

マイクロコンピュータを用いたザリガニ触角の 感覚毛を支配する一対の感覚神経細胞の 動作特性の解析

正員 古賀 和利† 非会員 勝部 良次††

非会員 三池 秀敏†† 正員 蛭名 良雄††

An Analysis of Response Characteristics of Two Mechanoreceptor Units on the Inner Flagellum of American Crayfish to the Sinusoidal Wave Stimuli by Using Microcomputer System

Kazutoshi KOGA†, Regular Member, Ryoji KATSUBE††, Hidetoshi MIIKE††,
Nonmembers and Yoshio EBINA††, Regular Member

あらまし 生体における多チャンネル伝送の一例として、アメリカザリガニ第1触角内枝の感覚毛を支配する一対の感覚神経の動作を解析した。触角神経束より誘導した個々のインパルスを分離するため、インパルス振幅をパラメータとするマイクロコンピュータによる分離解析システムを作製し、処理に用いた。一対の感覚細胞は、感覚毛への刺激方向に対する選択性を持ち、主な応答方向は、感覚毛を起す方向（低インパルス）と倒す方向（高インパルス）に180°異なっていることが分かった。又、高インパルスは感度は低下するが感覚毛を起す方向にも応答を示した。更に各神経細胞のインパルス発生後の感度回復特性にも大きな相違がみられ、低インパルスを発生する方が速い回復を示すことが明らかになった。これは低インパルス発生時の持続性（tonic）、高インパルス発生時の過渡性（phasic）を示すものである。このように一対の感覚神経の動作は、いわゆるプッシュプル伝送系とは異なり、生体における2チャンネル伝送系特有の伝送特性として興味深いものがある。

1. ま え が き

電気生理学の分野において、Adrianの神経インパルスの記録以来⁽¹⁾、神経細胞の単一素子としての動作は詳細に明らかにされてきた⁽²⁾。そして近年では、神経系の最も大きな特徴の一つである多チャンネル伝送あるいは処理系としての動作の解析に重点が移されてきつつある^{(3),(4)}。我々は数年来、アメリカザリガニ第1触角内枝の表面に生えた感覚毛の機械的刺激に対する

応答を調べてきた^{(5)~(7)}。この感覚毛は、ほとんどが一対の感覚神経の支配を受けており、感覚毛の動きは、これら神経細胞によって相補的に中枢第1神経節へ変換・伝送されている。感覚毛および一対の神経細胞より成るこの種の受容器は、神経系として最小規模の並列伝送システムを構成するものである⁽⁸⁾。従って、これら一対の神経細胞の動作様式を解析することは、神経系の多チャンネル処理機能解明の基礎的知見を与えるものと考えられる。

我々が用いている触角神経束からの細胞外誘導法では、一対の感覚神経の応答は振幅の異なる高低2種類のインパルスとして観測される。今までの一連の高インパルス列についての解析結果から、この受容器は機械的変位に対しては、変化のあった直後に数個のインパルスを発生するのみで、絶えず動的に変化する刺激

† 山口大学工業短期大学部情報理工学科, 宇部市
Technical College, Yamaguchi University, Ube-shi, 755
Japan

†† 山口大学工学部電気工学科, 宇部市
Faculty of Engineering, Yamaguchi University, Ube-shi,
755 Japan

論文番号: 昭 55-553[A-131]

のみが有効な刺激として作用することが明らかになった⁶⁾。従って、この種の受容器では、従来からよく用いられている階段波刺激による応答の解析よりも、むしろ連続正弦波あるいは一定間隔で繰り返し加えられるパルス波的刺激に対する応答を解析し定量化することが重要となる。前回の論文では、高インパルスについてのみ解析を行い、インパルス発生の確率的モデルを提案した⁷⁾。このモデルの基本となるインパルス発生後の感度回復特性は正弦波対刺激の実験より得られ式(1)で示された。すなわち第2刺激でのインパルス発生率をRとすると、

$$R = R_{\infty} [1 - \exp\{-\alpha_0(t - \beta)\}] \quad (1)$$

ここで、 R_{∞} は第1刺激でのインパルス発生率、 $1/\alpha_0$ は回復時定数、 β は不応期間、 t は対刺激の時間間隔である。この回復パラメータ α_0 が連続して加えられる正弦波刺激に対するインパルス発生率の変化を説明する上で重要なものとなっていた。連続的な刺激に対する高低両インパルスの応答様式として、写真観測などから低インパルスの方がより定常的な発火を示すことが示唆されていたが⁶⁾、高インパルスと共に低インパルスについても α_0 を測定し、これを定量化する。

