

令和 2 年 6 月 16 日現在

機関番号：32643

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K07492

研究課題名(和文) 鳥類視覚学習回路の臨界期における機能的成熟機構

研究課題名(英文) Functional maturation of neuronal circuit of filial imprinting of domestic chicks during the critical period of learning

研究代表者

本間 光一 (Homma, Koichi)

帝京大学・薬学部・教授

研究者番号：90251438

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：GABA-A受容体とGABA-B受容体の量比が、刷り込み臨界期の開始と終了にリンクすることを示した。甲状腺ホルモンが、バイオリジカルモーションの選好性を強化することを示した。Wnt-2bが甲状腺ホルモンのシグナルを受け取る因子であることを示した。Dio2発現が、バイオリジカルモーションの選好性とリンクしていることを示した。ムスカリン性アセチルコリン受容体が刷り込みに必要であることを示した。哺乳類大脳皮質5/6層選択的遺伝子のニワトリホモログの遺伝子発現が、Arcopalliumを中心とする脳領域であることを示した。キンカチョウにおいて、甲状腺ホルモンが歌学習に重要であることを示唆した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

鳥類は、哺乳類と並び高度な認知脳機能を有する動物である。本研究は、孵化直後の学習能力の賦与が、甲状腺ホルモンの脳内神経作用によるという発見に基づく。鳥類視覚学習回路の臨界期における機能的成熟機構とした本研究課題は、甲状腺ホルモンによる学習能力が如何なるメカニズムによってもたらされるのかを明らかにした点に学術的意義がある。高等哺乳類においても、生後の学習は重要であり、社会性剥奪などの環境に置かれた幼児は、後の認知機能の発達に障害が出ることが知られている。本研究は、ホルモンの作用によって失われた高度な認知機能が再び獲得可能になることを示唆しており、社会的な意義は大きいと考えられる。

研究成果の概要(英文)：GABA-A and GABA-B receptors in filial imprinting linked with opening and closing

of the sensitive period in domestic chicks (Front. Physiol.). Thyroid hormone sensitizes the imprinting-associated induction of biological motion preference in domestic Chicks (Front. Physiol.). Wnt-2b in the intermediate hyperpallium apicale of the telencephalon is critical for the thyroid hormone-mediated opening of the sensitive period for filial imprinting in domestic chicks (Horm. Behav.). Gene expression of Dio2 in telencephalon is linked with predisposed biological motion preference in domestic chicks (Behav. Brain Res.). Blockade of muscarinic acetylcholine receptor by scopolamine impairs the memory formation of filial imprinting in domestic chicks (Behav. Brain Res.). The chick pallium displays divergent expression patterns of chick orthologues of mammalian neocortical deep layer-specific genes (Sci. Reports). Thyroid hormone has a role in learning of songbirds (PLoS One).

研究分野：脳神経科学

キーワード：刷り込み 刻印付け 甲状腺ホルモン 神経科学 ニワトリ 行動学 学習臨界期 学習感受性期

## 1. 研究開始当初の背景

刷り込み(刻印付け)は、孵化直後の鳥類ヒナが親鳥を記憶する早期学習の典型例であり、臨界期を有する学習のメカニズムを解析するよいモデルとなる。我々は、刷り込みの学習臨界期を開くホルモンとして甲状腺ホルモン( $T_3$ )を同定している。甲状腺ホルモンは、脳を取り巻く毛細血管中を循環しているが、刷り込み学習を始めると、血管内皮細胞中の変換酵素 Dio2 によって  $T_4$  から  $T_3$  に変換されて脳実質中に流入することによって刷り込み学習が成立するようになる。しかし、 $T_3$  が脳内の神経細胞に作用した後に、どのような生化学反応や生理学反応が引き起こされるのかについては不明な点が多かった。また、甲状腺ホルモンが持つ学習能力の機能が、キンカチョウなどの就巢性の鳥の学習能力にも及ぶのかどうか不明であった。

