

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 5 月 25 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(S)

研究期間：2012～2016

課題番号：24220008

研究課題名(和文) 光遺伝学と磁気共鳴機能画像法の融合による大脳記憶機構の解明

研究課題名(英文) Elucidation of neural mechanisms of primate cognitive memory using an integrated approach of magnetic resonance imaging and optogenetic manipulation

研究代表者

宮下 保司 (MIYASHITA, Yasushi)

東京大学・大学院医学系研究科(医学部)・名誉教授

研究者番号：40114673

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 167,300,000円

研究成果の概要(和文)：認知記憶について、1)サル大脳の大域的情報処理機構を単一細胞活動レベルにまで遡って明らかにした。特に、領野間伝達により記憶信号を形成する過程が、従来の考えとは異なり、「前駆コード生成・増殖」により実現することを示し、新しい概念を創出した。2)こうして同定された神経回路の動作が行動に与えるインパクトを、当該領域の神経活動に対する侵襲的介入によって立証した。特に、メタ記憶に関してその大脳中枢が背外側前頭葉9野に存在することを示した。これらの成果により、メタ記憶のような意識の根幹に位置する事象の起源を、単一細胞レベルから行動レベルに至る首尾一貫した因果的なメカニズムとして理解することを可能にした。

研究成果の概要(英文)：I analyzed the neural mechanisms underlying cognitive memory from two view-points: 1) First, we investigated how the whole-brain neural network operates through the exchange of specific information that originates from local microcircuits and single neurons. Particularly, we compared microcircuit operations across areas in the monkey temporal cortex and found a novel principle for cortical computation on object processing, in which precursor codes for object features are constructed in a lower-order area before prevalence in a higher-order area. 2) Second, we investigated causal impacts of reversible silencing of the cortical sites that such a whole-brain network search has successfully identified. Particularly, we discovered a center of metamemory for temporally remote events in the prefrontal area 9. These studies provided an outstanding development in understanding of causal neural origin of high-level cognition such as metamemory.

研究分野：総合領域、脳神経科学、神経科学一般

キーワード：認知神経科学 磁気共鳴機能画像法(fMRI) 霊長類 大脳 光遺伝学

1. 研究開始当初の背景

記憶の神経科学研究は、過去 10 年間に飛躍的な進歩を遂げた。脳における長期記憶情報の物質的基盤たるシナプス可塑性を分子的言語で解明する作業も格段に進展した。脳全体の大域的活動を非侵襲的に計測する脳機能マッピング、特に機能的磁気共鳴画像法 (functional Magnetic Resonance Imaging, fMRI) も大きく進捗した。しかし、脳全体に散在する多数の情報処理ユニット間でどのような情報が交換されるか、また他方で、これら情報処理が行動に与える因果的なインパクトの評価は容易ではない。ヒトを被験者として経頭蓋磁気刺激法を fMRI と同時に適用する試みも進んでいるが、空間解像度が数ミリメートルであるとともに、非侵襲的方法としての限界も大きい。これらの壁を突破する方法として、マカクザルを用いて、fMRI 法の巨視的脳機能マッピングの知見を生かすと共に、様々な侵襲的な計測/操作法を導入することの必要性が広く認識されるようになってきた。

2. 研究の目的

上記の問いに答える為に、サルを用いた fMRI 法を高次認知機能課題において実現すると共に、時間的空間的精度の高いさまざまな侵襲的な計測/操作法を同一の実験に投入することの可能性を追求する。それによって、記憶生成・想起を協同的に支える大域的大脳ネットワークの動作様式ことに大脳側頭葉と前頭葉を結ぶネットワーク機能の因果的理解を目的とした。

