

令和元年5月28日現在

機関番号：63905

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2013～2017

課題番号：25250005

研究課題名(和文)新皮質振動の錐体細胞サブタイプ依存性

研究課題名(英文)Cortical oscillations dependent on pyramidal cell subtypes

研究代表者

川口 泰雄 (Kawaguchi, Yasuo)

生理学研究所・基盤神経科学研究領域・教授

研究者番号：40169694

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 34,700,000円

研究成果の概要(和文)：前頭皮質が統合機能を実行するには、多様な神経細胞が振動を使って同期的に活動する必要があり、これには抑制性細胞の一つであるFS細胞と視床入力が必要だと考えられている。この理解のために前頭皮質細胞のサブタイプごとに、視床入力、FS細胞との結合、電場電位振動における発火位相を解析した。その結果、サブタイプごとに視床軸索終末の樹状突起分布や、徐波やガンマ波での発火位相が異なることが分かった。局所結合の解析結果を合わせると、FS細胞は特定の出力サブネットワークを抑制制御するのではなく、多様な皮質間・皮質下出力系を統合的に同期させる機能を持つことが推測された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

脳は機能・局所回路が異なる多様な領域からできている。その中でも大脳皮質の前頭野は多くの皮質領野へ興奮性出力を送ることで、これらの活動を統合する役割を担うと考えられている。そのために、前頭野のバルブアルブミンという蛋白質を発現する抑制性細胞が局所回路接続と発火特性を特化させ、多様な投射パターンを持つ錐体細胞を制御し、出力信号の適切な組み合わせを正確なタイミングで他領域に送り出す可能性が高いことを本研究で見出した。

研究成果の概要(英文)：The integrative function of frontal cortex may rely on the synchronous firing of diverse neurons during oscillations. Fast-spiking (FS) cells, a subtype of inhibitory neurons, and thalamocortical inputs are supposed to play important roles in oscillation induction. For further understanding of cooperative activities among frontal cortical neurons, we analyzed thalamic inputs, synaptic connections with FS cells, and firing phases during oscillations in individual cortical cell subtypes. Consequently, we found cell subtype differences in thalamocortical inputs and firing phases during slow and gamma waves. Combined with local connection analysis, these findings suggest that individual FS cells do not selectively inhibit specific output subnetworks, but could synchronize diverse subcortical and corticocortical output channels in an integrative way.

研究分野：神経科学

キーワード：前頭皮質 ガンマ振動 錐体細胞 橋核投射細胞 交叉性線条体投射細胞 FS細胞 パルブアルブミン

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

前頭皮質は多様な脳領域と相互結合して、統合機能を実行している。5 層錐体細胞は皮質下投射だけでなく皮質間投射にも関与し、この統合機能において重要な役割をされると考えられる。これまでに私たちは、5 層錐体細胞の投射サブタイプを同定し、その興奮性結合ルールを明らかにしてきた。局所回路が適切に機能するには、これらの投射サブタイプが協調的に活動する必要がある。その仕組みの一つに、振動現象を使った皮質ニューロンの同期発火が提案されている。振動現象の誘発には、GABA 作動性細胞や、皮質へ投射する視床細胞の関与が示唆されている。私たちは以前に、前頭皮質の多様な GABA 細胞のサブタイプを同定し、視床細胞が振動現象で多様な活動をするを明らかにしていた。このような経緯から、前頭皮質回路機能の理解にとって、錐体細胞サブタイプ発火と振動現象との関係、錐体細胞サブタイプと GABA 細胞とシナプス結合様式、皮質細胞サブタイプへの視床入力様式を明らかにすることが重要だと考えた。

