

CHANGES IN NEURONAL MEMBRANE POTENTIAL IN THE MOLLUSC *PLANORBARIUS CORNEUS* DURING THE EFFECT OF CARDIAC GLYCOSIDES

S. A. Gapon, A. N. Kachman, I. B. Mikhailov, E. V. Frolov

Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, USSR Academy of Sciences, Leningrad;
Pediatric Medical Institute, Leningrad

SUMMARY

In experiments on isolated neurones from the gastropod mollusc *P. corneus*, strophanthin and digoxin in low concentrations produce slow hyperpolarization, in higher ones — depolarization; at concentrations about 1 mM, hyperpolarization was more evident. In all cases, the decrease in membrane resistance was observed. Presumably, membrane permeability for potassium ions increases. During application of the drugs in concentrations 10—100 μM, hyperpolarization may be masked by depolarization due to block of Na,K-pump. Higher concentrations, increasing potassium permeability of the membrane, may result in substitution of depolarization by hyperpolarization.

УДК 591.185.2 : 595.76

Ж. эвол. биох. и физиол., № 5, 1989 г.

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ АРЦЕЛЛЯРНОГО ХОРДОТОНАЛЬНОГО ОРГАНА В БЕДРЕ У ЖУКОВ

И. Д. Шумакова

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР, Киев

Бедренный хордотональный орган (БХО) является одним из важных проприорецепторов насекомых, принимающих участие в поддержании нормальной позы тела, в контроле за движениями ноги. Работами ряда авторов [1, 2] путем внеклеточной регистрации активности в хордотональном нерве было установлено, что у саранчи ответ БХО зависит от положения и от скорости движения голени относительно бедра. Путем внутриклеточного отведения от этого нерва у палочника были обнаружены отдельные чувствительные единицы, которые реагируют на изменения положения голени, скорости ее движения, скорости и положения вместе, а также специфические рецепторы ускорения как однонаправленного, так и ускорения обоих знаков [3, 4].

У прямокрылых, палочника и таракана БХО представляет собой две группы чувствительных нейронов, закрепленных на стенке бедра, которые соединяются связками с головкой голени (у саранчи вторая связка идет к мышце-сгибателю голени). Функциональное и структурное различие между частями органа было показано только для саранчи [2]. Описано наличие кутикулярной трубки в одной из связок БХО кузнечика [5], которая изменяет вязкоэластичные свойства этой связки. Возможно, таким путем две части органа разделяются по способности к ответу.

Нами был обнаружен у некоторых групп жуков БХО, две части которого различаются по динамическим характеристикам связочного аппарата, так как в одной из них имеется хитиновая дужка arcellus [6]. В биомеханическом исследовании было показано, что аппарат дужки работает как специализированный орган чувств, измеряющий высокочастотные изменения напряжения сухожилия [7]. Была поставлена задача выяснить функциональные различия между частями арцеллярного БХО.

Работа выполнена на изолированных препаратах задней ноги жуков — кравчиков *Lethrus arterus* Laxm. и скарабеев *Scarabaeus transcaspicus* Stalpa. Механическим стимулятором служил измерительный механизм электромагнитной поляризационной системы от самописца НЗЗ8-1 П, на ось которого был насажен П-образный держатель для иглы или капилляра. Система воспроизводит постоянный угол и колебания переменной частоты и амплитуды, задаваемые генератором Г6-15. Стимуляция БХО кравчика осуществлялась за счет пассивных колебаний голени, а у скарабея стимул прилагался непосредственно к связкам БХО. Стекланный капилляр с толщиной кончика 10—15 мкм (по толщине связки), заполненный гистоакриловым клеем для тканей (*n*-бутил-2-цианоакрилат, фирма В. Вгауп, ФРГ), который соединялся со шприцем, вводили в полость бедра через дистальное окно в хитине и приклеивали к одной из связок. Линейная амплитуда колебаний составляла 10—200 мкм, что находится в физиологическом диапазоне изменений длины связок. Суммарную активность переднего бедренного нерва, в состав которого входит нервная веточка от БХО, регистрировали с помощью пары серебряных электродов диаметром 30 мкм, загнутых крючком. Исчезновение в нерве как спонтанной, так и вызванной активности после воздействия на БХО эфиром показывало отсутствие шумовых помех в местах контакта частей препарата и установки. Чтобы избежать микрофонного эффекта, мы не применяли частоты стимуляции свыше 10 Гц. Всего было использовано 22 препарата ноги кравчика и 18 — скарабея.

