

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成25年6月10日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2010～2012

課題番号：22390012

研究課題名（和文） 扁桃体機能の神経活動依存性解析とそれに対するストレスの影響

研究課題名（英文） Effects of stress on neuronal activities relating the function of the amygdala.

研究代表者

松木則夫 (MATSUKI NORIO)

東京大学・大学院薬学系研究科・教授

研究者番号：70126168

研究成果の概要（和文）：脳機能に対するストレスの影響をうつ病などの疾患との関連させて解析することを目的とした。脳機能として扁桃体依存性の連合学習を用いた。恐怖条件付けで影響される扁桃体のシナプス伝達を解明し、次いで慢性ストレスの扁桃体シナプス伝達に対する作用を解析し、慢性ストレスでは扁桃体の神経細胞に対する影響が大きいことを見出した。また、末梢刺激が記憶・学習に影響をおよぼすことを示した。

研究成果の概要（英文）：The purpose of the present study was to investigate effects of stress on brain function, especially amygdale-dependent learning, in relation to depression. Synaptic transmission in the amygdale was shown to increase after fear-conditioning. Chronic stress affected neuronal morphology in the amygdale. Effects of peripheral stress on learning and memory was also shown.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	5,100,000	1,530,000	6,630,000
2011年度	4,300,000	1,290,000	5,590,000
2012年度	4,000,000	1,200,000	5,200,000
年度			
年度			
総計	13,400,000	4,020,000	17,420,000

研究分野：医歯薬学

科研費の分科・細目：薬学・薬理系薬学

キーワード：記憶・学習、海馬、扁桃体、ストレス、シナプス伝達、スパイン

1. 研究開始当初の背景

海馬は陳述的記憶に重要な役割を果たしており、海馬において顕著なシナプス可塑性が認められるので、両者に関与する多数の分子が明らかにされてきている。しかし、どの分子も記憶に特異的なものではなく、脳の高次機能に普遍的に必要なものである。従って、神経回路レベルでの記憶のメカニズムについては依然として不明なままである。申請者はこうした現状に鑑み、海馬や扁桃体機能について、「ミクロの解像度を維持しながらマ

クロに解析する」研究を進めてきた。さらに、動物実験では、記憶・学習の解析に、罰または報酬刺激が必要なので、これらの神経回路も同時に活性化されてしまう。しかし、扁桃体と海馬の機能が必須である文脈依存的恐怖条件付け学習は、1回の条件付けで学習が成立する。想起(思い出し過程)時には記憶に関与する回路のみ活性化されるので、罰や報酬と分離して解析可能である。

我々は海馬と扁桃体が相互にシナプス可塑性を介して機能調節をしている可能性を

明らかにしてきた。これは汎用されている脳切片を用いた研究では失われてしまう重要な知見である。扁桃体→海馬の調節がストレスにより、著しく抑制されることも見出している。

うつ病は気分障害の中で最も多い疾患で、我が国において患者数は百万人を超え、増え続けている。うつ病が原因の休学学生や就業困難者が増え、社会的な損失も多大であり、疾病対策が急務となっている。最近、抗うつ薬である選択的なセロトニン取り込み阻害薬(SSRI)の作用点として歯状回における神経新生の増加が提唱されている。この考えは議論の余地が多く、我々も否定的な実験結果を得ている。さらに、作用点が歯状回顆粒細胞だとしても、それが何故抗うつ作用となるかは未解明である。最近の臨床的研究から、うつ病患者はストレスに脆弱であり、ストレスが発症のトリガーとなっているケースが多いことが明らかにされてきた。遺伝的素因と環境要因の複合的な病因が関与すると考えられているが、ストレスに対する脆弱性が発症者と健常者を区別している可能性がある。海馬も扁桃体もうつ病との関連が示唆されており、ストレスは前者の機能を抑制し、後者の機能を高め、視床下部-下垂体-副腎(HPA系)をさらに活性化する。しかし、扁桃体機能に及ぼすストレスの神経回路レベルでの解析やそれに対する海馬機能の影響は明らかにされていない。

