

УДК 577.1:591.175:616.8—009:616—089.583.29

Л. Ф. Щербак

СОСТОЯНИЕ НЕКОТОРЫХ ФЕРМЕНТОВ ГЛИКОЛИЗА И ТРИКАРБОНОВОГО ЦИКЛА В ИНТАКТНЫХ И ДЕНЕРВИРОВАННЫХ СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦАХ КРЫС ПРИ ОХЛАЖДЕНИИ

Установлено, что денервация скелетной мышцы сопровождается нарушением всех видов ее обмена. Происходит частичное разобщение дыхания и фосфорилирования [9], активация пентозофосфатного цикла [1, 8], угнетение окислительных процессов и переключение метаболизма на гликолитический путь образования энергии [2]. Изменение активности различных ферментных систем при нарушении иннервации мышцы сочетается с изменением их «чувствительности» к регулирующему действию гормонов [6]. Поскольку денервация не устраняет воздействия гуморальных факторов на денервированную ткань, можно предположить, что в условиях стрессовой ситуации мышца, лишенная нервно-трофического контроля, будет реагировать иначе, чем интактная.

Мы изучали активность некоторых ферментов гликолиза и трикарбонového цикла в денервированных скелетных мышцах крыс, адаптированных к различным температурным режимам, в условиях холодового стресса.

Методика исследований

Опыты выполнены на 150 белых беспородных крысах обоего пола массой 150–200 г. У всех животных производили денервацию мышц путем высокой односторонней перерезки седалищного нерва. Контролем служила противоположная лапа того же животного. Постденервационные нарушения изучали через 4 нед после операции раздельно в медленных (камбаловидная) и быстрых (икроножная) мышцах.

Всех животных разделили на четыре экспериментальные группы. Крысы I и II групп в течение 28–30 дней после денервации подвергали ежедневным 3 ч охлаждениям при $+4^{\circ}\text{C}$ (адаптация к холоду), крысы III и IV групп содержали при комнатной температуре. Затем животных I и III групп охлаждали в рефрижераторе при -4°C до температуры тела $15-18^{\circ}\text{C}$. Гипотермию производили в специальных проволочных клетках, фиксирующих крыс в неподвижном состоянии, без применения наркотических средств. Крысы II и IV групп служили контролем.

Исследуемые мышцы гомогенизировали в 0,1 М веронал-медиаловом буфере. В надосадочной жидкости спектрофотометрически определяли суммарную активность лактатдегидрогеназы (ЛДГ) по изменению концентрации НАД. H_2 при 340 нм в условиях комнатной температуры [19]. Разделение ЛДГ на фракции проводили с помощью электрофореза в агаровом геле с последующей окраской препаратов солями тетраэтила [4]. Общую активность ферментов цикла Кребса: сукцинатдегидрогеназы (СДГ), малатдегидрогеназы (МДГ), изоцитратдегидрогеназы (ИДГ) и α -кетоглутаратдегидрогеназы (α -КДГ) исследовали по модифицированной методике Нордмана [7]. Белок определяли по ксантопротеиновой реакции [11].

Результаты исследований и их обсуждение

В наших опытах перерезка седалищного нерва у крыс сопровождается значительными перестройками обмена веществ. Так, в камбаловидной мышце активность МДГ, α -КДГ и особенно ИДГ снижается, в то время как активность СДГ не меняется. В икроножной же мышце СДГ активируется (на 60,4 %), активность остальных ферментов цикла Кребса падает, однако в значительно меньшей степени, чем в медленной мышце. Скорость лактатдегидрогеназной реакции уменьшается примерно одинаково в мышцах обоих видов (табл. 1). Изоферментный спектр ЛДГ в денервированной красной мышце ха-

рактеризуется
лой — аэробных
торами [3, 17]
мышцах увелич
нии эффекта Па
в то время как
ный характер
вации в различ
пени именно то
норме, т. е. хар
цах после нару

Изучение т
показало, что
их активность в
роножной мыш
аэробных фрак
денцию к повы
гократные холо
и в каталитическ
лишь повышени
в медленных мы

Далее мы п
рованных мышц
ных в условиях
вызвало измене
вания энергии. Т
возждается незнач
реакции. В изот
центрации Н-суб
форм. Активност
рованной же кат
характер, однако

Считают, что
шение скоростей
Учитывая снижен
содержания форм
цикл Кребса, а та
усиление окислит
колиза в медленн

Изменения об
носят иной харак
27,3 % соответств
рестройки, направ
форм фермента за
ферментов не изм
жить, что быстрая
сов гликолиза. В д
ментов трикарбон
ном спектре ЛДГ

Таким образом
ет изменения метабо
руется именно тот
данного типа мыш
тер изменений опр
ских и окислитель
тактных животных.
аэробных процессов,
благодаря изменени
пользу АМФ, являя

