

УДК 612.172.4

**ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ ДЕПОЛЯРИЗАЦИИ ЛЕВОГО ЖЕЛУДОЧКА
СЕРДЦА СВИНЬИ ПРИ ЭКТОПИЧЕСКОМ ВОЗБУЖДЕНИИ****Гуляева А.С., Рощевская И.М.***Лаборатория сравнительной кардиологии Коми НЦ Уральского отделения РАН,
Сыктывкар, e-mail: anna.gulyaeva@gmail.com*

Исследована последовательность деполяризации левого желудочка сердца свиней при эпикардиальной стимуляции верхушки правого желудочка. Интрамуральные электрограммы регистрировали в свободной стенке желудочка сердца методом многоканальной синхронной кардиоэлектротопографии. Начальная область деполяризации при синусно-предсердном ритме формируется в субэндокардиальных областях основания передней и задней папиллярных мышц левого желудочка, при эктопическом возбуждении – только в области основания передней папиллярной мышцы. При синусно-предсердном ритме множественные очаги деполяризации в интрамуральных слоях левого желудочка появляются после формирования ранних зон возбуждения, при эктопическом возбуждении – практически одновременно. Расположение областей поздней деполяризации в левом желудочке при стимуляции аналогичны наблюдаемым при синусно-предсердном ритме. При эктопическом возбуждении левого желудочка, контралатерального стимулируемому, сохраняется типичная для синусно-предсердного ритма картина последовательности деполяризации свободной стенки левого желудочка по «вспышечному» типу, однако вдвое увеличивается общая длительность деполяризации миокарда свободной стенки левого желудочка, возрастает длительность распространения волны возбуждения от субэндокарда к субэпикарду в медиальной части желудочка и в области основания. Неоднородность распространения волны возбуждения в левом желудочке сердца свиней при синусно-предсердном и эктопическом возбуждении обеспечивается распределением волокон проводящей системы.

Ключевые слова: деполяризация, стимуляция, эктопическое возбуждение, левый желудочек, свинья

**THE SEQUENCE OF DEPOLARIZATION OF THE LEFT VENTRICULAR
MYOCARDIUM IN PIG DURING ECTOPIC EXCITATION****Gulyaeva A.S., Roshchevskaya I.M.***Laboratory of Comparative Cardiology of the Komi Science Centre, UD RAS, Syktyvkar,
e-mail: anna.gulyaeva@gmail.com*

The sequence of left ventricular depolarization of the pig's heart has been investigated during epicardial stimulation of the right ventricular apex. Intramural electrograms were recorded in the free wall of the heart ventricle by a method of multichannel synchronous cardioelectrotopygraphy. The initial zone of depolarization under sinoatrial rhythm is formed in the subendocardial layers of the base of the left ventricular anterior and posterior papillary muscles, under ectopic excitation – only in the area of the base of the anterior papillary muscle. Under sinoatrial rhythm, the multiple foci of depolarization in the intramural layers of the left ventricle appear after the formation of early excitation zones, under ectopic excitation – practically simultaneously. The location of late depolarization areas in the left ventricle under stimulation are similar to the ones observed under sinoatrial rhythm. Under ectopic excitation of the left ventricle, contralateral to the stimulated one, a typical of sinoatrial rhythm picture of the sequence of depolarization of the left ventricular free wall according to the «flash» type remains, however, the general duration of myocardial depolarization of the left ventricular free wall increases twice, the duration of the excitation wave propagation from the subendocardium to the subepicardium increases in the medial part of the ventricle and in the area of the base. Under sinoatrial rhythm and ectopic excitation, the heterogeneity of the excitation wave propagation in the left ventricle of the pig's heart is provided by the fiber distribution of the conducting system.

