

УДК 591.185.34

УДК 591.185.34

03.00.00 Биологические науки

Биологические науки

**ОБОНЯТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР НАЗЕМНЫХ
ГАСТРОПОД: ПЕРСПЕКТИВЫ
ИССЛЕДОВАНИЯ РОЛИ НЕЙРОНАЛЬНЫХ
ЩЕЛЕВЫХ КОНТАКТОВ****OLFACTORY ANALYZER OF
TERRESTRIAL GASTROPOD MOLLUSKS:
PROSPECTS OF NEURAL GAP JUNCTIONS
SIGNIFICANCE STUDY**

Филиппова Светлана Юрьевна
РИНЦ SPIN-код= 9586-2785
*Академия биологии и биотехнологии им.
Д.И.Ивановского Южного федерального
университета, Ростов-на-Дону, Россия*

Filippova Svetlana Yurievna
RSCI SPIN-code: 9586-2785
*Academy of Biology and Biotechnology, Southern
Federal University, Rostov-on-Don, Russia*

В обзоре рассматривается современное состояние изученности ольфакторной системы наземных брюхоногих моллюсков. Особенное внимание уделяется данным, касающимся существования электрической проводимости на различных уровнях функционирования обонятельного анализатора наземных гастропод. Анализ литературы приводит к заключению, что дальнейшее изучение нейрональных щелевых контактов в ольфакторной системе наземных брюхоногих моллюсков будет способствовать существенному уточнению существующих теорий, объясняющих её строение и функционирование

The review considers a present level of knowledge of terrestrial gastropod olfactory system. Special attention is given to data concerning presence of electrical coupling on different levels of terrestrial gastropods olfactory analyzer functioning. Analysis of available literature leads to conclusion that further study of neural gap junctions in terrestrial gastropods olfactory system will provide a significant development in its structure and function modeling

Ключевые слова: НАЗЕМНЫЕ ГАСТРОПОДЫ, ОБОНЯТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР, ПРОЦЕРЕБРУМ, ЛОКАЛЬНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ, ЭЛЕКТРИЧЕСКИЙ СИНАПС

Keywords: TERRESTRIAL GASTROPOD MOLLUSKS, OLFACTORY ANALYZER, PROCEREBRUM, LOCAL FIELD POTENTIAL, ELECTRICAL SYNAPSE

Doi: 10.21515/1990-4665-123-139

Введение

Обоняние играет важную роль в жизни наземных брюхоногих моллюсков, так как, по сути, оно является единственным каналом информации, благодаря которому улитки и слизни ориентируются во внешнем мире, поскольку у них нет органов слуха, а глаза недоразвиты и способны лишь отличать свет от тени.

На настоящий момент накоплено большое количество данных об устройстве ольфакторной системы у позвоночных и насекомых. Эти сведения позволяют предположить, что обоняние в животном царстве устроено по принципиально сходному плану в далеко отстоящих филогенетических группах [1]. Несмотря на некоторые очевидные

сходства, степень гомологии в строении и функционировании ольфакторной системы наземных гастропод с таковой других животных до конца не ясна. Наибольшее гистологическое сходство в строении обонятельных систем в разных кладах царства животных, в том числе наземных гастропод, прослеживается на уровне первичного переключения потока информации от рецепторов на вставочные и проекционные нейроны. Здесь образуются так называемые синаптические гломерулы, представляющие собой более или менее выраженные структуры в нейропиле, состоящие из сложно ветвящихся отростков нервных клеток и большого количества реципрокных синапсов, том числе электрических [1, 2]. Имеются указания на существование электрических синапсов и в других структурах обонятельного анализатора, где они играют важную роль в процессах различения ольфакторных сигналов и, возможно, формирования определенного поведения [3]. Поэтому понимание роли щелевых контактов в функционировании обонятельной системы наземных брюхоногих моллюсков может пролить свет на глубинные основы его работы и сделать выводы о степени его сходства с обонятельными анализаторами других клад животного царства.

В данном обзоре рассматривается современное состояние изученности ольфакторной системы наземных брюхоногих моллюсков, и особенное внимание уделяется данным, касающимся нейрональных щелевых контактов и электрической проводимости.

Исследования обучения на запахи и нейрональные механизмы обработки ольфакторной информации у наземных брюхоногих моллюсков.

Первичные органы обоняния у гастропод представлены двумя (реже одной) парами щупалец – верхней и нижней. Верхняя пара щупалец у

улиток и слизней демонстрирует повышенную чувствительность к ветру и, вероятно, играет решающую роль в ориентировании относительно дистантного источника запаха, в то время как нижняя пара щупалец отвечает за ориентирование по следу слизи или другим источникам запаха, расположенным на поверхности непосредственно у головы животного [4].

На конце каждого щупальца располагается обонятельный эпителий, а непосредственно под ним залегает тентакулярный ганглий, являющийся центром первичной обработки ольфакторных сигналов. Тентакулярный ганглий ветвится на отдельные пальцеобразные выросты, в которых содержатся биполярные сенсорные нейроны, которые с одной стороны пускают афферентные отростки сквозь слой мускулатуры и клеток кожи на поверхность сенсорного эпителия, а с другой образуют связи с интернейронами тентакулярного ганглия (образуют т.н. синаптические гломерулы). Около 10% от общего количества сенсорных нейронов в ганглии пускают отростки непосредственно в ЦНС моллюска [2].