細胞外誘導された多チャネルインパルス列を、その振幅あるいはその他のパラメータを用い分離・解析する手法が既に報告されている^{4),9)}。ここで我々が用いた感覚毛は、制御できる刺激波形を目的とする感覚毛1本にのみ局所的に印加することができ、それに応答するインパルスは2種類という特殊性がある。又、後述のように応答の解析が多数回の刺激による統計的処理に基づき行われ、分離の精度に多少の許容性をもつ。以上の理由から、ここではインパルス振幅のみをパラメータとした分離手法を用いた。これによりシステムの回路構成が簡単になり、処理速度も向上しマイクロコンピュータシステムによる実時間処理にも有利となる。又、簡単な実時間処理を行うことで、実験中のサンプルの状態変化などを適確には握し、これに対処することができる。

本論文では、この分離・処理システムの概要と、本システムを用いた一対の感覚細胞の応答位相および回復特性の相違について比較検討する。

2. 分離・処理システム

実験システム全体については既に報告したので⁶⁾、ここでは処理系についてのみ説明する。本処理システムは、マイクロコンピュータシステム(モトローラ

MEK6800DII)を中心に構成され、二つの汎用入出力IC(MC6820)によりデータ計測用のパルスカウンタ、A-D変換器、あるいは処理結果の表示用のD-A変換器に接続されている。処理システムの構成を図1に示す。本システムにより、誘導されたインパルスの発生時刻およびその振幅が計測・処理される。図2のタイミングチャートを用いて計測データの取り込みの様子を説明する。生体からのインパルス列は、サンプリング回路およびピークホールド回路に入力される。サンプリング回路では、同時に刺激開始を知らせるトリガを加えることにより、処理に必要な刺激区間のインパルスを波形整形して出力する(PCREQ)。波形整形のためのコンパレータは参照電圧 V_R を持ち、これを適当に変えることで処理に不必要な小さなレベルのインパルスや雑音を除去する。パルスカウンタでは入力パルスの立上りごとに、それまでの時間を測定してラッチし出力する。又、ピークホールド回路に加えられたインパルスは、ここでその最大振幅が保持されA-D変換器に加えられる。パルスカウンタ、A-D変換器の出力データは、サンプリング回路からの波形整形出力の立上り、立下りの時点でそれぞれ割込(PCREQ, ADREQ)をかけ取り込む。現在のところ割込処理ルーチンの最長実行時間が約200 μ sであり、正確にパルス

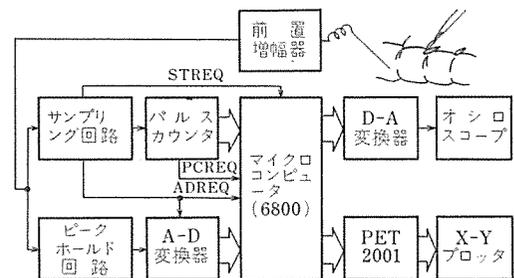


図1 分離・処理システムの構成
Fig.1- Schematic block diagram of the data processing system.

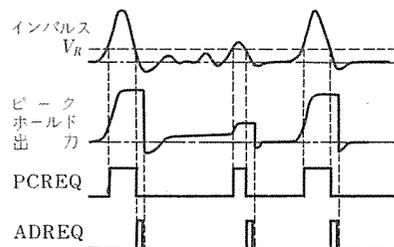


図2 データ入力タイミングチャート
Fig.2- Timing chart of data inputs.

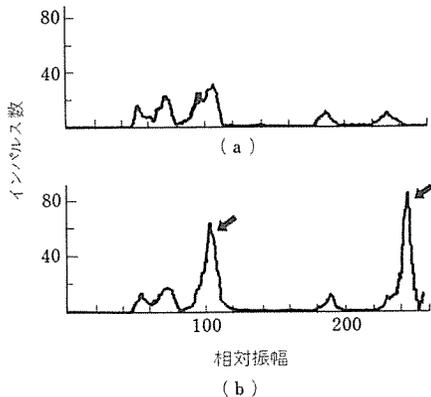


図3 触角神経束インパルスの振幅分布
Fig.3-Amplitude histogram of multi-impulse trains.