Keywords: depolarization, stimulation, ectopic excitation, left ventricle, pig

Среди болезней сердца значительную часть составляют заболевания, связанные с нарушением проведения возбуждения по миокарду. Желудочковые экстрасистолы – наиболее встречаемая форма нарушения ритма сердца. Определение локализации аритмогенных очагов в миокарде является важной проблемой в кардиохирургии [1, 2]. Отсутствие экспериментальных данных о длительности и последовательности процесса деполяризации желудочков сердца при различной локализации эктопических очагов затрудняет работу по созданию моделей эктопического возбуждения сердца человека [12, 25]. Эффект эндокардиальной, интрамуральной и эпикардиальной стиму-

ляции на последовательность активации изучен в основном на ограниченных участках миокарда [19, 23] или на изолированном сердце [18].

Хронотопографическая скоординированность деполяризации желудочков сердца нарушается при возникновении эктопического очага возбуждения. Изучены закономерности формирования кардиоэлектрического поля на эпикарде желудочков сердца собак в зависимости от расположения искусственных эктопических очагов [5].

Создание экспериментальных эктопических очагов дает возможность моделировать последовательность деполяризации миокарда. К настоящему времени

многочисленными экспериментами исследованы последовательность и длительность активации желудочков сердца у собак при различной локализации эктопического очага [8], свидетельствующие об участии проводящей системы в распространении волны возбуждения от эктопического очага.

Согласно электрофизиологическим данным закономерность распространения волны возбуждения в желудочках сердца зависит от архитектоники терминалей проводящей системы [24] и мышечных волокон рабочего миокарда [9]. У человека [13], хищных животных [10] и грызунов [20] последовательный тип деполяризации миокарда желудочков наблюдается благодаря субэндокардиальному распределению волокон Пуркинье. У копытных животных проводящие волокна расположены по всей толще миокардиальной стенки желудочков [16], что обеспечивает «вспышечный» тип активации [3, 21]. Вспышечный тип возбуждения желудочков характерен для разных видов копытных животных: коров [6], северного оленя [7], овцы [5], что было доказано прямыми экспериментальными исследованиями.

У копытных животных нет четкого представления о закономерностях распространения волны возбуждения при стимуляции, не до конца выяснен вопрос о степени участия проводящей системы в деполяризации желудочков сердца при эктопическом возбуждении. Для исключения фактора медленного миогенного распространения волны возбуждения от области стимуляции, наблюдающегося в непосредственной близости от места нанесения стимула [11], были проведены исследования последова-

тельности деполяризации желудочка сердца, контралатерального стимулируемому.

Цель работы: исследовать деполяризацию миокарда левого желудочка свиньи при эктопической эпикардиальной стимуляции верхушки правого желудочка.

Материалы и методы исследования

Исследования проводили в левом желудочке сердца трехмесячных свиней породы Крупная белая ($n = 5$), обоего пола, с массой 22–27 кг. Животных анестезировали 1%-м раствором вентранквила (0,02 мл/кг, в/м) и уретаном (1,5 г/кг, в/м). Последовательность деполяризации свободной стенки левого желудочка при синусно-предсердном ритме и эктопическом возбуждении изучали методом многоканальной синхронной кардиоэлектротопографии. Униполярные электрограммы регистрировали в интрамуральных слоях с помощью многоканальных игольчатых электродов, которые вводили в свободную стенку левого желудочка в пяти условных плоскостях, перпендикулярных продольной оси сердца. В плоскость I-IV среза вводили по 4 игольчатых электрода, в плоскость V среза – 8 электродов (рис. 1). Стимул наносили коаксиальным стимулирующим электродом на эпикардиальную поверхность верхушки правого желудочка с помощью программируемого стимуляционного модуля 676 (Hugo Sachs, Germany). Параметры стимуляции: амплитуда стимула 10 мА, частота 130 уд/мин, длительность 5 мс. В качестве контрольного использовали ЭКГ во втором сагитальном отведении (ЭКГ_{sin}) по Рощевскому [6].