ГЛИКОЛИЗА В МЫШЦАХ КРЫС

сопровождается
ное разобщение
фосфатного цикла
включение метабо-
[2]. Изменение
иннервации
к регулирую-
не устраняет воз-
ную ткань, можно
мышца, лишенная
иначе, чем ин-

гликолиза и три-
мышцах крыс, адап-
условиях холодо-

го пола массой 150—
высокой односторонней
окая лапа того же
после операции раз-

мышцах.
крысы. Крыс I и II групп
3 ч охлаждения при
комнатной темпера-
туре при -4°C до
нальных проводочных
изменения наркотических

емедианаловом буфере.
суммарную активность
 H_2 при 340 нм в усло-
проводили с помощью
ратов солями тетразо-
дегидрогеназы (СДГ),
а-кетоглутаратдегидро-
Нордмана [7]. Белок

ение

у крыс сопровож-
еств. Так, в кам-
особенно ИДГ сни-
тся. В икроножной
остальных фер-
меньшей степени,
огеназной реакции
их видов (табл. 1).
красной мышце ха-

рактизуется увеличением содержания анаэробных фракций, в белой — аэробных (табл. 1). Такие же данные получены и другими авторами [3, 17]. Известно также, что в денервированных медленных мышцах увеличивается образование молочной кислоты (при угнетении эффекта Пастера) [16], уменьшается потребление кислорода [14], в то время как в быстрых мышцах эти изменения носят противоположный характер [14, 16]. Все это позволяет заключить, что при денервации в различных типах мышечных волокон страдает в большей степени именно тот метаболический путь, который преобладает в них в норме, т. е. характерные особенности обмена в красных и белых мышцах после нарушения их иннервации значительно нивелируются.

Изучение тех же ферментов у адаптированных к холоду крыс показало, что многократные охлаждения практически не влияют на их активность в интактных икроножной и камбаловидной мышцах. В икроножной мышце мы наблюдали снижение активности ЛДГ за счет аэробных фракций ЛДГ₁ и ЛДГ₂, а в камбаловидной — лишь тенденцию к повышению активности окислительных ферментов. Многократные холодовые экспозиции не внесли значительных изменений и в каталитическую активность денервированных мышц. Отмечается лишь повышение активности ИДГ (на 45,7 %) и α -КДГ (на 63,5 %) в медленных мышечных волокнах (табл. 2).

Далее мы попытались изучить реакцию контрольных и денервированных мышц адаптированных к различным температурам животных в условиях холодового стресса. Охлаждение контрольных крыс вызвало изменение соотношений между различными путями образования энергии. Так, в интактной медленной мышце гипотермия сопровождается незначительным снижением скорости лактатдегидрогеназной реакции. В изозимном спектре фермента происходит увеличение концентрации Н-субъединиц за счет снижения содержания анаэробных форм. Активность ферментов цикла Кребса не меняется. В денервированной же камбаловидной мышце изменения носят аналогичный характер, однако выражены в несколько большей степени (табл. 1).

Считают, что коэффициент МДГ/ЛДГ может отражать соотношение скоростей реакций лимоннокислого цикла и гликолиза в тканях. Учитывая снижение активности ЛДГ при одновременном увеличении содержания форм фермента, ответственных за включение пирувата в цикл Кребса, а также высокую активность МДГ, можно предположить усиление окислительных процессов при некотором снижении роли гликолиза в медленных мышцах гипотермированных животных.

Изменения обмена веществ в икроножной мышце при охлаждении носят иной характер. Снижается активность МДГ и ИДГ на 22,3 и 27,3 % соответственно. В изоферментном спектре ЛДГ происходят перестройки, направленные на резкое снижение содержания аэробных форм фермента за счет увеличения анаэробных. Активность остальных ферментов не изменяется. Анализируя эти данные, можно предположить, что быстрая мышца на гипотермию отвечает усилением процессов гликолиза. В денервированной икроножной мышце активность ферментов трикарбонового цикла не снижается, изменения в изоферментном спектре ЛДГ выражены в значительно меньшей степени (табл. 1).

Таким образом, охлаждение неадаптированных животных вызывает изменения метаболизма в красных и белых мышцах, причем активируется именно тот путь обмена, который является характерным для данного типа мышечных волокон в норме. По-видимому, такой характер изменений определяется различными соотношениями гликолитических и окислительных процессов в быстрых и медленных мышцах интактных животных. Для быстрых мышц характерно преобладание анаэробных процессов, которые при гипотермии активируются, очевидно, благодаря изменению соотношения компонентов адениловой системы в пользу АМФ, являющейся положительным модулятором фосфофрукто-

Таблица 1

Изоферментный спектр ЛДГ (в процентном соотношении), активность СДГ, МДГ, ИДГ, α -КДГ (в мкг формазана/ч. мг⁻¹ белка) и ЛДГ (в мкмоль НАД·Н₂/мин·мг⁻¹ белка) в интактных и денервированных скелетных мышцах неадаптированных крыс в норме и при гипотермии ($M \pm m$)

