

神経活動の光学的マッピングによるラット大脳皮質内臓感覚野の同定

Optophysiological mapping of vagal nerve projection area in the rat cerebral cortex

代表研究者 熊本大学医学部第2生理学教室助手 伊藤 眞一
Assist., School of Med., Kumamoto Univ.
Shin-ichi Iro

Visceral sensory information originating from the vagal afferents has been thought to have the cortical destination at certain regions in the orbitoinsular cortex, just as other sensory systems have their primary cortical areas. While recent anatomical studies on rats supported this view, physiological nature of this projection is only vaguely understood. I studied the vagal cortex with the field potential method. A sequence of potentials was evoked by a single stimulation strong enough to activate the C-fiber afferents, but not by weaker ones, applied to the cervical vagal nerves. Some components of the potential were recorded from both the granular (GI) and agranular (AI) areas, at layers that receive no specific thalamic afferents. These results offer physiological evidences that the C-fiber afferents project to both the GI and AI, at least partly *via* extrathalamic pathways.

In order to apply the so-called optical recording method to the vagal cortex, basic properties of optical signals were estimated in the somatosensory cortex. It was elucidated that this method detects neuronal activities of cortical layers I, II, III, and upper part of IV.

研究目的

迷走神経は自律神経系の主要な構成員であり、その刺激でさまざまな内環境の変化を引き起こすことができる。そのためこの神経は運動性の機能が主として考えられがちだが、構成線維の数の上では感覚線維が圧縮的に多く、それだけを見ればむしろ感覚機能が主とすら考えられる。しかも、迷走神経に由来する感覚情報が脳皮質にも運ばれているということであれば、いわゆる五感と変わるところのない脳の感覚系であるとの見方が成り立つ。

しかし現実には迷走神経の研究は脳幹を中心になされ、上行性の感覚路が問題にされることはまれであった。“自律”の名に表されているとおり迷走神経の基本的な機能は上位中枢を必要とせず、また内臓の感覚は五感と異なって意識にのぼることがなく識別性が非常に悪いなど、この感覚系の上行路がさほど重要な働きをしているとは考えにくいということが大きな要因としてあつたと思わ

れる。迷走神経は種々の臓器を支配しておりその感覚の内容は多岐にわたる。現実の研究はあるいは循環器の、あるいは消化器の研究の一環としてなされていることが多く、臓器により近い下位中枢に研究が集中していた。

しかし、大脳皮質投射がある以上、何らかの機能を担っているであろうし、さらには皮質皮質間投射などにより脳他部位との相互作用もあるに違いない。要するに迷走感覚にも大脳皮質感覚野を中心とした一定の秩序構成があると考えられる。本研究は内臓感覚の流れを通して脳を再構成することを目指し、その第一歩として、迷走神経感覚系の大脳皮質投射を同定することを直接の目的としている。

迷走神経の上行路は孤束核-傍腕核-視床-大脳皮質ということになっているが、最も研究の進んでいるラットでも視床より上のことはよく分かっていない。正確な位置すら曖昧な状況である。Cechetto と Saper (1987) は内臓の自然刺激に応

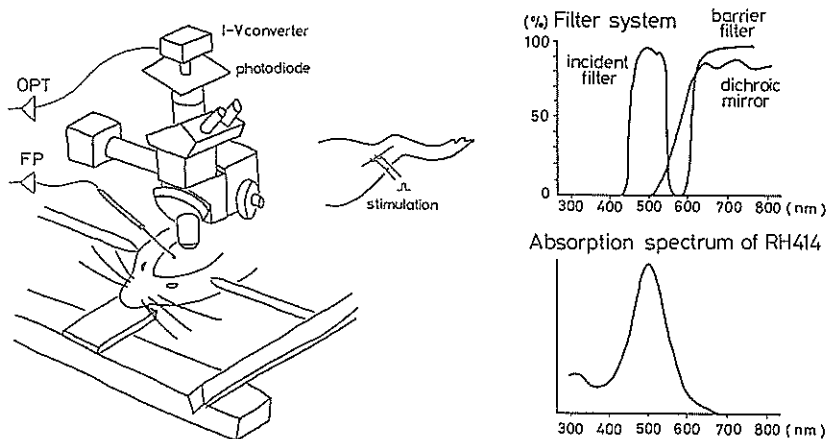


図1. 実験システム。左は脳定位固定装置にラットをつけ蛍光顕微鏡をセットしたところ。右は本文参照。

答する皮質ニューロン活動を記録して大脳皮質に内蔵感覚情報があることをはじめて証明してみせたが、その応答が一次であるか二次であるかというような投射の性質に関することはニューロン活動の記録だけでは解らない。誘発電位を調べるのが最善である。

