

水流刺激に対するザリガニ触角内枝機械受容器系の 応答インパルスの時間構造の変化

非会員 勝部 良次[†] 正員 古賀 和利^{††}
非会員 三池 秀敏[†] 正員 蛭名 良雄[†]

Temporal-Structure Change of Impulse Train in Mechanoreceptors on the Crayfish Antennule to Water Current Stimuli

Ryoji KATSUBE[†], Nonmember, Kazutoshi KOGA^{††}, Regular Member,
Hidetoshi MIIKE[†], Nonmember and Yoshio EBINA[†], Regular Member

あらまし 水の動きを検出するザリガニ触角の機械受容器系の一方向水流場での応答を統計的な解析により調べた。刺激はガラス管内を流れる平均的な定常水流で、平均流速を種々に変化させた。同時に、管内に障害物を挿入し、流れの中に含まれる乱れが大きく異なる水流を作り、応答インパルス時系列の構造の相異を比較した。その結果、この機械受容器系は、流れの巨視的情報である平均流速を平均インパルス頻度によって捉え、S字状の増加特性を示すことを明らかにした。インパルス頻度は、流速 20 cm/sec 付近で 15 imp./sec 程度に飽和した。また、インパルス間隔の変動係数 σ/m も、インパルス頻度の変化に対応し、およそ 0.9~0.6 の範囲で逆 S 字状に変化した。さらに流れの微視的情報である乱れの状態は、時系列の時間構造として反映され、数十 Hz の振動に匹敵する波長の乱れが存在すれば、インパルス発生間隔に顕著な周期性が現われることを示した。水流中に含まれる乱れの様子は、実験を模擬した系を用い、流線を写真撮影して確認している。

1. ま え が き

甲殻類や昆虫など節足動物の体表面は、感覚毛と呼ばれる細毛で覆われている。この感覚毛は各々が感覚細胞に支配され、機械受容器として周囲の媒質の動きや物体との接触などを感知している⁽¹⁾。淡水中に生息するザリガニにとって、この感覚毛を利用し水の動きを捉えることは、直接的には水流の速さや方向、間接的には好餌や外敵の接近といった生存上必要な周囲環境の情報を得る上で重要な意味を持つものと思われる。事実、尾扇 (tail fan) 上の感覚毛を通し、正弦波的に振動する水流およびその方向などを検出する介在ニ

ーロンが見い出されている^{(2)~(4)}。

周囲環境の把握という感覚毛機能を考えるとき、単に振動的な水流ばかりでなく、より自然な一方向への平均的な速度を持つ流れの中での応答も興味ある問題である。Wiese の研究によれば、この感覚毛は 20 Hz を中心に 10~40 Hz の振動刺激に対し、最もしきい値が低く、その感度は、感覚毛の長さ (100~200 μm) を 200 μm と仮定すれば、先端の振幅にして 0.1 μm p-p 程度と非常に良いものである⁽²⁾。さらに、われわれがすでに報告したザリガニ触角上の感覚毛を対象とした実験では^{(5)~(7)}では機械的振動刺激 (5~100 Hz) に対するインパルスの発生は、刺激 1 周期中、せいぜい 1~2 個程度であり、刺激の特定の位相に集中する傾向を示した。しかも、連続して与えられる振動に対して著しく順応の速い Phasic な応答をみせた。このような感覚毛の基本的特性を考慮すると、一方向への水流中での感覚毛の応答の変化は、感覚毛のまわりの流れの状態 (局所的な流速の乱れ) が重要な要因となる

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

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

論文番号: 昭 57-論 204 [A-54]

ことが予想される。また、感覚毛のように、インパルスの発生が刺激の特定の位相に集中するような系^{(8),(9)}の応答を解析するに当っては、従来のようにインパルス密度による情報の伝送という形でその特性を捉え議論するだけでは不十分であり、インパルスの時間構造に立ち入って調べ直すことが重要であると思われる。