2. 研究の目的

新皮質電場電位には徐波やガンマ波といった多様な振動が観測される。各振動の生成機構や機能分担には不明なことが多い。この理解には、多様な皮質・視床細胞の振動への関与と、皮質局所回路や視床皮質結合様式を明らかにする必要がある。前頭皮質には投射先が異なる錐体細胞があり、投射サブタイプごとに振動現象への関与が異なる可能性が考えられる。本研究では、皮質ニューロンサブタイプの電気的性質の違い、局所回路結合様式、各振動現象中の発火様式の違いを調べることで、振動現象と多様な皮質ニューロンの関係を明らかにし、その機能的意味を明らかにする。

3. 研究の方法

(1) 脳切片標本における錐体細胞投射サブタイプからの細胞内記録

脳切片標本を使って、投射部位からの逆行性蛍光トレーサーで標識した錐体細胞と、発火様式で同定した FS 細胞からホールセル記録を行った。

(2) 前頭皮質細胞サブタイプの in vivo における同定

5 層の橋核投射細胞 (cortico-pontine 細胞、CPn 細胞) と交叉性線条体投射細胞 (crossed-corticostriatal 細胞、CCS 細胞) を、それぞれ橋核、対側線条体の電気刺激による逆行性応答で同定した (平均潜時: 橋核投射細胞 6 ms; 交叉性線条体投射細胞 18 ms)。傍細胞記録法で細胞内染色し、樹状突起形態を同定した。FS 細胞を傍細胞記録・細胞内染色法とパルブルブミン (PV) 蛍光免疫組織化学で同定した。

(3) 錐体細胞と PV 細胞の興奮性入力同定

投射先からの逆行性蛍光標識と錐体細胞をルシファー・イエローの細胞内注入によって標識した。蛍光レクチンによって可視化した PV 細胞に蛍光色素を細胞内に注入して標識した。皮質細胞樹状突起上の錐体細胞と視床細胞からの入力を蛍光免疫組織化学で同定した。

4. 研究成果

(1) 錐体細胞投射サブタイプの生理学的特性の多様性

前頭皮質 5 層の皮質間投射細胞サブタイプの脱分極通電応答を比較解析したところ、一次運動野に投射する細胞の発火様式は多様であるのに対して、後部頭頂皮質や嗅周皮質に軸索を出すものは比較的一様な応答を示した。一次運動野投射細胞は、遠隔皮質投射細胞に比べて多様なグループから成ることが分かった。

(2) 錐体細胞サブタイプの興奮性入力様式

前頭皮質と視床のシナプス相互作用を理解するために、5 層錐体細胞サブタイプごとに、視床入力と錐体細胞入力のシナプス結合様式を比較解析した。グルタミン酸作動性入力密度が、CPn 細胞では基底樹状突起全体にわたって比較的一定であるのに対して、CCS 細胞では近位部から遠位部に行くにしたがって減少した。一方、グルタミン酸作動性入力の中での視床入力の割合は、CPn 細胞では樹状突起全体にわたって一定なのに対して、CCS 細胞では遠位に行くにつれて上昇していた。皮質局所興奮結合は CCS 細胞から CPn 細胞への一方向性であり、CPn 細胞どうしは促進型相互結合を発達させている。5 層錐体細胞の局所結合特性と視床入力の樹状突起部位選択性が、前頭皮質・視床ループの機能の回路基盤として重要だと考えられた。

(3) 前頭皮質 PV 細胞への視床入力様式

皮質ニューロンサブタイプごとの視床入力様式の異同を明らかにするために、まず、FS 細胞に相当する PV 細胞における、グルタミン酸作動性入力を細胞体・樹状突起部位に分けて解析した。その上で、前頭皮質で視床入力が多い 3 層と、5 層下部 (5b 層) で、錐体細胞と視床細胞からの入力分布をそれぞれ解析した。その結果、以下の事が分かった。(a) 樹状突起上への興奮性入力密度は末端に向かうにつれて減少する。(b) 細胞体上の興奮性入力密度は 3 層と 5b 層で違いがないが、視床入力の割合は 3 層で高い。(c) 樹状突起の入力構成を見ると、3 層、5b 層の両方で皮質入力为主である。

