

ВИСЦЕРО–КАРДИАЛЬНЫЕ РЕФЛЕКСЫ У МОЛЛЮСКОВ

ВЛАДИМИР ЛЕОНИДОВИЧ ЖУРАВЛЕВ (1949–2009)

ФИЗИОЛОГ САНКТ–ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

©2014 С.А. Кодиров,* В.А. Головки**

* *Институт нейробиологии, Медицинская Школа Морехоуса, Атланта, США*

** *Федеральное государственное бюджетное учреждение науки, Институт*

физиологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар

E-mail: skodirov@msm.edu

Профессор Владимир Леонидович Журавлев в течение всей научной деятельности занимался биологией, нейробиологией и физиологией беспозвоночных. Он в основном исследовал моллюсков (*Helix*, *Lymnaea*, *Achatina*), но проводил опыты и на пиявках, тараканах, лягушках. Доктор Журавлев интересовался основами и сравнительными аспектами физиологии организмов, органов и их клеток. Механизмы висцерокардиальных рефлексов были изучены у ряда брюхоногих моллюсков, но онтогенез сердечного ритма изучался на любимом объекте – *Achatina fulica*. Его лаборатория при сотрудничестве за рубежом показала сходство фармакологических и биофизических свойств ионных токов млекопитающих и моллюсков. Владимир Леонидович, преподавая физиологию, экспериментально демонстрировал увлекательные факты о простых нервных сетях и возбуждении/торможении сердцебиения одиночными нейронами. Он был одним из немногих, кто не только руководил, но при необходимости проводил лично все аспекты опытов от препарации до регистрации.

Ключевые слова: сердечный ритм, тормозные нейроны, ганглия, ионные каналы, возбуждающие нейроны, моллюски.

Профессор Владимир Леонидович Журавлев в течение всей научной деятельности занимался биологией, нейробиологией и физиологией беспозвоночных (Журавлев, 1999). Окружающие всегда его видели оптимистично настроенным и свободным от всякого рода стереотипов. Владимир Леонидович был одним из немногих, к кому люди стремились прежде всего из-за симпатии и уважения.

Родился В. Л. Журавлев 1 мая 1949 г. в Казахстане в семье военнослужащего, а его мать была ювелиром–технологом. В средней школе, пройдя многочисленные олимпиады, 14-

летний юноша был принят в лицей для одаренных школьников при Санкт-Петербургском (тогда Ленинградском) государственном университете. После окончания лицея он был зачислен на биолого-почвенный факультет университета, который окончил с отличием в 1971 г. Он начал научную работу уже на II-ом курсе на кафедре физиологии человека и животных. Участие в экспериментальной работе вызвало у него интерес к исследованиям автоматии миокарда и нейронов, который он сохранил на всю жизнь. В 1974 г. В. Л. Журавлев защитил кандидатскую диссертацию, а в 1999 г. докторскую на тему «Механизмы висцерокардиальных рефлексов у брюхоногих моллюсков». С 1971 г. и до конца жизни (15 января 2009 г.) В. Л. Журавлев работал на кафедре физиологии человека и животных.

Студенты и коллеги уже в начале его карьеры оценили Владимира Леонидовича, как прекрасного специалиста не только в биологии и близко прилегающих дисциплинах, но и во многих других областях. Кафедру физиологии человека и животных (ныне общей физиологии) и невозможно было представить без Владимира Леонидовича. Его научная деятельность поддерживалась отечественными фондами (РФФИ) и фондом Дж. Сороса (с 1996 г.) как перспективного лектора и исследователя. Профессор Журавлев читал интересные лекции в рамках международной магистерской программы Европейской Комиссии "TEMPUS". Его лекционный курс "Простые нервные системы и нейронные сети" был посвящен анализу следующих проблем современной нейробиологии:

- Выбор объектов среди беспозвоночных животных (черви, моллюски, членистоногие)
- Физиологическая консервативность и вариабельность идентифицируемых нейронов
- Командные нейроны ракообразных и моллюсков
- Нейронная организация простых рефлекторных реакций
- Пластичность нейронов в простых нервных системах
- Сенситизация и классические условные рефлексы у беспозвоночных
- Реконструкция элементов нейрональных сетей *in vitro*

