

令和 5 年 5 月 16 日現在

機関番号：14401

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2020～2022

課題番号：20H03414

研究課題名（和文）単一ニューロンレベル解析による大脳皮質頭葉間回路網研究の新展開

研究課題名（英文）Studies on development and function of the long association projection of the neocortex at single neuron resolution

研究代表者

佐藤 真 (Sato, Makoto)

大阪大学・大学院連合小児発達学研究科・教授

研究者番号：10222019

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 13,600,000円

研究成果の概要（和文）：大脳皮質の機能領野間での情報伝達は高次皮質機能に重要であるが、領野間回路の形成過程や形成機構は不明であった。我々は、マウスを用いて大脳皮質6層構造の中で2/3層と5a層に分布するplxd1発現ニューロンの軸索投射の様子を単一ニューロンレベルで解析し、領野間の連合性投射が、先行する大脳半球間の交連性投射から出芽する軸索側枝のうちの本1本であることを見出した。さらに、この投射について、投射先の同定、さらに投射をいくつかのサブグループに分けての研究を可能とするプロモータの同定をすすめた。投射先の細胞の標識、候補となるプロモータの同定には成功した。さらにそれら投射を決め得る分子を同定した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、独自に構築した大脳皮質領野間回路を単一ニューロンレベルで選択的に可視化する系を用いて、領野間の回路の形成過程ならびに回路網を明らかにした。領野間回路は軸索側枝によるものであることから、その形成機構の解明は、複数領域への投射による脳内の並列回路の形成機構の意義を見直すことにつながり、大脳皮質の回路の基本的構築として複数領域の同時制御が有用であることを提唱したい。自閉スペクトラム症にみられる運動機能の低下が1次体性感覚野と1次運動野の直接的な神経連絡の乱れと関連することが知られており、連合性回路の形成機構の解明により、その病態理解につながる可能性がある。

研究成果の概要（英文）：Information transmission between functional areas of the cerebral cortex is important for higher cortical function, but the formation process and formation mechanism of inter-areal circuits have not been elucidated well. Using mice, we analyzed the axonal projection of plxd1-expressing neurons distributed in layers 2/3 and 5a in the 6-layer structure of the cerebral cortex at the single-neuron level. We found that such ipsilateral inter-areal circuits were formed as axonal collaterals sprouting from the preceding interhemispheric commissural projections. Furthermore, for this projection, we identified the target of the projection and the identification of the promoter that would enable us to study the projection by dividing it into several subgroups. We succeeded in labeling target cells and identifying candidate promoters. Furthermore, we identified molecules that could determine these projections.

研究分野：解剖学

キーワード：神経科学 解剖学 脳・神経 大脳皮質 神経回路

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

本研究の学術的背景、研究課題の核心をなす学術的「問い」

本研究の学術的「問い」は「知的活動を構成する基盤の一つである大脳皮質内情報統合から出力を生む仕組み（神経回路網）とその発達を担う仕組みはどのようなものか」。

(学術的背景) 脳は、外界からのモダリティの異なる多様な情報を脳の内在情報(例えば記憶など)とも統合し計算する。そして新たな情報とし、新たに脳内に留め、もしくは外界へと出力する。異なる知覚情報、例えば体性感覚や視覚情報、聴覚情報を統合する過程、さらには付随する感情と統合する過程や、その感情を記憶し、最終的に運動として出力する過程がここには含まれる。知能や創造性には、さまざまな情報の統合から新たな情報が得られる一連の働きが重要であろう。神秘的とも思える脳であるが、これらの過程を担う実際の神経回路構造や働きは十分には明らかとなっていない。

同側の異なる機能が局在する大脳皮質頭葉間を結ぶ長連合線維は、異なる情報の統合を担う重要な神経回路と考えられる。しかしながら、異なる頭葉間を結ぶため長連合線維を構成する軸索は脳内を長く走る。そのため、その軸索投射は、3次元的にも大きな構造となる。一方で、大脳皮質内には多種多様の神経細胞が混在し、起始細胞、標的細胞の同定は容易ではない。それ故、その重要性にもかかわらず、大脳皮質長連合線維は研究対象としては敬遠されがちであった。トレーサー法を用いて神経回路の起点と終点をマクロ的に追うことはできても、個別の細胞をもとにした、いわゆる神経回路網については、今後の解明を待つところが大きい。

