

研究種目：特定領域研究

研究期間：2005 ～ 2009

課題番号：17022020

研究課題名（和文） 大脳皮質の局所神経回路：特に運動野について

研究課題名（英文） Local neuronal circuit in the motor cortical areas

研究代表者

金子 武嗣 (KANEKO TAKESHI)

京都大学・医学研究科・教授

研究者番号：970177519

研究成果の概要（和文）：

大脳皮質運動野の局所神経回路を研究するツールを開発するとともに、「From one to group」の研究方針に基づいて形態学的に解析し、以下の結果を得た。

(1) 各種の抑制性ニューロンから皮質脊髄投射ニューロンへの入力を解析し、抑制性ニューロン毎に異なる入力をしていることを発見した。

(2) parvalbumin遺伝子特異的にdendritic membrane-targeted GFPを発現するBAC transgenic animalを開発し、抑制性ニューロンへの興奮性抑制性入力を解析した。

(3) Golgi染色様逆行性標識のできるアデノウイルスを開発し、錐体ニューロンから皮質視床投射ニューロン（CTNs）への局所入力を解析した。

研究成果の概要（英文）：

We developed a tool for the study of the local circuit of the motor cortical areas, and obtained the following results on the local circuit using the “From one to group” strategy:

(1) The local output of GABAergic cortical interneurons to corticospinal projection neurons (CSNs) was analysed, and found that each interneuron group differentially innervated CSNs.

(2) We developed BAC transgenic mice and rats expressing dendritic membrane targeted GFP under the specific control of parvalbumin (PV) promoter, and examined the excitatory and inhibitory inputs to PV-expressing interneurons.

(3) We developed adenoviral vector that enable Golgi-stain-like retrograde labeling of cortical neurons, and studied the local connections of pyramidal neurons to corticothalamic projection neurons.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2005年度	26,600,000	0	26,600,000
2006年度	20,200,000	0	20,200,000
2007年度	18,200,000	0	18,200,000
2008年度	25,008,425	0	25,008,425
2009年度	10,800,000	0	10,800,000
総計	100,808,425	0	100,808,425

研究分野：脳神経科学

科研費の分科・細目：神経解剖学（1102A）

キーワード：1) 神経科学、2) 解剖学、3) シグナル伝達、4) 細胞・組織、5) 生理学

1. 研究開始当初の背景

中枢神経系のニューロンネットワーク(神経回路網)、特に大脳皮質を中心とするネットワークは、認知・思考・感情・意識・運動企図などといった高次脳機能を実現している。しかし、それらの高次機能を可能にしている神経情報処理、そしてその作動原理は未だに明らかにされていない。ここで、中枢神経系の作動原理を理解する際に最も欠落している要素は、局所神経回路網についての知識であると考えられる。実際、小脳皮質や海馬などのように従来のゴルジ染色法によって局所回路のアウトラインを個々のニューロンレベルで描くことのできた部位についてのみ、その内部での情報処理について具体的な仮説が提唱され、実験的な検証がなされた。例えば、小脳皮質では「苔状線維入力 → 顆粒細胞・平行線維 → Purkinje 細胞」という局所回路と「登上线維 → Purkinje 細胞」という入力のアウトラインを旧来の手法で見ることができたために、教師あり学習によるパーセプトロンモデルや逆ダイナミクスモデルなどという小脳皮質の作動原理の仮説が提唱され、小脳機能の本質が理解されてきた。一方、運動系の大脳皮質などにおいては、そこに作動原理を発見すべき神経回路網の解明が長く待たれており、局所回路網の解析は現在のシステムの神経解剖学が目指すべき大きなテーマである。