3. 研究の方法

以下のアプローチを用いた。(1)サル大脳の大域的情報処理を単一ニューロン活動レベルまで遡って明らかにする。これの実現の為に、複数の多点微小電極を用いて、異なる大脳皮質領域にまたがる複数単一ニューロン活動の同時記録および異なる複数大脳皮質の局所神経回路の比較が必要である (図 1 参照)。(2)大脳局所神経回路のダイナミクス解析。このためには、まず線型多点微小電極およびテトロード、ヘプトードを用いた大脳皮質 6 層間にまたがる層間神経回路の解明が必要であり、更に各層内部におけるセル・アセンブリから成る微小神経回路の解明に進むことが必要である (図 2 参照)。(3)上記のようにして解析された神経回路が行動に与えるインパクトを調べる為には、侵襲的な介入方法が必要である。GABA-A 受容体のアゴニスト (muscimol) の局所微小注入によって当該領域の神経活動を可逆的に抑制する方法が広く使われている。この方法を用いてメタ記憶神経回路の因果的働きを調べることとした (図 3)。更にこれと相補的に、

fMRI で明らかになった大脳大域ネットワークから、この局所的機能抑制の効果を予測する方法を高速並列計算機による Support Vector Machine (SVM) パターン認識によって実現することにも成功した。

4. 研究成果

上記 (1) においては、ヒトを含む霊長類が脳による「世界の内部表現」を通じて世界を認識する際に構築される「内部表現 (神経表象)」を生成する新しい計算原理を発見した。従来は、ある脳領域における神経表象は、その領域において生成され、支配的な神経表象になると考えられてきた。本研究では、新しい仮説として、低次領域において神経表象の「前駆コード」が少数生成され、それが高次領域において「増殖」する、という「前駆コード生成→増殖仮説」を提起した。マカクザル下部側頭葉において複数のニューロンから同時に活動を記録し、図形間対連合の神経表象を生成する神経回路を明らかにすることにより、後者の仮説が正しいことを初めて実証した (Hirabayashi et al., *Science* 341, 191-195, 2013)。更に、記憶の想起を支える大脳ネットワークの動作原理を、領域間信号と皮質層間信号を同時に記録・解析する手法により明らかにした。従来はニューロンの活動を一つずつ計測する手法が一般的であっ

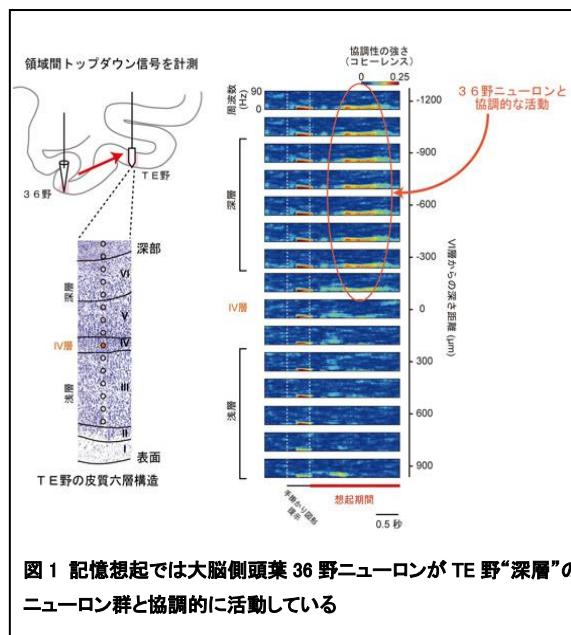


図 1 記憶想起では大脳側頭葉 36 野ニューロンが TE 野“深層”のニューロン群と協調的に活動している

たため、記憶を想起している際に側頭葉の複数の領域にまたがるニューロン群がどのような原理で共同作業するかは不明であったが、本研究では、複数の記録チャンネルを持つ電極を使用して側頭葉の皮質層間の信号を記録し、皮質層間にまたがる神経回路がトップダウン信号 (高次から低次の領域への信号) によって活性化されることが重要であることを解明した (Takeda et al., *Neuron* 86, 840-852, 2015)。

