

令和元年6月14日現在

機関番号：13201

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16H04652

研究課題名(和文) 霊長類における生物学のおよび時間的サリエンス検出の神経機構

研究課題名(英文) Neural mechanisms of detection of biological and temporal salience in primates

研究代表者

西条 寿夫(NISHIJO, HISAO)

富山大学・大学院医学薬学研究部(医学)・教授

研究者番号：00189284

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,800,000円

研究成果の概要(和文)：霊長類におけるサリエンス検出機構を明らかにするため、サル膝状体外視覚系(上丘及び視床枕)および同系から解剖学的入力を受ける内側前頭葉ニューロンの視覚刺激に対する応答性を解析した。その結果、1)内側前頭前野には、膝状体外視覚系の視床枕から低解像度の素早い入力を受け、生物学のサリエンスを有する刺激(天敵であるヘビや同種の顔)の検出に關与するニューロンが存在する、および2)上丘の深層には、報酬刺激出現前の遅延期に漸増応答を示し、報酬刺激の出現を予測する時間的サリエンス検出機構に關与するニューロンが存在することが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

我々は様々な感覚刺激を受けるが、これまでと異なる特別な刺激(サリエンスを有する刺激)に注意が喚起される。本研究では、サルを用いてニューロン活動を記録して視覚刺激に対する応答性を解析した結果、1)内側前頭前野は、生物学のサリエンスを有する刺激(天敵であるヘビや同種の顔)の検出に、および2)上丘の深層は、報酬刺激の出現を予測する時間的サリエンスを有する刺激の検出に關与することが明らかになった。

研究成果の概要(英文)：To investigate salience detection mechanisms in primates, we analyzed neuronal responses to visual stimuli in the extrageniculate system (superior colliculus, and pulvinar) as well as the medial frontal cortex that receives anatomical projections from the extrageniculate system in monkeys. The results indicated: 1) the medial frontal cortical neurons receive fast and coarse inputs from the extrageniculate system, and are involved in the detection of stimuli with biological salience (snakes and conspecific faces), and 2) collicular neurons in the deep layers showed climbing activities during the delay intervals before appearance of rewarding stimuli, and are involved in the temporal salience detection mechanisms predicting the emergence of rewarding stimuli.

研究分野：神経科学

キーワード：霊長類 上丘 内側前頭葉 生物学のサリエンス ヘビ 顔 報酬予測 時間的サリエンス

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

一般に感覚システムは同時に多数の入力を受けているにも関わらず、動物は同一時間内には通常は一つの刺激にしか反応できない。このため脳は、多くの刺激の中から、行動を起すために最も最適な刺激を同定し、選択するメカニズムを進化させてきた。この脳内過程が、いわゆる選択的注意、サリエンスマッピング、あるいは感覚ゲーティングなどと呼ばれているものである (Itti & Koch, 2001; Krauzlis et al., 2013)。これらの過程は、ヒトを含む動物の行動に本質的なものであり、上丘を含む膝状体外視覚系は注意機構としてこれらの過程に重要な役割を果たしている (Robinson, 1989; Krauzlis et al., 2013)。

それでは、脳はどのようなメカニズムにより特定の刺激を選択する(注目する)のであろうか。単純化すると、これまでと異なる特別な刺激(サリエンスを有する刺激)に注意が喚起される。刺激の物理・空間的サリエンスに依存した注意には、空間(依存)的注意 space-based attention、刺激性状依存的注意 feature-based attention (刺激の色、輝度、運動方向など)、および物体依存的注意 object-based attention がある (Kravitz & Behrmann, 2011)。一方、刺激の時間的サリエンスに基づく神経機構としては、一定時間間隔で刺激を繰り返し呈示することにより注意が低下する慣れ habituation、および一定時間間隔で報酬刺激を繰り返し呈示することにより特定時間に注意が高まる報酬予測 reward expectancy などが知られている (Dutta & Gutfreund, 2014)。

