

В. В. Бугай, В. Л. Журавлев,
Т. А. Сафонова, О. В. Сеньков

ИЗМЕНЕНИЕ СЕРДЕЧНОГО РИТМА ГИГАНТСКОЙ АФРИКАНСКОЙ УЛИТКИ *ACHATINA FULICA* ПОСЛЕ УДАЛЕНИЯ ИДЕНТИФИЦИРОВАННЫХ КАРДИОРЕГУЛИРУЮЩИХ НЕЙРОНОВ*

Проблема компенсации функций после повреждения нервной системы была и остается весьма актуальной. Функции нервной системы определяются специфическим паттерном связей множества дифференцированных клеток. Специфичность связей подразумевает их высокую стабильность. Тем не менее нейрональные сети демонстрируют возможность пластических перестроек у интактных животных любых уровней организации, а повреждения каких-либо элементов нервной системы индуцируют мощную нейрональную реорганизацию [11].

Исследования механизмов морфофункциональных перестроек нервных ганглиев после повреждения проводятся также в модельных экспериментах на беспозвоночных [14]. Однако в подавляющем большинстве случаев изучается регенерация нервной системы после передавливания, перерезки нервов или удаления целых частей ганглиев [6].

Пластические перестройки в нервных сетях после удаления отдельных идентифицированных нейронов исследовались преимущественно в острых опытах, на изолированных ганглиях, полуинтактных препаратах или в культуре клеток в течение нескольких часов, дней. Это связано с техническими трудностями регистрации нейрональной активности у интактных беспозвоночных животных. Только для пиявок была отработана методика элиминации идентифицированных нервных клеток в хронических опытах [4, 15].

Нами была разработана методика проведения хронических экспериментов на гигантской африканской улитке — *Achatina fulica* [17]. Этот метод позволяет зарегистрировать активность отдельного идентифицированного нейрона, выполнить с ним необходимые манипуляции, зашить рану и добиться выздоровления прооперированного животного. Таким образом, впервые появилась возможность исследовать длительные пластические перестройки в нервной системе моллюсков после удаления отдельных идентифицированных нейронов.

В качестве экспериментальной модели была выбрана нейрональная сеть кардиорегулирующих нейронов ахатины. Гигантская африканская улитка имеет довольно сложную систему нейронов, регулирующую работу двухкамерного сердца моллюска. Ее основу составляют клетки трех типов: кардиостимулирующие нейроны, тормозные нейроны и мультимодальные нейроны. Преимуществом этой системы является относительная легкость идентификации отдельных нейронов.

Целью данного исследования был анализ изменений сердечных рефлексов после удаления отдельных идентифицированных кардиорегулирующих нейронов африканской улитки.

При планировании экспериментов были поставлены следующие задачи:

- усовершенствовать методику регистрации активности нейронов в хронических экспериментах;

* Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 01-04-49134а).

© В. В. Бугай, В. Л. Журавлев, Т. А. Сафонова, О. В. Сеньков, 2003

• проанализировать изменения сердечного ритма в течение длительного времени после операции;

• на основании полученных результатов оценить наиболее перспективные варианты операции для более детального последующего анализа морфофункциональных перестроек в сети идентифицированных нейронов.

Методика

Объектом исследования в настоящей работе послужили представители наземных моллюсков *Achatina fulica* Ferussac (класс: Pulmonata, отряд: Stylommatophora). Гигантские африканские улитки разводились на кафедре общей физиологии СПбГУ при стандартных условиях в террариумах.

В качестве модели была выбрана сеть кардиорегулирующих нейронов африканской улитки. Это хорошо изученная нейросеть, и большинство клеток легко идентифицируются. Для экспериментов подбирались улитки примерно одинакового возраста и размера (длина раковины около 6 см).

Технику удаления одиночных идентифицированных нейронов из нейросети животного посредством инъекции внутрь клетки протеолитических ферментов мы отработывали, основываясь на данных Д. Боулинг, Дж. Г. Николлс, И. Парнас [4]. Следуя этому методу, элиминацию (удаление) кардиорегулирующих нейронов из ЦНС ахатины мы проводили при помощи внутриклеточной инъекции давлением раствора протеолитического фермента (проназы) во время быстрой микрооперации.

Перед операцией улитку наркотизировали холиноблокатором сукцинилдихолинхлоридом [10]. Для осуществления экстирпации нейронов из ЦНС улитки производился всего один разрез по срединдорзальной линии от головной части до мантийного валика животного. Сразу же после этого края разреза прошивались 3–6 хирургическими нитями, но швы не затягивались, а аккуратно отводились от места расположения ганглиев. Края разреза растягивались и прикалывались булавками. Мышцы, прилегающие к подглоточному комплексу ганглиев, аккуратно раздвигались, и под ганглии подводилась специальная вилочка, состоящая из двух нижних и одного верхнего зубцов. Верхний зубец поднимается и опускается относительно нижних зубцов специальным винтом.