В области первичной обработки ольфакторной информации наземных гастропод наблюдаются спонтанные осцилляции локального потенциала с частотой около 2 Гц, которые модулируются презентацией запаха или стимуляцией потоком воздуха [5, 6]. В тентакулярном ганглии обнаружены несколько нейротрансмиттеров, которые также модулируют его осцилляторную активность, это серотонин, глутамат и γ -аминомасляная кислота (ГАМК) [7, 8].

Нейроны тентакулярных ганглиев верхних щупалец посылают проекции в церебральный ганглий через тентакулярные нервы. Основным местом проекций этих нервов являются парные процеребральные доли, т.н. процеребрум. Эта анатомическая структура из всех моллюсков характерна только для наземных гастропод и является центральным органом, в котором происходит обработка информации о запахах. Тот факт, что процеребрум необходим для распознавания ольфакторных сигналов и

формирования памяти на запахи был показан во многих экспериментах [9, 10]. Удаление или ранение этой структуры приводило, как к потере способности распознавать запахи, так и к потере воспоминаний об уже выученных ассоциациях. Однако процеребрум способен восстанавливать полностью свой объем и функции в течение одного месяца после травмы [11].

Процеребрум состоит из трех слоёв – клеточной массы, лежащей латерально от нейропиля, терминальной массы и внутренней массы [12]. Клеточная масса состоит из большого количества обычно маленьких (5-8 мкм в диаметре) плотно упакованных тел нейронов [13], остальные две структуры являются слоями нейропиля, при этом внутренняя масса отделяется от остального нейропиля глиальной оболочкой и имеет сложное внутренне строение. На настоящий момент причина наблюдаемой компартментализации нейропиля процеребрума не установлена. Помимо входов из тентакулярного нерва процеребрум получает различные влияния из других отделов нервной системы, такие как серотонергическое влияние [14]; пептидергическое (FMRFамид) [15], ГАМК-эргическое [16] и др.

Электрофизиологические исследования с применением технологии пэтч-кламп продемонстрировали, что нейроны клеточной массы делятся на два типа – обладающие залповой активностью и не обладающие залповой активностью [17]. Дальнейшие исследования показали, что проекции нейронов тентакулярного ганглия оканчиваются только на нейронах второго типа [18]. Обладающие залповой активностью нейроны составляют лишь небольшой процент от общей популяции нейронов в клеточной массе, они связаны между собой химическими и, предположительно, электрическими синапсами [19], а также имеют обширные синаптические связи с не обладающими залповой активностью нейронами [20]. Указанные два типа нейронов отличаются также по форме: первые несколько крупнее, имеют овальную сому, являются мультиполярными и образуют контакты

только в пределах клеточной массы, в то время как второе являются монополярными нейронами и посылают проекции в нейропилль процеребрума [21].

В процеребруме наземных гастропод наблюдаются медленные спонтанные осцилляции локального потенциала (около 0,7 Гц), охватывающие всю долю, со сдвигом вперед по фазе в апикальной её части [22]. Таким образом, происходит периодическое распространение волны колебаний от апикальной к базальной частям процеребрума, что было ярко продемонстрировано в опытах с оптической регистрацией локального потенциала *in vitro* [17, 23, 24, 25]. Существование таких волн *in vivo* пока не нашло подтверждения.

Предполагается, что наблюдаемые периодические колебания локального потенциала в процеребруме наземных гастропод являются суммой согласованных ингибиторных постсинаптических потенциалов в нейронах, не обладающих залповой активностью, которые те получают от сети связанных осцилляторов, представленной нейронами с залповой активностью [23]. По некоторым данным тормозные синапсы между этими клетками у слизня являются глутаматэргическими [26, 27]. Характерное волнообразное распространение осцилляций от апикального к базальному концам процеребрума может быть объяснено разницей в свойствах возбудимости обладающих залповой активностью нейронов этих зон. Так было показано, что эти нейроны в апикальной части более возбудимы и периодические деполяризации здесь имеют большую амплитуду, чем у обладающих залповой активностью нейронов базальной части. В основе этой разницы может лежать повышенная экспрессия возбуждающих глутамат-зависимых каналов для ионов Cl^- в нейронах апикальной части клеточной массы [28].

Точная роль колебаний локального потенциала процеребрума в процессах распознавания ольфакторных сигналов и обучения на запахи

остаётся до конца не проясненной. С одной стороны, во многих экспериментах стимуляция обонятельного эпителия запахом сопровождалась изменением в характере спонтанных колебаний – изменением амплитуды и частоты [22, 29, 30, 31, 32, 33]. Schütt et al. даже продемонстрировали, что определённые запахи вызывают характерные изменения в осцилляциях со свойственной только конкретному запаху пиковой частотой [34]. Кроме того, было показано, что предъявление запаха вызывает синхронизацию колебаний по всему процеребруму, т.е. волна распространения осцилляций от апикального конца к базальному пропадает [17, 29]. С другой стороны, несмотря на все эти результаты, подавление осцилляций процеребрума не приводило к торможению ассоциированного с запахом поведенческого ответа [35]. Это навело авторов на мысль о том, что функция процеребрума заключается не в узнавании запахов, а в их различении. В поддержку этого предположения говорят также опыты Sakura et al. [36] с блокированием в процеребруме деятельности NO-синтазы, играющей большую роль в регуляции осцилляций в процеребрума [37]. В этих опытах было показано, что подавление NO-синтазы приводило к нарушению способности различать запахи при сохранной способности ощущать их. Наконец, во многих опытах вообще не подтверждается связь модуляции колебаний локального потенциала с предъявлением запаха или она устанавливается только для запахов, имеющих биологическое значение [38, 39]. Как было продемонстрировано в опытах *in vivo*, также существует вероятность того, что изменение характеристик колебаний в процеребрумах может быть связано не с процессами обработки обонятельного сигнала, а с принятием поведенческого решения [39].