(2)においては、従来単一神経細胞の活動測定に用いられてきた微小電極記録法に加え、高磁場MRIと組織切片法を組み合わせた新しい手法を開発し、神経細胞の活動がどこから記録されているのかを大脳皮質の層構造が区別できる精度で同定し、記憶を想起している間の神経細胞の活動とその層構造における分布の関連を調べた。その結果、大脳内側頭葉 36 野において、記憶に関わる神経細胞が層構造に従って異なる機能を分担していることを明らかにした。即ち、第2層～4層の神経細胞は想起対象よりも手がかり図形の情報を保持する一方で、第5層・6層の神経細胞は想起対象の情報を処理していた。更に、想起対象の情報は第5層で6層よりも早く処理が始まっており、また、第5層に存在する神経細胞は手がかり図形と想起対象の情報を同程度に処理していたが、第6層では主に想起対象を処理しており、一部はお互いに同期して活動しながら、タイミングを合わせて他の脳領域に想起した情報を出力していることが明らかになった (Koyano et al., *Neuron* 92, 518-529, 2016)。更に、この記憶想起の起源となる神

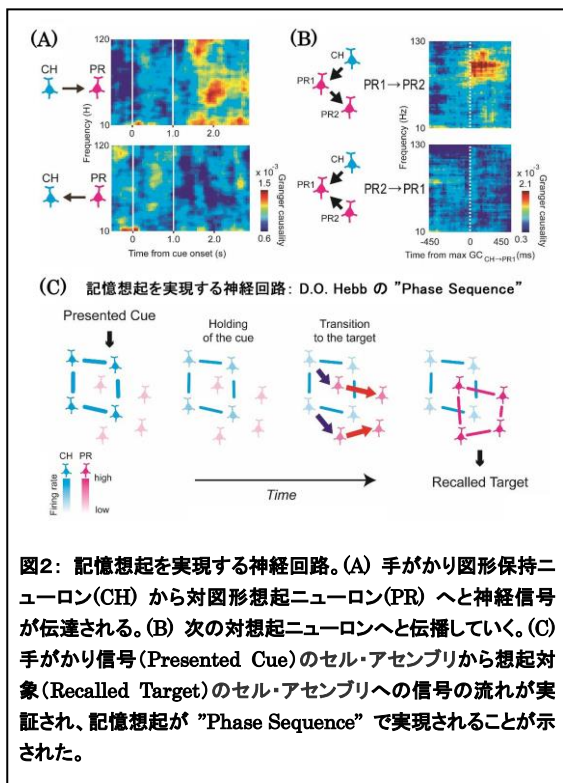


図2: 記憶想起を実現する神経回路。(A) 手がかり図形保持ニューロン(CH)から対図形想起ニューロン(PR)へと神経信号が伝達される。(B) 次の対想起ニューロンへと伝播していく。(C) 手がかり信号(Presented Cue)のセル・アセンブリから想起対象(Recalled Target)のセル・アセンブリへの信号の流れが実証され、記憶想起が“Phase Sequence”で実現されることが示された。

経回路の解明に成功した。手がかり図形から連想によって記憶対象図形を想起する課題(対連合記憶課題)をサルに課し、大脳側頭葉神経細胞群の活動を記録した。手がかり図形情報を保持する「手がかり図形保持ニューロン」と、記憶対象図形(対図形)の想起時に活動する「対図形想起ニューロン」を同定してそれらニューロン間の信号伝達を調べた。その結果、対図形想起ニューロンにおいて記憶想起信号が生成されるのに先立って、手がかり図形保持ニューロンから対図形想

起ニューロンへと神経信号が伝達されることがわかった(図2A)。更に、その信号伝達が引き金となって、次の対想起ニューロンへと信号が伝播していくことが明らかになった(図2B)。これは、手がかり図形保持ニューロンからの信号伝達によって対図形想起ニューロンで生成された記憶想起信号が、さらに増幅されていく過程を示している。こうして、記憶想起信号が側頭葉内のセル・アセンブリ(“cell assembly”)間の相互作用によって生み出され、大脳各層にわたる神経回路に伝達されていく様子が明らかになった。この結果は、かつてDonald Hebbが提唱したフェイズ・シーケンス(“Phase sequence”)が脳情報処理の基礎であるとの仮説に直接的証拠を与えるものである(図2C) (Hirabayashi et al., *Neuron* 77, 192-203, 2013)。

