

**УДК 591.169:595.12:615.84**

## **ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА МОЛЛЮСКОВ**

*Темурьянц Н.А., Туманянц К.Н., Костюк А.С.*

*Таврический национальный университет им. В.И.Вернадского, Симферополь, Украина  
E-mail: timur@crimea.edu*

Представлен обзор литературных данных о влиянии экзогенных факторов на нейрональную активность, поведенческую реакцию избегания термического стимула, способность к ориентации и навигации у моллюсков.

**Ключевые слова:** нейрональная активность, электромагнитное поле, ноцицептивная чувствительность, моллюски.

Одной из актуальных проблем экологической физиологии является исследование биологической эффективности разнообразных экологических факторов. Однако при решении этой проблемы исследователи сталкиваются с выбором адекватного объекта исследования. Этот выбор зачастую затруднен, так как в Европейской Конвенции о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях (1986), подчеркнута необходимость поощрять научные исследования с целью «разработки способов и методов, которые могут предоставить информацию, аналогичную той, которая может быть получена в результате процедур причиняющих боль, страдание» [1].

Одним из таких способов является эксперименты на беспозвоночных животных. Они используются в многочисленных экспериментах и позволяют изучить феноменологию, закономерности, механизмы действия различных факторов и в известной степени распространить сделанные выводы на позвоночных и человека. В частности, беспозвоночные применяются для исследования действия физических факторов, в том числе и электромагнитных излучений (ЭМИ). Учитывая тот факт, что большинство физических факторов внешней среды, во взаимодействии с которыми эволюционировала живая природа, имеет электромагнитную природу [2], актуальность таких исследований не вызывает сомнения.

Ранее нами были обобщены литературные данные об использовании планарий для изучения действия экологических факторов [3].

Целью настоящего исследования явилось обобщение литературных данных о реакциях моллюсков на воздействие различных экзогенных факторов.

Моллюски или мягкотелые, образуют ясно ограниченный тип животных, ведущих начало от кольчатых червей. Различают более 100000 видов этих животных, которые объединяются в 9 классов. К ним относятся главным образом водные и реже наземные животные, характеризующиеся наличием мускульной

ноги, защитной раковиной, присутствием в глотке особого аппарата для размельчения пищи – терки (радулы), разбросанно-узловой нервной системой [4].

Эксперименты на моллюсках проводятся для решения ряда фундаментальных проблем биологии. Одной из таких проблем является проблема ориентации и навигации животных. Показано, что многие животные используют для ориентации магнитное поле (МП) Земли. Обзор этих работ представлен, например Wiltschko et.al. (2002) [5].

Показано, что и моллюски используют геомагнитное поле для ориентации. Так, Brown et. al. (1960) [6] обнаружили, что грязевые моллюски *Nassarius obsoletus* способны различать 2 слабых магнитных поля, которые ориентированы под прямым углом друг к другу. У этих животных зарегистрирован циркадианный и лунный ритмы в способности использовать слабое МП (горизонтальная составляющая – 5 гауссов) для ориентации. Эти результаты подтверждены и наблюдениями над водными моллюсками *Helisoma duryi endiscus*, на которых изучалась их способность к ориентации по МП индукцией 0,25-10 гаусс [7]. Однако в этом случае эффект был менее выражен, чем у *Nassarius*.

K.J. Lohmann, A.O.D. Willows (1987) [8], Willows (1999) [9] показали, что и морской моллюск *Tritonia dimoeda* может использовать статическое МП Земли для ориентации при движении как в воде, так и на суше. Это проявляется не только в определенном положении тела животного в естественном МП, но и в постоянном предпочтении поворота в лабиринте. Обнаружен лунный ритм в поведенческом ответе на изменение направления поля.

В настоящее время у ряда животных описаны структуры мозга, ответственные за ориентацию и навигацию по МП [10-12]. Такие структуры обнаружены и у *Tritonia dimoedeae*.

Была зарегистрирована спонтанная импульсная активность больших визуально определяемых нейронов мозга моллюсков (пятая и шестая пары педальных нейронов) при изменении направления статического МП. Ответ этих нейронов заключался в увеличении частоты спонтанной импульсной активности через 6-16 минут после изменения направления поля. В других 50 исследованных нейронах не было обнаружено никаких ответов на изменения направления МП. Никакого ответа не было обнаружено и в педальных нейронах при перерезке их нейритов [13].