本論文では、以上のような観点に立ち、一方向への平均的な速度成分を持つ水流場での、平均流速の変化に伴うザリガニ触角上の感覚毛の応答の変化を解析する。その際、水流中に含まれる乱れの相違をインパルス時系列中に反映し得るかという問題についても合わせて検討する。このため、水流中の乱れの発生が異なる2種類の実験系を設定した。両者の違いは、流線を写真撮影により観測することで確認した。

2. 実験方法

実験には、体長9~13 cmのアメリカザリガニ (*Procambarus clarkii*) を使用した。実験に先だち、第1触角外枝、第2触角、鉗、脚などを切除する。さらに、残された第1触角内枝の原節を切開し触角神経束を露出した後、図1に示す様に2槽に分かれた実験台に固定する。一槽は露出した原節を含むザリガニ本体を入れ、Van Harreveld液¹⁰で満たす。他槽は対象とする感覚毛の生えたむち状部を出し、水道水で満たす。このむち状部は刺激水流により全体が曲がらぬ様先端部を針(a)に固定し、内径5.8 mmのガラス管のほぼ中心に挿入する。感覚毛への刺激はこのガラス管内を触角先端から基部に向かって流れる水流によって行なった。刺激強度のパラメータは、平均流速である。個々の流速は、刺激水流を供給するシリンダ(内径5 cm, 高さ1 m)の水位を種々の定められた高さに保つことにより得た。平均流速の可変範囲は約2 cm/sec

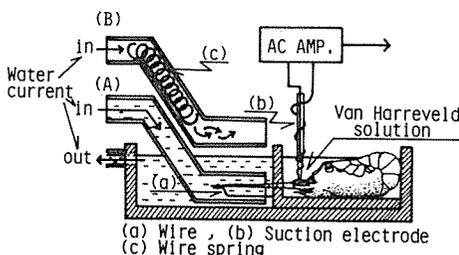


図1 実験装置。(A),(B)2種類のガラス管を用い水流刺激を加えた

Fig.1- Experimental arrangement. Water current stimuli are applied by using two glass tubes (A) and (B).

ごとに最大40 cm/secまでで、その精度は±0.5 cm/secであった。実験中の平均流速の絶対値は、流出した全流量、ガラス管内径および要した時間から個々に算出した。

一般に、このような円管内を流れる水流は、流速を増して行くと或る流速で乱れが断続的に生じ始め、さらに流速を増すと急に乱流になる。この時、水流中に障害物があると、流速の増加に伴って乱れが励起されやすくなる^{11,12}。そこで、同一の平均流速を示し、水流中の乱れの様子のみが異なる刺激水流を得るため、図中(A)の様に、ガラス管をそのまま用いた場合(以後、実験(A)とする)と、図中(B)の様なら旋状の障害物(C)を挿入した場合(以後、実験(B)とする)の2通りの刺激法を試みた。

流れに対する感覚毛の応答は、先端内径約30 μmのガラス管による吸引電極(Suction electrode, 図中(b))¹³を用い、切開した原節部の神経束から導出した。流れによる刺激実験は、インパルスの導出を開始してから30分程度経過した後より1~2時間の間に行なった。インパルスの導出自体は長いもので8時間以上可能である。実験中の水温は17~20°Cに保った。吸引電極により導出されたインパルス列には、振幅の異なる数種のインパルス列が混在しているが、マイクロコンピュータを中心とした処理システム⁽⁶⁾により振幅をパラメータとして、個々に分離・処理される。今回は、流速の変化に応答を示すインパルスの中で最も高い振幅値をもつインパルス列について解析を行なった。なお、以下に示す各流速ごとの処理結果は、すべてその流速に変えてから1分を経過した後のインパルス発火が定常に達したと考えられる約3分間のデータをもとにしている。