(3)においては、記憶の記録・想起プロセス自体だけではなく、そうしたプロセスを内省的にモニタする認知システムの解明をめざした。この『記憶プロセスを内省的にモニタする認知システム』は、記録・想起自体を実現する実行機能である「狭義の記憶システム」に対比して、「メタ記憶システム」と呼ばれている。この「メタ記憶システム」に関して、再認の成功・不成功に関する自己の確信度を判断する課題(メタ記憶課題)をマカクサルに訓練し、fMRI計測によって2つの「メタ記憶」関連領域(前頭葉9野, 6野)を同定した(図3)。その神経活動と行動の間の直接的な因果関係を調べ

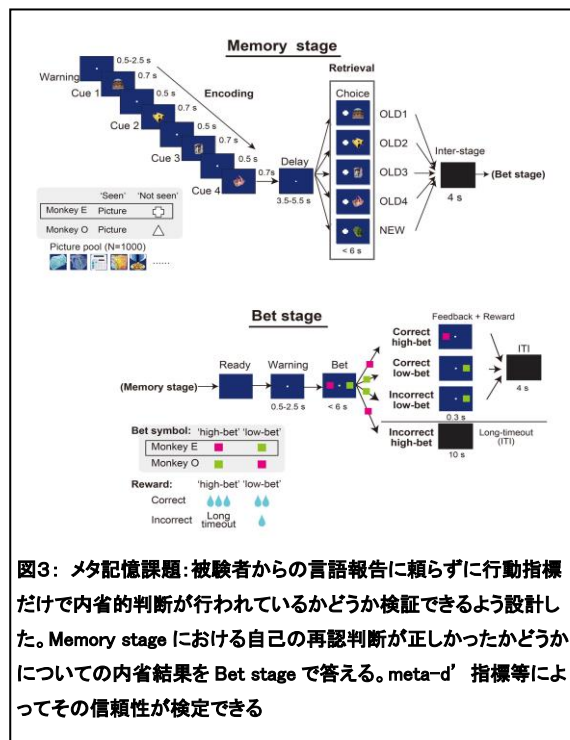


図3: メタ記憶課題: 被験者からの言語報告に頼らずに行動指標だけで内省的判断が行われているかどうか検証できるよう設計した。Memory stageにおける自己の再認判断が正しかったかどうかについての内省結果をBet stageで答える。meta-d'指標等によってその信頼性が検定できる

るための介入実験として、ムシモール(GABA受容体アゴニスト)を用い、fMRI実験によって同定されたそれぞれの領域に対して別々に薬理的介入を行うと、それぞれの介入に

よる行動指標への影響に乖離が見られることを発見した。即ち、9野に対する介入は遠隔記憶のメタ判断を特異的に阻害し、6野に対する介入は近時記憶のメタ判断を特異的に阻害することが明らかになった (Miyamoto et al., *Science* 355, 188-193, 2017)。