一方で、脳イメージング法、特に生体の脳内で束となって伸びる軸索(軸索束)を可視化できるDTI(diffusion tensor imaging)法は近年大きく進展した。軸索束をマクロ的に可視化できるDTI法により、長連合線維を含む、ヒト脳内での軸索束走行については多くの報告がなされている。さらに、精神神経疾患の患者脳を調べ、疾病と長連合線維の変化(例えば上縦束の太さの変化)との関連性も検討・報告されている(右図)。今後は、精神神経疾患により変化を示す神経回路が同定され、そのデータに基づいた診断、病態評価、治療への展開が求められる。しかし異なる神経回路に属する軸索の集合である軸索束全体をひとまとまりで観察する現在のDTI法では、含まれる個々の神経回路まで踏み込んだ検討はできない。それ故、長連合線維束に含まれる個別の神経回路の同定や機能解明、疾患と関連する神経回路について、その検討はいまだ十分ではない。

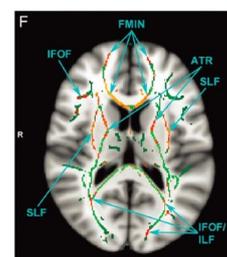
上記を鑑み、我々は、「個々のニューロンを単位とした神経回路網解析」が必要ではないかと考えるようになった。

世界的にも「個々のニューロンを単位とした解析」の必要性はしばしば叫ばれてきた(Ryan J. Kast and Pat Levitt, *Prog. Neurobiol.* 175(2019) 77-95)。以下の記載はそれを端的に物語る。”Thus, a focused analysis of intracortical connectivity at the single neuron level, bearing in mind the organization of the macro-level network modules, may provide novel insights regarding the construction of cortical networks.”(前出誌、p.91)著者のPat Levitt教授は、*J. Neurosci.*誌の発達神経科学のSection Editorを務めた同分野での世界的権威の一人である。

2. 研究の目的

本研究の目的は「大脳皮質頭葉間神経回路(長連合線維)について「個々のニューロンを単位とした解析」により、その神経回路網を解明する。そして回路網形成・発達を担う仕組みを分子メカニズムも含め解き明かす」。

(学術的独自性と創造性)「個々のニューロンを単位とした解析」であるが、旧来のトレ



発達障害患者脳にて定型発達者に比し発達が不十分な部位を赤色~橙色(白黒印刷の場合、主に前頭葉の白質内の線が相当)で示した。Jou et al., *Am. J. Neuroradiol.* 2011

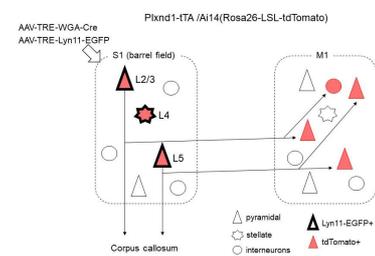
ーサーはニューロンを集団としてとらえるため、個々の神経細胞単位で pre 側、post 側(特定のニューロンにシナプスを接続させ情報を送る側および対象ニューロン軸索がシナプスを形成する相手側)を含む神経回路の解明を進めること、いわゆる神経回路網としての検討には必ずしも向かない。特に、多種多様な細胞が混在する大脳皮質では困難である。一方、最近開発された、バーコード型 RNA を細胞に発現させ、投射先にてその存在の有無をチェックすることにより神経回路を検討する MAPseq (multiplexed analysis of projections by sequencing)法では(Kebshull et al., *Neuron*, 2016)、trajectory の様子が観察できないため、実際にどのように軸索が走行するかについての情報は得られない。神経細胞間を運ばれないため、シナプス結合の有無がわからず、回路網研究にも現在の手法では適さない。網羅的に投射様式を調べリスト化する研究(Winnubst et al., *Cell*, 2019)においては、得られた神経軸索形態そのものについてのデータは大変貴重であるが、pre 側、post 側を含む神経回路網の検討には、やはり更なる工夫が求められる。