本研究では迷走神経の電気刺激に対する応答が記録できる領域として迷走感覚皮質を同定することを試みた。誘発電位のマッピングには光学的記録法を採用した。これは、いわゆる電位感受性色素を用いて膜電位を蛍光の量に変換し神経活動を光量の変化として検出する方法で、受光器の数を増やすことにより多領域を同時に測定できる。ただこの方法を使うには問題がある。大脳皮質で得られる光学信号がどういう神経活動に対応したものであるかは明らかになっておらず、それを調べるためには測定される側の性質が明らかになっていなければならない。何も分かっていない迷走皮質にいきなりこの方法を適用しても投射の有無程度しか分からない。そこで本研究ではまず迷走皮質投射を通常の電場電位法で調べどこでどういう応答が発生するかを明らかにし、同時に、電気生理学的によく調べられている体性感覚野で光学的方法の特性を検討し、その上で迷走感覚野に光学的方法を適用することにした。だが、迷走感覚皮質の構成は予想外に複雑で、これを電気生理学的に明らかにするだけでも容易ではないことがしだ

いに明らかになってきた。本報告では2部に分けて光学的方法の特性に関する知見と迷走感覚皮質の構成に関する結果とを述べる。

1. 光学信号の性質

光学的方法では皮質の外側から励起光を照射し皮質内で発生する蛍光を皮質外で計測する。その深さ方向で発生する信号のうち検出器に到達したものの総和が計測結果として得られるが、どの程度の深さまで検出できるのか全く解っていない。大脳皮質は層構造をなし層によって活動が異なるが、各層からの寄与がどの程度であるかも調べられていない。この二点が明らかになれば光計測によって得られる情報量は格段に大きなものになる。

大脳皮質に GABA を与えると GABA は時間とともに深部に浸透していき順次神経活動をブロックしていく。その過程は電場電位の記録によってモニターできる。本研究ではこの現象を利用し、同時に記録した光学信号と電場電位とを比較することで光学信号の層起源を調べた。アプローチの容易な後肢領域を選び、電位感受性色素は最もポピュラーな RH414 を用いた。

1.1 研究方法 (図1 参照)

300~500 g の SD ラット (オス, メスとも) を用いた。イソミタールソーダで麻酔し記録時には非動化して人工呼吸した。実験時、神経の刺激によってさまざまな体動の生ずることがあり、これ

が光学信号に不可避的にアーチファクトを生ぜしめる。これを避けるために非動化は不可欠である。

ラットを脳定位固定装置につけて頭骨を固定し、大脳皮質体性感覚野の後肢領域を露出した。硬膜をいじると皮質をいためやすいので硬膜はそのままとし、ここのプールを作ってRH414で染色した。RH414は0.1~0.8 mg/ml リンガー溶液をその場で作る。1~4 h 染色、染色後1~4 h リンガー液でリンスした。

蛍光顕微鏡を脳定位固定装置にとりつけ、大脳皮質にフォーカスを合わせた。顕微鏡の結像面にはフォトダイオードをおく。X10の対物レンズが最も明るい像を結ぶのですべてこの倍率で計測した。フォトダイオードは0.3 mmの円を見ている

ことになる。RH414は図1右下の吸収帯を有するので図1右上のフィルターの組み合わせ、すなわち標準装備のG励起がそのまま使える。RH414が発する蛍光の量はフォトダイオードで電流に変換しさらに電圧に変換して増幅した。

電場電位の記録にはタングステン電極を用いた。フォトダイオードが見ている領域のすぐ外側に電極を置き光学信号と同時に記録した。電場電位と光学信号とは共にアドスコープで加算した。大脳皮質の当該部位を興奮させるため対側後肢の神経を電気刺激した。

信号の起源の層解析は、染色に使ったのと同じプールに2%GABAを与え、その効果を時間を追って記録することで行った。

実験終了後 脳を固定し一部は通常のニッスル染色を施し一部は切片をそのままスライドガラスに張り付け蛍光顕微鏡で観察し色素の深部への浸透のようすを調べた。

1.2 研究経過と成果

1.2.1 光学信号と電場電位

図2に信号の例を示す。電場電位はよく知られた2相性の一次応答であるが、光学信号は陰性の1相性の応答である。光学信号において陰性は光量の減少を意味し、RH414が膜電位の上昇で減光することに対応している。ニューロンの配列によって極性が逆転することのある電場電位と異なり、光学信号では個々のニューロンからの寄与は脱分極性であれば陰性に、過分極性であれば陽性にそれぞれ常に同じ方向に加重されていく。その