Время прихода волны возбуждения в область регистрации электрограмм определяли по максимуму первой производной по времени. При синусно-предсердном ритме отсчет моментов времени проводили относительно пика зубца S_{sin} , при эктопической стимуляции – относительно стимула, затем производили перерасчет времени относительно момента наиболее раннего возбуждения в желудочке.

Данные в работе представлены в виде среднего арифметического \pm среднееквадратичного отклонения.

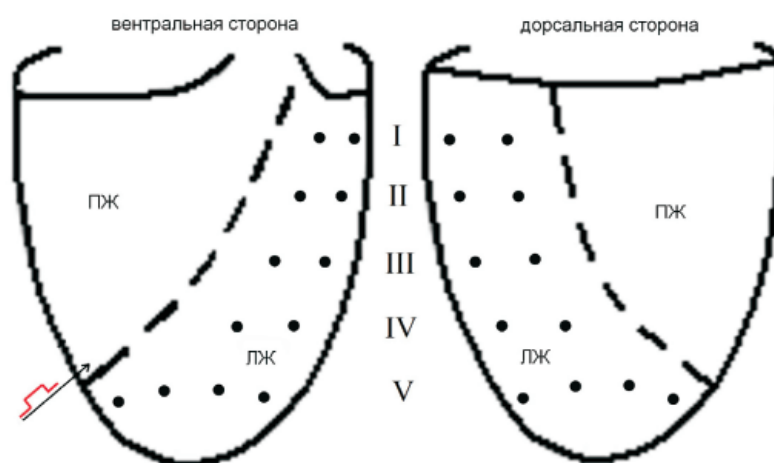


Рис. 1. Расположение интрамуральных игольчатых электродов в левом желудочке сердца свиньи: ПЖ – правый желудочек, ЛЖ – левый желудочек. Пунктирной линией обозначена межжелудочковая борозда, стрелкой показано расположение стимула. Черные точки – расположение игл-электродов в свободной стенке левого желудочка, I-V – плоскости сечения желудочков

Результаты исследования и их обсуждение

При синусно-предсердном ритме исследование хронотопографии волны возбуждения показало, что зоны ранней деполяризации формируются в свободной стенке левого желудочка: в субэндокардиальных слоях основания передней и задней папиллярных мышц (рис. 2, А). В течение 1–2 мс вентральные субэндокардиальные области

начальной деполяризации образуют единый фронт возбуждения, распространяющийся (на 4–6 мс) по направлению к субэпикардиальным слоям вендролатеральной стороны свободной стенки левого желудочка. От субэндокардиального слоя области основания задней папиллярной мышцы левого желудочка волна возбуждения движется к дорсальной стороне и далее к интрамуральным слоям межжелудочковой перегородки.

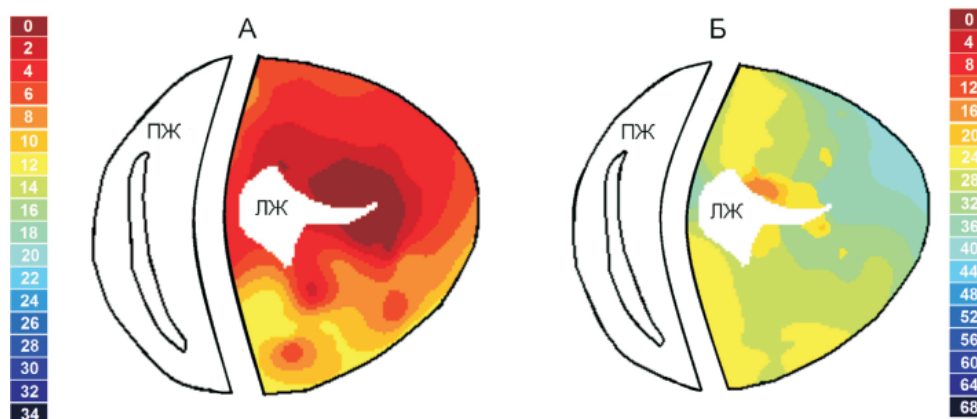


Рис. 2. Последовательность деполяризации левого желудочка сердца свиньи в области ранней активации (плоскость IV среза):

