなメリットを有している。マウスの高次視覚野の詳細な性質が明らかにされ、解析する手法が確立されれば、高次視覚機能を支える分子・細胞メカニズムを解明できると期待される。そこでまず、覚醒マウス高次視覚野の蛍光カルシウム応答解析を行って、マウス高次視覚野の性質を解析した (覚醒マウス高次視覚野の蛍光カルシウム応答解析)。我々は既に行動学的解析により、マウスが視覚刺激と聴覚刺激の間に連想記憶が成立することを明らかにしている (Yamagishi et al., 2018)。このような連想記憶の成立には、高次感覚野の機能が密接にかかわっていると予想される。そこで、視覚刺激に対する連想聴覚野応答を解析することにした (視覚刺激に対する連想聴覚野応答解析)。高次視覚野による図形認知機能は、視覚的意識の形成に密接にかかわっていると予想される。しかし、マウスの視覚的意識の有無について研究を進めることは非常に困難である。図形認知と視覚的意識について解析するためには、言語によるレポートが可能でヒトを研究対象とする必要がある。そこで我々は一次視覚野が脳梗塞によって障害された被検者の視覚機能に着目し、視覚的意識と密接に関係した図形認知機能の一つである文字を読む機能について解析した (ヒトの被検者を用いた文字を読む機能の解析)。

3. 研究の方法

(1) 覚醒マウス高次視覚野の蛍光カルシウム応答解析

高次視覚野の活動を示す内因性蛍光応答は弱いため、蛍光蛋白カルシウムインディケータの G-CaMP8 を皮質興奮性ニューロン選択的に発現する生後 1-4 ヶ月の雄トランスジェニックマウス 32 匹を実験に用いた。記録を行う準備としてマウスはイソフルランを用いて麻酔し、皮膚および右側頭筋肉を切開した。頭部固定用の金具を歯科用セメントで頭蓋骨に取り付けた。右視覚皮質と側頭皮質上の頭蓋は透明な樹脂で覆い、保護した。手術から回復後、覚醒状態での記録を行うための準備としてペットミルク、または 10% サッカロース水を与えながらマウスをハンドリングし、頭部固定時ストレスを軽減した。視覚刺激は液晶モニタを 45° またはマウスの正面に置いて提示した。青及び緑を用いた蛍光測定が視覚刺激と干渉することを回避するため、遮光布を用いて光・対物レンズ・撮像領域を視覚刺激の光から遮断した。イメージング実験にはライカの蛍光顕微鏡と浜松ホトニクス製の冷却 CCD カメラシステムを用いた。450-490 nm の励起光下で 500-550 nm の蛍光を励起し、5.6 × 4.3 mm の皮質領域を 10-30 Hz のフレームレートで撮像した。視覚刺激は 20 秒間隔で繰り返し、20 回の平均加算を行った。空間平均を適用した後、蛍光変化率 F/F_0 を計算した。ここで、 F は蛍光強度の刺激による増加分であり、 F_0 は刺激前の平均蛍光強度である。

(2) 視覚刺激に対する連想聴覚野応答解析

実験には 5-6 週齢の C57BL6 マウスを用いた。視覚連想記憶を確立するために、マウスを視覚刺激と受動的に同期させて提示する環境下で 2-3 週間飼育した。視覚刺激は、* や移動縞刺激を透明なアクリル板でできた飼育ケージの四方に置いた液晶モニタを介して提示した。音は飼育ケージ上に置いたスピーカーを介して提示した。音の種類は、猫の鳴き声を模した人工音、5 kHz の純音、5 kHz から 2.5 kHz に一秒間で変化する FM 音、3-4-5-6-7kHz の和音、和音の各成分の周波数が 1 秒間に 50% 減少する FM 音+和音などを用いた。視覚刺激に対する連想聴覚野応答は経頭蓋的フラビン蛋白蛍光イメージングで解析した。マウスをウレタンで麻酔した後、右聴覚野を覆う皮膚を切開し、側頭筋の一部を除去した。頭蓋骨に固定用の金具を歯科用セメントで接着し、頭部を蛍光顕微鏡下に固定した。記録条件は (1) と同様であった。