(4) 皮質細胞サブタイプの徐波 Up 状態における発火様式

前頭皮質ニューロンは徐波振動の Up 状態で発火する。その発火様式を解析したところ、Up 内で発火位相が、錐体細胞の所属層やサブタイプによって異なることが分かった。さらに、Up

状態の開始には、皮質錐体細胞だけでなく、皮質へ投射する視床細胞が深く関与することも見つけた。5b層では、CPn細胞とCCS細胞では、Up内の発火時期選択性が異なっていた。

(5) 前頭皮質ガンマ振動における細胞サブタイプの発火様式

前頭皮質の局所電場電位振動の一つであるガンマ波による、5層ニューロンの同期性を解析した。5層は錐体細胞の外部出力先が異なる、上部の5a層と下部の5b層に分かれる。そこで、ガンマ波が各サブレイヤー内で同期しているかを、麻酔下ラットの離れた部位に置いた2本の電極から局所電場電位を記録し、記録部位のマーキングと層構造マーカーの免疫組織化学によって調べた。その結果、局所電場電位でのガンマ振動成分は5a層、5b層の両方で、水平方向に1mm近くにわたって位相が同期していた。FS細胞の多くがガンマ波に同期して発火していたのに対して、CCS・CPn細胞では50%から60%のものに同期が見られた。ガンマ波のトラフ(陰性ピーク)に合わせてみると、錐体細胞がFS細胞に先行して発火していた。CCS・CPn細胞の間では発火位相に違いが見られなかったが、錐体細胞とFS細胞では約60度程ずれていた。

(6) FS細胞と錐体細胞サブタイプの結合様式

FS細胞との抑制性結合確率は二つの錐体細胞サブタイプで差が見られなかった。単一FS細胞がCPn細胞とCCS細胞に、発散的に抑制をかけていた。抑制性結合の短期可塑性はどちらにおいても抑圧タイプであった。抑制性結合が見られた場合、それらの結合の約半数で逆向きの興奮性結合が見られた。FS細胞からCPn細胞への抑制性電流の大きさは、抑制性結合だけの場合より相互結合の方が大きかった。二つのサブタイプからFS細胞への興奮性結合確率においても差が見られなかったが、CCS細胞からの短期可塑性の方が、CPn細胞より抑圧的であった。私たちは以前に、単一FS細胞がCPn細胞とCCS細胞から収束的に興奮を受けることを明らかにしている。これらの結果を合わせて考えると、5層FS細胞は特定の5層錐体細胞サブネットワークを抑制制御するのではなく、多様な皮質間・皮質下出力系を統合的に同期させる機能を持つことが推測された。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計15件)