Имеющиеся экспериментальные данные позволяют предположить, что хранение памяти в процеребрумах происходит унилатерально. Характерной чертой начальных этапов формирования ассоциативной памяти оказалось

образование специфических «поясов» нейронов в клеточной массе правого или левого процеребрумов параллельно дорзо-вентральной оси, которое было выявлено по усиленному поглощению красителя люцифер жёлтый, введённому в полость тела животного непосредственно перед обучением или сразу после него [40]. При этом оказалось, что формирование условного рефлекса с двумя условными стимулами приводило к образованию двух «поясов». Гораздо реже обучение приводило к формированию сферических структур. Кластеры обоих типов практически не наблюдались у животных, которым условный и безусловный стимулы предъявлялись непоследовательно. Кроме того, такие кластеры достоверно реже наблюдались и у животных, обученных следовать за запахом, а не избегать его. Природа этого явления, а также причина унилатерального формирования таких «следов», пока не получила должного объяснения. Возможно, одностороннее образование «следов» памяти можно объяснить наличием какого-то механизма, обеспечивающего соревнование между правым и левым ольфакторными входами. В пользу этого предположения говорят опыты Matsuо et al. [11], в которых успешного обучения на запахи у слизней удавалось достичь только в том случае, если удаление одного из процеребрумов сопровождалось удалением и ипсилатерального ему щупальца.

В морфологических исследованиях встречаются лишь отдельные упоминания о щелевых контактах в центральном отделе обонятельного анализатора наземных гастропод, однако характер их распределения специально не рассматривается [41]. Также в электрофизиологических опытах с блокатором щелевых контактов удавалось воздействовать на осцилляторную активность в органе обоняния слизня, однако субстрат этого воздействия не был продемонстрирован в явном виде [19].

Роль электрической проводимости в функционировании ольфакторной системы наземных гастропод. Предсказания на основе моделей.

Хотя имеющиеся морфологические данные не позволяют с уверенностью описать расположение нейрональных щелевых контактов (электрических синапсов) в тентакулярном ганглии и процеребруме, наличие таких структур было предсказано в ряде моделей, призванных объяснить природу и значение групповой осцилляторной активности нейронов обонятельной системы наземных брюхоногих моллюсков, а также явление формирования «поясов» в процеребрумах при обучении.

Первая модель была предложена Ermentrout et al. [42] и была призвана объяснить механизм генерации волн локального потенциала в процеребруме и связанную с предъявлением запахов временную синхронизацию осцилляторной активности клеточного слоя. Модель представляла собой два слоя элементов, состоящих из 20 рядов по 4 элемента. Первый ряд соответствовал апикальной части, а 20 – базальной части процеребрума. Каждый нейрон в этой модели был представлен единственной переменной – фазой, соответствующей осциллятору. Связь между нейронами определялась как функция разности двух осцилляторов. Наружный слой элементов в модели представлял обладающие залповой активностью нейроны, для которых постулировалась локальная связь и синхронизация между собой, угасающая в направлении от апикального к базальному концу, что создавало градиент частоты осцилляций и вызывало волну локального потенциала. Внутренний слой модели – это не обладающие залповой активностью нейроны, которые получали локальный тормозный синаптический вход от вышележащего слоя и глобально соединялись между собой и с наружным слоем элементов. В покое эта модель демонстрировала путешествующую от апикального к базальному концу волну осцилляций. При условном предъявлении запаха не

обладающие залповой активностью нейроны начинали возбуждаться, и это возбуждение усиливало локальную и глобальную связь между обладающими и не обладающими залповой активностью нейронами, что приводило к кратковременному схлопыванию разницы фаз между апикальным и базальным концами, т.е. на некоторое время все осцилляторы сети начинали работать синхронно. Подобное наблюдалось и в опытах на полуинтактном препарате обфакторной системы слизня [23, 29], что говорило в пользу правдоподобности предложенной авторами модели строения обфакторного анализатора наземных гастропод.

Далее, Ermentrout с соавт. модифицировали модель, для того чтобы объяснить механизм унилатерального формирования «поясов» в процеребрумах при обучении на запахах [40]. Теперь в модель состояла из двух процеребрумов, между которыми устанавливалась связь по типу реципрокного торможения. Слой осцилляторов авторы взяли из первой модели, но, чтобы упростить расчеты, свели его к одномерной полоске единичных элементов, демонстрирующих градиент осцилляций либо синхронные колебания – в этом варианте модели механизм генерации этих состояний отдельно не рассматривается. Не обладающие залповой активностью нейроны здесь представлены слоем неосциллирующих «клеток памяти», которые постоянно получают тормозный вход от слоя осцилляторов. Предполагалось, что эти клетки способны при поступлении на них обфакторного сигнала вытормаживать соседние клетки памяти и создавать, тем самым, след памяти (собственно, наблюдаемые в опытах «пояса»). Однако чтобы это произошло, эта группа клеток должна быть активирована одновременно, что невозможно в процессе распространения волны колебаний и соответствующего тормозного влияния со стороны осцилляторного слоя. Когда слой осцилляторов переходит в режим синхронных колебаний (при условном предъявлении запаха), клетки памяти, на которые поступает в то же время некий образ запаха, могут

активироваться и вытормозить другие клетки памяти, что и приводит к формированию следа по принципу «победитель получает всё». Авторы постулируют, что таким образом формируется след в кратковременной памяти. Он переходит в долговременную только в сочетании с эфферентами внутреннего состояния – пептидэргическими нервными волокнами, которые во множестве обнаруживаются в процеребрумах в опыте. Вытянутая параллельно фронту волны колебаний локального потенциала форма «следа» объясняется в модели наличием более сильных связей между клетками памяти в этом направлении.

