



# Understanding Circuit Dynamics Using the Stomatogastric Nervous System of Lobsters and Crabs

## Annual Review of Physiology

Vol. 69:291-316 (Volume publication date 17 March 2007)

First published online as a Review in Advance on September 29, 2006

<https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.69.031905.161516>

## Eve Marder<sup>1</sup> and Dirk Bucher<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Volen Center and Biology Department, Brandeis University, Waltham, Massachusetts 02454; email: [marder@brandeis.edu](mailto:marder@brandeis.edu)

<sup>2</sup>The Whitney Laboratory for Marine Bioscience, University of Florida, St. Augustine, Florida 32080; email: [bucher@whitney.ufl.edu](mailto:bucher@whitney.ufl.edu)

# 利用龙虾和螃蟹的胃神经系统了解回路动力学

## Understanding Circuit Dynamics Using the Stomatogastric Nervous System of Lobsters and Crabs

作者: Eve Marder<sup>1</sup>, and Dirk Bucher<sup>2</sup>,

组织: <sup>1</sup>Volen Center and Biology Department, Brandeis University, Waltham, Massachusetts 02454; email: [marder@brandeis.edu](mailto:marder@brandeis.edu)

<sup>2</sup>The Whitney Laboratory for Marine Bioscience, University of Florida, St. Augustine, Florida 32080; email: [bucher@whitney.ufl.edu](mailto:bucher@whitney.ufl.edu)

关键词: central pattern generator, neuronal oscillators, neuromodulation, pyloric rhythm, gastric mill rhythm

Translated by Xinxin Qie, School of Mathematics, SCUT.

Link to the Journal: [Annual Review of Physiology](#)

## 摘要

对龙虾和螃蟹的胃神经系统的研究使得对产生节律性运动模式的细胞和回路机制有了许多见解。少量易于识别的神经元允许建立胃神经节神经元之间的连接图。我们现在知道：(a) 神经调节物质通过改变突触强度和电压依赖的电导来重新配置电路动力学；(b) 单个神经元可以在不同的功能回路之间切换。单神经元和网络稳态调节的计算和实验研究为了解稳定网络性能的代偿机制提供了见解。许多最初使用胃神经系统进行的观察结果可以推广到其他无脊椎动物和脊椎动物的回路。

## 引言

近年来，人们对理解神经回路如何产生行为的兴趣重新了。因此，现在是一个回顾和批判性地研究我们对胃神经系统 (STNS) 的了解的特别好的时机，STNS 是分析电路动力学如何从其神经元及其连接的特性中产生的首要系统之一。理解 STNS 如何产生甲壳类前肠运动的过程涉及到多个周期，重新审视许多相同的问题，因为每一个十年都揭示了“新一代”的见解，即使是这个很小的神经系统也会产生有节奏的运动模式。

STNS 是在大约 40 年前，在电路分析的早期开发的一种实验准备 (1)，以了解节律性运动模式的产生。随着时间的推移，该系统揭示了许多与无脊椎动物和脊椎动物的中央模式发生器 (CPG) 和其他大、小电路有关的一般原理。当我们理解脊椎动物大脑中更大、更复杂的回路时，从小回路中吸取的经验教训可以帮助更精确地提出所有系统中电路分析的关键问题。

40 年关于 STNS 的工作已经产生了大量的文献，现在接近 1000 篇原创期刊文章，许多评论 (例如，参考文献 2-4) 和两本书 (5,6)。浏览这种文献可以是一项艰巨的任务，更加困难，因为研究 STNS 采用了许多不同的甲壳类物种，包括刺龙虾，爪龙虾 (美洲虾和虾)，各种各样的螃蟹 (最常见的癌症)，小龙虾和虾。尽管 STNS 研究得出的所有总体结论都适用于所有物种，但一些细节确实在不同物种之间确实有所不同 (7)。

STNS: 胃神经系统; STG: 胃神经节。

## 胃神经系统的特点，便于回路分析

STNS 具有重要的属性，这些属性对其电路分析的有用准备至关重要：

1. 当将 STNS 从动物身上取出，放在一个充满盐水的培养皿中时，它会继续产生与体内记录的运动模式非常相似的虚拟运动模式 (8-12)。

2. 胃神经节 (STG) 的神经元是明确可见的

3. STG 神经元体的细胞内记录显示了大幅突触电位和其他潜在的膜电位阈下变化。

4. 与大多数由驱动运动神经元的中间神经元组成的 CPG 不同 (13)，STG 中大多数对产生节律性运动模式很重要的突触连接发生在运动神经元之间。因此，来自运动神经元的记录同时提供了输出和电路操作的记录。

5. 使用细胞内和细胞外的记录，通常可以获得大多数相关电路神经元的同步记录。常规 STNS 实验包括 4 个同时进行的细胞内记录和 8-12 个细胞外神经记录。

6. 大的神经元体允许解剖单个神经元，在单个神经元水平上进行生化和分子表征 (14-16)。

7. 体外制剂通常具有稳定的活性 18-24 小时，如果需要，可以维持数天或数周 (17)。

今天，当我们试图了解脊椎动物的脊髓，脑干和在大脑回路，工作由于缺乏上述一个或多个属性而受到阻碍。出于这个原因，试图明确地识别脊椎动物中的神经元是至关重要的 (18,19)。

## 甲壳类动物胃神经系统的组织

STNS 控制着甲壳类动物的前肠或胃的四个区域的运动。图 1a 显示了一只龙虾的侧视图，并显示了胃、心脏和神经系统的主要部分的位置。STG 位于背动脉，它是从心包器官和其他来源释放的激素的直接目标。甲壳

类动物的胃（图 1b）是一种复杂的机械装置，它利用 40 多对横纹肌的运动来研磨和过滤食物（20）。移动胃磨机和幽门的胃肌，由 STG 中的运动神经元支配。虽然十足目动物的胃的一般特征是保守的，但长方形龙虾和扁平蟹的胃的形状是完全不同的。这些动物在神经系统和 STG 上也表现出解剖学上的差异。

STNS 由一组四个连接的神经节组成，成对的连合神经节（CoGs）、未配对的食管神经节（OG）和 STG（图 1b, c）。每个 CoG 包含大约 400 个神经元，而 OG 包含大约 18 个神经元。CoGs 和 OG 一起包含许多控制 STG 活动的下降调节神经元（21,22）。STG 由大约 30 种神经元 [确切的数量因物种而异，对于某些细胞类型，在一个物种内的动物也因动物而异（23,24）] 和并包含运动胃磨肌和胃幽门区域的运动神经元（图 1b）（20）。

图 1c 是从胃中剥离出来的 STNS 的曲线图作为体外电生理记录的准备。细胞内玻璃微电极用于记录 STG 神经元的体细胞，细胞外神经记录用于识别 STG 神经元和表征运动模式。在图 1d 中，所有运动神经元同时进行的细胞外记录显示了美国龙虾的幽门和胃磨节律。正如我们下面讨论的，幽门节律比胃磨节律快，虽然它们通常可以单独描述，但它们之间也有很强的相互作用。

除了胃磨和幽门节律外，STNS 还产生心囊和食道节律。后两种节律的产生依赖于 STG 中没有发现的神经元，而负责它们的回路尚不清楚。

## 胃神经节及其神经元的结构

北方蟹的 STG 神经元数量为 25-26（23），中断蟹 28-30（20），美洲蟹 29-32（24）。STG 中两种神经元类型的数量的差异，即胃磨（GM）和幽门（PY）神经元的数量的差异，是这种变异的主要原因，而所有其他神经元都被发现为单或成对神经元（24）。

STG 神经元有一个较大的体细胞（典型的为  $50-100\mu m$ ）和复杂的分支模式。图 2 显示了三种物种中单个幽门扩张器（PD）神经元的染料填充。这些填充物说明了单个神经元的结构，以及通常用于生理分析的成年动物的神经节形状和大小的差异。许多 STG 神经元有直径达  $15-20\mu m$  的主要神经突起，直径较细的突起广泛地穿过大部分神经鞘。在这些更精细的过程中可以发现突触（23-26）。

## 胃神经节是多重调节的

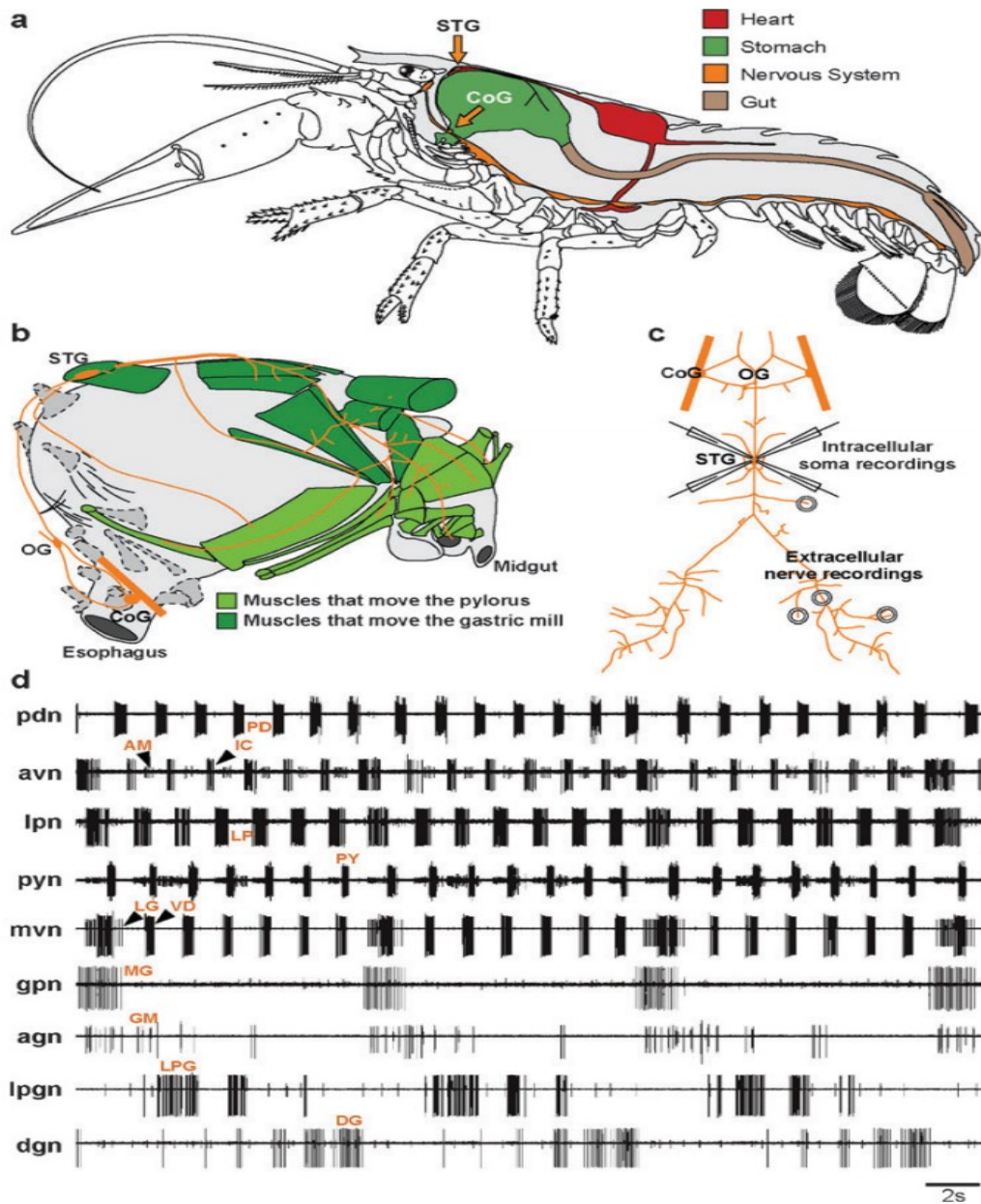
许多研究已经确定了 STG 神经元本身使用的神经递质（14,27,28）和神经调节剂释放到神经鞘的感觉神经元和下行调节投射神经元（22,29-31）。此外，研究人员还对在心包器官和其他神经分泌结构中发现的物质进行了特征分析（32,33）。30 年前，这些研究采用了生化和组织化学方法（34,35）。随后，免疫细胞化学方法也取得了巨大的进展（36-38）。最近，质谱技术用于肽鉴定的引入加快了甲壳类神经系统中神经肽鉴定的步伐（39,40）。

