

令和 2 年 5 月 15 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2017～2019

課題番号：17H03539

研究課題名（和文）霊長類における皮質線条体経路の動的制御機構

研究課題名（英文）Dynamic regulation of cortico-striatal transmission in non-human primates

研究代表者

田中 真樹（TANAKA, MASAKI）

北海道大学・医学研究院・教授

研究者番号：90301887

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 13,200,000円

研究成果の概要（和文）：大脳基底核ループの機能は状況に合わせて行動を選択することに加え、その大きさや速度を調節することにあると考えられる。一定の時間長を計測する際に、線条体でみられる準備活動の時間経過が小脳核で記録されるそれと異なることを見出し、前者は測定しようとする時間長に応じた信号、後者は試行ごとに生じる潜時のばらつきと相関する信号をもっていることが明らかとなった。また、線条体から記録される神経律動の低周波数成分と視覚誘発応答の振幅が、測定しようとする時間長に応じて動的に変化することを見出した。一方、大脳皮質の電気刺激に対する線条体の誘発応答は小さく、今後、光刺激などを用いた方法を検討する必要がある。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究により、計時における線条体と小脳の違いが明らかとなるとともに、線条体における状況依存的な情報生成メカニズムの一端が示された。パーキンソン病では運動の開始が困難になるだけでなく、状況に応じて行動選択をし、運動の速度や大きさを調節し、また、時間を計ることが難しくなる。同疾患では大脳基底核ループにおける低周波数律動が著明に亢進していることが知られており、本研究で示唆された低周波数律動のフレキシブルな変化によって大脳-線条体経路の機能結合が動的に調整される機構が障害されている可能性がある。このように、本研究は大脳基底核の情報処理を明らかにし、疾患時の病態生理の理解を進めることに寄与する。

研究成果の概要（英文）：The basal ganglia are essential for adjusting the size and speed of movements along with selecting actions for given situations. During preparation of self-timed eye movements, we found that the time course of neuronal activity in the striatum differed from that in the cerebellar nucleus; the former was scaled by the length of time to be measured, while the latter correlated with trial-by-trial latency variation. We also found that the low-frequency components of local field potentials and visual evoked responses recorded from the striatum dynamically changed according to the length of time to be measured. On the other hand, the striatal evoked response to electrical stimulation of the cortex was too small to investigate the effects of behavioral conditions, so future studies should consider the use of optogenetic manipulation.

研究分野：システム神経生理学

キーワード：線条体 大脳基底核 LFP 機能結合 ベータ波 眼球運動 霊長類

1. 研究開始当初の背景

状況に合わせて行動を選択・抑制することに大脳-大脳基底核ループが重要な役割を果たしている。判断が難しい場面に遭遇すると、ハイパー直接路を介した素早い反応抑制によってひとまず時間をかせぎ、直接路と間接路の信号のバランスによって適切な行動の選択が行われる。この行動選択には皮質線条体経路の可塑的な変化が関与すると考えられており、実際、連合学習に伴うシナプス効率の変化や大脳-線条体間の LFP (local field potential) 相関の変化などが示されている (Koraleck et al., 2013; Xiong et al., 2015; Zhang et al., 2016)。また、状況に応じて線条体ニューロンが活動を素早く変化させることが報告されており、これにドパミンが関与することも示唆されている (Lauwereyns et al., 2002; Nakamura & Hikosaka, 2006)。

本研究者はこれまで、大脳皮質-皮質下ネットワークによる高次脳機能の神経機構をサルの眼球運動を指標にして調べてきた。その中で、事前に決められた時間長を計測して報告する「時間生成課題」を行っている際の神経活動を前頭葉皮質、運動性視床、小脳核、線条体で比較解析してきた(図1右、赤字は本研究課題に関連した成果)。この行動課題では、手がかり刺激から一定の時間の後