Позже Ermentrout et al. вернулись к проблеме генерации и схлопывания волны осцилляций в процеребрумах [19]. Авторы построили приближенную к реальности биофизическую модель, в которой нейроны представлены уравнениями, учитывающими некоторые известные на тот момент свойства их мембран и отношений между ними. По-прежнему, модель представляла собой два слоя клеток, сведенных к двум рядам, только теперь были введены электрические и тормозные химические синапсы, объединяющие обладающие залповой активностью нейроны в слое осцилляторов. Слой не обладающих залповой активностью нейронов получал ольфакторный вход и оказывал возбуждающее действие на наружный слой осцилляторов посредством генерации NO. В результате этого возбуждения, как и в модели 1998 года, происходила синхронизация осцилляций и схлопывание волны. Экспериментальная проверка подтвердила выводы модели о том, что блокирование нейрональных целевых контактов приводит к подавлению осцилляторной активности и блокированию распространения волны в направлении от апикального к базальному концам процеребрума.

Описанная выше модель не объясняет той закономерности, наблюдающейся в опыте, когда при формировании реакции следования за запахом, «пояса» образуются ближе к апикальной части, чем при

формировании рефлекса избегания запаха. Чтобы объяснить механизм ассоциации условного запаха с привлекательным или отталкивающим безусловным воздействием Sekiguchi с соавт. [43] модифицировали модель Ermentrout с соавт. [40]. Они ввели положение о том, что обладающие и не обладающие залповой активностью нейроны связаны не жестко (в модели Ermentrout они колебались в одной и той же фазе в чётко ограниченном локусе) и между ними существует взаимодействие, опосредованное связями, подобными электрическим синапсам. В модель был также введён вход, отвечающий за определение предпочтений. Согласно этой модели след памяти в процеребруме формируется следующим образом. Информация о запахе передаётся в процеребрум и центральные отделы нервной системы моллюска, информация о вкусе передаётся только в ЦНС, где и формируется информация о предпочтении (следование или избегание стимула). Информация о предпочтении поступает в процеребрум и меняет частоту колебаний в слое не обладающих залповой активностью нейронов, что меняет фазовое соотношение колебаний между этим слоем и лежащим над ним участком клеточной массы (слой обладающих залповой активностью нейронов). Именно эта разница фаз выступает в качестве «ворот», которые позволяют отложиться следу памяти именно в этом месте, вероятно за счёт долговременного усиления синаптической связи между интернейронами процеребрума и нейритами из тентакулярного нерва, а также, возможно, механизму вытормаживания соседних нейронов по принципу «победитель получает всё». Таким образом, когда снова появится сигнал об исследуемом запахе, он вызовет возбуждение этих интернейронов и произойдет актуализация памяти. Модуляция сигнала с входа, отвечающего за представление предпочтений, приводило к предсказанному смещению «пояса» в модели. Проведенные авторами серии экспериментов с обучением на запахах с применением привлекательных и отталкивающих безусловных стимулов, подтвердили выводы модели.

Заключение.

Мы видим, что в рассмотренных моделях функционирования центрального отдела обонятельного анализатора наземных гастропод электрические синапсы играют важную, причём различную, роль. Если в моделях Ermentrout с соавт. [19, 40, 42] они неявно (в двух ранних) или явно связывают обладающие залповой активностью клетки в слое осцилляторов, где отвечают за локальную синхронизацию колебаний, то у Sekiguchi с соавт. [43] они объединяют между собой уже слой осцилляторов с клетками, получающими ольфакторный вход. Тем не менее, тот факт, что выводы этих моделей были подтверждены в экспериментах, говорит в пользу вероятности существования как тех, так и других структур. Необходимо провести дополнительные морфологические и электрофизиологические исследования, специально направленные на изучение нейрональных щелевых контактов и электрической проводимости для того, чтобы уточнить и дополнить существующие теории о строении и функционировании ольфакторной системы наземных брюхоногих моллюсков и установить степень её сходства с ольфакторной системой других клад царства животных.

Работа выполнена при поддержке внутреннего гранта Южного федерального университета № 213.01-07-2014/05 ПЧВГ.

Список источников

1. Gire DH. Mitral cells in the olfactory bulb are mainly excited through a multistep signaling path [Текст]/ DH. Gire, KM. Franks, JD. Zak, et al. // J Neurosci. – 2012. – Vol.32, No.9 – pp. 2964-75.
2. Chase R. Tracing neural pathways in snail olfaction: from the tip of the tentacles to the brain and beyond [Текст]/ R. Chase, B. Tolloczko // Microsc. Res. Tech. – 1993. – No.24 – pp. 214–230.
3. Laurent G. Odor encoding as an active, dynamical process: Experiments, computation, and theory [Текст]/ G. Laurent, M. Stopfer, RW. Friedrich, et al. // Annu. Rev. Neurosci. 24:263-297.