更に、時間順序識別記憶課題を用いて、fMRI法によって出来事の時間順序の記憶の想起に関わる脳活動を計測した。時間順序識別記憶課題では、図形を順番に呈示したあと、図形リストに含まれていた2つの図形を同時に呈示し、どちらがあとに出てきたかを思い出し選択させる。このときのfMRI計測によって前頭前野の複数の部位を含む、課題遂行時に活動する領域が同定された。そして、各領域間の相互作用(機能的結合性)をPPI法により解析すると、これらの領域はそれぞれ協調し合いながらネットワークを形成して活動していることが判明した。さらに、課題遂行時のネットワークの活動変化に着目し、Support Vector Machine (SVM)によるパターン認識を利用して、これらの脳領域が損傷を受けてネットワークから取り除かれた際の影響を定量的に予測するアルゴリズムを開発した。このアルゴリズムを用いると、課題遂行時に活動する部位のうち、過去の損傷実験によって報告されている損傷を受けて障害を示す部位とそうでない部位の違いを説明することができ、また、損傷時に障害を示す部位は、記憶想起時に活動するネットワークの中でほかの部位と多く結びついており、「Functional Network Hub (機能的ハブ)」として脳の情報処理における中心的な役割を果たしていることもネットワーク分析の観点から明らかになった (Osada et al., *PLoS Biol.* 13, e1002177, 2015)。この研究によって、前頭前野の各部位における損傷時での記憶障害の出方の違いについて予測し、過去に報告されている症例を説明することができると共に、損傷時に記憶障害を示す部位は、課題遂行時に働く大脳ネットワークにおける中心的な役割を果たしている機能的ハブであることも示された。この研究で開発された手法を用いることにより、脳損傷や脳外科手術における後遺症の程度を事前に予想できる可能性が拓かれた。そして、この予測情報を利用することで、記憶想起に影響を受ける部位を手術において避ける指針を立案したり、リハビリの方針を最適化するのに役立てられることが期待できる。これは、今後の医療の革新に大きく寄与する成果であると評価している。

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 24 件)

すべて査読有り

1. Miyamoto K, Osada T, Setsuie R, Takeda M, Tamura K, Adachi Y, Miyashita Y (2017) Causal neural network of metamemory for retrospection in primates. *Science* 355, 188-193. (DOI: 10.1126/science.aal0162)
2. Koyano KW, Takeda M, Matsui T, Hirabayashi T, Ohashi Y, Miyashita Y (2016) Laminar module cascade from layer 5 to 6 implementing cue-to-target conversion for object memory retrieval in the primate temporal cortex. *Neuron* 92, 518-529. DOI:10.1016/j.neuron.2016.09.024)
3. Takeda M, Koyano WK, Hirabayashi T, Adachi Y, Miyashita Y (2015) Top-down regulation of laminar circuit via inter-area signal for successful object memory recall in monkey temporal cortex. *Neuron* 86: 840-852. (DOI:org/10.1016/j.neuron.2015.03.047)
4. Osada T, Adachi Y, Miyamoto K, Jimura K, Setsuie R, Miyashita Y (2015) Dynamically allocated hub in task-evoked network predicts the vulnerable prefrontal locus for contextual memory retrieval in macaques. *PLoS Biol.* 13:6, e1002177. (DOI:10.1371/journal.pbio.1002177)
5. Matsuyama M, Ohashi Y, Tsubota T, Yaguchi M, Kato S, Kobayashi K, Miyashita Y (2015) Avian sarcoma leukosis virus receptor-envelope system for simultaneous dissection of multiple neural circuits in mammalian brain. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 112, 2947-2956. (DOI:10.1073/pnas.1423963112)
6. Watanabe T, Hanajima R, Shirota Y, Tsutsumi R, Shimizu T, Hayashi T, Terao Y, Ugawa Y, Katsura M, Kunimatsu A, Ohtomo K, Hirose S, Miyashita Y, Konishi S. (2015) Effects of rTMS of pre-supplementary motor area on fronto-basal-ganglia network activity during stop-signal task. *J. Neurosci.* 35, 4813-4823. (DOI:10.1523/JNEUROSCI.3761-14.2015)
7. Tsubota T, Okubo SR, Ohashi Y, Tamura K, Ogata K, Yaguchi M, Matsuyama M, Inokuchi K, Miyashita Y (2015) Cofilin1 controls transcolumar plasticity in dendritic spines in adult barrel cortex. *PLoS Biol* 13: 2, e1002070. (DOI:10.1371/journal.pbio.1002070)
8. Hirabayashi T, Tamura K, Takeuchi D, Takeda M, Koyano WK, Miyashita Y (2014) Distinct Neuronal Interactions in Anterior Inferotemporal Areas of Macaque Monkeys during Retrieval of Object Association Memory. *J Neurosci* 34: 9377-9388. (DOI:10.1523/JNEUROSCI.0600-14.2014)
9. Watanabe T, Takezawa M, Nakawake Y, Kunimatsu A, Yamasue H, Nakamura M, Miyashita Y, Masuda N (2014) Two distinct neural mechanisms underlying indirect reciprocity. *Proc Natl Acad Sci USA* 111: 3990-3995. (DOI:10.1073/pnas.1318570111)
10. Miyamoto K, Adachi Y, Osada T, Watanabe T, Kimura HM, Setsuie R, Miyashita Y (2014) Dissociable memory traces within the macaque medial temporal lobe predict subsequent

