

令和 3 年 6 月 17 日現在

機関番号：21601

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18H02545

研究課題名(和文) 領野・入力特異的な皮質線条体経路を介する行動制御の神経回路メカニズム

研究課題名(英文) Neural circuit mechanisms underlying behavioral control through corticostriatal pathways in an area- and input-specific manner

研究代表者

小林 和人 (Kobayashi, Kazuto)

福島県立医科大学・医学部・教授

研究者番号：90211903

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 11,400,000円

研究成果の概要(和文)：本研究課題では、運動野と聴覚野に由来する経路に着目して行動制御におけるそれぞれの神経路の機能の解明に取り組んだ。神経路標的および化学遺伝学により一次運動野(M1)皮質線条体ニューロンが習慣行動の形成に重要なことを見出した。M1のPT型ニューロンの選択的除去により習慣行動に緩和な低下が認められ、IT型については現在、その役割について解析を進めている。小動物PETおよび多点電気生理実験により、聴覚弁別学習に後部腹側線条体(pVLS)が関与することを見出した。pVLSへは二次聴覚野と島皮質から主要な投射があった。今後、聴覚弁別における皮質入力役割の解析を行う計画である。

研究成果の学術的意義や社会的意義

大脳皮質と基底核を結ぶネットワークは、学習の獲得、実行、行動切り替えなどさまざまな行動制御に関わることが知られているが、それぞれの皮質領野から線条体に入力する経路の役割や異なる投射特性を持つIT型・PT型ニューロンの機能の相違についてはほとんど研究が進んでいない。これらの多様な特性を持つ皮質線条体ニューロンの機能を明らかにすることは学術的な意義が深い。また、皮質線条体路の異常は、統合失調症、注意多動性障害、依存などの精神疾患の病態と深く関連することから、これらの経路の生理機能の理解は精神疾患の病態解明や治療法の開発に繋がる可能性がある。

研究成果の概要(英文)：In this project, we aim to analyze the behavioral functions of corticostriatal neurons, focusing on the projections arising from the motor cortex and auditory cortex. Selective neural pathway targeting and chemogenetic suppression indicated the importance of M1 corticostriatal neurons in the formation of habitual behavior. Selective elimination of PT type neurons appeared to reduce the habit formation, and the analysis of the effect of IT type ablation is in progress. In addition, 18FDG-PET and electrophysiological recording experiments showed the increased brain activity in the posterior ventrolateral striatum (pVLS) during the late phase of auditory discrimination. Retrograde axonal tracing from this region indicated dense innervation from the secondary auditory cortex and insular cortex to the pVLS. The behavioral and physiological roles of these corticostriatal neurons will be clarified in the future.

研究分野：分子神経生物学

キーワード：経路選択的操作 細胞標的 化学遺伝学 化学遺伝学 オペラント学習

1. 研究開始当初の背景

動物は、さまざまな環境要因に対して適切な行動を選択し、実行するとともに、その変化に応答して自らの行動を柔軟に切り替える。このような環境変化に対する適応は、脳の持つ本質的な役割である。行動の選択や切り替えには、さまざまな脳領域が関与するが、特に、大脳皮質 基底核 視床を連関するループ回路は重要な役割を担っている。この皮質基底核ループは、機能の異なる多くの大脳皮質領野を含み、それぞれの領野から線条体の異なる領域に投射する複雑なネットワークを形成する。たとえば、前頭前皮質 (PFC)、眼窩前頭皮質 (OFC)、2次運動野(M2)のニューロンは背内側線条体 (dorsomedial striatum; DMS)に、1次運動野(M1)や体性感覚野のニューロンは背外側線条体(dorsolateralstriatum; DLS)に投射する。また、視覚野ニューロンはDMSに、聴覚野ニューロンは、尾側の線条体を介した連絡を形成する。環境変化へ柔軟に適応する脳機能の全容を解明するためには、皮質基底核ループを構成し、それぞれに領野から入力する皮質線条体路の機能を明らかにすることが重要な課題になっている。