Заднее бедро кравчика в среднем имеет длину 7 мм. ХО прикреплен к передней стенке бедра на уровне его дистальной трети, длина связок составляет 2 мм. БХО состоит из двух групп рецепторов, соединенных связками с сухожилием разгибателя голени и с дужкой. Аксоны от обеих групп содержатся в переднем бедренном нерве, который делится на три ствола

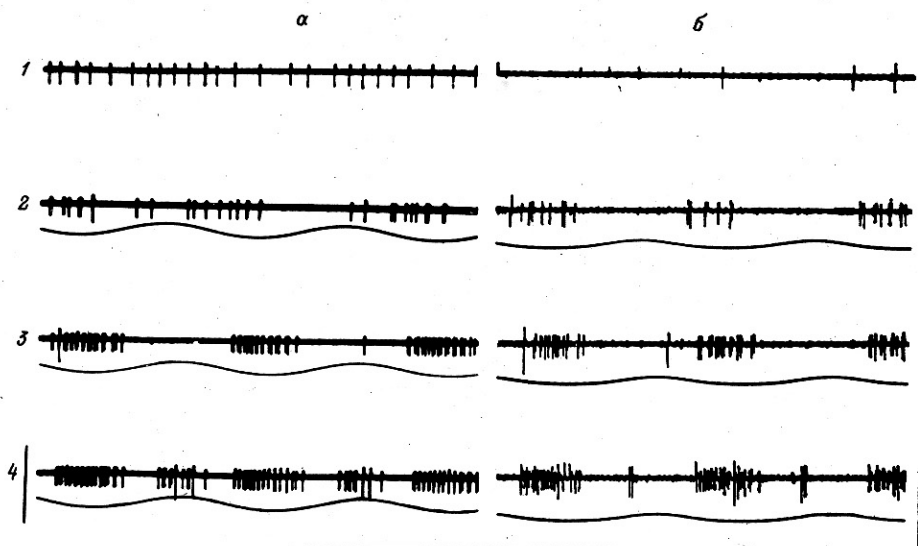


Рис. 1. Электрическая активность в переднем бедренном нерве у кравчиков с интактным (а) и разрушенным (б) связочным аппаратом.

Отклонение отметки стимула вверх соответствует сгибанию голени, напряжению сухожилия и связок БХО. 1 — спонтанная активность, 2 — активность при частоте колебаний голени 2 Гц и амплитуде 0.5°, 3 — то же при 1°, 4 — то же при 2.5°. Масштаб 1 с, 0.5 мВ.

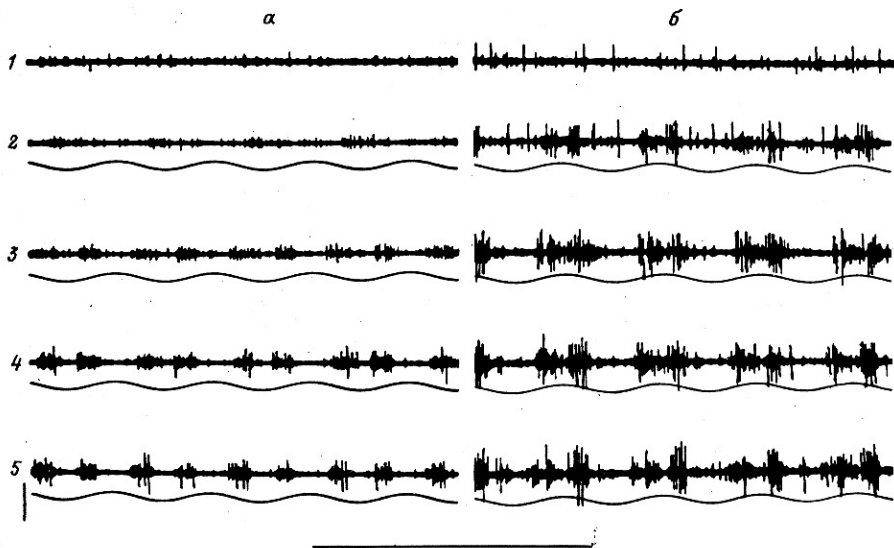


Рис. 2. Электрическая активность в переднем бедренном нерве у скарабеев при стимуляции сухожильной (а) и дужечной (б) связки.

Отклонение стимула вверх соответствует натяжению связки. 1 — спонтанная активность, 2 — активность при частоте стимуляции 2 Гц и амплитуде 10 мкм, 3 — то же при 50, 4 — то же при 100, 5 — то же при 200 мкм. Масштаб 1 с, 0,5 мВ.

в 0,5 мм проксимальнее ХО: два коротких нерва идут к двум частям ХО, а третий, основной, продолжается в голень. Заднее бедро скарабея больше — длина 12 мм. БХО расположен на уровне проксимальной трети бедра, длина связок достигает 6 мм. Передняя ветвь бедренного нерва подходит к телу ХО и продолжается дистальнее двумя тонкими стволами, один из которых ветвится по гиподерме.

Вначале мы пытались стимулировать БХО кравчика пассивными колебаниями голени, оставляя интактным короткий связочный аппарат и регистрируя активность в переднем бедренном нерве. При пассивном сгибании голени сухожилие мышцы-разгибателя смещается дистально, а прикрепленные к нему и к дужке связки БХО удлиняются. Размаху колебаний голени в 1° соответствует изменение длины дужечной связки на 100—150 мкм (при частоте 1—10 Гц), а сухожильной связки — на 8 мкм.

