

УДК 612.822; 598.34; 615.21; 591.18

ФАЗОВАЯ КООРДИНАЦИЯ ЛОКОМОЦИИ И ДЫХАНИЯ У МОЛЛЮСКА LYMNAEA. ТРАНСМИТТЕРСПЕЦИФИЧЕСКИЕ МОДИФИКАЦИИ

© 2004 г. В. В. Цыганов, Д. Д. Воронцов, Д. А. Сахаров

Представлено академиком Н.Г. Хрущовым 28.08.2003 г.

Поступило 01.09.2003 г.

Реальные нейронные сети не функционируют стереотипно. Это убедительно показано на нескольких модельных системах, в частности на нейрональных генераторах стоматогастрической моторики декапод [1] и буккальной моторики гастропод [2]. Даже в таких, относительно простых, нейронных ансамблях упорядоченная активность на выходе может быть разной в зависимости от активности входов и нейротрансмиттерного баланса.

Наша работа на пресноводном лёгочном моллюске большом прудовике находится в русле ис-

следований, направленных на выяснение механизмов, посредством которых нейротрансмиттерный тонус влияет на выбор поведенческой программы. Ранее мы нашли, что фармакологическая активация дофамин- или серотонинергической системы включает центральную программу интенсивной (циклической мышечной) локомоции и координированные с ней ритмические дыхательные движения [3]. В нормальном поведении такая координированная перестройка локомоции и дыхания наблюдается у прудовика при вынужденном попадании на сушу [4]. В ходе изу-