2. 研究の目的

記憶については、海馬の研究が進んでいるが、動物実験では記憶の獲得に嫌悪または報酬に関与する神経系が同時に活性化されてしまう。扁桃体は恐怖記憶に重要であるが、記憶の獲得が一瞬で成立するため、想起時には嫌悪や報酬に影響されない”純粋な”記憶を解析できる。我々は海馬と扁桃体間の神経投射が相互にシナプス伝達を調節しあっていることを見出している。さらに、扁桃体基底外側核から海馬 CA1 野のシナプスは顕著な可塑性を示すことおよびこの経路がストレスに強い感受性を示すことを明らかにした。ストレスは海馬と扁桃体に対して全く逆の作用を及ぼし、ストレスはうつ病の重要な悪化因子である。海馬も扁桃体もうつ病との関連が示唆されている。従って、本研究では扁桃体-海馬-ストレス関連解明の第一段階として、扁桃体における記憶のメカニズムとストレスの影響を解析する。

3. 研究の方法

(1) 扁桃体依存性学習に関わった神経細胞のシナプス可塑性

Arc-Venus トランスジェニックマウスを用いて実験を行った。このマウスは、Arc のプ

ロモーターの下流に Venus (改変型 GFP) をコードする DNA を挿入したものである。神経細胞が活動すれば Arc プロモーターが活性化され、最終的に Venus タンパク質が産生される。蛍光が強いので落射蛍光顕微鏡でも十分に活動した細胞が確認できる。恐怖条件付け学習課題を行ったマウスから脳切片を作成し、学習課題に伴って活動した神経細胞を狙ってパッチクランプ法を適用し、電気生理学的な性質およびシナプス可塑性の解析を行った。

また、スパインを含む樹状突起の微細構造についても解析を行った。

(2) 扁桃体機能に対する慢性ストレスの影響

慢性ストレスを再現よくマウスに与えるモデルとして、コルチコステロンの長期投与を行った。この慢性ストレス動物がうつ様症状を呈していることを確認する試験として、高架式十字迷路試験、スクロース選択試験を行った。扁桃体神経細胞の形態を基底外側核を中心に解析した。

(3) 末梢性ストレスが記憶・学習に及ぼす影響

末梢性のストレスも記憶・学習に影響をおよぼすことが示唆されているので、再現性の良いモデル作成を目指した。種々検討した結果、リポポリサッカライドを腹腔内投与する方法に辿り着いた。学習課題としては受動的回避学習を用いた。

4. 研究成果

(1) 扁桃体依存性学習に関わった神経細胞のシナプス可塑性

パッチクランプ法を適用して扁桃体基底外側核神経細胞の解析を行った結果、恐怖条件付け学習により活性化した神経細胞は、活性化されなかった神経細胞に比べて、自発的なシナプス後電流(miniature EPSC)の頻度が増加していることが明らかになった。しかし、mEPSC の大きさには違いがなかった。この変化がシナプス前細胞の変化かシナプス後細胞の変化かを明らかにする目的で、ペアパルスの解析を行った。その結果、シナプス終末からのグルタミン酸遊離確率が上昇していることが示唆された。

さらに、恐怖条件付け学習により活性化した神経細胞シナプス部位の微細形態を解析した。スパインや樹状突起の形態や位置関係を Sholl Analysis などで行った結果、恐怖条件付け学習では、有意な形態学的な変化を起ささないことが明らかになった。

今までの我々の研究と総合すると、恐怖条件付け学習により、扁桃体では活動する神経細胞群の再編が起こるが、その変化は入力依存的であり、扁桃体の神経細胞の形態や内的興奮性の変化ではないことが示唆された。これは以降のストレスの影響を解析する上で

重要な知見となった。

(2)扁桃体機能に対する慢性ストレスの影響
ストレス状態では知情意の慢性的な抑制
がかかり、海馬の機能も低下する。20 日間に
渡り飲料水にコルチコステロンを混ぜること
で、慢性ストレス状態を作出できた。この
慢性ストレス動物がうつ様症状を呈してい
ることは、高架式十字迷路試験でのオープン
アームへの侵入回数や滞在時間およびスク
ロース選択性の低下により確認した。

微細構造を解析したところ、予想に反して
樹状突起の分岐数や総延長が慢性ストレス
で増加していることが分かった。この影響は、
コルチコステロンの投与を休止した後も少
なくとも 20 日間は持続していた。また、阻
害薬を用いた実験から、うつ様症状と形態変
化にはミネラルコルチコイド受容体が関与
していることが示唆された。