我々は数年前から「個々のニューロンを単位とした解析」を行ってきた。特に特定の回路に特異的に発現する分子を探索・同定し、そのプロモーターを用いて、その分子を発現する神経細胞を操作する実験系の確立に取り組んできた。我々の手法は、対象神経回路の可視化や、その神経細胞での遺伝子操作が可能であり、そのため特定の神経回路にかかわる神経細胞への光遺伝学の適応や対象神経回路の除去操作、さらにはウイルストレーサーによるニューロンの pre 側、post 側の同定が可能である。また、軸索の trajectory が観察できるため、上段に記載の、単に個々のニューロンを可視化し記載しようとする他の研究とは異なり、得られる情報量は格段に多くその応用は幅広い。神経回路に特異的に発現する分子、さらにそのプロモーターの同定は、数年にわたる我々の地道な探索研究の結果であり、類似の研究は存在しない唯一無二のものである。

3 . 研究の方法

- (実験 1) *Plxnd1* プロモーターにて標識される S1 M1 回路の投射先の検討
- (実験 2) *Plxnd1* プロモーターにて標識される S1 M1 投射神経細胞への入力元の検討
- (実験 3) S1 M1 のサブタイプを標識しうる新たなプロモーターの探索と応用
- (実験 4) 交連性軸索から S1 M1 投射軸索の側枝形成にかかる局所環境の検討
- (実験 5) 同側性軸索からの M1 への側枝形成にかかる局所環境の検討

実験 1、2 : *Plxnd1* プロモーター下で tTA (誘導物質ドキシサイクリン (Dox) 非存在下でテトラサイクリン応答因子配列 (TRE) に結合して目的遺伝子の発現を高度に誘導できる) を発現するトランスジェニックマウスを作成している。このマウスと Cre の存在下で色素遺伝子 tdTomato を発現する Ai14 マウスを掛け合わせたマウスも準備済みである。このマウスに TRE 下で経シナプス分子 WGA(wheat germ agglutinin)に Cre を融合させたアデノ随伴ウイルスを脳内に感染させ、経シナプス的に結合相手細胞に Cre を発現させる (右図)。Dox 存在下でマウスを育て、任意の時期に抜くことで、時期特異的に tTA の発現を調節できる。この方法で、post 側を同定する。経シナプス性向上のため、WGA に代わり WGA に HIV の Tat 配列をつけたベクターも独自に作成した。なお、この *Plxnd1*-tTA マウスにおいて S1→M1 の回路に変異は認めていない。実験 2 では、いわゆる retrograde の経シナプストレーサーとして使用できる改変狂犬病ウイルスベクターを作製済みであり、上述の *Plxnd1*-tTA トランスジェニックマウスに対し使用することで、入力元の神経細胞の標識を行う。標識された pre 側、post 側の神経細胞は種々の細胞マーカーで共染色、もしくは切片とし標識細胞のみをレーザーで切り出しシングルセル RNAseq を行い、その性質を



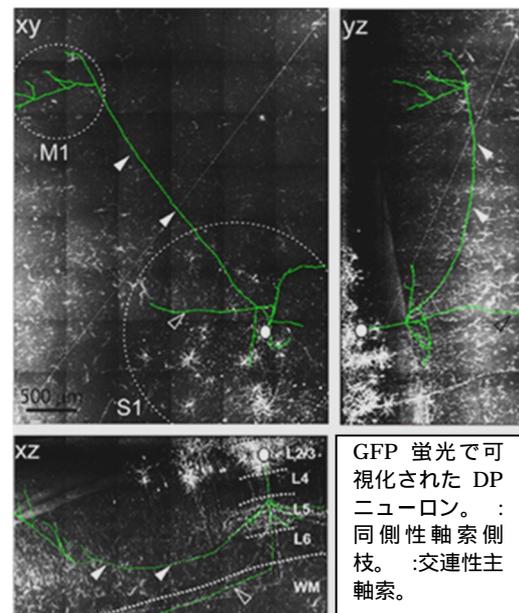
調べる。これらの技術はすでに確立している。さらに pre 側の機能への関連を、ヒゲを強制的に動かし、活性化した細胞のマーカーである Fos タンパクを発現させ、Fos 陽性細胞の分布との関連、共存の有無にて検討する。

実験 3 : M1 に逆行性トレーサーを打ち、S1 にて標識された細胞を 1 個ずつレーザーで切り出し集め、発現分子を調べ、すでに *Plxnd1* 以外に 10 余の候補分子を同定している。二つのプロモーターにより、初めて一定の細胞集団を特定できる場合には、Split-Cre をそれぞれのプロモーター下で発現させ、両プロモーター共通の神経細胞集団に対しての操作系を作る。

