

令和 4 年 6 月 10 日現在

機関番号：13401

研究種目：基盤研究(S)

研究期間：2017～2021

課題番号：17H06160

研究課題名(和文) 嗅覚系を用いた感覚情報の価値付けと出力判断の解明

研究課題名(英文) Neural circuitry and decision making in the mouse olfactory system

研究代表者

坂野 仁 (Sakano, Hitoshi)

福井大学・学術研究院医学系部門・特命教授

研究者番号：90262154

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 158,800,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では嗅覚情報の受容と情動・行動の出力を結ぶ神経回路の同定と、情報の価値付けについて、分子レベルでの解明を行なった。特に先天的な判断を下す本能回路の形成を中心に、それに関与する軸索投射・選別分子を同定した。本研究では更に、これら本能回路を介した判断が、新生仔期の環境によって可塑的に修正を受ける刷り込み現象について、その責任分子を明らかにした。

これらの研究は、ヒトを含む高等動物に於て、感覚入力が脳の中樞で如何に処理され、情動や行動の出力判断が扁桃体を介してどの様に下されるのか、という神経科学の重要課題の一つに道筋をつけたものとして重要である。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究課題では、高等動物における情動・行動の出力判断をマウス嗅覚系を用いて神経回路レベルで解析し、ヒトの心の葛藤の問題に自然科学の立場で迫る試みを行なった。本研究では本能回路を中心に嗅覚神経配線の大筋を明らかにし、入力情報に対する価値付けのlogicsを解明した。本研究ではまた、この本能回路を介した先天的な行動出力が、臨界期の外界入力によって可塑的に変化する刷り込み現象の分子基盤を明らかにした。

新生仔期の刷り込みは成長後の社会行動に大きな影響を持つ。感覚入力を臨界期に遮断すると、他個体を避ける行動異常が生じる。本研究で得られた成果は、発達障害の予防や改善に新たな道を拓くものと期待される。

研究成果の概要(英文)：In mice, early odor exposure affects social behaviors later in life. A signaling molecule, Semaphorin 7A, is induced in the odor-responding olfactory neurons in an activity-dependent manner. Plexin C1, a receptor for Sema7A, is expressed in second-order neurons, whose dendrite-localization is restricted to the first week after birth. Sema7A promotes post-synaptic events resulting in glomerular enlargement that causes an increase in sensitivity to the experienced odor. Neonatal odor experience also induces positive responses to the imprinted odor, even when the odor quality is innately aversive. Knockout and rescue experiments indicate that oxytocin in neonates is responsible for imposing positive quality on imprinted memory. If the oxytocin or Sema7A signaling is blocked in neonates, social interactions are impaired as adults. These results give new insights into our understanding of olfactory imprinting and will shed light on the neuro-developmental disorders.

研究分野：神経科学

キーワード：嗅覚情報処理 情動・行動の出力判断 先天的な本能判断 刷り込み記憶と臨界期 神経回路の可塑的変化 神経疾患と発達障害

1. 研究開始当初の背景

本研究課題で扱った高等動物に於ける嗅覚情報処理の研究では、研究開始当初、嗅上皮での情報受容と嗅球への一次投射について、その全貌がほぼ明らかにされていた。しかしながら、その情報が更に脳の中核(嗅皮質)に運ばれ情動や行動の出力判断を下す、二次投射以降の神経回路と情報処理のプロセスについては殆んど解明が進んでいなかった。

2. 研究の目的

本研究の目的は、二次投射を介した嗅覚情報の価値付けのメカニズム解明とそれにかかわる神経回路及び関連分子の同定であった。プロジェクト開始当初は、先天的な本能回路と記憶に基づく学習回路を対立させて研究を進めていたが、その後それらの中間に位置付けられる、環境入力による本能回路の可塑的修正のテーマが浮上し、新生仔の臨界期における刷り込み記憶形成のメカニズム解明が研究目的に加わった。

3. 研究の方法

本研究課題では、マウス嗅覚系における神経回路形成や出力判断の分子基盤を明らかにする事を軸に研究を進めてきたが、基本的には loss-of-function と gain-of-function の遺伝学的立場を念頭に実験構想を構築した。Loss-of-function としてはノックアウトマウスを用いる遺伝子操作実験や鼻腔閉塞などを行なった。Gain-of-function については、チャンネルロドプシン遺伝子をノックインしたマウスの脳に光刺激を与える光遺伝学的手法や、電気穿孔法によって遺伝子を特定の脳領域に導入し、強制的な異所発現をさせる方法を活用した。