4. Chase R. Tentacular function in snail olfactory orientation [Текст]/ R. Chase, RP. Croll // *J. Comp. Physiol.* – 1981. – No.143 – pp. 357–362.
5. Ito I. Distributions of γ -aminobutyric acid immunoreactive and acetylcholinesterase-containing cells in the primary olfactory system in the terrestrial slug *Limax marginatus* [Текст]/ I. Ito, S. Watanabe, T. Kimura, et al. // *Zoolog. Sci.* – 2003. – No.20 – pp. 1337–1346.
6. Ito I. Air movement evokes electro-olfactogram oscillations in the olfactory epithelium and modulates olfactory processing in a slug [Текст]/ I. Ito, S. Watanabe, Y. Kirino // *J. Neurophysiol.* – 2006. – No.96 – pp. 1939–1948.
7. Inokuma Y. Two types of network oscillations and their odor responses in the primary olfactory center of a terrestrial mollusk [Текст]/ Y. Inokuma, T. Inoue, S. Watanabe, Y. Kirino // *J. Neurophysiol.* – 2002. – No.87 – pp. 3160–3164.
8. Ito I. Modulation of two oscillatory networks in the peripheral olfactory system by γ -aminobutyric acid, glutamate, and acetylcholine in the terrestrial slug *Limax marginatus* [Текст]/ I. Ito, T. Kimura, S. Watanabe, et al. // *J. Neurobiol.* – 2004. – No.59 – pp. 304–318.
9. Kasai Y. The procerebrum is necessary for odor-aversion learning in the terrestrial slug *Limax valentianus* [Текст]/ Y. Kasai, S. Watanabe, Y. Kirino, R. Matsuo // *Learn. Mem.* – 2006. – No.13. – pp. 482–488.
10. Matsuo R. Recovery of learning ability after the ablation of the procerebrum in the terrestrial slug *Limax valentianus* [Текст]/ R. Matsuo, E. Ito // *Acta Biol. Hung.* – 2008. – No.59(Suppl.) – pp. 73–76.
11. Matsuo R. Unilateral memory storage in the procerebrum of the terrestrial slug *Limax* [Текст]/ R. Matsuo, E. Kawaguchi, M. Yamagishi, et al. // *Neurobiol Learn Mem.* – 2010. – No.93 – pp. 337–342.
12. Zs-Nagy I. The fine structure of the procerebrum of pulmonate molluscs, *Helix* and *Limax* [Текст]/ I. Zs-Nagy, DA. Sakharov // *Tissue Cell.* – 1970. – No.2 – pp. 399–411.
13. Ratte S. Morphology of interneurons in the procerebrum of the snail *Helix aspersa* [Текст]/ S. Ratte, R. Chase // *J. Comp. Neurol.* – 1997. – No.384 – pp. 359–372.
14. Inoue T. In vitro study of odor-evoked behavior in a terrestrial mollusk. [Текст]/ T. Inoue, Y. Inokuma, S. Watanabe, Y. Kirino // *J. Neurophysiol.* – 2004. – No.91 – pp. 372–381.
15. Kobayashi S. FMRFamide regulates oscillatory activity of the olfactory center in the slug [Текст]/ S. Kobayashi, M. Hattori, K. Elekes, et al. // *Eur J Neurosci.* – 2010. – No.32 – pp.1180–1192.
16. Gelperin A. Coherent network oscillations by olfactory interneurons: modulation by endogenous amines. [Текст]/ A. Gelperin, LD. Rhines, J. Flores, DW. Tank // *J. Neurophysiol.* – 1993. – No.69 – pp. 1930–1939.
17. Delaney K. Waves and stimulus-modulated dynamics in an oscillating olfactory network [Текст]/ K. Delaney, A. Gelperin, MS. Fee, et al. // *Proc. Natl. Acad. Sci.* – 1994. – No.91 – pp. 669–673.
18. Inoue T. Phase-dependent filtering of sensory information in the oscillating olfactory center of a terrestrial mollusk [Текст]/ T. Inoue, S. Watanabe, S. Kawahara, Y. Kirino // *J. Neurophysiol.* – 2000. – No.84 – pp. 1112–1115.
19. Ermentrout B. Model for transition from waves to synchrony in the olfactory lobe of *Limax* [Текст]/ B. Ermentrout, JW. Wang, J. Flores, A. Gelperin // *J. Comp. Neurosci.* – 2004. – No.17 – pp. 365–383.
20. Wang JW. Initiation and propagation of calcium-dependent action potentials in a coupled network of olfactory interneurons [Текст]/ JW. Wang, W. Denk, J. Flores, A. Gelperin // *J. Neurophysiol.* – 2001. – No.85 – pp. 977–985.

21. Watanabe S. Morphological characterization of the bursting and nonbursting neurons in the olfactory center of the terrestrial slug *Limax marginatus* [Текст]/ S. Watanabe, S. Kawahara, Y. Kirino // *J. Exp. Biol.* – 1998. – No.201 – pp. 925–930.

22. Gelperin A. Odor-modulated collective network oscillations of olfactory interneurons in a terrestrial mollusk [Текст]/ A. Gelperin, DW. Tank // *Nature.* – 1990. – No.345 – pp. 437–440.

23. Kleinfeld D. Dynamics of propagating waves in the olfactory network of a terrestrial mollusk: An electrical and optical study [Текст]/ D. Kleinfeld, KR. Delaney, MS. Fee, et al. // *J. Neurophysiol.* – 1994. – No.72 – pp. 1402–1419.

24. Kawahara S. Comparative study on neural oscillation in the procerebrum of the terrestrial slugs *Incilaria bilineata* and *Limax marginatus* [Текст]/ S. Kawahara, S. Toda, Y. Suzuki, et al. // *J. Exp. Biol.* – 1997. – No.200 – pp. 1851–1861.