图 3 总结了许多已知的关于 STG 的神经调节控制途径。对于其他电路中的工人来说，一个重要的重要信息是 STG 是多重调节的。因此，没有任何一种物质或几种物质是对 STG 的神经调节输入的主要来源。相反，挑战是理解这些物质在特定的神经元（31,41），了解这些物质的程度同时或不同的时间调节 STG 的网络，并揭示这些物质的机制调节 STG 运动模式。

许多相同的物质被释放到血淋巴中，作为循环激素，并从下行调节投射中直接释放到 STG 神经磷脂中（图 3）。据推测，许多循环中的激素都是在特定行为状态的情况下释放出来的，比如进食（42）或蜕皮（43）。然而，对于图 3（左图）中列出的大多数物质，仍然缺乏关于神经调节性血淋巴浓度如何根据动物的行为状态而波动的详细了解（44）。

## 幽门节律

在体内进行的肌电图记录显示，幽门节律在完整的动物中几乎总是连续表达的，尽管其频率和强度随动物的生理状态而变化（8,9）。在体外密切记录了幽门节律与在体内记录的数据相似（30）。幽门节律是一种三期运动模式，周期约为 1-2s（图 4）。典型的幽门节律包括 PD 神经元的动作电位爆发，然后是幽门外侧（LP）神经



**图 1:** 胃神经系统 (STNS)。(a) 龙虾的侧视图显示了胃和 STNS 的位置。连合节, STG, 口胃神经节。(b) 龙虾胃的侧视图, 显示了移动幽门和胃磨机的肌肉, STNS 的神经节, 以及支配胃肌肉的主要运动神经的位置。食管神经节。(c) 通常在体外研究的 STNS 示意图。神经和神经节被从胃中剥离出来。细胞外记录是通过放置在运动神经周围的凡士林中进行的。细胞内记录是用玻璃微电极进行的。(d) 同时从 9 种不同神经 (pdn、avn、lpn、pyn、mvn、gpn、agn、lpn 和 dgn, 其中“n”指“神经”) 进行的细胞外记录。记录显示了美国龙虾在正在进行的胃磨机和幽门节律过程中每个 STG 运动神经元的活动。幽门节律是较快的节律, 被视为幽门扩张器 (PD)、外侧幽门 (LP)、幽门 (PY)、心室扩张器 (VD) 和下心脏 (IC) 神经元的交替活动。胃磨节律较慢, 表现为胃内侧 (MG)、胃背侧 (DG)、胃磨 (GM)、胃后侧 (LPG) 和胃侧 (LG) 神经元的活动爆发。DG 和 LPG 神经元的爆发随幽门节律及时中断。胃前神经 AM、前中室神经元、前室神经 IC、心脏下段神经元 mvn、中室神经元 gpn、胃幽门神经。a 从参考文献 189 中修改, b-d 经许可从参考文献 140 中修改。

元的动作电位爆发，然后是 PY 神经元的爆发。下心脏 (IC) 神经元通常与 LP 神经元爆发有关，而心室扩张器 (VD) 神经元通常与 PY 神经元爆发有关。前囊 (AB) 神经元是一个中间神经元，通过胃神经向前投射到 CoGs，并与 PD 神经元电耦合。

早期对幽门节律的研究 (1,45-49) 集中在几个基本问题上。(a) 节律产生的潜在机制是什么？(b) 是什么决定了模式中元素的特定相位关系或时间安排？(c) 是什么决定了节奏的频率？研究人员正在对脊椎动物的脊髓和呼吸回路提出同样的问题 (50-53)。

回答这些问题的第一步是确定每个幽门网络神经元的内在膜特性，并确定它们的连通性。幽门网络神经元主要有两类输入：来自幽门网络本身内的其他神经元的输入和来自前 CoGs 和 OG 的输入。因此，我们在两种情况下对幽门神经元的内在特性进行了研究：(a) 的前输入的脉冲活动被阻断或移除，STG 突触前输入也被阻断，(b) 的前输入保持完整，但 STG 水平的突触前输入被移除。从其他 STG 神经元删除突触输入，研究人员 (a) 阻断谷氨酸能抑制性突触通过输入  $10^{-5}$  M picrotoxin (27、54、55) 和 (b) 删除其他输入，包括电耦合神经元，通过荧光染料后光失活注射荧光黄 (56)。在下行调节输入存在的情况下，所有的 STG 神经元都显示出一些平稳或爆发行为 (49、57、58)。然而，在下行输入被移除后，只有 AB 神经元保留了其爆发的能力 (48,59)，而其他神经元则紧张地放电或保持沉默。

研究人员通过同时进行的细胞内记录和细胞死亡的组合来确定幽门网络神经元之间的连通性 (1,47,55)。图 4a 显示了幽门网络神经元的简化连接图，它支持幽门节律的产生，而 (b) 是介导这些突触连接的神经递质。图 4b 显示了在 *H. americanus* 里的神经元体同时的细胞内记录。

对幽门节律的第一近似描述如下。AB 神经元是一种内在的振荡器，通过它与 PD 神经元的电耦合，使它们触发动作电位的爆发。PD 和 AB 神经元共同抑制 LP 和 PY 神经元，迫使它们与 PD 神经元交替放电。由于各种因素的影响，LP 神经元在 PY 神经元之前不再被抑制，进而抑制 PY 神经元。当 PY 神经元最终从抑制中反弹时，它们终止了 LP 神经元的爆发。在这种情况下，节律强烈依赖于 AB 神经元的内在起搏器特性，而模式的阶段取决于各种因素，这些因素控制着 LP 和 PY 神经元从抑制中反弹的时间 (45,60-62)。

LP 神经元：外侧幽门神经元；IC 神经元：下心脏神经元；VD 神经元：心室舒张神经元；AB 神经元：前 burster 神经元。

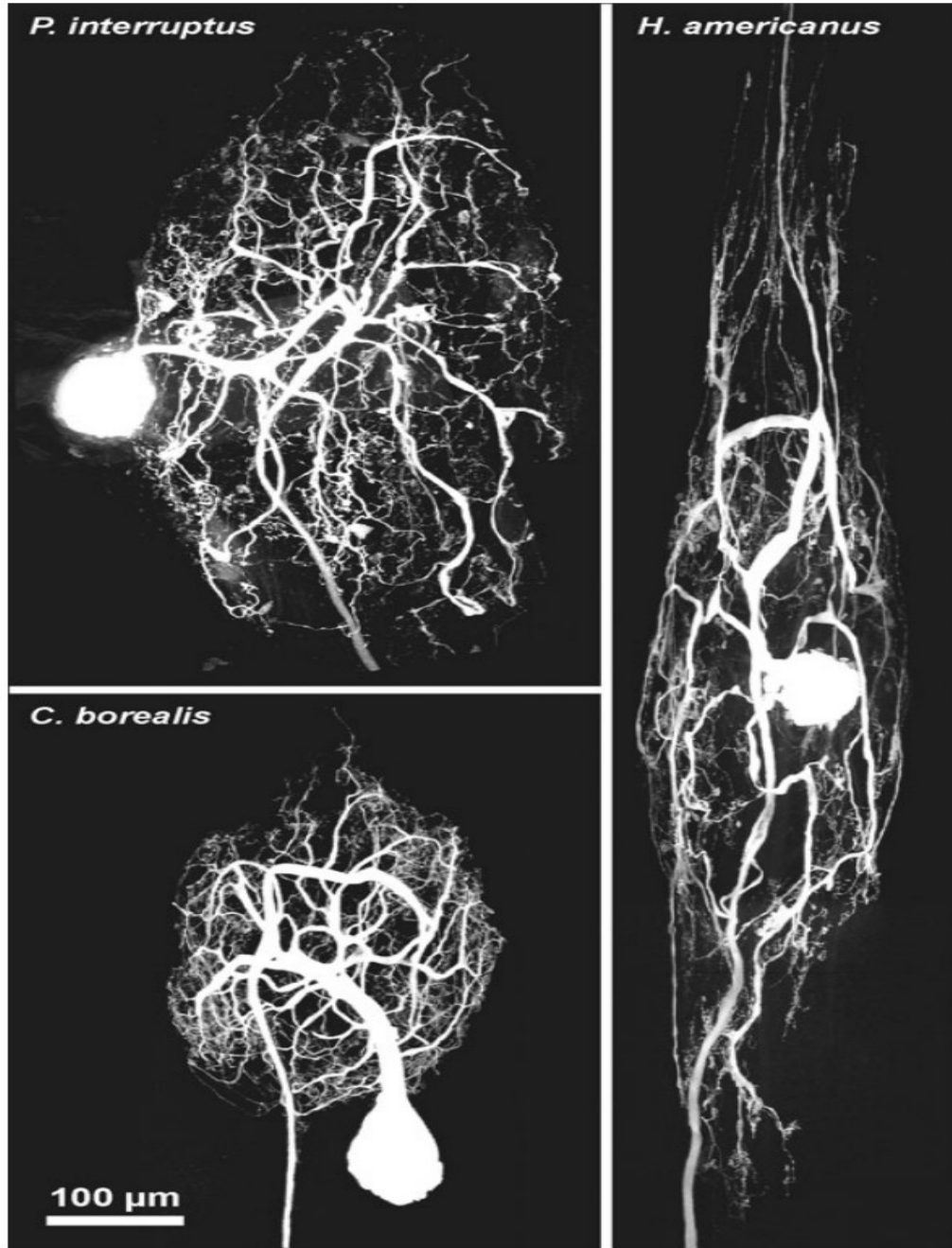
## 胃神经节回路的神经调节

许多不同的物质，包括胺、神经肽和气体，直接调节幽门回路 (图 2) (36,38,63-74)。这些物质的外源性应用会导致不同网络神经元的频率、相位关系和每次脉冲的峰值数量的变化，从而使相同的网络可以被重新配置为各种不同的输出模式 (22,75,76)。过去 20 年的深入研究为 STG 中神经调节控制的影响机制提供了一些重要的见解：

- (a) 一些神经调节剂作用于同一神经元中的几个不同的电压门控通道 (77,78) (图 5a)。
- (b) 许多不同的神经调节剂汇聚到相同的电压依赖性电导上 (74) (图 5b)。
- (c) 幽门回路中的每个神经元都受到多种物质的神经调节 (65,74,79)。
- (d) 幽门回路中的每个突触都受到神经调节 (78,80)。
- (e) 相同的调制器可以在不同的方向上影响不同的突触 (80)。

图 5a 总结了多巴胺对 *P. interruptus* 幽门神经元的多种作用 (60,78,81-83)。所有的幽门神经元都有多巴胺受体，在每种细胞类型中，多巴胺调节不同的离子通道子集。多巴胺对同一通道类型的作用在不同的神经元中可能有不同的信号。多巴胺也可以调节幽门回路中的大部分突触 (图 5a 中未显示)。

所有的 STG 神经元都有多种递质和神经调节剂的受体。图 5b 描述了北方梭菌 LP 神经元中已知的受体补体。这些物质包括对经典递质的受体、胺和一系列神经肽的受体。神经肽原蛋白是第一个被描述为激活 STG 神经元中的电压门控阳离子电流的神经肽 (84)，现在被称为原蛋白电流。然而，后来的研究表明，在一个给定的幽门神经元中发现的许多兴奋性神经肽受体汇聚到相同的电流上 (73,74)。因此，不同肽段的不同电路调节是不同神经元中受体补体的结果。总之，这些发现表明，该回路的所有组成部分都受到神经调节的控制。这就增加



**图 2:** 三种甲壳类动物的幽门扩张器神经元的结构。在每个病例中，神经元都充满了 Alexa 568 染料，并使用共聚焦显微镜成像。所有三张图像的比例尺都是相同的。美国填充使用，从参考文献 140 可知，*P.interruptus* 来自 J.Thuma&S.L.Hooper（未发表的作品），和 *C.borealis* 来自 D. Bucher（未发表的作品）。