鳥類は、哺乳類と並び高度な認知脳機能を有する動物である。本研究は、孵化直後の学習能力の賦与が、甲状腺ホルモンの脳内神経作用によるという発見に基づく。鳥類視覚学習回路の臨界期における機能的成熟機構とした本研究課題は、甲状腺ホルモンによる学習能力が如何なるメカニズムによってもたらされるのかを明らかにした点に学術的意義がある。高等哺乳類においても、生後の学習は重要であり、社会性剥奪などの環境に置かれた幼児は、後の認知機能の発達に障害が出ることが知られている。本研究は、ホルモンの作用によって失われた高度な認知機能が再び獲得可能になることを示唆しており、社会的な意義は大きいと考えられる。

## 2. 研究の目的

本研究では、『鳥類視覚学習回路の臨界期における機能的成熟機構』の解明を目的として、1、学習臨界期を決定する甲状腺ホルモン( $T_3$ )の細胞内シグナル伝達機構の解明 2、学習能力を賦与する神経回路の形態的および機能的成熟機構の解明 3、学習能力を賦与する分子機構とその生物学的意義の解明を目指す。これらの目的のために代表者独自の生化学的・分子生物学的・形態学的手法を利用しながら学習の習得能力と臨界期決定の全体像を神経回路と細胞内情報伝達という観点から解明する。また、甲状腺ホルモンが持つ学習能力の機能が、キンカチョウなどの就巢性の鳥の学習能力にも及ぶのかどうかを明らかにする。

## 3. 研究の方法

ニワトリヒナは、孵化日から4日目までのものを実験に応じて用いた。刷り込み実験、生物的運動への生得的選好実験、薬理学的実験、分子生物学的実験は、それぞれ論文中に記載した。

## 4. 研究成果

GABA-A 受容体と GABA-B 受容体の量比が、 $T_3$  による刷り込み臨界期の開始と終了にリンク

することを示した。まず定量的 PCR 反応とイムノプロットングによって、ニワトリヒナの脳内における GABA-A 受容体の発現が孵化後 1 日目から 5 日目まで徐々に増加するのに対し、GABA-B 受容体の発現は徐々に減少することを示した。そして、刷り込みに必要な脳領域である IMM での免疫染色の結果、神経細胞が GABA-A と GABA-B の両方の受容体を発現することを示した。次に GABA-A および GABA-B 受容体の役割を、さまざまなアゴニストおよびアンタゴニストを IMM に注入して調べた。その結果、GABA-B 受容体拮抗薬は、孵化後 1 日目の刷り込みを抑制し、そのアゴニストは、刷り込み臨界期を過ぎた孵化後 4 日目のヒナを T<sub>3</sub> の投与なしに刷り込み可能にした。この結果とは対照的に、GABA-A 受容体アゴニストは、孵化後 1 日目の刷り込みを抑制したが、そのアンタゴニストは孵化後 4 日目のヒナを T<sub>3</sub> の投与なしに刷り込み可能にした。さらに、GABA-A 受容体アゴニストと GABA-B 受容体アンタゴニストは両方とも単独で、刷り込み臨界期を過ぎた孵化後 4 日目のヒナに対して、T<sub>3</sub> 投与によって誘発される刷り込みを抑制した。これらのデータは、T<sub>3</sub> の下流で GABA-A 受容体は刷り込み臨界期の終了に関与する一方で、GABA-B 受容体は刷り込み臨界期を開始させることで刷り込み学習を促進することを示す。このように GABA-A および GABA-B 受容体の相反する役割が、刷り込み臨界期の誘導と終了を決定することを示唆した。