Как многие увлечённые ученые мира (например П.М. Балабан, Е.Р. Кандэл, П.Г. Костюк, В.П. Никитин, А.С. Пивоваров, Е.И. Солнцева и др.) он проводил опыты на моллюсках. Особенности работы сердца изучались на любимом объекте – гигантской африканской улитке, *Achatina fulica* (Férussac, 1821). Электрофизиологические исследования выявили, что в клетках миокарда у гастропод регистрируется медленная диастолическая деполяризация (S.–Rozsa, Zhuravlev, 1981; Zhuravlev et al., 1991). Известно, что наибольшее число аналогий в строении и функционировании сердца существуют между позвоночными животными и моллюсками, поскольку они имеют камерные сердца с миогенной автоматией (Kodirov, 2011a). Сердце всех гастропод состоит из одного желудочка (рис. 1), но количество

предсердий коррелирует с жаброй/легких: у одножаберных одно предсердие, а у четырехжаберных их соответственно четыре. Как и у позвоночных, сердце моллюсков состоит из мышечных клеток и окружено перикардом (Hill, Welsh, 1966), и кровь поступает из предсердия (предсердий) в желудочку.

В отличие от нейронов (Балабан и др., 2013; Пивоваров и др., 2012, 2013а, 2013б; Kostyuk et al., 1972; Solntseva et al., 2011), свойства ионных токов в кардиомиоцитах моллюсков исследованы весьма фрагментарно, и только у двух видов. Проф. В.Л. Журавлев четко понимал важность сравнения свойств, а в перспективе – и генов калиевых каналов у различных представителей животного мира. В 1996 году он был приглашен в Гейдельбергский университет как один из признанных экспертов в области электрофизиологии. В итоге в сотрудничестве с проф. Брахманном был успешно выполнен проект по сравнению K^+ -токов в клетках животных стоящих на разных ступенях эволюционной лестницы (Kodirov et al., 2004). Основная часть экспериментов, посвященных анализу ионных токов, была проведена на кардиомиоцитах наземных легочных моллюсках *Helix*. Самые первые эксперименты были проведены ранее в кардиомиоцитах *Achatina* (Kodirov et al., 1995). Владимир Леонидович использовал улиток не только для научных исследований, но также и для практических занятий студентов своей кафедры. Такой же подход был одно время предпринят в Германии для студентов–медиков, там проводили эксперименты на изолированном сердце виноградной улитки. Для учебной цели он и его ученики в основном использовали лягушек и создали наглядное пособие четко иллюстрирующие очаг(и) сердцебиение и его ритм (Журавлев, Шабельников, 2004).

Как отмечалось выше, моллюски являлись излюбленным объектом исследований Проф. В. Л. Журавлева. У брюхоногих моллюсков им были изучены многие классические нейротрансмиттеры. Под классическими нейротрансмиттерами подразумеваются все нейротрансмиттеры, за исключением кардиоактивных пептидов присутствующие в нейроне PON (рис.1). Для сердца моллюсков классические нейротрансмиттеры это в первую очередь ацетилхолин, серотонин (5-окситриптамиин) и катехоламины (Журавлев, 1999; Kodirov, 2011а).

Многие авторы исследовали нейрональную регуляцию работы сердца моллюсков (рис. 2), но мало было известно о свойствах каналов в кардиомиоцитах. В.Л. Журавлев хотел понять роль постсинаптических потенциалов в модуляции ионных каналов в сердце. Подобранные экспериментальные условия, включая одинаковый состав вне- и внутриклеточных растворов, использование селективных блокаторов позволили адекватно сравнивать потенциал зависимые K^+ -каналы у млекопитающих и моллюсков. Анализ токов и фармакологические результаты выявили наличие в сердце улитки калиевых каналов, кодируемых α -

субъединицами Kv2.1 и Kv4.2 (Kodirov et al., 2004). Аналогичная мультикомпонентность характерна для кардиомицитов теплокровных.

Владимир Леонидович был представителем классической школы физиологии, но постоянно искал и применял в своей работе новые современные методы исследования и обработки данных. Он еще в 1983 собрал и использовал универсальный электростимулятор с цифровым управлением. У него имеется несколько научных изобретений (Журавлев, Сафонова, 1975; Муравьев и др., 1984; Бычков и др., 1996; Журавлев и др., 1991) в их числе присасывающийся электрод для регистрации биопотенциалов сердца *in vivo* (рис. 2). Один из признаков уникальности этого микроэлектрода заключается в том, что в раствор добавляли краситель, что облегчало визуальное наблюдение при деликатной работе с сердцем, так как чрезмерное механическое воздействие и высокая концентрация K^+ могут неотвратно повредить миокард.