После фиксации ганглиев на вилочках удаляли наружную соединительнотканную оболочку. Инъекция раствора проназы внутрь нейронов проводилась при помощи заточенного стеклянного микроэлектрода, соединенного с системой подачи давления и усилителем для одновременной регистрации внутриклеточного потенциала клетки во время инъекции.

Для инъекции применялся 1%-ный раствор проназы (Merck) в 0,07 моль/л растворе KCl с добавлением инертного красителя Fast Green (Sigma). Количественно инъекцию оценивали визуально по степени окрашивания нейронов, а качество элиминации (гибели) нейрона — электрофизиологически, по исчезновению электрической активности клеток. На других объектах было показано, что проназа не выходит из инъекционных клеток и соседние клетки остаются интактными [4, 15]. Такие же результаты получены и в наших экспериментах. При зашивании стенки тела и в послеоперационный период антибиотики не применяли.

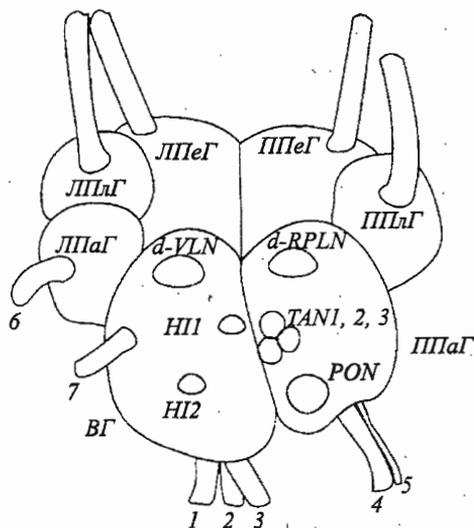
Идентифицированные кардиорегулирующие нейроны африканской улитки. Расположение идентифицированных кардиорегулирующих нейронов на дорзальной поверхности подглоточных ганглиев африканской улитки представлено на рис. 1. В данной серии экспериментов производилось удаление кардиостимулирующих нейронов PON, TAN 1, 2, 3 и гигантских мультимодальных нейронов d-RPLN, d-VLN.

Пептидергический нейрон PON является наиболее эффективным кардиостимулятором. Даже небольшие серии разрядов в клетке PON, всего 2–3 потенциала действия (ПД), могут вызывать длительное повышение частоты сердечных сокращений (ЧСС) и силы сокращения сердца.

Три тонически активных нейрона TAN 1, 2, 3 являются серотонинергическими. Постоянная тоническая электрическая активность этих клеток слегка повышает фоновую ЧСС, а

Рис. 1. Расположение идентифицированных кардиорегулирующих нейронов на дорзальной поверхности подглоточных ганглиев африканской улитки [1, 12].

Нейроны: *d-RPLN*, *d-VLN* — правый и левый гигантские нейроны, *TAN 1, 2, 3* — тонически активные нейроны, *PON* — периодически осциллирующий нейрон, *HI 1, 2* — тормозные холинергические нейроны. Ганглии: *ЛПеГ*, *ППеГ* — правый и левый педальные; *ЛПаГ*, *ППаГ* — правый и левый плевральные; *ППаГ*, *ЛПаГ* — правый и левый париетальные ганглии; *ВГ* — непарный висцеральный ганглий. Нервы: 1 — анальный, 2 — интестинальный, 3 — правый задний паллиальный, 4 — правый париетальный, 5 — добавочный правый париетальный, 6 — левый париетальный, 7 — левый задний паллиальный.



торможение импульсной активности в этих нейронах приводит к замедлению сердечного ритма. Стимуляция *TAN 1, 2, 3* ведет к относительно слабым положительным хронотропным реакциям сердца моллюска.

Гигантские мультифункциональные нейроны *d-RPLN*, *d-VLN* иннервируют сердце и многие висцеральные и соматические мышцы улитки. Они вызывают в мышцах отчетливые дискретные тормозно-возбуждающие постсинаптические потенциалы. Во время высокочастотных разрядов в клетках *d-RPLN*, *d-VLN* наблюдается небольшое и кратковременное торможение сердечных сокращений.