我々はこれまでに、大脳皮質の局所回路を解析する手段として、「**From one to group**」の研究方針を立て実行に移してきた。すなわち、まず一方で、細胞内記録法・ホールセルパッチ法などにより電気的・化学的性質が調べられた1個のニューロンを細胞内染色し、特にその軸索を染色する。他方で、出力先あるいは発現蛋白質・ペプチド等により分類された一群のニューロンの細胞体・樹状突起をゴルジ染色様に標識し、細胞内染色された神経軸索(From one)がこれらの細胞体・樹状突起に(To group)どのように入力するか解析するという研究手法である。この手法を用いてすでに、運動野3層錐体ニューロンは5層の皮質脊髄路ニューロンに多量に入力するが、6層の皮質視床路ニューロンには余り入力しないことを明らかにした(Kaneko et al., J. Comp. Neurol. 324: 52-65, 2000)。さらに最近、運動野5層の皮質脊髄路ニューロンには2-6の各層からの入力収束するが、特に4層の星状錐体ニューロンからの入力が多いことを見出し、論文にまとめた(Cho et al., Neurosci. Res. 40:381-394, 395-410, 2004)。この4層の星状錐体ニューロンが入力に対して入力初期に一過性の応答を示すので、星状錐体ニューロンは、小脳からの運動命令の中で運動開始の命令成分を皮質脊髄路ニューロンに受け

渡していると考えられた。

これらの既存の皮質神経回路研究においては、遺伝子工学ツールは用いられていない。近年大きな発展をとげている遺伝子工学ツールをこの研究領域にもどしどし応用することが、更なる皮質回路の解明を約束することは明らかであろう。

2. 研究の目的

運動・行動を含めた脳の高次機能は大脳皮質を中心とした神経回路により実現されていると考えられるが、これらの高次機能を可能にしている作動原理は未だに明らかにされていない。こうした大脳皮質の作動原理を理解する際に最も欠けている要素は局所神経回路網の構成についての情報である。局所回路の理解についてはゴルジ染色法の時代以来、大きな進歩が見られていないと行っても過言ではなく、大脳皮質の局所回路を解明するには、従来のゴルジ染色法を超える手法を使ってニューロンという構成要素の連絡のレベルで個々に調べる必要がある。

3. 研究の方法

上記の目的に沿って以下のような研究方法を用いて研究を実行した：

(1) GAD67-GFP knock-in mouse/ VGAT- GFP BAC transgenic rat を用いて、蛍光顕微鏡下に生きたまま観察できる GABA 作動性ニューロンをホールセルクランプにより細胞内染色する。この染色と皮質脊髄路ニューロンなどの投射ニューロンを逆行性に標識する方法とを組み合わせ、1個の GABA ニューロンから錐体細胞群へのネットワークを解析する。

(2) parvalbumin など、特定の GABA 作動性皮質インターニューロンに発現する遺伝子を用いて、dendritic membrane- targeted GFP を発現させて、特定のインターニューロンの情報入力部位(樹状突起・細胞体)を完全に可視化する。そして、錐体ニューロンの細胞内染色と組み合わせるなどの手法を用いて、皮質内局所神経回路を探る。

(3) 神経軸索からの取り込みの効率が良いことが知られている **rabies virus** 等を用いて、ウイルスを軸索から取り込ませて、皮質錐体路ニューロン等、出力先により分類される1群のニューロンを逆行性にゴルジ染色様に標識する方法を確立させる。さらに、この技術を上記の研究(1)(2)の方法と組み合わせ、局所神経回路の研究に応用する。

4. 研究成果

以下では研究方法で掲げた項目に沿ってそれぞれ得られた結果を述べて行く。

(1) 「GAD67-GFP knock-in mouse/VGAT- GFP BAC transgenic rat」を用いて、蛍光顕微鏡下

に生きたまま観察できる GABA 作動性ニューロンをホールセルクランプにより細胞内染色し、皮質脊髄投射ニューロングループへの入力を解析する」

当初、成マウス/ラットでのホールセルクランプでは、脳スライス作製時にインターニューロンが多数死滅しやすいという問題があった。この欠点を克服するためにいろいろスライスの作製条件を試みて、Sodium-free の溶液でスライスを作成するとインターニューロンの生存率が飛躍的に上がることを見いだした。この結果については成果として論文 14 に報告した。

