

ザリガニ触角の感覚受容器における インタバルヒストグラムの性質

古賀和利*・香田政彦**・三池秀敏*・蛭名良雄*

Characteristics of Interval Histogram on Sensory Unit in Crayfish Antenna

Kazutoshi KOGA, Masahiko KOHDA, Hidetoshi MIIKE
and Yoshio EBINA

Abstract

In order to exclude the difference in the sensitivity of each sample, we use the inverse of the *latency* as reasonable parameter represented the stimulus strength. The maximum value of firing rate and mean value up to 50 msec are expressed by power function of this parameter. On the other hand, interspike-interval during the bending stimulus are shown as multimodal distributions. Every interspike-interval from a peak to a next peak is a constant value (8.3 msec). We lead to the existence of an oscillator system units.

1. ま え が き

生体の感覚神経系の研究は以前から工学・生理学・心理学の立場から多くの研究がなされている¹⁾。工学的な立場からみると、生体の神経系は高密度に集積された情報処理装置であり、感覚神経の末梢部すなわち感覚受容器は、その入力装置とみることができる。外界の刺激はこの感覚受容器において神経線維を伝播するパルス列に変換される。そして外界の情報はこの神経パルスの頻度あるいはパルス間隔に変換されて中枢に運ばれるものと考えられている。また生体の感覚受容器の一般的な性質として、適刺激に対し非常に感度が高く、しかも広いダイナミックレンジを有し、入力強度の大きなときでも高い分解能を示すことが知られている。このような感覚受容器の性質を調べることは、情報の符合化、センサーの開発という工学的見地からも重要である。

ここでわれわれが実験の対象とするアメリカザリガニの第一触角には、機械刺激の受容と神経パルスの発生を同時に行なう感覚神経細胞が存在し、機械的刺激によって動く感覚毛の基部に付着している。この感覚毛と感覚神経細胞は一体となって機械刺激の受容という機能を果たしている²⁾。われわれの研究の基礎とな

った秩父らの説によれば、ザリガニ触角の機械受容器のパルス発生機構は感覚毛の動きにもなった感覚神経細胞膜の変形による膜のイオン透過性の変化によるものと考えられている。同様のパルス発生機構は、ザリガニと類似した構造をもつ昆虫の脚の感覚毛についても報告されている³⁾⁴⁾。

前回の報告⁵⁾では、パルス頻度という観点から考察を試み、この感覚細胞が感覚毛のダイナミックな動きに対して応答することを明らかにし、各サンプル個々には感覚毛の動く速度とインパルス頻度の間には、他の感覚受容器と同様にベキ関数の法則がみられることを示した。しかしながら各サンプルの感度の違いから、同一刺激強度に対しても、その応答パルス頻度は等しくはならず、すべてのサンプルについての統一的な議論を行なうには至らなかった。本報告ではまず、このサンプルごとの感度差を取り除くための相対的強度パラメータとして刺激開始から第一発目のパルスが出現するまでの時間 (*latency*) を提示し、このパラメータの妥当性を示す実験結果を明らかにして、パルス頻度との関係を考察する。さらに各サンプル間の感度差が *latency* という感覚細胞のパルス発生機構に直接関係した量によって規格化されたことから、逆に神経パルス出現の時間々隔にはパルス発生機構を直接反映する性質が含まれるものと考え、パルスインタバル

* 電気工学科

** 大学院電気工学専攻

に注目してザリガニ触角の感覚細胞の機械受容のメカニズムを探る。

2. 実験方法

実験方法は前回の報告とほぼ同じである。ただし今回は触角をできるだけ長時間生かしておくために、触角の周囲を流動パラフィンでなくリンゲル液で満たした。これにともない、パルス導出用電極の刺入部を改良しシリコングリスによって電極とリンゲル液との絶縁を実現した。一方不感電極も Ag-AgCl 電極とし、リンゲル液中に置いた。また後述のように、実験に用いた機械受容器は数 μm 以下の微小な振動に対しても極めて敏感に応答するため、徹底的に除振対策をほどこし、実験時間も振動の多い日中は避け、深夜とした。また実験中のサンプルの温度は、前回の報告で示したデータをもとに 16°C ~ 18°C の範囲に保った。