- recognition performance. *J Neurosci* 34: 1988-1997. (DOI:10.1523/JNEUROSCI.4048-13.2014)
11. Watanabe T, Kan S, Koike T, Misaki M, Konishi S, Miyauchi S, Miyashita Y, Masuda N (2014) Network-dependent modulation of brain activity during sleep. *NeuroImage* 98: 1-10. (DOI:10.1016/j.neuroimage.2014.04.079)
 12. Yaguchi M, Ohashi Y, Tsubota T, Sato A, Koyano WK, Wang N, Miyashita Y (2013) Characterization of the Properties of Seven Promoters in the Motor Cortex of Rats and Monkeys after Lentiviral Vector-Mediated Gene Transfer. *Hum Gene Ther Methods* 24: 333-344. (DOI:10.1089/hgtb.2012.238)
 13. Hirabayashi T, Takeuchi D, Tamura K, Miyashita Y. (2013) Microcircuits for hierarchical elaboration of object coding across primate temporal areas. *Science* 341: 191-195. (DOI:10.1126/science.1236927)
 14. Miyamoto K, Osada T, Adachi Y, Matsui T, Kimura HM, Miyashita Y (2013) Functional differentiation of memory retrieval network in macaque posterior parietal cortex. *Neuron* 77: 787-799. (DOI: 10.1016/j.neuron.2012.12.019)
 15. Watanabe T, Hirose S, Wada H, Imai Y, Machida T, Shirouzu I, Konishi S, Miyashita Y, Masuda N (2013) A pairwise maximum entropy model accurately describes resting-state human brain networks. *Nat Commun* 4: 1370. (DOI: 10.1038/ncomms2388)
 16. Hirabayashi T, Takeuchi D and Tamura K, Miyashita Y (2013) Functional micro-circuit recruited during retrieval of object association memory in monkey perirhinal cortex. *Neuron* 77: 192-203. (DOI: 10.1016/j.neuron.2012.10.031)
 17. Hirose S, Watanabe T, Wada H, Imai Y., Machida T, Shirouzu I, Miyashita Y, Konishi S. (2013) Functional Relevance of Micro-Modules in Human Association Cortex Delineated with High-Resolution fMRI. *Cereb Cortex* 23: 2863-2871. (DOI: 10.1093/cercor/bhs268.)
 18. Iwai L, Ohashi Y, van der List D, Usrey WM, Miyashita Y, Kawasaki H (2013) FoxP2 is a parvocellular-specific transcription factor in the visual thalamus of monkeys and ferrets. *Cereb Cortex* 23: 2204-2212. (DOI: 10.1093/cercor/bhs207.)
 19. Tamura K, Ohashi Y, Tsubota T, Takeuchi D, Hirabayashi T, Yaguchi M, Matsuyama M, Sekine T, Miyashita Y (2012) A glass-coated tungsten microelectrode enclosing optical fibers for optogenetic exploration in primate deep brain structures. *J Neurosci Methods* 211: 49-57. (DOI: 10.1016/j.jneumeth.2012.08.004)
 20. Miyamoto K, Hirabayashi T, Miyashita Y (2012) To bet, or not to bet: that is the question of SEF spikes. *Neuron* 75: 358 - 360. (DOI: 10.1016/j.neuron.2012.07.012)