遺伝子発現や神経活動の検出には、免疫染色法や *in situ* ハイブリダイゼーション法を使用した。また嗅覚情報の価値付け評価には、主として行動実験を用い、ストレスホルモン ACTH や幸せホルモンオキシトシンなどの定量等も併用した。神経配線の特定には、単一シナプスを介し逆行性に伝播するレビウイルスを使用した。また匂い情報入力に伴う二次神経の活性化は通常の電気生理学的手法を用いた。

これらの実験には、菊水研究室(麻布大学、マウス行動学)、森研究室(東京大学、電気生理学)、尾藤研究室(東京大学、レビウイルス実験)、今村研究室(ペンシルベニア州立大学、電気穿孔法)など、外部研究者の協力を得た。

4. 研究成果

本研究では先ず、一次投射の結果として糸球体の発火パターンに変換された匂い情報が、二次投射を介してどの様に価値付けされるのかを考察した。

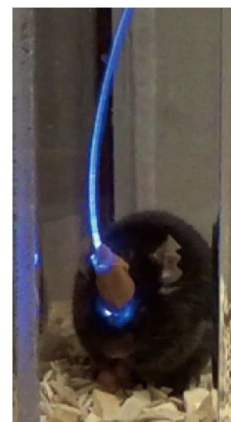
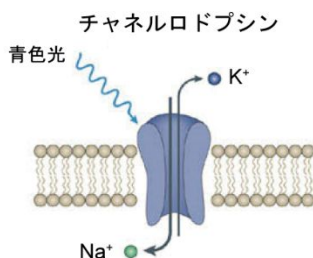
房飾細胞を介した学習判断においては、嗅球に展開された匂い地図が QR コード化され、それが検索タグとなって以前の関連情景を想起する。更にその記憶エングラムが前回それにつながっていた扁桃体の正もしくは負の価値付け領域を活性化して、情動・行動の出力が判断されると考えられた。

一方これに対して僧帽細胞を介した先天的な本能判断においては、糸球マップの特定の機能ドメインから特定の僧帽細胞のサブセットを介して、直接扁桃体の正もしくは負の価値付け領域に情報が運ばれ、出力判断の下される事が明らかとなった。本研究によって、これら二次投射の様式とそれを制御する軸索誘導/選別分子が特定された。

本研究では更に、先天的な本能判断が出生直後の臨界期に受けた環境からの入力情報によって可塑的な修飾を受ける事を見出し、この刷り込み現象を誘導するシグナル分子を同定し、その記憶に正の価値付けを行なう分子がオキシトシンである事を見出した。この刷り込みによる匂いの質感の誘引的な価値付けは、先天的に忌避すべき匂い物質についても可能である。

本研究では、これら嗅覚情報の出力判断を神経回路レベル及び脳の領域レベルで考察し、本能判断と学習判断が対立する場合の出力判断の裁定について、大筋での理解を得た。

本研究は概ね当初の目的を達成したが、情動・行動の出力判断の道筋を支える嗅皮質の領域の特定や、それらをつなぐネットワーク形成に関与



ノックインマウスの光刺激

図 1. 単一糸球体の光刺激によるすくみ行動の誘発

するシグナル分子の詳細については更なる解析が必要である。特に、刷り込み現象で示唆されている可塑的な神経回路の新たなつなぎ替え(re-wiring)については今後の重要な課題であり、本研究の継続研究に引きつがれる予定である。