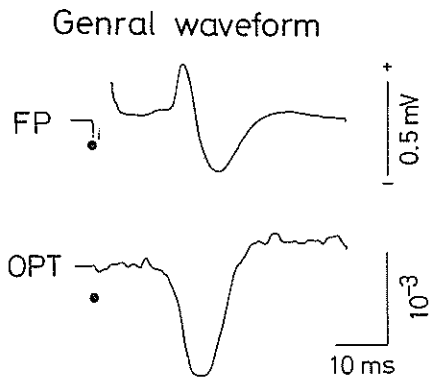


図2. 電場電位 (FP) と光学的記録 (OPT) の例。16回加算してある。光学信号は背景光の量に対する変化の割合でその大きさを表現する。

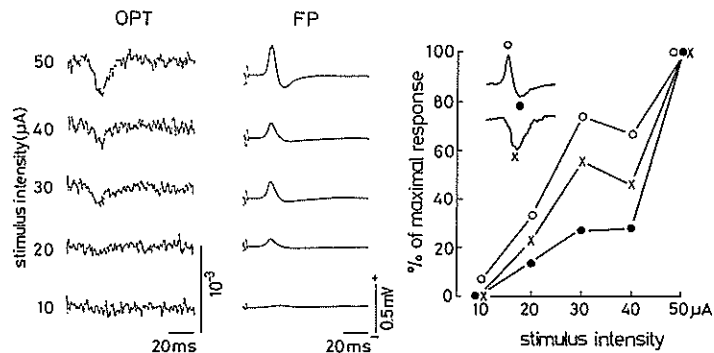


図3. さまざまな強さの刺激に対する電場電位と光学信号の応答。

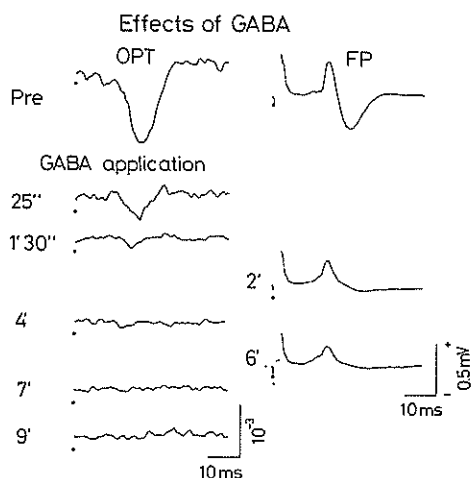


図4. GABA の効果。左側は光学信号, 右は電場電位。

ため皮質の一次応答は光学的記録では図のような1相性の波となる。

このような応答は加算しなくても十分見えるが加算して滑らかになるということはこの波が刺激にタイムロックしていることを示しており、時間経過が電場電位にほぼ一致していることは光学信号の発生源と電場電位の発生源がごく近い関係にあることを示す。この二つの記録は刺激強度と応答の大きさとの関係でも(図3), 2発刺激による回復曲線でもよい一致をみせる。これらのことからこの二者は殆ど同じものをみている可能性が非常に大きいと結論できる。電場電位は皮質ニューロンのEPSPが加算されたものなので光学信号の本体も基本的にはEPSPであるといえる。

1.2.2 層解析

GABA を与えると数秒で電場電位の陰性成分が消失する。その後陽性成分は徐々に減衰してゆく。これは、まず浅層のニューロンがブロックされ、ついでそのブロックが深層に及ぶことに対応している。これに対し光学信号は様々である。2h染色し2hリンスした実験では電場電位の陰性成分が消えると殆ど同時に光学信号も小さくなり潜時の早い小さい成分が残った。この成分は表面陽性電場電位とほぼ潜時を同じくする(図4)。これは、消失した分が表層由来であり残った分が深層