(3) ヒトの被検者を用いた文字を読む機能の解析

5年前に後頭葉脳梗塞を起こした87歳男性患者を、インフォームドコンセントを得て解析した。検者は患者と60cmの距離を置いて直接向き合い、視覚刺激を検者の顔の左又は右においたタブレットPCを介して提示した。検者は、患者が検者の両眼中央の注視点を見ていると目視で確認したタイミングで様々な視覚刺激を0.5秒間提示し、直ちに患者が言葉で報告した場合にのみ見えたと判定した。視覚刺激としては、直径188mmの範囲にパワーポイントのアニメーション機能を用いて作成した様々な動画を提示した。右側の障害視野の機能回復を評価するため、横方向に移動する縞刺激の移動方向を判定させるテスト、500ポイントサイズのひらがな46文字のうちから1文字をランダムに選択して提示し、判読させるテストなどを行った。

4. 研究成果

(1) 覚醒マウス高次視覚野の蛍光カルシウム応答解析 (Nishio et al., 2018 参照)

霊長類では、視覚情報は、背側経路および腹側経路の2系統からなる領野によって処理されることが知られている。背側経路は、視覚刺激の動きおよび空間情報を分析するために特化し、腹側経路は視覚刺激の形状および質感を処理するために重要である。しかしマウスでは、一次視覚野(V1)とそれに隣接するいくつかの皮質領域の性質が調べられているが、マウスの腹側経路の全体像は、まだ良く理解されていない。マウスの高次視覚野を同定するためには、麻酔下の記録のみでは不十分であり、覚醒マウスにおけるイメージングが望ましい。しかし、当該部位は側頭部に位置し、正立型の顕微鏡でそのまま可視化するには、マウスの側頭部を上に向けた無理な位置で固定しなければならない。このような姿勢を長時間覚醒マウスに取らせることはできない。そこで我々は光学的に優れたプリズムミラーを用いて光軸を曲げ、側頭部にある高次視覚野をイメージングすることに成功した。マウスの頭蓋骨は透明であり、皮質活動の経頭蓋撮像が可能である。我々はミトコンドリア由来の活性依存性内因性蛍光シグナルの経頭蓋イメージングを用い、マウスの皮質活動を調べたが、高次視覚野と思われる部位の内性蛍光応答は弱く、特に覚醒マウスでは、活性依存性の血流応答に強く影響される。そこで我々は、カルシウム依存性の蛍光蛋白G-CaMP8を大脳皮質の興奮性ニューロン特異的に発現するマウスを用いてイメージングを行った。このマウスは覚醒下でも十分な信号強度が見込めるため、血流変化の影響をそれ程受けずにデータを取得することが可能である。覚醒状態のマウス側面部における脳活動を解析し、視覚刺激に対する応答を解析したところ、ゆっくり動く図形刺激に対して聴覚野の周囲に存在する皮質の後方部分(postrhinal cortex, POR)と腹側部分(ectorhinal cortex, ECT)が応答することを見出した(図1参照)。従来我々は麻酔下のフラビン蛋白蛍光イメージングで、聴覚野より背側に存在する部分が図形認知を担う部位であると考えていたが、実際はこの部分を含み、さらに聴覚野の後方や腹側部分までを含む広範な部位が高次視覚野領域であると思われる。PORやECTの活動は、従来知られている一次視覚野や二次視覚野と異なり、視野の広範囲を覆う縞刺激などにはあまり応じなかった。しかし、円盤などをゆっくり動くと応じやすくなることなどの特徴があることが判った。PORおよびECTにおける網膜地図は、V1と比較して明確には観察されず、PORおよびECT応答は、視覚刺激のサイズを変化させてもV1ほど明確に応答強度を変化させなかった。またECTでは、異なるサイズの視覚刺激がECT内の異なる部位を活動させた。これらの知見は、図形認知を担う視覚野の腹側経路が、マウスの場合は聴覚野の腹側にあるECTまで及ぶこと、およびPOR、ECTの応答はV1の応答とは明確に異なる特性を有することを示している。また、霊長類の腹側経路との共通性があるものの、動く刺激に応じやすいなどの性質はマウス独特であり、霊長類とげっ歯類の生物学的な違いを示している可能性がある。