また、皮質線条体の投射路を形成するニューロンは、上記のような領野特異的な特徴的な分布を示すばかりでなく、その入力パターンから、同側の脊髄や脳幹まで投射する pyramidal tract (PT)タイプと両側の線条体へ投射する intratelencephalic (IT)タイプの2種類に大別される。皮質線条体系は、これまで行動制御のさまざまな局面において重要な役割を持つだろうと推定はされているものの、上記のように非常に複雑な投射・入力パターンを持つことから、個々の入力経路が行動制御にどのような役割を持つかについてはほとんど研究が進んでいないのが現状である。

我々の研究グループでは、これまで、特定神経回路の遺伝学的操作技術を開発し、大脳皮質 基底核 視床を連関する神経ネットワークに応用して、行動制御や切り替えに関わる神経細胞種や神経路の役割を明らかにしてきた。我々の独自の技術を発展させ、皮質線条体路に応用することによって、これまで解析の方法がなかった、この経路の行動生理機能に関する研究を行うことが可能となる。本研究課題では、領野特異的な投射を持ち、異なる入力特性を示す皮質線条体ニューロンタイプの行動制御における役割を明らかにし、それぞれの経路が神経回路を調節して行動制御に結び付けるメカニズムの解明に取り組むこととした。

2. 研究の目的

本研究課題では、皮質線条体ニューロンの代表として、特に、一次運動野(M1)と二次運動野(M2)に由来する経路、および、聴覚野に由来する経路に着目して行動制御におけるそれぞれの神経路の機能に焦点をあてた。第一に、M1 と M2 に由来する皮質線条体路の目標達成行動と習慣行動における役割を解析する。動物は、訓練を開始する際に、報酬と結びつく動作を選択する目標達成型行動を学習するが、訓練を繰り返すことによって、その行動は報酬に依存しない習慣行動へと変化することが知られている。我々は、独自に開発した高頻度逆行性遺伝子導入を示すウィルスベクター (NeuRet) を用いて、M1 あるいは M2 に由来する皮質線条体路の選択的な除去を誘導し、さまざまな行動課題における役割をスクリーニングした結果、M1 経路はレバー押しに関する習慣行動の形成に、M2 経路は動機づけ行動に必須の役割を持つことを見出した。これまで DLS

は習慣行動に重要なことが知られていたが、M1 線条体路がこの情報を媒介することが明らかとなり、目標達成型から習慣行動へ機能をスイッチさせる重要な経路である可能性が示唆された。本研究では、この発見を基軸に、M1/M2 線条体路の機能について、化学遺伝学的手法を用いた時期特異的な役割を解析するとともに、IT 型と PT 型のニューロンのそれぞれの役割について検討を試みる。第二に、聴覚野に由来する皮質線条体路の感覚刺激に応答した弁別行動における役割の研究を行う。動物は、感覚刺激の相違に依存して、報酬と関連する動作を選択する。聴覚野線条体路の刺激弁別課題の獲得・実行における機能については、これまで研究が進んでいない。これらの経路がどのプロセスにどのように関わるかを明らかにすることは弁別行動の神経基盤の理解において必須の課題である。本研究では、PET を用いた聴覚弁別課題の学習において活動変化を示す線条体領域を探索し、その領域へ入力する経路を分析することによって、聴覚野線条体路の機能が弁別学習のプロセスにおいて果たす役割の解明に取り組む。

3. 研究の方法

化学遺伝学的抑制：皮質線条体神経路を選択的に遺伝子標識するため、Cre 組換え酵素を搭載する逆行性 (NeuRet) ベクターを両側の線条体に注入した (0.5 μ L/site, 8 sites)。3 週後、Cre 依存的に hM4Di あるいは GluCl α,β を発現する AAV ベクターを両側の皮質運動野に注入した (0.5 μ L/site, 8 sites)。CNO (5mg/kg) は行動試験の 30 分前に、IVM (10mg/kg) は 24 時間前に腹腔内投与して行動試験を実施した。

