

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 2 年 6 月 12 日現在

機関番号：13201

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K01991

研究課題名(和文) 霊長類の内嗅皮質 - 海馬系における空間情報符号化の神経基盤解明

研究課題名(英文) Encoding mechanism of spatial information in the primate entorhinal-hippocampal system.

研究代表者

田村 了以 (Tamura, Ryoji)

富山大学・学術研究部医学系・教授

研究者番号：60227296

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,600,000円

研究成果の概要(和文)：霊長類の内嗅皮質 - 海馬系による空間情報の符号化機構を明かにするため、サルを用いた直線走路を往復移動中に内嗅皮質とその関連領域のニューロンの空間応答特性と発火の周期性について検討した。往復移動中に記録した348個のニューロン中、15個は空間応答性を示したが、グリッド特性を示す細胞はなかった。また、21個のニューロンが徐波帯域で周期性を示したが、それらは全てデルタ帯域での活動であった。以上より、サルの内嗅皮質とその関連領域のニューロンは、空間情報処理は行なっているが、げっ歯類で報告されているようなグリッド特性やシータ帯域での周期性活動はなく、げっ歯類とは性質の異なる符号化機構であることが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

げっ歯類を用いた多くの研究より、海馬-内嗅皮質系には場所細胞やグリッド細胞が存在し、その細胞集団がシータ波帯域の周期性活動を行なうことが、空間認知に重要な役割を果たしていると考えられてきた。本研究の学術的意義は、霊長類の内嗅皮質系でも空間情報処理は行なわれているが、グリッド性やシータ波帯域の周期性活動などげっ歯類の研究で得られてきた知見がヒトを含め、霊長類には見られないことを明らかにした点である。また、本研究の社会的意義は、当該学問分野の研究者に重要な示唆を与えるばかりでなく、認知科学、精神医学、人工知能、計算論的神経科学等の学問領域に対する波及効果もあることである。

研究成果の概要(英文)：To clarify neural mechanism of information encoding in the primate hippocampo-entorhinal system, neuronal activity was recorded from the entorhinal cortex and its related brain areas in monkeys while the animal performed shuttling behavior on a linear track. Of the 348 neurons recorded in the entorhinal cortex and related areas, 15 showed spatially tuned activity, but none of these neurons exhibited clear gridness. Twenty one neurons showed rhythmic firing in the slow wave band, all of which were within the delta band (< 4 Hz); none of these neurons exhibited significant slow rhythmic firing in the theta band (5-10 Hz). These results indicate that the primate entorhinal cortex and related areas do encode spatial information in a different manner than the rodent entorhinal system where clear gridness and slow wave activity in the theta band appear in the activity of neurons in this system.

研究分野：神経科学

キーワード：内嗅皮質 霊長類 空間情報処理 ニューロン活動 海馬 記憶 周期性徐波 ニホンザル

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

1971年にO'KeefeとDostrovskiが海馬の場所細胞(動物が環境内の特定の場所にいるときに放電頻度が増加するニューロン)を報告して以来、場所細胞に関する研究が進み、ヒトを含む霊長類の海馬にも場所細胞が存在することも明らかにされている(TamuraとOno 2001, Ekstromら 2003, HazamaとTamura 2019). 内嗅皮質は、海馬と大脳新皮質との間のインターフェースであるが、近年、Moserらは、げっ歯類の内側内嗅皮質のグリッド細胞(動物が環境内を探索しているとき、ある一定の空間周期で放電頻度の高まる活動フィールドが反復して出現するニューロン)を発見し、海馬の場所細胞活動の形成メカニズムに関する理解が飛躍的に深まった。霊長類の内嗅皮質にもグリッド様細胞が存在するとの報告が少数あるが、しかし、そのグリッド特性はげっ歯類と比較して顕著ではなく、その他の応答特性(頭位や環境境界部との関連)や内嗅皮質内局在に関する点が多い。