従来の方法論により、皮質脊髄投射ニューロンの逆行性ゴルジ様標識の技術は確立している (Kaneko et al., J. Neurosci. Methods 65: 157-165, 1996; Kaneko et al., J. Comp. Neurol. 324: 52-65, 2000) ので、VGAT-GFP BAC transgenic rat を用いて、上記の逆行性ゴルジ様標識方法と GABAergic インターニューロンのホールセル記録/染色法との組み合わせることで神経回路を解析する実験を行った。すなわち、1 個の皮質 5 層抑制性インターニューロンから、皮質脊髄投射ニューロン群への入力を形態学的に解析した。

その結果、運動皮質 5 層の fast-spiking (FS) インターニューロンには、軸索分布密度の高いタイプと低いタイプの 2 種類の区別があることを見だし、その 2 群のインターニューロンに somatostatin 産生インターニューロンを加えた 3 群から、皮質脊髄投射ニューロンへの入力を比較した。軸索密度の低い FS インターニューロン群は、somatostatin 産生インターニューロン群と同程度の抑制入力を送っていたが、細胞体へ入力することを好むという点において somatostatin 産生群と異なっていることが判明した。この結果については、現在論文にまとめつつある。

(2) 「dendritic membrane-targeted GFP transgenic mouse の作成と皮質神経回路解析への応用」

統合脳の班研究において得られた最大の成果が、ここに掲げる遺伝子工学技術である。樹状突起と細胞体を完全に可視化する技術は、ニューロンの情報入力部位を可視化することになるので、運動皮質を含めた大脳皮質の神経回路網の神経回路を解析するために欠かすことの出来ない技術である。

我々のグループでは、こうした目標を掲げて 10 年来の開発努力を続けてきたが、中々成功できなかった。例えば、細胞膜移行シグナルである palmitoylation site の導入、樹状突起に選択的に分布している NK1 受容体の細胞内ドメインの利用など、様々な試みをしてきたが、全て失敗してきた。しかし、この統合脳研究のサポートにより総合的な

開発を試みる事が出来、最終的に特定のニューロン群の樹状突起・細胞体の完全可視化に成功した。

成功の一因は(3)にも触れるように、レンチウイルスシステムの開発がある (文献 10, 15, 18)。レンチウイルスによるトランスジェン導入は宿主のゲノムに組み込まれて発現することになるので、トランスジェニック動物での発現を模倣していることになる。このレンチウイルスシステムを用いて、各種の細胞膜移行性シグナル (palmitoylation site, myristoylation site など) や、樹状突起移行性シグナル (神経細胞で樹状突起に分布している NK1 受容体、telencephalin、DNER あるいは上皮の basolateral sorting signal として知られている polyimmunoglobulin 受容体、immunoglobulin Fc 受容体、low-density lipoprotein (LDL) 受容体など) を網羅的に探索できた。その結果、Fyn 蛋白質の N 末 myristoylation/palmitoylation site、緑色蛍光タンパク質 (GFP) と LDL 受容体 C 末端細胞内ドメインの組み合わせ (myrGFP-LDLret) が、ニューロンの樹状突起・細胞体標識に最適であることを見いだした。さらに、トランスジェニックマウスにおける特異的な樹状突起・細胞体標識を GAD promoter あるいは Thy1 promoter を用いたマウス作製により確認し、論文としてまとめた (15)。

この技術の応用第 1 例として、parvalbumin promoter BAC clone を用いて、BAC トランスジェニックマウスを作成したところ、皮質の主要な抑制性インターニューロンである parvalbumin 産生皮質ニューロンに非常に特異性の高いマウスを作製できた。このマウスでは parvalbumin 産生ニューロンの樹状突起が完全に GFP で標識され、軸索は全く標識されていない。このマウスを用いて、運動・体性感覚皮質において、parvalbumin 産生ニューロンが興奮性入力あるいは抑制性入力をどの程度受けているのか、網羅的に解析した。抑制性入力は興奮性入力に比べて parvalbumin 産生インターニューロンの近位樹状突起・細胞体を好むことが判明し、実際のデータから構成したインターニューロンのモデルを用いたシミュレーション実験により抑制性入力が近位を好むことの原因が推測できた。これらの結果をまとめて、論文を投稿中である。