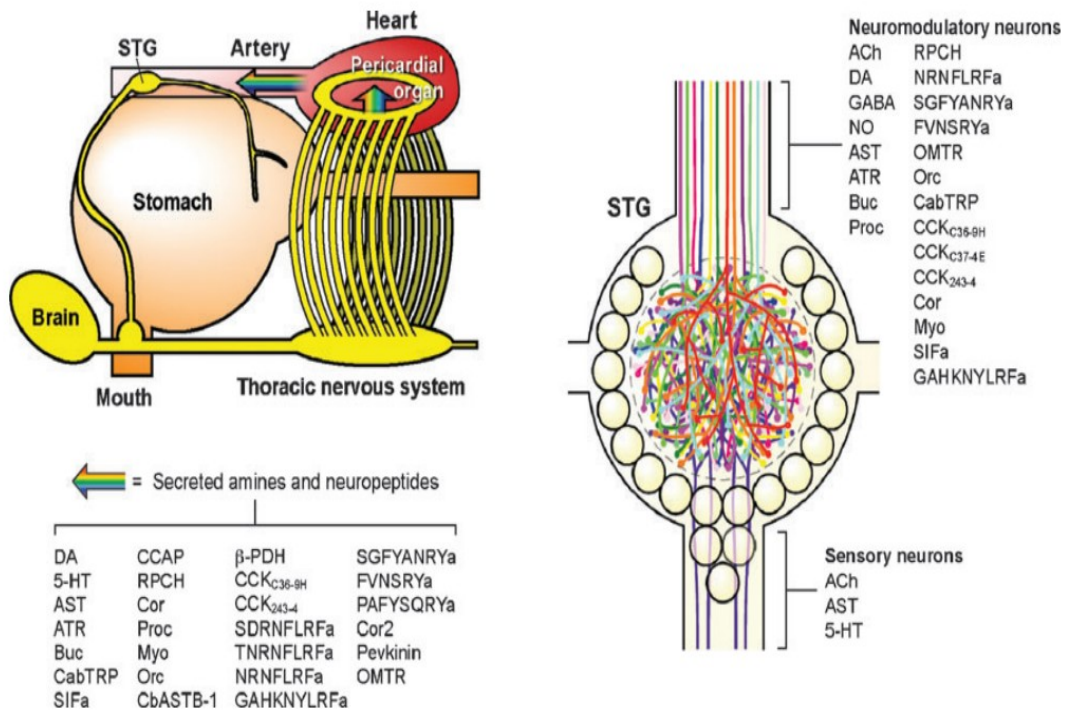


图 3: 胃神经节 (STG) 的神经调节控制。(左) STG 显示在背动脉, 就在心脏的正前方。心包器官是神经分泌结构, 释放许多胺和神经肽直接到心脏水平的循环系统。(右) STG 直接由下行神经调节神经元和上行感觉神经元的末梢调节。这些直接的神经投射也释放了许多小分子和神经肽到 STG 的神经鞘中。参考文献 190 中修改而来。

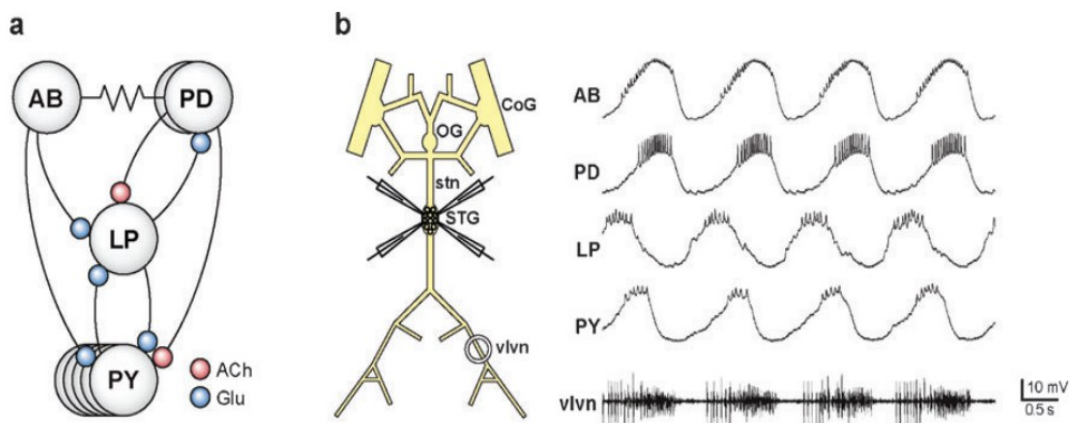
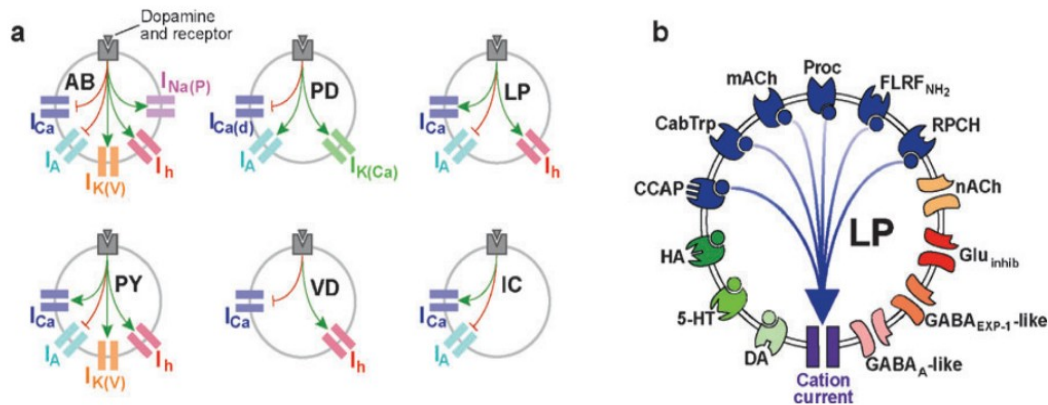


图 4: 幽门节律。(a) 幽门回路的简化连通性图 (无心室扩张器 (VD) 和心脏下段 (IC) 神经元)。电阻符号表示前爆发器 (AB) 神经元和幽门扩张器 (PD) 神经元之间的电耦合。圆圈表示化学抑制连接 (乙酰胆碱、胆碱能; 谷氨酸、谷氨酸能)。(b) 胃神经系统 (STNS) 和同时进行的细胞内 (顶部四个痕迹) 和细胞外 (底部痕迹) 记录, 显示了典型的三相模式。CoG、连合节、OG、食管节、口胃神经、vlvn、腹侧支、侧心室神经。



**图 5:** 多种神经调节机制。(a) 多巴胺受体存在于幽门的所有幽门神经元上。在每一种细胞类型中，多巴胺调节不同的离子通道子集。多巴胺对同一通道类型的作用在不同的神经元中可能有不同的信号。这些原理图总结了从 Harris-Warrick 实验室 (60、78、81-83) 中发表的大量出版物中所包含的数据。AB、前爆发神经元、IC、心脏下段神经元、LP、幽门外侧神经元、PD、幽门扩张神经元、PY、幽门神经元、VD、心室扩张神经元。(b) 北方梭菌的 LP 神经元有超过 10 种神经递质和调节剂的受体，其中许多汇聚在相同的阳离子电流上。总结了参考文献 73 和 74 中的数据和未发表的数据。

了一些与维持稳定的电路功能相关的问题，因为很难理解如何在保留电路性能的许多基本特征的同时，可能改变控制网络功能的每个参数。

## 下行调节投射神经元

在棘龙虾中，可能影响 STG 运动模式的下降路径的存在很早就建立起来了 (85-87)。幽门前调节器 (APM) 神经元是一个调节神经元的早期例子，它改变了其目标神经元的兴奋性和平台特性，并改变了 STG 运动模式的相位关系 (88,89)。随后，对调节投射神经元及其与 STG 靶电路的相互作用的研究进行了最广泛的研究，其中有大约 25 对到 STG 的下行投射神经元 (21)。

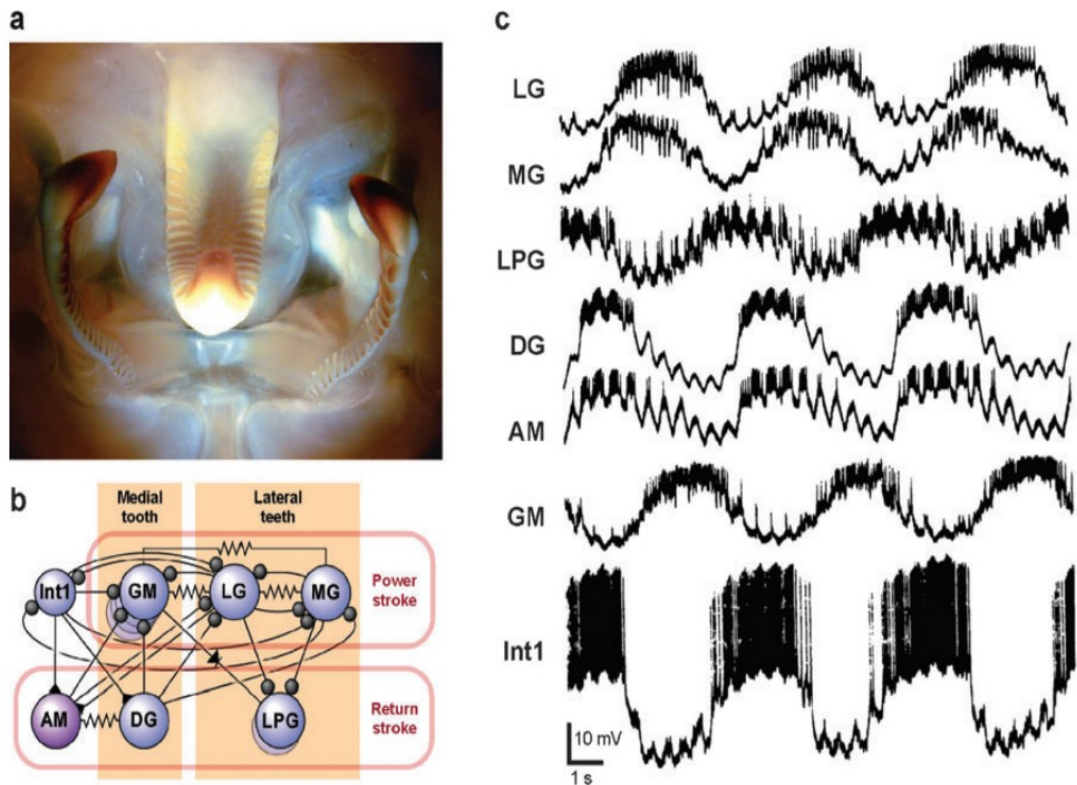
一些下行投射神经元从 STG 中的目标神经元接收突触连接，在这些终端和 STG 神经元之间创建一个局部电路 (90,91)。因此，紧张性投射神经元的活动可以通过突触前行为局部配置为有节奏性的递质释放。

大多数下行调节神经元包含多个辅递质 (31,41,92)，它们可以唤起各种突触后行为，并作用于不同的目标神经元 (93,94)。感觉输入可以激活这些调节性投射神经元 (95-99)，从 STG 回路中唤起特定的运动模式集。

## 当取决于突触抑制和 $I_A$ 的频率变化时维持恒定的相位

幽门节律的一个显著特征是，当频率变化时，跟随神经元触发的阶段是相对恒定的 (61,100-105)。这一点乍一看令人困惑，因为所有的膜和突触电流都在确定反弹性质时，具有固定的时间常数。尽管如此，最近的研究为这可能如何发生提供了一些见解。STG 神经元之间的突触既有突触介导的成分，也有分级成分 (106,107)，许多突触的分级成分抑制 (108,109)，使突触电流在较高的频率降低，在较低的突发频率增加。瞬时向外电流  $I_A$  和超极化激活的向内电流  $I_h$  在决定跟随神经元何时从抑制中恢复中起着重要作用 (3,60,83,110)。因为  $I_A$  需要超极化来消除失活，一个短的突发间隔会降低  $I_A$ 。因此，频率对突触抑制和  $I_A$  的影响相互作用，促进相位恒定 (104)。