これらの知見が従来の概念と一致しない
ため、他の慢性ストレスモデルでも再現でき
るかどうか検討した。しかし、用いた物理的
なストレスモデルや社会的ストレスモデル
ではマウスにうつ様症状そのものを見出す
ことが出来なかった。

(3)末梢性ストレスが記憶・学習に及ぼす影
響

末梢性ストレスとして、マウスの腹腔内に
リポポリサッカライドを投与するモデルを
作成した。このモデルを用いて、受動的回避
学習課題遂行能力を検討した結果、局所的な
急性炎症が学習能力を低下させることを見
出した。

従来、脳機能の解析には、脳内で帰結する
神経投射経路の解析に重点が置かれていた
が、本研究は末梢からの情報が脳機能に影
響を及ぼすことを明らかにした。末梢情報
が関与する神経回路の解析や臨床応用され
ている求心性迷走神経刺激との比較は今後
の課題である。

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 40 件)

1. Muramatsu, R., S. Nakahara, J. Ichikawa, K. Watanabe, N. Matsuki and R. Koyama. The ratio of 'deleted in colorectal cancer (DCC)' to 'uncoordinated-5A (UNC5A)' netrin-1 receptors on the growth cone regulates mossy fibre directionality. *Brain*, 133: 60-75, 2010.
2. Ishikawa, D., Takahashi, N., Sasaki, T., Usami, A., Matsuki, N. and Ikegaya, Y. Fluorescent pipettes for optically targeted patch-clamp recordings. *Neural Networks*, 23: 669-672, 2010.
3. Koyama R. and N. Matsuki. Novel etiological and therapeutic strategies for neurodegenerative diseases: mechanisms and consequences of febrile seizures: lessons from animal models. *J Pharmacol Sci.*, 113:14-22, 2010.
4. Takahashi, N., Sasaki, T., Matsumoto, W., Matsuki, N. and Ikegaya, Y. Circuit topology for synchronizing neurons in spontaneously active networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 107:10244-10249, 2010.
5. Kumakura, K., H. Nomura, T. Toyoda, K. Hashikawa, T. Noguchi, K. Takeda, H. Ichijo, M. Tsunoda, T. Funatsu, D. Ikegami, M. Narita, T. Suzuki and N. Matsuki. Hyperactivity in novel environment with increased dopamine and impaired novelty preference in apoptosis signal-regulating kinase 1 (ASK1)-deficient mice. *Neurosci. Res.*, 66: 313-320, 2010.
6. Kitanishi T., Sakai J, Kojima S, Saitoh Y, Inokuchi K, Fukaya M, Watanabe M, Matsuki N. and Yamada MK. Activity-dependent localization in spines of the F-actin capping protein CapZ screened in a rat model of dementia. *Genes Cells*. 15: 737-747, 2010.
7. Takahashi N, Takahara Y, Ishikawa D, Matsuki N. and Ikegaya Y. Functional Multineuron calcium imaging for systems pharmacology. *Anal Bioanal Chem.*, 398: 211-218, 2010.
8. Toyoda, T., H. Nomura, K. Hashikawa, A. Nonaka and N. Matsuki. Persistent neural activity regulates Arc/Arg3.1 transcription in the dentate gyrus. *J. Neurosci. Res.*, 88: 3060-3066, 2010.
9. Miyamoto, D., M. Iijima, H. Yamamoto, H. Nomura and N. Matsuki. Behavioural effects of antidepressants are dependent and independent on the integrity of the dentate gyrus. *Int. J. Neuropsychopharmacol.*, 14: 967-976, 2011.
10. Sasaki, T., N. Kuga, S. Namiki, N. Matsuki and Y. Ikegaya. Locally synchronized astrocytes. *Cereb. Cortex*, 21: 1889-1900, 2011.
11. Kuga, N., Sasaki, T., Takahara, Y., Matsuki, N. and Ikegaya, Y. Large-scale calcium waves traveling through astrocytic networks in vivo. *J. Neurosci.*, 31: 2607-2614, 2011.
12. Sasaki, T., Matsuki, N. and Ikegaya, Y. Action potential modulation during axonal conduction. *Science*, 331: 599-601, 2011.
13. Ujita, S., M. Mizunuma, N. Matsuki and Y.