上記の BAC トランスジェニックマウス作製の成功を受けて、皮質各層錐体ニューロンあるいは他のインターニューロンに特異的なプロモータ領域を用いて、BAC トランスジェニックマウスを作成しつつあり、皮質 5 層の錐体ニューロンの樹状突起・細胞体を特異的に可視化できたマウス・ラットの作製にも成功したところである。

(3) 「ウイルスベクターを用いた運動皮質神経回路の解析」

ここでは当初、ウイルスベクターを利用して、逆行性にゴルジ染色様標識のできる方法論を探った。そのために 1) pseudorabies virus, 2) rabies virus glycoprotein (RVG) で pseudotype にした Sindbis virus, 3) RVG-pseudotyped lentivirus 等を試したが十分な成功は得られなかった。

唯一、高塩濃度下に myrGFP-LDLRct 発現 adenovirus を注入する逆行性標識の試みで一定の成功を得た。この技術を皮質視床投射ニューロンのゴルジ様標識に応用し、皮質スライスを用いた細胞内記録/染色法と組み合わせ、1 個の錐体ニューロンから皮質視床投射ニューロンへの局所入力を解析した。皮質 2/3 層から皮質視床ニューロンへの投射は少なく、4-6 層錐体ニューロンからの投射が多いことが分かったが、さらに 4 層興奮性ニューロンから皮質視床投射ニューロンへの入力は、皮質カラム内の 4 層ニューロンの直下の非常に狭い範囲に限られていることが判明し、皮質内での局所回路が細かく構造化されていることが示唆された。この研究結果については現在論文執筆中である。

統合脳研究の前から開発されていたウイルスベクターとして、palmitoylation site-GFP (palGFP) を発現する Sindbis ウイルスがあり、樹状突起だけでなく、軸索を感度よく可視化できることが分っていた。これを今回の統合脳の研究に、ウイルス液を希釈して用いるという単純な方法により、単一ニューロン標識に応用し、黒質ドパミンニューロンの軸索の完全標識に成功した。ドパミンニューロンの驚くべき量の軸索分布を報告したが、その結果に研究者諸氏から高い評価を得た(7)。

この研究の成功例を運動皮質の解析に応用することを考え、palGFP Sindbis ウイルスを用いて視床運動核から皮質運動野への入力を単一ニューロンレベルで検索することを企画した。視床運動核は、小脳由来の興奮性入力を強く受ける excitatory subcortical input zone (EZ) と基底核からの抑制性入力を強く受ける inhibitory input dominant zone (IZ) に分かれており、EZ ニューロン・IZ ニューロンともに皮質運動野を中心に単一ニューロンレベルで広範に投射していた。したがって、運動皮質には少なくとも視床入力のレベルではカラム状の情報処理構造は見受けられないという予想外の結果を得た。一方、EZ ニューロンは皮質中間層にほとんど終止するのに対して、IZ ニューロンは皮質 1 層に入力することを好むことが明らかになり、前者は錐体ニューロンの基底樹状突起に、後者はその尖状樹状突起に入力すると推測された。また、IZ ニューロンのみ

が、線条体に軸索側枝を送っていることも判明し、ここでも小脳出力と基底核出力を中継するそれぞれの視床ニューロンの相違点が明らかにされた。これらの所見は皮質運動野が感覚野とは異なる情報処理法を用いていることを示唆していると考えられる。この研究結果はすでに論文発表済みである(3, 9)。

ウイルスベクターによる単一ニューロン標識法のツールとしての有用性を確信したので、Sindbis ウイルスの欠点を補うために、Tet-off system の強力 promoter (TRE) を組み込んだ adenovirus あるいは lentivirus を開発した(10)。これらのツールは、今後 Tet activator を組み込まれた遺伝子改変動物と組み合わせることにより、遺伝子特異的な単一ニューロン標識法として活用して行きたいと考えている。