 21. Hirose S, Chikazoe J, Watanabe T, Jimura K, Kunimatsu A, Abe O, Ohtomo K, Miyashita Y, Konishi S (2012) Efficiency of Go/No-Go Task Performance Implemented in the Left Hemisphere. *J Neurosci* 32: 059-9065. (DOI:10.1523/JNEUROSCI.0540-12.2012)
 22. Kamigaki T, Fukushima T, Tamura K, Miyashita Y (2012) Neurodynamics of Cognitive Set Shifting in Monkey Frontal Cortex and Its Causal Impact on Behavioral Flexibility. *J Cogn Neurosci* 24: 71-2185. (DOI:10.1162/jocn_a_00277)
 23. Watanabe T, Kimura HM, Hirose S, Wada H., Imai Y, Machida T, Shirouzu I, Miyashita Y, Konishi K (2012) Functional Dissociation between Anterior and Posterior Temporal Cortical Regions during Retrieval of Remote Memory. *J Neurosci* 32: 9659-9670. (DOI:10.1523/JNEUROSCI.5553-11.2012)
 24. Adachi Y, Osada T, Sporns O, Watanabe T, Matsui T, Miyamoto K, Miyashita Y (2012) Functional Connectivity between Anatomically Unconnected Areas Is Shaped by Collective Network-level Effects in the Macaque Cortex. *Cereb. Cortex* 22: 1586-1592. (DOI:10.1093/cercor/bhr234)
- [学会発表] (計 28 件)
- ()内は、研究代表者掲載順番/発表者員数)
1. Osada T, Adachi Y, et al. (7/7) Hierarchical prefrontal network arising from frontal pole area 10 during contextual memory retrieval in macaques. The 39th Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society, Yokohama, 2016/7/20-22.
 2. Setsue R, Tamura K, et al. (5/5) Efficient ArchT-mediated optogenetic inhibition by red-shifted off-peak 594-nm light in vivo. The Society for Neuroscience 46rd Annual Meeting, San Diego, USA, 2016/11/12-16.
 3. Takeda M, Koyano KW, et al. (6/6) Inter-area signal targeting translaminar processing during successful memory retrieval in macaque temporal cortex. The Society for Neuroscience 45rd Annual Meeting, Chicago, USA, 2015/10/17-21.
 4. Osada T, Adachi Y, et al. (7/7) Hub-centric prefrontal network predicts lesion-effective site for contextual memory in macaques. The Society for Neuroscience 44rd Annual Meeting, Chicago, USA, 2015/10/17-21.
 5. Jimura K, Hirose S, et al. (10/11) Fronto-temporal mechanisms involved in rapid formation of pair-association memory. The Society for Neuroscience 44rd Annual Meeting, Washington, USA, 2014/11/15-19.
 6. Hirabayashi T, Tamura K, et al. (6/6) Microcircuits for hierarchical coding of object-object association across inferotemporal areas of macaques. The Society for Neuroscience 44rd Annual Meeting, Washington, USA, 2014/11/15-19.