**图 6:** 胃磨机的节奏。(a) 间断胃内胃磨牙的照片。(b) 胃磨机电路图。圆圈表示抑制性连接，三角形表示兴奋性连接，电阻符号表示电耦合，二极管符号表示整流电突触。神经元根据它们控制的牙齿和它们所处的阶段活跃而分组。前中位 (AM) 神经元显示为不同的颜色，因为它支配心脏囊肌肉。经参考文献 191 许可后修改。DG、胃背侧神经元、GM、胃磨机神经元、Int1、中间神经元 1、LG、胃外侧神经元、LPG、胃后外侧神经元、MG、胃内侧神经元。(c) 间断大鼠胃磨机神经元的细胞内记录。在一个阶段的 LG、MG、MG 和 GM 神经元与另一个阶段的 LPG、DG、AM 和 Int1 神经元之间存在交替活动。膜电位在幽门时间内表现出明显的调节作用。经参考文献 12 的许可后进行了修改。

## 心脏起搏器驱动网络中的频率控制

在空间器驱动的网络中如何控制频率？近似，AB 神经元是幽门网络的起搏器。然而，它与两个 PD 神经元电耦合，而 PD 神经元被 LP 神经元抑制。这些相互作用在多大程度上影响了幽门节律的频率？

AB 神经元和 PD 神经元同步爆发，但它们释放不同的神经递质 (27)，对不同的神经调节剂作出反应 (59)，并具有不同的内在膜特性 (49)。在某些神经调节条件下，整个起搏器核的频率明显慢于孤立的 AB 神经元 (65)。基于这一结果，Kepler 等人 (111) 构建了简单的双神经元电耦合电路，其中一个神经元为振荡器，第二个神经元为非振荡器。这项研究表明，根据振荡器的性质，一个非振荡神经元可以增加或减少它被电耦合的振荡器的频率。对电耦合的 PD 和 AB 神经元的建模研究 (112) 表明，两个不同神经元之间的耦合可能会扩展耦合网络稳定的频率范围。

从幽门电路的其余部分到电耦合起搏器核心的唯一反馈来自于从 LP 神经元到 PD 神经元的突触。这种突触在控制幽门节律的频率方面的作用一直有些难以捉摸。使 LP 神经元超极化，或以其他方式去除它，有时没有什么影响，有时会增加幽门节律的频率 (113)。这可以用 PD 神经元 (114-117) 的相位响应曲线 (114) 来解释，在幽门周期期间，LP 神经元通常是平的。正因为如此，强烈增强突触强度的神经调节剂对幽门节律频率的影响相对较小 (117)。

许多调节剂影响幽门节律的频率 (59, 65-67, 79, 118)，其中许多调节剂直接作用于 AB 神经元 (59, 65, 79, 118)。尽管关于孤立的 AB 神经元的电压钳数据很少，Harris-Warrick & Flamm (119) 表明，尽管在多巴胺中 TTX 存在时持续爆发的慢波持续存在，但在章鱼胺和血清素的 TTX 中所有慢波活动都消失了。这表明，不同的电压依赖电流的平衡是不同调制器破裂的基础。建模研究 (120-123) 加强了这种直觉，这些研究表明，各种电导密度的组合可以维持外观相似的爆发活动。

## 胃磨节律

胃磨粉机节律控制着胃内两颗外侧牙和单颗内侧牙的运动 (图 6a)。不像幽门节律，它在体内是持续表达的，体内的胃节律在对喂养的反应 (124, 125) 中是间歇性活跃的 (8)，并且有一个高度可变的周期，通常大约是 8-20 秒。胃磨节律不如幽门节律刻板：它表现出许多不同的形式，取决于它是如何被激活的，其特征是参与肌肉和支配它们的神经元之间不同的相位关系 (8, 11, 99, 126, 127)。与幽门节奏，胃磨节奏没有一个起搏器神经元，但作为第一个近似，胃磨节奏是一个紧急属性的相互抑制参与网络神经元 (128, 129) 和交互与上升和下降投影神经元 (90, 99, 126, 127, 130)。

Mulloney & Selverston (128, 129, 131) 使用龙虾生成了第一个胃节律连接图 (图 6b)。Heinzel (10, 11) 和 Heinzel & Selverston (12) 通过内窥镜和生理学的结合，进一步对胃磨机的节律进行了广泛的研究。图 6c 同时记录了参与胃磨机节律的所有神经元的细胞内记录。值得注意的是，胃背侧 (DG) 神经元和 GM 神经元之间的交替，以及胃外侧 (LG) 神经元/胃内侧 (MG) 神经元和胃后外侧神经元 (LPG) 神经元之间的交替。

随后，人们对蟹体内特定调节投射神经元激活的胃磨节律进行了大量的研究 (41, 90, 98, 132, 133)。图 7a 显示了一个临时的 *C. borealis* STG 连接图。虽然龙虾和螃蟹在胃磨机活动方面有许多共同的特征，但似乎也有一些重要的区别。这提出了一种有趣的可能性，即不同的连接模式已经进化到在不同物种中产生相似的运动模式。此外，至少在 *C. borealis* 中，被识别的调节投射神经元是产生胃磨机节律的回路的一部分 (22, 90, 126)。

Nusbaum 实验室的工作已经确定了北方梭菌中许多不同的调节投射神经元的作用 (22, 41, 90, 93-98, 134, 135)。许多投射神经元同时影响胃节律和幽门节律。例如，调节性连合神经元 1 (MCN1) 引起胃磨机节律，其周期为幽门节律周期的整数倍 (132, 136)。此外，在正常生理条件下，幽门节律的相互作用调节 MCN1 的活性，从而建立了两种不同的机制来协调幽门和胃磨机的活性 (135)。

---

## 神经元可以在不同的电路之间切换

多年来，研究人员一直认为幽门和胃磨粉机回路是独立的回路，它们之间的相互作用相对较弱，尽管幽门和胃神经元之间存在广泛的突触相互作用。然而，我们现在知道，在螃蟹和一些龙虾没有胃磨活动的情况下，通常是胃磨回路一部分的神经元与幽门节律及时放电 (137,138) (图 7b)。当这些神经元在幽门时间放电时，它们可以夹带并重置幽门节律 (139)。当胃磨机节律活跃，神经元与胃磨机节律同步放电时，它们可以夹带并重置胃磨机节律 (139)。因此，胃神经元真正地在幽门或胃 CPG 的成员之间切换。

此外，神经调节剂可以招募神经元进入新的回路结构。在刺龙虾中，神经调节剂红色色素浓缩激素强烈增强心囊节律 IV 神经元和胃磨节律神经元之间的突触。这导致了新的网络，其中心脏囊和胃神经元协调活跃 (142)。类似地，PS 神经元的活动，即龙虾的 IV 同源物，产生了一种新的节律，其中胃磨机和幽门网络的成员参与 (143,144)。

## 对胃神经节的感觉输入

感觉输入在塑造 CPG 的输出中起着重要的作用，而 STNS 在这方面与其他运动系统没有什么区别。各种感觉神经元的活动改变幽门和胃磨神经元已经被确定。运动系统中的感觉反馈通常是根据时间和幅度的控制来研究的通过与运动神经元或 CPG 神经元的连接发挥作用 (145)。然而，感觉反馈在 STNS 中的一个重要作用似乎是激活和与不同的下行神经调节通路的相互作用 (86,96)。

后胃受体是最早被描述的机械感受器 (146)。这些神经元影响胃和幽门节律，可能作用于 CoGs 和其他部位。胃幽门受体 (GPR) 神经元是支配胃肌的拉伸受体 (29、98、147-153)。它们直接在 STG 神经元上突触 (150)，并投射到 CoGs 的前方，在那里它们激活特定的下行投射神经元集 (98)。另一种拉伸受体，胃前神经元，在 STG 后面有一个双极体细胞，监测大胃磨肌的拉伸，但在 STG 中没有突触 (99,127,154,155)。腹侧心脏神经元是最近被描述的一组感觉神经元，它们直接作用于 CoGs 中的调节性投射神经元 (95,97)。有趣的是，腹侧心脏神经元和 GPRs 引起了不同的胃磨机节律，尽管它们都激活了相同的下行投射神经元，MCN1 和 CPN2 (97,98)。

存在于血淋巴中的物质，包括血清素和神经肽异生长抑素 (147,148)，调节 GPR 神经元对肌肉拉伸的反应。这些物质不仅改变了拉伸反应，而且还影响了其峰值的精度。

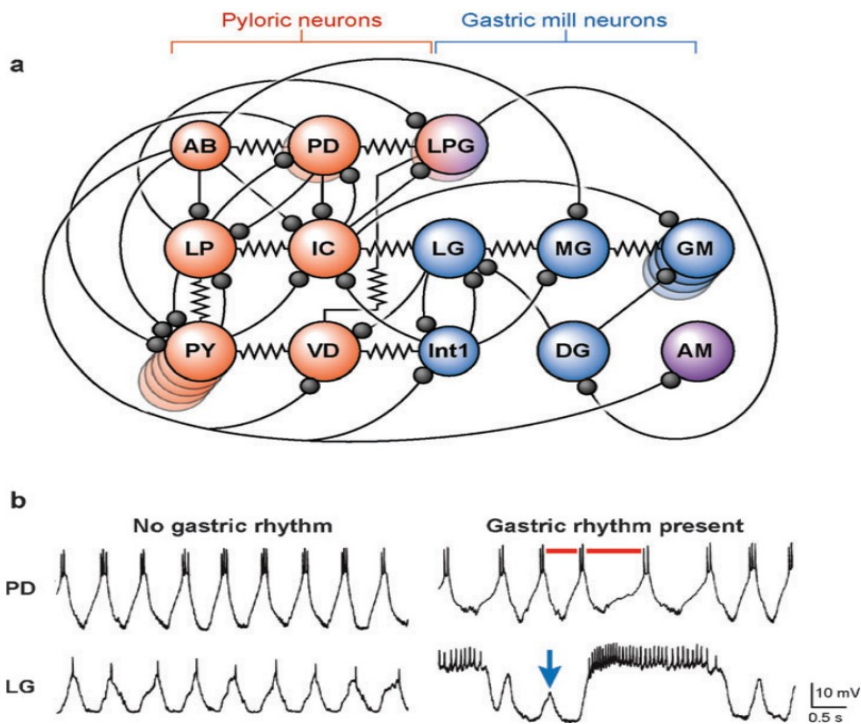
## 胃神经节的发育、成熟和生长

在龙虾中，STG 在胚胎发育的中点之前就有其完整的神经元群 (156)。在这个时候，它自发地活跃 (156,157)，并产生节律驱动胚胎胃的肌肉，包括一些最终成为幽门区肌肉，另一些最终成为胃磨区肌肉 (156,158)。这种看似联合的节律的存在，结合了未来胃磨和幽门网络的成员，有几种可能的解释。在一个极端，这可能是 STG 网络的神经调节重构的另一个例子，胚胎系统可能本质上与成人相似，但处于不同的神经调节状态。另外，胚胎节律和成人节律中产生的节律之间的差异可能是由于这些早期阶段神经元的突触和内在特性的差异。

大部分神经调节补体在发育早期就形成了 (159-163)，尽管一些神经调节剂直到幼虫阶段才被检测到。在成人中起作用的大多数调节剂的受体似乎都存在于胚胎中 (163-165; K. Rehm, 未发表的观察结果)。

基于建模工作，Meyrand 实验室提出，胚胎网络中神经元之间的强电耦合解释了未来胃磨神经元倾向于与未来幽门神经元及时触发的事实 (166)。胚胎中的下降投射可能是维持高水平耦合的原因 (158,166)，随着动物经历变态，这种结合被抑制。

龙虾在三个幼虫阶段之后经历了最后的蜕变。在这一点上，它们仍然很小，但这些幼鱼在身体和胃的结构上与成年鱼相似。尽管身体和神经节大小发生了相当大的变化，但从幼体中分离出来的 STNS 产生的幽门节律与成人中所见的几乎无法区分 (105)。因此，当单个神经元添加膜、合成和插入通道，以及突触之间的距离发生变化时，必须有适当的机制来确保网络的稳定性。