3. 実験結果

図2に、平均流速を変えた時の応答インパルス列の1例を示す。これは、マイクロコンピュータ内に取り込まれたインパルスの振幅値とインパルス間隔のデータを使って、最も高い振幅値をもつインパルスのみを抽出してX-Yプロッタ上に描かせたものである。最上列が自発発火時で、下4列が水流刺激を加えた時のインパルス列である。右下の横線は1 secの時間を示す。各流速における2つのインパルス列は、上列がその流速に変えて1分後のもので、下列がさらに2分経過した後のものである。両者に顕著な差はみられず、この間はほぼ定常な発火をしていることがわかる。こ

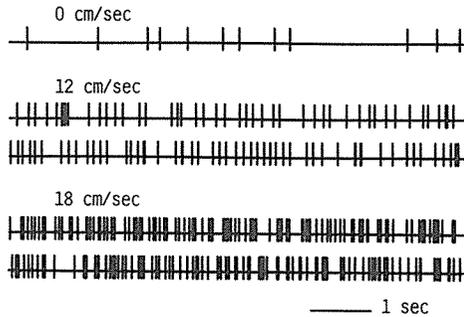


図2 水流刺激を加えた時の応答インパルス列。実験(B)の結果。最上列は自発時、中2列は流速が12 cm/secの時、下2列は流速が18 cm/secの時のもの、右下の横線は1 secを示す。

Fig.2—Impulse train against the mean velocity of water current. Experiment (B).

これらの例は実験(B)によるものであるが、流速が12 cm/secの場合、インパルス発生が多少周期的になっている様子が伺える。

以下、流れに含まれる巨視的情報とも言うべき平均流速と、微視的な流速の乱れを感覚毛がどのような形で応答インパルス中に捉えているかを、インパルス列の統計的解析により明らかにする。

3.1 感覚毛による流れの巨視的情報の伝送

感覚毛への刺激の強度パラメータを平均流速にとり、その時の応答を平均インパルス頻度により評価した。実験(A),(B)の結果をそれぞれ図3(A),(B)に示す。ここでは処理の都合上、確率点過程の自己相関密度が時間 $t = \infty$ で事象の平均発生密度に収束する⁴⁶という性質を利用して、後述の自己相関密度(図6)が定常に達したと思われる250~409 msec 区間を平均して、各流速における平均インパルス頻度の値とした[†]。図3の各印は、サンプルの違いを示している。なお、流速の変化による正味のインパルス頻度の変化をみるため各サンプルの自発レベル(1~5 imp./sec)を差し引いている⁴⁹。

実験(A)の場合、流速が遅い時には平均インパルス頻度は、ほぼ直線的にゆるやかな増加傾向を示す。流速が或る値(矢印(a)付近)を越えるとインパルス頻度の増加率は急に大きくなり、さらに流速が増加する(矢印(b)付近)と飽和に達する。実験(B)の場合も類似のS字特性を示しているが、低流速でのゆるやかな直線的な増加傾向が顕著には現われず、インパルス頻

度が急に立ち上がる位置(矢印(c)付近)や飽和する位置(矢印(d)付近)が多少早くなっている。また、区間(c)~(d)でのインパルス頻度の増加率が区間(a)~(b)でのそれより大きくなっている。いずれの実験系においても、平均インパルス頻度の変化は最高15 imp./sec程度であり、0~20 cm/sec程度の流速範囲に対応している。

さらに、平均流速の変化をインパルス発生間隔の変動係数 σ/m として捉えてみた。ここで m はインパルスの平均値、 σ はその標準偏差である。図4にその結果を示す。各サンプルは図3と同じものである。変動係数は、流れの増大に伴ない0.9付近から0.6付近へ逆S字状に変化している。両実験ともに、飽和に達する流速が多少小さくなっているが、図3のインパルス頻度の変化とほぼ対応している。