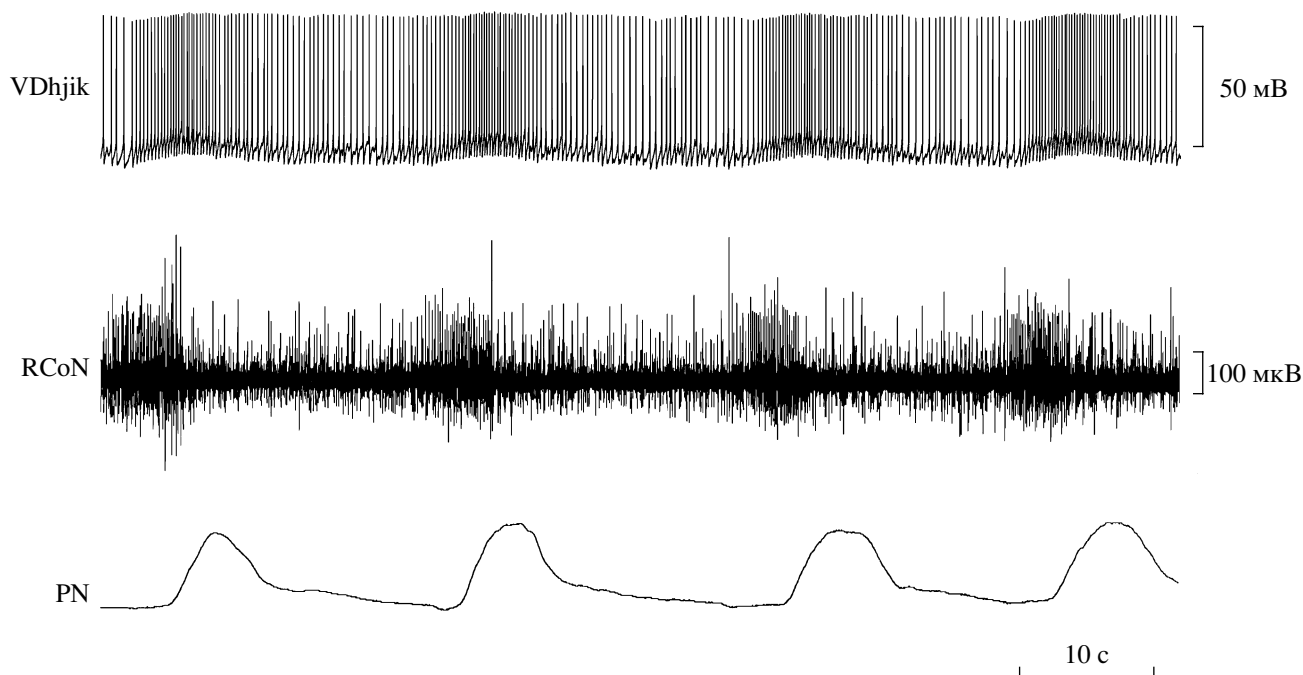


Рис. 1. Фазовая координация локомоторного и респираторного ритмов, индуцированных L-DOPA. PN – пневмостом, оптическая запись; RCoN – правый колумеллярный нерв, экстраклеточная запись; VDhjik – нейрон из дорзального HJK-кластера висцерального ганглия, внутриклеточная запись.

Таблица 1

Вещество	Длительность локомоторного цикла, с	Длительность респираторного цикла, с	Фаза открывания ПН, % от НЛЦ	Фаза закрывания ПН, % от НЛЦ	Длительность дыхательного акта*, с
5-НТР ($n = 8$)	7.1 ± 3.1	8.8 ± 2.8	62.5 ± 19.5	87.5 ± 13.4	2.3 ± 0.7
L-DOPA ($n = 8$)	21.1 ± 9.1	28.9 ± 11.7	21.5 ± 9.4	43.5 ± 14.7	3.7 ± 0.5
Эрготамин ($n = 9$)	20.8 ± 4.0	22.1 ± 6.1	71.11 ± 7.4	90.6 ± 4.6	3.4 ± 1.3

* От начала открывания до начала закрывания ПН.

чения нейрональных механизмов этой перестройки мы обнаружили, что механизм координации не функционирует стереотипно, но представлен модификациями. Координация моторных ритмов и, в еще большей степени, выбор между координирующими механизмами относятся к слабо изученным вопросам общей физиологии нервной системы. Поэтому нам показалось перспективным исследовать эти механизмы на препарате, удобном для нейронного анализа.

Исследование проводили на взрослых особях большого прудовика *Lymnaea stagnalis* (Mollusca Gastropoda pulmonata) аквариальной культуры. Методика в основном была, как в работе [5]. В ходе опытов регистрировали активность нейронов, интегрированных в локомоторный и респираторный ритмы, колумеллярных нервов, а также движения дыхательного отверстия – пневмостома (ПН). Фиктивную циклическую локомоцию вызывали, добавляя в рингеровский раствор, омывающий

препарат, одно из трех веществ: метаболический предшественник серотонина 5-НТР (L-5-hydroxytryptophan monohydrochloride), предшественник дофамина L-DOPA (L-3,4-dihydroxyphenylalanine monohydrochloride), а также эрготамин (ergotamine tartrate); все “Sigma”, США. Эффективные концентрации были подобраны в предварительных опытах. Критерием фиктивной локомоции служили ритмические разряды в колумеллярных нервах, соответствующие подтягиванию раковины в реальном поведении моллюска. Время регистрации составляло 1.5–2 ч.

За начало локомоторного цикла (ЛЦ) условно принимали начало пачечного разряда в колумеллярном нерве. Фазы ЛЦ обозначали в процентах от общего времени нормированного локомоторного цикла (НЛЦ), так что, к примеру, НЛЦ 50 означает фазу, на которой пройдено 50% от общего времени ЛЦ.