以上、皮質運動野を含めた大脳皮質の神経回路に対して、5年間の統合脳研究によりいくつか論文レベルでの成果を得たが、脳の研究、特に大脳皮質とそれに関わる神経回路の研究は、この5年間で決着のつくものではない。それよりも、5年間のサポートにより、今後活用できる解析ツール、特に遺伝子工学的ツールを開発できたことの意義が大きい。遺伝子工学という強いツールを握った脳科学者は、いままで踏み込めなかった皮質の局所神経回路というブラックボックスにチャレンジするべき時期が来ていると感じている。

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 25 件)

1. Ma Y, Hioki H, Konno M, Pan S, Nakamura H, Nakamura KC, Furuta T, Li J-L, Kaneko T. Expression of gap junction protein connexin36 in multiple subtypes of GABAergic neurons in adult rat somatosensory cortex. *Cerebral Cortex*, 査読有, 2011, in press.
2. Fujiyama F, Sohn J, Nakano T, Furuta T, Nakamura KC, Matsuda W, Kaneko T. Exclusive and common targets of neostriatofugal projections of rat striosome neurons: a single neuron-tracing study using a viral vector. *European Journal of Neuroscience*, 査読有, vol. 33 (no. 4), 2011, pp. 668-77.
3. Kuramoto E, Fujiyama F, Nakamura KC, Tanaka Y, Hioki H, Kaneko T. Complementary distribution of glutamatergic cerebellar and GABAergic basal ganglia afferents to the rat motor thalamic nuclei. *European Journal of Neuroscience*, 査読有, vol. 33 (no. 1), 2011, pp. 95-109.