Дальнейшие исследования позволили выявить ответную реакцию на изменение направления МП и седьмой пары педальных нейронов [14]. Спонтанная импульсная активность этих нейронов при изменении направления МП ингибировалась. С помощью прижизненной окраски нейронов солями кобальта установлено распространение нейритов этих нейронов.

Установлено, что эти три пары нейронов имеют сходные морфологические особенности, все они являются эфферентными нейронами и продуцируют нейропептиды TReps [15].

По-видимому, они являются компонентами системы, осуществляющими магнитодетекцию, обработку информации о магнитном стимуле, адекватную двигательную реакцию, обеспечивающую ориентацию [14].

Предполагается существование специализированных рецепторов, способных реагировать на изменения направления МП и таким образом, передавать полученную информацию о геомагнитном поле в нервную систему. Важно, что в состав рецептора, по-видимому, входит биогенный минеральный магнетит [16]. У моллюсков магнетит как минерал биогенного происхождения впервые был идентифицирован в радуле [17].

Таким образом, исследования на моллюсках позволили значительно расширить представления о механизмах ориентации и навигации животных по МП.

Выводы о неодинаковой чувствительности нейронов мозга моллюсков к действию статического МП были подтверждены и в других исследованиях.

Так, исследования L. Nicolici et. al. (2008) [18] показали, что статическое МП низкой интенсивности вызывает неодинаковые изменения электрофизиологических характеристик различных нейронов *Helix pomatia*. ВЧ – нейроны реагировали на действие МП интенсивностью 2,7 мТл и 10 мТл изменением амплитуды и длительности потенциала действия, тогда как нейрон C1 на действие МП не реагировал.

Обнаружено также, что ответная реакция у «молчащих» нейронов и у клеток со спонтанной импульсной активностью на действие статического МП неодинаковы: у первых вызывает снижение, а у вторых – возрастание входного сопротивления [19].

Возбуждающий эффект статического МП обнаружен также в экспериментах на нейронах висцерального и параинтерального ганглиев *Helix asperse* [20].

Выявлена зависимость ответной реакции нейронов моллюсков от интенсивности статического поля [19].

Доступность нейронов моллюсков для исследования обуславливает изучение биологического действия различных физических факторов на клеточном уровне.

В частности, достаточно подробно изучено влияние миллиметрового излучения на нейроны моллюсков [21-26].

Микроволновое излучение частотой 2450 МГц вызывает изменения комплекса Гольджи, отек эндоплазматического ретикулаума [27], уменьшение концентрации нуклеиновых кислот, снижение объема ядра нейронов ганглия [28].

Электрофизиологические исследования [21, 29-31] выявили изменения спонтанной импульсной активности нейронов и снижение входного сопротивления.

М.А. Большаков (1985) [30], М.А. Bolshakov, S. Alekseev (1992) [24] описали реакцию пейсмекерных нейронов прудовика *Lymnaea stagnalis* на действие ЭМИ частотой 900 МГц интенсивностью 30 Вт. Обнаружено ингибирование спонтанной импульсной активности нейронов на 1-3 мин. воздействия, что согласуется с данными, полученными на нейронах *Aplisia* при облучении их ЭМИ частотой 1,5 и 2,45 ГГц [21].

В исследованиях S. Alekseev et. al. (1997) [25] выявлены двухфазные изменения частоты спонтанной импульсной активности пейсмекерных нейронов *Lymnaea* при действии ЭМИ частотой 75 ГГц. Первая фаза заключалась в уменьшении частоты импульсации, вторая сменялась устойчивым ее повышением.

Оказалось, что реакции нейронов на действие микроволнового излучения зависят от температуры.

В обстоятельных исследованиях S. Arber et al. (1985) [22] показано, ингибирование спонтанной импульсной активности нейронов имеет место при температуре 8° и 21°С, но не 28°С.