Детальное исследование тормозных нейронов занимает особенное место в числе уникальных достижений Владимира Леонидовича. Надо отметить, что он как и наши соотечественники (Наточин, Шахматова, 2013; Солнцева и др., 2013; Гринкевич, 2012) оставался до конца преданным такому относительно простому объекту как моллюски, хотя во всем мире уже давно перешли на теплокровных, в частности из-за большей фондовой поддержки. В числе его важнейших достижений следует отметить разработку нового метода препарирования моллюсков, который позволяет сохранить внутренние органы и все нейроэффektorные связи. Выше упомянутый способ препарирования он назвал «тотальным» («whole-mount preparation»). При этом, после окончания опытов, оперированное место у животного зашивали и проводили дополнительные хронические эксперименты (Журавлев и др., 2000). Именно эта методика позволила обнаружить новые функции у хорошо исследованных ранее нейронов и открыть новый кардиорегулирующий вход у наземных pulmonat (Zhuravlev et al., 2001). Этот вход образован гигантскими мультимодальными нейронами, которые участвуют одновременно в регуляции нескольких физиологических функций (Малышев, Балабан, 2012).

Он содержал моллюсков на кафедре и бережно ухаживал за ними. Его интересовала нервная система в контексте с работой сердца, почки, и их эмбриональное развитие. В недавних работах его лаборатории приведена уникальная регистрация трехмерной электрической активности вокруг тела (в том числе и в ноге) *Achatina* при активации гигантских нейронов (Шабельников и др., 2005). Недавно было показано, что экзогенный серотонин влияя на мускулатуру подошвы вызывает локомоцию у *Lymnaea stagnalis* (Pavlova, 2013).

В. Л. Журавлев – автор и соавтор научных публикаций среди которых монографии (4); пособия (10); статьи (47); патенты (4). Он не только писал статьи, книги, учебные пособия, но и рецензии на работы других коллег за рубежом, у нас в России, в странах бывшего СССР. Прилагаем отрывок оригинала рецензии на книгу “Human physiology” (Rhoaders and Pflanzler, 2003): “В отличие от многих руководств/учебников, называемых «Физиология человека», в которых основной материал иллюстрирован данными, полученными на животных, в рецензируемой книге фактический материал касается особенностей именно физиологии человека”. Его считали компетентным и в области физиологии растений, он рецензировал учебное пособие “Электрофизиология растений”.

Он был одним из членов секции общей физиологии Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Из 14 выпускников кафедры – победителей в конкурсе дипломных работ и магистерской диссертации, четверо были его непосредственными учениками: Кодиров, Дьяков, Старушенко и Шабельников (Дондуа, 2008).

Владимир Леонидович был выдающимся ученым и внес огромный вклад в науку как в аспекте расширение знаний, так и в числе их носителей в лице своих непосредственных учеников. Знания в области электрофизиологии (внутриклеточные микро электроды, присасывающиеся электроды, сахарозный мостик), которыми он щедро делился со своими учениками (Kodirov, 2011b) позволяют с уверенностью провести компетентные исследования. Содикдзон Кодиров недавно в США случайно встретил бывшего студента из КНР по фамилии Ду. Он сейчас занимается ионными каналами в амигдале и успешно использует электрофизиологию в Университете Айовы. Бывший студент рассказал, что Владимир Леонидович будучи в Китае в научной командировке учил его электрофизиологии. Например, как вытянуть адекватные микроэлектроды из первичного сыра, да и другие тонкости.

Доктор биологических наук Владимир Леонидович был уникальным человеком. В последние годы ему было нелегко – отъезд за рубеж любимых учеников создавало огромные сложности в работе его группы, хотя он поддерживал постоянность своего характера и непринужденность личности. Нам было очень легко с ним и мы ценим оригинальное чувство юмора Владимира Леонидовича.

Список литературы

1. Бабминдра В.П., Журавлев В.Л., Павленко И.Н., Сафонова Т.А., Местников В.А. Идентификация нейронов виноградной улитки пероксидазным методом. Доклады АН СССР. 1979. 245: 743–745.