4. Ge S-N, Ma Y-F, Hioki H, Wei Y-Y, Kaneko T, Mizuno N, Gao G-D, Li J-L. Coexpression of VGLUT1 and VGLUT2 in trigeminothalamic projection neurons in the principal sensory trigeminal nucleus of the rat. *The Journal of Comparative Neurology*, 査読有, vol. 518 (no. 15), 2010, pp. 3149-3168.
5. Ohira K, Furuta T, Hioki H, Nakamura KC, Kuramoto E, Tanaka Y, Funatsu N, Shimizu K, Oishi T, Hayashi M, Miyakawa T, Kaneko T, Nakamura S. Ischemia-induced neurogenesis of neocortical layer 1 progenitor cells. *Nature Neuroscience*, 査読有, vol. 13 (no. 2), 2010, pp. 173-179.
6. Nakamura KC, Fujiyama F, Furuta T, Hioki H, Kaneko T. Afferent islands are larger than μ -opioid receptor patch in striatum of rat pups. *NeuroReport*, 査読有, vol. 20 (no. 6), 2009, pp. 584-588.
7. Matsuda W, Furuta T, Nakamura KC, Hioki H, Fujiyama F, Arai R, Kaneko T. Single nigrostriatal dopaminergic neurons form widely spread and highly dense axonal arborizations in the neostriatum. *The Journal of Neuroscience*, 査読有, vol. 29 (no. 2), 2009, pp. 444-453.
8. Hioki H, Nakamura H, Ma Y-F, Konno M, Hayakawa T, Nakamura KC, Fujiyama F, Kaneko T. Vesicular glutamate transporter 3-expressing nonserotonergic projection neurons constitute a subregion in the rat midbrain raphe nuclei. *The Journal of Comparative Neurology*, 査読有, vol. 518 (no. 5), 2010, pp. 668-686.
9. Kuramoto E, Furuta T, Nakamura KC, Unzai T, Hioki H, Kaneko T. Two types of thalamocortical projections from the motor thalamic nuclei of the rat: A single neuron tracing study using viral vectors. *Cerebral Cortex*, 査読有, vol. 19 (no. 9), 2009, pp. 2065-2077.
10. Hioki H, Kuramoto E, Konno M, Kameda H, Takahashi Y, Nakano T, Nakamura KC, Kaneko T. High-level transgene expression in neurons by lentivirus with Tet-Off system. *Neuroscience Research*, 査読有, vol. 63 (no. 2), 2009, pp. 149-154.
11. Koshimizu Y, Wu S-H, Unzai T, Hioki H, Sonomura T, Nakamura KC, Fumino Fujiyama F, Kaneko T, Paucity of enkephalin production in neostriatal striosomal neurons: Analysis with preproenkephalin/green fluorescent protein transgenic mice. *European Journal of Neuroscience*, 査読有, vol. 28 (no. 10), 2008, pp. 2053-2064.
12. Tanaka T, Kaneko T, Aoyagi T, Recurrent infomax generates cell assemblies, neuronal avalanches, and simple cell-like selectivity. *Neural Computation*, 査読有, vol. 21 (no. 4), 2009, pp. 1038-1067.
13. Nakamura KC, Kameda H, Koshimizu Y, Yanagawa Y, Kaneko T. Production and histological application of affinity-purified antibodies to heat-denatured green fluorescent protein. *Journal of Histochemistry & Cytochemistry*, 査読有, vol. 56 (no. 7), 2008, pp. 647-657
14. Tanaka Yasuyo, Tanaka Yasuhiro, Furuta T, Yanagawa Y, Kaneko T, The Effects of cutting solutions on the viability of GABAergic interneurons in cerebral cortical slices of adult mice. *Journal of Neuroscience Methods*, 査読有, vol. 171 (no. 1), 2008, pp. 118-125.
15. Kameda H, Furuta T, Matsuda W, Ohira K, Nakamura Ko, Hioki H, Kaneko T, Targeting green fluorescent protein to dendritic membrane in central neurons. *Neuroscience Research*, 査読有, vol. 61 (no. 1), 2008, pp. 79-91.
16. Ito T, Hioki H, Nakamura Ko, Kaneko T, Iino S, Nojyo Y, Some gamma-motoneurons contain gamma-aminobutyric acid in the rat cervical spinal cord. *Brain Research*, 査読有, vol. 1201, 2008, pp. 78-87.
17. Nakamura Ko, Watakabe A, Hioki H, Fujiyama F, Tanaka Y, Yamamori T, Kaneko T, Transiently increased colocalization of vesicular glutamate transporters 1 and 2 at single axon terminals during postnatal development of mouse neocortex: a quantitative analysis with correlation coefficient. *European Journal of Neuroscience*, 査読有, vol. 26 (no. 8), 2007, pp. 3054-3067.
18. Hioki H, Kameda H, Nakamura H, Okunomiya T, Ohira K, Nakamura Ko, Kuroda M, Furuta T, Kaneko T, Efficient gene transduction of neurons by lentivirus with enhanced neuron-specific promoters. *Gene Therapy*, 査読有, vol. 14 (no. 11), 2007, pp. 872-882.
19. Ito T, Hioki H, Nakamura Ko, Tanaka Y, Nakade H, Kaneko T, Iino S, Nojyo Y, GABA-containing sympathetic preganglionic neurons in rat thoracic spinal cord send their axons to the superior cervical ganglion. *The Journal of Comparative Neurology*, 査読有, vol. 502 (no. 1), 2007, pp. 113-125.

10. Ohira K, Funatsu N, Homma KJ, Sahara Y, Hayashi M, Kaneko T, Nakamura S, Truncated TrkB-T1 regulates the morphology of neocortical layer I astrocytes in adult rat brain slices. *European Journal of Neuroscience*, 査読有, vol. 25 (no. 2), 2007, pp. 406-416.

21. Kuramoto E, Fujiyama F, Unzai T, Nakamura Ko, Hioki H, Furuta T, Shigemoto R, Ferraguti F, Kaneko T, Metabotropic glutamate receptor 4-immunopositive terminals of medium-sized spiny neurons selectively form synapses with cholinergic interneurons in the rat neostriatum. *The Journal of Comparative Neurology*, 査読有, vol. 500 (no. 5), 2007, pp. 908-922.

22. Li J-L, Xiong K, Pang Y-W, Dong Y, Kaneko T, Mizuno N, Medullary dorsal horn neurons providing axons both to the parabrachial nucleus and the thalamus. *The Journal of Comparative Neurology*, 査読有, vol. 498 (no. 4), 2006, pp. 539-551.