А – при синусно-предсердном ритме; Б – при эктопической эпикардиальной стимуляции; ПЖ – правый желудочек, ЛЖ – левый желудочек. Шкала времени дана в мс относительно момента наиболее раннего возбуждения. Верхняя часть среза соответствует вентральной стороне желудочков, нижняя – дорсальной

Появление множественных очагов деполяризации (на 6–8 мс) обеспечивает быстрое возбуждение миокарда левого желудочка в короткий период времени. Наибольшее количество множественных очагов деполяризации формируется в субэндокардиальных и субэпикардиальных слоях верхушки, в субэндокардиальных и интрамуральных слоях свободной стенки левого желудочка. Через 12 мс после формирования начальных зон деполяризации практически полностью возбуждена медиальная часть желудочков сердца (плоскость IV среза). Волна возбуждения быстро охватывает не только среднюю часть миокарда левого желудочка, но и область верхушки и направляется к основанию. Субэпикардиальные слои дорсальной и вентральной сторон основания левого желудочка являются зонами поздней деполяризации (рис. 3, А). Волна возбуждения распространяется от субэндокарда к субэпикарду в основании свободной стенки желудочка за большее время (18–22 мс) по сравнению с медиальной частью.

При синусно-предсердном ритме время деполяризации свободной стенки левого желудочка составляет $31,2 \pm 1,6$ мс.

При эктопическом возбуждении зона начальной деполяризации формируется в субэндокардиальном слое области основания передней папиллярной мышцы левого желудочка (рис. 2, Б). Формирование ранней зоны деполяризации происходит одновременно с появлением множественных очагов возбуждения в области верхушки левого желудочка и в интрамуральных слоях. Медиальная часть левого желудочка (плоскость IV среза) полностью возбуждена через 24 мс после формирования начальной зоны деполяризации. В это время основное направление волны возбуждения – к верхушке и основанию левого желудочка.

При эктопическом возбуждении, как и при синусно-предсердном ритме, зоны поздней деполяризации формируются в субэпикардиальном слое дорсальной и вентральной сторон основания левого желудочка (рис. 3, Б). Распространение волны возбуждения по направлению к субэпикардиальным слоям в области основания свободной стенки левого желудочка наблюдается за 28–32 мс.

При стимуляции время деполяризации свободной стенки левого желудочка составляет $64,4 \pm 1,8$ мс.

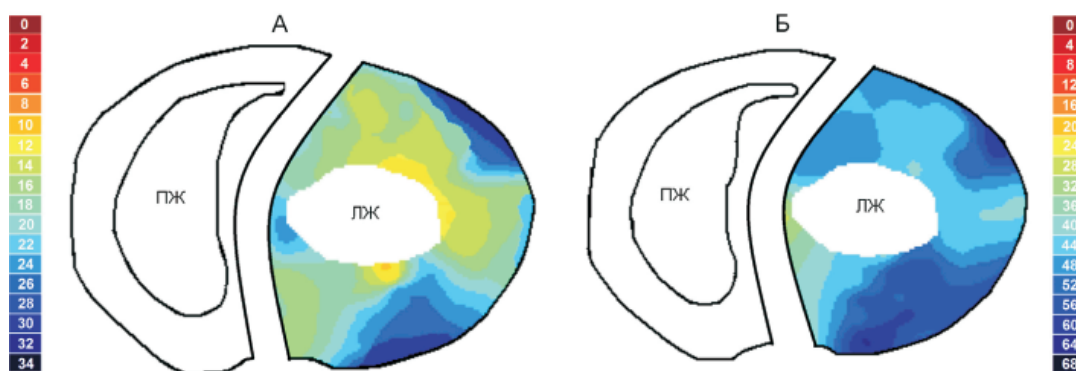


Рис. 3. Последовательность деполяризации левого желудочка сердца свиньи в области поздней активации (плоскость I среза):