げっ歯類動物の海馬から脳波を記録すると、探索行動時やREM睡眠中に比較的高振幅で5-10Hzの規則的なシータ波が出現するが、O'KeefeとReece(1993)は、シータ波の特定の位相で海馬の場所細胞の発火が始まり、動物の歩行移動に伴って発火位相が進む現象(位相前進現象)を発見した。その後、発火頻度による符号化(レートコーディング)と周期性徐波の位相に対するニューロン発火タイミングという時間符号化(テンポラルコーディング)を組み合わせることにより場所細胞の情報処理精度が高まることや、空間的に近い場所を符号化している場所細胞同士の間シナプス結合強度が高まることなどが明らかにされた。げっ歯類の海馬には、シータ波を発生する神経ネットワークが内在するが、探索行動時やREM睡眠中には皮質下構造(橋、乳頭体上核、内側中隔核の賦活系)と内嗅皮質からシータ波の駆動入力(海馬にもたらされ、持続的かつ明瞭なシータ波が起こることもわかっている(実際、探索行動時やREM睡眠中に、内側中隔核ではシータ周期のニューロン発火が増強し、内嗅皮質では明瞭なシータ波が記録される)。こうしたげっ歯類の知見より、現在シータ波は、海馬の広範な領域で同調し組織立った情報処理を行なうための時間フレームを提供するメカニズムであるとの仮説が提唱されている(O'Keefe 2007)。

ヒトを含む霊長類の海馬における周期性徐波の研究は少なく、また統一的な見解も得られてこなかった。例えば、Croneら(1975; 覚醒下のサル)やHalgrenら(1978; 覚醒下のてんかん患者)は、周期性徐波はほとんど観察されないとする一方、StewartとFox(1991; ウレタン麻酔下のサル)やTescheら(健常被験者の覚醒下でのMEG記録)で海馬(海馬を含む側頭葉内側部)に明瞭なシータ帯域の周期性徐波を認めたと報告している。また、Canteroら(2003)はREM睡眠中に一過性のシータ波エポック(数サイクルだけシータ波が出現する期間)が増加することを報告した一方、Bodiesら(2001)はREM睡眠中にシータ帯域ではなくデルタ帯域のパワーが増大することを報告している。さらに、霊長類の内嗅皮質における周期性徐波に関して、Killianら(2012)は覚醒下のサルが記憶課題で視覚刺激呈示用のディスプレイを視覚的に探索している際に比較的に明瞭なシータ波が出現することを報告した。しかし、この研究でサルは頭部を固定された状態でモンキーチェアに座っているため、周期性徐波が出現しやすい状態ではない。また、シータ波のパワーは確かに増大しているが、より低い周波数帯域(デルタ帯域)のパワーの増大が顕著で、皮質のアップステートとダウンステートに相当するようなダイナミクスが作動している状況下(従って、海馬はシータではなく鋭波リップルが生じているモード)で記録されている可能性も否定できず、この周期性徐波の機能的意義に関する解釈を困難にしている。

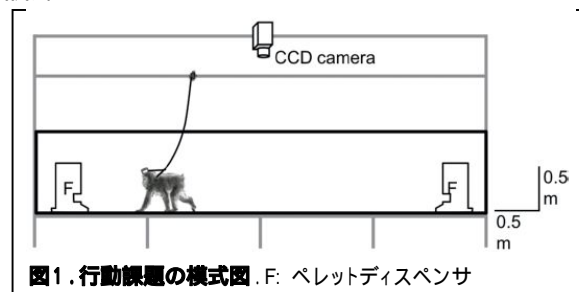
### 2. 研究の目的

本研究では霊長類の内嗅皮質-海馬系による空間情報の符号化機構、とくに周期性徐波の関与を明らかにすることを目的に、サルが場所移動課題を遂行中に内嗅皮質とその関連領域からニューロン活動を記録し、その空間応答特性と周期性活動とを検討した。

### 3. 研究の方法

#### (1) 被検動物と、馴化および場所移動課題の訓練

本研究では2頭のニホンザルを用いた。これらサルを、軽度食事制限下で実験室内に設置した直線走路(約5m)に入れ(図1: 走路直上の天井には、サルの居場所モニター用のCCDカメラ、また走路の両端にはペレットディスペンサを設置)、ディスペンサから交互に出される報酬(ビスケット片)を獲得するために直線走路を往復移動すること(場所移動課題)を訓練した。