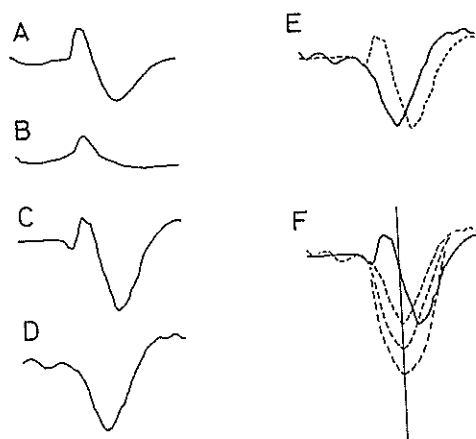


図5. 電場電位と光学信号のGABA効果の比較。

由来と一応は考えられる。一方4時間染色し2時間リンスした例では電場電位の陰性成分が消失したにもかかわらず光学信号には変化がみられず10分後ようやく消失した。この場合には光学信号のほとんどが深層由来と考えられる。このようにGABAの効果は電場電位に対しては一定だが光学信号に対しては染色条件によって変わる。

光学信号のGABAですぐ消失する成分と数分以上残存する成分とが電場電位のどの成分に対応しているかを調べた。図5Aは電場電位のGABA前のもの、BはGABA後光学信号が消えた時点での電場電位である。AからBを引くとGABAの前で失われた成分が抽出できる。Cがそれである。(増幅率は変えてある)。このCが、同じ期間に消えた光学信号Dに対応しているはずである。ところがDとCとを重ね描きしてみると(E)時間経過がかなり違っていることが分かる。光学信号と電場電位の大きさは比較する基準がないので今図5Fにおいて光学信号の増幅率を上げて表面陰性電場電位を含むようにしてみると光学信号の早い部分に対応する電位成分がない。別の実験例で同じ操作をしてみると、図6に示すように光学信号の時間経過は早い場合には表面陽性電場電位に重なり(図6A)、遅い時には表面陰性電位に重なり(図6B)、染色条件によってその間のさまざまな時点でピークを取る(例えば図5E)。

電場電位で見た大脳皮質一次応答の深部陰性

(=表面陽性)成分とそれに続く表面陰性成分(を作っている2種類のEPSP)だけが光学信号に寄与していると仮定し、両者の寄与の程度が光学信号の時間経過を決定すると考えてみる。深部陰性電場電位が他を圧倒するほどに寄与している場合(図6C)光学信号は図6Aのようになり、表面陰性成分だけが寄与していれば図6Bのようになるであろう。だが6AのSとDとの倍率を別々にさまざまに変えて、その結果をさらに加算してみ

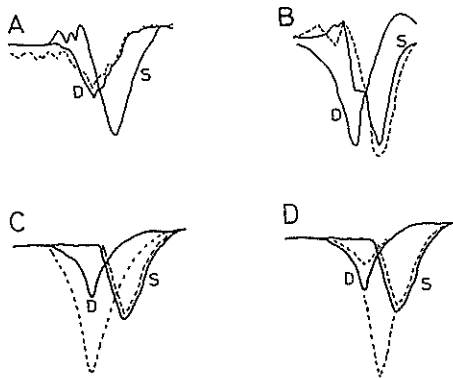


図6. 電場電位光学信号の成分の比較。SはGABAで消失した表面陰性電場電位。DはGABAで消失しなかった表面陽性電場電位の極性を逆転したもの。この二つの重みつき加算が光学信号(点線で表した)に対応すると考えた。A, Bはそれぞれ別の実験例。C: S, Dに対応する光学信号のうち後者の寄与が大きい場合光学信号の全体はAに近い形になる。D: D, Sをどのように組み合わせても下向きの大きな点線は作り出せない。

ても図6Dの下向きの大きな点線のような結果は得られない。この二つの成分だけからは図5D, 5Eのような光学信号は作り出せないということになる。すなわち、表面電場電位と光学的記録は全く同じものを測定しているというわけではない。

1.2.3 検出限界

切片で色素の浸透の程度を調べた。蛍光の量を層に垂直な線に沿って測定し濃度ヒストグラムを作る。これだけでは層がわからないのでニッスル標本を同様に処理したものと突き合わせる(図7)。これによるとI~IV層まではほぼ同定度に色素は分布しV以下は急速に少なくなっている。染色時間を長くしても5層以下は濃くは染まらない。深さに比例して染色性が悪くなるということがなく、IV層が深いにもかかわらず濃く染まっているのは顆粒細胞が染まっているためと考えられる。

ただしGABA後、光学信号が消えた時点で微小電極を刺入し、陰性電位が初めて出現する深さ、すなわちGABAの到達点を見るとIV層には進入していない。ということは光学信号の検出限界は3~IV層の境界付近ということになる。IV層は髄鞘が豊富な層で表層から入ってきた光はこの層で急速に減衰する。そのためよい染色性にもかかわらずこの層の活動は光学的記録に寄与しないのであろう。しかし図6Aにみられるように深部陰性成分(IV層で発生する)のみからなる信号が条件によっては記録できる、ということは3~