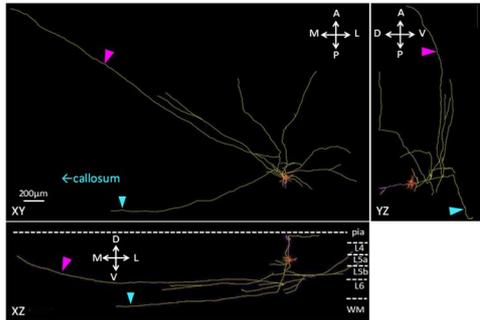
実験 4 ~ 6 : Vb 層からの軸索 (皮質脊髄路) に対し側枝を形成する分子群の発現を Va 層にて確認する。特に同定済みの *EphA7-efnA5*、*RPTP*、*LPP* 及びそれらの機能調節にかかわる分子について検討する。*RPTP* はシナプス形成因子でもあり、活動電位によりスプライシングが変化を受けその性質が変わる。スプライシングの様子も検討する。シナプス形成の有無は mGRASP 法 (Kim et al., *Nat. Methods*, 2012) を用いる。さらに、大脳皮質軸索は意外にも一様に髄鞘化されず、軸索途中がまばらに髄鞘化される (Tomassy et al., *Science* 2014)。この観点より側枝発芽部位と髄鞘化 (オリゴデンドロサイト) との関係を電子顕微鏡で検討する。*Plxnd1* 神経細胞に peroxidase を発現させ、対象軸索を同定し、観察・検討する (Zhang et al., *Nat. Neurosci.* 22: 828, 2019 に倣う)。peroxidase 発現システムは準備済み。

4. 研究成果

本研究実施の前提となった成果 1. 二重投射ニューロンであることの発見 : 頭頂葉 1 次体性感覚野 (S1) から前頭葉 1 次運動野 (M1) に投射する頭葉間神経回路 (S1-M1) について検討を進めた。この回路はマウスからヒトまで存在し、特に自閉症患者の指先の動きの不器用さにかかわる回路であるとの報告があり (Thompson et al., *Biol. Psychiatry*, 2017)、運動の巧緻性と関係すると推測される。マウスにおいて S1-M1 の回路を標識・操作するための遺伝子プロモーターの探索を進めた。その結果、*Plxnd1* プロモーターにより、マウス大脳皮質 S1 の II/III 層 (右図) ならびに Va 層の S1-M1 の回路をほぼ 100% 標識・操作できることを見出した。そして、意外にも S1 での標識細胞は、同側 M1 への頭葉間を結ぶ軸索と対側 S1 への交連性の軸索の両者をもつ二重投射ニューロンであった (右図)。なお、M1 への軸索が白質内を走行しないことも想定外であった。



本研究実施の前提となった成果 2. 軸索側枝による回路形成機構の発見 : 前述の系を用いて、Va 層 *Plxnd1* ニューロンからの軸索伸長過程を観察した。(I) 反対側への投射が先に生じ、その後同側頭葉間回路を形成する軸索が交連性の主軸索から軸索側枝として出芽した。(II) その後、S1 から吻側に延びる軸索側枝は M1 を通り過ぎ (次ページ組図) 改めてその軸索から側枝が M1 にのび、S1 から M1 への投射が完成した。



生後3日目。Va層から延びる *Plxnd1*+軸索トレース図。ターゲットを過ぎ、M2領野まで軸索が伸びるが、この後側枝が出現し(桃色矢頭近傍) M1に伸長する。水色矢頭(白黒印刷では、それぞれの図で下にある矢頭が相当)は交連性軸索を示す。

本研究実施の前提となった成果 3. 軸索側枝分子機構の分子基盤の同定： 多種多様な神経細胞が混在する大脳皮質では、生化学的手法の適用は困難である。そこで、細胞集団が比較的均一で、標的組織の単離が可能である、Vb層とそこから延びる皮質脊髄路からの側枝により皮質橋路を対象に、側枝形成の分子基盤を研究してきた。以下の知見を得ている。これら知見も本研究の独自性を担保するものである。(ア)側枝形成は促進および抑制する分子により制御され、抑制性分子として *EphA7-efnA5* が関与する。(イ)側枝が伸び、シナプスを形成するには、受容体型プロテインチロシンフォスファターゼ(RPTP)(の一つ)が重要である。そしてRPTPの二量体化の有無により、RPTPの受容体としての働きがオン・オフ制御され、これが場所特異的側枝形成に重要である。この二量体化を制御する分子をも同定した。(ウ)側枝の出芽には脂質リン酸ホスファターゼ(LPP)が関与する。