本研究で得られた具体的な研究成果は次の通りである。

- 天敵臭であるキツネの匂い TMT に反応する複数の嗅覚受容体の内の一つ、Olf1019 にチャンネルロドプシンを導入したノックインマウスを作製した(図1)。このマウスの嗅球に光照射すると恐怖行動の一つ、すくみ(freezing)が誘導された。しかしながら忌避行動は誘発されず、ストレスホルモン ACTH の血中濃度も上昇しなかった。この実験結果は、単一系球体の刺激で特定の行動出力が指令出来る事、恐怖行動の典型とされてきた freezing は、ストレス反応の極致ではなく、体を動かさない(immobility)という積極的な行動指令である事が明らかとなった(Saito et al., *Nat. Commun.*, 2017)。
- 軸索誘導分子 Nrp2 の発現の有無が、僧帽細胞(MCs)の嗅球における背腹軸に沿った分離・移動に関与する事、また背側に配置した Nrp2 欠損 MCs は扁桃体の忌避領域に、一方、腹側に配置した Nrp2⁺ MCs は誘引領域に軸索を伸長する事が明らかとなった(図2)。因みに Nrp2 の MCs 特異的なノックアウトマウスでは雄のメスの匂いに反応して見られる恋鳴きや、母子間の誘引的社会行動が見られなくなる。
- 新生仔期に系球体内で発現する Sema7A とその受容体である PlxnC1 の相互作用が、嗅細胞と僧帽・房飾細胞の間で生じるシナプス形成を促進する事、また二次神経の主樹状突起の選択・成長に必須である事が見出された(図3)。
- 系球体内で生じるシナプス形成の為に嗅細胞と僧帽・房飾細胞のマッチング(パートナー識別)が、系球体で発現する嗅覚受容体の種類を念頭に行われているのか(特異性識別モデル)最も近くに位置するペアの間で、物理的な距離(proximity)に依存して生じるのか(近傍モデル)は長い間未解決であった。本研究では後者の近傍モデルの正しい事が、様々な遺伝子改変マウスを用いた実験で明らかとなった。
- 新生仔期に嗅いだ匂いは、刷り込み現象によって生涯にわたり特別な匂いとして記憶される。本研究では、マウス嗅覚系の刷り込みの臨界期が生後一週間であり、それに関与するシグナル分子が Sema7A とその受容体である PlxnC1 である事も見出した。ちなみに、Sema7A がこの可塑的变化の神経活動依存性を、PlxnC1 の樹状突起局在が臨界期の期間決定を担う事が判明した。
- 臨界期における鼻腔閉そくや Sema7A/PlxnC1 シグナルのノックアウトにより、成長後の社会行動に異常が出る事が判明した。具体的には、他個体を避ける自閉症(ASD)様の症状の観察される事が明らかとなった(図4)。
- 臨界期のマウス新生仔に特定の匂いを嗅がせると、それが例えば先天的に忌避すべき匂い(例えばキツネの匂い TMT の類似物質、4MT)であってもそれに特別な興味を示し、それを嗅ぐ事によって血中の ACTH 濃度が低下し、ストレス反応が軽減する事が見出された。
- 新生仔期に嗅いだ匂いの記憶に、正の価値付けを行なう刷り込み物質がオキシトシンである事がオキシトシンやその受容体のノックアウト解析によって明らかとなった。これら変異マウスでは、刷り込まれた匂いに対する検出感度は上昇するものの、それを好む誘引行動は見られない。しかしながら、オキシトシンノックアウトの新生仔に、腹腔内注射によってオキシトシンを投与すると、正の刷り込みが回復するのみならず、その社