**图 7:** 胃磨机和幽门节律之间的相互作用。(a) 北方梭菌 STG 神经元的临时连接图，显示了胃磨机回路和幽门回路神经元之间的大量突触连接。红色为支配幽门肌肉的神经元和前突发神经元 (AB) 中间神经元，蓝色为支配胃磨肌间神经元和 Int1) 的神经元。外侧后神经节 (LPG) 神经元支配幽门肌和胃磨肌，而前正中肌 (AM) 神经元支配心脏囊肌肉。圆圈表示抑制性连接，电阻器符号表示电耦合。这是由参考文献 22 修改而来的。DG、胃背侧神经元、IC、心脏下神经元、LG、胃外侧神经元、LP、幽门外侧神经元、MG、胃内侧神经元、PD、幽门扩张神经元、VD、心室扩张神经元。(b) 北方梭菌 PD 和 LG 神经元的细胞内记录。在没有胃磨机活动的情况下，LG 神经元与幽门节律及时放电。在胃磨机活性存在的情况下，LG 在胃时间内活跃，但在幽门时间内仍显示膜电位调节 (蓝色箭头)。在 LG 爆发期间，幽门节律减慢 (红色条)。经参考文献 138 的许可后进行了修改。

## 体内平衡和功能的恢复

如上所述,当 STG 与其下行调节输入分离时,胃磨节律停止,幽门节律通常也停止。尽管如此,如果制剂在体外无菌条件下保持一到几天后,幽门节律恢复(图 8),现在在没有神经调节输入的情况下(17,102,17,167-170),之后制剂产生了一段间歇性活动(102)。这种恢复被 mRNA 合成的抑制剂所阻断(169),并与 PD 神经元的兴奋性增加有关(170)。这种恢复与 STG 中的神经元具有目标活动水平和机制的解释相一致,通过这些机制它们可以感知这种活动并相应地改变其通道密度(167,171-174)。STG 神经元也可能直接对神经调节信号的丢失作出反应,这可能会触发允许活动恢复的变化(168)。

神经元和网络具有目标活动水平和稳态机制倾向于维持稳定的神经元和网络功能,预测电流的过表达可能导致一个或多个其他电流的代偿性变化(171,172)。将编码  $I_A$  的 *shal* mRNA(15,175)注入 PD 神经元后,电压钳测量的  $I_A$  电流增强,但 PD 神经元的放电模式没有明显变化(176)。 $I_h$  的代偿性上调解释了兴奋性变化的缺乏(176)。然而,当 *shal* 基因的非活性形式表达时, $I_h$  同样上调,认为介导的是直接的分子机制,而不是活性(176,177)。这两种电流的耦合并不是相互的,因为注射编码  $I_h$  的 mRNA 并不能改变  $I_A$ , 并且确实导致了活性模式的改变(178)。

在最近的单神经元、实时荧光定量 PCR 中也发现了  $I_A$  和  $I_h$  的相关表达,来自鉴定的蟹 STG 神经元的实时 PCR 实验(16)。在本研究中,这些电流的值在一个给定的 PD 神经元中相互紧密相关,但在不同的准备工作之间的值是高度可变的。然而,这些电流的值在两个电耦合的 PD 神经元中非常相似。这可能表明一个小分子代谢物对于控制这些电流的表达或两个电耦合的神经元是重要的,在一个特定的动物体内,它们都有非常相似的活动历史(16)。

对通道和受体基因的分子鉴定(15,175,179,179-188)的分子鉴定,为确定在 STG 神经元的复杂结构中,STG 神经元中离子通道和受体的位置提供了可能性。例如,不同的基因似乎有助于神经元不同区域的 A 型  $K^+$  电流(179),而针对不同  $Ca^{2+}$  通道产生的抗体显然也显示出不同的标记分布(187)。尽管如此,这些研究只是为理解 STG 神经元专门定位离子通道和受体的程度以及这种定位的经验修改提供了一个起点。

## 总结

1. 神经元和神经回路是由许多物质调节的,这些物质可以单独或协同作用,以重新配置神经网络。神经调节的目标包括一个回路中的所有神经元和所有神经元的突触。

2. 一个由三个神经元组成的起搏器核心驱动幽门节律,这依赖于一系列机制,在一个频率范围内保持近似恒定的放电阶段。

3. 胃磨节律产生于胃磨神经元之间的连接和下降调节输入的活动。不同的连接模式可能有助于不同物种产生相似的胃磨运动模式,而在同一物种中,不同的机制可能产生相似的胃磨运动模式。

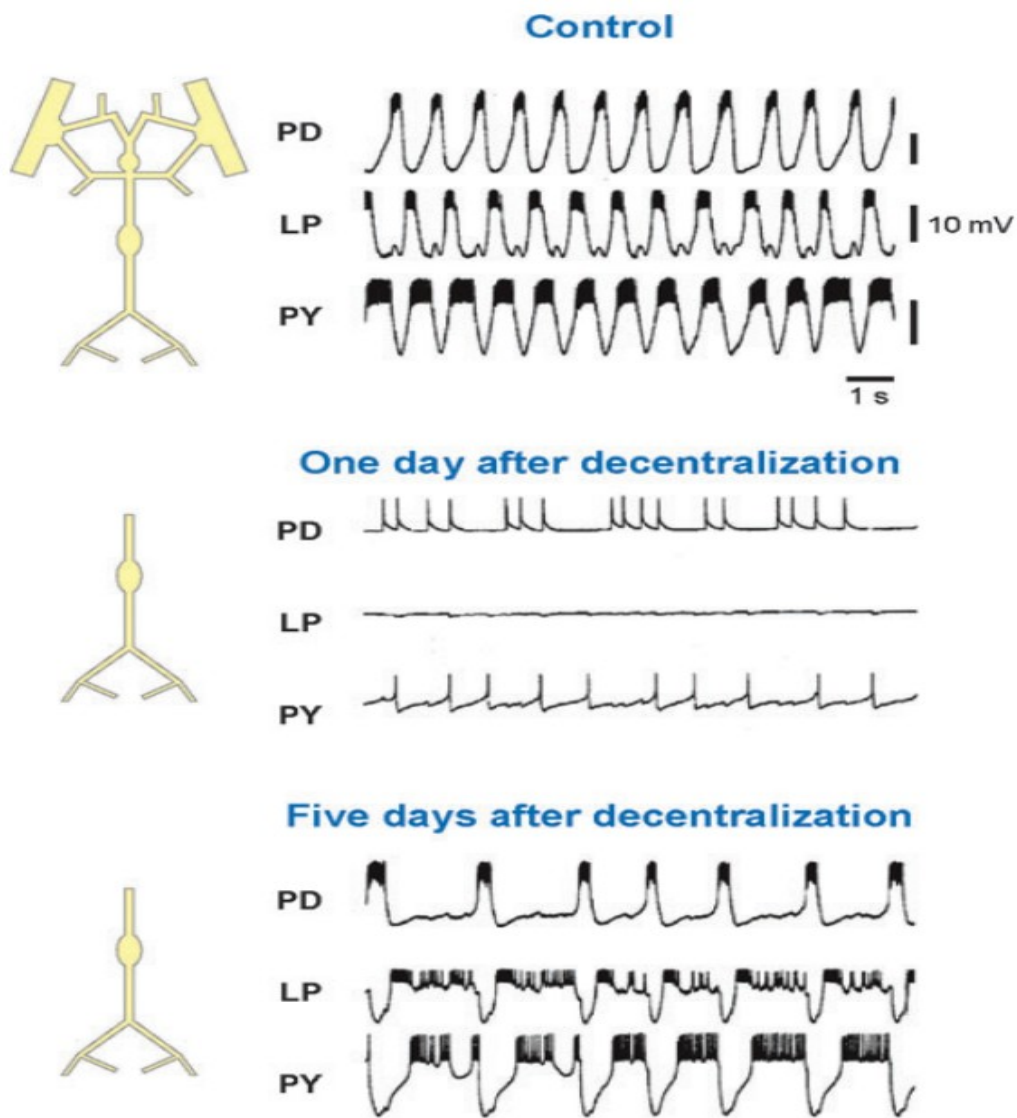
4. 单个神经元可能以一种以上的节奏及时放电,并可能在不同的模式产生回路之间切换。因此,活动本身并不是神经元识别的充分标准,从而使大型脊椎动物系统中的电路神经元的识别复杂化。

5. STG 运动模式的感觉改变源于对 STG 的直接投射和特定的下行调节投射的激活。感觉神经元本身受到神经调节的影响,从而改变它们对拉伸的反应。

6. STG 在发育早期就完全形成,但产生的运动模式不同于成人。

7. 如果 STG 在 24-72 小时内被剥夺了其正常的神经调节输入群,那么其活动就会独立于这些神经调节输入而恢复。因此,在不同的生理条件下,存在着维持稳定的网络输出的机制。

8. 可能存在多种电导密度组合,与单个识别神经元的活动模式一致。一些通道基因的表达可能是耦合的,这导致了对某些电流变化的补偿机制。



**图 8:** 龙虾 *Jasus lalandii* 去中心化后幽门节律的恢复。在去除下行调节输入（中间面板）后，三相节律性活动停止。在没有调节输入的情况下，几天后节律性活动就会恢复（下面板）。LP，幽门外侧神经元；PD，幽门扩张器神经元；PY，幽门神经元。经参考文献 170 的许可后进行了修改。

---

## 未来的问题

1. 尽管持续的通道转换和神经元和它们驱动的生物力学植物的大量生长，但什么样的机制稳定了幽门和胃磨肌网络的持续性能？
2. 如果一个网络中的每个突触和神经元都受到神经调节，那么是什么可以防止过度调节并使网络保持在适当的操作范围内呢？
3. 膜电导的膜电导组合产生了不同类别的被识别神经元的特定特性？是什么在分子水平上指定了神经元的身份？

## 文献引用

1. Maynard DM. 1972. Simpler networks. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 193:59-72
2. Harris-Warrick RM, Marder E. 1991. Modulation of neural networks for behavior. *Annu. Rev. Neurosci.* 14:39-57
3. Hartline DK, Russell DF, Raper JA, Graubard K. 1988. Special cellular and synaptic mechanisms in motor pattern generation. *Comp. Biochem. Physiol.* 91C:115-31
4. Selverston AI, Russell DF, Miller JP, King DG. 1976. The stomatogastric nervous system: structure and function of a small neural network. *Prog. Neurobiol.* 7:215-90
5. Harris-Warrick RM, Marder E, Selverston AI, Moulins M. 1992. *Dynamic Biological Networks. The Stomatogastric Nervous System.* Cambridge, MA: MIT Press. 328 pp.
6. Selverston AI, Moulins M, eds. 1987. *The Crustacean Stomatogastric System.* Berlin: Springer-Verlag. 338 pp.
7. Meyrand P, Faumont S, Simmers J, Christie AE, Nusbaum MP. 2000. Species-specific modulation of pattern-generating circuits. *Eur. J. Neurosci.* 12:2585-96
8. Clemens S, Combes D, Meyrand P, Simmers J. 1998. Long-term expression of two interacting motor pattern-generating networks in the stomatogastric system of freely behaving lobster. *J. Neurophysiol.* 79:1396-408
9. Rezer E, Moulins M. 1983. Expression of the crustacean pyloric pattern generator in the intact animal. *J. Comp. Physiol. A* 153:17-28
10. Heinzel HG. 1988. Gastric mill activity in the lobster. II. Proctolin and octopamine initiate and modulate chewing. *J. Neurophysiol.* 59:551-65
11. Heinzel HG. 1988. Gastric mill activity in the lobster. I. Spontaneous modes of chewing. *J. Neurophysiol.* 59:528-50
12. Heinzel HG, Selverston AI. 1988. Gastric mill activity in the lobster. III. Effects of proctolin on the isolated central pattern generator. *J. Neurophysiol.* 59:566-85
13. Marder E, Calabrese RL. 1996. Principles of rhythmic motor pattern generation. *Physiol. Rev.* 76:687-717
14. Marder E. 1976. Cholinergic motor neurones in the stomatogastric system of the lobster. *J. Physiol.* 257:63-86
15. Baro DJ, Levini RM, Kim MT, Willms AR, Lanning CC, et al. 1997. Quantitative single-cell-reverse transcription-PCR demonstrates that A-current magnitude varies as a linear function of *shal* gene expression in identified stomatogastric neurons. *J. Neurosci.* 17:6597-10
16. Schulz DJ, Goauillard JM, Marder E. 2006. Variable channel expression in identified single and electrically coupled neurons in different animals. *Nat. Neurosci.* 9:356-62
17. Mizrahi A, Dickinson PS, Kloppenburg P, Fénelon V, Baro DJ, et al. 2001. Long-term maintenance of channel distribution in a central pattern generator neuron by neuromodulatory inputs revealed by decentralization in organ culture. *J. Neurosci.* 21:7331-39
18. Kiehn O, Butt SJ. 2003. Physiological, anatomical and genetic identification of CPG neurons in the developing mammalian spinal cord. *Prog. Neurobiol.* 70:347-61