- Ikegaya. Asynchronously enhanced spiking activity of ischemic neuronal networks. *Biol. Pharm. Bull.* 34: 764-767, 2011.
14. Hashikawa, K., N. Matsuki and H. Nomura. Preferential Arc transcription at rest in the active ensemble during associative learning. *Neurobiol. Learn. Memory*, 95: 498-504, 2011.
 15. Takahara, Y., N. Matsuki and Y. Ikegaya. Nipkow confocal imaging from deep brain tissues. *J. Integ. Neurosci.* 10: 121-129, 2011.
 16. Imamura, N., A. Nonaka, H. Yamamoto, N. Matsuki and H. Nomura. Experience-dependent Homer1a expression in excitatory and inhibitory neurons. *NeuroReport*, 22: 353-357, 2011.
 17. Sekine, Y., S. Takahara, R. Hatanaka, T. Watanabe, H. Oguchi, T. Noguchi, I. Naguro, K. Kobayashi, M. Tsunoda, T. Funatsu, H. Nomura, T. Toyoda, N. Matsuki, E. Kuranaga, M. Miura, K. Takeda and H. Ichijo. p38 MAP kinase regulates the expression of genes in the dopamine synthesis pathway through phosphorylation of NR4A nuclear receptors. *J. Cell Sci.* 124: 3006-3016, 2011.
 18. Minamisawa, G, K. Funayama, N. Matsuki and Y. Ikegaya. Intact internal dynamics of the neocortex in acutely paralyzed mice. *J. Physiol. Sci.* 61: 343-348, 2011.
 19. Tamura, M., M. Sajo, A. Kakita, N. Matsuki and R. Koyama. Prenatal stress inhibits neuronal maturation through downregulation of mineralocorticoid receptors. *J. Neurosci.* 31: 11505-11514, 2011.
 20. Takahashi, N., S. Oba, N. Yukinawa, S. Ujita, M. Mizunuma, N. Matsuki, S. Ishii and Y. Ikegaya. High-speed multineuron calcium imaging using Nipkow-type confocal microscopy. *Curr. Protoc. Neurosci.* 2: Unit 2.14, 2011.
 21. Matsumoto, N. Y. Takahara, N. Matsuki and Y. Ikegaya. Thoracotomy reduces intrinsic brain movement caused by heartbeat and respiration: a simple method to prevent motion artifact for in vivo experiments. *Neurosci. Res.* 71: 188-191, 2011.
 22. Kimura, R., S. Kang, N. Takahashi, A. Usami, N. Matsuki, T. Fukai and Y. Ikegaya. Hippocampal Polysynaptic Computation. *J. Neurosci.* 31: 13168-13179, 2011.
 23. Egawa, T., K. Hanaoka, Y. Koide, S. Ujita, N. Takahashi, Y. Ikegaya, N. Matsuki, T. Terai, T. Ueno, T. Komatsu, and T. Nagano. Development of a Far-Red to Near-Infrared Fluorescence Probe for Calcium Ion and its Application to Multicolor Neuronal Imaging. *J. Am. Chem. Soc.* 133: 14157-14159, 2011.
 24. Shen, H., Y. Fuchino, D. Miyamoto, H. Nomura and N. Matsuki. Vagus nerve stimulation enhances perforant path-CA3 synaptic transmission via the activation of beta-adrenergic receptors and the locus coeruleus. *Int. J. Neuropsychopharmacol.* 15: 523-530, 2012.
 25. Takahashi, N., Kitamura, K., Matsuo, N., Mayford, M., Kano, M., Matsuki, N. and Ikegaya, Y. Locally synchronized synaptic inputs. *Science*, 335: 353-356, 2012.
 26. Nomura, H., A. Nonaka, N. Imamura, K. Hashikawa and N. Matsuki. Memory coding in plastic neuronal subpopulations within the amygdala. *NeuroImage* 60: 153-161, 2012.
 27. Sun, Y., H. Norimoto, X-P. Pu, N. Matsuki and Y. Ikegaya. Cannabinoid receptor activation disrupts the internal structure of hippocampal sharp wave-ripple complexes. *J. Pharmacol. Sci.*, 118: 288-294, 2012.
 28. Seki, M., C. Kobayashi, N. Takahashi, N. Matsuki and Y. Ikegaya. Synchronized spike waves in immature dentate gyrus networks. *Eur. J. Neurosci.*, 35: 673-681, 2012.
 29. Sasaki, T., N. Matsuki and Y. Ikegaya. Effects of axonal topology on somatic modulation of synaptic outputs. *J. Neurosci.*, 32: 2868-2876, 2012.
 30. Sakaguchi, T. D. Ishikawa, H. Nomura, N. Matsuki and Y. Ikegaya. Normal learning ability of mice with a surgically exposed hippocampus. *Neuroreport* 23: 457-461, 2012.
 31. Sasaki, T., N. Matsuki and Y. Ikegaya. Targeted axon-attached recording with fluorescent patch-clamp pipettes in brain slices. *Nat. Protoc.* 7: 1228-1234, 2012.
 32. Norimoto, H., M. Mizunuma, D. Ishikawa, N. Matsuki and Y. Ikegaya. Muscarinic receptor activation disrupts hippocampal sharp wave-ripples. *Brain Res.* 1461: 1-9, 2012.
 33. Koyama, R., K. Tao, T. Sasaki, J. Ichikawa, D. Miyamoto, R. Muramatsu, N. Matsuki and Y. Ikegaya. GABAergic excitation after febrile seizures induces ectopic granule cells and adult epilepsy. *Nature Med.*, 18: 1271-1278, 2012.
 34. Nomura, H., A. Nonaka and N. Matsuki. Population activity in the dorsal