3. 実験結果

3.1 刺激強度とパルス頻度

速度一定のランプ刺激を感覚毛に加えると、典型的な応答パルス頻度の時間的推移は Fig. 1 のようになる(刺激波形を下部に示す)。すなわち刺激開始直後に最大の頻度を示すピークが表われ、その後、感覚毛の動きが止まるまで比較的高頻度の発火が続く。このピークあるいは平均発火頻度と刺激速度の関係は、個々のサンプルについてはベキ関数の法則を満足する。しかし、サンプルが違えば、同一刺激強度であっても発火頻度のピーク値及び平均発火頻度は同じにならず、これは感覚細胞の感度の違いに起因すると思われる。

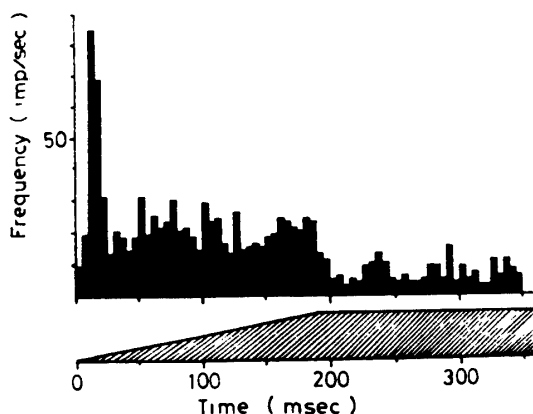


Fig. 1 A time course of firing rates to ramp stimulus

同様に、刺激の開始から第一発目のパルスが現われるまでの時間 *latency* にもやはり個体差が認められる。Fig. 2 の結果から、各々の感覚細胞の感度に起

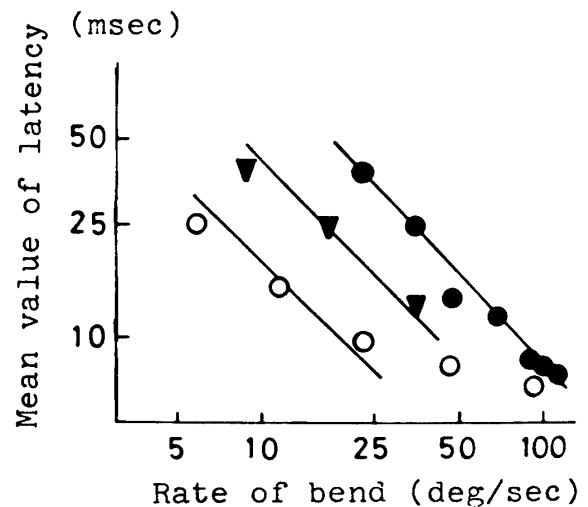


Fig. 2 Mean value of latency against angular velocity of bend

因した個体差を規格化するパラメータとして、この *latency* があげられる。つまり *latency* の同一のものは相対的な刺激速度が等しいものと考え、ここで *latency* は刺激強度と逆比例関係にあるため、便宜上 *latency* の逆数を相対的な刺激強度とみなす。この *latency* の逆数と先の Fig. 1 で示されたパルス頻度のピーク値及び刺激開始後 50msec 間の平均発火頻度との関係は Fig. 3, Fig. 4 に示すようにサンプルによらず対数グラフ上で一本の直線で代表され、ベキ関数の法則が成立する。