レバー押し行動解析：マウスのレバー押しを用いた行動の習慣化形成のための行動試験は、実験装置への馴化および単一レバー押し課題 (FR1) (5 日)、変動時隔強化スケジュール (VI30, VI60) (6 日)、devaluation 課題 (2 日) の順に実施した。レバーを押すことで報酬を獲得するための目的達成行動が、VI30 および VI60 を通して習慣化されることによってレバーを押しても報酬が与えられない devaluation 課題に移行してもレバーを押し続けることから習慣化形成を評価した。

聴覚弁別課題：ラットを用いて音情報をもとに適切な運動を実施する音弁別課題を行った。学習実験は、実験装置への順化 (3 日間)、単一レバー押し課題 (4 日間)、音弁別学習課題 (14 日間) の順にて実施した。聴覚弁別課題は、2 種 (2 kHz と 10 kHz) の音刺激のうち 1 つを呈示し、3 秒後に 2 つのレバーが室内に同時に挿入された。音刺激とレバーの間の組み合わせを学習し、レバー押し後、正解した場合には水報酬が呈示され、不正解した場合にはトライアルが即座に終了した。トライアルは 1 日 180 回行った。

PET 解析：聴覚弁別課題と小動物脳機能イメージング法 (18 F-FDG-PET) を組み合わせた実験系を確立し、学習中の神経活動状態を推定するために、全脳の糖代謝の変化について調べた。 18 F-FDG-PET による脳神経活動の測定は、学習前、および学習中に合計 4 回行った。具体的な測定方法としては、行動実験課題の開始直前にラット尾静脈より FDG を注入し、即座に行動課題を開始する。課題は 30 分間行われ、終了後にラットは一度ホームケージへ戻される。PET による計測は、FDG 注入から 50 分後にイソフルラン麻酔下において 30 分間行う。ここで得られたデータは、画像ソフト (P-MODE) により処理を行った後、脳機能統計解析ツール (SPM) を用いて統計処理を行う。

多点電気生理解析：神経活動記録は、多点同時記録システム (シリコンプローブ電極) を用いて実施した。神経電極およびマイクロドライブのラット頭部への設置は、単一レバー押し行動の獲得後に行った。神経電極は全てのラットで左半球の線条体前部に設置した。

手術後、ラットは5-7日間の回復期を経た後に、聴覚弁別課題のトレーニングを開始した。一次解析では、実験で得られたデータのオフラインの自動スパイク・クラスタリングソフトおよびマニュアルソーティングにより、スパイク情報のみを抽出した。この情報をもとに、行動課題中のイベントに反応して神経活動が変化するニューロンを同定し2次解析を実施した。その結果、これまでの研究にて、行動学的に異なる機能に關与することを明らかにしてきた2つの線条体領域では、課題中の意思決定段階において異なる情報が処理されていることが明かとなった。

軸索トレーシング：ラットの aDLS に CTb-Alexa488 (1.0 mg/mL, 0.3 μ L/site) を、pVLS に CTb-Alexa555 (1.0 mg/mL, 0.3 μ L/site) の注入を片側性に施した。注入座標は、aDLS 群では AP 1.5 mm, ML 3.8 mm, DV 3.0 mm に、pVLS 群では AP -1.3 mm, ML 5.4 mm, DV 5.6 mm であった。注入手術から2週間後、10%中性緩衝ホルマリンにて灌流固定した。固定液に一晩浸漬した後、10、20 および 30%スクロース含 PB にて洗浄し、-80 °C にて凍結した。凍結された脳は 30 μ m の厚さで薄切し、蛍光顕微鏡 (KEYENCE 社製 BZ-X700) を用いて標識シグナルを観察した。