25. Inoue T. Selective optical recording of the neural activity in the olfactory center of land slug using a calcium indicator dye [Текст]/ T. Inoue, S. Kawahara, S. Toda, et al. // *Bioimages.* – 1998. – No.6 – pp. 59–67.

26. Watanabe S. Glutamate induces Cl^- and K^+ currents in the olfactory interneurons of a terrestrial slug [Текст]/ S. Watanabe, S. Kawahara, Y. Kirino // *J. Comp. Physiol.* – 1999. – No.184 – pp. 553–562.

27. Matsuo R. Glutamatergic neurotransmission in the procerebrum (olfactory center) of a terrestrial mollusk [Текст]/ R. Matsuo, S. Kobayashi, S. Watanabe, et al. // *J. Neurosci. Res.* – 2009. – No.87 – pp. 3011–3023.

28. Watanabe S. Contribution of excitatory chloride conductance in the determination of the direction of traveling waves in an olfactory center [Текст]/ S. Watanabe, T. Inoue, Y. Kirino // *J. Neurosci.* – 2003. – No.23 – pp. 2932–2938.

29. Gervais R. Central and reflex neuronal responses elicited by odour in a terrestrial mollusk [Текст]/ R. Gervais, D. Kleinfeld, KR. Delaney, A. Gelperin // *J. Neurophysiol.* – 1996. – No.76 – pp. 1327–1339.

30. Kimura T. Optical recording analysis of olfactory response of the peocerebral lobe in the slug [Текст]/ T. Kimura, S. Toda, T. Sekiguchi, et al. // *Learn. Mem.* – 1998. – No.4 – pp. 389–400.

31. Nikitin ES. Optical recording of odor-evoked responses in the olfactory brain of the naive and aversively trained terrestrial snails [Текст]/ ES. Nikitin, PM. Balaban // *Learn. Mem.* – 2000. – No.7 – pp. 422–432.

32. Cooke IR. In vivo recording of spontaneous and odor-modulated dynamics in the *Limax* olfactory lobe [Текст]/ IR. Cooke, A. Gelperin // *J. Neurobiol.* – 2001. – No.46 – pp. 126–141.

33. Samarova EI. Recording of spontaneous oscillations in the procerebrum of the terrestrial snail *Helix* during free behavior [Текст]/ EI. Samarova, PM. Balaban // *Neurosci. Behav. Physiol.* – 2007. – No.37 – pp.773–777.

34. Schütt A. Power spectra of ongoing activity of the snail brain can discriminate odorants [Текст]/ A. Schütt, E. Basar, TH. Bullock // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1999. – No.123 – pp. 95–110.

35. Teyke T. Olfactory oscillations augment odor discrimination not odor identification by *Limax* CNS [Текст]/ T. Teyke, A. Gelperin // *Neuroreport.* – 1999. – No.10 – pp. 1061–1068.

36. Sakura M. Impairment of olfactory discrimination by blockade of nitric oxide activity in the terrestrial slug *Limax valentianus* [Текст]/ M. Sakura, M. Kabetani, S. Watanabe, Y. Kirino // *Neurosci. Lett.* – 2004. – No.370 – pp. 257–261.

37. Matsuo R. A novel nitric oxide synthase expressed specifically in the olfactory center [Текст]/ R. Matsuo, E. Ito // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* – 2009. – No.386 – pp. 724–728.
38. Inoue T. In vitro odor-aversion conditioning in a terrestrial mollusk [Текст]/ T. Inoue, M. Murakami, S. Watanabe, et al. // *J. Neurophysiol.* – 2006. – No.95 – pp. 3898–3903.
39. Samarova E. Changes in frequency of spontaneous oscillations in procerebrum correlate to behavioral choice in terrestrial snails [Текст]/ E. Samarova, P. Balaban // *Front. Cell. Neurosci.* – 2009. – No.3 – p. 8.
40. Ermentrout B. Model for olfactory discrimination and learning in *Limax* procerebrum incorporating oscillatory dynamics and wave propagation [Текст]/ B. Ermentrout, JW. Wang, J. Flores, A. Gelperin // *J. Neurophysiol.* – 2001. – No.85 – pp.1444–1452.
41. Ratte S. Synaptic distribution of olfactory interneurons in the procerebrum of the snail *Helix aspersa* [Текст]/ S. Ratte, R. Chase // *J. Comp. Neurol.* – 2000. – No.417 – pp. 366–384.
42. Ermentrout B. Minimal model of oscillations and waves in the *Limax* olfactory lobe with tests on the model's predictive power [Текст]/ B. Ermentrout, J. Flores, A. Gelperin // *J. Neurophysiol.* – 1998. – No.79 – pp. 2677–2689.
43. Sekiguchi T. Internal representation and memory formation of odor preference based on oscillatory activities in a terrestrial slug [Текст]/ T. Sekiguchi, H. Furudate, T. Kimura // *Learn. Mem.* – 2010. – No.17 – pp. 372–380.