間隔と振幅データを対応付けて取り込むためには、PCREQからPCREQあるいはADREQからADREQ間が200 μ s以上必要である。PCREQからADREQあるいはその逆の場合は完全に同時でも可能である。各データはそれぞれ8 bitで、精度はインパルス間隔で $\pm 1/2$ LSB (分解能 0.8ms), インパルス振幅で ± 1 LSB (2.5 V フルスケール) である。これらは関数発生器より模擬インパルスを発生させて測定した。

以上のようにマイクロコンピュータ内部では、インパルス間隔と振幅データは一対一に対応している。これをもとに、インパルス振幅をパラメータとしてプログラムにより分離・処理を行う。マイクロプロセッサは割込時以外は処理の途中経過をD-A変換器を通しオシロスコープ上に表示する。本処理システムでは振幅分布、PSTヒストグラムなどを実時間で処理することが可能である。更に詳細な処理については、BASIC言語が使用できるマイクロコンピュータ(コモドール、PET2001)に中間処理データを転送して行く。最終的な処理結果はX-Yプロッタで記録する。

3. 実験結果

3.1 振幅パラメータによるインパルスの分離

触角神経束から細胞外誘導を行ったときの、インパルスの振幅分布を図3に示す。図3(a)は感覚毛に刺激を加えない場合で、(b)は図8下部に示した正弦波刺激を加えた場合である。正味のサンプル時間はどちらも約50秒である。これで見ると個々の振幅値をもつインパルスは分離され、振幅のみをパラメータとし

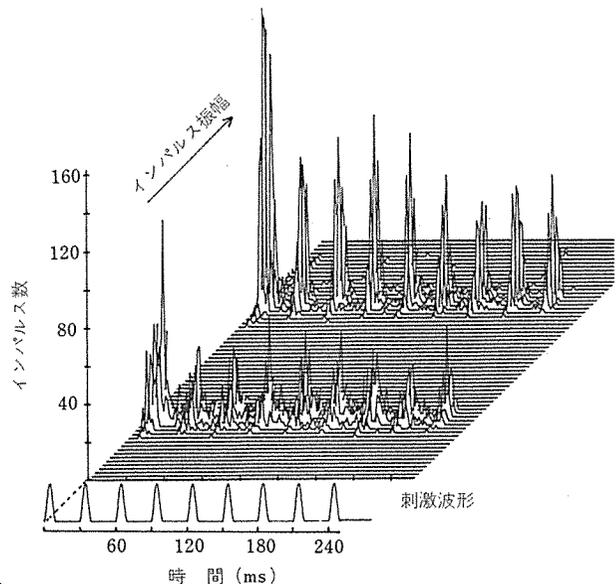


図4 触角神経束からの応答の3次元表示
Fig.4-Three dimensional representation of amplitude-PST histogram.

ても3~5種類のインパルスが分離可能なことが分かる。又、(b)から刺激に反応する高低2種類のインパルスの存在(矢印)が確認される。高低両インパルスの応答と振幅による分離の様子を明確に示すため、4秒の休止区間をとりながら約600回の刺激を行った場合の応答を加算して図4に3次元的に示した。x軸方向はインパルスの発生時刻、y軸方向はその振幅を示し、z軸方向はインパルスの個数を示す。この例では刺激に対して応答を示す高低2種類の振幅をもつインパルス以外はほとんどみられない。連続して加えられる正弦波刺激(図4の下部に時間軸に平行に示す)に対して、高インパルスの発生の様子は大きく変化しているが、低インパルスは第2刺激以降はほぼ定常な発火を示している。

インパルスの分離パラメータとして用いたインパルス振幅は、実験中の触角の活動状態を示すパラメータとしても用いられる。実験中はインパルス振幅を発生順にそのまま記憶し、逐次その領域の値をオシロスコープ上に表示する。図5はこれをX-Yプロッタにより表示したものである。応答する高低両インパルスは2本の帯状に示されている。この帯状の高低インパルスの振幅が顕著な下降を示したとき、実験は中止される。PSTヒストグラムなども含めて、計測データを実時間で処理・表示することにより、生体の活動状態の