4. 研究成果

M1/M2 線条体経路の機能を化学遺伝学的手法により解析するために、M1 経路特異的な抑制性受容体 hM4Di の発現誘導を目的に、線条体に NeuRet-Cre ベクターを注入し、M1 に Cre-loxP 依存性に hM4Di を発現する AAV ベクターを注入した。皮質スライスを用いた電気生理実験において、hM4Di を発現するニューロンの活動は、CNO の処理により顕著に減弱することを確認した。M1 線条体路に hM4Di を発現するマウスの腹腔内に CNO を投与したところ、レバー押し行動の習慣行動形成に顕著な影響を及ぼさなかった。代謝型受容体の機能はアゴニストの繰り返し投与によって脱感作することが知られており、慢性実験において顕著な結果が得られない可能性が示唆された。次に、イオン透過型チャネル GluCl α , β 受容体を用いた化学遺伝学的抑制を行った。上記と同様に、Cre-loxP 系を応用して、M1 線条体路に GluCl α , β 受容体を発現させた。皮質スライスを用いた電気生理実験において、GluCl α , β 受容体を発現するニューロンの活動は、IVM 処理により顕著に抑制されることを確認した。さらに、このマウスに IVM を投与することによって、習慣行動形成が減弱することを見出した。経路除去に比較してイベルメクチンによる活動抑制の行動への影響の程度は小さいものの、M1 線条体路の機能抑制は、習慣行動形成に促進性に働いている結果を支持するものであった。また、M2 経路特異的な除去実験の再現性を確認した結果、本経路は目標達成型行動のおよび習慣行動の形成に關与しないことが示唆され、これについてもイオン透過型受容体を用いた化学遺伝学的抑制実験により確認された。

次に、皮質線条体にニューロンには IT 型 (同側および反対側の線条体に投射する) と PT 型 (同側性に線条体に加え、脳幹や脊髄に投射する) の2種類が知られている。これらの2種類のいずれの型が習慣行動形成に關与するかを確認する実験を行った。PT 型については、脳幹に NeuRet ベクターを注入し、皮質にイムノトキシンを投与することによりこのニューロン型の選択的除去を誘導した。この処理により、習慣行動に緩和な低下が認められた。IT 型については、このニューロン型に Cre を発現することの知られている Tlx1-Cre マウスを導入し、緑膿菌菌体外毒素触媒ドメインである PE38 を発現するレンチウイルスベクター系を用いて、M1 線条体ニューロンの選択的な除去

を試みることにした。現在、このシステムを確立中であり、その除去の効果について解析を進めている。本システムの利用により、IT 型ニューロンの習慣行動形成における役割を解析し、PT 型ニューロンの場合の結果と比較し、両者の行動制御における機能を明らかにする計画である。

我々は、小動物用 PET を用いた解析から、聴覚弁別学習の獲得の前期には前部背外側線条体(aDLS)が活動亢進を示し、その後期には、後部腹外側線条体(pVLS)が活動亢進を示すことを見出した。それぞれの領域をイボテン酸により破壊すること、さらに、ムシモールによる薬理的阻害実験の結果から、2つの線条体領域はそれぞれの学習時期にその進行に必須の機能を持つことを見出した。また、in vivo 電気生理学による解析によって、aDLS と pVLS は学習の獲得過程で特徴的な神経活動を示すことを明らかにした。これらの線条体領域に入力する皮質領域を軸索トレーシングによって解析した。その結果、特に、pVLS に逆行性トレーサーを注入することにより二次聴覚野が島皮質とともに強く標識されることが明らかとなった。今後、聴覚弁別の獲得における二次聴覚野から pVLS に投射する経路について、その役割や神経活動の解析を行う。その機能を確認した後に、この領域における IT 型と PT 型ニューロンの機能の相違について解析する予定である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計9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 3件）