## (2) ヘッドホルダーの取付け

上記の訓練を終了後、サルを、ケタミンで麻酔導入後、ペントバルビタール (35 mg/kg, 筋肉内注射) で麻酔を維持し、脳定位固定的操作を繰り返して行なうためのヘッドホルダー (歯科用セメント製) をチタンビスを用いて頭蓋骨に外科手術的に取付けた。

## (3) 誘発電位マッピングとテトロードの埋め込み

上記のヘッドホルダー取付け手術からの回復期間 (約2週間) をおき、ドミトール・ドルミカム麻酔下で内嗅皮質の誘発電位マッピングを行なった。具体的には、まず、刺激電極は貫通路に、記録電極は歯状回に向けて刺入し、記録電極を 200  $\mu\text{m}$  ステップで深部方向へ移動させながら誘発電位を記録した。この操作を冠状面内で数トラック繰り返すことにより、海馬の亜領域の脳定位座標を正確に求めた (図2; 誘発電位マッピング)。つぎに、この誘発電位マッピングにより、歯状回で最大振幅 (図2の ) の得られた刺激部位に刺激電極を固定した。この部位を刺激しながら、内嗅皮質で逆行性に誘発される電位をマッピングすることにより、その脳定位座標を決定した。可動式テトロード (直径 25  $\mu\text{m}$  のフォーム被覆ニクロムワイヤ4本とネジ式稼動架台からなる) を内嗅皮質およびその関連領域 (海馬支脚、嗅周囲皮質、海馬傍皮質) の直上に埋込んだ。

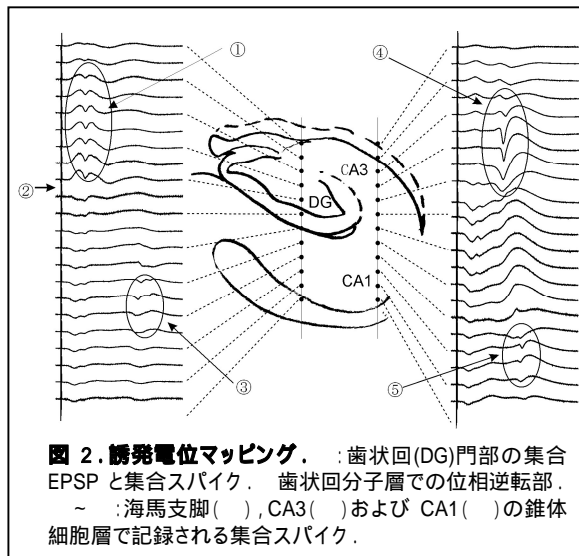


図2. 誘発電位マッピング。①: 歯状回(DG)門部の集合EPSPと集合スパイク。②: 歯状回分子層での位相逆転部。③~⑤: 海馬支脚( ), CA3( )およびCA1( )の錐体細胞層で記録される集合スパイク。

## (4) 内嗅皮質およびその関連領域からの神経活動記録とデータ解析

まずサルを軽麻酔し電気生理学実験室に入れ、テトロードを1日に50~100  $\mu\text{m}$  ずつ深部方向へと移動させながら記録波形をオシロスコープ上で観察した。ニューロン活動がはっきりと認められたらテトロードをその位置に留め、ニューロン活動の安定化とサルの覚醒を待たせた(2~3時間)。その後、サルの頭部に豆電球 (位置情報取得用) とニューロン活動信号伝送ワイヤを取付けた。豆電球を点灯させた状態で上記の場所移動課題を遂行させ、ニューロン活動と画像データを同時記録した。