- 
19. Sugino K, Hempel CM, Miller MN, Hattox AM, Shapiro P, et al. 2006. Molecular taxonomy of major neuronal classes in the adult mouse forebrain. *Nat. Neurosci.* 9:99-107
  20. Maynard DM, Dando MR. 1974. The structure of the stomatogastric neuromuscular system in *Callinectes sapidus*, *Homarus americanus* and *Pamulirus argus* (decapoda crustacea). *Philos. Trans. R. Soc. London Ser: B* 268:161-220
  21. Coleman MJ, Nusbaum MP, Cournil I, Claiborne BJ. 1992. Distribution of modulatory inputs to the stomatogastric ganglion of the crab, *Cancer borealis*. *7. Comp. Neurol.* 325:581-94
  22. Nusbaum MP, Beenhakker MP. 2002. A small-systems approach to motor pattern generation. *Nature* 417:343-50
  23. Kilman VL, Marder E. 1996. Ultrastructure of the stomatogastric ganglion neuropil of the crab, *Cancer borealis*. *F. Comp. Neurol.* 374:362-75
  24. Bucher D, Johnson CD, Marder E. 2006. Neuronal morphology and neuropil structure in the stomatogastric ganglion of the lobster, *Homarus americanus*. *7. Comp. Neurol.* In press
  25. King DG. 1976. Organization of crustacean neuropil. I. Patterns of synaptic connections in lobster stomatogastric ganglion. *7. Neurocytol.* 5:207-37
  26. King DG. 1976. Organization of crustacean neuropil. II. Distribution of synaptic contacts on identified motor neurons in lobster stomatogastric ganglion. *7. Neurocytol.* 5:239-66
  27. Marder E, Eisen JS. 1984. Transmitter identification of pyloric neurons: electrically coupled neurons use different neurotransmitters. *7. Neurophysiol.* 51:1345-61
  28. Lingle C. 1980. The sensitivity of decapod foregut muscles to acetylcholine and glutamate. *7. Comp. Physiol.* 138:187-99
  29. Katz PS, Eigg MH, Harris-Warrick RM. 1989. Serotonergic/cholinergic muscle receptor cells in the crab stomatogastric nervous system. I. Identification and characterization of the gastropyloric receptor cells. *7. Neurophysiol.* 62:558-70
  30. Marder E, Bucher D. 2001. Central pattern generators and the control of rhythmic movements. *Curr: Biol.* 11:R986-96
  31. Nusbaum MP, Blitz DM, Swensen AM, Wood D, Marder E. 2001. The roles of cotransmission in neural network modulation. *Trends Neurosci.* 24:146-54
  32. Christie AE, Cain SD, Edwards JM, Clason TA, Cherny E, et al. 2004. The anterior cardiac plexus: an intrinsic neurosecretory site within the stomatogastric nervous system of the crab *Cancer productus*. *F. Exp. Biol.* 207:1163-82
  33. Christie AE, Skiebe P, Marder E. 1995. Matrix of neuromodulators in neurosecretory structures of the crab, *Cancer borealis*. *7. Exp. Biol.* 198:2431-39
  34. Barker DL, Kushner PD, Hooper NK. 1979. Synthesis of dopamine and octopamine in the crustacean stomatogastric nervous system. *Brain Res.* 161:99-113
  35. Kushner PD, Maynard EA. 1977. Localization of monoamine fluorescence in the stomatogastric nervous system of lobsters. *Brain Res.* 129:13-28
  36. Beltz B, Eisen JS, Flamm R, Harris-Warrick RM, Hooper S, Marder E. 1984. Serotonergic innervation and modulation of the stomatogastric ganglion of three decapod crustaceans (*Pamulirus interruptus*, *Homarus americanus* and *Cancer irroratus*). *7. Exp. Biol.* 109:35-54
  37. Nusbaum MP, Marder E. 1989. A modulatory proctolin-containing neuron (MPN). I. Identification and characterization. *F. Neurosci.* 9:1591-99
  38. Skiebe P, Schneider H. 1994. Allatostatin peptides in the crab stomatogastric nervous system: inhibition of the pyloric motor pattern and distribution of allatostatin-like immunoreactivity. *7. Exp. Biol.* 194:195-208
  39. Li L, Kelley WP, Billimoria CP, Christie AE, Pulver SR, et al. 2003. Mass spectrometric investigation of the neuropeptide complement and release in the pericardial organs of the crab, *Cancer borealis*. *7. Neurochem.* 87:642-56
  40. Stemmler EA, Provencher HL, Guiney ME, Gardner NP, Dickinson PS. 2005. Matrix-assisted laser desorption/ionization fourier transform mass spectrometry for the identification of orcokinin neuropeptides in crustaceans using



---

metastable decay and sustained off-resonance irradiation. *Anal. Chem.* 77:3594-606

41. Blitz DM, Christie AE, Coleman MJ, Norris BJ, Marder E, Nusbaum MP. 1999. Different proctolin neurons elicit distinct motor patterns from a multifunctional neuronal network. *J. Neurosci.* 19:5449-63
42. Turrigiano GG, Selverston AI. 1990. Acholecystokinin-like hormone activates a feeding-related neural circuit in lobster. *Nature* 344:866-68
43. Dirksen H. 1998. Conserved crustacean cardioactive peptide: neural networks and function in arthropod evolution. In *Arthropod Endocrinology: Perspectives and Recent Advances*, ed. GM Coast, SG Webster, pp. 302-33. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press
44. Keller R. 1992. Crustacean neuropeptides: structures, functions and comparative aspects. *Experientia* 48:439-48
45. Hartline DK. 1979. Pattern generation in the lobster (*Panulirus*) stomatogastric ganglion. II. Pyloric network simulation. *Biol. Cybern.* 33:223-36
46. Hartline DK, Gassie DV Jr. 1979. Pattern generation in the lobster (*Panulirus*) stomatogastric ganglion. I. Pyloric neuron kinetics and synaptic interactions. *Biol. Cybern.* 33:209-22
47. Miller JP, Selverston AI. 1982. Mechanisms underlying pattern generation in lobster stomatogastric ganglion as determined by selective inactivation of identified neurons. IV. Network properties of pyloric system. Y. *Neurophysiol.* 48:1416-32
48. Miller JP, Selverston AI. 1982. Mechanisms underlying pattern generation in lobster stomatogastric ganglion as determined by selective inactivation of identified neurons. II. Oscillatory properties of pyloric neurons. 7. *Neurophysiol.* 48:1378-91
49. Selverston AI, Miller JP. 1980. Mechanisms underlying pattern generation in the lobster stomatogastric ganglion as determined by selective inactivation of identified neurons. I. Pyloric neurons. 7. *Neurophysiol.* 44:1102-21
50. Grillner S. 2003. The motor infrastructure: from ion channels to neuronal networks. *Nat. Rev. Neurosci.* 4:573-86
51. Reikling JC, Feldman JL. 1998. PreBöttinger complex and pacemaker neurons: hypothesized site and kernel for respiratory rhythm generation. *Annu. Rev. Physiol.* 60:385-405
52. Ramirez JM, Tryba AK, Pena F. 2004. Pacemaker neurons and neuronal networks: an integrative view. *Curr. Opin. Neurobiol.* 14:665-74
53. Kiehn O. 2006. Locomotor circuits in the mammalian spinal cord. *Annu. Rev. Neurosci.* 29:279-306
54. Marder E, Paupardin-Tritsch D. 1978. The pharmacological properties of some crustacean neuronal acetylcholine, gamma-aminobutyric acid and L-glutamate responses. *J. Physiol.* 280:213-36
55. Eisen JS, Marder E. 1982. Mechanisms underlying pattern generation in lobster stomatogastric ganglion as determined by selective inactivation of identified neurons. III. Synaptic connections of electrically coupled pyloric neurons. 7. *Neurophysiol.* 48:1392-415
56. Miller JP, Selverston A. 1979. Rapid killing of single neurons by irradiation of intracellularly injected dye. *Science* 206:702-4
57. Elson RC, Huerta R, Abarbanel HD, Rabinovich MI, Selverston AI. 1999. Dynamic control of irregular bursting in an identified neuron of an oscillatory circuit. 7. *Neurophysiol.* 82:115-22
58. Szucs A, Pinto RD, Rabinovich MI, Abarbanel HD, Selverston AI. 2003. Synaptic modulation of the interspike interval signatures of bursting pyloric neurons. *J. Neurophysiol.* 89:1363-77
59. Marder E, Eisen JS. 1984. Electrically coupled pacemaker neurons respond differently to the same physiological inputs and neurotransmitters. *J. Neurophysiol.* 51:1362-74
60. Harris-Warrick RM, Coniglio LM, Levini RM, Gueron S, Guckenheimer J. 1995. Dopamine modulation of two subthreshold currents produces phase shifts in activity of an identified motoneuron. *J. Neurophysiol.* 74:1404-20
61. Eisen JS, Marder E. 1984. A mechanism for production of phase shifts in a pattern generator. 7. *Neurophysiol.* 51:1375-93