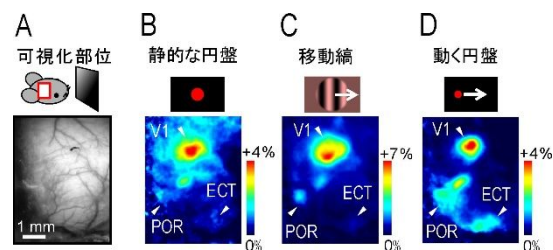


図1マウスの高次視覚野。A:後頭葉から側頭葉の記録部位。

B: 静的な円盤に対する応答。V1の応答が目立っている。

C: 移動縞刺激に対する応答。同様にV1の応答が目立っている。

D: 動く円盤に対する応答。PORやECTの応答が相対的に目立つ。

(2) 視覚刺激に対する連想聴覚野応答解析 (Ogi et al., 2019 参照)

我々は、既にマウスが音刺激から視覚刺激を連想し、選択する能力を有することを行動学的に証明してきた (Yamagishi et al., 2018)。今回さらに、マウスが視覚刺激から音を連想する能力について、脳機能イメージングによって解析を行った。即ち我々は音と密接に結びついている視覚刺激(例えば人物の顔など)を見ると、特徴的な音刺激(例えばその人物の声)を思い出すことができる。このような被験者では、音刺激をコードする聴覚応答が、視覚刺激の提示によって聴覚皮質で誘導されるのではないかと予想される。マウスの行動実験では、音刺激と視覚刺激の組み合わせに受動的に曝露させると、視覚と聴覚の連想記憶が形成されることが既に分かっている (Yamagishi et al., 2018)。そこでマウスを飼育ケージに入れ、ネコの鳴き声を模倣した人工音と、または*の視覚刺激の組合せに断続的に曝される環境下で、2週間以上飼育した。このような組み合わせ刺激下での飼育後、マウスを麻酔し、または*の視覚刺激を与え、聴覚野の応答をフラビン蛋白蛍光応答で観察した。視覚刺激に対する皮質応答を観察すると、視覚野での応答は大きいものの聴覚野での応答は小さく、そのままでは明確に聴覚応答として同定することができなかった。しかし、連想記憶形成に用いた視覚刺激(例えば または*)と対照の

視覚刺激（*または ）の差分を計算し、複数のマウスのデータを平均加算する処理を行うと、視覚野の応答がキャンセルされて消え去り、前聴覚野を中心とするびまん性の聴覚応答を記録することができた。組み合わせ刺激に暴露していないマウスでは、同様の聴覚野応答は記録されなかった。興味深いことにネコの鳴き声のような複雑な音を連想記憶の形成に用いた場合には連想記憶応答が観察されたが、純音のような単純な音を用いた場合は観察されなかった（図2A参照）。また逆に視覚刺激も または*のような複雑な視覚刺激を連想記憶の形成に用いた場合、連想記憶応答が観察されたが、縞模様のような単純な音を用いた場合は観察されなかった。これらの結果は、音刺激や視覚刺激の特徴を形成する刺激の複雑さが連想記憶の成立に重要な役割を持っていることを示唆している。予想に反した知見として、視覚刺激に対する連想聴覚野応答は、前聴覚野を中心にびまん性の領域で見られた。これらの領域はまた純音などの単純な音刺激に対して応答する領域でもある。視覚野の場合は、V1とは異なる、PORやECTなどの領域が複雑な刺激に応ずると思われるが、聴覚野ではそのような違いは無いように思われる。しかし、同一の皮質領域において複雑な刺激をコードする場所と、単純な刺激をコードする場所が層別に分かれている可能性がある（図2B参照）。