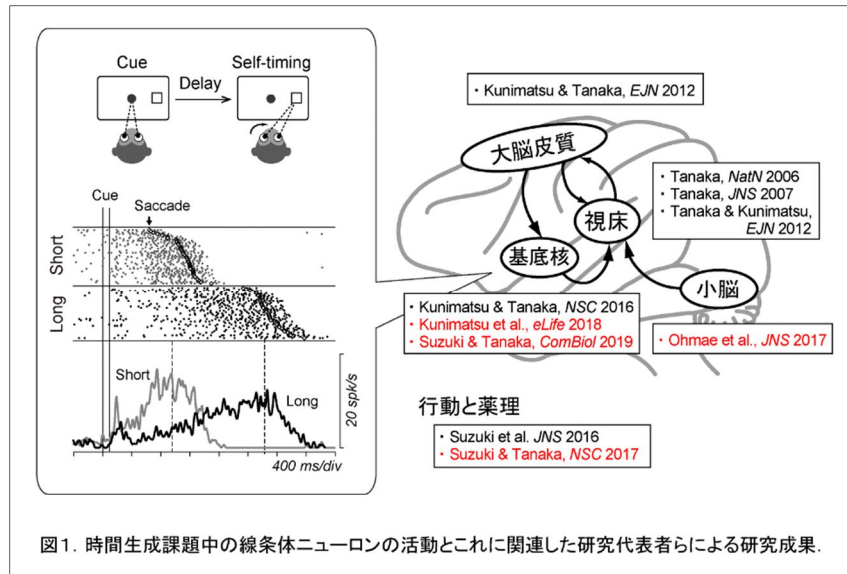


図1. 時間生成課題中の線条体ニューロンの活動とこれに関連した研究代表者らによる研究成果。

に自発的にサッカド眼球運動を行わせる。固視点の色によって報告する時間長を変えるようにサルを訓練したところ、線条体ニューロンの運動準備活動の時間経過が変化することを見出している(図1左)。運動開始に向かって漸増する神経活動は神経回路による時間積分によって作り出すことができると考えられ、そのゲインを状況によって調節する機構を仮定すれば、こうした神経活動の変化を説明することができる。本研究ではこれを検証し、そのメカニズムを探る。予備的に行った線条体の LFP 解析では、皮質線条体経路の機能結合の指標と考えられる低帯域の成分が課題ルールによって変化しており、これが線条体シナプスの可塑的な変化に関与している可能性が考えられる。

2. 研究の目的

時間生成課題を訓練したサルを用いて、ルール依存的な線条体のニューロン活動と LFP 成分を明らかにする。また、前頭葉皮質の電気刺激による線条体の誘発反応の課題依存性を調べる。前述のように、ルール依存的な線条体の活動変化の予備的なデータが得られているので、個体数を増やしてこれを確実なものにすることをまず第1の目標とする。提示されたルールによって変化する運動準備活動の時間経過を詳細に解析するとともに、行動(生成時間)と相関する線条体 LFP の周波数帯域と時空間特性を明らかにする。とくに、Parkinson 病で著名に増加することが知られている低帯域の成分に注目して解析を行う。第2段階として、LFP 記録用の多点電極を線条体に埋設し、補足視野とその近傍の単発刺激による促通効果を課題中の様々なタイミングで調べる。本研究では申請者らが考案した行動課題を用いて独自に見出してきた神経活動や行動を指標にするため、研究を進める上で大きな優位性がある。

3. 研究の方法

実験にはニホンザルを用いた。実験動物は文科省ナショナルバイオリソース計画(NBRP)から入手した。サルは自発的にチェアに座るように訓練した後、全身麻酔下で眼球運動測定用のサーチコイルと頭部固定用の器具を埋め込んだ。行動課題の訓練後、記録用チャンバーをとりつけ、MRI で位置を確認した。実験は現有のソフトウェアで制御し、得られたデータは Matlab を用いて実験後に解析した。

【行動課題】眼球運動を指標にした時間生成課題は十数年前に申請者が独自に開発したものであり、手がかり刺激から一定の時間が経過した後、自発的に記憶誘導性サッカドを行わせた(Tanaka, 2006)。本研究では、課題ルールによる神経活動や機能結合の変化を調べるため、固視点の色または形に応じて複数の時間長を報告できるようにサルを訓練した。

【神経活動解析】線条体（尾状核）に金属電極を刺入し、時間生成課題の際に神経活動の記録を行った。まずは単電極でニューロン活動とともにLFPの記録を行った。また、多点電極を用いて線条体に限局したLFP成分を分離した上で課題に関連した変化を調べた。また、アレイ電極を線条体に留置し、補足視野とその周囲の電気刺激に対する応答を調べた。申請者は、補足視野への電気刺激によってサルの報告する時間長が変化することを先に報告している（Kunimatsu & Tanaka, 2012）。本研究では、時間生成課題中の様々なタイミングで行動に影響を及ぼさない強度の単発刺激を与え、線条体のLFPを加算平均して得られる誘発成分を指標として、皮質線条体路の機能結合のダイナミクスを調べる。