以上より、流れに含まれる巨視的情報である平均流速は、インパルス頻度やインパルス発生間隔の変動係数としてザリガニ触角により捉えられているといえよう。

3.2 感覚毛による流れの微視的情報の伝送

実験(A),(B)では、同様の流速変化を与えても、水流中に含まれる乱れの様子は大きく異なっているものと思われる。そこで、種々の流速における応答インパルス列の時間構造の相違をインパルスヒストグラムにより調べてみた。流速変化に伴うインパルスヒストグラムの形状変化の1例を実験(A)及び(B)についてそれぞれ図5(A)及び(B)に示す。各ヒストグラムの横軸はインパルス間隔を表わし、その時間分割幅は1.6 msecである。また、縦軸は相対度数である。流速は下から上へと増加している。ここに示した一連のヒストグラムの流速の変化幅は不統一であるが、これは図3の平均インパルス頻度の特徴的な変化点付近を中心に描出するよう配慮したためである。各ヒストグラムは2.で述べたように、流速設定後応答が定常に達してから3分間のデータをもとにしている。

両実験ともに、流速の増大につれてヒストグラムがインパルス間隔の短い側に集中していく。これは図3の流速増大に伴い平均インパルス頻度が増すという結果から当然予想されることである。図5のヒストグラム中最も顕著な特徴は、実験(B)の平均流速12.0~15.8 cm/secの区間にみられる多峰性のインパルス分布である。この区間では、速い流れのときに両実験に共通にみられる10 msec付近のピーク(図中←印で示す)を除き、原点からはほぼ等間隔な位置に大きなピーク(第1ピーク↑印、第2ピークを↓印で示す)が現

† 一般に平均インパルス頻度は、一定時間内のインパルス数を計数し単位時間当りに換算するか、あるいはインパルスヒストグラムの平均値の逆数として求められるが、これらの値と数値的に一致することを確かめている。

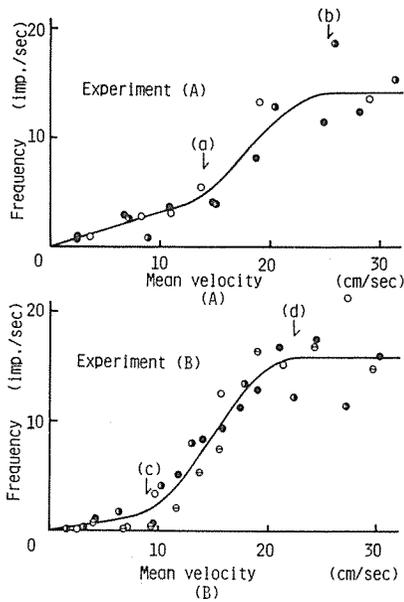


図3 平均流速に対するインパルス頻度。(A); 実験(A)における3サンプルの結果。(B); 実験(B)における4サンプルの結果。実曲線は、各特性の傾向を示すため描いたものである

Fig.3-Mean frequency of impulses against the mean velocity of water current. (A); Experiment (A), (B); Experiment (B). Circles in the figure designate different samples.

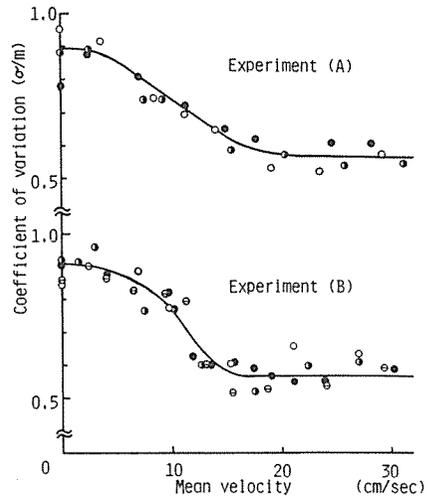


図4 平均流速に対するインパルス間隔の変動係数。上は実験(A)における3サンプル, 下は実験(B)における4サンプルの結果。実曲線は各特性の傾向を示すために描いたものである

Fig.4-The coefficient of variation of interval against the mean velocity of water current. Circles in the figure designate different samples. Upper plots; Experiment (A), Lower plots; Experiment (B).