1. Kubota Y, Sohn J, Hatada S, Schurr M, Straehle J, Gour A, Neujahr R, MiKi T, Mikula S, Kawaguchi Y, A carbon nanotube tape for serial-section electron microscopy of brain ultrastructure, *Nature Commun*, 査読有、9巻、2018、437
DOI: 10.1038/s41467-017-02768-7
2. Morishima M, Kobayashi K, Kato S, Kobayashi K, Kawaguchi Y, Segregated excitatory-inhibitory recurrent subnetworks in layer 5 of the rat frontal cortex, *Cereb Cortex*, 査読有、27巻、2017、5846-5857
DOI: 10.1093/cercor/bhx276
3. Kawaguchi Y, Pyramidal cell subtypes and their synaptic connections in layer 5 of rat frontal cortex, *Cereb Cortex*, 査読有、27巻、2017、5755-5771
DOI: 10.1093/cercor/bhx252
4. 森田賢治, 川口泰雄, 大脳皮質局所回路: 古典的競合選択モデルの実験的検証と混合選択性細胞, *生体の科学*, 査読無、2017、68巻、43-47
DOI: <https://doi.org/10.11477/mf.2425200573>
5. Shigematsu N, Ueta Y, Mohamed AA, Hatada S, Fukuda T, Kubota Y, Kawaguchi Y, Selective thalamic innervation of rat frontal cortical neurons, *Cereb Cortex*, 査読有、26巻、2016、2689-2704
DOI: 10.1093/cercor/bhv124
6. Hatanaka Y, Namikawa T, Yamauchi K, Kawaguchi Y, Cortical divergent projections in mice originate from two sequentially generated, distinct populations of excitatory cortical neurons with different initial axonal outgrowth characteristics, *Cereb Cortex*, 査読有、26巻、2016、2257-2270
DOI: 10.1093/cer-cor/bhv077
7. Kubota Y, Karube F, Nomura M, Kawaguchi Y, The diversity of cortical inhibitory synapses, *Front Neural Circuits*, 査読有、10:27、2016、
DOI: 10.3389/fncir.2016.00027
8. Ushimaru M, Kawaguchi Y, Temporal structure of neuronal activity among cortical neuron subtypes during slow oscillations in anesthetized rats, *J Neurosci*, 査読有、35巻、2015、11988-12001
DOI: 10.1523/JNEUROSCI.5074-14.2015
9. Kubota Y, Kondo S, Nomura M, Hatada S, Yamaguchi N, Mohamed AA, Karube F, Luebke J, Kawaguchi Y, Functional effects of distinct innervation styles of pyramidal cells by fast spiking cortical interneurons, *eLife*, 査読有、4巻、2015、e07919
DOI: 10.7554/eLife.07919
10. Morita K, Kawaguchi Y, Computing reward prediction error: an integrated account of cortical timing and basal-ganglia pathways for appetitive and aversive learning, *Eur J Neurosci*, 査読有、42巻、2015、2003-2021

DOI: 10.1111/ejn.12994

11. Ueta Y, Otsuka T, Morishima M, Ushimaru M, Kawaguchi Y, Multiple layer 5 pyramidal cell subtypes relay cortical feedback from secondary to primary motor areas in rats, *Cereb Cortex*, 査読有、24 巻、2014、2362-2376
DOI:10.1093/cercor/bht088
12. Ueta Y, Hirai Y, Otsuka T, Kawaguchi Y, Direction- and distance-dependent interareal connectivity of pyramidal cell subpopulations in the rat frontal cortex, *Front Neural Circuits*, 査読有、7 巻、2013、164
DOI: 10.3389/fncir.2013.00164
13. Otsuka T, Kawaguchi Y, Common excitatory synaptic inputs to electrically connected cortical fast-spiking cell networks, *J Neurophysiol*, 査読有、109 巻、2013、795-806
DOI: 10.1152/jn.00071.2013
14. Morita K, Morishima M, Sakai K, Kawaguchi Y, Dopaminergic control of motivation and reinforcement learning: a closed-circuit account for reward-oriented behavior, *J Neurosci*, 査読有、33 巻、2013、8866 - 8890
DOI: 10.1523/JNEUROSCI.4614-12.2013
15. Kubota Y, Nomura M, Karube F, Kawaguchi Y, Functional significance of Rall 's power of three halves law in cortical nonpyramidal cells, *Advances in Cognitive Neurodynamics*, 査読有、3 巻、2013、45-50
DOI: 10.1007/978-94-007-4792-0_7

[学会発表](計 74 件)