研究室全体でサルの慢性実験の設備を複数所有しており、神経活動記録や電気刺激装置、行動解析システムについては、すべて現有のものを利用することができた。本研究は、本研究者および数名の連携研究者で進めた。また、現在他のプロジェクトに従事している技術補助員を引き続き雇用し、実験動物の管理や行動課題のトレーニング、試薬の調整などを手伝っていただいた。全期間を通じて、当研究室で実験に参加している学部生らの協力もえられた。研究を進める過程で学会や研究会で研究成果を報告し、他の研究者の意見を参考にしながら研究を進めた。

4. 研究成果

固視点の色に応じて、手がかり刺激から400、1000、2200ミリ秒のいずれかの待ち時間の後に眼球運動を行うようにサルを訓練した（図1左）。このとき、基底核線条体（尾状核）からニューロン活動を記録すると、手がかり刺激の直後から活動が始まり、その上昇率が待ち時間の長さによって変化していた。これに対し、小脳歯状核からも神経活動を記録すると、待ち時間に関わらず運動の400~600ミリ秒前に神経活動が開始していた。一方、各条件で運動の潜時によってデータを分けて準備活動の時間経過を調べると、試行間のばらつきによる影響は先に小脳核で始まり、線条体では運動の直前になってその影響が観察された。このように、自発運動の発現にはそのタイミングに関わらず基底核と小脳の両者が関与するが、前者は測定しようとする時間長に応じた信号、後者は試行ごとに生じる潜時のばらつきと相関する信号をもっていることが明らかとなった。大脳基底核は計時に関与し、小脳は運動タイミングを数百ミリ秒のオーダーで微調節することに関与している可能性が考えられる（Ohmae et al., 2017; Kunimatsu et al., 2018）。

また、時間生成課題を行っている最中に尾状核頭部から記録したLFPを詳しく解析した。手がかり刺激に対する視覚応答（visual evoked potentials）を調べたところ、短い時間を計るときほど振幅が大きくなっていった。これは手がかり刺激の出現前、すなわち計時を開始する以前からネットワークレベルでの準備状態の変化が起こっている可能性を示唆している。さらに、LFPの周波数解析をおこなったところ、計時中の低周波数成分（5-25Hz）の振幅は時間とともに変化したが高周波数成分（30-40Hz）に変化はみられなかった（図2A）。また、手がかり刺激直前のパワースペクトルを調べたところ、報告しなければならぬ時間が長いほど低周波数帯域（6-20Hz）の活動が大きくなっていった（図2A,B）。各時間長条件で潜時によってデータをふたつに分けて手がかり刺激前のLFPの低周波成分を比較すると、試行ごとの潜時のばらつきによる違いを認めなかった（図2C）。これらの結果により、計時に先立って大脳皮質-線条体経路の情報伝達に変化が生じている可能性が示唆された。大脳皮質-大脳基底核-視床ループ内の神経活動が時間長依存的に調節されることが、適切なタイミングで行動するうえで重要なかもしれない（Suzuki & Tanaka, 2019）。

さらに、多チャンネルのサンプリングができるシステムを用いて大脳皮質の電気刺激による線条体での応答を調べたが、電気刺激による誘発応答が小さく、課題依存性を調べることを断念した。今後は光刺激などを用いた方法を検討する必要があると考えている。一方、大脳-大脳基底核ループで重要な役割を果たしていると考えられる運動性視床の神経活動についてもいくつか検討を行った。補足視野に八口ロドプシンを発現するベクターを注入し、オプトロードを用いて視床ニューロンを記録している最中に光刺激によって皮質視床路の抑制を行って神経活動への影響などを調べた。一部のニューロンでは一定の運動方向や課題中のタイミングに選択的に活動が変化した。多くのニューロンでは課題非特異的に神経活動が上昇あるいは低下した。このことから、皮質視床路入力に視床の神経活動を課題特異的に変化させることが明らかにな