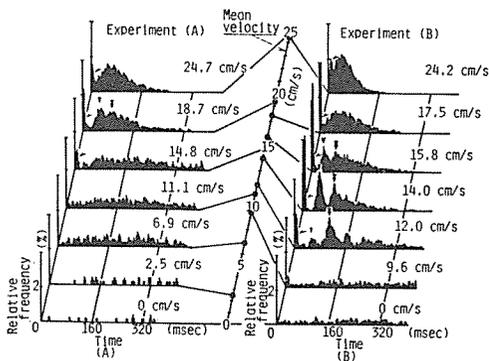


図5 水流速度に対するインパルス間隔ヒストグラムの変化。(A)は実験(A),(B)は実験(B)の結果。↑, ↓印は第1, 第2ピーク時点, ←印は10 msec 時点のピークを表わす

Fig.5- Interspike interval histogram against the mean velocity of water current. (A); Experiment (A), (B); Experiment (B).

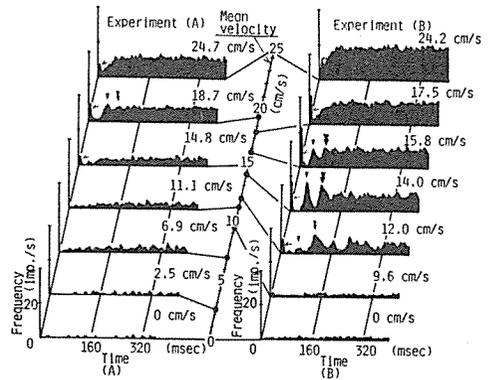


図6 水流速度に対する自己相関密度の変化。(A)は実験(A),(B)は実験(B)の結果。↑, ↓印は第1, 第2ピーク時点を表わし, ←印は10 msec 時点のピークを表わす

Fig.6-Autocorrelation density against the mean velocity of water current. (A); Experiment (A), (B); Experiment (B).

われている。これらのピーク間隔は、平均流速が12.0 cm/secの時に約55 msec, 14.0 cm/secの時に約50 msec, 15.8 cm/secの時に約40 msecとなり、流速の増加に伴い短くなる傾向を示している。一方、実験(A)では、流速が18.7 cm/secのところ小さなピーク(↑, ↓印)がみられるが、実験(B)のような顕著なものではない。図5(B)にみられたインタバルヒストグラム上の等間隔なピークは、特定の時間間隔あるいはその整数倍の間隔でインパルスが周期的に発生することを意味している。この周期的なインパルス発生が、どの程度の時間互いに関連をもつかについて時系列の自己相関密度を計算することにより調べた。

インパルス時系列の自己相関密度は、1次から ∞ 次までのインタバルヒストグラムの総和として求められるが^{64,65}、ここでは、16次インタバルまでの加算によりこれを近似した[†]。横軸は、原点の位置に1つのインパルスの発生を仮定した時のその後の経過時間であり、縦軸は、インタバルの総和を時間分割幅(1.6 msec)で割ったインパルスの発生密度を表わしている。つまり、このようにして得られる自己相関密度は、1つのインパルスが発生してから後の各時刻における単位時間当りのインパルス密度を示すものである。従って、インパルス時系列に周期的なインパルス発生がみられれば、その相関の強さ及びその持続時間を知ることができる。

図5(A),(B)と同一のデータより求めた各流速における自己相関密度の変化の様子を図6(A),(B)に示す。図5と同様、実験(B)の流速12.0~15.8 cm/sec区間に強い相関を示すピークがみられる(図5に対応するピークを↑, ↓印で示す)。各々のピーク間隔は図5にみられたそれと同じである。これら時系列の相関を示すピークは、時間とともに減衰しており、インパルスの周期的な発生は、インパルスの次数にして2~3次、時間にして約200 msec程度の短時間の秩序を保つものといえる。