2. Балабан, П., Д. Воронцов, В. Дьяконова и др. Центральные генераторы паттерна. Журн. высш. нерв. деят. 2013. 63 (5): 520–541.
3. Бугай В.В., Журавлев В.Л., Сафонова Т.А. Нейроэффektorные связи гигантских мультимодальных нейронов африканской улитки, *Achatina fulica*. Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 2004. 90: 169–180.
4. Бугай В.В., Журавлев В.Л., Сафонова Т.А., Сеньков О.В. Изменение сердечного ритма гигантской африканской улитки *Achatina fulica* после удаления идентифицированных кардиорегулирующих нейронов. Вестник СПбГУ. Сер. 3. Вып. 1. 2003. №3, 68–77.
5. Бычков Р.Е., Журавлев В.Л. Синхронная активность в серотонинергических нейронах виноградной улитки. Вестник СПбГУ, Сер. 3. Вып. 3. 1992. №17. С. 100-102.
6. Бычков Р.Е., Сафонова Т.А., Журавлев В.Л. Висцерокардиальные рефлексy у виноградной улитки. Журн. высш. нерв. деят. 1992. 42 (6): 1196-1207.
7. Бычков Р.Е., Журавлев В.Л. Присасывающийся электрод для регистрации биопотенциалов. Удостоверение на рационализаторское предложение Ленинградского университета N 943 от 21 декабря 1987 г.
8. Гринкевич Л.Н. Исследование метилирования гистона H3 при формировании долговременной памяти. Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 2012. 98: 1111–1118.
9. Дондуа А.К. Санкт-Петербургскому обществу естествоиспытателей 140 лет. 95 стр. 2008.
10. Журавлев В.Л. Механизмы нейрогуморального контроля сердца гастропод. Журн. эвол. биох. физиол. 1999. 35: 65–77.
11. Журавлев В.Л., Бугай В.В., Сафонова Т.А. Динамика доминирования идентифицированных кардиорегулирующих нейронов у улитки *Achatina fulica*. Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 2000. 86: 987–994.
12. Журавлев В.Л., Инюшин М.Ю. Влияет ли гипоксия на электрофизиологические характеристики нейронов виноградной улитки? Нейрофизиология. 1983. 15 (1): 96-98.
13. Журавлев В.Л., Инюшин М.Ю., Кийко В.В., Степанов И.И. Устройство для введения микроэлектрода в клетку биологического объекта. Авт.свид. N1662492, МКИ А61 В5/04, Бюл. изобр. N26. 1991.
14. Журавлев В.Л., Инюшин М.Ю., Сафонова Т.А. Исследование постсинаптических потенциалов в миокарде улиток рода *Helix*. Журн. эвол. биох. физиол. 1989. 25 (5): 589-597.
15. Журавлев В.Л., Инюшин М.Ю., Сафонова Т.А. Центральные нейроны, тормозящие работу сердца виноградной улитки. Научные доклады высшей школы. Серия "Биологические науки". 1990. С. 58-65.