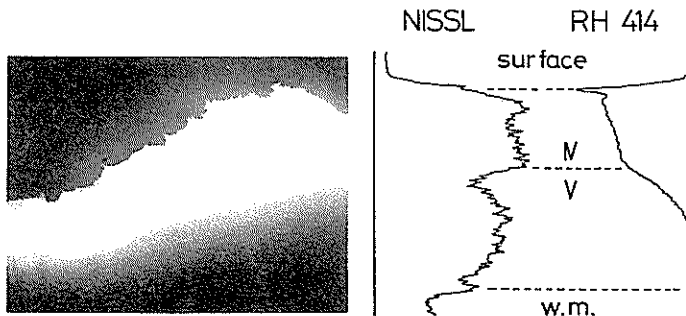


図7. RH414の皮質内分布。左は切片の写真。深部に帯状の明るいところがあり、その下で急に暗くなっている。右の濃度ヒストグラムでこの明帯が4層だと分かる。

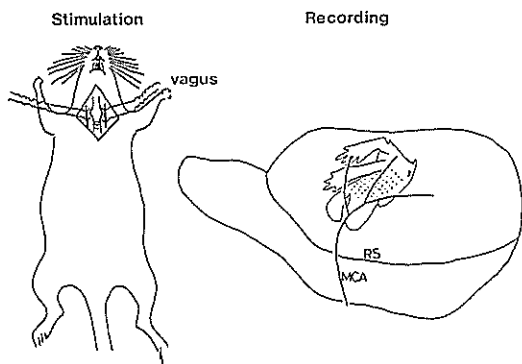


図 8. 刺激および記録の場所。右はフラットの大鼠。臭溝 (RS) と中大脳動脈 (MCA) との交点が目印となる。第一次体性感覚野の口の再現のある場所とこの交点との間に迷走神経の投射はありとえられる。

IV 層の境のわずかな厚みにある細胞の膜の総面積が表層のそれを圧倒しているということであり、それはこの層で、光学信号に寄与する細胞が莫大な数にのぼることを示している。すなわち顆粒細胞が寄与していると考えられる。

1.3 結論

光学的記録法は I~III 層および IV 層の上部の活動をモニターできる。各層からの寄与の程度は染色条件に依存し、短時間の染色では表層が主となり長時間の染色と短時間のリンスを組み合わせると深部が主となる。ここで重要なことは、光学信号が必ずしも対応する電場電位の成分をもたないということである。表面電場電位は I~IV 層の活動を記録できるがこの間のすべてのニューロンが寄与しているわけではない。深部に関しては開電場を作るニューロンすなわち錐体細胞の活動だけが寄与する。一方光学的記録法は理論的にはすべての膜電位が寄与するはずであり、実際、対応する電場電位を持たない光学信号の存在は錐体細胞以外のニューロンからの信号を示唆している。このゆえに深部陰性と表面陰性の 2 種類の電位だけからなる表面電場電位記録と異なって光学的記録では、深部陰性すなわち、視床-皮質投射の終末が発生する EPSP と全く同じ時間経過を有する信号から、表層の EPSP に対応する信号までの中間段階が全て記録できるのである。その上こ

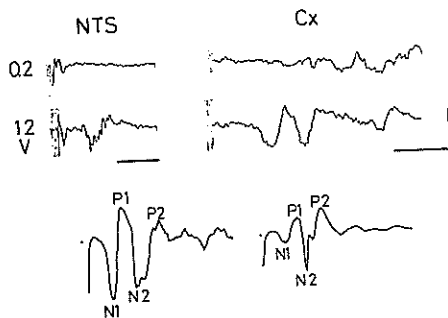


図 9. 大脳皮質応答。上は刺激の強さを変えた時の応答 (Cx) を孤束核での記録 (NTS) とともに表示。上段は 0.2V 刺激、下段は 12V 刺激。スケールは孤束核で 20 ms、皮質で 50 ms。下は典型的な皮質応答の例二つ。