1. Ueta Y, Kawaguchi Y, Ipsilateral and contralateral corticocortical projection-dependent subcircuits in layer 2/3 of rat frontal cortex, 第 95 回日本生理学会大会、2018
2. Kawaguchi Y, Local recurrent subnetworks correlated with long-distance projections in frontal cortex, International symposium on Brain Information Dynamics 2018、2018
3. 川口泰雄, 前頭皮質ニューロンと再帰的結合の多様性、次世代脳プロジェクト冬のシンポジウム 2017、2017
4. Kawaguchi Y, Morishima M, Innervation differences of layer 5a and 5b Martinotti cells in frontal cortex, 47th annual meeting of the Society for Neuroscience、2017
5. Kubota Y, Sohn J, Hatada S, Schurr M, Straehle J, Gour A. G, Neujahr R, Mikula S, Kawaguchi Y, A conductive novel tape material and a new staining protocol for volume electron microscopy applications, 47th annual meeting of the Society for Neuroscience、2017
6. 川口泰雄, 前頭皮質のニューロン構成と標準回路、新学術領域研究「脳情報動態を規定する多領域連関と並列処理(脳情報動態)」特別講演会「コネクトミクスから AI へ」、2017
7. Morishima M, Kawaguchi Y, Pyramidal cell subtype-dependent inhibitory innervations in layer 5 of the rat frontal cortex, 第 40 回日本神経科学大会、2017
8. Otsuka T, Kawaguchi Y, Cortical pyramidal cell-subtype dependent motor learning and oscillatory activities, 第 40 回日本神経科学大会、2017
9. Hatanaka Y, Hirata T, Kawaguchi Y, Labeling of neurons derived from intermediate neuronal progenitors in the mouse cerebral cortex, 第 40 回日本神経科学大会、2017
10. Kubota Y, Sohn J, Hatada S, Kawaguchi Y, A novel tape for ATUMtome and high resolution electron microscopy, 第 40 回日本神経科学大会、2017
11. 窪田芳之, 孫在隣, 畑田小百合, 川口泰雄, ATUMtome 用の新開発テープと高解像画像用組織処理法、日本顕微鏡学会第 73 回学術講演会、2017
12. Kubota Y, Sekigawa A, Mohamed AA, Kondo S, Karube F, Tanaka Y, Kawaguchi Y, Synapse density and estimated number on various neurons of the rat frontal cortex, 第 94 回日本生理学会大会、2017
13. 川口泰雄, 前頭皮質における錐体細胞と抑制スタイルの多様性、第 12 回日本統合失調症学会、2017
14. Kawaguchi Y, Layer 5 GABAergic circuits in the frontal cortex, The 7th International Neural Microcircuit Conference-Recent advances in the analysis of cortical microcircuits-, 2016
15. Otsuka T, Kawaguchi Y, Oscillatory activities in the cortical networks, The 7th International Neural Microcircuit Conference-Recent advances in the analysis of cortical microcircuits-, 2016
16. Morishima M, Kawaguchi Y, Interaction between GABAergic cells and two types of target-specific pyramidal cells in layer 5 of the rat frontal cortex, The 7th International Neural Microcircuit Conference-Recent advances in the analysis of cortical microcircuits-, 2016