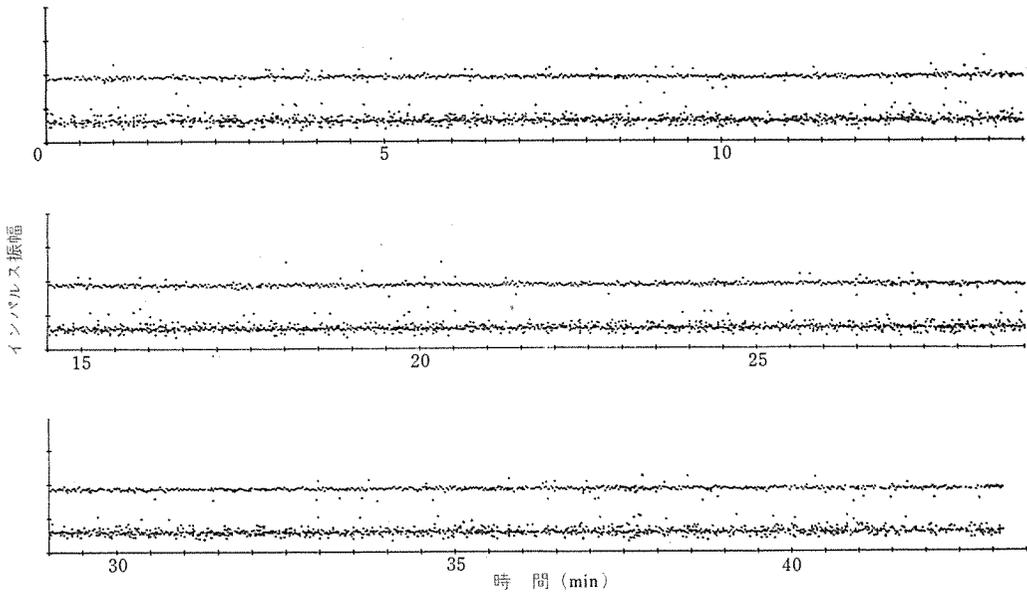


図5 インパルス振幅の時系列
Fig.5- Sequence of impulse amplitude.

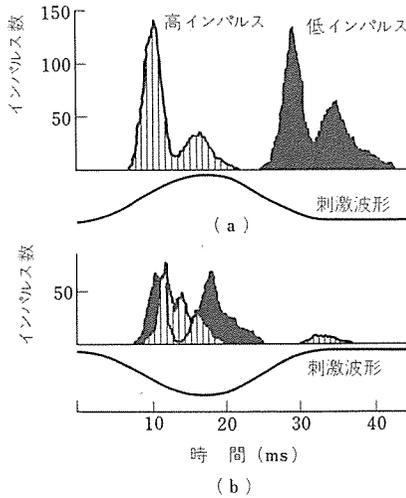


図6 高低インパルスの刺激方向選択性
Fig.6- Directional sensitivity of sinusoidal stimuli.

は握、刺激に対する応答の確認などを適確に行いながらの実験が可能となる。

3.2 刺激方向に対する応答の選択性

感覚毛を支配する一対の神経細胞は、感覚毛への刺激の方向に関する選択性がある。これを単一の正弦波刺激(周期33ms)により調べた。図6は1.5秒の休止区間をとりながら約800回繰り返し刺激したときの

高低インパルスの発生位置をヒストグラム(サイクルヒストグラム)にしたものである。刺激波形をそれぞれ下に示す。図6(a)では感覚毛をまず倒し、それから起す形の刺激を加えている。これによると高インパルスは感覚毛を倒す方向で、低インパルスは起す方向でそれぞれ発生しているのが分かる。以上の応答の方向性を確認するために、図6(b)では逆に感覚毛を起してから倒すという刺激を行った。低インパルスについては、(a)と比較して 180° だけ応答位相が進んでおり、やはり感覚毛を起す方向で応答を示しているのが分かる。一方、高インパルスについては期待したインパルスの発生位置の変化がみられず、今度は感覚毛を起す方向で応答を示している。但し、応答の潜時(latency)が多少長くなり全体的にインパルスの発生ひん度が減少している。従って、高インパルスは刺激に対し双方向の応答を示すが、毛を起す方向での感度は倒す方向での感度に比べ減少し、主に毛を倒す方向の刺激に反応するものといえる。高インパルスが図6(a)のみ又は(b)のみで単独に双方向の応答を示さない(図6(b)では多少みられる)のは、後述するインパルス発生直後の感度低下によるものと考えられる。低インパルスについても図6(a)より(b)のインパルス発生率が減少しているようにみえるが、本処理システムの分離方法では、高低両インパルスが同時に発生した場合、低インパル

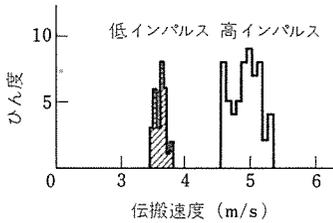


図7 インパルス伝搬速度の分布
Fig.7- Propagation velocities of impulses.