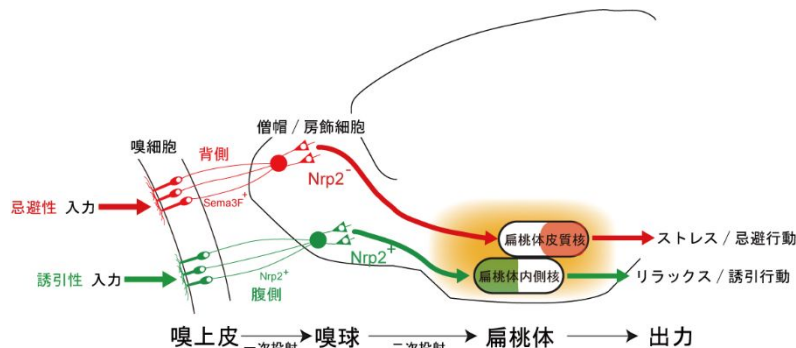


図2. Nrp2 で支配される忌避と誘引の先天的回路形成

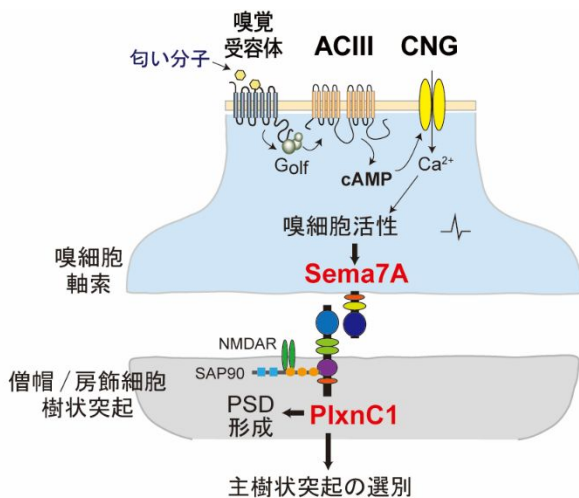


図3. 刷り込みを誘発する Sema7A/PlxnC1 シグナル

会性異常も改善した。この観察は、新生児期のオキシトシン投与が、自閉症や愛着障害など、ヒトの発達障害の軽減や予防、更には成長後の社会性の亢進に有効である可能性を示唆している。

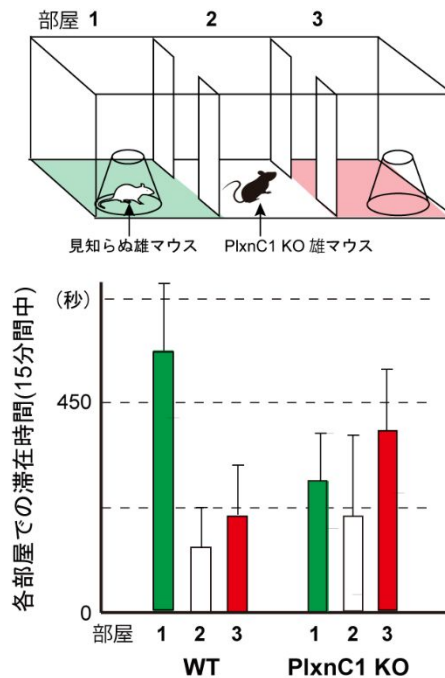


図4. PlxnC1 ノックアウトマウスは自閉症様の行動を示した

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計12件（うち査読付論文 11件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 7件）

1. 著者名 Mori, K. and Sakano, H	4. 巻 16
2. 論文標題 Processing of odor information during the respiratory cycle in mice	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Front. Neural Circuits	6. 最初と最後の頁 861800
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fncir.2022.861800	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 井上 展子、坂野 仁	4. 巻 21
2. 論文標題 匂いの質感の可塑的变化と刷り込み記憶	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Aroma Research	6. 最初と最後の頁 271-279
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 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 坂野 仁	4. 巻 39
2. 論文標題 嗅覚研究の現状と今後	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Clinical Neuroscience	6. 最初と最後の頁 144-148
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 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 Kensaku Mori, Hitoshi Sakano	4. 巻 83
2. 論文標題 Olfactory Circuitry and Behavioral Decisions	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Annu. Rev. Physiol.	6. 最初と最後の頁 231-256
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1146/annurev-physiol-031820-092824	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 Nobuko Inoue, Hirofumi Nishizumi, Rumi Ooyama, Kazutaka Mogi, Katsuhiko Nishimori, Takefumi Kikusui, Hitoshi Sakano	4. 巻 10
2. 論文標題 The olfactory critical period is determined by activity-dependent Sema7A/PlxnC1 signaling within glomeruli	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 eLife	6. 最初と最後の頁 e65078
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7554/eLife.65078	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 Kensaku Mori, Hitoshi Sakano	4. 巻 83
2. 論文標題 How is Sensory Quality Imposed on Olfactory Inputs during Respiration?	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Ann. Rev. Physiol.	6. 最初と最後の頁 231-256
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1146/annurev-physiol-031820-092824	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 Hitoshi Sakano	4. 巻 62
2. 論文標題 Developmental regulation of olfactory circuit formation in mice.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Dev. Growth Differ.	6. 最初と最後の頁 199-213
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/dgd.12657	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 Hirofumi Nishizumi, Hitohsi Sakano	4. 巻 24
2. 論文標題 Agonist-independent GPCR activity and receptor-instructed axonal projection in the mouse olfactory system.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Future Med. Chem.	6. 最初と最後の頁 3091-3096
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.4155/fmc-2019-0178	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 坂野 仁	4. 巻 20(3)
2. 論文標題 嗅覚情報の先天的価値付けと出力判断	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Aroma Research	6. 最初と最後の頁 254-262
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 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 Hirofumi Nishizumi, Akihiro Miyashita, Nobuko Inoue, Kasumi Inokuchi, Mari Aoki, Hitoshi Sakano	4. 巻 2
2. 論文標題 Primary dendrites of mitral cells synapse unto neighboring glomeruli independent of their odorant receptor identity	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Communications Biology	6. 最初と最後の頁 14
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s42003-018-0252-y	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 Nobuko Inoue, Hitoshi Sakano	4. 巻 3(5)
2. 論文標題 Sema7A Signaling is essential for activity-dependent synapse formation in the mouse olfactory bulb	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Neurology & Neuromedicine	6. 最初と最後の頁 33 ~ 38
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.29245/2572.942X/2018/5.1223	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 Nobuko Inoue, Hirofumi Nishizumi, Hiromi Naritsuka, Hiroshi Kiyonari, Hitoshi Sakano	4. 巻 9
2. 論文標題 Sema7A/PlxnCl signaling triggers activity-dependent olfactory synapse formation	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 1842
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-018-04239-Z	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 -