16. 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. 80 (9): 29-37.
17. Журавлев В.Л., Местников В.А., Сафонова Т.А., Лазо И.И. Нейроны, регулирующие работу сердца улитки *Helix pomatia*. Журн. эволюц. биох. физиол. 1984. 20 (6): 587-593.
18. Журавлев В.Л., Павленко И.Н., Сафонова Т.А., Местников В.А. Экспериментальные условия внутриклеточной инъекции пероксидазы хрена.- В кн.: Аксонный транспорт веществ в системах мозга. Киев: Наукова думка. 1981. С. 136-139.
19. Журавлев В.Л., Сафонова Т.А. Особенности физиологических реакций различных типов чувствительных нейронов пиявки на прямую поляризацию тела клетки. Физиол. журн. СССР им. И.М.Сеченова. 1974. 60: 1030–1036.
20. Журавлев В.Л., Сафонова Т.А. Следовые эффекты в различных нейронах ганглиев большой ложноконской пиявки после ритмической стимуляции. Доклады АН СССР. 1975. 222: 750–752.
21. Журавлев В.Л., Сафонова Т.А. Устройство для внутриклеточной регистрации биопотенциалов подвижных клеток. Авторское свид. N 459214, (МКИ А61В 5/04. 1974). Бюллетень изобрет. N5. 1975.
22. Журавлев В.Л., Сафонова Т.А., Инюшин М.Ю., Местников В.А. Идентифицированные нейронные сети у виноградной улитки. –В сб.: Механизмы деятельности центральной и периферической нервной системы. Нервная система. Л.: ЛГУ. 1988. Вып. 27. С. 34-41.
23. Журавлев В.Л., Сафонова Т.А., Кадырова К.К. Синхронизация нейрональной активности и сокращений сердца прудовика *Lymnaea stagnalis*. Вестн. ЛГУ. Сер.3. Вып.2. 1989. С. 61-68.
24. Журавлев В.Л., Шабельников С.В. Сердце лягушки. Строение и функционирование. <http://www.bio.pu.ru/materials/frog>. 2004.
25. Инюшин М.Ю., Журавлев В.Л. Стабилизация скорости перфузирующего раствора с помощью поплавковой камеры. Физиол. журнал СССР им. М.Сеченова. 1983. 69 (3): 414-415.
26. Инюшин М.Ю., Журавлев В.Л., Сафонова Т.А. Командные нейроны пневмостома инициируют синаптические потенциалы в сердце и легком улитки. Журн. высш. нерв. деят. 1987. 37 (3): 581-583.
27. Кодиров С.А., Журавлев В.Л., Бычков Р.Е., Сафонова Т.А., Степанов И.И. Электрическая активность в серотонинергических нейронах африканской улитки *Achatina fulica* в норме и после обработки 5,6-дигидрокситриптамином. Вестник СПбГУ. Сер.3. Вып.3. 1994. С. 68-75.
28. Кодиров С.А., Журавлев В.Л., Сафонова Т.А., Мельников К.Н., Вислобоков А.И. Ионные

- каналы в кардиомиоцитах млекопитающих. Обз. клин. фармакол. лек. тер. 2004. 3: 27–41.
29. Козырев С.А., Никитин В.П. Различие молекулярных механизмов долговременного синаптического облегчения при ассоциативном обучении и сенситизации. Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 2013. 99 (5): 599-611.
30. Малышев А. Ю., Балабан П. М. Изменение внутриклеточной концентрации ионов кальция при генерации высокоамплитудных ВПСП в нейронах виноградной улитки. Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 2012. 98: 1298–1306.
31. Муравьев В.И., Журавлев В.Л., Сафонова Т.А. Универсальный электростимулятор с цифровым управлением. Физиол.журн. СССР. 1983. 69: 269–272.
32. Наточин Ю.В., Шахматова Е.И. Соотношение катионов в жидкостях внутренней среды у водных и наземных организмов. Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 2013. 99: 383–391.
33. Никитин В. П., Солнцева С. В., Козырев С. А. Влияние ингибитора протеинкиназы Mzeta на сохранение и реконсолидацию долговременной памяти условной пищевой аверсии у улитки. Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 2014. 100 (8): 906-917.
34. Пивоваров, А., Г. Мурзина, Д. Махновский и др. Роль миозинов в депрессии чувствительности нейронов виноградной улитки к ацетилхолину на клеточном аналоге привыкания. Журн. высш. нерв. деят. 2013. 63 (4): 470–478.
35. Пивоваров, А., Г. Мурзина, М. Третьякова, Д. Махновский. Роль серин/треониновых и тирозиновых протеинфосфатаз нейронов виноградной улитки на клеточном аналоге привыкания. Журн. высш. нерв. деят. 2013. 63 (2): 256–268.
36. Пивоваров, А., Н. Васильева, Г. Мурзина, Д. Махновский. Роль актиновых микрофиламентов в депрессии вызванного ацетилхолином тока в нейронах виноградной улитки на клеточном аналоге привыкания. Журн. высш. нерв. деят. 2012. 62 (2): 222–232.
37. Сафонова Т.А., Журавлев В.Л. Изменения электрофизиологических характеристик нейронов большой ложноконской пиявки при повышении внутриклеточной концентрации ионов натрия. Биофизика. 1977. 22: 456–460.
38. Сафонова Т.А., Местников В.А., Журавлев В.Л. Характеристика нейронов, связанных с движениями пневмостомы у улитки *Helix pomatia*. Журнал эвол. биох. физиол. 1984. 20 (5): 488-495.
39. Сафонова Т.А., Пустаи Я., Журавлев В.Л. Следовые реакции в нейронах беспозвоночных. Нервная система. 1982. 23: 56–65.
40. Солнцева С. В., Сторожева З. И., Никитин В. П., Шерстнев В. В. Спонтанное облегчение воспроизведения долговременной памяти в течение нескольких дней после обучения животных. Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 2013. 99: 362–371.