S. Alekseev et al. (1997) [25] выяснили, что ингибирование спонтанной импульсной активности нейронов моллюска может наблюдаться лишь в том случае, если температура возрастает со скоростью 0,0025°С/с. Для сравнения – у человека температурным порогом для развития реакции на ЭМИ является ее изменение на 0,001°С/с для тепловых рецепторов и 0,004°С/с для холодových [32]. Таким образом, температурная чувствительность нейронов моллюсков сопоставима с таковой температурных рецепторов человека. Исходя из этого, можно заключить, что нейроны улитки являются адекватной моделью для изучения состояния холодových и тепловых рецепторов человека при действии различных факторов.

Эксперименты на нейронах моллюсков позволили выявить также роль ионных каналов в реакции клетки на действие различных стимулов. Так, S. Alekseev, M. Ziskin (1999) [26] обнаружили, что мм-волны частотой 60-75 ГГц изменяют проницаемость кальциевых и быстро инактивирующихся калиевых каналов в нейронах *Lymnaea*. Известно, что ток  $Ca^{++}$  участвует в генерации потенциала действия в нейронах моллюска [33, 34], играет важную роль в формировании его спонтанной импульсной активности [35].

Участие кальциевых ионных каналов в механизмах действия переменного электромагнитного поля (ПемП) частотой 50 Гц, интенсивностью 300 мТ и выше было изучено и на других объектах – иммунocyтaх моллюска *Mytilus galloprovincialis*. Оказалось, что ПемП уменьшает изменения формы клетки, вызванные хемотаксическими субстанциями. Этот эффект модифицировался при добавлении блокатора кальциевых каналов веропомина [36].

Изменения проницаемости мембраны, связанной с ионными каналами, обнаружены и при действии зеленого лазерного излучения с длиной волны 523 нм. Оказалось, что это излучение ингибирует электрическую активность нейрона С1, что связано с увеличением селективного трансмембранного транспорта хлоридов, а не с увеличением тока ионов кальция [37].

Таким образом, исследование нейронов моллюсков широко распространено в экологической физиологии и биофизике, и эти результаты могут быть распространены для интерпретации данных, полученных на млекопитающих и человека.

Различные вопросы экологической физиологии решаются и при изучении поведенческих реакций моллюсков.

Показано, что при действии различных факторов модулируется их поведенческая реакция избегания термального стимула (ноцицептивный ответ). Опиоидный агонист морфин так же, как и у позвоночных увеличивает латентный период этой реакции. Однако у беспозвоночных эта реакция на ноцицептивное раздражение не эквивалента болевой реакции позвоночных и человека. Воздействие на наземных моллюсков *Seraea*, *Arion ater* или *Limax maximus* разнообразными стимулами (высокая температура, химические препараты, центрифугирование и т.д.) ведет к активации эндогенной опиоидной системы, что проявляется в развитии стресс-индуцированной анальгезии как у позвоночных [38-40].

Показано, что МП различных параметров модифицируют опиоидобусловленные реакции у моллюсков. 15-30 минутная экспозиция *Sepaea* в гетерогенном переменном МП частотой 0,5 Гц индукцией 1,5-90 гаусс, создаваемом двумя вращающимися подковообразными магнитами, значительно уменьшает морфининдуцированную аналгезию [40]. Обнаружена также способность ПеМП таких параметров редуцировать и стрессиндуцированную аналгезию.

В контрольных экспериментах, в которых использовались макеты магнитов, не было обнаружено изменений уровня морфининдуцированного ответа, что свидетельствовало о том, что в механизмах такого действия электрическая компонента не принимает участия.

Было показано также, что и ПеМП, создаваемое кольцами Гельмгольца (частота 60 Гц интенсивностью 1,0 гаусс), также ослабляет морфининдуцированную аналгезию у *Sepaea*. При различной экспозиции (0,5; 2; 12; 48 или 120 час) аналгезия ослаблялась и в темный и светлый период суток, но более заметные изменения зарегистрированы в темный период. Эти изменения были обратимыми: через 24 часа после экспозиции в ПеМП величина латентного периода не отличалась от исходной [41].