本研究実施の前提となった研究(成果)に連続し、本研究を実施している。今回の成果は以下のとおりである。

実験1, 2について

この研究については、実験1では、まず *Plxnd1-tTA: Ai14* マウスにおいて子宮内電気穿孔法(IUE)によって *TRE-Tat-WGA-Cre* を導入する実験で予備実験を行ったところ、導入された領野内および同側線条体で多数の post 側神経細胞を検出したのに対し、長距離の投射先である対側皮質内ではごく少数の post 細胞を検出したのみで、同側の他の領野では post 細胞の検出はできなかった。次に同じマウスに *AAV-TRE-Tat-WGA-Cre* を注入する実験を行ったところ、同側他領野でも少数ながら post 細胞を検出することができたのでその細胞種の分類を行うとともに、さらに効率を上げるべく手法の改善を行っている。実験2では網羅的な入力解析から特定の post 細胞種との接続を検出するアプローチに転換し、mGRASPを用いた条件検討を行っている。

実験3について

この研究については、候補遺伝子のプロモータ領域を用いたEGFPあるいはCre発現コンストラクトを作製してIUEにてその発現強度や特異性の検証を進める一方で、公共の single cell RNAseq データベースから *Plxnd1* 発現細胞で発現する遺伝子群の解析を行って、サブタイプ分けのための更なる候補遺伝子を取得した。

実験4~6について

この研究については、*EphA7* のKOマウスにてVa層の細胞を標識してシングルニューロンレベルでの軸索走行の解析を進めている。また、*Plxnd1-CreERT2* マウスのVa層細胞にIUEでCre依存的なdAPEX2を導入し、標識された軸索とその髄鞘化状態の電子顕微鏡的な検討を進めている。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計10件（うち査読付論文 10件 / うち国際共著 3件 / うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Xie MJ, Yagi H, Iguchi T, Yamazaki H, Hanamura K, Matsuzaki H, Shirao T, Sato M.	4. 巻 185
2. 論文標題 Phldb2 is essential for regulating hippocampal dendritic spine morphology through drebrin in an adult-type isoform-specific manner.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Neuroscience Research	6. 最初と最後の頁 1-10
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0274170. eCollection 2022.	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 Taniguchi M, Iwahashi M, Oka Y, Tiong YXS, Sato M	4. 巻 17
2. 論文標題 Fezf2-positive fork cell-like neurons in the mouse insular cortex	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 PLoS One	6. 最初と最後の頁 e0274170
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0274170. eCollection 2022	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 Nguyen Mai Quynh, Taniguchi Manabu, Yasumura Misato, Iguchi Tokuichi, Sato Makoto	4. 巻 11
2. 論文標題 Cytosome-like protrusion formation induced by LAR is promoted by receptor dimerization	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Biol Open	6. 最初と最後の頁 bio059024
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/bio.059024	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 Tokuichi Iguchi, Yuichiro Oka, Misato Yasumura, Minoru Omi, Kazuki Kuroda, Hideshi Yagi, Min-Jue Xie, Manabu Taniguchi, Martin Bastmeyer, Makoto Sato	4. 巻 41(22)
2. 論文標題 Mutually repulsive EphA7-EfnA5 organize region-to-region corticopontine projection by inhibiting collateral extension	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Neuroscience	6. 最初と最後の頁 4795-4808
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1523/JNEUROSCI.0367-20.2021	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 Miyuki Doi, Yuichiro Oka, Manabu Taniguchi, Makoto Sato	4. 巻 159(4)
2. 論文標題 Transient expansion of the expression region of Hsd11b1, encoding 11 β -hydroxysteroid dehydrogenase type 1, in the developing mouse neocortex	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Neurochemistry	6. 最初と最後の頁 778-788
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jnc.15505	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 Yuichiro Oka, Miyuki Doi, Manabu Taniguchi, Sheena YX Tiong, Hisanori Akiyama, Takuto Yamamoto, Tokuchi Iguchi, Makoto Sato	4. 巻 31(11)
2. 論文標題 Interstitial axon collaterals of callosal neurons form association projections from the primary somatosensory to motor cortex in mice	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Cerebral Cortex	6. 最初と最後の頁 5225-5238
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/cercor/bhab153	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 Yoshimi K, Oka Y, Miyasaka Y, Kotani Y, Yasumura M, Uno Y, Hattori K, Tanigawa A, Sato M, Oya M, Nakamura K, Matsushita N, Kobayashi K, Mashimo T.	4. 巻 140(2)
2. 論文標題 Combi-CRISPR: combination of NHEJ and HDR provides efficient and precise plasmid-based knock-ins in mice and rats	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Human Genetics	6. 最初と最後の頁 277-287
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00439-020-02198-4	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 Matsumura K., ..., Sato M(20th)., et al.	4. 巻 11
2. 論文標題 Pathogenic POGZ mutation causes impaired cortical development and reversible autism-like phenotypes	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature Commun	6. 最初と最後の頁 859
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-020-14697-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 -