7. Miyamoto K, Adachi Y, et al. (8/8) Dissociable memory formation processes within the macaque medial temporal lobe. The Society for Neuroscience 44rd Annual Meeting, Washington, USA, 2014/11/15-19.
8. Matsuyama M, Ohashi Y, et al. (8/8) Dissecting multiple neuronal pathways in mammalian brain using Avian sarcoma and leukosis virus envelope-receptor pairs. The Society for Neuroscience 44rd Annual Meeting, Washington, USA, 2014/11/15-19.
9. Koyano WK, Takeda M, et al. (8/8) Distribution of neurons responsible for visual stimulus-stimulus association memory in the macaque perirhinal cortex area 36. The Society for Neuroscience 44rd Annual Meeting, Washington, USA, 2014/11/15-19
10. Matsuyama M, Ohashi Y, et al. (8/8) Three orthogonal Gate-Tag vectors for pathway-specific gene transfer in the mammalian brain. The 37th Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society, Yokohama, 2014/9/11-13.
11. Miyamoto K, Adachi Y, et al. (8/8) Dissociable activity patterns in the macaque medial temporal lobe during memory encoding predict subsequent recognition performance. The 37th Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society, Yokohama, 2014/9/11-13.
12. Hirose S, Jimura K, et al. (6/7) Short-term changes in behavioral efficiency and brain activity associated with response inhibition. The 91st Annual Meeting of the Physiology Society of Japan, Kagoshima, 2014.3.16-18.
13. Tsubota T, Ohashi Y, et al. (7/7) Lentivirus-mediated RNAi for local knockdown of NMDAR1 in adult rat barrel cortex. The 36th Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society, Kyoto, 2013/6/20-23.
14. Miyamoto K, Osada T, et al. (8/8) Modular structures within macaque memory retrieval network implement functional differentiation during serial probe recognition task. The 36th Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society, Kyoto, 2013/6/20-23.
15. Hirose S, Kimura HM, et al. (6/6) Inter-regional task-related functional correlation in temporo-parietal networks: A functional MRI study of recency judgments. The 36th Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society, Kyoto, 2013/6/20-23.
16. Takeda M, Koyano WK, Miyashita Y Across-areal analysis of mnemonic backward signal flow between area 36 and TE of macaques. 36th Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society, Kyoto, 2013/6/20-23.
17. Yaguchi M, Ohashi Y, et al. (9/9) Comparison of seven promoters in the rat and monkey cerebral cortices using lentiviral vectors. The 36th Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society, Kyoto, 2013/6/20-23.
18. Hirose S, Watanabe T, et al. (7/8) Human association cortex is composed of functionally relevant micro-modules: a high-resolution fMRI study using resting-state functional connectivity. The 90th Annual Meeting of the Physiological Society of Japan, Tokyo, 2013/3/27-29.
19. Koyano WK, Takeda M, et al. (8/8) MRI-assisted single-unit recording revealed precise neuronal map in the perirhinal cortices of macaque monkeys performing a visual-association task. The Society for Neuroscience 43rd Annual Meeting, San Diego, USA, 2013/11/9-13.
20. Miyamoto K, Osada T, et al. (8/8) Neural correlates of primacy and recency effects in macaque memory retrieval network. The Society for Neuroscience 43rd Annual Meeting, San Diego, USA, 2013/11/9-13
21. Takeda M, Koyano WK, et al. (6/6) Across-areal signal flow between area 36 and TE of macaques performing the pair-association task. The Society for Neuroscience 43rd Annual Meeting, San Diego, USA, 2013/11/9-13.
22. Yaguchi M, Ohashi Y, et al. (9/9) EGFP expressions in the cerebral cortex of rats and monkeys under control of various promoters after lentiviral transduction. The Society for Neuroscience 43rd Annual Meeting, San Diego, USA, 2013/11/9-13.
23. Tsubota T, Ohashi Y et al. (7/7) Cerebellar regulation of blood pressure during postural alterations revealed by Purkinje cell-specific optogenetic inhibition. The 42nd annual meeting of the Society for Neuroscience, New Orleans, USA, 2012/10/13-17.
24. Tamura K, Ohashi Y et al. (9/9) Applying optogenetics to macaque deep brain structures: Development of a glass-coated tungsten optrode enclosing optical fibers. The 42nd annual meeting of the Society for Neuroscience, New Orleans, USA 2012/10/13-17.

[その他]

ホームページ

<http://www.physiol.m.u-tokyo.ac.jp/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

宮下 保司 (YASUSHI, Miyashita)

東京大学・大学院医学系研究科・名誉教授

研究者番号：40114673