Изучая поведенческие реакции избегания термического стимула у улиток, удалось обосновать применение в терапевтических целях специфического импульсного магнитного поля («Specific pulsed magnetic field»(Спр.), [42]. Было показано, что Спр оказывает опиоидобусловленное аналгетическое действие на улиток, которое ослабевает с увеличением числа экспозиций.

Улитки использованы и для изучения зависимости биологического действия магнитного поля от его параметров. Была исследована роль взаимоотношений постоянной ( $V_{DC}$ ) и переменных ( $V_{AC}$ ) компонент в его биологической активности [43].

Для этого улитки подвергались действию статического магнитного поля  $V_{DC} = 78 \pm 1$  мТ и ПеМП частотой 60 Гц ( $V_{AC} = 299 \pm 1$  мТ), расположенными под различным углом друг к другу – от  $0^\circ$  до  $90^\circ$ . Если  $V_{DC}$  и  $V_{AC}$  находились под углом  $0^\circ$  и  $90^\circ$ , аналгетический эффект уменьшался на 20%, максимальный эффект – увеличение ингибирующего эффекта до 50% отмечено при углах между  $V_{AC}$  и  $V_{DC}$  равными  $50^\circ$  и  $70^\circ$ .

На модели энкефалининдуцированной аналгезии у улиток *Sepaea nemoralis* указано также, что биологическая эффективность электромагнитных стимулов определяется не абсолютными значениями их параметров, а соотношением амплитуда/частота. Например, ингибирующий эффект ПеМП частотой 60 Гц выявлен при индукции 40 мТл, но не 297 и 547 мТл [44].

На этой же модели получены доказательства теории магнитного параметрического резонанса в биосистемах В.И. Леднева [45]. Оказалось, что в зависимости от частоты поля, настроенной на резонанс  $Ca^{++}$  и  $K^+$ , могут наблюдаться разнообразное изменения морфининдуцированной аналгезии: ее снижение, увеличение или отсутствие эффекта. Эти результаты подробно обсуждаются в литературе [46].

Важным результатом исследований этих авторов явились также данные о том, что изменения морфининдуцированной аналгезии у улиток при действии МП

зависят от присутствия света: в темноте эффект не регистрируется или выражен слабо [45, 47].

На модели реакции избегания ноцицептивного стимула улиткой удалось выяснить не только закономерности действия электромагнитного раздражителя, но и физиологические механизмы его действия.

Предполагается участие в их развитии эндогенной опиоидной системы [48].

Эти данные позволяют обсуждать механизмы физиологического действия различных факторов.

Следует указать так же на то, что раковины моллюсков является замечательными регистрирующими структурами. В них надежно обнаруживается ритмика солнечной активности в довольно широком диапазоне периодов. Показано, что для мидий Граяна вариации темпов роста происходят синхронно в различных регионах Японского моря и максимальны в эпоху минимума солнечной активности [49].

Таким образом, под влиянием различных факторов изменяется способность моллюсков к ориентации и навигации, поведенческие реакции избегания, нейрональная активность, проницаемость мембран нейронов. Эксперименты на этих животных перспективны для изучения механизмов действия различных факторов, как на клеточном, так и на организменном уровнях.

## ВЫВОД

Моллюски являются удобным объектом для изучения биологического действия факторов внешней среды.