ニューロン活動信号は、前置増幅器を介して主増幅器に送り (Lynx-8; 倍率, 9,000倍; バンドパスフィルタリング, 300 - 9,000 Hz), その出力をマルチファンクションボードでAD変換し、同時記録したサル画像 (位置) データとともにハードディスクに記録した。ニューロン活動の電位データはソーティングプログラム (MClust-3.5) によりクラスタ分類後、まず、ニューロンの種類 (錐体細胞と介在細胞) を判定するため、各クラスタの電位波形よりスパイク幅 (活動電位波形のピーク-トラフ時間) とバーストインデックス (自己相関解析で3-5 ms 以内のスパイク数と200-300 ms 以内のスパイク数との比) を算出し、それらの分布様式からニューロンタイプを決定した。次に、クラスタごとにタイムスタンプを作製した。直線走路上の位置を長軸方向に沿って320分割、また短軸方向に沿って50分割し (1ピクセルは一辺が約13 mmの正方形)、サルがそれぞれのピクセル内に滞在しているとき (頭部の高輝度領域 (点灯豆電球) の重心位置として算出) の各クラスタでの平均放電頻度 (総放電数 / 総滞在時間) を求め、放電頻度マップを作製し場所に依存した応答 (場所関連応答) の有無を判定した。さらに、ニューロン活動の周期性の有無は、各クラスタの全記録時間中の活動を用い、自己相関解析 (ビン幅, 2 ms; 時間窓, 2.0 s) により決定した。

## (5) 組織学的検索

各動物は、予定したすべての記録実験を終了後、記録部位とその周辺に通電により微小破壊巣を作製した。脳を灌流・固定後、脳組織標本作製し記録部位を同定した。

## 4. 研究成果

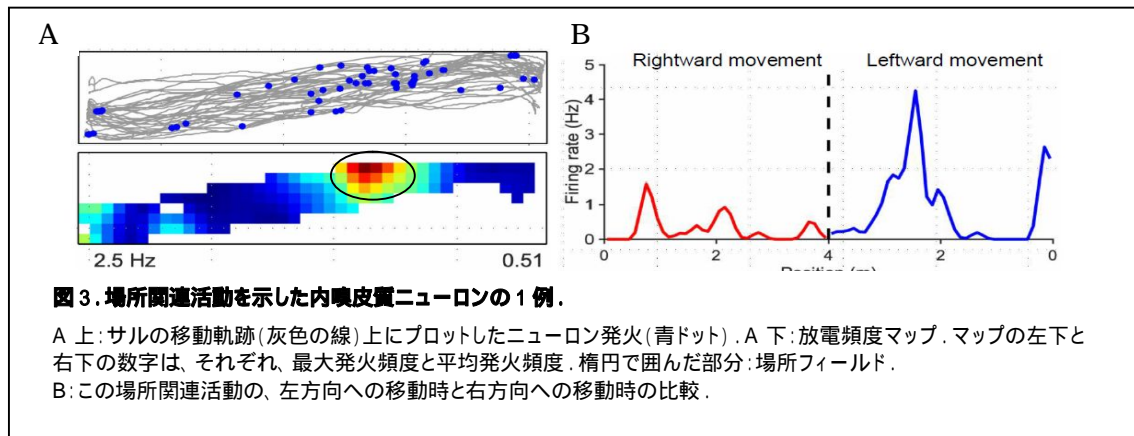
### (1) 内嗅皮質およびその関連領域のニューロンのタイプわけ

サルが場所移動課題を遂行中に、総数348個のニューロン (平成30年度9個; 令和1年度339個) の活動を記録した。これらニューロンは、その電位波形のスパイク幅とバーストインデックスから、285個の推定錐体細胞と63個の推定介在ニューロンに分類できた。285個の推定錐体細胞中、245個が解析に必要なかつ十分な発火活動を示したので (活動性錐体細胞)、以降の解析対象とした。

### (2) 内嗅皮質およびその関連領域のニューロンの場所に依存した応答性

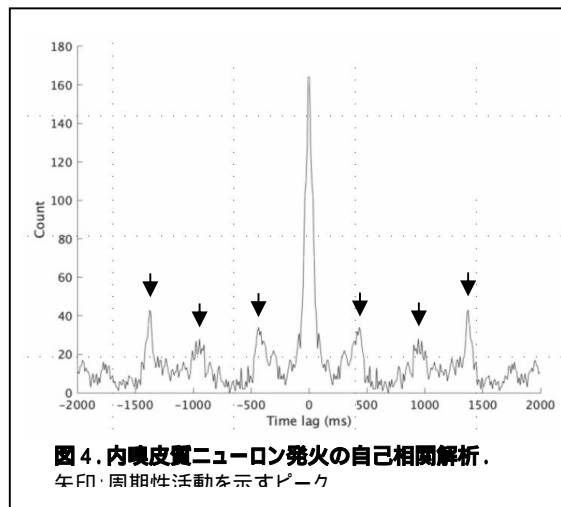
245個のニューロン中、15個が有意な場所依存的応答性を示した (場所関連ニューロン)。その活動例を図3に示す。このニューロンは、直線走路の中央部からやや右よりの位置で活動し