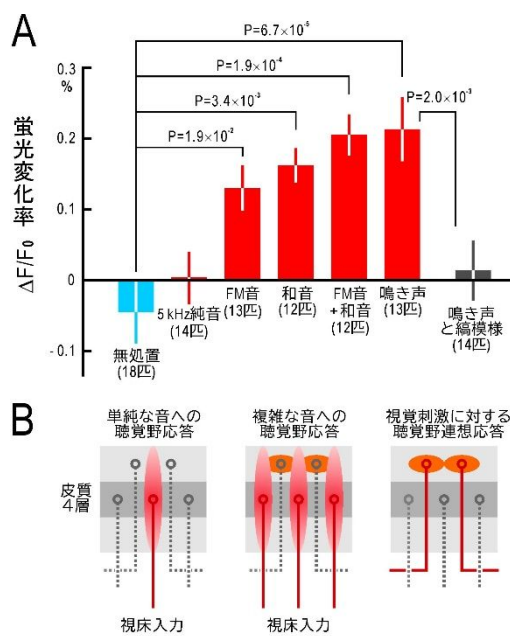


図2マウスの視覚刺激に対する連想聴覚野応答。
A: 様々な刺激を連想記憶形成に用いた場合の応答振幅。
B: 単純な音刺激への応答と連想記憶への応答の模式図。

(3) ヒトの被検者を用いた文字を読む機能の解析 (Shibuki et al., 2020 参照)

高次視覚野における図形認知機能は視覚的意識と密接に関連していると考えられている。しかし、マウスを用いて視覚的意識の有無やその内容を知ることが非常に困難である。一方、言語によるレポートが可能で人間を被検者として用いる場合、図形認知機能や視覚的意識の内容を簡単に知ることが出来る。例えば文字を読むという図形認知機能は、視覚的意識を伴い、その有無を簡単に判定することができる。視覚的意識が障害される病態の一つに盲視がある。一次視覚野が損傷されると皮質盲が生じ、文字も読めなくなるが、上丘または直接視床求心路から高次視覚皮質へ得られた視覚情報は、一次視覚野を迂回するので、視覚的意識が障害されているにも関わらず、無意識的な視覚機能（盲視）が残る。しかし、意識的な視覚機能と無意識的な視覚機能は完全に独立ではない。例えば小動物において、捕食者の接近を示唆する Looming 刺激は、上丘を介する視覚情報を介して意識的な逃避行動を誘発することが知られている。人間の場合でも、顕著で動的な視覚刺激は、一次視覚野が障害された皮質盲の患者においても意識的な視覚体験を生じることが報告されている。我々は5年前の脳梗塞によって一側の視覚野が障害された皮質盲の患者の視覚機能について解析した。この患者の障害側視野に文字を提示しても読むことは出来なかった。しかしはっきりと目立つ動的な視覚刺激を提示すると、障害された視野に、何か黒い影のようなものが見えたと言った。このような刺激を繰り返し提示すると、本来は見えにくいはずの通常の視覚刺激をも検出できた試行が増加するという短期的な増強を示した。繰り返し短期的な増強を誘発すると、通常視覚刺激を検出する確率が安定的に上昇する長期的な増強を示した。このような長期的な増強が誘発されたのちに、障害視野にひらがなを提示すると、患者はひらがなの存在を検出するだけでなく、どのようなひらがなであったかを読んで報告することができた。以上の結果は、無意識的な視覚情報処理を担う神経システムと図形認知を担う意識的な視覚情報処理を担う神経システムの間には弱い神経結合しかないが、適切な刺激を与えることで両者の結合が強化され、本来は無意識的にしか処理されない視覚情報が意識される可能性があることを示している（図3参照）。本研究で得られた成果は、図形認知や視覚的意識と密接に関係する高次視覚機能の解明に役立つだけでなく、皮質盲の診断や治療といった臨床医学的観点からも有用であると考えられる。