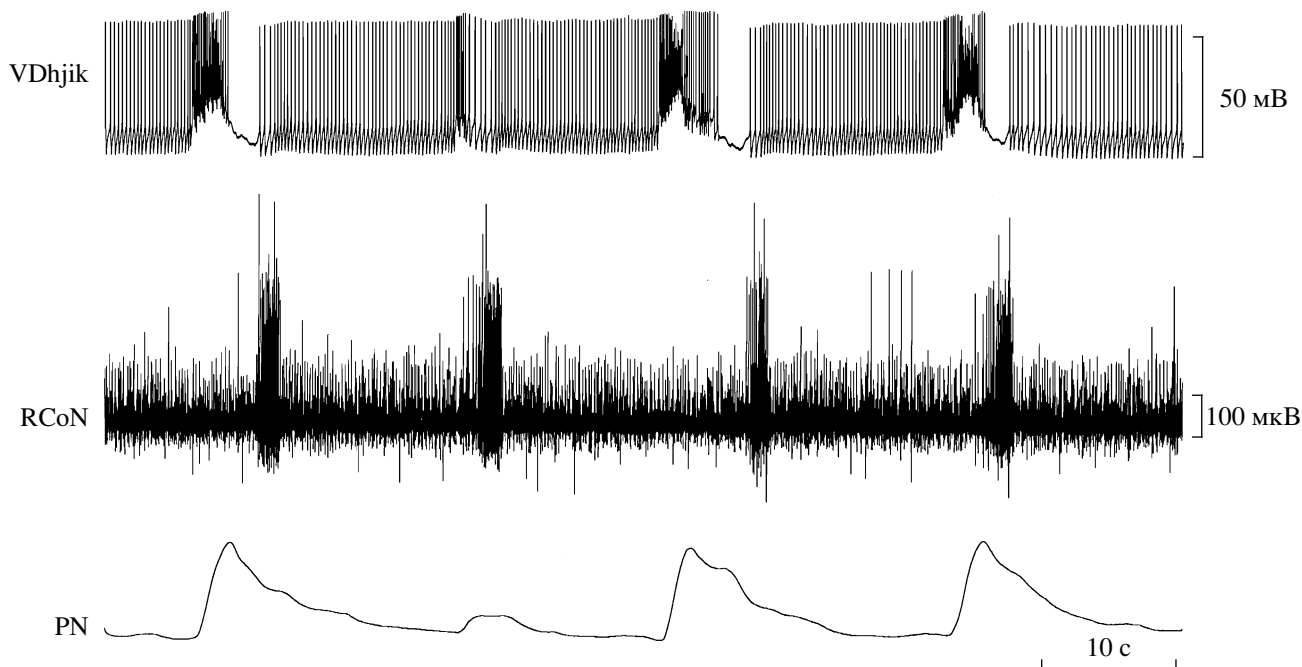


Рис. 2. Фазовая координация локомоторного и респираторного ритмов, индуцированных 5-НТР. Обозначения, как на рис. 1.