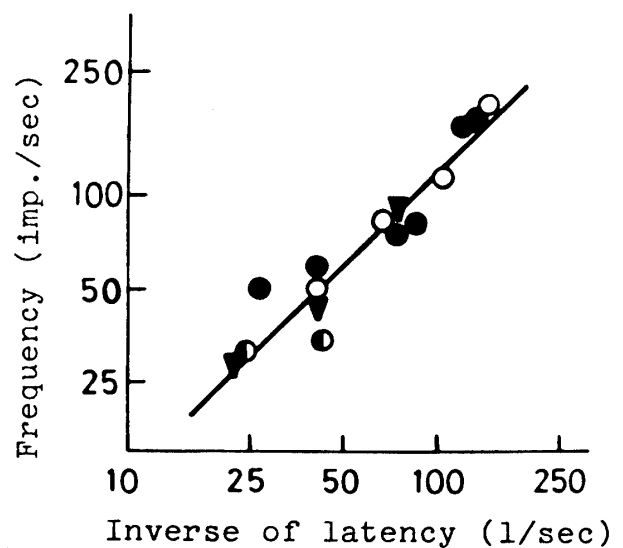


Fig. 3 The initial maximum value in firing rates against inverse of latency

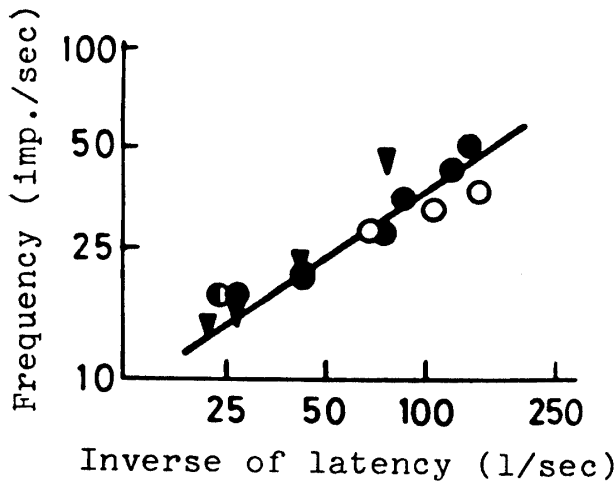


Fig. 4 Average of firing rates up to 50msec against inverse of latency

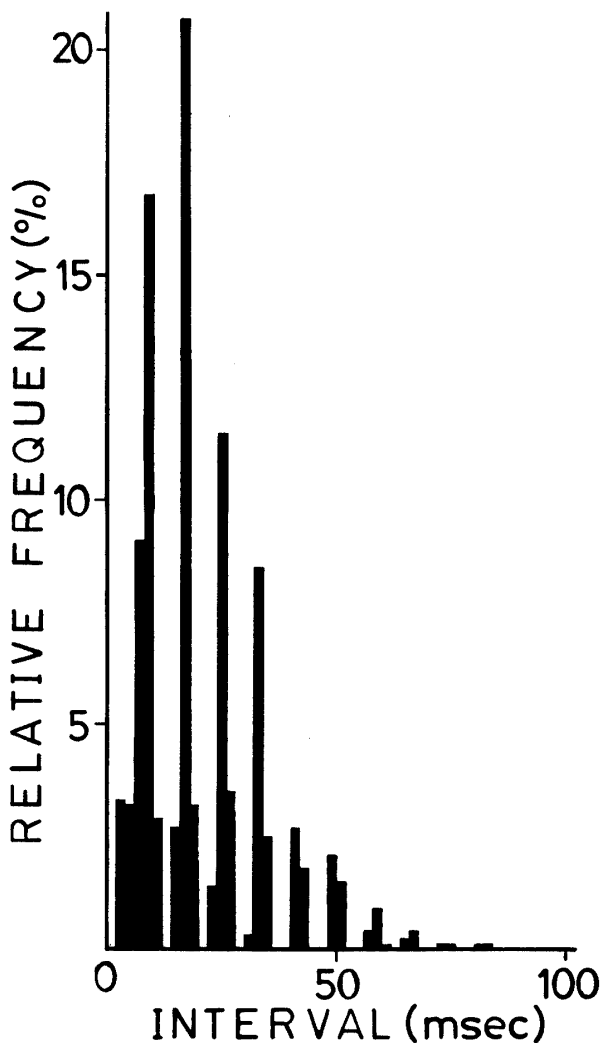


Fig. 5 Distribution of interspike-interval during bend of a sensory hair

3・2 速度刺激区間のインタバル分布

Fig. 5 は感覚毛に Fig. 1 下部に示すような波形の刺激を 5 秒毎に 200 回程度加えた時の傾斜部、言い換えると、感覚毛が一定の速度で倒されている時のパルス間隔を抽出してヒストグラムにしたものである。このインタバルヒストグラムは極めて特徴的で約 8.3 msec 毎にピークが現われている、つまり速度刺激が加わっている状態では、次のパルスが出現する位置は、前のパルスの出現から 8.3 msec (周波数にして 120 Hz) の整数倍のところということになる。この現象は、現在までの実験では、ほとんどすべてのサンプルについて現われた。刺激速度を強くしても、ピーク的位置の変化はみられず、短いパルス間隔、ヒストグラムの左側のピークの全体に対する割合が増加する。