ムスカリン性アセチルコリン受容体が刷り込みに必要であることを示した。ニワトリヒナの脳領域 (IMM) は、刷り込みトレーニングの開始後に神経伝達物質の放出が増加する重要な脳領域の 1 つである。しかし神経伝達物質の中でも、刷り込みにおけるアセチルコリンの役割は不明のままである。哺乳類の脳のアセチルコリンは、新しい記憶をコード化する上で重要な役割を果たしている。ムスカリン性アセチルコリン受容体サブタイプ 1 (M1 受容体) とサブタイプ 3 (M3 受容体) は、海馬と皮質におけるメモリーエンコーディングに必要であることが示されている。我々は、刷り込みがムスカリン性アセチルコリン受容体 (mAChR) 拮抗薬スコポラミンを両側の IMM 領域に注入することによって損なわれるかどうかを調べた。すると、スコポラミンの注入により、テストでの刷り込みスコアが減少したが、トレーニング中の刷り込みオブジェクトへのアプローチ数には影響しなかった。また、イムノプロットングと免疫組織化学により、M3 受容体が IMM 領域で発現していることを明らかにした。これらのデータは、アセチルコリンが IMM 領域において、M3 受容体を介した記憶形成に関与していることを示唆する。スコポラミンを注入したニワトリヒナは、アルツハイマー病などの認知症の動物モデルとして役立つ可能性がある。

Wnt-2b が甲状腺ホルモンのシグナルを受け取る因子であることを示した。我々は、Wnt-2b mRNA の発現レベルが、4 日齢のニワトリヒナの T<sub>3</sub> 注入脳で増加していることを示した。そして IMHA (intermediate hyperpallium apicale) 領域における Wnt シグナル伝達を、薬理的に阻害することで、T<sub>3</sub> 注射後に見られる臨界期の回復がブロックされることを示した。また、組換え Wnt-2b タンパク質を IMHA に注入すると、T<sub>3</sub> を注入せずとも刷り込み臨界期が回復できることを示した。さらに刷り込み臨界期中の孵化後 1 日目での生理的な刷り込み学習においても、Wnt シグナリングが IMHA 領域を介した刷り込みに必要であることを示した。これらの結果は、T<sub>3</sub> の下流で働く Wnt シグナルによる細胞内情報伝達が、刷り込み学習に重要な役割を果たすことを示す。

哺乳類大脳皮質 5/6 層選択的遺伝子のニワトリホモログの遺伝子発現が、Arcopallium を中心とする脳領域であることを示した。鳥類の大脳には、哺乳類の新皮質に見られるような層状構造はない。運動出力ニューロンの神経接続の類似性に基づく 1 つの仮説は、大脳皮質 5/6 層の神経細胞と鳥類の Arcopallium の神経細胞の相同性である。我々は、*In situ* hybridization 法を用いて、5/6 層選択的遺伝子のニワトリホモログの遺伝子 (nuclear receptor subfamily 4 group A member 2 and connective tissue growth factor) の発現が、Arcopallium を中心とする脳領域であることを示した。これらの結果は、鳥類と哺乳類の外殻の構造的、機能的な類似点と相違点を進化的に考察する上での示唆を与える。

キンカチョウでは、甲状腺ホルモンの働きが巣立ちの頃に起こる歌学習にあることを示唆した。ニワトリなど離巢性の鳥において、甲状腺ホルモンの脳内の濃度変化は、孵化と密接に関連している。これまでに我々はニワトリヒナの脳内の  $T_3$  濃度のピークが、孵化時であることを示している。一方、キンカチョウなどの就巢性の鳥は、血中の甲状腺ホルモンのレベルが調べられており、孵化時にピークを持たず、その後発達に伴って徐々に上昇すると報告されている。しかし、脳内の甲状腺ホルモンのレベルがどのように変化するかは不明であった。我々は、ラジオイムノアッセイを用いてキンカチョウの血清中および脳内の甲状腺ホルモンレベルの変化を測定した。その結果、血清中では、孵化後甲状腺ホルモンのレベルは徐々に増加していた。脳内でも、血清中の濃度に呼応するように、孵化時に濃度ピークは存在せず、巣立ちの時期に最大となった。この結果は、キンカチョウなどの就巢性の鳥では、甲状腺ホルモンの働きが巣立ちの頃に起こる歌学習にあることを示唆する。

甲状腺ホルモンが、バイオロジカルモーション (BM) の選好性を強化することを示した。甲状腺ホルモン ( $T_3$ ) またはイオパノ酸 (IOP、甲状腺ホルモン変換酵素の選択的阻害剤) を実験に使用した。その結果、IOP を注入された孵化後 1 日のニワトリヒナは、BM テストと刷り込みテストの両方で、コントロールよりも有意に低いスコアを示した。孵化後 4 日のニワトリヒナに  $T_3$  を注入したニワトリは、BM スコアが対照よりも高いスコアを示した。この結果は、刷り込み学習が生物的運動への生得的選好に役割を果たすことを示す。