〔学会発表〕 計23件（うち招待講演 10件 / うち国際学会 19件）

1. 発表者名 Hitoshi Sakano
2. 発表標題 Circuit Formation and Synaptic Plasticity in the Mouse Olfactory System
3. 学会等名 International Conference on Neuroscience and Psychiatry 2021, Vienna, Austria (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Hitoshi Sakano
2. 発表標題 Circuitry and Decision Making in the Mouse Olfactory System
3. 学会等名 International Symposium of Olfactory and Taste (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 坂野 仁
2. 発表標題 マウス嗅覚系における情動と行動の出力判断
3. 学会等名 大阪ライフ財団 新適塾セミナー (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Hitoshi Sakano
2. 発表標題 Plastic changes of innate odor quality by imprinted memory during the critical period in mice.
3. 学会等名 9th International Conference on Neurological Disorders and Stroke, Plenary Lecture Roma, Italy (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 坂野 仁
2. 発表標題 新生児の臨界期に形成される刷り込み記憶
3. 学会等名 第6回リウマチ学会 Basic Research Conference 東京 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Hitoshi Sakano
2. 発表標題 Modulation of innate odor qualities by imprinted memory during the critical period.
3. 学会等名 2019 EMBO Workshop Neural Guidance Molecules in Development and Disease Baveno, Italy (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Nobuko Inoue, Hirofumi Nishizumi, Hitoshi Sakano
2. 発表標題 Plastic changes of innate odor quality by imprinted memory during the critical period in mice
3. 学会等名 "Circuits Development & Axon Regeneration" -3rd Axon meeting Alicante, Spain (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Hirofumi Nishizumi, Kasumi Inokuchi, Fumiaki Imamura, Nobuko Inoue, Hitoshi Sakano
2. 発表標題 Circuit formation and decision making in the mouse olfactory system.
3. 学会等名 "Circuits Development & Axon Regeneration" -3rd Axon Meeting Alicante, Spain (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 西住 裕文、井ノ口 霞、井上 展子、坂野 仁
2. 発表標題 マウス嗅覚系の神経回路形成の意思決定
3. 学会等名 第53回日本味と匂い学会 高知市
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Hirofumi Nishizumi, Nobuko Inoue, Kasumi Inokuchi, Hitoshi Sakano
2. 発表標題 Circuit formation and decision making in the mouse olfactory system
3. 学会等名 日本神経科学大会NEURO 2019 新潟市
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Hirofumi Nishizumi, Kasumi Inokuchi, Fumiaki Imamura, Nobuko Inoue, Hitoshi Sakano
2. 発表標題 Circuit formation and decision making in the mouse olfactory system.
3. 学会等名 2019 EMBO Workshop Neural Guidance Molecules in Development and Disease Baveno, Italy (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Hitoshi Sakano
2. 発表標題 Sema7A/plxnc1 signaling mediates olfactory imprinting during the critical period in mice
3. 学会等名 2019 Keystone Symposium on Mammalian Sensory Systems (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Hitoshi Sakano
2. 発表標題 Olfactory memory imprinted in mouse neonates induces attractive responses even toward aversive odorants
3. 学会等名 Museum National Histoire Naturelle Seminar (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Nobuko Inoue, Hirofumi Nishizumi, Hiromi Naristuka, Hiroshi Kiyonari, Takefumi Kikusui, Hitoshi Sakano
2. 発表標題 Olfactory imprinting during the critical period in mice