References

1. Gire DH. Mitral cells in the olfactory bulb are mainly excited through a multistep signaling path [Текст]/ DH. Gire, KM. Franks, JD. Zak, et al. // *J Neurosci.* – 2012. – Vol.32, No.9 – pp. 2964-75.
2. Chase R. Tracing neural pathways in snail olfaction: from the tip of the tentacles to the brain and beyond [Текст]/ R. Chase, B. Tolloczko // *Microsc. Res. Tech.* – 1993. – No.24 – pp. 214–230.
3. Laurent G. Odor encoding as an active, dynamical process: Experiments, computation, and theory [Текст]/ G. Laurent, M. Stopfer, RW. Friedrich, et al. // *Annu. Rev. Neurosci.* 24:263-297.
4. Chase R. Tentacular function in snail olfactory orientation [Текст]/ R. Chase, RP. Croll // *J. Comp. Physiol.* – 1981. – No.143 – pp. 357–362.
5. Ito I. Distributions of γ -aminobutyric acid immunoreactive and acetylcholinesterase-containing cells in the primary olfactory system in the terrestrial slug *Limax marginatus* [Текст]/ I. Ito, S. Watanabe, T. Kimura, et al. // *Zoolog. Sci.* – 2003. – No.20 – pp. 1337–1346.
6. Ito I. Air movement evokes electro-olfactogram oscillations in the olfactory epithelium and modulates olfactory processing in a slug [Текст]/ I. Ito, S. Watanabe, Y. Kirino // *J. Neurophysiol.* – 2006. – No.96 – pp. 1939–1948.
7. Inokuma Y. Two types of network oscillations and their odor responses in the primary olfactory center of a terrestrial mollusk [Текст]/ Y. Inokuma, T. Inoue, S. Watanabe, Y. Kirino // *J. Neurophysiol.* – 2002. – No.87 – pp. 3160–3164.
8. Ito I. Modulation of two oscillatory networks in the peripheral olfactory system by γ -aminobutyric acid, glutamate, and acetylcholine in the terrestrial slug *Limax marginatus* [Текст]/ I. Ito, T. Kimura, S. Watanabe, et al. // *J. Neurobiol.* – 2004. – No.59 – pp. 304–318.
9. Kasai Y. The procerebrum is necessary for odor-aversion learning in the terrestrial slug *Limax valentianus* [Текст]/ Y. Kasai, S. Watanabe, Y. Kirino, R. Matsuo // *Learn. Mem.* – 2006. – No.13. – pp. 482–488.

10. Matsuo R. Recovery of learning ability after the ablation of the procerebrum in the terrestrial slug *Limax valentianus* [Tekst]/ R. Matsuo, E. Ito // *Acta Biol. Hung.* – 2008. – No.59(Suppl.) – pp. 73–76.
11. Matsuo R. Unilateral memory storage in the procerebrum of the terrestrial slug *Limax* [Tekst]/ R. Matsuo, E. Kawaguchi, M. Yamagishi, et al. // *Neurobiol Learn Mem.* – 2010. – No.93 – pp. 337–342.
12. Zs-Nagy I. The fine structure of the procerebrum of pulmonate molluscs, *Helix* and *Limax* [Tekst]/ I. Zs-Nagy, DA. Sakharov // *Tissue Cell.* – 1970. – No.2 – pp. 399–411.
13. Ratte S. Morphology of interneurons in the procerebrum of the snail *Helix aspersa* [Tekst]/ S. Ratte, R. Chase // *J. Comp. Neurol.* – 1997. – No.384 – pp. 359–372.
14. Inoue T. In vitro study of odor-evoked behavior in a terrestrial mollusk. [Tekst]/ T. Inoue, Y. Inokuma, S. Watanabe, Y. Kirino // *J. Neurophysiol.* – 2004. – No.91 – pp. 372–381.
15. Kobayashi S. FMRFamide regulates oscillatory activity of the olfactory center in the slug [Tekst]/ S. Kobayashi, M. Hattori, K. Elekes, et al. // *Eur J Neurosci.* – 2010. – No.32 – pp.1180–1192.
16. Gelperin A. Coherent network oscillations by olfactory interneurons: modulation by endogenous amines. [Tekst]/ A. Gelperin, LD. Rhines, J. Flores, DW. Tank // *J. Neurophysiol.* – 1993. – No.69 – pp. 1930–1939.
17. Delaney K. Waves and stimulus-modulated dynamics in an oscillating olfactory network [Tekst]/ K. Delaney, A. Gelperin, MS. Fee, et al. // *Proc. Natl. Acad. Sci.* – 1994. – No.91 – pp. 669–673.
18. Inoue T. Phase-dependent filtering of sensory information in the oscillating olfactory center of a terrestrial mollusk [Tekst]/ T. Inoue, S. Watanabe, S. Kawahara, Y. Kirino // *J. Neurophysiol.* – 2000. – No.84 – pp. 1112–1115.
19. Ermentrout B. Model for transition from waves to synchrony in the olfactory lobe of *Limax* [Tekst]/ B. Ermentrout, JW. Wang, J. Flores, A. Gelperin // *J. Comp. Neurosci.* – 2004. – No.17 – pp. 365–383.
20. Wang JW. Initiation and propagation of calcium-dependent action potentials in a coupled network of olfactory interneurons [Tekst]/ JW. Wang, W. Denk, J. Flores, A. Gelperin // *J. Neurophysiol.* – 2001. – No.85 – pp. 977–985.
21. Watanabe S. Morphological characterization of the bursting and nonbursting neurons in the olfactory center of the terrestrial slug *Limax marginatus* [Tekst]/ S. Watanabe, S. Kawahara, Y. Kirino // *J. Exp. Biol.* – 1998. – No.201 – pp. 925–930.
22. Gelperin A. Odor-modulated collective network oscillations of olfactory interneurons in a terrestrial mollusk [Tekst]/ A. Gelperin, DW. Tank // *Nature.* – 1990. – No.345 – pp. 437–440.
23. Kleinfeld D. Dynamics of propagating waves in the olfactory network of a terrestrial mollusk: An electrical and optical study [Tekst]/ D. Kleinfeld, KR. Delaney, MS. Fee, et al. // *J. Neurophysiol.* – 1994. – No.72 – pp. 1402–1419.
24. Kawahara S. Comparative study on neural oscillation in the procerebrum of the terrestrial slugs *Incilaria bilineata* and *Limax marginatus* [Tekst]/ S. Kawahara, S. Toda, Y. Suzuki, et al. // *J. Exp. Biol.* – 1997. – No.200 – pp. 1851–1861.
25. Inoue T. Selective optical recording of the neural activity in the olfactory center of land slug using a calcium indicator dye [Tekst]/ T. Inoue, S. Kawahara, S. Toda, et al. // *Bioimages.* – 1998. – No.6 – pp. 59–67.
26. Watanabe S. Glutamate induces Cl⁻ and K⁺ currents in the olfactory interneurons of a terrestrial slug [Tekst]/ S. Watanabe, S. Kawahara, Y. Kirino // *J. Comp. Physiol.* – 1999. – No.184 – pp. 553–562.