たが(場所フィールド: 図 3A 下の楕円で囲んだ部位), それは主としてサルが左方向に移動しているときに生じていた(図 3B). 記録した 9 個の細胞の内 7 個は, 走路内に単一の場所フィールド, 2 個は 2 箇所場所に場所フィールドを有していたが, 3 個以上の場所フィールドを有する細胞はなく, 従ってグリッド性を示す(複数の同等なフィールド間隔を有する)細胞はなかった.



### (3) 内嗅皮質およびその関連領域のニューロンの周期性活動

げっ歯類動物を用いた研究より, 内嗅皮質のニューロンは動物が歩行移動しているときにシータ帯域で顕著な周期的活動を示すことが知られている. そこでわれわれは, げっ歯類動物の研究と同様の解析(ニューロン活動の自己相関解析)を今回記録したニューロンにも適用してみた. その結果, 解析した 348 個のニューロン中 21 個(6%)が徐波帯域で弱い周期性を示した. その 1 例を図 4 に示す. この細胞では, 自己相関グラフに中央のピークを挟んで左右に 3 個ずつのサブピーク(図中の矢印)が認められ, その間隔は 0.47 秒(2.1 Hz)であった. 有意な周期性を示した 21 個のニューロンの周期は, 0.7~2.3 Hz(デルタ帯域)であり, げっ歯類でシータ帯域とされる 5.0~10 Hz の周期性活動を示すニューロンはなかった.



### (4) 研究成果の総括

本研究では, サルが直線走路上を往復移動しているときに内嗅皮質とその関連領域から 348 個のニューロンの活動を記録した. これらニューロンは, スパイク幅とバースト発火特性より錐体細胞と介在細胞に分類された. 錐体細胞の約 5%が場所応答性を示したが(場所関連ニューロン)明瞭なグリッド性を示す細胞はなかった. このことは, げっ歯類の内嗅皮質ニューロンとの大きな違いのひとつである. しかし, げっ歯類の内嗅皮質では, 背側から腹側に向かって, グリッド間隔が広がることが知られており, 今回記録した内嗅皮質がラットの腹側よりの内嗅皮質に相当する部位であった可能性は否定できない. すなわち, 記録したニューロンにグリッド性があったとしても, 今回使用した直線走路の長さでは, 3 つ以上の場所フィールドを検出できなかった可能性がある. この点を明かにするためには, 今後, げっ歯類の背側内嗅皮質に相当する部位を同定した上で記録を行なうなど, さらなる検討が必要である. しかし本研究で, サルの内嗅皮質とその関連領域にも, 記録されてくる割合は少ないが場所関連応答を示すニューロンが存在していることがわかり, また最近われわれは, 自由行動下のサルの海馬に場所細胞が存在することも明らかにしており(Hazama と Tamura 2019), 霊長類でも内嗅皮質と海馬との間で形成されるネットワーク内に場所(空間)情報が符号化されると考えられる.

一方, 周期性活動に関しては, 今回記録したニューロンの小数が弱く活動したにすぎず, さらにその周波数は全てデルタ帯域であった. これとは対照的に, げっ歯類動物の内嗅皮質ニューロンの多くは, シータ帯域で明瞭な周期性活動を示すことが広く知られている. 他方, 以前のわれわれの研究では, 自由行動下で歩行しているサルの海馬に周期性活動を示すニューロンがほとんどなく(Hazama と Tamura 2017), また, 比較的多くの動物種でシータ波が出現するとされるレム睡眠時にも, シータ帯域での海馬脳波が出現しないことを報告している(Tamura ら 2013). さらに, 飛翔しているコウモリの海馬でも, 明瞭なシータ波活動は出現しないことが知られている(Yartsev ら 2011). これらの研究知見を総合した考えると, 霊長類の内嗅皮質-海馬系では(少なくともシータ帯域で持続的に生じる周期性徐波活動は用いていないという点で)げっ歯類とは性質の異なる空間情報の符号化を行なっている可能性が高い. げっ歯類でシ