スを検出することが本質的に不可能であり、(b)では見掛け上インパルス発生率の低下としてみえるものと思われる。高低インパルスの重なりが少ない第2ピーク（インパルスが2個発生したことを意味する）の大きさを比較することにより、感度の差はほとんどないものと推察される。

このような、刺激とパルス発生位置との関係を論ずる場合、刺激部位からインパルス導出電極までの伝搬時間が問題となる。誘導電極を5mmの間隔において2本さし、感覚毛に刺激を加えながら両電極に現れるインパルス波形の遅れ時間を測定し、伝搬速度を算出した。高低両インパルスの速度分布を図7に示す。高低インパルスの伝搬速度は、各々について 4.9 ± 0.08 m/s, 3.6 ± 0.22 m/s の値となった。今まで行ってきた実験では、感覚毛から電極までの距離は3~10mm程度であり、伝搬時間にして1~3msである。従って、刺激波形とインパルス発生時刻を対比させる図6のようなサイクルヒストグラムやPSTヒストグラムの場合、この程度の時間補正が必要となる。図6(a), (b)にこれだけの時間補正を加えても、高低インパルスの刺激方向に対する選択性にはほとんど影響はない。

3.3 高低インパルスの回復特性

我々は既に高インパルスについての解析より、連続的な正弦波刺激に対するインパルスの発生位置をヒストグラム(PSTヒストグラム)でみたときの、インパルス発生率の時間変化を、インパルス発生後の細胞内部の状態変化としてとらえ、これを取り入れた確率的モデルによりシミュレート可能なことを示した。このインパルス発生後の状態変化は、式(1)のようなインパルス発生率の指数関数的な回復過程として示される。ここでは、高低両インパルスの回復特性の差異を明らかにする。

このような回復特性は、正弦波対刺激を行ったときの第2刺激でのインパルス発生率により求められる。図8は対刺激の間隔を10msから60msまで8段階に

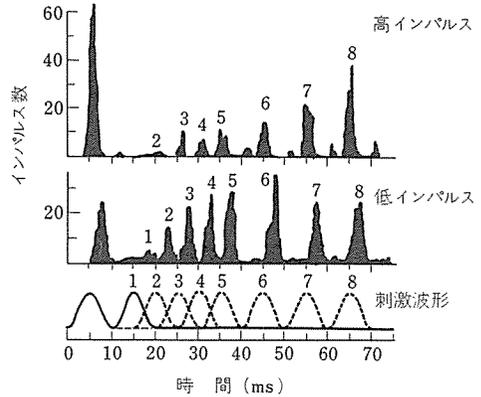


図8 正弦波対刺激に対する応答
Fig.8-PST histogram to sinusoidal pair stimuli.

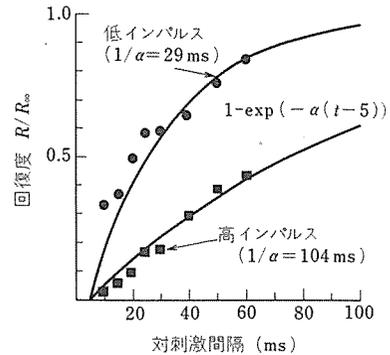


図9 回復曲線
Fig.9-Time course of recovery.

変化させたときのPSTヒストグラムを、高低インパルスについて、それぞれ重ねて示したものである。両インパルスともに、第2刺激でのインパルス発生率が刺激間隔の増加に伴い、第1刺激での発生率まで増加していく様子が示されている。これを式(1)の形で定量化するために、対刺激に対する応答を4種類のパターンに分類し、第1, 第2刺激で共にインパルスを発生したものを、第1刺激でインパルスを発生したもので割り、式(1)の両辺を第1刺激でのインパルス発生率 R_0 で正規化した形で求めた(付録参照)。図9はこのようにして求めた、高低2種類のインパルスの平均的回復特性を比較して示したものである。各点は高インパルスについては6サンプル、低インパルスについては4サンプルの平均値を示す。回復パラメータ β は今まで同様、刺激正弦波の周期(ここでは10ms)の1/2に固定した。各回復曲線は最小2乗法により求めた。