41. Шабельников С.В., Журавлев В.Л., Сафонова Т.А., Бугай В.В. Трехмерные электрические поля вокруг тела африканской улитки *Achatina fulica* при активации гигантских нейронов. Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 2005. 91: 348–352.
42. Bychkov R, Zhuravlev V, Kodirov S, Safonova T. Cardiac inhibitory neurons in the snail *Achatina fulica*. *J. Brain Res.* 1997. 38: 263–278.
43. Delgado, N., Vallejo, D. and Miller, M. W. Localization of serotonin in the nervous system of *Biomphalaria glabrata*, an intermediate host for schistosomiasis. *J Comp Neurol* 520, 3236-3255. 2012.
44. Kodirov SA. The neuronal control of cardiac functions in Molluscs. *Comp. Biochem. Physiol.* 160, 102–116. 2011a.
45. Kodirov SA. To memory of Vladimir Leonidovich Zhuravlev – teacher, gifted scientist and mentor in Saint Petersburg University. *Comp. Biochem. Physiol.* 160, 102–116. Supplement. 2011b.
46. Kodirov, S., Zhuravlev, V., Kreye, V. The membrane conductance of cardiac single cells obtained from the edible snail, *Helix pomatia*, is carried mainly by K⁺ ions. In *The 8th Symposium on Invertebrate Neurobiology*. Tihany, Hungary. 1995.
47. Kodirov SA, Zhuravlev VL, Pavlenko VK, Safonova TA, Brachmann J. K⁺ channels in cardiomyocytes of the pulmonate snail *Helix*. *J. Membr. Biol.* 197, 145–154. 2004.
48. Kostyuk PG, Krishtal OA, Pidoplichko VI. Potential-dependent membrane current during the active transport of ions in snail neurones. *J Physiol.* 226(2):373-92. 1972.
49. Pavlova, G. A. Sole smooth muscle states determine gliding rate in the freshwater snail *Lymnaea stagnalis*. *Biol. Bull.* 225: 184–193. 2013.
50. Rhoaders R, Pflanzner R. Human physiology, 4th edition, Thomson Learning Inc. 2003.
51. S.-Rozsa, K. and Zhuravlev, V. L. Central regulation and coordination of activity of cardio-renal system and pneumostoma in the suboesophageal ganglia of *Helix pomatia*. *Comp. Biochem. Physiol.* 69A, 85-98. 1981.
52. Solntseva EI, Bukanova JV, Marchenko EV, Skrebitsky VG. Impact of amyloid-β peptide (1-42) on voltage-gated ion currents in molluscan neurons. *Bull Exp Biol Med.* 151(6):671-674. 2011.
53. Zhuravlev V, Bugaj V, Safonova T, Senkov O, Kodirov S. The chronoinotropic effects of new regulatory input to the heart of land pulmonates. *Acta Biol Hung.* 50, 309–318. 1999.
54. Zhuravlev V, Bychkov R, Kodirov S, Diakov A, Safonova T. Cardioexcitatory neurons in the snail *Achatina fulica*. *J. Brain Res.* 38, 279–290. 1997.
55. Zhuravlev, V. L., Bychkov, R. E., Safonova, T. A. Multifunctional neurons of the *Helix* heart. *Comp Biochem Physiol A* 104, 537-549. 1993.