ータ波として検出される持続的な海馬脳波は、内側中隔核や内嗅皮質からの規則正しい律動的なシナプス入力と、海馬に内在する反響性の神経ネットワークが、その発生に寄与すると考えられている。このことから、サルでは、海馬や内嗅皮質への入力が、歩行移動時にはシータ波帯域で周期性を持たない可能性と、海馬や内嗅皮質にシータ帯域で振動する反響ネットワークがない可能性が考えられる。今後、これらの可能性について、さらに検討を加えていきたい。

#### 引用文献

- O'Keefe J, Dostrovsky J. (1971) The hippocampus as a spatial map: Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Res* 34: 171–175.
- Tamura R, Ono T. (2001) Neural substrate for spatial memory in the monkey hippocampus. In C. Tanaka, P. L. McGeer and Y. Ihara (Eds.), *Neuroscientific Basis of Dementia*, Birkhuser Verlag, pp 43-48.
- Hazama Y, Tamura R. (2019) Effects of self-locomotion on the activity of place cells in the hippocampus of a freely behaving monkey. *Neurosci Lett* 701: 32-37.
- Ekstrom AD, Kahana MJ, Caplan JB, Fields TA, Isham EA, Newman EL, Fried I. (2003) Cellular networks underlying human spatial navigation. *Nature* 425: 184-188.
- Moser EI. (2005) Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. *Nature* 436: 801–806.
- O'Keefe J, Recce ML. (1993) Phase relationship between hippocampal place units and the EEG theta rhythm. *Hippocampus* 3: 317–330.
- O'Keefe, J. (2007) Hippocampal neurophysiology in the behaving animal. In Andersen P, Morris R, Amaral DG, Bliss T, O'Keefe J (Eds.), *The hippocampus book*, Oxford University Press, pp 475–548.
- Crowne DP, Radcliffe DD (1975) Some characteristics and functional relations of the electrical activity of the primate hippocampus and a hypothesis of hippocampal function. In Isaacson RL, Pribram KH (Eds.), *The hippocampus*, volume 2, *Neurophysiology and behavior*, Plenum Press, pp 185–205.
- Halgren E, Babb TL, Crandall PH (1978) Human hippocampal formation EEG desynchronizes during attentiveness and movement. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 44: 778–781.
- Stewart M, Fox SE (1991) Hippocampal Theta Activity in Monkeys. *Brain Res* 538: 59-63.
- Tesche CD, Uusitalo MA, Ilmoniemi RJ, Huutilainen M, Kajola M, Salonen O. (1995) Signal-space projections of MEG data characterize both distributed and well-localized neuronal sources. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 95: 189-200.
- Cantero JL, Atienza M, Stickgold R, Kahana MJ, Madsen JR, et al. (2003) Sleep-dependent h oscillations in the human hippocampus and neocortex. *J Neurosci* 23:10897–10903.
- Bodizs R, Kantor S, Szabo G, Szucs A, Eross L, et al. (2001) Rhythmic hippocampal slow oscillation characterizes REM sleep in humans. *Hippocampus* 11:747–753.
- Killian NJ, Jutras MJ, Buffalo EA. (2012) A map of visual space in the primate entorhinal cortex. *Nature* 491: 761–764.
- Hazama Y, Tamura R. Spatial representation and firing periodicity of hippocampal CA1 pyramidal neurons in the freely behaving monkey. SFN2017 47th annual meeting of Society for Neuroscience, Nov. 11-15, 2017, Washington DC.
- Yartsev MM, Witter MP, Ulanovsky N. (2011) Grid cells without theta oscillations in the entorhinal cortex of bats. *Nature* 479: 103–107.