一方、網膜→上丘→視床枕→扁桃体(あるいは連合野)等からなる膝状体外視覚系は、網膜→外側膝状体→後頭葉からなる膝状体視覚系をバイパスする視覚経路として機能するが、最近のヒトの神経心理学的研究により、解像度は低いが見覚情報の速い処理に関与していることが示唆されている。機能的には、同系は系統発生的に古く、両生類、鳥類、および哺乳類を含む脊椎動物に共通する視覚経路を含み、生物学的に重要な刺激を生後直後から学習無しに反応できる(すなわち、遺伝的に符号化された)本能的認知機構に関与することが示唆されている。さらに、霊長類、両生類、鳥類、およびげっ歯類など種々の動物を用いた多くの行動学的研究をまとめると、本能的認知行動は、少なくとも 1) 同種(あるいは顔)に対する社会的反応(本能的社会行動)、および 2) 天敵に対する恐怖反応(本能的恐怖反応)の 2 つに分類される。とくにヒトでは、顔と霊長類共通の天敵であるヘビに注意が喚起され、反応潜時が早いことが知られている。したがってこれら対象物に対する行動反応性は、動物が進化の過程で獲得してきた生物学的サリエンス検出能力であり、物体依存的注意の原型として捉えることができる。

上記の膝状体外視覚系では、空間的ならびに刺激性状依存的注意に関しては多くの優れた研究が報告されている。しかし、とくに霊長類では、同系における生物学的サリエンス検出の神経機構についてはほとんど研究が行なわれていない。そこでわれわれは、霊長類であるサルを用いて膝状体外視覚系の物体識別能に関する研究を進めてきた。まず、行動実験では、生後早期のサルの上丘をイボテン酸で破壊すると、社会行動が障害された (Maior et al., 2012)。霊長類では、生後早期には膝状体視覚系が比較的未発達であり、一方上丘を含む膝状体外視覚系は生後早期から活動していることを考え合わせると、この実験結果から、膝状体外視覚系が顔の本能的認知機構として機能していることが示唆された。さらに、霊長類の天敵であるヘビのモデルに対して、上丘破壊サルは回避行動をとらないことが判明し、上丘がヘビの本能的認知にも関与することが示唆された (Maior et al., 2011)。ついで、われわれは、サル上丘および視床枕ニューロンを解析し、同ニューロンは顔および顔様図形、ならびにヘビ画像に応答性が高く、応答潜時も早いことを明らかにしている (Nguyen et al., 2013, 2014; Le et al., 2013)。

一方、膝状体外視覚系における時間的サリエンスの検出機構については、鳥類視蓋(哺乳類の上丘に相当)において一定時間間隔で呈示した刺激に対してニューロン応答に慣れが生じるが、時間的に逸脱した刺激に対しては再び応答するようになることが報告されているのみであり (Dutta & Gutfreund, 2014)、とくに哺乳類ではほとんど検討されていない。以上より本研究では、これまでほとんど検討されてこなかった霊長類の膝状体外視覚系における生物学的および時間的サリエンスの神経機構について神経生理学的に明らかにすることを目的とした。さらに、同系と密接な線維連絡を有する前内側前頭葉における生物学的サリエンス注意機構についても検討した。

2. 研究の目的

1) 上丘ニューロンによる生物学的サリエンス注意機構

行動学的研究により、上丘を含む膝状体外視覚系にはゲシュタルト的な顔の鋳型 (Conspic と呼ばれる) が存在し、それにより顔が検出されるという仮説が提唱されている (Morton & Johnston, 1991)。一方、ヒトの神経心理学的研究により、膝状体外視覚系は大脳皮質顔領野とは異なり、正立正常顔画像だけでなく倒立顔画像にも感受性があり (Sato et al., 2012; Gabay et al., 2014)、また神経生理学的研究により上丘ニューロンは白黒反転に関係なく形状のエッジ検出に参与する可能性 (Girman & Lund, 2007) が示唆されている。以上の先行研究を踏まえ、本研究ではサル上丘ニューロンを記録し、顔内の目、鼻、口などの位置変更、顔輪郭の形状、および画像の白黒反転などを操作した種々の顔様線画や顔として認識されない非顔様線画に対する応答を解析し、上丘に顔検出に参与する顔の鋳型が存在するか神経生理学的に検討した。