Регистрация сердечного ритма у интактных улиток. Для длительной регистрации сердечного ритма у свободно движущихся улиток использовалась известная методика Г. А. Брехера [5]. Улиток закрепляли за раковину в специальном зажиме, и под нее подводился шар, плавающий в сосуде с водой. Тело улитки просвечивали инфракрасным светом ($\lambda = 0,95$ мкм, светодиод АЛ103), напротив проекции тени сердца размещали фотодатчик ФДК155 [17]. В качестве тестирующего стимула использовали короткий стандартный пневмостимул (дувок), который подавался в область дыхательного отверстия (пневмостома).

Вся экспериментальная установка для регистрации сердечного ритма размещалась в специальном боксе — термостате с температурой 26°C и влажностью около 100%. Регистрация ритмограмм сердца велась на компьютере IBM PC P-166 с помощью программы цифрового осциллографа. Анализ и обработка полученных осциллограмм осуществлялись частично в программе Origin 4,0 компании Microcal Software Inc., а частично в математическом пакете Excel-2000 компании Microsoft Inc.

Процедура анализа сердечного ритма. Анализ сердечного ритма проводился до экспериментального воздействия, после фальш-операции и после удаления кардиорегулирующих нейронов. Тестирование выполнялось по следующей схеме: записывались фоновые сокращения сердца примерно в течение 1 мин, затем наносился стимул (дувок в пневмостом) ровно на вершине систолы и далее записывались сокращения сердца тоже в течение 1 мин (рис. 2).

Частота сердечных сокращений до стимула усреднялась и принималась за базовую. Для статистической оценки изменений ЧСС улиток использовались ровно 25 систол до стимула, и 20 — после стимула. Известно, что в первые секунды после пневмостимула наблюдаются фазные, разнонаправленные изменения мгновенной ЧСС [2], поэтому первые после стимула 5 межсистолических интервалов (МСИ) измеряли индивидуально, а следующие 20 — усреднялись до одного среднего значения. Каждое тестирование состояло из 5 повторов, результаты

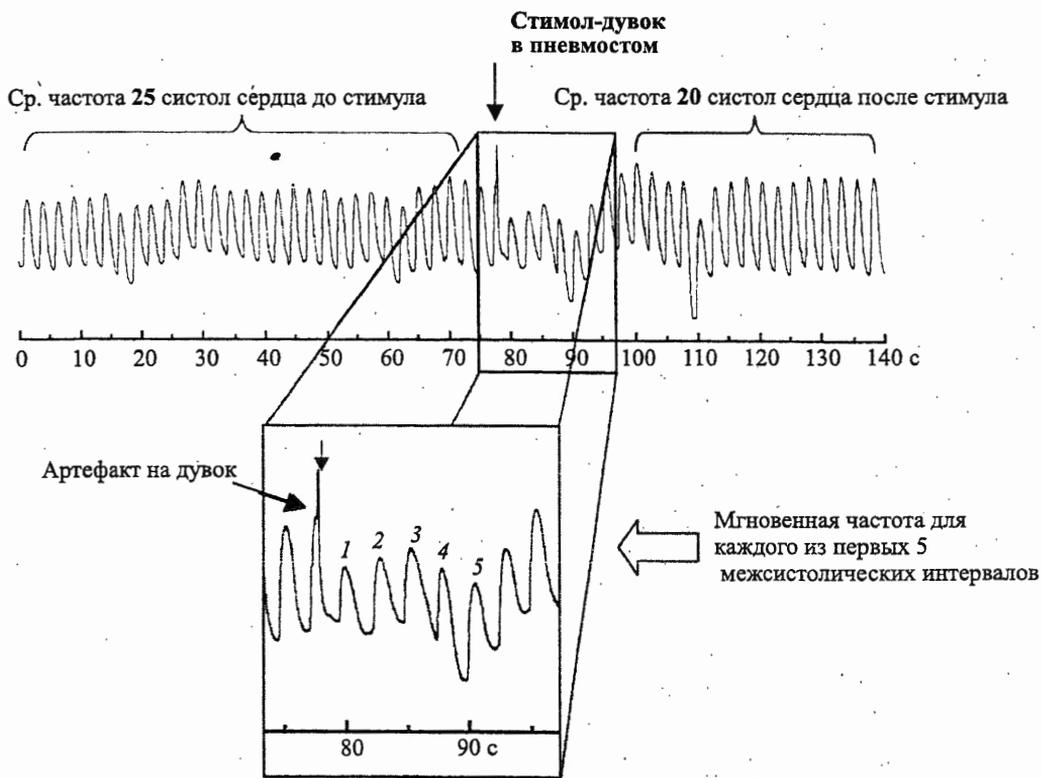


Рис. 2. Способ обработки ритмограмм сердца (пояснение в тексте).