図5、図6の結果と図3を対応させて考えると、平均インパルス頻度が急激に増加する流速区間においては、両実験系で得られるインパルス時系列の時間的構造は大きく異なっていることがわかる。すなわち、流れに含まれる微視的情報である流速の乱れは、インパルス時系列の時間構造の中に反映されているといえよ

う。なお、図5及び図6において、流速が大きいときに両実験系で共通にみられる10 msec付近のピーク(←印)は、感覚毛の1回の振動に対してインパルスが連続して発生した時のものと考えられる。これは、感覚毛に対する振動的刺激の振幅がある程度以上強いとかなり高頻度に現われる。

4. 議 論

ザリガニにとって、周囲の水の動きを捉えるための唯一の機械受容器である感覚毛の一方向水流場での応答を、第1触角内枝の感覚毛を用いて調べてきた。われわれがここで問題とした流れの平均流速は、身体の保持や移動に直接的な情報を与えるものであり、また、水流中の乱れの様子は、上流に位置する物体(小石や他の動物)の間接的な情報を含んでいるといえよう。こうした意味では、流れの巨視的情報としての平均流速及び微視的情報としての水流中の乱れは、感覚毛が捉えるべき一方向水流場での基本的な情報であると考えられることができる。

感覚毛の平均インパルス頻度は、図3でみたように平均流速を刺激強度のパラメータとした場合、S字状の変化特性を示した。これは、感覚毛により或る程度の平均流速の情報を得ることができることを示すものである。刺激強度に対するインパルス頻度のS字状の変化特性は、感覚受容器の一般的特性としてよく知られているが、1.で述べたように、今回対象とした感覚毛は、Pacini小体など振動受容器に類する性質を持ち⁶⁶、振動1周期に対して特定の位相で1~2個のインパルスを発生するのみである。こうした感覚毛が同様にS字特性を示すことは非常に興味深い。また、インパルス頻度が流速20 cm/sec程度で飽和値に達することも;池や小川などの比較的流れの穏やかな場所に生息するというザリガニの生活環境を考えると理解できる。

また、変動係数 σ/m も図4のように流速の変化に対して逆S字状の変化特性を示した。このような変動係数による刺激の状態のコーディングの例は、カブトガニの眼の明順応・暗順応の応答として報告されている⁶⁸。今の場合、インパルス頻度と σ/m の変化は、流速に対してほぼ同様の対応を示しており、神経情報としてはインパルス頻度の方が理解しやすい。

では、水流はどのような形で刺激となっているだろうか。図7に、実験(A),(B)をシミュレートした系によるガラス管内の流線の観測結果を示す。流線(1)は白

† 16次インタバル以上では、そのほとんどが2秒以上の間隔となり、ここに示した0~409 msecの範囲の自己相関密度に影響は与えない。

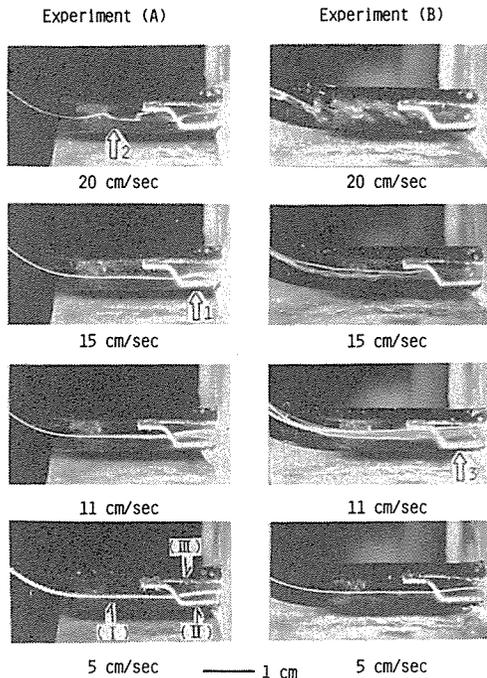


図7 平均流速に対する流れの状態の変化。左列は実験(A), 右列は実験(B)の模擬系の結果。(I)印は白色染料を流した時の流線, (II)印は触角固定用針金, (III)印は触角を模擬した糸, 中央下の横線は1cmを示す

Fig.7-Photographs of water current in the glass tubes. Left; Experiment (A), Right; Experiment (B).