2) 上丘ニューロンによる時間的サリエンス注意機構

本研究では、刺激を繰り返し呈示する遅延非見合わせ課題をサルに遂行させるが、我々はすでにサル上丘深層には刺激間の遅延期間に活動が漸増する遅延期漸増応答型ニューロン buildup

neuron が存在することを確認している。一方、上丘は、とくに時間予測に基づく行動(タイミング行動 timing behavior)に関与する脳領域(前頭葉、頭頂葉、大脳基底核など)(Buhusi & Meck, 2005)ならびに報酬予測に関与する脳領域(前部帯状回、縫線核など)(Shidara & Richmond, 2002; Miyazaki et al., 2012)から密接な線維入力を受け、さらに特定の刺激に注意を向ける定位反応(Dean et al., 1989)に重要な役割を果たしている。これらのことから、遅延期に活動が次第に増大する遅延期漸増応答は、報酬関連刺激(遅延非見合わせ課題のターゲットに相当)の出現が近づくにつれて遅延期間中に注意が次第に増大する過程を反映していることが示唆される。本研究では、報酬獲得までの見本刺激の呈示回数、遅延時間、および報酬量などを変化させて遅延期漸増応答を解析し、上丘深層ニューロンが報酬予測に関与することを検証した。

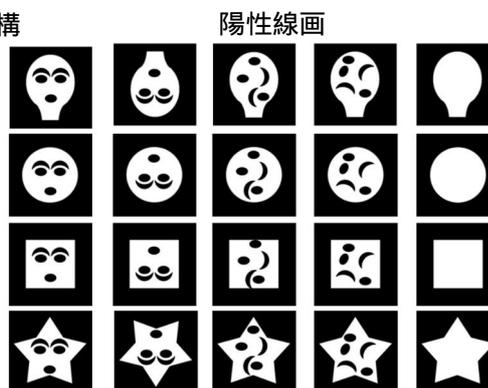
3) 前内側前頭葉ニューロンによる生物学的サリエンス注意機構

膝状体外視覚系が、本能的認知に関する情報を bottom-up 性に素早く前内側前頭葉に送り、ついで前内側前頭葉が top-down 性にその情報を他の連合野に送っている可能性が示唆されている。本研究では、標準画像(ヘビ、ヒトおよびサルの顔画像、手、単純図形)だけでなく、肉食動物(虎、豹など)、中小動物(げっ歯類、家兎)、および猛禽類(ワシなど)を視覚刺激として用い、とくにヘビに対する応答性を他動物に対する応答性と比較解析することにより、霊長類の脳はヘビを素早く検出するために進化してきたというヘビ検出仮説(Isbell, 2006)を神経生理学的に検証した。

3. 研究の方法

1) 上丘ニューロンによる生物学的サリエンス注意機構

視覚刺激として、右図に示した 20 種類の線画(陽性線画)だけでなく、その白黒反転画像(陰性線画)を加えた合計 40 種類の刺激を用いた。2 頭のサルに遅延非見合わせ課題を訓練して上記視覚刺激を識別させた。訓練後、微小電極を上丘に刺入して単一ニューロン活動を記録し、各視覚刺激に対する応答を解析した。同解析により、上下反転ならびに白黒反転に関係なく、非顔様線画(右図の左側 3 列)と比較して、顔様画像(右図の左側 2 列)に対する上丘ニューロンの応答(応答強度)が高いことを検証した。一方、上丘には網膜局在性マップが存在することが知られているが、最近の研究により物体



認知ならびにその脳内再現は物体の空間的位置に依存し(Kravitz et al., 2008)、顔認知に関しては中心視野ならびに上視野が重要であることが示唆されている(Levy et al., 2001; Almeida et al., 2015)。このため、本研究では、上丘ニューロンの視覚受容野により、中心視野ニューロン、上視野ニューロン、および下視野ニューロンに分けて同様の解析を行った。また、ニューロン集団の応答パターンにより、顔を検出している可能性を検討するため、各刺激に対する個々の中心視野ニューロンの応答強度を多次元尺度分析法(MDS 法)を用いて解析した。ついでその結果である各視覚刺激間の関係を、2次元刺激空間上にプロットし、視覚刺激の識別性を重判別分析を用いて解析した。