3・3 正弦波刺激に対するインタバル分布

感覚毛に微小振幅の正弦波刺激を加え、周波数によるインタバルヒストグラムの違いをみた。このときの正弦波刺激の振幅は感覚毛の先端の動きにして 1 μm 以下、角度にして 0.8deg 以下である。Fig. 6 にそれぞれの周波数でのインタバルヒストグラムを示す。周波数下の横線は、その周波数の一周期の長さを示している。微小な刺激であるにもかかわらず、いずれの場合も、加えた正弦波の周期の整数倍の間隔でパルスが出現していることがわかる。加えた刺激と完全に同期してパルスが出現していないのは、刺激が微小だったからではなく、同一刺激に対しても、まったく同じ応答パルス列は出現しないといった生体の感覚細胞のもつ確率的な振舞いによるものと考えられる。さらにくわしくヒストグラムをみると Fig. 6. a においては、66 msec と 130 msec 付近に、Fig. 6. c においては、100 msec 付近に、Fig. 6. d においては、特に顕著に 50 msec, 100 msec, 150 msec, 200 msec 付近に、周囲のピークより高いピークがみられる。Fig. 6. e でも 100 msec 付近で同様のことが言える。ところが Fig. 6. b と f では、このような現象はみられず各ピークの包絡線はなだらかな曲線を描いて減少している。このことについては、後で議論する。