которых усреднялись, интервалы между повторами были не менее 10 мин. Серии тестирований повторялись для каждой улитки один раз в неделю в течение четырех недель после операции.

Были проанализированы изменения ритма и реакции сердца на стимуляцию афферентов пневмостома в 6 сериях экспериментов: 1) после фальш-операции; 2) удаления нейрона d-VLN; 3) удаления нейрона d-RPLN; 4) после одновременного удаления двух гигантских нейронов d-VLN и d-RPLN; 5) после инъекции проназы в три серотонинергических нейрона TAN 1, 2, 3; 6) после удаления периодически осциллирующего нейрона PON.

Статистическая обработка данных. Статистическая обработка проводилась по общепринятым методам. Реакции сердца определялись по изменению средних МСИ, преобразованных в мгновенную ЧСС с применением критерия Стьюдента или сравнением МСИ методом «One-Way ANOVA» программного пакета «Origin». Уровень достоверности различий выбирался не более 0,05.

Результаты исследования

Характеристики сердечного ритма улиток в норме. В норме ЧСС взрослых улиток варьирует в пределах 20–40 уд/мин. Однако у конкретной особи при постоянной температуре сердечный ритм относительно стабилен. Экстрасистолы не наблюдаются, иногда возникают кратковременные периоды торможения. Как и у других животных, ЧСС уменьшается при увеличении массы улитки во время роста [18], поэтому эксперименты проводились на улитках примерно одинаковой массы (39 ± 3 г). При фотооптической регистрации сокращений сердца амплитуда пиков может варьировать из-за смещения сердца относительно фотодатчика во время движений животного (рис. 2, 4).

Наблюдаются также медленные смещения базовой линии, связанные, по-видимому, с сокращениями мышц дна легочной полости.

Поведение оперированных животных. После фальш-операции или удаления только одного кардиорегулирующего нейрона уже на 3–4-й день после операции все прооперированные улитки начинали активно двигаться и питаться. Однако после введения проназы в 2 гигантских нейрона (d-VLN/d-RPLN) или в группу серотониновых нейронов TAN 1, 2, 3 двигательная активность животных восстанавливалась лишь через 5–9 дней. Следует отметить, что удаление одного из гигантских мультимодальных нейронов сопровождалось начальной дистонией верхней пары щупалец. После удаления левого нейрона (d-VLN) тонус левого щупальца в течение первых 3–8 дней был меньше, чем тонус правого. Удаление правого гигантского нейрона (d-RPLN) сопровождалось обратным перераспределением тонуса щупалец. Через 3–4 недели дистония щупалец исчезала.

Изменение мгновенной частоты сердечных сокращений сразу после стимуляции афферентов пневмостома у неоперированных улиток. До операции у всех исследованных улиток при стимуляции афферентов пневмостома коротким (1с) стандартным толчком воздуха были выявлены качественно сходные изменения мгновенной ЧСС (рис. 3, А). Мгновенная частота систол после стимула сначала возрастает, затем становится ниже фоновой и медленно выравнивается к базовой частоте в норме. По усредненным значениям для всех исследованных животных мгновенная частота первой систолы после стимула в среднем на 7% была выше фоновой частоты до стимула, а мгновенная частота второй систолы после стимула была примерно на 8% ниже базовой частоты до стимула. Далее мгновенные частоты последующих 3 систол постепенно приближаются к базовой (фоновой) ЧСС улиток. Если исключить из усреднения одно животное, у которого базовая частота была исходно значительно выше по сравнению с остальными, первые после стимула изменения межсистолических интервалов являются статистически значимыми (рис. 3, Б).

Изменения работы сердца после фальш-операции и удаления нейронов. У всех исследованных улиток в течение первых часов после фальш-операции и удаления любых идентифицированных кардиорегулирующих нейронов сердца наблюдается выраженная аритмия. На осциллограммах появляются колебания разной амплитуды и длительности, обусловленные, по-видимому, десинхронизацией систол предсердия и желудочка (рис. 4). Эти реакции могли быть обусловлены разными факторами, такими как активация афферентов в ходе операции, нарушение нормальных гидромеханических условий, падение давления гемолимфы (во время эксперимента улитки теряли большую часть гемолимфы) и др. Однако уже в течение первой послеоперационной недели аритмия и десинхронизация сокращений практически исчезали.