17. Mohamed AA, Yamaguchi N, Hatada S, Luebke J, Kawaguchi Y, Kubota Y, Conserved dimensions of dendritic trees in cortical pyramidal cell, The 7th International Neural Microcircuit Conference-Recent advances in the analysis of cortical microcircuits-, 2016
18. Kubota Y, Kawaguchi Y, GABAergic/non-GABAergic synaptic inputs to striatal medium spiny neurons, 46th annual meeting of the Society for Neuroscience, 2016
19. Morishima M, Kawaguchi Y, Interaction between GABAergic cells and two types of target-specific pyramidal cells in layer 5 of the rat frontal cortex, 第 39 回日本神経科学大会, 2016
20. Ueta Y, Hirai Y, Kawaguchi Y, Corticocortical cell diversity in superficial layers of the rat frontal cortex, 第 39 回日本神経科学大会, 2016
21. Kubota Y, Kawaguchi Y, GABAergic inputs to spine of striatal medium spiny neuron, 第 39 回日本神経科学大会, 2016
22. Hatanaka Y, Kawasaki T, Kawaguchi Y, Hirata T, Proper termination of migration for uppermost part of layers 2/3 neurons requires PlexinA2/A4-Semaphorin6A signaling in the mouse cerebral cortex, 第 39 回日本神経科学大会, 2016
23. Kubota Y, Sekigawa A, Mohamed AA, Kondo S, Karube F, Tanaka Y, Kawaguchi Y, An excitatory and inhibitory synapse density on various neurons in the rat frontal cortex, EMBO Dendrites 2016 meeting, 2016
24. Kawaguchi Y, Morishima M, Pyramidal cell diversity and inhibition styles in the frontal cortex, International Symposium on Adaptive Circuit Shift 2016, 2016
25. Hatanaka Y, Kawasaki T, Hirata T, Kawaguchi Y, Plexin A2/A4-Semaphorin 6A signaling is involved in termination of migration for uppermost layer neurons in the mouse cerebral cortex, International Symposium on Adaptive Circuit Shift 2016, 2016
26. Kawaguchi Y, Kubota Y, Synapses from fast-spiking GABAergic neurons are tuned to specific postsynaptic target domains, 新学術領域「大脳新皮質構築」終了公開国際シンポジウム, 2016
27. Kubota Y, Sekigawa A, Hatada S, Kawaguchi Y, An excitatory and inhibitory synapse density on various nonpyramidal cells in the rat cerebral cortex, The 2nd East-Asia Microscopy Conference, 2015
28. Kawaguchi Y, Temporal organization of pyramidal neuron output to the striatum, International Symposium on Prediction and Decision Making 2015, 2015
29. Kubota Y, Kondo S, Nomura M, Hatada S, Yamaguchi N, Mohamed AA, Karube F, Luebke J, Kawaguchi Y, Functional effects of distinct innervation styles of pyramidal cells by fast spiking cortical interneurons, 45th annual meeting of the Society for Neuroscience, 2015
30. Kondo M, Morishima M, Kawaguchi Y, Morita K, Multi-compartmental models of corticopontine- and crossed corticostriatal neurons of rat frontal cortex, 11th Bernstein Conference 2015, 2015
31. Kubota Y, Villa KL, Berry KP, Subramanian J, Cha JW, So PT, Nedivi E, Kawaguchi Y, Correlative light and electron microscopy of brain tissue using two-photon microscope and FIB/SEM, Microscopy & Microanalysis 2015, 2015
32. Morishima M, Kawaguchi Y, Interaction between two types of pyramidal cells and GABAergic cells in the layer 5 of the frontal cortex, 第 38 回日本神経科学大会, 2015
33. Ushimaru M, Kawaguchi Y, Temporal order of firing activity among cortical neuron subtypes in slow wave, 第 38 回日本神経科学大会, 2015
34. Mohamed AA, Kubota Y, Kondo S, Yamaguchi N, Hatada S, Nomura M, Younes HA, Tanaka YR, Abdalla KEH, Luebke J, Kawaguchi Y, Conserved morphology of dendritic trees in cortical pyramidal cell, 第 38 回日本神経科学大会, 2015
35. 川口泰雄, 大脳領域間結合と局所回路網の統合的解析, CREST「脳神経回路の形成・動作原理の解明と制御技術の創出」研究領域 第二回公開シンポジウム「脳神経回路研究の最前線 2015」, 2015
36. Kubota Y, Mohamed AA, Yamaguchi N, Hatada S, Luebke J, Kawaguchi Y, Conserved dimensional properties of dendritic trees in cortical pyramidal cell, 44th annual meeting of the Society for Neuroscience, 2014
37. Otsuka T, Kawaguchi Y, Cortical membrane oscillatory activities induced by light stimulations, 44th annual meeting of the Society for Neuroscience, 2014
38. Mohamed AA, Yamaguchi N, Hatada S, Luebke J, Kawaguchi Y, Kubota Y, Conserved dimensional properties of dendritic trees in cortical pyramidal cell, 第 37 回日本神経科学大会, 2014
39. Otsuka T, Kawaguchi Y, Optogenetically induced oscillatory activities in the cortical circuits, 第 37 回日本神経科学大会, 2014