の方法は本研究が示しているようにこれらの層を異にする信号を薬理的に分離できるという利点も併せ持つ。

2. 迷走神経刺激で誘発される電場電位

2.1 研究方法

200~400 g のメスの SD ラットを用いた。イソミタールソーダで麻酔し記録時には非動化して人工呼吸した。脳定位固定装置につけ島皮質を大きく露出した。図 8 右はラット大脳皮質の概観で、MCA と RS の交点より背側で口の再現よりも腹側が迷走神経の投射野とされている。記録は全て左側の皮質で行った。頸部迷走神経幹に両側性に刺激電極をつけ (図 8 左)、単一パルスで刺激しながらタングステン電極で皮質の表面電場電位をマッピングした。迷走神経の 2 種類の線維 (A と C) のどちらかに対する応答であるかを確認するため孤束核で電場電位を記録し迷走神経の活動をモニターした。大脳皮質では応答の表面での分布を調べ、適当な場所を選んで微小電極を刺入し、電位の層解析を行った。また GABA を与えて応答の変化を調べることもした。実験終了後組織学的検索を行い記録した全ての場所を細胞構築学上の領野の上に位置づけた。

2.2 研究経過と成果

2.2.1 皮質に投射する感覚線維

図 9 に皮質応答の形を示す。弱い刺激でまず孤束核に数 ms の潜時で陰性波が出現する。これは

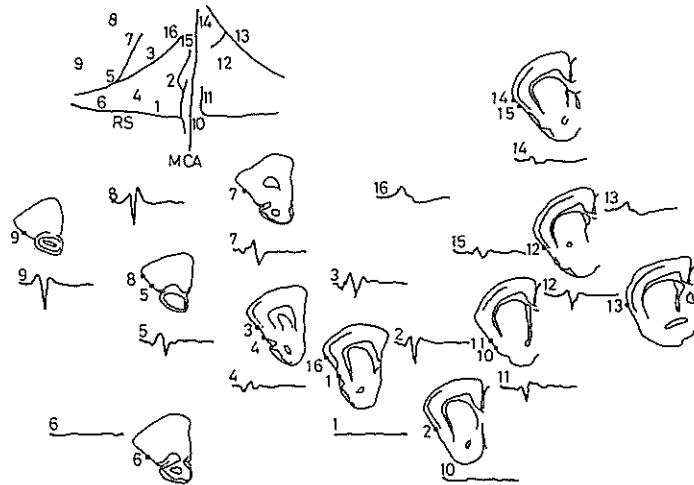


図 10. 応答の分布の例。左上に表面上での記録部位を示す。この番号は下のトレースと切片上の番号に対応している。

A 線維の活動である。この時皮質では変化は見られない。刺激を強くすると孤束核で更に潜時 20~30 ms の陰性波が現れる。これは C 線維の応答である。この時皮質には陰性-陽性の電位が出現する。刺激を更に強くすると孤束核の C 線維応答は大きくなると同時に潜時が短くなり、同時に皮質応答も早い方へずれながら振幅が大きくなっていく。最終的に大脳皮質での応答は 3 ないし 4 の成分からなる。これはすべて C 線維によるものである。

本研究のように迷走神経を電気刺激して大脳皮質誘発電位を記録した仕事はネコ、サルで併せて数件ある。どれも線維の解析はしないが潜時から考えて全て A 線維の応答であった。迷走神経の感覚線維は C 線維が大多数を占めており、その C 線維の応答が得られないのはふしぎであった。本研究は C 線維の皮質投射を示した最初の報告である。

C 線維による大脳皮質応答は両側性で、左右どちらからでも全く同様の成分からなる応答が得られる。システムチックに調べていないが応答とする場所も大体同じである。潜時だけは若干異なって対側の方が早い。応答の得られる場所は臭溝より上 0.5 mm から 3~4 mm の間、かつ中大脳動脈の前 5~6 mm。この後ろでも記録できるが今回

はこの吻側を重点的に調べた。

2.2.2 皮質応答の成分

応答はまず陰性波から始まりついで陽性波、さらに大きな陰性波また陽性波と続く。これを順に N1, P1, N2, P2 と仮に名付ける。潜時は個体によってかなり変わるが N1 が 30~60 ms, N2 が 60~100 ms 程度である。成分によって分布が異なるので常にこの組み合わせで現れるわけではない。この 4 成分はその性質において N1-P1 と N2-P2 に大きく分けることができる。しきい値はほとんど同じで時により N2 が若干高い。不応期は成分によって異なる。繰り返し刺激すると N1 と P1 とは 10 Hz ほどまで追従するが N2 は 0.2 Hz ほどで消えてしまう。また N2 は潜時がばらつく。これらから N2 は N1 や P1 に比べてより多シナプス性の応答であると考えられる。N2-P2 は N1-P1 よりも背側、吻尾側方向で広い範囲に分布している (図 10)。これらより N2-P2 はいわゆる二次応答の可能性がある。