## Список литературы

1. Европейская Конвенция о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях – Страсбург, 18 марта 1986 г., глава III, статья 6.
2. Парин В.В. Пути развития космической физиологии / В.В. Парин // Космическая биология и медицина. – 1968. – Т. 2, № 1. – С. 3–11.
3. Демцун Н.А. Влияние низкоинтенсивного ЭМИ КВЧ на регенерирующих планарий *Dugesia tigrina* / Н.А. Демцун, К.Н. Туманянц, Н.А. Темурьянц // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского Серия «Биология, химия». – 2009. – Т. 22 (61), № 2. – С. 33–39.
4. Догель В.А. Зоология беспозвоночных: учебник [для ун-тов] / В.А. Догель. – М.: Высшая школа, 1981. – 606 с.
5. Wiltshko W. Magnetic compass orientation in birds and its physiological basis / W. Wiltshko, R. Wiltshko // Naturwissenschaften. – 2002. – Vol. 89(10). – P. 445–452
6. Brown F.A. «Compass – direction effect» for snails in constant conditions, and its lunar modulation / F.A. Brown, N.M. Webb // Biol. Bull. – 1960. – Vol. 119. – P. 307.
7. Gottlieb N.D. Magnetic field effects on the compass mechanism and activity level of the snail *Helisoma duryi endiscus* / N.D. Gottlieb, W.E. Caldwell // J. Genet. Psychol. – 1967. – Vol. 111. – P. 85–102.
8. Lohmann K.J. Lunar-modulated geomagnetic by a marine mollusk / K.J. Lohmann, A.O.D. Willows // Science. – 1987. – Vol. 235. – P. 331–334.
9. Willows A.O.D. Shoreward orientation involving geomagnetic cues in nudibranch mollusc *Tritonia diomedea* / A.O.D. Willows // Mar. Fresh. Behav. Physiol. – 1999. – Vol. 32. – P. 181–192.
10. Semm P. Responses to small magnetic variations by the trigeminal system of the bobolink / P. Semm, R.C. Beason // Brain Res. Bull. – 1990. – Vol. 25. – P. 735–740.
11. Structure and function of the vertebrate magnetic sense / M.M. Walker, C.E. Diebel, C.V. Haugh [et al.] // Nature. – 1997. – Vol. 390. – P. 371–376.