1. 著者名 Brebner Leonie S., Ziminski Joseph J., Margetts-Smith Gabriella, Sieburg Meike C., Reeve Hayley M., Nowotny Thomas, Hirrlinger Johannes, Heintz Tristan G., Lagnado Leon, Kato Shigeki, Kobayashi Kazuto, Ramsey Leslie A., Hall Catherine N., Crombag Hans S., Koya Eisuke	4. 巻 40
2. 論文標題 The Emergence of a Stable Neuronal Ensemble from a Wider Pool of Activated Neurons in the Dorsal Medial Prefrontal Cortex during Appetitive Learning in Mice	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The Journal of Neuroscience	6. 最初と最後の頁 395 ~ 410
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1523/JNEUROSCI.1496-19.2019	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 該当する
1. 著者名 Miyamoto Hiroyuki, Tatsukawa Tetsuya, Shimohata Atsushi, Yamagata Tetsushi, Suzuki Toshimitsu, Amano Kenji, Mazaki Emi, Raveau Matthieu, Ogiwara Ikuo, Oba-Asaka Atsuko, Hensch Takao K., Itohara Shigeyoshi, Sakimura Kenji, Kobayashi Kenta, Kobayashi Kazuto, Yamakawa Kazuhiro	4. 巻 10
2. 論文標題 Impaired cortico-striatal excitatory transmission triggers epilepsy	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 1917
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-019-09954-9	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 Okada Kana, Nishizawa Kayo, Setogawa Susumu, Hashimoto Kouichi, Kobayashi Kazuto	4. 巻 47
2. 論文標題 Task-dependent function of striatal cholinergic interneurons in behavioural flexibility	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 European Journal of Neuroscience	6. 最初と最後の頁 1174 ~ 1183
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ejn.13768	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 Kazuki Tainaka, Tatsuya C. Murakami, Etsuo A. Susaki, Chika Shimizu, Rie Saito, Kei Takahashi, Akiko Hayashi-Takagi, Hiroshi Sekiya, Yasunobu Arima, Satoshi Nojima, Masako Ikemura, Tetsuo Ushiku, Yoshihiro Shimizu, Masaaki Murakami, Kenji F. Tanaka, Masamitsu Iino, Haruo Kasai, Toshikuni Sasaoka et al	4. 巻 24
2. 論文標題 Chemical Landscape for Tissue Clearing Based on Hydrophilic Reagents	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Cell Reports	6. 最初と最後の頁 2196 ~ 2210.e9
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.celrep.2018.07.056	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 Nonomura Satoshi, Nishizawa Kayo, Sakai Yutaka, Kawaguchi Yasuo, Kato Shigeki, Uchigashima Motokazu, Watanabe Masahiko, Yamanaka Ko, Enomoto Kazuki, Chiken Satomi, Sano Hiromi, Soma Shogo, Yoshida Junichi, Samejima Kazuyuki, Ogawa Masaaki, Kobayashi Kazuto, Nambu Atsushi, Isomura Yoshikazu, Kimura Minoru	4. 巻 99
2. 論文標題 Monitoring and Updating of Action Selection for Goal-Directed Behavior through the Striatal Direct and Indirect Pathways	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Neuron	6. 最初と最後の頁 1302 ~ 1314.e5
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.neuron.2018.08.002	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 Sakayori Nobuyuki, Kato Shigeki, Sugawara Masateru, Setogawa Susumu, Fukushima Hotaka, Ishikawa Rie, Kida Satoshi, Kobayashi Kazuto	4. 巻 12
2. 論文標題 Motor skills mediated through cerebellothalamic tracts projecting to the central lateral nucleus	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Molecular Brain	6. 最初と最後の頁 13
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s13041-019-0431-x	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 Brebner Leonie S., Ziminski Joseph J., Margetts-Smith Gabriella, Sieburg Meike C., Reeve Hayley M., Nowotny Thomas, Hirrlinger Johannes, Heintz Tristan G., Lagnado Leon, Kato Shigeki, Kobayashi Kazuto, Ramsey Leslie A., Hall Catherine N., Crombag Hans S., Koya Eisuke	4. 巻 40
2. 論文標題 The Emergence of a Stable Neuronal Ensemble from a Wider Pool of Activated Neurons in the Dorsal Medial Prefrontal Cortex during Appetitive Learning in Mice	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The Journal of Neuroscience	6. 最初と最後の頁 395 ~ 410
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1523/JNEUROSCI.1496-19.2019	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 該当する