23. Pang Y-W, Li J-L, Nakamura Ko, Wu S, Kaneko T, Mizuno N, Expression of vesicular glutamate transporter VGLUT1 immuno-reactivity in peripheral and central endings of trigeminal mesencephalic nucleus neurons in the rat. *The Journal of Comparative Neurology*, 査読有, vol. 498 (no. 1), 2006, pp. 129-141.

24. Nakamura Y, Nakamura Ka, Matsumura K, Kobayashi S, Kaneko T, Morrison SF, Direct pyrogenic input from prostaglandin EP3 receptor-expressing preoptic neurons to the dorsomedial hypothalamus. *European Journal of Neuroscience*, 査読有, vol. 22 (no. 12), 2005, pp. 3137-3146.

25. Nakamura Ko., Hioki H., Fujiyama F., Kaneko T., Postnatal changes of vesicular glutamate transporter 1 (VGLUT1) and VGLUT2 and their colocalization in the mouse forebrain. *The Journal of Comparative Neurology*, 査読有, vol. 492 (no. 3), 2005, pp. 263-288.

[学会発表] (計 76 件)

多数につき、抜粋したもののみ掲載する。

1. 田中康裕, 田中康代, 今野美知輝, 藤山文乃, 岡本-古田 敬子, 藪村貴弘, 亀田浩司, 日置 寛之, 古田貴寛, 中村公一, 金子武嗣 S13-4 シンポジウム; 「皮質視床投射神経細胞への皮質内入力に現れるサブコラム構造」第 116 回 日本解剖学会・全国学術集会 2011 年 3 月 28~30 日、横浜。

2. KURAMOTO E, FUJIYAMA F, FURUTA T, UNZAI T, HIOKI H, TANAKA Y, KANEKO T;

Single-neuron tracing study of thalamocortical projections arising from the rat ventral medial nucleus by using viral vectors. The 40th Society for Neuroscience Annual Meeting, November 13-17, 2010, San Diego, CA, USA.

3. TANAKA Yasuhiro, TANAKA Yasuyo, KONNO M, FUJIYAMA F, OKAMOTO- FURUTA K, SONOMURA T, KAMEDA H, HIOKI H, FURUTA T, NAKAMURA KC, KANEKO T. Subcolumnar structures in local inputs of pyramidal neurons onto corticothalamic neurons in rat barrel cortex. The 40th Society for Neuroscience Annual Meeting, November 13-17, 2010, San Diego, CA, USA.

4. Kaneko T, Transgenic approaches to dendritic functions of cortical neurons. Kyoto University International Symposium 'Cellular Approaches to Neuronal Signal Processing', July 23rd-24th, 2009, Kyoto.

5. 古田貴寛, Martin Deschenes, 金子武嗣; 三叉神経核群の構造と機能: 中間亜核に注目して. In 【S05 神経解剖学懇話会シンポジウム】最近の神経回路網解明の進歩. 第 114 回 日本解剖学会・全国学術集会 2009 年 3 月 27~29 日、岡山。

6. Fujiyama F, Sohn J, Nakano T, Unzai T, Koshimizu Y, Kaneko T; Neural Circuits Involving Patch and Matrix Compartments of Rat Neostriatum. In Symposium SY2A-B1. The 31st Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society, July 9th-11th, Tokyo.

7. Kaneko T, Cho R-H, Local circuit in the motor cortex. In: Symposium 'Local Circuit in the cerebral cortex, hippocampus and thalamus', The 28th Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society, July 26-28, 2005, Yokohama.

[図書] (計 1 件)

金子武嗣, 講談社, 神経組織の構造研究.

In: ノーベル賞の生命科学入門 脳と神経のはたらき (外山敬介 編集) 第 2 章, pp. 22-35, 2010.

[その他]

ホームページ等

<http://www.mbs.med.kyoto-u.ac.jp>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

金子 武嗣 (KANEKO TAKESHI)
京都大学・医学研究科・教授
研究者番号: 970177519