12. Neuroanatomy of magnetoreception: the superior colliculus involved in magnetic orientation in a mammal / P. Nemeš, J. Altmann, S. Marhold [et al.] // *Science*. – 2001. – Vol. 294. – P. 366–368.
13. Lohmann K.J. An identifiable molluscan neuron responds to changes in earth-strength magnetic fields / K.J. Lohmann, A.O.D. Willows, R.B. Pinter // *Journal of Experimental Biology*. – 1991. – Vol. 161. – P. 1–24.
14. Wang J.H. Identifiable neurons inhibited by Earth-strength magnetic stimuli in the mollusc *Tritonia diomedea* / J.H. Wang, S.D. Cain, K.J. Lohmann // *Journal of Experimental Biology*. – 2007. – Vol. 207. – P. 1043–1049.
15. Willows A.O.D. Modulation of ciliary beat frequency by neuropeptides from identified molluscan neurons / A.O.D. Willows, G.A. Pavlova, N.E. Phillips // *J. Exp. Biol.* – 1997. – Vol. 200. – P. 1433–1439.
16. Киршвинк Д. Биогенный магнетит и магниторецепция / Киршвинк Д., Джонс Д., Мак-Фадден Б. – М: Мир, 1989. – Т. 2. – 523 с.
17. Нессон М.Х. Процесс биоминерализации магнетита у хитонов / М.Х. Нессон, Х.А. Ловенстам // Биогенный магнетит и магниторецепция. – 1989. – Т. 2. – С. 88–122.
18. Nikolic L. Effect of static magnetic fields on bioelectric properties of the Br and N1 neurons of snail *Helix pomatia* / L. Nikolic, G. Kartelija, M. Nedeljkovic // *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol*. – 2008. – Vol. 151 (4). – P. 657–663.
19. Balaban P.M. Influence of a stationary magnetic field on bioelectric properties of snail neurons / P.M. Balaban, N.I. Bravarenko, A.N. Kuznetsov // *Bioelectromagnetics*. – 1990. – Vol. 11 (1). – P. 13–25.
20. Azanza M.J. Steady magnetic fields mimic the effect of caffeine on neurons / M.J. Azanza // *Brain Res.* – 1989. – Vol. 489. – P. 195–198.
21. Seaman R.L. Slow and rapid responses to CW and pulsed microwave radiation by individual *Aplysia* pacemakers / R.L. Seaman, H. Wachtel // *J. Microw Power*. – 1978. – Vol. 13. – P. 77–85.
22. Arber S.L. Microwave-induced changes in Nerve Cells: effects of modulation and temperature / Simon L. Arber, James C. Lin // *Bioelectromagnetics*. – 1985. – Vol. 6. – P. 257–270.
23. Большаков М.А. Изменение электрической активности пейсмекерных нейронов прудовика в зависимости от скорости их нагрева / М.А. Большаков, С.И. Алексеев // *Биофизика*. – 1986. – Т. XXXI, Вып. 3. – С. 521–523.
24. Bolshakov M.A. Bursting responses of *Lymnaea* Neurons to microwave radiation / M.A. Bolshakov, S.I. Alekseev // *Bioelectromagnetics*. – 1992. – Vol. 13. – P. 119–129.
25. Millimeter waves thermally alter the firing rate of the *Lymnaea* pacemaker neuron / S.I. Alekseev, M.C. Ziskin, N.V. Kochetkova [et al.] // *Bioelectromagnetics*. – 1997. – Vol. 18. – P. 89–98.
26. Alekseev S.I. Effect of millimeter waves on ionic currents of *Lymnaea* neurons / S.I. Alekseev, M.C. Ziskin // *Bioelectromagnetics*. – 1999. – Vol. 20. – P. 24–33.
27. The effect of 2450 MHz microwave radiation on the ultrastructure of snail neurons / S.L. Arber, J.P. Neilly, J.C. Lin [et al.] // *Physiological Chemistry and Physics and Medical NMR*. – 1986. – Vol. 18 (4). – P. 243–249.
28. Arber S.L. The effect of microwaves on dimensions and nucleic-acid concentration in snail neurons / S.L. Arber // *J. Microw Power*. – 1981. – Vol. 16 (1). – P. 21–23.
29. Wachtel H. Effects of low intensity microwaves on isolated neurons / H. Wachtel, R.L. Seaman, W. Joines // *Ann NY Acad Sci*. – 1975. – Vol. 247. – P. 46–63.
30. Большаков М.А. О воздействии высокочастотного электромагнитного поля на изолированный мозг прудовика / М.А. Большаков // *Биофизика*. – 1985. – Т. XXX, Вып. 2. – С. 354–356.
31. Lin S.L. Noise-modulated-microwave-induced response in snail neurons / S.L. Lin, S.L. Arber // *Physiol Chem Phys Med NMR*. – 1983. – Vol. 15 (3). – P. 261–263.
32. Jggo A. Cutaneous thermoreceptors in primates and subprimates / A. Jggo // *J. Physiol*. – 1969. – Vol. 200. – P. 403–430.
33. Герасимов В.Д. Особенности генерации потенциалов действия в гигантских нейронах моллюсков / В.Д. Герасимов, П.Г. Костюк, В.А. Майский // *Физиол. ж. СССР*. – 1964. – Т. 50, № 11. – С. 1321–1328.
34. Герасимов В.Д. Изменение биоэлектрических характеристик мембраны гигантского нейрона при увеличении наружной концентрации ионов калия / В.Д. Герасимов, П.Г. Костюк, В.А. Майский // *Биофизика*. – 1965. – Т. 10, № 2. – С. 272–280.
35. Connor J.A. The fast K channel and repetitive firing. In: *Molluscan Nerve Cells: From Biophysics to Behavior* / J.A. Connor // *Cold Spring Harbor Reports in the Neuron Science*. – 1980. – Vol. 1. – P. 125–133.