1. 著者名 Miyamoto Hiroyuki, Tatsukawa Tetsuya, Shimohata Atsushi, Yamagata Tetsushi, Suzuki Toshimitsu, Amano Kenji, Mazaki Emi, Raveau Matthieu, Ogiwara Ikuo, Oba-Asaka Atsuko, Hensch Takao K., Itohara Shigeyoshi, Sakimura Kenji, Kobayashi Kenta, Kobayashi Kazuto, Yamakawa Kazuhiro	4. 巻 10
2. 論文標題 Impaired cortico-striatal excitatory transmission triggers epilepsy	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 108854
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-019-09954-9	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 Kato Shigeki, Kobayashi Kazuto	4. 巻 344
2. 論文標題 Pseudotyped lentiviral vectors for tract-targeting and application for the functional control of selective neural circuits	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Neuroscience Methods	6. 最初と最後の頁 108854 ~ 108854
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jneumeth.2020.108854	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9件 (うち招待講演 2件 / うち国際学会 1件)

1. 発表者名 Kazuto Kobayashi
2. 発表標題 Thalamostriatal system controlling learning and behavioral flexibility
3. 学会等名 28th International Conference on Neuroscience and Neurochemistry (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Susumu Setogawa, Takashi Okauchi, Di Hu, Nobuyuki Sakayori, Mika Shigeta, Keigo Hikishima, Hiroataka Onoe, Yilong Cui, Kazuto Kobayashi
2. 発表標題 Different function of striatal sub-regions during acquisition of the auditory discrimination task
3. 学会等名 42nd Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Shigeki Kato, Masateru Sugawara, Kazuto Kobayashi
2. 発表標題 Behavioral regulation through molecular genetic manipulation of selective neural circuit
3. 学会等名 42nd Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Shigeki Kato, Kazuto Kobayashi
2. 発表標題 Behavioral selection and switching flexibility regulated by thalamostriatal circuit
3. 学会等名 The 41st Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Satoshi Nonomura, Shigeki Kato, Yoshio Iguchi, Kayo Nishizawa, Yutaka Sakai, Yasuo Kawaguchi, Atsushi Nambu, Masahiko Watanabe, Kazuto Kobayashi, Yoshikazu Isomura, Minoru Kimura
2. 発表標題 Identification of indirect pathway neurons and dopaminergic innervation in the rat dorsomedial striatum
3. 学会等名 The 41st Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 小林 和人
2. 発表標題 神経回路の遺伝子操作による動物モデル研究
3. 学会等名 第29回東北動物実験研究会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 瀬戸川将、小林和人
2. 発表標題 認知運動スキルの獲得を支える大脳基底核の神経回路シフト
3. 学会等名 第75回日本体力医学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Iguchi, Y., Hikishima, K., & Kobayashi, K.
2. 発表標題 The individual history of reward learning and stress responsibility: resilience induced by contingency learning between action and reward.
3. 学会等名 The 43rd Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Fukuda, M., Odagawa, M., Oishi, Y., Matsubara, C., Kato, S., Kobayashi, K., Watanabe, K., Murayama, M.
2. 発表標題 Role of parietal cortex in the perception of movement
3. 学会等名 The 43rd Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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
研究分担者	西澤 佳代 (Nishizawa Kayo) (30644108)	福島県立医科大学・医学部・助教 (21601)	
研究分担者	瀬戸川 将 (Setogawa Susumu) (30760508)	福島県立医科大学・医学部・博士研究員 (21601)	
研究分担者	加藤 成樹 (Kato Shigeki) (90443879)	福島県立医科大学・医学部・准教授 (21601)	

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			
英国	Sussex University			