1. 著者名 Sato M, Chou SJ	4. 巻 14
2. 論文標題 Editorial: The Earliest-Born Cortical Neurons as Multi-Tasking Pioneers: Expanding Roles for Subplate Neurons in Cerebral Cortex Organization and Function	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Front. Neuroanat	6. 最初と最後の頁 43
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fnana.2020.00043	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

[学会発表] 計6件(うち招待講演 2件/うち国際学会 1件)

1. 発表者名 Makoto Sato
2. 発表標題 Topographical corticopontine projection is organized by mutually repulsive EphA7-EfnA5 by inhibiting collateral extension
3. 学会等名 6th International Anatomical Sciences and Cell Biology Conference (IASCBC) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年~2022年

1. 発表者名 安村美里、猪口徳一、谷口学、Mai Quynh Nguyen、佐藤真
2. 発表標題 リン脂質フォスファターゼを介した軸索側枝形成の分子機構
3. 学会等名 第43回日本神経科学大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 岡 雄一郎、Murtala Hamza Yahaya、張 永欣 Sheena、佐々木 達也、土井 美幸、谷口 学、猪口 徳一、佐藤 真
2. 発表標題 Neuronal circuit development of subplate neurons
3. 学会等名 第43回日本神経科学大会(招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 秋山 久徳、岡 雄一郎、猪口 徳一、佐藤 真
2. 発表標題 Sema3Eの脳皮質Va層異所発現による細胞移動の障害
3. 学会等名 第96回日本解剖学会近畿支部学術集会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 安村 美里, 猪口 徳一, Nguyen Quynh Mai, 佐藤 真
2. 発表標題 受容体型チロシンフォスファターゼによる軸索側枝形成の分子機構の解析
3. 学会等名 第126回日本解剖学会総会・全国学術集会 / 第98回日本生理学会大会 合同大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 加藤 美春, 猪口 徳一, 安村 美里, 岡 雄一郎, 佐藤 真
2. 発表標題 神経活動が神経回路側枝形成に関連する受容体型 PTPファミリー分子のスプライシングに与える影響について
3. 学会等名 第126回日本解剖学会総会・全国学術集会 / 第98回日本生理学会大会 合同大会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>授乳中の母親のストレスが子の脳内でストレスホルモンの活性を変えうることの発見とそれに関わる分子を同定 https://www.ugscd-osaka-u.ne.jp/crnacdd/achievements/seika210907.html 単一ニューロン解析で脳皮質の頭葉間をつなぐ神経回路の働き方を解明 https://www.ugscd-osaka-u.ne.jp/crnacdd/achievements/seika210706.html 脳皮質が機能領野ごとに区分され接続する仕組みを解明 https://www.ugscd-osaka-u.ne.jp/crnacdd/achievements/seika210603.html 大阪大学 大学院医学系研究科 解剖学講座 (神経機能形態学) http://www.anat2.med.osaka-u.ac.jp/index.html</p>
--

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	岡 雄一郎 (Oka Yuichiro) (30614432)	大阪大学・連合小児発達学研究所・講師 (14401)	
研究分担者	安村 美里 (Yasumura Misato) (20533897)	大阪大学・医学系研究科・助教 (14401)	

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