2) 上丘ニューロンによる時間的サリエンス注意機構

本研究では、単純図形からなる見本刺激を一定の遅延期において繰り返し提示し、異なる刺激(標的刺激)が提示された時にボタンを押すと報酬(ジュース報酬)を獲得できる遅延非見本合わせ課題をサルに訓練した。同課題の訓練後、本課題において、とくに報酬獲得までの見本刺激の呈示回数、遅延時間、および報酬量などを変化させて遅延期漸増応答を解析し、上丘深層ニューロンが報酬期待(予測)に関与することを検証した。

3) 前内側前頭葉ニューロンによる生物学的サリエンス注意機構

2 頭のサルに遅延非見本合わせ課題を訓練して視覚刺激を識別させた。訓練後、微小電極を内側前頭前野に刺入して単一ニューロン活動を記録し、各視覚画像に対する応答を解析した。遅延非見本合わせ課題では、(1)ヘビ画像(計 4 種類)、(2)サルの顔画像(2 頭のサルの中性表情および恐怖表情、計 4 種類)、(3)ヒトの顔画像(2 人の中性表情および恐怖表情、計 4 種類)、(4)サルの手画像(2 頭のサルの手および手背、計 4 種類)、(5)猛禽類の画像(計 4 種類)、(6)肉食獣の画像(計 4 種類)、(7)無害動物の画像(計 4 種類)および(8)単純幾何学図形(計 4 種類)の合計 32 画像を用いた。さらに、一部のニューロンについては、原画像だけでなく、画像を細分化して再配置した細片スクランブル画像、画像の位相をスクランブルした位相スクランブル画像、低空間周波数フィルターをかけた画像(画像の低空間周波数成分 = 低解像度の画像)、および高空間周波数フィルターをかけた画像(画像の高空間周波数成分)からなる変換画像をテストした。ニューロン活動の記録後、各視覚刺激に対する反応潜時、および刺激呈示後 500ms の応答強度を解析した。また、各視覚刺激に対するニューロン集団の応答パターンを MDS 法を用いて解析した。

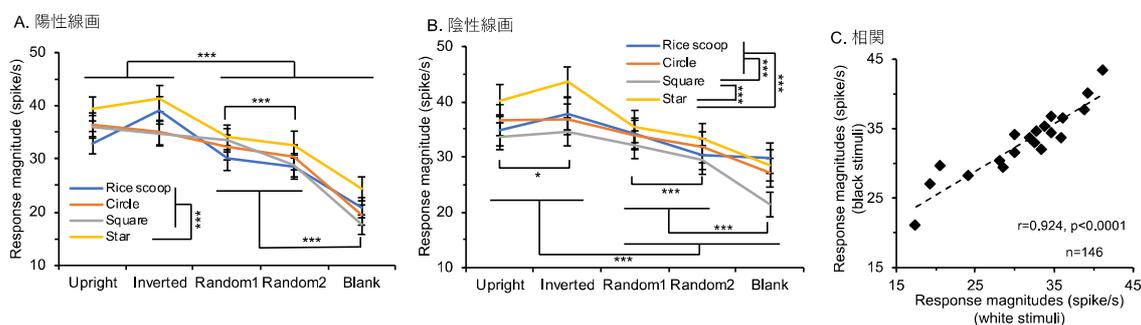
4. 研究成果

1) 上丘ニューロンによる生物学的サリエンス注意機構

158 個の視覚応答性上丘ニューロンのうち、146 個のニューロンについて全ての視覚刺激をテ

ストした。これら上丘ニューロンの各視覚刺激に対する応答強度を解析した結果、上丘ニューロンはコントラスト極性（画像の白黒反転）および顔輪郭の形状にかかわらず、非顔様線画と比較して正立および倒立した顔様線画に対して強くかつ早く反応した（下図 A, B 参照）。さらに、陽性線画とそれに対応する陰性線画に対する反応は有意に相関していた（下図 C 参照）。一方、反応領域の視野内の位置に基づき、146 個の上丘ニューロンを、i) 上視野ニューロン (n=46)、下視野ニューロン (n=68) および中心視野ニューロン (n=32) に分けた。これら各視野ニューロン毎に同様の解析を行った結果、同様の結果が得られた（非顔様線画と比較して顔様線画に強くかつ早く反応した）。さらに、上丘ニューロンを、上丘内における記録部位により、i) 浅層ニューロン (n=80) および ii) 深層ニューロン (n=66) に分けて解析した結果、同様の結果が得られた。