Dio2 (甲状腺ホルモン変換酵素、タイプ 2 ヨードチロニン脱ヨウ素酵素) の発現とバイオロジカルモーション (BM) の選好性がリンクしているかどうかを検討した。ニワトリヒナは回転する赤いブロックで訓練し、刷り込み (実験 1) と BM 選好性 (実験 2) についてテストした。また、行動および生理学的プロセスの時間経過を調べるために、終脳の Dio2 発現を 3 つのグループ間で比較した (ナイーブコントロールのニワトリヒナ、および短い (0.5 時間) または長い期間 (2 時間) の訓練を受けたニワトリヒナ)。その結果、実験 1 では、0.5 時間/対照グループよりも 2 時間グループでより高い Dio2 発現が見られたが、個々の刷り込みスコアとは相関していなかった。実験 2 では、有意な正の相関が、2 時間の訓練を受けたニワトリヒナにおける Dio2 発現と BM 選好性との間に現れた。したがって、 $T_3$  によるメモ

リプライミングは、BM 選好性とリンクすることで、人工のオブジェクト（レゴブロック）にさらされた場合でも、自然のオブジェクト（親）へに対する刷り込みと同様の効果を及ぼしていると考えられる。

刷り込み臨界期を開くホルモンとして同定した甲状腺ホルモン( $T_3$ )が作用する結果起こる生理学的変化を解析し、ニワトリ脳の IMM 領域から調製した急性スライスに対する  $T_3$  の効果を電場電位測定法によって調べることに成功した。その結果、 $T_3$  の投与によって P 波が増強されることがわかった。また、ホールセル記録を行い、IPSC(抑制性シナプス後電流)が  $T_3$  によって減少することを示唆した。この結果は、GABA-A 受容体を介した Cl<sup>-</sup>電流が  $T_3$  によって減弱されることを示す。安定した記録としてまだ検討する余地はあるが、以上の結果は、甲状腺ホルモン( $T_3$ )が引き起こす生理学的変化に GABA-A 受容体が関与することを示唆する。

## 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 4件）

1. 著者名 Fujita Toshiyuki, Aoki Naoya, Fujita Eiko, Matsushima Toshiya, Homma Koichi J., Yamaguchi Shinji	4. 巻 9
2. 論文標題 The chick pallium displays divergent expression patterns of chick orthologues of mammalian neocortical deep layer-specific genes	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 56960-56964
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-019-56960-4	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 Aoki Naoya, Fujita Toshiyuki, Mori Chihiro, Fujita Eiko, Yamaguchi Shinji, Matsushima Toshiya, Homma Koichi J.	4. 巻 379
2. 論文標題 Blockade of muscarinic acetylcholine receptor by scopolamine impairs the memory formation of filial imprinting in domestic chicks ( <i>Gallus Gallus domesticus</i> )	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Behavioural Brain Research	6. 最初と最後の頁 112291-112291
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.bbr.2019.112291	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 Aoki Naoya, Yamaguchi Shinji, Fujita Toshiyuki, Mori Chihiro, Fujita Eiko, Matsushima Toshiya, Homma Koichi J.	4. 巻 9
2. 論文標題 GABA-A and GABA-B Receptors in Filial Imprinting Linked With Opening and Closing of the Sensitive Period in Domestic Chicks ( <i>Gallus gallus domesticus</i> )	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Frontiers in Physiology	6. 最初と最後の頁 1837
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fphys.2018.01837	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 Miura Momoko, Aoki Naoya, Yamaguchi Shinji, Homma Koichi J., Matsushima Toshiya	4. 巻 9
2. 論文標題 Thyroid Hormone Sensitizes the Imprinting-Associated Induction of Biological Motion Preference in Domestic Chicks	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Frontiers in Physiology	6. 最初と最後の頁 0.0174
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fphys.2018.01740	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 Yamaguchi Shinji, Aoki Naoya, Matsushima Toshiya, Homma Koichi J.	4. 巻 102
2. 論文標題 Wnt-2b in the intermediate hyperpallium apicale of the telencephalon is critical for the thyroid hormone-mediated opening of the sensitive period for filial imprinting in domestic chicks ( <i>Gallus gallus domesticus</i> )	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Hormones and Behavior	6. 最初と最後の頁 120-128
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.yhbeh.2018.05.011	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 Takemura Yuri, Yamaguchi Shinji, Aoki Naoya, Miura Momoko, Homma Koichi J., Matsushima Toshiya	4. 巻 349
2. 論文標題 Gene expression of Dio2 (thyroid hormone converting enzyme) in telencephalon is linked with predisposed biological motion preference in domestic chicks	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Behavioural Brain Research	6. 最初と最後の頁 25-30
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbr.2018.04.039	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 Yamaguchi Shinji, Hayase Shin, Aoki Naoya, Takehara Akihiko, Ishigohoka Jun, Matsushima Toshiya, Wada Kazuhiro, Homma Koichi J.	4. 巻 12
2. 論文標題 Sex Differences in Brain Thyroid Hormone Levels during Early Post-Hatching Development in Zebra Finch ( <i>Taeniopygia guttata</i> )	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 169643
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0169643	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 6件 / うち国際学会 6件)