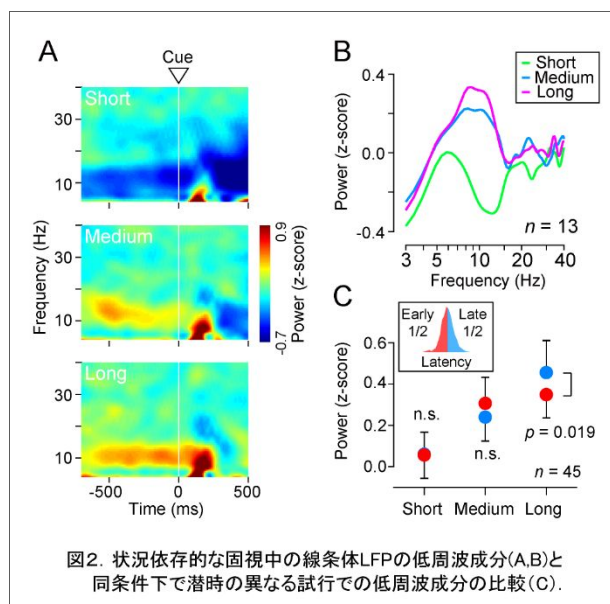


図2. 状況依存的な固視中の線条体LFPの低周波成分(A,B)と同条件下で潜時の異なる試行での低周波成分の比較(C).

ったが、同時に非特異的な活動変化は光刺激による局所温度の上昇によって引き起こされる可能性が示唆された。現在、これらの研究成果を論文にまとめている。

これらの研究により、計時における線条体と小脳の違いが明らかとなるとともに、線条体における状況依存的な情報生成のメカニズムの一端が示された。Parkinson 病では行動の開始が困難になるだけでなく、状況に応じて行動選択をしたり、運動の速度や大きさを調節したり、また、経過時間を測定したりすることが難しくなる。本疾患では大脳-大脳基底核ループにおける低周波数律動の亢進が知られており、本研究で示唆された低周波数律動のフレキシブルな変化によって大脳-線条体経路の機能結合が動的に調整される機構が障害されているのかもしれない。本研究成果の一部は原著論文として発表するとともに、関連したこれまでの成果と併せて英文総説論文にまとめられている (Tanaka et al., 2020)。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計15件（うち査読付論文 9件 / うち国際共著 2件 / うちオープンアクセス 6件）

| | |
|--|------------------------|
| 1. 著者名 Tanaka, M., Kunimatsu, J., Suzuki, TW., Kameda, M., Ohmae, S., Uematsu, A., Takeya, R. | 4. 巻 in press |
| 2. 論文標題 Roles of the cerebellum in motor preparation and prediction of timing | 5. 発行年 2020年 |
| 3. 雑誌名 Neuroscience | 6. 最初と最後の頁 in press |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi: 10.1016/j.neuroscience.2020.04.039 | 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 Itoh, TD., Takeya, R., Tanaka, M. | 4. 巻 10 |
| 2. 論文標題 Spatial and temporal adaptation of predictive saccades based on motion inference | 5. 発行年 2020年 |
| 3. 雑誌名 Scientific Reports | 6. 最初と最後の頁 5280 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-020-62211-8 | 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 亀田将史、田中真樹 | 4. 巻 95 |
| 2. 論文標題 BAY: 周期的なタイミング予測における大脳基底核の機能 | 5. 発行年 2020年 |
| 3. 雑誌名 北海道医学雑誌 | 6. 最初と最後の頁 印刷中 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし | 査読の有無 無 |
| 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 Kameda, M., Ohmae, S., Tanaka, M. | 4. 巻 8 |
| 2. 論文標題 Entrained neuronal activity to periodic visual stimuli in the primate striatum compared with the cerebellum | 5. 発行年 2019年 |
| 3. 雑誌名 eLife | 6. 最初と最後の頁 e48702 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7554/eLife.48702 | 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 Suzuki, TW., Tanaka, M. | 4. 巻 2 |
| 2. 論文標題 Neural oscillations in the primate caudate nucleus correlate with different preparatory states for temporal production | 5. 発行年 2019年 |
| 3. 雑誌名 Communications Biology | 6. 最初と最後の頁 102 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s42003-019-0345-2 | 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 鈴木智貴、田中真樹 | 4. 巻 94 |
| 2. 論文標題 BAY:計時中にみられた尾状核の律動性活動 | 5. 発行年 2019年 |
| 3. 雑誌名 北海道医学雑誌 | 6. 最初と最後の頁 33 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし | 査読の有無 無 |
| 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 Kunimatsu, J., Suzuki, TW., Ohmae, S., Tanaka, M. | 4. 巻 7 |
| 2. 論文標題 Different contributions of preparatory activity in the basal ganglia and cerebellum for self-timing | 5. 発行年 2018年 |
| 3. 雑誌名 eLife | 6. 最初と最後の頁 e35676 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7554/eLife.35676 | 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 Takeya, R., Patel AD., Tanaka, M. | 4. 巻 9 |
| 2. 論文標題 Temporal generalization of synchronized saccades beyond the trained range in monkeys | 5. 発行年 2018年 |
| 3. 雑誌名 Frontiers in Psychology | 6. 最初と最後の頁 2172 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpsyg.2018.02172 | 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 該当する |