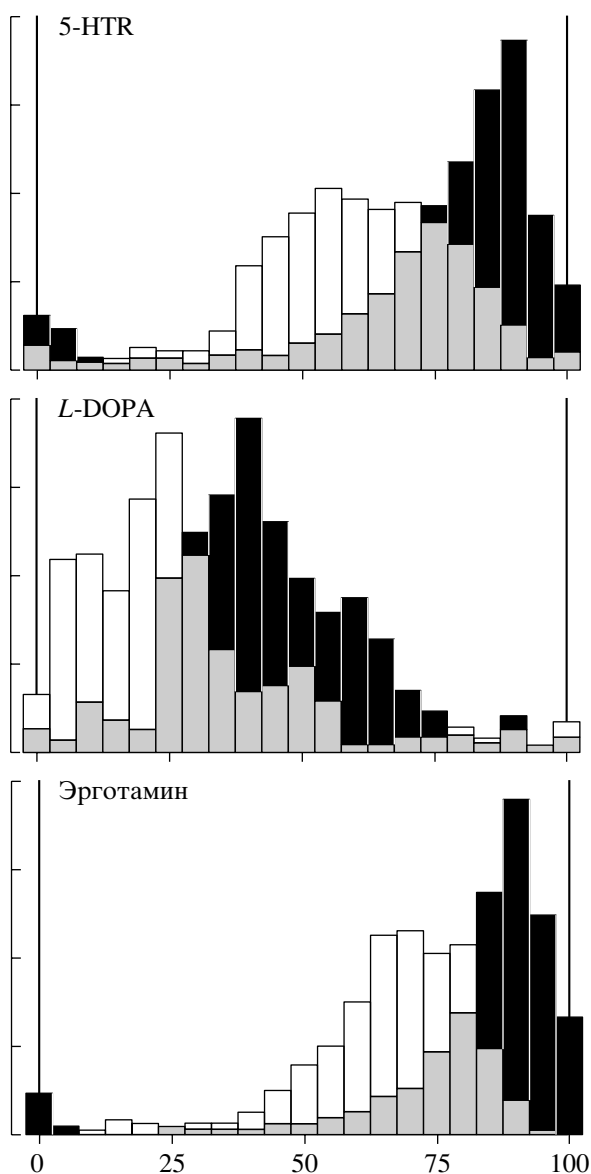


Рис. 3. Распределение моментов открывания и закрывания ПН относительно НЛЦ при индукции ритмов 5-НТР (верхняя гистограмма), L-DOPA (средняя) и эрготамина (нижняя гистограмма). Белые столбики – распределение открываний ПН, черные – распределение закрываний ПН, заштрихованные области – пересечение распределений. По горизонтальной оси – фаза нормированного локомоторного цикла, %. Распределения нормированы по амплитуде.

Через 6–8 мин после добавления 5-НТР (конечное разведение 0.5 мМ), L-DOPA (0.5 мМ) или эрготамина (0.6 мкМ) в рингеровский раствор, омывающий препарат, как правило, появлялся респираторный ритм – циклические открывания и закрывания ПН. Спустя 1–2 мин появлялся локомоторный ритм. Для каждого препарата определяли средние значения следующих параметров: 1) длительности локомоторного цикла; 2) дли-

тельности респираторного цикла; 3) фазы НЛЦ, на которой ПН открывается; 4) фазы НЛЦ, на которой ПН закрывается; 5) длительности дыхательного акта. На основе этих данных вычисляли средние значения для группы. Результаты суммированы в табл. 1. Все приводимые в ней данные получены по прошествии 10 и более минут после добавления веществ.

Из таблицы видно, что у прудовика имеются две модификации фазовой привязки дыхательного акта к ЛЦ: ранняя – на фоне L-DOPA (рис. 1), поздняя – на фоне 5-НТР (рис. 2) или эрготамина. Различия между ними хорошо выражены на суммарных гистограммах распределения привязки дыхания к ЛЦ (рис. 3).

Мы предполагаем, что ранняя и поздняя модификации соответствуют двум ранее описанным [6] формам циклической локомоции – водной (по поверхностной пленке) и наземной (по твердому субстрату вне воды). По-видимому, каждая из привязок создает оптимальные условия для осуществления дыхательного акта при данной форме передвижения моллюска. Встает вопрос о нейрональных механизмах выбора между ранней и поздней модификациями. Результаты поведенческих экспериментов позволили нам разработать компьютерную модель поздней привязки, основанную на тормозной проекции от локомоторной сети к респираторной [4]. Дальнейшие исследования покажут, насколько эта модель соответствует реальным синаптическим механизмам и что лежит в основе ранней привязки дыхательного акта к ЛЦ.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 02-04-48091, 03-04-06450 и 03-04-63036К).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Dynamic Biological Networks: the Stomatogastric Nervous System // R.M. Harris-Warrick, E. Marder, A.I. Selverston, M. Moulins. Eds. Cambridge (Mass.): MIT Press, 1992. 348 p.
2. Elliott C.J.H., Susswein A.J. // J. Exp. Biol. 2002. V. 205. P. 877–896.
3. Tsyganov V.V., Sakharov D.A. // Acta biol. hung. 2000. V. 51 № 2/4. P. 189–195.
4. Воронцов Д.Д., Цыганов В.В., Сахаров Д.А. // ДАН. 2003. Т. 391. N 3. С.407–409
5. Цыганов В.В., Сахаров Д.А. // ДАН. 2002. Т. 382. № 4. С. 554–556.
6. Haydon P.G., Winlow W. // Comp. Biochem. and Physiol. 1986. V. 83A. P. 23–25.