1. 発表者名 Homma, K. J.
2. 発表標題 Imprinting behavior as a model for memory formation and early learning in chicks.
3. 学会等名 27th Conference of the Federation of Asian and Oceanian Biochemists and Molecular Biologists (FAOBMB), Kuala Lumpur, Malaysia, August 19-22 (2019) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Homma, K. J.
2. 発表標題 Imprinting as a primer for cognitive flexibility in newborn chick.
3. 学会等名 CogEvo 2019, Roverto Workshop on Cognition and Evolution, Rovereto, Italy, July 10-12 (2019) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Homma, K. J.
2. 発表標題 Imprinting primes learning :thyroid hormone is the determining factor for the critical period.
3. 学会等名 The 6th International Symposium on Bioimaging & The 28th Annual Meeting of the Bioimaging Society , September 21-23 (2019) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 本間光一、青木直哉、山口真二、藤田俊之、藤田永子
2. 発表標題 特別講演:甲状腺ホルモンによって賦与されるニワトリヒナの早期学習能力
3. 学会等名 第43回 鳥類内分泌研究会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 青木直哉、藤田俊之、藤田永子、山口真二、本間光一
2. 発表標題 甲状腺ホルモンは課題転換での柔軟性を向上させる
3. 学会等名 第43回 鳥類内分泌研究会
4. 発表年 2019年