色の染料を注射針の先端より流し出すことにより作り出した。(II)は触角先端を支持する針金で, (III)は模擬的な触角である。中央下の横線は1cmの長さを表わす。実験(A),(B)ともに, 流速は下から上へと増加している。実験(A)では流速が15cm/secの時, 針金後部(Ⅰ)で乱れが生じ始め, 流速20cm/secでは, ガラス管上流部(Ⅱ)にまで達する乱れとなっている。実験(B)では上流側に挿入したら旋状の障害物のため, 流速11cm/secのところですでに乱れが生じ始めている。写真では良く捉えられてはいないが, この流速での針金後部(Ⅲ)では, 流線が周期的に波打ち現象が視測された。この波長は5~6mm程度であった。この現象は流速が14cm/sec程度まで続いた。さらに流速が増すと, 乱れは激しくなり, 20cm/sec付近では, 非常に複雑な乱れが発生していることがわかる。

以上の流線視測により得られた両実験系の乱れの発生する流速値は, 図3のインパルス頻度が急激に立ち上がる流速値とよく一致する。水流中の乱れの発生は

感覚毛へ加わる力が変動することを意味するものであり, これによる感覚毛振動の増大がインパルス頻度の増大につながるものと解釈される。また, 実験(B)での流線の変化として述べた針金後部の波打ち現象の起こる流速範囲も, 図5, 図6で示したインパルスの周期的な発生がみられる範囲とよく対応している。この流線の波打ち現象が単純に感覚毛へ加わる力の変動につながると仮定すれば, その波長5~6mmと平均流速11~14cm/secから, 振動周波数は18~28Hzとなる。これは, 図5, 図6のピーク間隔の逆数とほぼ同じである。インパルスヒストグラムの多峰性は, 感覚毛振動とインパルスの発生が1対1に対応せず, インパルスが脱落した結果と考えられる。このようなインパルスの発生は, 聴覚, 皮膚の機械受容器⁽⁸⁾などの応答と類似している。図6に示した相関が保持される時間など含めて, インパルス時系列の構造の詳細については, (i)乱れを含んだ水流が感覚毛に与える総合的な力の変動, (ii)感覚細胞によるインパルス発生まで含めた感覚毛側の周波数特性の相互関係として, 今後さらに定量的な検討が望まれる。しかし, 図5, 図6の結果は, 少なくとも水流中に, 数十Hzの振動に匹敵する波長の乱れが存在すれば, インパルス時系列の顕著な時間構造として反映されることを示すものである。

このような時系列の構造が, 情報処理の立場からどのような意味をもつかについては, 中枢系を含めて今後検討していく必要がある。

4. む す び

アメリカザリガニの第1触角内枝上の感覚毛を用いて, 一方向水流場での水流情報の伝送特性を調べた。以下, 得られた結果を箇条書きに示す。

- (1) 水流の巨視的情報である平均流速は, 平均インパルス頻度の形で応答時系列中に含まれている。
- (2) 平均インパルス頻度は, 平均流速に対しS字状の増加特性を示し, 流速20cm/sec付近で15imp./sec程度の値に飽和する。
- (3) インパルス間隔の変動係数 σ/m も, 平均インパルス頻度にはほぼ対応した変化を示し, $\sigma/m=0.9$ から $\sigma/m=0.6$ 付近まで逆S字状に変化する。
- (4) 流れの微視的情報である乱れの状態は, 時系列の時間構造として反映される。
- (5) 特に, 数十Hzの振動に匹敵する波長の乱れが水流中に存在すれば, インパルス発生間隔の周期性として顕著な構造が現われる。