Анализ динамики изменений ЧСС после операций и удаления отдельных идентифицированных нейронов позволил выявить некоторые общие закономерности в реакциях сердца. Экспериментальные данные, полученные до операции и в течение 1–4 недель после фальш-операции или элиминации 1–3 идентифицированных кардиорегулирующих нейронов, показали, что в большинстве случаев у улиток наблюдалось достоверное ($p < 0,01$) повышение средней ЧСС (рис. 5, А). Только после удаления пептидергического нейрона PON средняя ЧСС в первые недели после операции достоверно не отличается от исходной, однако к концу первого месяца отмечалась тенденция к повышению ЧСС.

У улитки на третий день после фальш-операции значения средней ЧСС и реакции сердца на пневмостимул практически не отличались от дооперационного уровня. Одна-

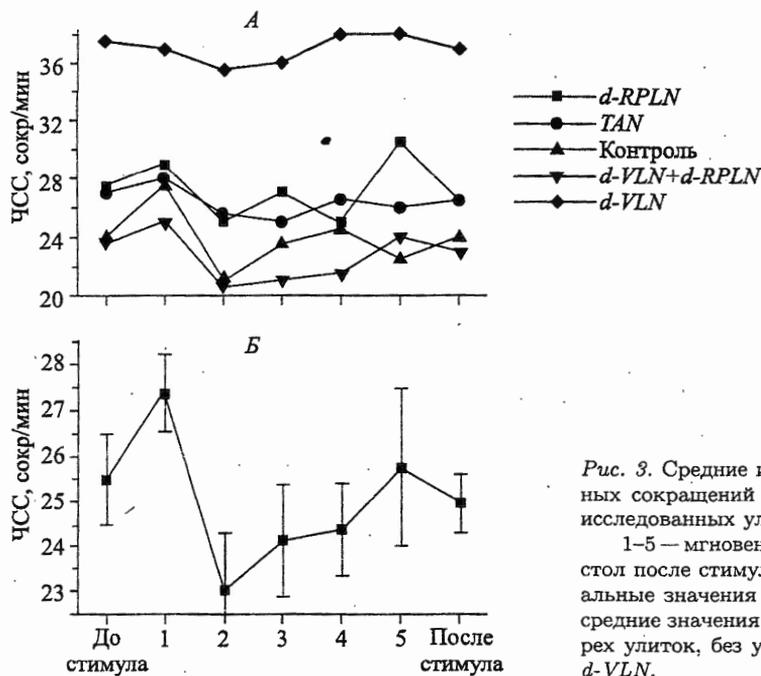


Рис. 3. Средние и мгновенные частоты сердечных сокращений (ЧСС) до и после стимула у исследованных улиток до операции.

1-5 — мгновенные частоты первых пяти систол после стимула (см. рис. 2). А — индивидуальные значения для каждого животного; Б — средние значения с ошибкой среднего для четырех улиток, без улитки с удаленным нейроном *d-VLN*.

ко уже через неделю ЧСС достоверно увеличивалась и одновременно возрастал размах колебаний мгновенных ЧСС для первых 5 систол после нанесения пневмостимула. Максимальная разница по сравнению с исходными данными регистрировалась на третьей неделе (рис. 5, Б), а затем средняя ЧСС начинала приближаться к дооперационному уровню.

Качественно сходные реакции наблюдались и после удаления нейронов *d-RPLN*, трех клеток *TAN* 1, 2, 3, двух нейронов *d-VLN/d-RPLN*. Если сравнивать эти данные с фальш-операцией, то здесь можно отметить (как предварительное предположение) тенденцию к более разному повышению ЧСС, увеличению размаха колебаний постстимуляционных межсистолических интервалов и относительно медленному восстановлению исходной ЧСС (рис. 5, Б).

Обсуждение результатов

Проведенные эксперименты показали, что удаление любого из кардиорегулирующих нейронов, даже группы нейронов, в большинстве случаев не вызывает, по-видимому, такую реакцию, которую однозначно можно назвать специфической для данной клетки. Вначале мы надеялись, что по реакции сердца можно будет определить, какой нейрон удален. По-видимому, большая часть зарегистрированных нами изменений сердечно-го ритма является неспецифической реакцией нервной системы и улитки в целом на операцию и повреждение ЦНС.

Можно отметить следующие две наиболее важные, на наш взгляд, общие реакции: 1) тенденция увеличения средней частоты сердечных сокращений у оперированных животных и 2) увеличение размаха колебаний мгновенной частоты первых после стимула пяти систол на 2-4-й неделе после операции (см. рис. 5).