40. 川口泰雄、大脳皮質のニューロンタイプングと結合マッピング、自然科学研究機構新分野創成センターシンポジウム、2014
41. Kawaguchi Y, Pyramidal and GABAergic cell subnetworks in the cortex, NEOCORTICAL ORGANIZATION 2, 2013
42. Ueta Y, Kawaguchi Y, Selective participation of corticopontine and commissural neurons in ipsilateral corticocortical projections from the rat frontal cortex, 2013 annual meeting of the Society for Neuroscience, 2013
43. Hatanaka Y, Yamauchi K, Namikawa T, Kawaguchi Y, Excitatory neurons are classified into two distinct groups according to their initial axonal direction, 2013 annual meeting of the Society for Neuroscience, 2013
44. Morita K, Kawaguchi Y, Effects of manipulations of the basal ganglia pathways on reversal learning and time preference: predictions of the corticostriatal temporal difference (TD) hypothesis with implications for addiction, 2013 annual meeting of the Society for Neuroscience, 2013
45. Kubota Y, Kondo S, Nomura M, Karube F, Luebke J, Kawaguchi Y, Differences in size of cortical synapses underlie distinct modes of inhibitory control, 2013 annual meeting of the Society for Neuroscience, 2013
46. Kubota Y, Kondo S, Nomura M, Kawaguchi Y, Locally limited conductance of IPSCs elicited by cortical fast spiking basket cell, Cell Symposia "The Networked Brain", 2013
47. Morita K, Kawaguchi Y, Involvements of basal ganglia pathways in reversal learning and time preference: predictions of the corticostriatal temporal difference (TD) hypothesis, 2013 Annual Conference of the Society for Neuroeconomic EPFL, 2013
48. 牛丸弥香, 植田禎史, 川口泰雄, 脳波リズムと視床-皮質サブネットワーク活動の解析, 日本睡眠学会第38回定期学術集会, 2013
49. Karube F, Fujiyama F, Kawaguchi Y, Local circuitry of layer 6 spiny neurons in rat frontal cortex, NIPS International Workshop The sixth international Neural Microcircuit Conference "Functional Mechanism of Cortical Microcircuit", 2013
50. Ushimaru M, Kawaguchi Y, Frontal cortical neuron activity during slow oscillation, NIPS International Workshop The sixth international Neural Microcircuit Conference "Functional Mechanism of Cortical Microcircuit", 2013
51. Hatanaka Y, Yamauchi K, Namikawa T, Kawaguchi Y, Classification of excitatory cortical neurons by their initial axonal outgrowth, NIPS International Workshop The sixth international Neural Microcircuit Conference "Functional Mechanism of Cortical Microcircuit", 2013
52. Ueta Y, Otsuka T, Kawaguchi Y, Multiple layer 5 corticopontine and commissural neurons relay cortical feedback from secondary to primary motor cortex, NIPS International Workshop The sixth international Neural Microcircuit Conference "Functional Mechanism of Cortical Microcircuit", 2013
53. Kawaguchi Y, Cortical pyramidal cell subtypes and connection specificity, Neuro2013, 2013
54. Morita K, Morishima M, Sakai K, Kawaguchi Y, Neural circuit mechanism of reinforcement learning: new hypothesis on the mechanism of dopaminergic representation of reward prediction error, Neuro2013, 2013

〔図書〕(計1件)

1. Kageyama R, Guillemot F, Osumi N, Shimazaki T, Miyoshi G, Nieto M, Shi S-H, Kawaguchi Y, Masu M, Noda M, Mishina M, Huang W-C, Yamamori T, Springer, Cortical Development, 2013, 282

〔その他〕

ホームページ等

生理学研究所大脳神経回路論研究部門

<http://www.nips.ac.jp/circuit/>

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。