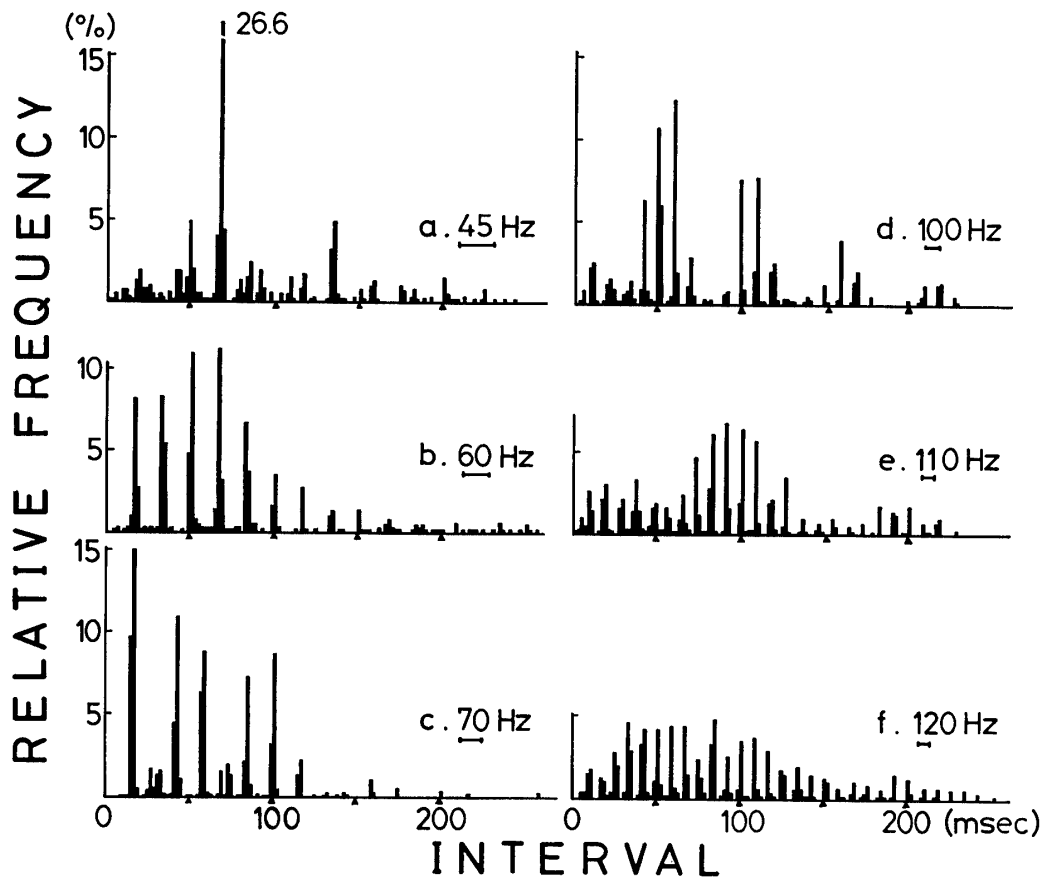


Fig. 6 Distribution of interspike interval to very weakly sine wave

3・4 自発放電のインターバル分布

ザリガニ触角の感覚受容器は刺激の加わらない状態においても、自発的にパルスが発生する。このときのインターバル分布はサンプル毎に、また、同一サンプルでも温度が違えば、その平均値 m 及び分散 σ^2 は異なった値を示すが、各々の分布は Fig. 7 にみられるようなガンマ分布となる。また多数のサンプルのいる

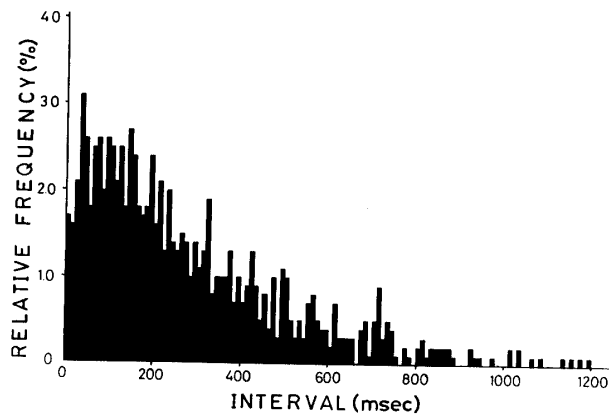


Fig. 7 Distribution of interspike-interval in spontaneous discharge

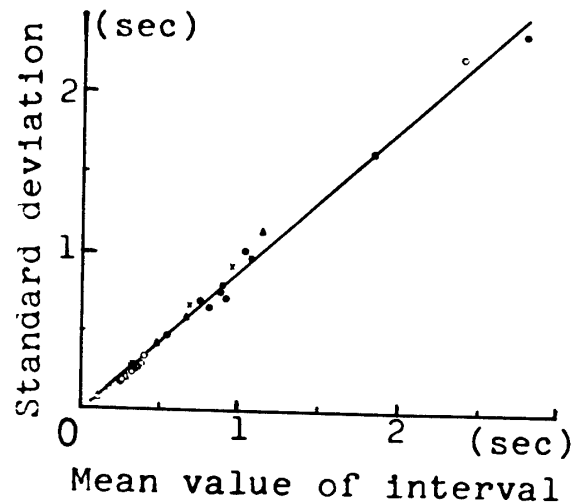


Fig. 8 Standard deviation against mean value of interval in spontaneous discharge