これらでみると明らかなように、平均的な回復時定数 $1/\alpha_0$ は高インパルス、低インパルスについてそれぞれ 104 ms, 29 ms となり、低インパルスが約 3 倍の回復速度をもつことが分かる。個々のサンプルで両者を比較した場合も常に低インパルスの方が回復が速く、その比の範囲は 2.5 から 10 倍であった。図 4 からもうかがえるが、今までの連続的な正弦波刺激を行ったときの写真観測からも、低インパルスの方が、より定常的な発火を行うことが示唆されていた。これは、回復の速い低インパルスでは先行刺激によるインパルスの発生が後続する刺激でのインパルス発生に及ぼす影響が高インパルスに比べ小さいことから理解できる。高低両インパルスの回復速度の相違は、刺激が繰り返される周波数に対する応答特性の相違を示すものであり、生体における感覚情報の並列伝送特性として興味深い結果である。

4. 議 論

前回の論文をもとに、ここでは 1 本の感覚毛を支配する一対の感覚神経細胞の刺激方向に対する選択性、インパルス発生後の回復特性の相違について明らかにしてきた。これらの特性について二、三検討を加える。

前述したように、刺激に対する応答の位相を問題にする場合、感覚毛の位置から誘導電極までのインパルスの伝搬時間を十分考慮する必要がある。そのため我々は伝搬速度を実測し、高低インパルスについてそれぞれ 4.9 ± 0.08 m/s, 3.6 ± 0.22 m/s の値を得た。この値は無髄線維としては非常に大きな値である。同程度の伝導速度を示すものとして、ゴキブリの脚の感覚毛および鐘状の自己受容器において 3.3 ± 1.4 m/s という値が示されている¹⁰。又、一方で、ザリガエ尾の感覚毛では 1.2 m/s, 0.8 m/s という値も報告されている¹¹。触角は頭部に位置し、かなり高度の情報処理を行うと想像させられるので、他の部位に比べ速度が速い方が好ましいといえる。いずれにしても、ここに上げた伝搬速度では、図 6 における時間軸の補正は数 ms にとどまり、高インパルスが主に感覚毛を倒す方向を分担し、低インパルスは起す方向を分担して、感覚毛の動きを伝送するという結果は変わらない。秩父は約 20 回の応答の解析から、高低インパルスの方向選択特性を全方向について求めている¹²。我々の場合は 2 方向のみであるが、彼の結果をほぼ支持している。しかし、方向性の決定には刺激波形とインパルス発生時の位相関係が必要で、このためにインパルスの伝達速度を知

ることが重要である。

又、回復特性については、高低両インパルスの回復速度の相違だけでなく、既に二、三の知見を報告している。一つは文献(7)で示した式(1)の回復曲線が $R_{\infty} \leq 1$ の種々の値でも成立し、近似的に回復時定数 $1/\alpha_0$ は刺激強度(振幅)に依存しないという結果である。他方、この時定数は対刺激を構成する個々の正弦波の時間幅に依存して変化し、時間幅が短くなると回復が速くなる傾向を示す¹⁶。この結果から予想すると、回復時定数 $1/\alpha_0$ は個々の正弦波の傾斜の大小よりもむしろ、その持続時間などの時間的構造に依存しているようである。この回復パラメータ α_0 は細胞内電位(受容器電位)と密接な関係にあると予想されるが、受容器構造、インパルス発生機構などと関連づけて今後更に検討していく必要がある。

更に、正弦波対刺激を行った際の第 2 刺激での感度の低下には 2 種類あることも最近の実験で明らかになってきた。一つは図 9 に示した第 1 刺激によるインパルス発生に伴う感度の低下であり、もう一つは第 1 刺激によるインパルス発生が伴わない場合にも観測される感度の低下である。この現象は高低両インパルスについて観測され、インパルス発生を伴わない感度変化も図 9 と同様、時間と共に回復する傾向を示す。一例として、高インパルスについての二つの回復過程を比較して図 10 に示す。第 1 刺激においてインパルスを発生しなかった場合の回復 (R_p/R_{∞}) の方がインパルスを発生した場合 (R/R_{∞}) に比べ、より速い回復を示しているのが分かる(計算法は付録参照)。一般に種々の機械的刺激の受容器では、刺激による感度の低下あるいは順応の原因として、(i)受容器の構造、(ii)受容器

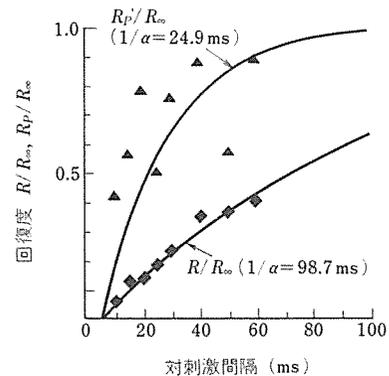


図 10 回復曲線の比較

Fig.10-Time course of recovery with or without firing in the first stimulus.