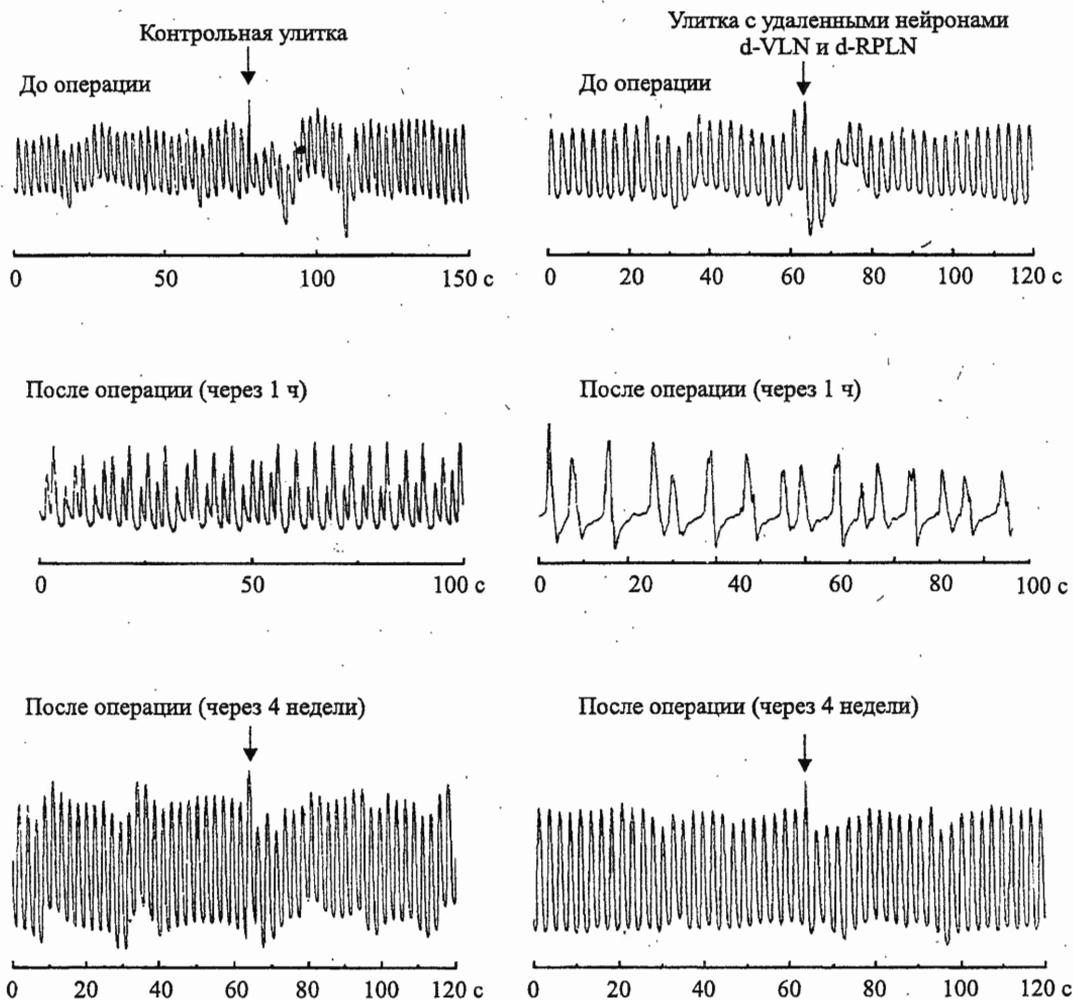


Рис. 4. Изменение сердечного ритма улиток в разные сроки после фальш-операции и удаления гигантских нейронов.

Стрелкой обозначен момент стимуляции пневмостома.

Повышение частоты сердечных сокращений в результате хирургической операции согласуется с данными, которые получили на аллизии [8, 9]. В этой серии экспериментов было обнаружено, что повреждение стенки тела аллизии сопровождается появлением в гемолимфе факторов, влияющих на многие мышцы моллюска и увеличивающих частоту сердечных сокращений. Неидентифицированные пока факторы выделяются не только в месте повреждения, но и по всей поверхности тела улитки. То есть смывы даже с кожи животного, отдаленной от места повреждения или стимуляции, обладают кардиостимулирующим эффектом. В качестве возможных веществ назывались серотонин и малые кардиоактивные пептиды (SCPs), которые освобождаются поврежденными тканями и/или периферическими и центральными нейронами.