36. Gobba F. Effect of 50 Hz magnetic fields on fMLP-induced shape changes in invertebrate immunocytes: The role of calcium ion channels / F. Gobba, D. Malagoli, E. Ottaviani // *Bioelectromagnetics*. – 2003. – Vol. 24. – P. 277–282.
37. Green laser light (532nm) activates a chloride current in the C1 neuron of *Helix aspersa* / P.J. Reece, K. Dholakia, R.C. Thomas [et al.] // *Neurosci Lett*. – 2008. – Vol. 433 (3). – P. 265–269.
38. Dalton L.M. The involvement of opioid peptides in stress-induced analgesia in the slug *Arion ater* / L.M. Dalton, P.S. Widdowson // *Peptides*. – 1989. – Vol.10. – P. 9–13.
39. Kavaliers M. Environmental specificity of tolerance to morphine-induced analgesia in a terrestrial snail: generalization of the behavioral model of tolerance / M. Kavaliers, M. Hirst // *Pharmacol. Biochem. Behav.* – 1986. – Vol. 25. – P. 1201–1206.
40. Kavaliers M. Magnetic fields inhibit opioid-mediated «analgesic» behaviours of the terrestrial snail, *Cepaea nemoralis* / M. Kavaliers, K.-P. Ossenkopp // *J. Comp. Physiol.* – 1989. – Vol. 162 A. – P. 551–558.
41. Kavaliers M. Day-night rhythms in the inhibitory effects of 60 Hz magnetic fields on opiate-mediated «analgesic» behaviors of the land snail, *Cepaea nemoralis* / M. Kavaliers, K.-P. Ossenkopp, S.M. Lipa // *Brain Res.* – 1990. – Vol. 517. – P. 276–282.
42. Antinociceptive effects of a pulsed magnetic field in the land snail, *Cepaea nemoralis* / A.W. Thomas, M. Kavaliers, F.S. Prato [et al.] // *Neurosci. Lett.* – 1997. – Vol. 222. – P. 107–110.
43. Prato F.S. Behavioural evidence that magnetic field effects in the land snail, *Cepaea nemoralis*, might not depend on magnetite or induced electric currents / F.S. Prato, M. Kavaliers, J.J.L. Carson // *Bioelectromagnetics*. – 1996. – Vol. 17. – P. 123–130.
44. Possible mechanisms by which extremely low frequency magnetic fields affect opioid function / F.S. Prato, J.L.L. Carson, K.-P. Ossenkopp [et al.] // *FASEB*. – 1995. – Vol. 7.9. – P. 807–814.
45. Prato F.S. Extremely low frequency magnetic fields can either increase or decrease analgesia in the land snail depending on field and light conditions / F.S. Prato, M. Kavaliers, A.W. Thomas // *Bioelectromagnetics*. – 2000. – Vol. 21. – P. 287–301.
46. Liboff A.R. Comment on «Extremely low frequency magnetic fields can either increase or decrease analgesia in the land snail depending on field and light conditions" by Frank S. Prato, M. Kavaliers, and A.W. Thomas / A.R. Liboff // *Bioelectromagnetics*. – 2002. – Vol. 23 (5). – P. 406–407.
47. Light-dependent and -independent behavioral effects of extremely low frequency magnetic fields in a land snail are consistent with a parametric resonance mechanism / F.S. Prato, M. Kavaliers, A.P. Cullen [et al.] // *Bioelectromagnetics*. – 1997. – Vol. 18. – P. 284–291.
48. Kavaliers M. Opioid systems and magnetic field effects in the land snail, *Cepaea nemoralis* / M. Kavaliers, K.-P. Ossenkopp // *Biol. Bull.* – 1991. – Vol. 180. – P. 301–309.
49. Золотарев В.Н. Многолетние ритмы роста раковин мидии Граяна / В.Н.Золотарев// *Экология*. – 1974. – № 3. – С. 76–80.

**Темур'яниц Н.А. Вплив різних екологічних факторів на моллюсків / Н.А. Темур'яниц, К.Н. Туманянц, О.С. Костюк // Вчені записки Таврійського національного університету ім. В.І. Вернадського. Серія „Біологія, хімія”. – 2010. – Т. 23 (62), № 3. – С. 159-166.**

Представлено огляд літературних даних про вплив екзогенних факторів на нейрональну активність, поведінкову реакцію уникнення термічного стимулу, здатність до орієнтації і навігації у моллюсків.

**Ключові слова:** нейрональна активність, електромагнітне поле, ноцицептивна чутливість, моллюски.

**Temuryants N.A. Effect of various environmental factors on molluscs / N.A. Temuryants, K.N. Tumanyants, A.S. Kostyuk // Scientific Notes of Taurida V.Vernadsky National University. – Series: Biology, chemistry. – 2010. – Vol. 23 (62), No 3. – P. 159-166.**

Provides an overview of the literature on the impact of exogenous factors on neuronal activity, behavioral avoidance reaction of thermal stimulus, a capacity for orientation and navigation in mollusks.

**Keywords:** neuronal activity, electromagnetic field, nociceptive sensitivity, mollusks.

*Поступила в редакцію 14.10.2010 г.*