しかし、各視野ニューロン間において顔画像に対する応答性に違いが認められた。すなわち、i) 中心視野ニューロンは、上視野および下視野ニューロンと比較して顔選択性（顔様線画に対する応答強度/非顔様線画に対する応答強度）が高い、および ii) 中心視野ニューロンでは、上視野および下視野ニューロンと比較して、陽性線画と陰性線画に対する応答強度間に有意な相関を示すニューロンの割合が大きいことなどが判明し、中心視野ニューロンの顔選択性が高いことが明らかになった。ついで、顔選択性の高い中心視野ニューロンの応答を用いて MDS 解析を行った結果、i) 刺激開始後の最初の 50 ms の期間では、他刺激から顔様刺激が識別され、ii) それに続く 50 ms の期間では、正立および倒立の顔様線画が他画像から識別された。以上の結果は、上丘が顔の鋳型として機能していることを示唆し、上丘が顔検出に関与することを示す神経生理学的基盤となるものである。



2) 上丘ニューロンによる時間的サリエンス注意機構

遅延非見合わせ課題をサルに訓練後、128 個の上丘深層ニューロンをコントロール課題（課題 1：見本刺激数=3、遅延期間=2 秒、報酬量=0.5 ml）で記録した。その結果、遅延期に漸増応答が記録されたが、最後の見本刺激の出現直前の遅延期において応答が最大になった。

このうち 61 個のニューロンでは、さらに他の条件（課題 2-5）もテストした。課題 2 では、課題 1 と同一条件であるが、報酬量のみ増大させた結果、遅延期漸増応答が増大した。課題 3 では、報酬量を同量（0.5 ml）に設定し、見本刺激数を 3-5 および遅延期間を 1-3 秒にランダムに設定することにより、課題は遂行できるが見本刺激およびターゲットの出現時間を推測できないように（報酬呈示の時間的予測を困難な状況に）した。その結果、遅延期漸増応答がほぼ消失することが判明した。課題 4 では、課題に関係なく、任意の時点で突然ジュース報酬を与えたが、遅延期漸増応答は同様に認められなかった。課題 5 では、課題 1 と同一条件で行ったところ、同様の遅延期漸増反応が認められた。一方、注意を反映する行動潜時（ボタン押し潜時）を解析した結果、コントロール課題（課題 1）と比較し、報酬量を増大させた課題 2 で潜時が低下し、報酬予測ができない課題 3 で増大することが明らかになった。

以上の結果を総合的に比較・解析した結果、上丘深層ニューロンはサルが報酬刺激を予測できる場合に遅延期漸増応答を示し、時間的サリエンス注意機構に関与することが明らかになった。

3) 前内側前頭葉ニューロンによる生物学的サリエンス注意機構

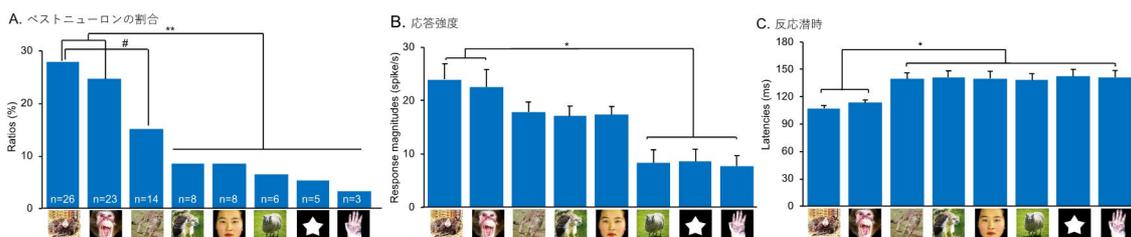
記録した 538 個の内側前頭前野ニューロンのうち 215 個のニューロンについて 32 種類の全ての画像をテストした。これら 215 ニューロンのうち 93 個が視覚刺激に応答した。これら内側前頭前野ニューロンは、最大反応を示した刺激カテゴリーにより、ヘビ-ベストニューロン、サル顔-ベストニューロン等に分類された。全応答ニューロンに占める各ベストニューロンの割合を解析した結果、8 種類のベストニューロンのうち、ヘビ-ベストおよびサル顔-ベストニューロンの割合が最も高く、各画像に対する応答潜時は、ヘビ画像およびサル顔画像が最も短いことが明らかになった（次ページ図）。さらに、これら内側前頭前野ニューロンの応答と、以前に報告した視床丘ニューロンの応答間に有意な正相関が認められ、両視野間の機能連関が示唆された。また、サル及びヒトの顔に対する応答を解析した結果、ヒトの顔画像と比較してサルの顔画像に有意に強く応答すること、および中性顔画像と比較して表情画像により強く応答することが明らかになった。