Относительная стабильность частоты сердечных сокращений в течение длительного промежутка времени после удаления периодически осциллирующего нейрона PON

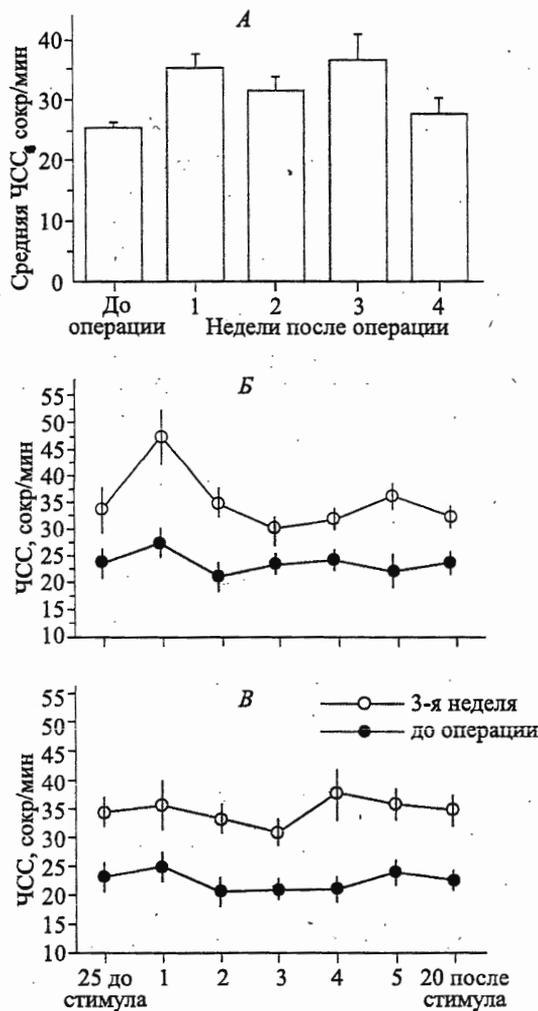


Рис. 5. Динамика изменений ЧСС у улиток после операции. А — изменение средней ЧСС по всем животным; Б — средние и мгновенные ЧСС у улитки до и через 3 недели после фальш-операции; В — средние и мгновенные ЧСС у улитки до и через 3 недели после удаления двух гигантских нейронов d-VLN, d-RPLN. Нижние графики на (Б, В) являются фрагментами рис. 3, А.

позволяет предложить гипотезу о том, что повышение ЧСС ахатины в результате повреждения стенки тела и удаления других нейронов может быть опосредовано этим нейроном. Хотя нейротрансмиттеры PON пока неидентифицированы, известно, что гомологи PON у аплизии и прудовика синтезируют пептиды, обладающие выраженным кардиостимулирующим эффектом [13]. Среди всех исследованных нейронов ахатины PON наиболее эффективно усиливает работу сердца [1].

Вторая реакция — усиление размаха колебаний мгновенной частоты после стимула связана, по-видимому, с изменением режима работы кардиорегулирующей сети в процессе регенерации в широком смысле этого слова. На это могут влиять и процес-

сы восстановления стенки тела, и пластические изменения в нейрональной сети после удаления клеток. По-видимому, данные процессы только усиливают размах колебаний мгновенной частоты после стимула, а сам эффект четко выражен и до операции, и после фальш-операции. Эта реакция также исчезает после удаления периодически осциллирующего нейрона РОН.

Последующее кратковременное торможение может быть связано с активированием тормозных холинергических нейронов П1,2. Эти клетки у ахатины, как и у виноградной улитки, являются сенсорно-моторными и тоже стимулируются при механическом раздражении афферентов мантии и внутренних органов [7]. Несмотря на короткую реакцию на афферентные стимулы, тормозные нейроны способны быстро подавлять спонтанные сокращения сердца благодаря эффективной суммации тормозных постсинаптических потенциалов (ТПСП) в миокарде. Тестирование улиток через длительные промежутки после операции, 4 недели, показало общую тенденцию к нормализации ритма и уменьшению размаха колебаний ЧСС. Нормализация ЧСС указывает на развитие процессов компенсации в нервной системе, что проявляется, например, и в исчезновении первоначальной асимметрии тонуса глазных щупалец после удаления одного из гигантских нейронов.

Статья рекомендована акад. РАН А. Д. Ноздрачевым.

Summary

Bugaj V.V., Zhuravlev V.L., Safonova T.A., Senkov O.V. The changes of heart rhythm of the Giant African snail, *Achatina fulica*, after removing of identified cardioregulating neurons.