3. 学会等名 Meeting & Courses Cold Spring Harbor Laboratory 2018 Molecular Mechanisms of Neuronal Connectivity (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Hirofumi Nishizumi, Nobuko Inoue, Hitoshi Sakano
2. 発表標題 Neonatal olfactory memory induces attractive responses even to aversive odorants in adult mice
3. 学会等名 XXVIIIth Annual Meeting of the European Chemoreception Research Organization 2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Nobuko Inoue, Hirofumi Nishizumi, Hiromi Naritsuka, Hiroshi Kiyonari, Takefumi Kikusui, Hitoshi Sakano
2. 発表標題 Olfactory imprinting during the critical period in mice
3. 学会等名 2018 Neuroplasticity of Sensory, Gordon Research Conference (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Hitoshi Sakano, Nobuko Inoue, Hirofumi Nishizumi
2. 発表標題 Modulation of innate odor qualities by imprinted memory during the critical period in mice
3. 学会等名 Cold Spring Harbor 83rd Symposium, Brains & Behavior: Order & Disorder in the Nervous System (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Hirofumi Nishizumi, Kasumi Inokuchi, Nobuko Inoue, Harumi Saito, Hitoshi Sakano
2. 発表標題 Circuit formation and decision making in the mouse olfactory system
3. 学会等名 Cold Spring Harbor 83rd Symposium, Brains & Behavior: Order & Disorder in the Nervous System (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Nobuko Inoue, Hirofumi Nishizumi, Hiromi Naristuka, Hiroshi Kiyonari, Takefumi Kikusui, Hitoshi Sakano
2. 発表標題 Olfactory imprinting during the critical period in mice
3. 学会等名 Cold Spring Harbor Laboratory Meeting & Courses Program Neuronal Circuits (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Nobuko Inoue, Hirofumi Nishizumi, Hiromi Naritsuka, Hiroshi Kiyonari, Takefumi Kikusui, Hitoshi Sakano
2. 発表標題 Olfactory imprinting during the critical period in mice
3. 学会等名 2018 Neuroplasticity of Sensory Systems, Gordon Research Conference (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Hitoshi Sakano, Nobuko Inoue, Hirofumi Nishizumi
2. 発表標題 Modulation of innate odor qualities by imprinted memory during the critical period in mice
3. 学会等名 Cold Spring Harbor 83rd Symposium, Brains & Behavior: Order & Disorder in the Nervous System (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Hirofumi Nishizumi, Kasumi Inokuchi, Nobuko Inoue, Harumi Saito, Hitoshi Sakano
2. 発表標題 Circuit formation and decision making in the mouse olfactory system
3. 学会等名 Cold Spring Harbor 83rd Symposium, Brains & Behavior: Order & Disorder in the Nervous System (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Nobuko Inoue, Hirofumi Nishizumi, Hiromi Naristuka, Hiroshi Kiyonari, Takefumi Kikusui, Hitoshi Sakano
2. 発表標題 Olfactory imprinting during the critical period in mice
3. 学会等名 Cold Spring Harbor Laboratory Meeting & Courses Program Neuronal Circuits (国際学会)
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Hirofumi Nishizumi, Hitoshi Sakano	4. 発行年 2020年
2. 出版社 Academic Press (Elsevier)	5. 総ページ数 16
3. 書名 The Senses 2nd Edition: A Comprehensive Reference (Ed. by Bernd Fritzsche)	

〔産業財産権〕

〔その他〕

福井大学 研究者総覧
<https://r-info.ad.u-fukui.ac.jp/Profiles/10/0000915/profile.html>

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
--	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
イスラエル	ワイズマン研究所			
米国	ペンシルベニア州立大学	スタンフォード大学	カリフォルニア大学パークレー校	
フランス	パスツール研究所			