А – при синусно-предсердном ритме, Б – при эктопической эпикардиальной стимуляции. ПЖ – правый желудочек, ЛЖ – левый желудочек. Шкала времени дана в мс относительно момента наиболее раннего возбуждения. Верхняя часть среза соответствует вентральной стороне желудочков, нижняя – дорсальной

Последовательность активации при эндокардиальной, интрамуральной и эпикардиальной стимуляции изучена в основном на участках миокарда [14]. У животных с последовательным типом деполяризации желудочков сердца показано, что сразу после нанесения эпикардиального стимула на желудочки последовательность деполяризации на начальном периоде распространения волны возбуждения зависит от локальной ориентации волокон рабочего миокарда в области очага эктопической активности [15]. Последовательность и длительность эктопического возбуждения желудочков зависит от распределения терминалей проводящей системы и от толщины мышечной стенки в области стимуляции [5]. Волокна Пуркинье в желудочках сердца собаки локализованы субэндокардиально [17], поэтому при эпикардиальной стимуляции стимулирующему импульсу требуется большее время для достижения терминалей проводящей системы, чем при эндокардиальной стимуляции [8]. При стимуляции зон миокарда с большим количеством волокон Пуркинье, таких как верхушка желудочков и межжелудочковая перегородка [22], охват возбуждением эпикарда желудочков происходит быстрее. Однако нет полной ясности в вопросе о степени участия проводящей системы в процессе распространения волны возбуждения от эктопического очага. Ранее было сделано предположение о комбинированном распространении волны возбуждения в желудочках сердца собаки при искусственной стимуляции желудочков сердца – миогенном и по терминалям проводящей системы [8]. Исследование распространения волны возбуждения в желудочках сердца животных с разветвленным

распределением терминалей проводящей системы в желудочках сердца позволит оценить степень участия проводящей системы в процессе распространения возбуждения от эктопического очага.

Установлено, что у копытных животных (овец), имеющих вспышечный тип возбуждения желудочков сердца, при электрической стимуляции толщи миокарда происходит медленное миогенное распространение фронта деполяризации от эктопического очага, а в стенке контралатерального желудочка наблюдается быстрая деполяризация миокарда от множественных очагов возбуждения [4].

Нами выявлено, что при эктопической стимуляции эпикарда верхушки правого желудочка область ранней деполяризации формируется в основании передней папиллярной мышцы левого желудочка, так же, как при синусно-предсердном ритме. В процессе дальнейшей эктопической деполяризации левого желудочка сердца свиньи формирование множественных областей начальной активации и областей поздней деполяризации аналогично наблюдаемому при синусно-предсердном ритме.

Основная картина последовательности деполяризации свободной стенки левого желудочка при эктопической стимуляции верхушки контралатерального желудочка сохраняется. Однако вдвое увеличивается общая длительность деполяризации всего миокарда свободной стенки левого желудочка; возрастает время распространения волны возбуждения от субэндокардиальных слоев к субэпикардиальным в медиальной части желудочка и в области основания. Кроме того, выявлено, что при стимуляции субэндокардиальный слой области основания задней папиллярной мышцы левого

желудочка не является зоной ранней деполаризации, как при синусно-предсердном ритме, а возбуждается позже.

Таким образом, при эпикардиальной стимуляции верхушки правого желудочка увеличивается время деполаризации свободной стенки левого желудочка. По сравнению с синусно-предсердным ритмом при стимуляции выявлены незначительные различия в локализации областей ранней деполаризации, расположение областей поздней деполаризации не отличается. Неоднородность распространения волны возбуждения при синусно-предсердном и эктопическом возбуждении обеспечивается распределением волокон проводящей системы.

Исследования выполнены при поддержке научной школы академика М.П. Роцевского; научного проекта молодых ученых и аспирантов УрО РАН № 14-4-НП-194.