27. Matsuo R. Glutamatergic neurotransmission in the procerebrum (olfactory center) of a terrestrial mollusk [Tekst]/ R. Matsuo, S. Kobayashi, S. Watanabe, et al. // *J. Neurosci. Res.* – 2009. – No.87 – pp. 3011–3023.
28. Watanabe S. Contribution of excitatory chloride conductance in the determination of the direction of traveling waves in an olfactory center [Tekst]/ S. Watanabe, T. Inoue, Y. Kirino // *J. Neurosci.* – 2003. – No.23 – pp. 2932–2938.
29. Gervais R. Central and reflex neuronal responses elicited by odour in a terrestrial mollusk [Tekst]/ R. Gervais, D. Kleinfeld, KR. Delaney, A. Gelperin // *J. Neurophysiol.* – 1996. – No.76 – pp. 1327–1339.
30. Kimura T. Optical recording analysis of olfactory response of the peocerebral lobe in the slug [Tekst]/ T. Kimura, S. Toda, T. Sekiguchi, et al. // *Learn. Mem.* – 1998. – No.4 – pp. 389–400.
31. Nikitin ES. Optical recording of odor-evoked responses in the olfactory brain of the naive and aversively trained terrestrial snails [Tekst]/ ES. Nikitin, PM. Balaban // *Learn. Mem.* – 2000. – No.7 – pp. 422–432.
32. Cooke IR. In vivo recording of spontaneous and odor-modulated dynamics in the *Limax* olfactory lobe [Tekst]/ IR. Cooke, A. Gelperin // *J. Neurobiol.* – 2001. – No.46 – pp. 126–141.
33. Samarova EI. Recording of spontaneous oscillations in the procerebrum of the terrestrial snail *Helix* during free behavior [Tekst]/ EI. Samarova, PM. Balaban // *Neurosci. Behav. Physiol.* – 2007. – No.37 – pp.773–777.
34. Schütt A. Power spectra of ongoing activity of the snail brain can discriminate odorants [Tekst]/ A. Schütt, E. Basar, TH. Bullock // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1999. – No.123 – pp. 95–110.
35. Teyke T. Olfactory oscillations augment odor discrimination not odor identification by *Limax* CNS [Tekst]/ T. Teyke, A. Gelperin // *Neuroreport.* – 1999. – No.10 – pp. 1061–1068.
36. Sakura M. Impairment of olfactory discrimination by blockade of nitric oxide activity in the terrestrial slug *Limax valentianus* [Tekst]/ M. Sakura, M. Kabetani, S. Watanabe, Y. Kirino // *Neurosci. Lett.* – 2004. – No.370 – pp. 257–261.
37. Matsuo R. A novel nitric oxide synthase expressed specifically in the olfactory center [Tekst]/ R. Matsuo, E. Ito // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* – 2009. – No.386 – pp. 724–728.
38. Inoue T. In vitro odor-aversion conditioning in a terrestrial mollusk [Tekst]/ T. Inoue, M. Murakami, S. Watanabe, et al. // *J. Neurophysiol.* – 2006. – No.95 – pp. 3898–3903.
39. Samarova E. Changes in frequency of spontaneous oscillations in procerebrum correlate to behavioral choice in terrestrial snails [Tekst]/ E. Samarova, P. Balaban // *Front. Cell. Neurosci.* – 2009. – No.3 – p. 8.
40. Ermentrout B. Model for olfactory discrimination and learning in *Limax* procerebrum incorporating oscillatory dynamics and wave propagation [Tekst]/ B. Ermentrout, JW. Wang, J. Flores, A. Gelperin // *J. Neurophysiol.* – 2001. – No.85 – pp.1444–1452.
41. Ratte S. Synaptic distribution of olfactory interneurons in the procerebrum of the snail *Helix aspersa* [Tekst]/ S. Ratte, R. Chase // *J. Comp. Neurol.* – 2000. – No.417 – pp. 366–384.
42. Ermentrout B. Minimal model of oscillations and waves in the *Limax* olfactory lobe with tests on the model's predictive power [Tekst]/ B. Ermentrout, J. Flores, A. Gelperin // *J. Neurophysiol.* – 1998. – No.79 – pp. 2677–2689.
43. Sekiguchi T. Internal representation and memory formation of odor preference based on oscillatory activities in a terrestrial slug [Tekst]/ T. Sekiguchi, H. Furudate, T. Kimura // *Learn. Mem.* – 2010. – No.17 – pp. 372–380.