- 
62. Rabbah P, Nadim F. 2005. Synaptic dynamics do not determine proper phase of activity in a central pattern generator. *J. Neurosci.* 25:11269-78
63. Marder E, Thirumalai V. 2002. Cellular, synaptic and network effects of neuromodulation. *Neural Netw.* 15:479-93
64. Flamm RE, Harris-Warrick RM. 1986. Aminergic modulation in lobster stomatogastric ganglion. I. Effects on motor pattern and activity of neurons within the pyloric circuit. 7. *Neurophysiol.* 55:847-65
65. Hooper SL, Marder E. 1987. Modulation of the lobster pyloric rhythm by the peptide proctolin. *F. Neurosci.* 7:2097-112
66. Nusbaum MP, Marder E. 1988. A neuronal role for a crustacean red pigment concentrating hormone-like peptide: neuromodulation of the pyloric rhythm in the crab, *Cancer borealis*. 7. *Exp. Biol.* 135:165-81
67. Weimann JM, Skiebe P, Heinzel H-G, Soto C, Kopell N, et al. 1997. Modulation of oscillator interactions in the crab stomatogastric ganglion by crustacean cardioactive peptide. *f. Neurosci.* 17:1748-60
68. Turrigiano GG, Selverston AI. 1989. Cholecystokinin-like peptide is a modulator of a crustacean central pattern generator. 7. *Neurosci.* 9:2486-501
69. Weimann JM, Marder E, Evans B, Calabrese RL. 1993. The effects of SDRNFLRFamide and TNRNFLRFamide on the motor patterns of the stomatogastric ganglion of the crab *Cancer borealis*. 7. *Exp. Biol.* 181:1-26
70. Scholz NL, de Vente J, Truman JW, Graubard K. 2001. Neural network partitioning by NO and cGMP. *F. Neurosci.* 21:1610-18
71. Christie AE, Stemmler EA, Peguero B, Messinger DI, Provencher HL, et al. 2006. Identification, physiological actions, and distribution of VYRKPPFNGSIFamide (Val1SIFamide) in the stomatogastric nervous system of the American lobster *Homarus americanus*. 7. *Comp. Neurol.* 496:406-21
72. Claiborne B, Selverston A. 1984. Histamine as a neurotransmitter in the stomatogastric nervous system of the spiny lobster. *F. Neurosci.* 4:708-21
73. Swensen AM, Golowasch J, Christie AE, Coleman MJ, Nusbaum MP, Marder E. 2000. GABA and responses to GABA in the stomatogastric ganglion of the crab *Cancer borealis*. 7. *Exp. Biol.* 203:2075-92
74. Swensen AM, Marder E. 2000. Multiple peptides converge to activate the same voltage-dependent current in a central pattern-generating circuit. 7. *Neurosci.* 20:6752-59
75. Marder E, Hooper SL. 1985. Neurotransmitter modulation of the stomatogastric ganglion of decapod crustaceans. In *Model Neural Networks and Behavior*, ed. AI Selverston, pp. 319-37. New York: Plenum Press
76. Marder E, Weimann JM. 1992. Modulatory control of multiple task processing in the stomatogastric nervous system. In *Neurobiology of Motor Programme Selection*, ed. J Kien, C McCrohan, B Winlow, pp. 3-19. New York: Pergamon Press
77. Kiehn O, Harris-Warrick RM. 1992. 5-HT modulation of hyperpolarization-activated inward current and calcium-dependent outward current in a crustacean motor neuron. 7. *Neurophysiol.* 68:496-508
78. Harris-Warrick RM, Johnson BR, Peck JH, Kloppenburg P, Ayali A, Skarbinski J. 1998. Distributed effects of dopamine modulation in the crustacean pyloric network. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 860:155-67
79. Flamm RE, Harris-Warrick RM. 1986. Aminergic modulation in lobster stomatogastric ganglion. II. Target neurons of dopamine, octopamine, and serotonin within the pyloric circuit. 7. *Neurophysiol.* 55:866-81
80. Johnson BR, Peck JH, Harris-Warrick RM. 1995. Distributed amine modulation of graded chemical transmission in the pyloric network of the lobster stomatogastric ganglion. 7. *Neurophysiol.* 174:437-52
81. Gruhn M, Guckenheimer J, Land B, Harris-Warrick RM. 2005. Dopamine modulation of two delayed rectifier potassium currents in a small neural network. 7. *Neurophysiol.* 94:2888-900
82. Kloppenburg P, Levini RM, Harris-Warrick RM. 1999. Dopamine modulates two potassium currents and inhibits the intrinsic firing properties of an identified motor neuron in a central pattern generator network. 7. *Neurophysiol.* 81:29-38

- 
83. Harris-Warrick RM, Coniglio LM, Barazangi N, Guckenheimer J, Gueron S. 1995. Dopamine modulation of transient potassium current evokes phase shifts in a central pattern generator network. *J. Neurosci.* 15:342-58
84. Golowasch J, Marder E. 1992. Proctolin activates an inward current whose voltage dependence is modified by extracellular  $Ca^{2+}$ . *J. Neurosci.* 12:810-17
85. Dando MR, Selverston AI. 1972. Command fibres from the supraesophageal ganglion to the stomatogastric ganglion in *Panulirus argus*. *J. Comp. Physiol.* 78:138-75
86. Sigvardt KA, Mulloney B. 1982. Sensory alteration of motor patterns in the stomatogastric nervous system of the spiny lobster *Panulirus interruptus*. *J. Exp. Biol.* 97:137-52
87. Sigvardt KA, Mulloney B. 1982. Properties of synapses made by IVN command interneurons in the stomatogastric ganglion of the spiny lobster *Panulirus interruptus*. *J. Exp. Biol.* 97:153-68
88. Dickinson PS, Nagy F. 1983. Control of a central pattern generator by an identified modulatory interneurone in crustacea. II. Induction and modification of plateau properties in pyloric neurones. *J. Exp. Biol.* 105:59-82
89. Nagy F, Dickinson PS. 1983. Control of a central pattern generator by an identified modulatory interneurone in crustacea. I. Modulation of the pyloric motor output. *J. Exp. Biol.* 105:33-58
90. Coleman MJ, Meyrand P, Nusbaum MP. 1995. A switch between two modes of synaptic transmission mediated by presynaptic inhibition. *Nature* 378:502-5
91. Coleman MJ, Nusbaum MP. 1994. Functional consequences of compartmentalization of synaptic input. *J. Neurosci.* 14:6544-52
92. Christie AE, Stein W, Quinlan JE, Beenhakker MP, Marder E, Nusbaum MP. 2004. Actions of a histaminergic/peptidergic projection neuron on rhythmic motor patterns in the stomatogastric nervous system of the crab *Cancer borealis*. *J. Comp. Neurol.* 469:153-69
93. Blitz DM, Nusbaum MP. 1999. Distinct functions for cotransmitters mediating motor pattern selection. *J. Neurosci.* 19:6774-83
94. Wood DE, Stein W, Nusbaum MP. 2000. Projection neurons with shared cotransmitters elicit different motor patterns from the same neuronal circuit. *J. Neurosci.* 20:8943-53
95. Beenhakker MP, Blitz DM, Nusbaum MP. 2004. Long-lasting activation of rhythmic neuronal activity by a novel mechanosensory system in the crustacean stomatogastric nervous system. *J. Neurophysiol.* 91:78-91
96. Beenhakker MP, DeLong ND, Saideman SR, Nadim F, Nusbaum MP. 2005. Proprioceptor regulation of motor circuit activity by presynaptic inhibition of a modulatory projection neuron. *J. Neurosci.* 25:8794-806
97. Beenhakker MP, Nusbaum MP. 2004. Mechanosensory activation of a motor circuit by coactivation of two projection neurons. *J. Neurosci.* 24:6741-50
98. Blitz DM, Beenhakker MP, Nusbaum MP. 2004. Different sensory systems share projection neurons but elicit distinct motor patterns. *J. Neurosci.* 24:11381-90
99. Combes D, Meyrand P, Simmers J. 1999. Motor pattern specification by dual descending pathways to a lobster rhythm-generating network. *J. Neurosci.* 19:3610-19
100. Hooper SL. 1997. Phase maintenance in the pyloric pattern of the lobster (*Panulirus interruptus*) stomatogastric ganglion. *J. Comput. Neurosci.* 4:191-205
101. Hooper SL. 1997. The pyloric pattern of the lobster (*Panulirus interruptus*) stomatogastric ganglion comprises two phase maintaining subsets. *J. Comput. Neurosci.* 4:207-19
102. Luther JA, Robie AA, Yarotsky J, Reina C, Marder E, Golowasch J. 2003. Episodic bouts of activity accompany recovery of rhythmic output by a neuromodulator- and activity-deprived adult neural network. *J. Neurophysiol.* 90:2720-30
103. Manor Y, Bose A, Booth V, Nadim F. 2003. Contribution of synaptic depression to phase maintenance in a model rhythmic network. *J. Neurophysiol.* 90:3513-28
104. Greenberg I, Manor Y. 2005. Synaptic depression in conjunction with A-current channels promote phase constancy in a rhythmic network. *J. Neurophysiol.* 93:656-77

- 
105. Bucher D, Prinz AA, Marder E. 2005. Animal-to-animal variability in motor pattern production in adults and during growth. *J. Neurosci.* 25:1611-19
  106. Graubard K. 1978. Synaptic transmission without action potentials: input-output properties of a nonspiking presynaptic neuron. *J. Neurophysiol.* 41:1014-25
  107. Graubard K, Raper JA, Hartline DK. 1980. Graded synaptic transmission between spiking neurons. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 77:3733-35
  108. Manor Y, Nadim F, Abbott LF, Marder E. 1997. Temporal dynamics of graded synaptic transmission in the lobster stomatogastric ganglion. *J. Neurosci.* 17:5610-21
  109. Mamiya A, Manor Y, Nadim F. 2003. Short-term dynamics of a mixed chemical and electrical synapse in a rhythmic network. *J. Neurosci.* 23:9557-64
  110. Tierney AJ, Harris-Warrick RM. 1992. Physiological role of the transient potassium current in the pyloric circuit of the lobster stomatogastric ganglion. *J. Neurophysiol.* 67:5996-09
  111. Kepler TB, Marder E, Abbott LF. 1990. The effect of electrical coupling on the frequency of model neuronal oscillators. *Science* 248:83-85
  112. Soto-Trevino C, Rabbah P, Marder E, Nadim F. 2005. Computational model of electrically coupled, intrinsically distinct pacemaker neurons. *J. Neurophysiol.* 94:590-604
  113. Nadim F, Manor Y, Kopell N, Marder E. 1999. Synaptic depression creates a switch that controls the frequency of an oscillatory circuit. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96:8206-11
  114. Ayali A, Harris-Warrick RM. 1999. Monoamine control of the pacemaker kernel and cycle frequency in the lobster pyloric network. *J. Neurosci.* 19:6712-22
  115. Ayers JL, Selverston AI. 1979. Monosynaptic entrainment of an endogenous pacemaker network: a cellular mechanism for von Holt's magnet effect. *J. Comp. Physiol.* 129:5-17
  116. Prinz AA, Thirumalai V, Marder E. 2003. The functional consequences of changes in the strength and duration of synaptic inputs to oscillatory neurons. *J. Neurosci.* 23:943-54
  117. Thirumalai V, Prinz AA, Johnson CD, Marder E. 2006. Red pigment concentrating hormone strongly enhances the strength of the feedback to the pyloric rhythm oscillator but has little effect on pyloric rhythm period. *J. Neurophysiol.* 95:1762-70
  118. Bal T, Nagy F, Moulins M. 1994. Muscarinic modulation of a pattern-generating network: control of neuronal properties. *J. Neurosci.* 14:3019-35
  119. Harris-Warrick RM, Flamm RE. 1987. Multiple mechanisms of bursting in a conditional bursting neuron. *J. Neurosci.* 7:2113-28
  120. Epstein IR, Marder E. 1990. Multiple modes of a conditional neural oscillator. *Biol. Cybern.* 63:25-34
  121. Goldman MS, Golowasch J, Marder E, Abbott LF. 2001. Global structure, robustness, and modulation of neuronal models. *J. Neurosci.* 21:5229-38
  122. Guckenheimer J, Gueron S, Harris-Warrick RM. 1993. Mapping the dynamics of a bursting neuron. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* 341:345-59
  123. Taylor AL, Hickey TJ, Prinz AA, Marder E. 2006. Structure and visualization of highdimensional conductance spaces. *J. Neurophysiol.* 96:891-905
  124. Clemens S, Massabuau JC, Legeay A, Meyrand P, Simmers J. 1998. In vivo modulation of interacting central pattern generators in lobster stomatogastric ganglion: influence of feeding and partial pressure of oxygen. *J. Neurosci.* 18:2788-99
  125. Clemens S, Meyrand P, Simmers J. 1998. Feeding-induced changes in temporal patterning of muscle activity in the lobster stomatogastric system. *Neurosci. Lett.* 254:65-68
  126. Norris BJ, Coleman MJ, Nusbaum MP. 1994. Recruitment of a projection neuron determines gastric mill motor pattern selection in the stomatogastric nervous system of the crab, *Cancer borealis*. *J. Neurophysiol.* 72:1451-63