| | |
|---|------------------|
| 1. 著者名 國松 淳、田中真樹 | 4. 巻 93 |
| 2. 論文標題 BAY:自発的運動タイミングへの大脳基底核と小脳の異なる関与 | 5. 発行年 2018年 |
| 3. 雑誌名 北海道医学雑誌 | 6. 最初と最後の頁 94 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし | 査読の有無 無 |
| 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 Suzuki, TW., Tanaka, M. | 4. 巻 366 |
| 2. 論文標題 Causal role of noradrenaline in the timing of internally generated saccades in monkeys | 5. 発行年 2017年 |
| 3. 雑誌名 Neuroscience | 6. 最初と最後の頁 15-22 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.neuroscience.2017.10.003 | 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 Takeya, R., Kameda, M., Patel AD., Tanaka, M. | 4. 巻 7 |
| 2. 論文標題 Predictive and tempo-flexible synchronization to a visual metronome in monkeys | 5. 発行年 2017年 |
| 3. 雑誌名 Scientific Reports | 6. 最初と最後の頁 6127 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-017-06417-3 | 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 該当する |

| | |
|--|-------------------------|
| 1. 著者名 Ohmae, S., Kunimatsu, J., Tanaka, M. | 4. 巻 37 |
| 2. 論文標題 Cerebellar roles in self-timing for sub- and supra-second intervals | 5. 発行年 2017年 |
| 3. 雑誌名 Journal of Neuroscience | 6. 最初と最後の頁 3511-3522 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1523/JNEUROSCI.2221-16 | 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 竹谷隆司、田中真樹 | 4. 巻 35 |
| 2. 論文標題 注意の脳内ネットワーク | 5. 発行年 2017年 |
| 3. 雑誌名 Clinical Neuroscience | 6. 最初と最後の頁 938-940 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし | 査読の有無 無 |
| 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 田中真樹、鈴木智貴、亀田将史、竹谷隆司 | 4. 巻 69 |
| 2. 論文標題 計時と予測の神経機構 | 5. 発行年 2017年 |
| 3. 雑誌名 Brain and Nerve | 6. 最初と最後の頁 1213-1222 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし | 査読の有無 無 |
| 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 竹谷隆司、亀田将史、Patel AD、田中真樹 | 4. 巻 92 |
| 2. 論文標題 BAY:サルにもできる:周期的な光刺激への同期運動 | 5. 発行年 2017年 |
| 3. 雑誌名 北海道医学雑誌 | 6. 最初と最後の頁 94 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし | 査読の有無 無 |
| 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 - |

〔学会発表〕 計33件 (うち招待講演 16件 / うち国際学会 12件)