Список литературы

1. Бокерия Л.А. Тахикардии: диагностика и хирургическое лечение. – М.: Медицина, 1989. – 296 с.
2. Бокерия О.Л., Ахобеков А.А. Внезапная сердечная смерть: механизмы возникновения и стратификация риска // *Анналы аритмологии*. – 2012. – № 3. – С. 5–13.
3. Гуляева А.С., Роцевская И.М. Формирование областей начальной деполаризации в левом желудочке сердца свиньи // *Ветеринарная медицина*. – 2010. – № 3–4. – С. 77–79.
4. Роцевская И.М. Возбуждение желудочков сердца при эктопических очагах активации различной локализации // *Науч. тр. I съезда физиологов стран СНГ*. – М.: Медицина-Здоровье. – 2005. – Т. 1. – С. 80–81.
5. Роцевская И.М. Кардиоэлектрическое поле теплокровных животных и человека. – СПб.: Наука, 2008. – 250 с.
6. Роцевский М.П. Электрическая активность сердца и методы съемки электрокардиограмм у крупного рогатого скота. – Свердловск: Изд. Урал НИИСХ и УрГУ, 1958. – 80 с.
7. Роцевский М.П., Шмаков Д.Н. Хронотопография деполаризации желудочков сердца северных оленей // *Физиологический журнал СССР*. – 1977. – Т. 63. – № 8. – С. 1144–1152.
8. Шмаков Д.Н., Мостивенко К.К., Роцевская И.М. Влияние локализации эктопического очага возбуждения на последовательность и длительность процесса деполаризации эпикарда желудочков сердца собаки // *Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова*. – 2000. – Т. 86. – № 6. – С. 681–687.
9. Anderson R.H., Yanni J., Boyett M.R., Chandler N.J., Dobrzynski H. The anatomy of the cardiac conduction system // *Clin. Anat.* – 2009. – Vol. 22. – P. 99–113.
10. Arisi G., Macchi E., Baruffi S., Spaggiari S., Taccardi B. Potential fields on the exposed dog heart during normal excitation // *Circ. Res.* – 1983. – Vol. 52. – P. 706–715.
11. Arisi G.E., Macchi E., Corradi C., Lux R.L., Taccardi B. Epicardial excitation during ventricular pacing. Relative independence of breakthrough sites from excitation sequence in canine right ventricle // *Circ. Res.* – 1992. – Vol. 71. № 4. – P. 840–849.
12. Belk P., Feldman A.B., Chernyak Y.B., Cohen R.J. A computer simulation study of the efficacy of uniform field pacing for the prevention of ventricular tachyarrhythmia // *Herzsch. Elektrophys.* – 1999. – Vol. 10. – P. 105–118.
13. Durrer D., Van Dam R.T., Freud G.E., Janse M.J., Meijler F.L., Arzbacher R.C. Total excitation of the isolated human heart // *Circulation*. – 1970. – Vol. 41. – P. 899–912.
14. Frazier D.W., Krassowska W., Chen P.S., Wolf P.D., Danieley N.D., Smith W.M., Ideker R.E. Transmural activations and stimulus potentials in three-dimensional anisotropic canine myocardium // *Circ. Res.* – 1988. – Vol. 63. – P. 135–146.
15. Macchi E., Cavalieri M., Stilli D., Musso E., Baruffi S., Olivetti G., Ershler P., Lux R., Taccardi B. Highdensity epicardial mapping during current injection and ventricular activation in rat hearts // *Am J Physiol.* – 1998. – Vol. 275. – P. 1886–1897.
16. Meyling H.A., Ter Borg H. The conducting system of the heart in hoofed animals // *Cornell Vet.* – 1957. – Vol. 47. – P. 419–455.
17. Myerburg R.J., Nilsson K., Gelband H. Physiology of canine intraventricular conduction and endocardial excitation // *Circ. Res.* – 1972. – Vol. 30. – P. 217–243.
18. Oster H.S., Taccardi B., Lux R.L., Ershler P.R., Rudy Y. Electrocardiographic imaging: Noninvasive characterization of intramural myocardial activation from inverse-reconstructed epicardial potentials and electrograms // *Circ.* – 1998. – Vol. 97, № 15. – P. 1496–1507.
19. Pollard A.E., Spitzer K.W., Burgess M.J. Contributions of specialized conduction system to the activation sequence in the canine pulmonary conus // *Am J Physiol.* – 1997. – Vol. 273. – P. H446–H463.
20. Roshchevskaya I.M. Representation of subepicardial heart ventricle depolarization sequence on the body surface // *J Electrocardiol.* – 1989. – Vol. 22. – P. 274.
21. Roshchevsky M.P., Shmakov D.N. Excitation of the heart. – М.: Наука, 2003. – 144 p.
22. Spach M.S., Barr R.C. Ventricular intramural and epicardial potential distributions during ventricular activation and repolarization in the intact dog // *Circ. Res.* – 1975. – Vol. 37. – P. 243–257.
23. Taccardi B., Arisi G., Macchi E., Baruffi S., Spaggiari S. A new intracavitary probe for detecting the site of origin of ectopic ventricular beats during one cardiac cycle // *Circulation*. – 1987. – Vol. 75, № 1. – P. 272–281.
24. Truex R.C., Smythe M.G. Comparative morphology of the cardiac conduction tissue in animals // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* – 1965. – Vol. 127. – P. 19–33.
25. Xu Z., Gulrajani R.M., Molin F., Lorange M., Dube B., Savard P., Nadeau R.A. A computer heart model incorporating anisotropic propagation. III. Simulation of ectopic beats // *J of Electrocardiol.* – 1996. – Vol. 29, № 2. – P. 73–90.