- 
127. Combes D, Meyrand P, Simmers J. 1999. Dynamic restructuring of a rhythmic motor program by a single mechanoreceptor neuron in lobster. *J. Neurosci.* 19:3620-28
128. Mulloney B, Selverston AI. 1974. Organization of the stomatogastric ganglion in the spiny lobster. I. Neurons driving the lateral teeth. *F. Comp. Physiol.* 91:1-32
129. Mulloney B, Selverston AI. 1974. Organization of the stomatogastric ganglion in the spiny lobster. III. Coordination of the two subsets of the gastric system. *F. Comp. Physiol.* 91:53-78
130. Dickinson PS, Nagy F, Moulins M. 1988. Control of central pattern generators by an identified neurone in crustacea: activation of the gastric mill motor pattern by a neurone known to modulate the pyloric network. *J. Exp. Biol.* 136:53-87
131. Selverston AI, Mulloney B. 1974. Organization of the stomatogastric ganglion of the spiny lobster. II. Neurons driving the medial tooth. *F. Comp. Physiol.* 91:33-51
132. Bartos M, Manor Y, Nadim F, Marder E, Nusbaum MP. 1999. Coordination of fast and slow rhythmic neuronal circuits. *J. Neurosci.* 19:6650-60
133. Bartos M, Nusbaum MP. 1997. Intercircuit control of motor pattern modulation by presynaptic inhibition. *J. Neurosci.* 17:2247-56
134. Blitz DM, Nusbaum MP. 1997. Motor pattern selection via inhibition of parallel pathways. *J. Neurosci.* 17:4965-75
135. Wood DE, Manor Y, Nadim F, Nusbaum MP. 2004. Intercircuit control via rhythmic regulation of projection neuron activity. *J. Neurosci.* 24:7455-63
136. Nadim F, Manor Y, Nusbaum MP, Marder E. 1998. Frequency regulation of a slow rhythm by a fast periodic input. *J. Neurosci.* 18:5053-67
137. Heinzl HG, Weimann JM, Marder E. 1993. The behavioral repertoire of the gastric mill in the crab, *Cancer pagurus*: an in situ endoscopic and electrophysiological examination. *J. Neurosci.* 13:1793-803
138. Weimann JM, Meyrand P, Marder E. 1991. Neurons that form multiple pattern generators: identification and multiple activity patterns of gastric/pyloric neurons in the crab stomatogastric system. *J. Neurophysiol.* 65:111-22
139. Weimann JM, Marder E. 1994. Switching neurons are integral members of multiple oscillatory networks. *Curr. Biol.* 4:896-902
140. Bucher D, Taylor AL, Marder E. 2006. Central pattern generating neurons simultaneously express fast and slow rhythmic activities in the stomatogastric ganglion. *J. Neurophysiol.* 95:3617-32
141. Thuma JB, Morris LG, Weaver AL, Hooper SL. 2003. Lobster (*Panulirus interruptus*) pyloric muscles express the motor patterns of three neural networks, only one of which innervates the muscles. *J. Neurosci.* 23:8911-20
142. Dickinson PS, Mecsas C, Marder E. 1990. Neuropeptide fusion of two motor pattern generator circuits. *Nature* 344:155-58
143. Meyrand P, Simmers J, Moulins M. 1991. Construction of a pattern-generating circuit with neurons of different networks. *Nature* 351:60-63
144. Meyrand P, Simmers J, Moulins M. 1994. Dynamic construction of a neural network from multiple pattern generators in the lobster stomatogastric nervous system. *J. Neurosci.* 14 : 630 – 44
145. Büschges A. 2005. Sensory control and organization of neural networks mediating coordination of multisegmental organs for locomotion. *J. Neurophysiol.* 93:1127-35
146. Dando MR, Laverack MS. 1969. The anatomy and physiology of the posterior stomach nerve (p.s.n.) in some decapod crustacea. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 171:465-82
147. Billimoria CP, DiCaprio RA, Birmingham JT, Abbott LF, Marder E. 2006. Neuromodulation of spike-timing precision in sensory neurons. *J. Neurosci.* 26:5910-19
148. Birmingham JT, Billimoria CP, DeKlotz TR, Stewart RA, Marder E. 2003. Differential and history-dependent modulation of a stretch receptor in the stomatogastric system of the crab, *Cancer borealis*. *J. Neurophysiol.* 90:3608-16

- 
149. Birmingham JT, Szuts Z, Abbott LF, Marder E. 1999. Encoding of muscle movement on two time scales by a sensory neuron that switches between spiking and burst modes. *J. Neurophysiol.* 82:2786-97
150. Katz PS, Harris-Warrick RM. 1989. Serotonergic/cholinergic muscle receptor cells in the crab stomatogastric nervous system. II. Rapid nicotinic and prolonged modulatory effects on neurons in the stomatogastric ganglion. *J. Neurophysiol.* 62:571-81
151. Katz PS, Harris-Warrick RM. 1990. Neuromodulation of the crab pyloric central pattern generator by serotonergic/cholinergic proprioceptive afferents. *J. Neurosci.* 10:1495-512
152. Katz PS, Harris-Warrick RM. 1990. Actions of identified neuromodulatory neurons in a simple motor system. *Trends Neurosci.* 13:367-73
153. Katz PS, Harris-Warrick RM. 1991. Recruitment of crab gastric mill neurons into the pyloric motor pattern by mechanosensory afferent stimulation. *J. Neurophysiol.* 65:1442-51
154. Combes D, Simmers AJ, Moulins M. 1995. Structural and functional characterization of a muscle tendon proprioceptor in lobster. *J. Comp. Neurol.* 363:221-34
155. Combes D, Simmers AJ, Moulins M. 1997. Conditional dendritic oscillators in a lobster mechanoreceptor neurone. *J. Physiol.* 499:161-77
156. Casasnovas B, Meyrand P. 1995. Functional differentiation of adult neural circuits from a single embryonic network. *J. Neurosci.* 15:5703-18
157. Richards KS, Miller WL, Marder E. 1999. Maturation of the rhythmic activity produced by the stomatogastric ganglion of the lobster, *Homarus americanus*. *J. Neurophysiol.* 82 : 2006 – 9
158. Le Feuvre Y, Fénelon VS, Meyrand P. 1999. Unmasking of multiple adult neural networks from a single embryonic circuit by removal of neuromodulatory inputs. *Nature* 402:660-64
159. Fénelon V, Casasnovas B, Faumont S, Meyrand P. 1998. Ontogenetic alteration in peptidergic expression within a stable neuronal population in lobster stomatogastric nervous system. *J. Comp. Neurol.* 399:289-305
160. Fénelon VS, Kilman V, Meyrand P, Marder E. 1999. Sequential developmental acquisition of neuromodulatory inputs to a central pattern-generating network. *J. Comp. Neurol.* 408:335-51
161. Kilman VL, Fénelon V, Richards KS, Thirumalai V, Meyrand P, Marder E. 1999. Sequential developmental acquisition of cotransmitters in identified sensory neurons of the stomatogastric nervous system of the lobsters, *Homarus americanus* and *Homarus gammarus*. *J. Comp. Neurol.* 408:318-34
162. Pulver SR, Marder E. 2002. Neuromodulatory complement of the pericardial organs in the embryonic lobster, *Homarus americanus*. *J. Comp. Neurol.* 451:79-90
163. Pulver SR, Thirumalai V, Richards KS, Marder E. 2003. Dopamine and histamine in the developing stomatogastric system of the lobster *Homarus americanus*. *J. Comp. Neurol.* 462:400-14
164. Richards KS, Marder E. 2000. The actions of crustacean cardioactive peptide on adult and developing stomatogastric ganglion motor patterns. *J. Neurobiol.* 44:31-44
165. Richards KS, Simon DJ, Pulver SR, Beltz BS, Marder E. 2003. Serotonin in the developing stomatogastric system of the lobster, *Homarus americanus*. *J. Neurobiol.* 54:380-92
166. Bem T, Le Feuvre Y, Simmers J, Meyrand P. 2002. Electrical coupling can prevent expression of adult-like properties in an embryonic neural circuit. *J. Neurophysiol.* 87:5384-7
167. Golowasch J, Casey M, Abbott LF, Marder E. 1999. Network stability from activity-dependent regulation of neuronal conductances. *Neural Comput.* 11:1079-96
168. Thoby-Brisson M, Simmers J. 1998. Neuromodulatory inputs maintain expression of a lobster motor pattern-generating network in a modulation-dependent state: evidence from long-term decentralization in vitro. *J. Neurosci.* 18:212-25
169. Thoby-Brisson M, Simmers J. 2000. Transition to endogenous bursting after long-term decentralization requires de novo transcription in a critical time window. *J. Neurophysiol.* 84:596-99

- 
170. Thoby-Brisson M, Simmers J. 2002. Long-term neuromodulatory regulation of a motor pattern-generating network: maintenance of synaptic efficacy and oscillatory properties. *J. Neurophysiol.* 88:2942-53
171. LeMasson G, Marder E, Abbott LF. 1993. Activity-dependent regulation of conductances in model neurons. *Science* 259:1915-17
172. Liu Z, Golowasch J, Marder E, Abbott LF. 1998. A model neuron with activity-dependent conductances regulated by multiple calcium sensors. *J. Neurosci.* 18:2309-20
173. Turrigiano G, Abbott LF, Marder E. 1994. Activity-dependent changes in the intrinsic properties of cultured neurons. *Science* 264:974-77
174. Turrigiano GG, LeMasson G, Marder E. 1995. Selective regulation of current densities underlies spontaneous changes in the activity of cultured neurons. *J. Neurosci.* 15:3640-52
175. Baro DJ, Coniglio LM, Cole CL, Rodriguez HE, Lubell JK, et al. 1996. Lobster shal: comparison with *Drosophila* shal and native potassium currents in identified neurons. *J. Neurosci.* 16:1689-701
176. MacLean JN, Zhang Y, Johnson BR, Harris-Warrick RM. 2003. Activity-independent homeostasis in rhythmically active neurons. *Neuron* 37:109-20
177. MacLean JN, Zhang Y, Goeritz ML, Casey R, Oliva R, et al. 2005. Activity-independent coregulation of  $I_A$  and  $I_h$  in rhythmically active neurons. *J. Neurophysiol.* 94:3601-17
178. Zhang Y, Oliva R, Gisselmann G, Hatt H, Guckenheimer J, Harris-Warrick RM. 2003. Overexpression of a hyperpolarization-activated cation current ( $I_h$ ) channel gene modifies the firing activity of identified motor neurons in a small neural network. *J. Neurosci.* 23:9059-67
179. Baro DJ, Ayali A, French L, Scholz NL, Labenia J, et al. 2000. Molecular underpinnings of motor pattern generation: differential targeting of shal and shaker in the pyloric motor system. *J. Neurosci.* 20:6619-30
180. Baro DJ, Cole CL, Harris-Warrick RM. 1996. RT-PCR analysis of shaker, shab, shaw, and shal gene expression in single neurons and glial cells. *Recept. Channels* 4:149-59
181. Baro DJ, Cole CL, Harris-Warrick RM. 1996. The lobster sbaw gene: cloning, sequence analysis and comparison to fly sbaw. *Gene* 170:267-70
182. Baro DJ, Cole CL, Zarrin AR, Hughes S, Harris-Warrick RM. 1994. Shab gene expression in identified neurons of the pyloric network in the lobster stomatogastric ganglion. *Recept. Channels* 2:193-205. Erratum. 1994. *Recept. Channels* 2(4):350
183. Baro DJ, Harris-Warrick RM. 1998. Differential expression and targeting of  $K^+$  channel genes in the lobster pyloric central pattern generator. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 860:281-95
184. Baro DJ, Quinones L, Lanning CC, Harris-Warrick RM, Ruiz M. 2001. Alternate splicing of the sbal gene and the origin of  $I_A$  diversity among neurons in a dynamic motor network. *Neuroscience* 106:419-32
185. Clark MC, Baro DJ. 2006. Molecular cloning and characterization of crustacean type-one
186. Clark MC, Dever TE, Dever JJ, Xu P, Rehder V, et al. 2004. Arthropod 5-HT<sub>2</sub> receptors: a neurohormonal receptor in decapod crustaceans that displays agonist independent activity resulting from an evolutionary alteration to the DRY motif. *J. Neurosci.* 24:342135
187. French LB, Lanning CC, Harris-Warrick RM. 2002. The localization of two voltage-gated calcium channels in the pyloric network of the lobster stomatogastric ganglion. *Neuroscience* 112:217-32
188. French LB, Lanning CC, Matly M, Harris-Warrick RM. 2004. Cellular localization of Sbab and Shaw potassium channels in the lobster stomatogastric ganglion. *Neuroscience* 123:919-30
189. Herrick FH. 1909. Natural history of the American lobster. *Bull. U.S. Bur. Fish.* 29:plateXXXIII
190. Marder E, Bucher D, Schulz DJ, Taylor AL. 2005. Invertebrate central pattern generation moves along. *Curr. Biol.* 15:R685-99
191. Krenz WD, Nguyen D, Perez-Acevedo NL, Selverston AI. 2000. Group I, II, and III mGluR compounds affect rhythm generation in the gastric circuit of the crustacean stomatogastric ganglion. *J. Neurophysiol.* 83:1188-201