| |
|--|
| 1. 発表者名 田中真樹 |
| 2. 発表標題 Two distinct subcortical signals for self-timing |
| 3. 学会等名 Pre-NCM meeting on Eye and Head Movement Control System in Kyoto (招待講演) |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|-------------------------------------|
| 1. 発表者名 田中真樹 |
| 2. 発表標題 計時と予測の神経機構 |
| 3. 学会等名 2019年度 東大機能生物学セミナー（招待講演） |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Tanaka, M. |
| 2. 発表標題 Subcortical signals for temporal prediction of periodic events |
| 3. 学会等名 2019 Gordon Research Conference of Cerebellum（招待講演）（国際学会） |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 田中真樹 |
| 2. 発表標題 時間のタスクにおける基底核と小脳の違い |
| 3. 学会等名 第34回日本大脳基底核研究会（JBAGS2019）（招待講演） |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Tanaka, M. |
| 2. 発表標題 Subcortical signals for temporal prediction of rhythmic events |
| 3. 学会等名 Timing Research Forum 2019 Meeting (TRF2)（招待講演）（国際学会） |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---------------------------------|
| 1. 発表者名 田中真樹 |
| 2. 発表標題 時間予測と小脳、基底核 |
| 3. 学会等名 第49回日本臨床神経生理学会（招待講演） |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 田中真樹 |
| 2. 発表標題 Subcortical mechanism of self-timing and temporal prediction |
| 3. 学会等名 2018年度東北大学電気通信研究所研究会（招待講演） |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 竹谷隆司、田中真樹 |
| 2. 発表標題 Neurons in the primate deep cerebellar nuclei carry both temporal prediction and error signals during synchronized saccades |
| 3. 学会等名 第42回日本神経科学大会 |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 澤頭 亮、田中真樹 |
| 2. 発表標題 Ketamine-induced alterations in memory capacity and exploratory behavior during oculomotor foraging in monkeys |
| 3. 学会等名 第42回日本神経科学大会 |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|-------------------------------|
| 1. 発表者名 澤頭 亮、田中真樹 |
| 2. 発表標題 採餌行動のモデルとケタミンによる変化 |
| 3. 学会等名 日本生理学会地方会 |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Takeya, R., Tanaka, M. |
| 2. 発表標題 Spontaneous grouping of synchronized eye movements in monkeys and humans |
| 3. 学会等名 The 2nd Timing Research Forum (TRF2) (国際学会) |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 Kameda, M., Tanaka, M. |
| 2. 発表標題 Neuronal correlates of temporal prediction of visual metronome in the primate striatum compared with the cerebellum |
| 3. 学会等名 The 2nd Timing Research Forum (TRF2) (国際学会) |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 Takeya,R., Tanaka, M. |
| 2. 発表標題 Neuronal signals regulating and monitoring of synchronized saccade timing in the primate deep cerebellar nuclei |
| 3. 学会等名 Society for Neuroscience (国際学会) |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 Kameda, M., Tanaka, M. |
| 2. 発表標題 Dissociation of sensory from motor related signals for rhythm perception in the primate striatum and deep cerebellar nuclei |
| 3. 学会等名 Society for Neuroscience (国際学会) |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 田中真樹 |
| 2. 発表標題 運動タイミングを決める皮質下機構 |
| 3. 学会等名 日本生体医工学会大会オーガナイズドシンポジウム (招待講演) |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 田中真樹 |
| 2. 発表標題 Roles of subcortical preparatory signals in self-timing |
| 3. 学会等名 The 75th FUJIHARA Seminar (招待講演) (国際学会) |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 田中真樹 |
| 2. 発表標題 眼球運動における視床大脳経路の役割 |
| 3. 学会等名 日本視覚学会2018年冬季大会 特別講演 工学院大学新宿キャンパス 東京都 (招待講演) |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|---------------------------------------|
| 1. 発表者名 田中真樹 |
| 2. 発表標題 運動タイミングを制御する2つの信号 |
| 3. 学会等名 平成30年度 京大豊長研共同利用研究会 (招待講演) |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 亀田将史、田中真樹 |
| 2. 発表標題 Comparison of neuronal activity between the striatum and cerebellum for beat-based timing (周期的な時間予測における線条体と小脳核の神経活動の比較) |
| 3. 学会等名 第41回日本神経科学大会 |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|---------------------------------|
| 1. 発表者名 竹谷隆司、田中真樹 |
| 2. 発表標題 同期眼球運動の自発的な分節化 |
| 3. 学会等名 第12回Motor Control研究会 |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 Suzuki, TW., Tanaka, M. |
| 2. 発表標題 Contextual changes in cortico-striatal transmission during time production in monkeys |
| 3. 学会等名 Society for Neuroscience (国際学会) |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Kameda, M., Ohmae, S., Tanaka, M. |
| 2. 発表標題 Neuronal correlates of beat-based timing in the primate striatum |
| 3. 学会等名 Society for Neuroscience (国際学会) |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Takeya, R., Tanaka, M. |
| 2. 発表標題 Sensory prediction signals in the primate cerebellar nuclei during synchronized saccades |
| 3. 学会等名 The 75th FUJIHARA Seminar (国際学会) |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 Tanaka, M. |
| 2. 発表標題 Cerebellar contribution to higher-order motor control |
| 3. 学会等名 台湾臨床神経生理学会 国立台湾病院国際会議センター 台北市 (招待講演) (国際学会) |
| 4. 発表年 2017年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Tanaka, M. |
| 2. 発表標題 Neuronal mechanism of temporal prediction in the primate brain |
| 3. 学会等名 Internal Workshop on Basal Ganglia Functions 2017 玉川学園大学 町田市 (招待講演) (国際学会) |
| 4. 発表年 2017年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 田中真樹 |
| 2. 発表標題 大脳基底核と小脳の時間情報処理 |
| 3. 学会等名 第32回日本大脳基底核研究会 (JBAGS2017) シンポジウム 三河湾リゾーツ 西尾市 (招待講演) |
| 4. 発表年 2017年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 田中真樹 |
| 2. 発表標題 Roles of the basal ganglia and cerebellum in self-timing |
| 3. 学会等名 日本神経科学大会 企画シンポジウム 幕張メッセ 千葉市 (招待講演) |
| 4. 発表年 2017年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 田中真樹 |
| 2. 発表標題 リズムに乗る脳のしくみ |
| 3. 学会等名 第14回ナショナルバイオリソースプロジェクト公開シンポジウム 文部省NBRP 東京都 (招待講演) |
| 4. 発表年 2017年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 鈴木智貴、田中真樹 |
| 2. 発表標題 LFP in the primate caudate nucleus reflect different preparatory states during the time production task |
| 3. 学会等名 第40回日本神経科学大会 幕張メッセ 千葉市 |
| 4. 発表年 2017年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 亀田将史、田中真樹 |
| 2. 発表標題 タイミング予測に関連した線条体ニューロンの活動とその特性 |
| 3. 学会等名 第11回Motor Control研究会 中京大学 名古屋市 |
| 4. 発表年 2017年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 竹谷隆司、田中真樹 |
| 2. 発表標題 サルの子測性眼球運動にみられた自発的な体制化 |
| 3. 学会等名 日本生理学会北海道地方会 北海道医療大学 石狩郡当別町 |
| 4. 発表年 2017年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 亀田将史、田中真樹 |
| 2. 発表標題 周期的な時間予測における線条体と小脳の役割 |
| 3. 学会等名 日本生理学会北海道地方会 北海道医療大学 石狩郡当別町 |
| 4. 発表年 2017年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 上林菜月、田中真樹 |
| 2. 発表標題 サッカー適応学習への運動性視床の不活化の影響 |
| 3. 学会等名 日本生理学会北海道地方会 北海道医療大学 石狩郡当別町 |
| 4. 発表年 2017年 |