References

1. Bockeria L.A. Takhiaritmia: diagnostics and surgical treatment. M.: Medicina, 1989. 296 p.
2. Bockeria O.L., Akhobekov A.A. Sudden Cardiac Death: Mechanisms and Risk Stratification // *Annaly aritmologii*, 2012, no. 3, pp. 5–13.
3. Gulyaeva A.S., Roshchevskaya I.M. The formation of areas of the early depolarization in the left ventricle of the pig's heart // *Veterinarnaia medicina*, 2010, Vol. 3, pp. 77–79.
4. Roshchevskaya I.M. Excitation of heart ventricles at the ectopic foci of activation of various localization // *Sci. Works of the I Congr. of Physiol. of the CIS*, 2005, Vol. 1, pp. 80.
5. Roshchevskaya I.M. Cardioelectric field of warm-blooded animals and man. St.-Petersburg: Nayka, 2008. 250 p.
6. Roshchevsky M.P. Electric Activity of Heart and Methods of Recording of Electrocardiograms in Large Cattle. Sverdlovsk: Izdanie Uralskikh and UrGU, 1958. 80 p.
7. Roshchevsky M.P., Shmakov D.N. Chronotopography of cardiac ventricular depolarization in reindeers // *Physiological J USSR*, 1977, Vol. 63, pp. 1144–1152.