変換画像に対する解析では、内側前頭前野ニューロンは低空間周波数成分には原画像とほぼ同様に応答したが、細片スクランブル画像、位相スクランブル画像および画像の高空間周波数成分には応答強度が減弱することが明らかになった。これらの結果は、内側前頭前野ニューロンは、画像の形状かつその低空間周波数成分の視覚情報処理に関与していることを示している。

MDS 解析では、刺激呈示後 50 - 100 ミリ秒間の応答を用いて解析した結果、ヘビ画像が他画像と分離して 2 次元空間に分布していた。一方、刺激呈示後 100 - 150 ミリ秒間の応答を用いて解析すると、ヘビ画像およびサル顔画像が他画像から分離して 2 次元空間に分布していた。これらの結果は、内側前頭前野ニューロン集団の応答パターンにより、早い潜伏時でヘビおよびサル顔画像が識別されることを示している。

内側前頭前野ニューロンの中でとくにヘビおよび顔画像に反応したニューロンは、前部帯状回皮質膝前部および膝下部に位置していた。

以上から、サル内側前頭前野ニューロンは、霊長類の天敵であるヘビの画像および同種のサル顔画像に最も強く反応し、その低解像度の情報を素早く処理していることが明らかになった。これらサル内側前頭前野ニューロンは、膝状体外視覚系と同様の応答特性を有しており、内側前頭前野は、膝状体外視覚系に属する視床枕から低解像度の素早い入力を受け、注意の分配によりヘビ画像およびサル顔画像を優先的に処理するように他の大脳皮質における情報処理に影響を及ぼしていることが示唆された。



5 . 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 6 件)

1. Nguyen MN, Nishimaru H, Matsumoto J, Le QV, Hori E, Maior RS, Tomaz C, Ono T, [Nishijo H](#). Population coding of facial information in the monkey superior colliculus and pulvinar. *Front. Neurosci.* 10:583, 2016.
2. Mao CV, Araujo MFP, Nishimaru H, Matsumoto J, Tran HA, Hori E, Ono T, [Nishijo H](#). Pregenuar anterior cingulate gyrus involvement in spontaneous social interactions in primates – evidence from behavioral, pharmacological, neuropsychiatric, and neurophysiological findings. *Front Neurosci* 11: 34, 2017.
3. Soares SC, Maior RS, Isbell LA, Tomaz C, [Nishijo H](#). Fast detector/first responder: interactions between the superior colliculus-pulvinar pathway and stimuli relevant to primates. *Front Neurosci.* 11:67. 2017. doi: 10.3389/fnins.2017.00067.
4. Dinh HT, Nishimaru H, Matsumoto J, Takamura Y, Le QV, Hori E, Maior RS, Tomaz C, Tran AH, Ono T, [Nishijo H](#). Superior Neuronal Detection of Snakes and Conspecific Faces in the Macaque Medial Prefrontal Cortex. *Cereb Cortex* 28(6):2131-2145, 2018. doi: 10.1093/cercor/bhx118.
5. [Nishijo H](#), Rafal R, Tamietto M. Editorial: Limbic-Brainstem Roles in Perception, Cognition, Emotion, and Behavior. *Front Neurosci* 12: 395, 2018. doi: 10.3389/fnins.2018.00395.
6. Le QV, Nishimaru H, Matsumoto J, Takamura Y, Nguyen MN, Mao CV, Hori E, Maior RS, Tomaz C, Ono T, [Nishijo H](#). Gamma oscillations in the superior colliculus and pulvinar in response to faces support discrimination performance in monkeys. *Neuropsychologia* 128:87-95, 2019. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2017.10.015.