56. Zhuravlev, V. L., Iniushin, M. U. and Safonova, T. A. Synaptic potentials in the hearts of molluscs. In *Neurobiology of Invertebrates*, vol. 36, pp. 733-737. 1988.
57. Zhuravlev, V. L., Safonova, T. A., Bychkov, R. E. Neuronal control and coordination of the heartbeat in *Helix pomatia*. In *Simpler Nervous Systems, Studies in Neuroscience*, vol. 13 (ed. D. Sakharov, Winlow, W.), pp. 342-359: Manchester University Press. 1991.
58. Zhuravlev, V. L., Safonova, T.A., Ozerov, G.L. Heartbeats in intact Giant African snail, *Achatina fulica*. *Zoologica Poloniae* 42, 55-66. 1997.
59. Zhuravlev, V., Bugaj, V., Kodirov, S., Safonova, T., Staruschenko, A. Giant multimodal heart motoneurons of *Achatina fulica*: a new cardioregulatory input in pulmonates. *Comp Biochem Physiol Part A* 130, 183-96. 2001.
60. Zhuravlev, V., Bychkov, R., Kodirov, S., Diakov, A., Safonova, T. Cardioexcitatory neurons in the snail *Achatina fulica*. *J. Brain. Res.* 38, 279-290. 1997.
61. Zhuravlev, V., Safonova, T., Bugaj, V., Kodirov, S. Mechanisms of viscerocardial reflexes in land pulmonate mollusc, *Achatina fulica* F. *Zoologica Poloniae* 47, 33-47. 2002.
62. Zhurawlow W.L., Safonowa T.A., Ogorzalek A. Ed. "Wydawn. Universit. Wroclawskiego", Учебное пособие. 1997.

S.A. Kodirov, * V.A. Golovko **. VISCERO–CARDIAC REFLEXES. VLADIMIR LEONIDOVICH ZHURAVLEV (1949–2009). PHYSIOLOGIST FROM SAINT–PETERSBURG UNIVERSITY. *Neuroscience Institute, Morehouse School of Medicine, Atlanta, USA; ** Institute of Physiology, Komi Science Centre, Ural Division of Russian Academy of Science, Syktyvkar, Russia; e-mail: skodirov@msm.edu

Abstract

Professor Vladimir Leonidovich Zhuravlev continually conducted research in biology, neurobiology, and physiology of invertebrates. He studied mainly Molluscs (*Helix*, *Lymnaea*, *Achatina*), but also did research on leeches, cockroaches, and frogs. Dr. Zhuravlev was interested in basics and comparative aspects of organism, organ and cell physiology. Mechanisms of cardio-visceral reflexes were elucidated in several gastropods, but developmental ontogeny of heart rhythm has been shown in his favorite experimental objects - *Achatina fulica*. His laboratory and collaborators abroad show similitude between mollusks and mammals in ion channel pharmacology and biophysics. Dr. Zhuravlev by teaching physiology experimentally demonstrated fascinating facts about simple neural circuits and excitation/inhibition of heartbeat by single identified neurons. He was one of few researchers who not only supervise, but when it is required also perform all aspects of experiments from preparation to recordings.

Key words: heart rate, inhibitory neurons, ganglion, ion channels, excitatory neurons, Molluscs.

Адрес для корреспонденции: Кодиров Содикджон Абдурахимович
Sodikdjon A. Kodirov
Neuroscience Institute
Morehouse School of Medicine
720 Westview Drive SW
Atlanta, GA 30310
USA

Тел: +1–404–7565793
Факс: +1–404 –7521041
E-mail: skodirov@msm.edu



Доктор биологических наук Владимир Леонидович Журавлев



Профессор Владимир Леонидович Журавлев и Садык после предзащиты в лаборатории (2004 г. Фото М.Ю. Инюшин).