異なる温度条件での平均値 m と標準偏差 σ の関係を見ると、Fig. 8 のように線形な関係が得られた。このことは、パルスインターバルをその分布の平均値 m で規格化してやれば同じ分布となることを示唆する。Fig. 9 は3つのサンプルの異なる温度におけるイ

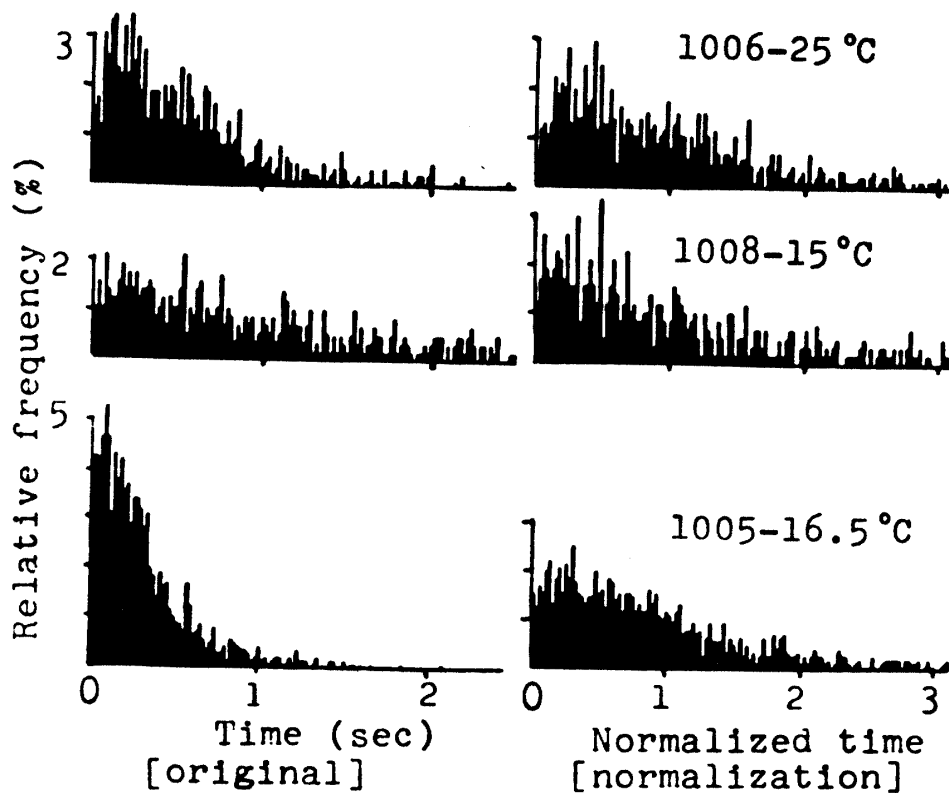


Fig. 9 Distribution of interspike interval to spontaneous discharge (left row) and normalized distribution (right row)

インタバルヒストグラム (左列) と、それぞれの平均値で規格化したときの分布 (右列) である。右列の規格化した分布はほぼ同一の分布となっていることがわかる。なお、自発放電のインタバルヒストグラムでは、詳細に検討を試みても、速度刺激区間で認められたような特徴的なピークは存在しなかった。

4. 議 論

本報告では、まず前回の報告で述べた刺激強度とパルス頻度の関係を補足し、統一的な知見を得るために個体差を除いた相対的な強度パラメータ (*latency*) を導入した。この *latency* と刺激速度との逆比例の関係は、ザリガニ触角の機械受容器だけでなく、カエルの伸張受容器でも報告されている⁶⁾。これは *latency* が刺激強度のパラメータとして妥当なものであるという一つの根拠となる。また実際に *latency* を相対的強度として用いた結果、パルス頻度との間に、感覚受容器に普遍的に成り立つべき関数の法則が得られたという事は、妥当性を十分に裏付けるものと考えられる。