電位発生部, (iii)インパルス発生部の三つの部分が考えられている^{93,94}。図9にみられる回復が(i), (ii), (iii)すべての原因の複合されたものと考えられるのに対して、インパルス発生を伴わない感度変化は(iii)の原因を含まないものと考えてよいであろう。これに伴い、先に提案したモデルも多少の補正が必要となるが、インパルス発生を伴わない感度変化は図10にみられるように、その低下の程度がインパルスを発生したときに比べて小さく、連続的な正弦波刺激に対する応答を記述する第1近似としては、今までどおりで差支えないものと思われる。詳細な議論は別の機会にゆずる。

ザリガニ触角の感覚毛およびこれを支配する一対の神経細胞から成るこの受容器は、他の甲殻類や昆虫の体表面の感覚毛と同様、周囲の水、空気などの媒質の動き、あるいは物体との接触を感知・処理するものと考えられる^{91,92}。この感覚毛の動きを神経系により変換伝送する場合を考えると、1本の神経線維では、その強度の情報のみしか伝送できない。しかし、これらの感覚毛のほとんどが一対あるいはそれ以上の神経支配を受けており、それぞれに選択性をもたせることで刺激方向の検出に利用している^{81,91,92}。ザリガニの感覚毛の二つの感覚細胞による2チャンネル伝送系を考える場合、工学的な類推から、応答方向については位相が180°異なるが、刺激強度あるいは周波数に関しては特性のそろった、いわゆるプッシュプル回路的に機能することが考えられる。しかしながら、実際には高インパルスについては多少双方向の刺激に対する応答がみられ、又、インパルス発生後の回復特性や、これに基づく連続的な正弦波刺激に対するインパルス発生率の変化にもかなりの差異がみられた。しかも、このような特性の相違はすべての実験サンプルに共通の傾向として現れた。従って、ここで示した感覚細胞の動作様式の相違は、一対の感覚細胞による2チャンネル伝送に関し、生物的には意味のある相違と考えることが妥当であろう。又、ザリガニの尾部にある同様の感覚毛からの軸索を入力とする2次、3次のニューロンにおいては、単純な前後方向に関するスカラ的な合成出力ではなく、側方向に選択的に応答するようなベクトル的出力を行う細胞の存在も報告されている⁹¹。このような処理機能を有する高次ニューロンの入力となるべき受容器系が、単に方向選択性の違いだけでなく、その時間的応答特性にも相違を示すことは、工学的な観点からも特徴ある系の一例を与えるものと考えられる。

5. むすび

新たに作製したインパルス振幅をパラメータとしたインパルス列の分離・解析システムを用いて、ザリガニ触角の感覚毛における2チャンネル伝送系の解析を行った。その結果、高低両インパルスはその主な応答方向が180°異なっていることが示された。又、高インパルスについては、感度は多少低下するが双方向に応答することが明らかになった。両インパルスのインパルス発生後の回復時定数はかなり異なり、低インパルスの回復速度が速いことが分かった。これは低インパルス発生の特続性(tonic)、高インパルス発生時の過渡性(phasic)を示すものである。感度低下の現象は、インパルスを発生したときだけでなく、インパルスの発生を伴わない場合にも起ることが分かった。以上の結果は、生体における並列伝送特性の一例として興味あるものといえよう。このような伝送形態の意味・内容については、今後検討していく必要がある。この解析に用いた分離・解析システムは他の多チャンネルインパルスの解析にも十分効果を示すものと考えられる。

謝辞 本研究の遂行に当たり、システム開発に尽力頂いた香田政彦、中尾光之両氏に感謝致します。又、実験、データ処理などに協力して頂いた河井一憲、矢野博幸両氏に感謝致します。