Changes of heart rhythm of the Giant African snail, *Achatina fulica*, were analysed after deleting single cardioregulating neurons. Single neurons were killed in anesthetized animals by intracellular injection of 1% of Pronase. Changes of the basic cardiac rhythm and short-term reactions after stimulation of pneumostome afferents were analyzed. It was found that deleting 1-2 cells from the group of cardiostimulating neurons increased both the average frequency of heart beats and mean deviations of instantaneous frequency after stimulation. The analysis of experimental data has shown that the majority of the registered changes of cardiac rhythm is a nonspecific response of heart and nervous system of the snail to the body injury.

Литература

1. Журавлев В.Л., Кодыров С.А., Бычков Р.Е., Сафонова Т.А., Дьяков А.А. Кардиостимулирующие нейроны в подглоточных ганглиях африканской улитки *Achatina fulica* Ferussac // Физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 1994. Т. 80, №9. С. 29-37.
2. Журавлев В.Л., Местников В.А., Сафонова Т.А., Лазо И.И. Нейроны, регулирующие работу сердца улитки *Helix pomatia* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1984. Т. 20, №6. С. 587-593.
3. Benbassat D., Spira M.E. The survival of transected axonal segments of cultured *Aplysia* neurons is prolonged by contact with intact nerve cells // Eur. J. Neurosci. 1994. Vol. 6. P. 1605-1614.
4. Bowling D., Nicholls J.G., Parnas I. Destruction of a single cell in the C.N.S. of the leech as means of analysing its connections and functional role // J. Physiol. 1978. Vol. 282. P. 169-180.
5. Brecher G.A. Die Entstehung und biologische Bedeutung der subjektiven Zeiteinheit des Moments // Ztschr. vergleich. Physiol. 1932. Vol. 18. P. 23-41.
6. Bulloch A.G.M. Development and plasticity of the molluscan nervous system // The Mollusca. Neurobiology and Behavior / Ed. by A. O. D. Willows. Vol. 8. Orlando, 1985. P. 335-410.
7. Bychkov R., Zhuravlev V., Kadirov S., Safonova T. Cardiac inhibitory neurons in the snail *Achatina fulica* // J. Brain Res. 1997. Vol. 38, N 3A. P. 263-278.
8. Cooper B.F., Krontiris-Litowitz J.K., Walters E.T. Humoral factors released during trauma of *Aplysia* body wall II. Effect of possible mediators // J. Comp. Physiol. 1989a. Vol. 159. P. 225-235.
9. Cooper B.F., Krontiris-Litowitz J.K., Walters E.T. Humoral factors released during trauma of

Aplysia body wall I. Body wall contraction, cardiac modulation, and central reflex suppression // J. Comp. Physiol. 19896. Vol. 159. P. 211–223. 10. Croll R.P. Distribution of monoamines within the central nervous system of the juvenile pulmonat snail, *Achatina fulica* // Brain Research. 1988. Vol. 460. P. 29–49. 11. Crutcher K.A. Anatomical correlates of neuronal plasticity // Learning and Memory: A Biological View / Ed. by J. L. Martinez, R. P. Kesner. Orlando, 1986. P. 83–123. 12. Furukawa Y., Kobayashi M. Neural control of heart beat in the african giant snail, *Achatina fulica* Ferussac. 1. Identification of the heart regulatory neurones // J. exp. Biol. 1987a. Vol. 129. P. 279–293. 13. Kerkhoven R.M., Ramkema M.D., Van Minnen J., Croll R.P., Pin T., Boer H.H. Neurons in a variety of molluscs react to antibodies raised against the VD1/RPD2 alpha-neuropeptide of the pond snail *Lymnaea stagnalis* // Cell Tissue Res. 1993. Vol. 23, N 2. P. 371–379. 14. Moffett S.B. Neuronal regeneration in gastropod molluscs // Progress in Neurobiology. 1995. Vol. 46. P. 289–330. 15. Parnas I., Bowling D. Killing of single neurons by intracellular injection of proteolytic enzymes // Nature. 1977. Vol. 370. P. 626–628. 16. Skelton M., Alevizos A., Koester J. Control of the cardiovascular system of *Aplysia* by identified neurons // Experientia. 1992. Vol. 48. P. 809–817. 17. Zhuravlev V.L., Bugaj V.V., Safonova T.A., Kodirov S.A. New cardioinhibitory neurons and new type of inhibitory postsynaptic potentials in the heart of giant African snail, *Achatina fulica* // Abstracts of XXXIII International Congress of Physiological Sciences. St.-Petersburg. 1997. N P072.11. 18. Zhuravlev V.L., Safonova T.A., Ozerov G.L. Heartbeats in intact Giant African snail, *Achatina fulica* // Zoologica Poloniae. 1997. Vol. 42/1–4. P. 55–66.

Статья поступила в редакцию 7 октября 2002 г.