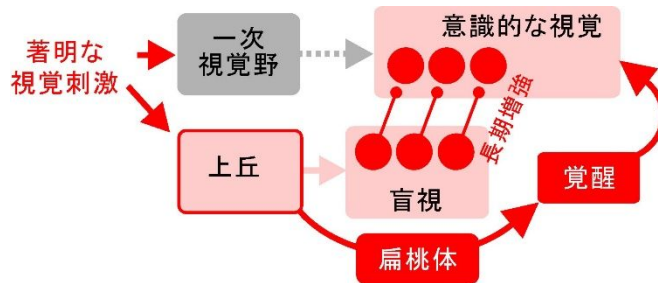


図3皮質盲の回復メカニズム(仮説)。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Hou Xubin, Yoshioka Nozomu, Tsukano Hiroaki, Sakai Akiko, Miyata Shinji, Watanabe Yumi, Yanagawa Yuchio, Sakimura Kenji, Takeuchi Kosei, Kitagawa Hiroshi, Hensch Takao K., Shibuki Katsuei, Igarashi Michihiro, Sugiyama Sayaka	4. 巻 7
2. 論文標題 Chondroitin Sulfate Is Required for Onset and Offset of Critical Period Plasticity in Visual Cortex	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 12646
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-017-04007-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 Maniwa Keiichi, Yamashita Haruyoshi, Tsukano Hiroaki, Hishida Ryuichi, Endo Naoto, Shibata Minoru, Shibuki Katsuei	4. 巻 13
2. 論文標題 Tomographic optical imaging of cortical responses after crossing nerve transfer in mice	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0193017
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0193017	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 1.Tsukano H, Horie M, Ohga S, Takahashi K, Kubota Y, Hishida R, Takebayashi H, Shibuki K	4. 巻 11
2. 論文標題 Reconsidering Tonotopic Maps in the Auditory Cortex and Lemniscal Auditory Thalamus in Mice.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Front Neural Circuits	6. 最初と最後の頁 14
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fncir.2017.00014.	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 2.Tsukano H, Horie M, Takahashi K, Hishida R, Takebayashi H, Shibuki K	4. 巻 637
2. 論文標題 Independent tonotopy and thalamocortical projection patterns in two adjacent parts of the classical primary auditory cortex in mice.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Neurosci Lett	6. 最初と最後の頁 26-30
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.neulet.2016.11.062.	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 3. Baba H, Tsukano H, Hishida R, Takahashi K, Horii A, Takahashi S, Shibuki K	4. 巻 6
2. 論文標題 Auditory cortical field coding long-lasting tonal offsets in mice.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 34421
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/srep34421.	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9件(うち招待講演 3件/うち国際学会 1件)

1. 発表者名 塚野浩明、大賀慎平、堀江正男、寺島裕貴、竹林浩秀、澁木克栄
2. 発表標題 Tonotopic properties in the secondary auditory field are derived from structural organization of the ventral medial geniculate body and thalamocortical projections in mice
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 菱田竜一、堀江正男、塚野浩明、任海学、澁木克栄
2. 発表標題 Plastic changes of visual responses in the primary visual cortex are induced selectively by inhibitory projection from posterior parietal cortex in mice
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 小木学、山岸達矢、塚野浩明、西尾奈々、菱田竜一、堀井新、八木健、澁木克栄
2. 発表標題 Complexity of sound stimuli required for sound-shape associative responses in the mouse auditory cortex
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 西尾奈々、小小学、山岸達矢、塚野浩明、菱田竜一、八木健、澁木克栄
2. 発表標題 Optical imaging of temporal cortical areas involved in audiovisual integration in awake mice
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 吉武講平、塚野浩明、菱田竜一、八木健、澁木克栄
2. 発表標題 Analysis of prediction error responses in the posterior parietal cortex of awake mice
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 Shibuki K
2. 発表標題 Neural correlates of visual awareness organized by short-term memory in mice
3. 学会等名 第39回日本神経科学大会 (招待講演)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Shibuki K
2. 発表標題 Molecular approach to neural mechanisms of consciousness using mouse models.
3. 学会等名 本神経科学大会サテライトシンポジウム: The Origin of Consciousness (招待講演)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Yamagishi T, Kamatani D, Yoshitake K, Tsukano H, Watanabe K, Hishida R, Takahashi K, Takahashi S, Horii A, Yagi T, Shibuki K
2. 発表標題 Functional footprints of impaired consciousness in mice with reduced molecular diversity of clustered protocadherin-
3. 学会等名 Neuroscience 2016 Annual Meeting (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Shibuki K
2. 発表標題 Feasibility of forward genetic analysis of consciousness using mouse models
3. 学会等名 第94回日本生理学会大会 (招待講演)
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計0件

〔出願〕 計2件

産業財産権の名称 マウス用学習装置、マウス用学習システム及びマウス用学習プログラム	発明者 澁木克栄	権利者 新潟大学
産業財産権の種類、番号 特許、PCT/JP2018/006589	出願年 2018年	国内・外国の別 外国

産業財産権の名称 マウス用学習装置、マウス用学習システム及びマウス用学習プログラム	発明者 澁木 克栄	権利者 新潟大学
産業財産権の種類、番号 特許、特願2017-034171	出願年 2017年	国内・外国の別 国内

〔取得〕 計0件

〔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
---------	---------------------------	-----------------------	----