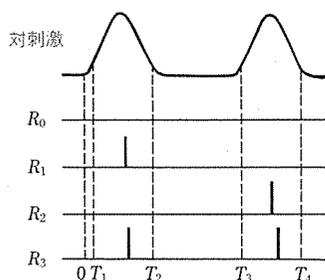
文 献

- (1) Adrian, E.D.: "The basis of sensation", Christophers, London (1928).
- (2) 伊藤正男: "ニューロンの生理学", 岩波書店(昭47).
- (3) Talbot, W.H., Smith, I.D., Kornhuber, H.H. and Mountcastle, V.B.: "The sense of flutter vibration comparison of the human capacity with response patterns of mechanoreceptive afferents from the monkey hand", J. Neurophysiol., 31, pp.301-335 (1968).
- (4) 島田, 星宮, 松尾: 末梢神経系における多チャンネルデータの解析", ME誌, 17, 1, pp.45-52 (昭54-02).
- (5) 古賀, 香田, 三池, 蛭名, 秩父: "ザリガニ触角内枝の機械受容器の構造及び正弦波刺激応答とその確率モデル", 信学技報, MBE78-8 (1978-06).
- (6) 香田, 三池, 古賀, 蛭名: "ザリガニ触角内枝の機械受容器の正弦波刺激応答とその確率モデル", 信学技報, MBE78-52 (1978-11).
- (7) 古賀, 香田, 三池, 蛭名, 秩父: "ザリガニ触角内枝の機械受容器の正弦波刺激応答と確率モデル", 信学論(C), J62-C, 1, pp.17-23 (昭54-01).
- (8) Mellon, D.: "Electrical responses from dually innervated tactile receptors on the

- thorax of the crayfish", J. Exp. Biol., 40, pp.137-148 (1963).
- (9) Abeles, M. and Goldstein, M.H.: "Multispikes train analysis", Proc. IEEE, 65, 5 pp.762-772 (1977).
- (10) Chapman, K.M. and Pankhurst, J.H.: "Conduction velocities and their temperature coefficient in sensory nerve fibers of cockroach legs", J. Exp. Biol., 46, pp.63-84 (1967).
- (11) Wiese, K.: "Mechanoreceptors for near-field water displacements in crayfish", J. Neurophysiol., 39, 4, pp.816-833 (1976).
- (12) Chichibu, S.: "Response patterns and the direction sensitivities of the crayfish setae units", Acta Medica Kinki Univ., 3, 2, pp.177-189 (1978).
- (13) Mellon, D., and Kennedy, D.: "Impulse origin and propagation in bipolar sensory neuron", J. Gen. Physiol., 47, pp.487-499 (1964).
- (14) Chapman, K.M., Mosinger, J.L. and Duckrow, R.B.: "The role of distributed viscoelastic coupling in sensory adaptation in an insect mechanoreceptor", J. Comput. Phys., 131, 1, pp.1-12 (1979).
- (15) Tautz, J.: "Reception of particle oscillation in a medium-An unorthodox sensory capacity", Naturwissenschaften, 66, pp.452-461 (1979).
- (16) Görner, P.: "A proposed transducing mechanism for a multiply-innervated mechanoreceptor in spiders", Sympo. Quant. Biol., 30, pp.19-23 (1965).

付 録

正弦波対刺激によって図9及び図10の回復特性を求める方法を以下に示す。まず、正弦波対刺激に対する



図A.1 応答パターン
Fig. A.1 - Response pattern.

応答を、インパルスの発生位置により図A.1に示す四つの形に分類する ($R_0 \sim R_3$)。刺激開始後の時間を T_1, T_2, T_3, T_4 で分割し、区間 $T_1 \sim T_2$ 及び $T_3 \sim T_4$ のどちらにもインパルスが発生しないのを R_0 、区間 $T_1 \sim T_2$ のみで発生したのを R_1 、区間 $T_3 \sim T_4$ のみで発生したのを R_2 、両区間でともに発生したのを R_3 とする。但し、 T_1 より前あるいは区間 $T_2 \sim T_3$ でインパルスが発生した場合はどれにも含めない。こうして、それぞれの応答パターンの数を計数し

$$R = R_3 / (R_1 + R_3) \quad (A.1)$$

$$R_p = R_2 / (R_0 + R_2) \quad (A.2)$$

$$R_{\infty} = (R_1 + R_3) / (R_0 + R_1 + R_2 + R_3) \quad (A.3)$$

とする。正弦波対刺激の間隔 T_s を徐々に変化させ、それぞれに対する R/R_{∞} を計算することにより、インパルス発生に伴う正規化された回復特性が得られる。又、 R_p/R_{∞} からインパルス発生に伴わない場合の回復特性が求められる。区間 $T_1 \sim T_3$ 及び $T_3 \sim T_4$ は PST ヒストグラム上で応答位置を確認して決定する。

(昭和55年2月21日受付, 5月19日再受付)