Как видно из рис. 1, а, приложение ритмического стимула вызывает ритмическую активность в аксонах переднего бедренного нерва. Обычно отмечалось возбуждение в фазе пассивного разгибания голени, при больших амплитудах колебаний голени появлялись ответы еще и в фазе сгибания. Более мощный фазный ответ на разгибание голени наблюдали также Ашервуд и соавторы [1] в БХО саранчи и кузнечика. С увеличением частоты стимула длительность разряда уменьшалась. Зарегистрированы нейроны с тонической активностью, зависимой от угла в суставе бедро—голень. Однако у жуков с перерезанными связками БХО, где передача механического сигнала к хордотональным сенсиллам была, очевидно, нарушена, в переднем бедренном нерве регистрировались ответы подобного же характера на колебания бедра (рис. 1, б). Вероятно, в ответе участвуют другие механорецепторные сенсиллы в суставе бедро—голень и в голени, аксоны которых проходят в переднем бедренном нерве.

Чтобы стимулировать БХО изолированно от других механорецепторов ноги, мы выбрали жука с относительно крупным связочным аппаратом, размеры которого позволяют прикрепить стимулятор к любой из связок. Такие опыты были поставлены на скарабеях. Как видно из рис. 2, залпы разрядов в переднем бедренном нерве скарабея в ответ на гармоническую деформацию связок совпадают с фазами максимальной скорости деформации как при натяжении, так и при расслаблении. Существуют нейроны, которые активны лишь в одной из фаз деформации (дирекционально-чувствительные). С увеличением амплитуды стимуляции увеличивается количество импульсов в залпе, и в ответ включаются новые нейроны, которые можно заметить в случае появления импульсов большой амплитуды. В ответ на ступенчатый стимул происходит короткий высокоамплитудный залп как на удлинение, так и на расслабление каждой из связок. Тонический компонент ответа более выражен в фазе расслабления. В контрольных регистрациях от заднего бедренного нерва при стимуляции связок БХО активность не отличалась от спонтанной.

Исходя из биомеханических свойств связочного аппарата арцеллярного БХО можно было ожидать, что реакция от сухожильной части органа будет тонического типа, а от дужечной — фазного. Однако существенных различий в ответах на непосредственную стимуляцию каждой из связок не наблюдалось (рис. 2). Видимо, специфичность информации, которую несет каждая из частей БХО, определяется не на клеточном уровне, а на биомеханическом.

Список литературы

- [1] Usherwood P. N. R., Runion H. I., Campbell J. I. Structure and physiology of a chordotonal organ in the locust leg // J. Exp. Biol. 1968. Vol. 48. P. 305—323. — [2] Burns M. D. Structure and physiology of the locust femoral chordotonal organ // J. Insect Physiol. 1974. Vol. 20. P. 1319—1339. — [3] Hofmann T., Koch U. T., Bässler U. Physiology of the femoral chordotonal organ in the stick insect *Cuniculina impigra* // J. Exp. Biol. 1985. Vol. 114. P. 207—223. — [4] Hofmann T., Koch U. T. Acceleration receptors in the femoral chordotonal organ of the stick insect *Cuniculina impigra* // J. Exp. Biol. 1985. Vol. 114. P. 225—237. — [5] Theophilidis G. The femoral chordotonal organs of *Decticus albifrons* (Orthoptera: Tettigoniidae). II Function // Comp. Biochem. Physiol. 1986. Vol. A84, N 3. P. 537—543. — [6] Францевич Л. И., Шумакова И. Д. Арцеллярный хордотональный орган у жесткокрылых (Coleoptera) // ДАН СССР. 1985. Т. 282, № 2. С. 469—473. — [7] Францевич Л. И., Шумакова И. Д. Биомеханика арцеллярного аппарата в хордотональном органе у жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) // Сенсорные системы. 1987. Т. 1, № 1. С. 39—46.

Поступило 9 XII 1988

ELECTROPHYSIOLOGICAL INVESTIGATION OF THE ARCELLAR CHORDOTONAL ORGAN IN THE FEMUR OF BEETLES

I. D. Shumakova

Institute of Zoology, Ukrainian SSR Academy of Sciences, Kiev

SUMMARY

Extracellular recordings from the chordotonal nerve in the beetle *Lethrus apterus* during passive movements of the tibia revealed that phasic responses to tibia extension are longer than those to flexion, the threshold of the former being lower. Cutting chordotonal ligaments did not affect the pattern of responses, which indicates that other mechanoreceptors are involved. Chordotonal ligaments are accessible to direct mechanical stimulation in *Scarabaeus*, maximum spike frequency in the nerve coinciding with maximum velocity of ligament deformation. Directionally-sensitive units were observed. Responses from the two separate parts of the chordotonal organ were found to be similar despite of the difference in biomechanics of attachment of their ligaments to the tendon of m. extensor tibiae.