〔図書〕 計1件

| | |
|---|---------------------|
| 1. 著者名 田中真樹 | 4. 発行年 2018年 |
| 2. 出版社 エルゼビア・ジャパン | 5. 総ページ数 645-659 |
| 3. 書名 ガイドン生理学原著13版 第57章「小脳と大脳基底核の運動全般における役割」(邦訳) | |

〔産業財産権〕

〔その他〕

| |
|--|
| 研究室ホームページ http://niseiri.med.hokudai.ac.jp/ |
|--|

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 |
|-------|-------------------------------|--|------|
| 研究協力者 | 竹谷 隆司 (Takeya Ryuji) | 北海道大学・大学院医学研究院・助教 (10101) | 実験遂行 |
| 研究協力者 | 鈴木 智貴 (Suzuki Tomoki) | 北海道大学・大学院医学研究院・助教 (10101) | 実験遂行 |
| 研究協力者 | 亀田 将史 (Kameda Masashi) | 北海道大学・大学院医学院・大学院生・学振特別研究員 (10101) | 実験遂行 |

6. 研究組織(つづき)

| | 氏名 (研究者番号) | 所属研究機関・部局・職 (機関番号) | 備考 |
|-----------|-------------------------------|--|------|
| 研究 協力者 | 澤頭 亮 (Sawagashira Ryo) | 北海道大学・大学院医学院・大学院生・学振特別研究員 (10101) | 実験遂行 |