1. 発表者名 青木直哉、藤田俊之、山口真二、本間光一
2. 発表標題 ニワトリヒナの巢外套尾側部は刻印付けの想起に必要である The nidopallium dorsocaudale responsible for the recall of imprinting memory has neural connections from the intermediate medial mesopallium in chick brain.
3. 学会等名 第42回日本神経科学大会 (Neuro2019)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 本間光一、青木直哉、山口真二、藤田俊之、藤田永子
2. 発表標題 鳥類の高次機能学習をモデルにした生後の知性発達メカニズムの解明
3. 学会等名 第 31 回 日本行動神経内分泌研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 青木直哉、藤田俊之、藤田永子、山口真二、本間光一
2. 発表標題 ニワトリヒナの大脳巢外套尾側部は刻印付け記憶の保持に関わる
3. 学会等名 日本動物学会第90回大阪大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 藤田俊之、青木直哉、藤田永子、本間光一、山口真二
2. 発表標題 ニワトリ終脳における、哺乳類の大脳新皮質深層選択的遺伝子オルソログの発現解析
3. 学会等名 日本動物学会第90回大阪大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Aoki, N., Yamaguchi, S., Homma, K. J.
2. 発表標題 Behavioral flexibility in task-switching was enhanced by imprinting and thyroid hormone in chicks
3. 学会等名 9th International Congress of Neuroendocrinology 2018 (ICN 2018) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 山口 真二、藤田 俊之、青木 直哉、藤田 永子、本間 光一
2. 発表標題 Wnt-2b は、甲状腺ホルモンの下流で働くニワトリヒナの刻印付け臨界期の開始因子である
3. 学会等名 第29回日本行動神経内分泌研究会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 青木 直哉、山口 真二、本間 光一
2. 発表標題 鳥類刻印付けでは、GABA-A受容体とGABA-B受容体が相反する役割を担うことにより成否を決める
3. 学会等名 日本動物学会 第89回札幌大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 本間 光一
2. 発表標題 甲状腺ホルモンによって賦与される鳥類の早期学習能力 (メモリープライミング)
3. 学会等名 第45回日本神経内分泌学会学術集会 (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 藤田 俊之、青木 直哉、藤田 永子、本間 光一、山口 真二
2. 発表標題 ニワトリNR4A2は、哺乳類大脳新皮質 V, VI 層と機能的な相同領域に発現する
3. 学会等名 日本動物学会関東支部第71回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 青木 直哉、藤田 俊之、藤田 永子、山口 真二、本間 光一
2. 発表標題 鳥類刻印付けでは相反する役割を担GABA-A受容体とGABA-B受容体の量的バランスによって成否が決まる
3. 学会等名 日本動物学会関東支部第71回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Koichi Homma
2. 発表標題 Thyroid hormone to start the sensitive period of imprinting behavior in chicks
3. 学会等名 21st Annual meeting of the Society for Behavioral Neuroendocrinology(SBN) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Yamaguchi, S., Aoki, N., Homma, K. J.
2. 発表標題 Thyroid hormone-mediated actin dynamics regulate the reopening of the sensitive period of filial imprinting in chicks
3. 学会等名 Society for Neuroscience, 47th Annual Meeting (Washington, D.C., USA) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 本間 光一
2. 発表標題 学習の能力と時期を決定する甲状腺ホルモンの非遺伝子的作用
3. 学会等名 第27回行動神経内分泌研究会（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 青木 直哉、武原 顕彦、山口 真二、本間 光一
2. 発表標題 課題転換学習における甲状腺ホルモンの学習促進効果は学習経験に依存するLearning-experience dependent facilitation mediated by thyroid hormone in task switching paradigm in domestic chicks
3. 学会等名 第40回日本神経科学学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 山口 真二，青木 直哉，松島 俊也，本間 光一
2. 発表標題 甲状腺ホルモンはアクチン ダイナミクスを制御し、閉じた刷り込み臨界期を開く
3. 学会等名 日本動物学会 第88回富山大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 青木 直哉，山口 真二，武原 顕彦，松島 俊也，本間 光一
2. 発表標題 刷り込みの課題転換学習 に対する促進効果
3. 学会等名 日本動物学会 第88回富山大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 山口 真二、青木 直哉、本間 光一
2. 発表標題 Wnt-2b は、鳥類の刷り込み臨界期を開くために必要である
3. 学会等名 日本動物学会 関東支部第70回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 青木直哉、山口真二、本間光一
2. 発表標題 鳥類において甲状腺ホルモンは課題転換学習を促進する
3. 学会等名 日本動物学会 関東支部第70回大会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔出願〕 計1件

産業財産権の名称 職務発明： 孵化後のニワトリヒナの学習特性を利用した学習能力向上薬のスクリーニング方法 明細書名： 孵化後の鳥類ヒナの学習特性を利用した認知機能向上薬のスクリーニング方法	発明者 本間 光一	権利者 同左
産業財産権の種類、番号 特許、特願2019-115147	出願年 2019年	国内・外国の別 国内

〔取得〕 計0件

〔その他〕

帝京大学薬学部ホームページ <a href="http://www.pharm.teikyo-u.ac.jp/">http://www.pharm.teikyo-u.ac.jp/</a> 帝京大学教員情報 <a href="https://www.e-campus.gr.jp/staffinfo/public/staff/detail/450/16">https://www.e-campus.gr.jp/staffinfo/public/staff/detail/450/16</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