- hippocampal CA1 encoding the surrounding environment is absent during contextual fear memory expression. *Neuroscience* 220: 19-25, 2012.
35. Sasaki, T., N. Matsuki and Y. Ikegaya. Heterogeneity and independency of unitary synaptic outputs from hippocampal CA3 pyramidal cells. *J. Physiol.* 590: 4869-4880, 2012.
 36. Okada, Y., T. Sasaki, Y. Oku, N. Takahashi, M. Seki, S. Ujita, K. F. Tanaka, N. Matsuki and Y. Ikegaya. Preinspiratory calcium rise in putative pre-Botzinger complex astrocytes. *J. Physiol.* 590: 4933-4944, 2012.
 37. Yamasaki, Y., K. Hashikawa, N. Matsuki and H. Nomura. Off-line Arc transcription in active ensembles during fear memory retrieval. *Eur. J. Neurosci.* 36: 3451-3457, 2012.
 38. Suzuki, K., Y. Hayashi, S. Nakahara, H. Kumazaki, J. Prox, K. Horiuchi, M. Zeng, S. Tanimura, Y. Nishiyama, S. Osawa, A. Sehara-Fujisawa, P. Saftig, S. Yokoshima, T. Fukuyama, N. Matsuki, R. Koyama, T. Tomita and T. Iwatsubo. Activity-dependent Proteolytic Cleavage of Neuroligin 1. *Neuron*, 76: 410-422, 2012.
 39. Miura, Y., M. Naka, N. Matsuki and H. Nomura. Differential calcium dependence in basal and forskolin-potentiated spontaneous transmitter release in basolateral amygdale neurons. *Neurosci. Lett.* 529: 1-6, 2012.
 40. Kobayashi, S., R. Akiyama, N. Matsuki, H. Nomura, H. Yoshida and T. Yoshida. Nontoxic, Nonvolatile, and Highly Efficient Osmium Catalysts for Asymmetric Dihydroxylation of Alkenes and Application to One Mol-scale Synthesis of an Anticancer Drug, Camptothecin Intermediate. *RSC Advances*, 2: 7456-7461, 2012.
- [学会発表] (計 28 件)
1. Norio Matsuki Analysis of coding of fear memory in the amygdale with temporal and cellular resolution. Proc. International Convention of Pharmaceutical Society of Korea 2010 年 4 月 15 日 Daegu, Korea
 2. 松木則夫 6 年制薬学教育における基礎薬学研究的展望 生体機能と創薬シンポジウム 2010 年 9 月 9 日 京都
 3. 佐々木拓哉 軸索の配線トポロジーがシナプス出力を調節する 第 34 回日本神経科学大会 2011 年 9 月 15 日 パシ
 4. フィコ横浜
本間尚子 錐体細胞間のスパイク伝達 第 34 回日本神経科学大会 2011 年 9 月 15 日 パシフィコ横浜
 5. 宮本大祐 低頻度刺激による NMDA 受容体依存的な貫通繊維—歯状回経路のシナプス増強 第 34 回日本神経科学大会 2011 年 9 月 15 日 パシフィコ横浜
 6. 島上洋 慢性的なストレスホルモンの投与による行動異常と扁桃体神経細胞の形態変化 第 34 回日本神経科学大会 2011 年 9 月 15 日 パシフィコ横浜
 7. 橋川浩一 学習後の脳活動の役割: 記憶の固定化と記憶の干渉への関与の可能性 第 34 回日本神経科学大会 2011 年 9 月 15 日 パシフィコ横浜
 8. 今村菜津子 恐怖記憶の増強に関する行動学的解析 第 34 回日本神経科学大会 2011 年 9 月 15 日 パシフィコ横浜
 9. 松本信圭 開胸法による脳の揺れの軽減 第 34 回日本神経科学大会 2011 年 9 月 15 日 パシフィコ横浜
 10. 石川大介 単離海馬のシータ波 第 34 回日本神経科学大会 2011 年 9 月 16 日 パシフィコ横浜
 11. 高橋直矢 大規模イメージングによるシナプス活動の空間局在性の解析 第 34 回日本神経科学大会 2011 年 9 月 16 日 パシフィコ横浜
 12. 宇治田早紀子 間歇的な周期活動をするアストロサイト 第 34 回日本神経科学大会 2011 年 9 月 16 日 パシフィコ横浜
 13. 田尾賢太郎 AMPK 依存的なミトコンドリア動態変化による軸索形態形成の制御 第 34 回日本神経科学大会 2011 年 9 月 16 日 パシフィコ横浜
 14. 中原聡一郎 てんかん脳における cAMP 依存的な神経細胞の構造可塑性 第 34 回日本神経科学大会 2011 年 9 月 16 日 パシフィコ横浜
 15. 清水絵美 海馬苔状線維の異常発芽における RGMa-neogenin シグナルの関与の解明 第 34 回日本神経科学大会 2011 年 9 月 16 日 パシフィコ横浜
 16. 宇佐美篤 自由運動下での線虫神経筋活動のカルシウムイメージング 第 34 回日本神経科学大会 2011 年 9 月 16 日 パシフィコ横浜
 17. 山崎良子 文脈的恐怖記憶想起後の扁桃体における Arc 転写の再活性化 第 34 回日本神経科学大会 2011 年 9 月 16 日 パシフィコ横浜
 18. 野中綾子 恐怖条件づけにより恐怖関連ニューロンは条件刺激に対して応答するようになる 第 34 回日本神経科学大会 2011 年 9 月 16 日 パシフィコ横浜