8. Shmakov D.N., Mostivenko K.K., Roshchevskaya I.M. Effect of localization of the ectopic excitation site on the sequence and duration of depolarization in the ventricular epicardium in dogs // *Russ. Fiziol. Zh. Im. I. M. Sechenova*, 2000, Vol. 86 no. 6, pp. 681–687.
9. Anderson R.H., Yanni J., Boyett M.R., Chandler N.J., Dobrzynski H. The anatomy of the cardiac conduction system // *Clin. Anat.* 2009. Vol. 22. pp. 99–113.
10. Arisi G., Macchi E., Baruffi S., Spaggiari S., Taccardi B. Potential fields on the exposed dog heart during normal excitation // *Circ. Res.* 1983. Vol. 52. pp. 706–715.
11. Arisi G.E., Macchi E., Corradi C., Lux R.L., Taccardi B. Epicardial excitation during ventricular pacing. Relative independence of breakthrough sites from excitation sequence in canine right ventricle // *Circ Res.* 1992. Vol. 71. no. 4. pp. 840–849.
12. Belk P., Feldman A.B., Chernyak Y.B., Cohen R.J. A computer simulation study of the efficacy of uniform field pacing for the prevention of ventricular tachyarrhythmia // *Herzschr Elektrophys.* 1999. Vol. 10. pp. 105–118.
13. Durrer D., Van Dam R.T., Freud G.E., Janse M.J., Meijler F.L., Arzbaeher R.C. Total excitation of the isolated human heart // *Circulation.* 1970. Vol. 41. pp. 899–912.
14. Frazier D.W., Krassowska W., Chen P.S., Wolf P.D., Daniele N.D., Smith W.M., Ideker R.E. Transmural activations and stimulus potentials in three-dimensional anisotropic canine myocardium // *Circ Res.* 1988. Vol. 63. pp. 135–146.
15. Macchi E., Cavalieri M., Stilli D., Musso E., Baruffi S., Olivetti G., Ershler P., Lux R., Taccardi B. Highdensity epicardial mapping during current injection and ventricular activation in rat hearts // *Am J Physiol.* 1998. Vol. 275. pp. 1886–1897.
16. Meyling H.A., Ter Borg H. The conducting system of the heart in hoofed animals // *Cornell Vet.* 1957. Vol. 47. pp. 419–455.
17. Myerburg R.J., Nilsson K., Gelband H. Physiology of canine intraventricular conduction and endocardial excitation // *Circ Res.* 1972. Vol. 30. pp. 217–243.
18. Oster H.S., Taccardi B., Lux R.L., Ershler P.R., Rudy Y. Electrocardiographic imaging: Noninvasive characterization of intramural myocardial activation from inverse-reconstructed epicardial potentials and electrograms // *Circ.* 1998. Vol. 97. no. 15. pp. 1496–1507.
19. Pollard A.E., Spitzer K.W., Burgess M.J. Contributions of specialized conduction system to the activation sequence in the canine pulmonare conus // *Am J Physiol.* 1997. Vol. 273. pp. H446–H463.
20. Roshchevskaya I.M. Representation of subepicardial heart ventricle depolarization sequence on the body surface // *J Electrocardiol.* 1989. Vol. 22. pp. 274.
21. Roshchevsky M.P., Shmakov D.N. Excitation of the heart. M: Nauka, 2003. 144 p.
22. Spach M.S., Barr R.C. Ventricular intramural and epicardial potential distributions during centricular activation and repolarization in the intact dog // *Circ Res.* 1975. Vol. 37. pp. 243–257.
23. Taccardi B., Arisi G., Macchi E., Baruffi S., Spaggiari S. A new intracavitary probe for detecting the site of origin of ectopic ventricular beats during one cardiac cycle // *Circulation.* 1987. Vol. 75. no. 1. pp. 272–281.
24. Truex R.C., Smythe M.G. Comparative morphology of the cardiac conduction tissue in animals // *Ann N Y Acad Sci.* 1965. Vol. 127. pp. 19–33.
25. Xu Z., Gulrajani R.M., Molin F., Lorange M., Dube B., Savard P., Nadeau R.A. A computer heart model incorporating anisotropic propagation. III. Simulation of ectopic beats // *J of Electrocardiol.* 1996. Vol. 29. no. 2. pp. 73–90.

Рецензенты:

Рощевский М.П., д.б.н., профессор, главный научный сотрудник, ФГБУМ Коми НЦ УрО РАН, лаборатория сравнительной кардиологии, г. Сыктывкар;

Ладанова Н.В., д.б.н., ученый секретарь Президиума Коми НЦ УрО РАН, ФГБУМ Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар.

Работа поступила в редакцию 21.03.2014.