〔学会発表〕(計 12 件)

1. Nishimaru H, Le QV, Nguyen MN, Matsumoto J, Takamura Y, Ono T, [Nishijo H](#). Rapid detection of snakes and faces in the monkey superior collicular and pulvinar neurons in the subcortical visual pathway. 25th meeting of the International Behavioral Neuroscience Society; 2016 Jun 7-12 ;Budapest, Hungary.
2. Le Van Quang ,Quan Van Le ,Hiroshi Nishimaru ,Ha Trong Dinh ,Jumpei Matsumoto ,Yusaku Takamura ,Taketoshi Ono , [Hisao Nishijo](#). Snakes elicit stronger and early gamma oscillations in the superior colliculus. 第 39 回日本神経科学学会 ; 2016.Jul20-22 ; 横浜 .
3. 西丸広史 , Quan Van Le , Van Quang Le , 松本淳平 , 高村雄策 , 堀悦郎 , 小野武年 , 西条寿夫 . ニホンザルの皮質下視覚経路のニューロンはヘビに対して強く素早く応答する . 日本情動学会第 6 回大会 ; 2016.Dec 10-11 ; 神戸 .
4. 堀悦郎 , Minh Nui Nguyen , 西丸広史 , 松本淳平 , 高村雄策 , 小野武年 , 西条寿夫 . サル上丘および視床枕におけるニューロン集団による顔情報の表現 . 日本情動学会第 6 回大会 ; 2016 Dec 10-11 ; 神戸 .
5. Dinh HT, Nishimaru H, Matsumoto J, Takamura Y, Le QV, Hori E, Ono T and [Nishijo H](#). Neuronal responses to snakes and conspecific faces in the macaque medial prefrontal cortex. 第 94 回日本生理学会大会 2017 March 28-30 浜松.
6. Nishimaru H, Dinh HT, Matsumoto J, Takamura Y, Le QV, Hori E, Ono T, [Nishijo H](#). The macaque medial prefrontal cortex neurons respond rapidly and strongly to images of snakes and emotional faces of conspecifics, *Neuroscience* 2017; 2017 Nov 11-15; Washington, D.C.

7. Dinh HT, Nishimaru H, Matsumoto J, Takamura Y, Le QV, Hori E, Ono T, Nishijo H. Strong and fast neuronal responses to snakes and conspecific faces in the macaque medial prefrontal cortex; 第40回日本科学神経大会. 2017 Jul 20-23. 幕張.
8. Nishijo H, Nishimaru H, Matsumoto J, Takamura Y, Ono T. Role of the extrageniculate visual pathway in innate recognition in primates. 10th Anokhin's reading. 2018 Jan 23-26. Moscow.
9. Nishimaru H, Dihn H, Le QV, Matsumoto J, Takamura Y, Ono T, Nishijo H. Distinctive neuronal responses to snake images in the macaque subcortical visual pathway -a fear circuit embedded during primate evolution?-. 第95回日本生理学会大会; 2018 Mar 28-30; Takamatsu.
10. Nishijo H. Phyletic memory embedded in the olfactory and visual systems activates emotion. 第95回日本生理学会大会; Mar 28-30; Takamatsu.
11. Dinh HT, Nishimaru H, Matsumoto J, Takamura Y, Hori E, Ono T, Nishijo H. Gamma oscillations in the macaque medial prefrontal cortex in response to snakes and conspecific faces. The 41st Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society; 2018 Jul 26-29; Kobe.
12. Nishimaru H, Le QV, Matsumoto J, Takamura Y, Hori E, Ono T, Nishijo H. Monkey superior collicular neurons code the timing and the value of the reward. The 41st Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society; 2018 Jul 26-29; Kobe.

〔その他〕

ホームページ等

6 . 研究組織

(1)研究協力者

研究協力者氏名：西丸 広史

ローマ字氏名： NISHIMARU HIROSHI

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。