19. 野村洋 恐怖条件づけによるシナプス伝達の増強は、扁桃体基底外側核の一部のニューロン集団に限局して生じる 第34回日本神経科学大会 2011年9月16日 パシフィコ横浜
20. 田尾賢太郎 熱性けいれんによる海馬苔状線維巨大終末の異常形成 2012年9月18-21日 名古屋国際会議場
21. 橋川浩一 味覚嫌悪学習に関する神経活動の解明 2012年9月18-21日 名古屋国際会議場
22. 岡田沙織 脳血管の視覚応答の機能的マッピング 2012年9月18-21日 名古屋国際会議場
23. 石川大介 報酬による海馬ニューロンへのシナプス入力 of 自己制御 2012年9月18-21日 名古屋国際会議場
24. 乗本裕明 海馬急性スライス標本から生じる自発的シータ波 2012年9月18-21日 名古屋国際会議場
25. 中山大輔 想起後の遅発的なタンパク質発現が想起後の記憶の維持に必要な 2012年9月18-21日 名古屋国際会議場
26. 富川恵美 末梢性ストレスによる記憶学習の減弱 2012年9月18-21日 名古屋国際会議場
27. 仲理允 慢性的なコルチコステロンの投与が扁桃体基底外側核神経細胞における樹状突起の身長及び内的興奮性の上昇をもたらす 2012年9月18-21日 名古屋国際会議場
28. Norio Matsuki Amygdala ensemble activity underlying fear memory. The 21st Korea-Japan Joint Symposium on Pharmacology 2012年10月31日-11月2日 Jeju, Korea.

[図書] (計0件)

[産業財産権]

- 出願状況 (計0件)
- 取得状況 (計0件)

[その他]

ホームページ等

<http://www.f.u-tokyo.ac.jp/~matsuki/yakusaku.htm>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

松木則夫 (MATSUKI NORIO)

東京大学・大学院薬学系研究科・教授

研究者番号：70126168