以上の結果は、このザリガニの感覚毛に類する受容器においては、外界の刺激情報を単にインパルス頻度として捉えるばかりでなく、時系列の構造として評価する必要があることを示唆するものである。こういう意味でのインパルス時系列の評価も、今後再検討されてもよいと思われる。

謝辞 本研究の遂行に際し、実験、データ処理などに協力していただいた西村和久、伊佐亮の両氏に感謝します。また、蛭名は、吸引電極の作り方、使用法について教授して頂いたことに対し、Dr.K. Wiese に深謝します。

文 献

- (1) Clark, K.U.: "節足動物の生物学", 北村, 高藤訳, 培風館, pp.50-54 (1979).
- (2) Wiese, K.: "Mechanoreceptors for Near-Field Water Displacement in Crayfish", *J. Neurophysiology*, 39, 4, pp.816-833 (1976).
- (3) Wiese, K., Calabrese, R.L. and Kennedy, D.: "Integration of Directional Mechanosensory Input by Crayfish Interneurons", *J. Neurophysiology*, 39, 4, pp.834-844 (1976).
- (4) Flood, P.M. and Wilkens, L.A.: "Directional Sensitivity in a Crayfish Mechanoreceptive Interneurone: Analysis by Root Ablation", *J. Exp. Biol.*, 77, pp.89-106 (1978).
- (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).
- (6) 古賀, 勝部, 三池, 蛭名: "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", *信学論(A)*, J63-A, 11, pp.777-784 (昭55-11).
- (7) 蛭名, 勝部, 古賀, 三池: "ザリガニの機械感覚系の水刺激に対するダイナミック応答特性", *電気学会計測研究会資料*, IM-81-17, pp.29-34 (1981).
- (8) Talbot, W. H., Smith, I. D., Kornhuber, H.H. and Mountcastle: "The Sense of Flutter-Vibration: Comparison of the Human Capacity with Response Patterns of Mechanoreceptive Afferents from the Monkey Hand", *J. Neurophysiology*, 31, pp.301-335 (1968).
- (9) French, A. S., Holden, A. V. and Stein, R. B.: "The Estimation of the Frequency Response Function of a Mechanoreceptor", *Kybernetik*, 11, pp.15-23 (1972).
- (10) Van Harrevelt, A.: "A Physiological Solution for Freshwater Crustaceans", *Proc. Soc. Expil. Biol. Med.*, 34, pp.428-432 (1936).
- (11) 古屋善正: "流体力学Ⅱ〈粘性流体編〉", 共立出版, pp.70-82 (1973).
- (12) 生井, 井上: "粘性流体の力学", 理工学社, pp.129-134, 219-227 (1979).
- (13) Pabst, H. and Kennedy, D.: "Cutaneous Mechanoreceptors Influencing Motor Output in the Crayfish Abdomen", *Z. Vergleich. Physiol.*, 57, pp.190-208 (1967).
- (14) Cox, D.R. and Miller, H. D.: "The Theory of Stochastic Process", London, pp.339-350 (1968).
- (15) Werner, G. and Mountcastle, V. B.: "Neural Activity in Mechanoreceptive Cutaneous Afferents: Stimulus-Response Relations, Weber Functions, and Information Transmission", *J. Neurophysiology*, 28, pp.359-397 (1965).
- (16) Perkel, D. H.: "Spike Trains as Carriers of Information", *The Neurosciences*, The Rockefeller Univ. Press, pp.587-596 (1970).
- (17) 桑原万寿太郎: "感覚情報Ⅱ", 共立出版, pp.24-33, 130-132, 156-162 (1968).
- (18) Ratliff, F., Hartline, H.K. and Lange, D.: "Variability of Interspike Intervals in Optic Nerve Fibers of Limulus: Effect of Light and Dark Adaptation", *Physiology*, 60, pp.464-469 (1968).

(昭和56年11月16日受付)