観点をパルス頻度からパルス間隔に移すと、ランプ刺激時には Fig. 5 のようなインタバル分布が得られる。このような分布は自発放電状態ではみられな

かった。すなわち多峰性のインタバル分布は刺激時に固有のものであるとすることができる。この原因としては、刺激装置からの外乱が考えられるが、刺激装置として使用している電歪素子の共振周波数は 530Hz, 610Hz 付近に存在し、その影響はほとんど考えられない。またこの装置を感覚毛に付加したままの状態での放電パルスのインタバルヒストグラムにも周期的なピークはみられず、結局この考えは否定される。したがってランプ刺激時の周期的なインタバル分布は生体固有の性質を示すものであると考えられる。

このような多峰性のインタバル分布は、視神経などでも報告され、理論的モデル化が試みられているが⁷⁾、これらは興奮性と抑制性の結合によって説明されている。この抑制性入力を、パルス発生機構として、感覚毛の動きにともなう神経細胞膜厚の変化を考えているザリガニ触角の感覚神経に適用することは困難である。むしろ単純にパルス発生機構に内在する振動系に起因するものとするのが妥当である。

もし、インタバルヒストグラムの周期性が受容器の振動系によるものであれば、外部より周期的な刺激を加えたときに、刺激周波数と生体のもつ振動系の固有振動数との差に対応した周期の一種のうなりが生ずる

はずである。生体振動系の固有振動数としてランプ刺激のときに現われた120Hzを考えると、Fig 6 (d), (e), (f) のインタバルヒストグラムにみられる現象をうまく説明できる。(d) の場合、120Hzと100Hzの差20Hz、周期にして50msec、(e) の場合は120Hzと110Hz、周期にして100msecの間隔で周囲のピークより高いピークが出現している。(f) の場合はもちろん周波数が一致したのでこのような現象は起こらない。Fin. 6 (a), (b), (c) の場合は、60Hzの固有振動数を考えると同様にうまく説明される。

以上のことは、アメリカザリガニの感覚毛、感覚神経よりなる刺激—パルス変換機構には、8.3msec (120 Hz), 16.7msec (60Hz) の固有のパルス間隔を発生させる振動系を内在することを示すものである。

5. ま と め

われわれは、アメリカザリガニの第一触角にある機械受容器の性質をパルス頻度あるいはインタバルヒストグラムによって議論して来た、その結果、次のようなことが結果される。

- 1) この感覚細胞は感覚毛の動く速度に応答し、それをパルス頻度という形に変換して中枢に伝達している。
- 2) このときのパルス間隔には、パルス発生機構に

内在する振動系で決定される固有の間隔が存在する。

- 3) 1 μ m 以下といった微少な振動に対しても応答し、そのときのパルス間隔には加えた周波数と内部振動系の周波数の差に対応するパルス間隔がよく現われる。

ここで明らかにされた受容器に内在する振動系の構造および情報伝達に対する寄与については、今後検討を進める予定である。また、自発放電のインタバルについての考察から得られた平均値と標準偏差の関係についても、感覚受容器のダイナミックレンジ、分解能とどのように関係付けられるか検討を重ねたい。

参 考 文 献

- 1) 桑原万寿太郎, 中研一: 感覚情報 I. 共立出版
- 2) 秩父志行, 若桑和夫: 文部省特研. 49 (1976)
- 3) P. Görner: *Symposia on Quant. Biol.* 30 (1965)
- 4) A. S. Erench, R. K.S. Wong: *Biol. Cyberne.* 26, 231 (1977)
- 5) 香田 吉賀他: 山口大学工学部研究報告28, 67 (1977)
- 6) G. M. Shepherd, D. Ottoson: *Symposia on Quant. Biol.* 30 (1965)
- 7) M. T. Hoopen: *Kybernetik*, 3, 17 (1966)
- 8) 宇佐見仁英, 塚田稔, 佐藤利三郎: 日本ME学会誌15, 3 (1977)

(昭和52年10月15日受理)