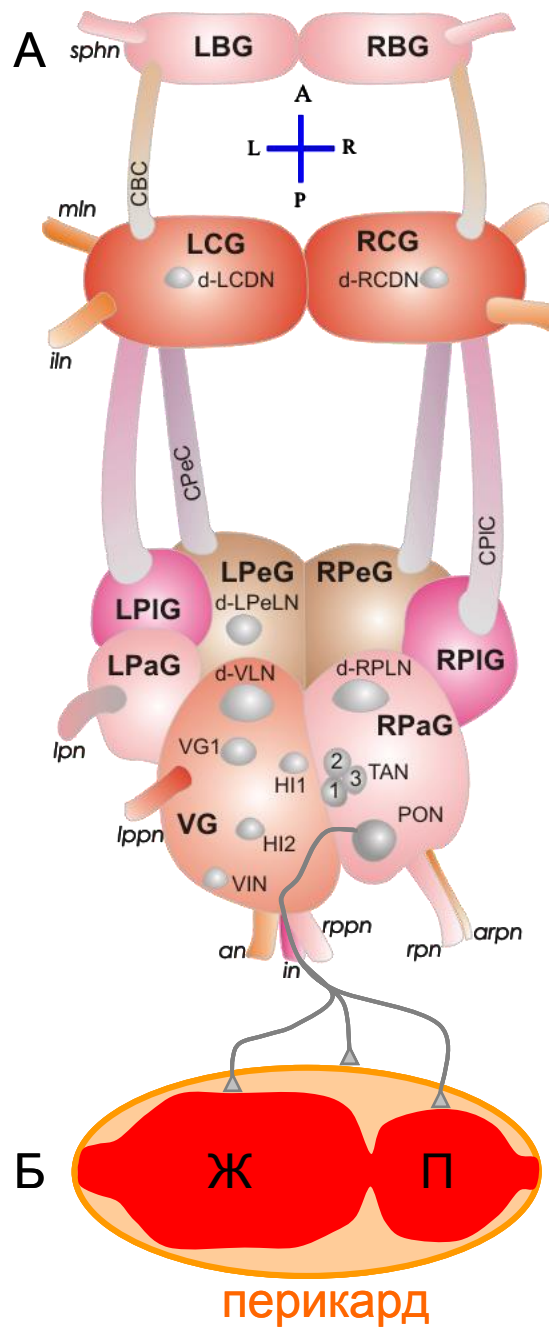


Рис. 1. Мозг и сердце улитки. (А) *Ганглии*: левый и правый педальный ганглий (LPeG/RPeG, left/right pedal ganglia); левый и правый плеуральный ганглий (LPIG/RPIG, left/right pleural ganglia); левый и правый париетальный ганглий (LPaG/RPaG, left/right parietal ganglia); висцеральная ганглия (VG, visceral ganglion). *Нервы*: 1, анальный; 2, интестинальный (кишечный); 3, правый задний паллиальный (мантийный); 4, правый париетальный (пристеночный); 5, добавочный правый париетальный; 6, левый париетальный; 7, левый задний паллиальный. *Нейроны*: дорзальный левый педальный гигантский нейрон (d-LPeLN, dorsal left pedal large neuron); дорзальный висцеральный гигантский нейрон (d-VLN, dorsal visceral large neuron); дорзальный правый париетальный гигантский нейрон (d-RPLN, dorsal

right parietal large neuron); нейрон висцерального ганглия (VG1, visceral ganglion neuron); тормозные нейроны сердца (HI1/HI2, heart inhibitory neurons); тонически активные нейроны (TAN1, 2, 3, tonically autoactive neurons); периодически осциллирующий нейрон (PON, periodically oscillating neuron). По Delgado et al. (2012) и другие источники, которые причислены ранее (Kodirov, 2011a). (Б) Сердце многих моллюсков состоит из одного предсердия (П) и желудочка (Ж), и как у позвоночных, окружено перикардом (Hill, Welsh, 1966).

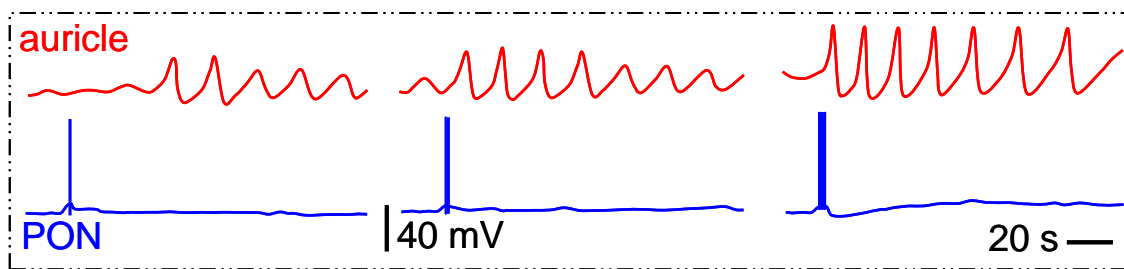


Рис. 2. Оригинальная одновременная двухканальная регистрация. Реакции предсердия (auricle) в ответ на ПД в нейроне PON. Всего один спайк в нейроне PON способен транзиторно возбуждать предсердие. Влияние нарастет при 2 или 6 ПД, и латентный период укорачивается соответственно (Zhuravlev et al., 1997).