上述のように N2-P2 を記録するためには刺激の時間間隔を長くとる必要があり、長い時間をかければ皮質の状態が悪くなって実験そのものが終わってしまうので、本研究では専ら N1-P1 を中心に調べ N2-P2 については詳しく調べなかった。こういう点でも一度で広範囲のマッピングを

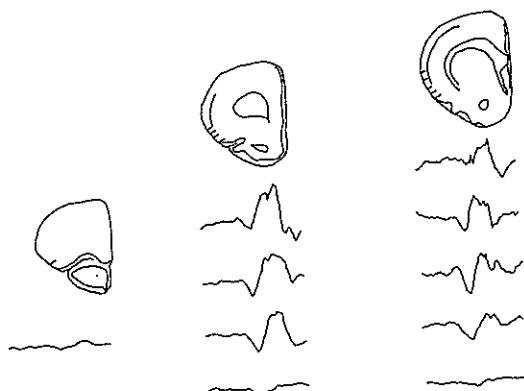


図 11. N1-P1 の吻側島皮質での分布。

してしまう光学的記録法の導入が大きな力を発揮するであろう。

2.2.3 皮質応答の分布

N1-P1 は潜時が一定していて不応期も短い。何より皮質において最も早い応答なので一次応答に相当すると考えた。N1-P1 の表面での分布を調べると (図 11) N1 と P1 とでは吻尾側ではほとんど同じだが背腹側でやや異なる。腹側の境界は両者とも大体同じだが背側は P1 の方が広く N1 のないところでも記録できている。切片で細胞構築学的領野との関係を調べると、N1 は顆粒島皮質 (G1) と背側無顆粒皮質 (Aid) の境界付近を中心としてその両者にまたがり、更に、その吻側の前頭葉にまで広がっている (図 10 の 5, 7, 8)。P1 の記録部位もほぼ同様で前島葉、GI, Aid, にまたがり、さらに背側は体性感覚野にまで広がっている。

2.2.4 層解析

GABA を与えると N1 は数秒で消失し P1 だけが残る。すなわち N1 は表層に、P1 は深層に起源を持つ。表層で発生し表面陰性電場電位を生ずるものは表層の EPSP である。GABA によって N1 をブロックしても P1 は残ることから P1 は皮質内で N1 によって生じたものではなく、独立に皮質の深部で発生したものであることが分かる。

微小電極を刺入して P1 の層解析を行うと (図 12) 深さ 0.8~1.2 mm で逆転して陰性になる。これは V 層であることが組織学的に確認された。

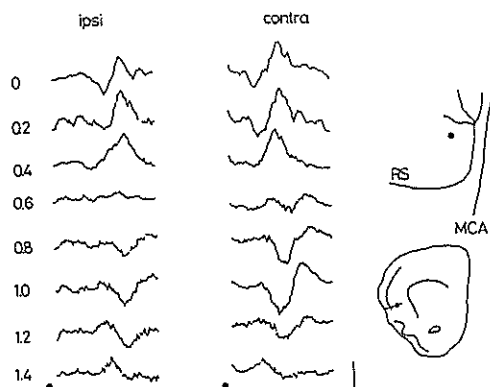


図 12. P1 の層解析。右上の黒丸の部位に電極を刺入し 0.2 mm ごとに両側の神経刺激の応答を記録した。

すなわち P1 は V 層の EPSP である。この深さでは陰性の大きな電位の谷によって多数のスパイク発射が見られた。

2.2.5 中枢経路

この N1, P1 の成分を発生させる経路としてまず考慮すべきは当然視床である。視床のどの核が迷走神経の中継核であるか、は実はまだ結論がでていない。Cechetto and Saper は VPLpc だというのが Rogers *et al.* は VPLpc も含みつつ VPMpc から迷走神経肝臓枝の刺激に対する応答を得ている。したがって現時点では VPLpc か VPMpc, あるいはその両方というところが妥当であろう。これらの核から皮質への投射はおおむねどの報告でも一致していて VPLpc から GI, VPMpc から Aid ということになっている。N1 も P1 も GI と Aid とにまたがっているので迷走神経刺激のインパルスはこの二つの視床核を通して GI と Aid に到達すると考えればつじつまがあう。だが層のことを考慮に入れると矛盾が生ずる。VPLpc から GI への投射は主として IV および I 層、VPMpc から Aid への投射は III~IV と I 層とに終止する。表層で発生する N1 はこれで説明がつくが、V 層で発生する P1 はこの投射系では説明できない。VPLpc, VPMpc に限らず視床-皮質投射で V 層に終わるものは知られていない。どこか視床外からの経路を考えなければならない。