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計7件（うち査読付論文 7件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Mihara M, Hayashi A, Fujita K, Kakeue K, Tamura R	4. 巻 2019
2. 論文標題 Horizontal saccadic velocity in patients with exotropia before and after unilateral resection and recession surgery. Journal of Ophthalmology.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 J Ophthalmol	6. 最初と最後の頁 1-6
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.1155/2019/1374917">https://doi.org/10.1155/2019/1374917</a>	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 Hazama Y, Tamura R	4. 巻 701
2. 論文標題 Effects of self-locomotion on the activity of place cells in the hippocampus of a freely behaving monkey.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Neurosci Lett	6. 最初と最後の頁 32-37
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.1016/j.neulet.2019.02.009">https://doi.org/10.1016/j.neulet.2019.02.009</a>	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 Sugimori M, Hayakawa Y, Tamura R, Kuroda S	4. 巻 10
2. 論文標題 The combined efficacy of OTS964 and temozolomide for reducing the size of power-law coded heterogeneous glioma stem cell populations.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Oncotarget	6. 最初と最後の頁 2397-2415
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.18632/oncotarget.26800">https://doi.org/10.18632/oncotarget.26800</a>	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 Mihara Miharu, Hayashi Atsushi, Fujita Kazuya, Kakeue Ken, Tamura Ryoi	4. 巻 2
2. 論文標題 Fixation stability of the upward gaze in patients with myasthenia gravis: an eye-tracker study	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 BMJ Open Ophthalmology	6. 最初と最後の頁 e000072 ~ e000072
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.1136/bmjophth-2017-000072">https://doi.org/10.1136/bmjophth-2017-000072</a>	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 Nakata R, Eifuku S, Tamura R	4. 巻 21
2. 論文標題 Crucial information for efficient face searching by humans and Japanese macaques.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Anim Cogn	6. 最初と最後の頁 155-164
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.1007/s10071-017-1148-9">https://doi.org/10.1007/s10071-017-1148-9</a>	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 4) Sugimori M, Hayakawa Y, Koh M, Hayashi T, TamuraR, Kuroda S	4. 巻 9
2. 論文標題 Targeting the T-Lak cell originated protein kinase by OTS964 shrinks the size of power-law coded heterogeneous glioma stem cell populations.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Oncotarget	6. 最初と最後の頁 3043-3059
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.18632/oncotarget.23077">https://doi.org/10.18632/oncotarget.23077</a>	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 Hazama Yutaro, Tamura Ryo	4. 巻 26
2. 論文標題 Data on the activity of place cells in the hippocampal CA1 subfield of a monkey performing a shuttling task	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Data in Brief	6. 最初と最後の頁 104467 ~ 104467
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.1016/j.dib.2019.104467">https://doi.org/10.1016/j.dib.2019.104467</a>	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 -

〔学会発表〕 計8件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 2件)

1. 発表者名 間 祐太郎, 田村了以
2. 発表標題 自由行動下のサル海馬場所細胞.
3. 学会等名 第95回日本生理学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Hazama Y, Asano T, Tamura R
2. 発表標題 Effects of self-motion on the hippocampal CA1 place cell activities in the freely behaving monkey.
3. 学会等名 19th FAOPS Congress (FAOPS 2019) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Hazama Y, Tamura R
2. 発表標題 Spatial representation and firing periodicity of hippocampal CA1 pyramidal neurons in the freely behaving monkey.
3. 学会等名 SFN2017 47th annual meeting of Society for Neuroscience (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 間 祐太郎, 田村了以
2. 発表標題 自由行動下におけるサル海馬ニューロンの場所応答性.
3. 学会等名 第94回日本生理学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 間 祐太郎, 田村了以
2. 発表標題 自由行動下におけるサル海馬ニューロンの発火周期特性.
3. 学会等名 第40回日本神経科学大会
4. 発表年 2017年



1. 発表者名 間 祐太郎, 田村了以
2. 発表標題 自由行動下サル海馬ニューロンの場所応答性.
3. 学会等名 第26回海馬と高次脳機能学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 間 祐太郎, 田村了以
2. 発表標題 自由行動下サルにおける海馬錐体細胞の場所応答性.
3. 学会等名 第64回中部日本生理学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 田村了以, 浅野昂志
2. 発表標題 サルの海馬神経活動を記録するためのデータロガーの開発.
3. 学会等名 第66回中部日本生理学会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

富山大学医学部 統合神経科学(生理学)講座 <a href="http://www.med.u-toyama.ac.jp/ins/index-j.html">http://www.med.u-toyama.ac.jp/ins/index-j.html</a>
--

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