島皮質への投射で V 層に終わるといえば、傍

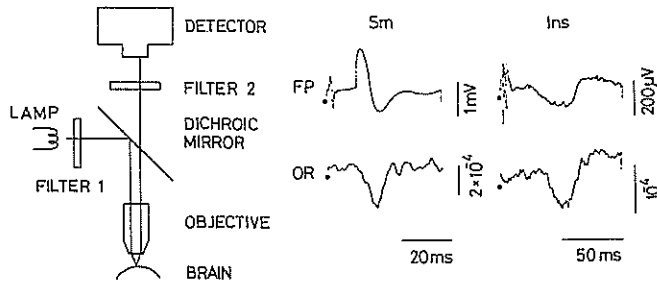


図 13. 光学的記録の例。比較のため体性感覚皮質での記録 (Sm) も示す。

腕核からの投射がある。これは解剖学的に見いだされた経路でその機能は全く調べられていない。傍腕核は孤束核からの投射を受けるからこの経路が迷走神経の情報を運んでいる可能性は十分ある。この経路はまた I 層にも投射するので N1 もこれによるものかもしれない。

ひとつ問題なのは III~IV 層で発生する電位が見だされなかったことである。視床-皮質投射系はどのような活動をしているというのだろうか。

2.2.6 光学的記録

前節で明らかにしたように光学的方法は IV 層より深い場所の神経活動は検出できない。迷走神経応答のうち N1 は表層だが P1 は V 層に起源を持つ。したがって光学的方法では P1 は記録できない。ただし A1d では IV 層の発達が悪く光路をさえぎる髄鞘が少ないのでそこでは P1 が検出できるかもしれない。

この場所での光学的記録は試験的に行っている段階である。主たる信号源の層構成が異なるので最適染色条件が体性感覚野とはかなり違う。図 13 に記録を示す。ここでは N1 に相当する光学信号が得られている。

今後の課題と発展

当初の構想では、迷走神経の投射部位を皮質上に定めた後は、各分枝を個別に刺激して投射部位内での極在を調べる方法に進はずだった。が、予想に反してこの投射は複雑でまずその投射の様式を明らかにするということが大きな課題となってしまった。

主経路は視床-皮質系だと単純に考えていたが、今回の結果を見る限り最も早い応答は視床を介し

ていない。さらに困ったことに視床-皮質投射に対応する電場電位は記録できなかった。

ともかく、迷走皮質投射系は視床路と視床外路の少なくとも二つの経路があり、それぞれに独立に島皮質に入るらしい、というところまではきた。次の段階としてはこの視床皮質投射系を調べるため視床を直接刺激すること、視床を破壊して迷走皮質応答の変化を見ることが考えられる。視床中継核が正確に定まっていないいま、これを調べるためにはまず視床を同定する必要がある。大脳皮質と同じく視床の生理学的研究は皆無に近いので、本研究と同様に、電場電位を記録して視床への迷走入力を探ることが第一歩となるだろう。

光学的記録法は IV 層の浅いところより上の神経活動を検出する。したがって P1 を記録できないであろうことはすでに述べた。しかし視床皮質投射は十分検出できる。視床中継核を同定した次の段階でこの方法は大きな威力を発揮するはずである。

この研究を進めていくことにより迷走神経系その他感覚系との類似あるいは相違が明らかになり、それは脳の理解への一つのステップとなるのだと考える。

発表論文

口頭発表

- 1) Origin of optical signals recorded with voltage sensitive dye in the rat somatosensory cortex. 米国神経科学界第 19 回大会.
- 2) ラット大脳皮質における迷走神経投射野の生理学的研究. 日本神経科学協会第 13 回大会.
- 3) 大脳皮質表面で記録される光学信号の性質. 日本

生理学会第 67 回大会.

- 4) Electrophysiological and optical study of vagal afferent projection in the rat insular cortex. 米国神経科学会第 20 回大会.

論文

- 1) Laminar origins of optical signal recorded

with voltage sensitive dye in the rat sensorimotor cortex (in preparation).

- 2) Vagally evoked potentials in the anterior insular cortex in rats (in preparation).