Исследуемые показатели	Неохлажденные животные				Охлажденные до температуры тела 15–18°			
	Камбаловидная мышца		Икроножная мышца		Камбаловидная мышца		Икроножная мышца	
	контроль	денервация	контроль	денервация	контроль	денервация	контроль	денервация
ЛДГ ₁	16,4±0,5	6,9±0,6*	5,9±0,4	9,0±0,8*	19,4±0,4**	8,7±0,4**	—	2,8±0,2**
ЛДГ ₂	18,5±0,8	16,1±0,5	8,6±0,4	15,1±0,8*	21,2±0,5**	19,6±1,1**	1,4±0,1**	6,2±0,5**
ЛДГ ₃	15,2±0,7	15,1±0,6	9,6±0,5	12,6±1,2*	16,7±0,6	19,7±0,5**	1,7±0,1**	3,8±0,3**
ЛДГ ₄	16,9±0,6	23,2±0,5*	13,5±0,6	18,3±0,7*	17,6±0,5	23,4±1,2	10,0±1,3**	20,3±0,6
ЛДГ ₅	32,7±0,8	38,6±1,3*	64,6±0,9	46,6±2,1*	25,0±0,6**	28,7±0,3**	86,9±3,0**	69,4±1,4**
СДГ	72,4±2,9	67,4±3,0	32,0±1,5	51,3±3,4*	62,5±5,1	54,7±3,4	27,7±1,6	40,4±3,3**
МДГ	15,0±0,8	10,0±0,9*	11,3±0,8	7,1±0,7*	16,0±0,7	8,0±0,4	8,8±0,7**	6,4±0,8
ИДГ	13,5±0,4	6,2±0,4*	10,2±0,8	6,9±0,6*	10,8±0,9	5,7±1,0	7,4±0,5**	6,4±0,8
α -КДГ	15,9±1,4	10,9±0,7*	12,7±1,0	10,8±1,3	15,5±1,6	11,0±0,6	11,5±1,0	9,3±0,8
ЛДГ	3,8±0,2	2,0±0,1*	7,0±0,4	3,9±0,5*	3,2±0,2**	2,0±0,1	6,2±0,4	3,8±0,2

Примечание. * — достоверные различия по сравнению с контролем конечностью, ** — с соответствующими показателями неохлажденного животного. В группах не менее 7 животных.

Таблица 2

Изоферментный спектр ЛДГ (в процентном соотношении), активность СДГ, МДГ, ИДГ, α -КДГ (в мкг формазана/ч. мг⁻¹ белка) и ЛДГ (в мкмоль НАД·Н₂/мин·мг⁻¹ белка) в интактных и денервированных скелетных мышцах адаптированных к холоду крыс в норме и при гипотермии ($M \pm m$)

Исследуемые показатели	Неохлажденные животные				Охлажденные до температуры тела 15–18°			
	Камбаловидная мышца		Икроножная мышца		Камбаловидная мышца		Икроножная мышца	
	контроль	денервация	контроль	денервация	контроль	денервация	контроль	денервация
ЛДГ ₁	15,3±0,8	6,8±0,4*	3,1±0,4	7,4±0,6*	17,7±1,0	6,9±0,6	—	2,2±0,1**
ЛДГ ₂	18,0±1,4	16,8±0,8	6,6±0,7	11,0±0,9*	17,6±1,0	15,0±0,9	—	13,1±0,9
ЛДГ ₃	15,6±0,5	16,7±0,9	8,3±0,8	11,5±1,3*	16,3±0,5	22,8±0,9**	—	11,3±0,4
ЛДГ ₄	18,4±0,9	22,6±0,8*	15,2±0,8	18,9±1,7*	18,1±1,0	24,5±1,0	—	22,7±0,8
ЛДГ ₅	32,7±1,8	37,1±1,2	66,9±2,3	51,6±1,4*	30,3±1,9	30,8±1,0**	5,4±1,6**	50,6±1,1
СДГ	78,7±2,7	76,5±4,1	35,9±1,0	40,6±3,0	56,4±1,8**	64,8±0,9**	94,6±1,6**	36,9±2,0
МДГ	16,4±0,4	11,0±0,6*	10,7±0,4	8,4±0,2*	7,5±0,5**	4,1±0,2**	23,0±0,6**	4,4±0,2**
ИДГ	14,0±0,3	9,0±0,7*	10,5±0,4	7,6±0,2*	8,8±0,2**	2,9±0,2**	5,4±0,3**	5,8±0,4**
ЛДГ	8,6±1,3	12,9±0,6	15,2±0,5	11,6±0,6*	10,2±0,4**	8,5±0,8**	9,0±0,4**	9,0±0,7**
							6,8±0,4**	3,9±0,3

киназы. Усиление гидролиза АТФ стимулируется мышечной терморегуляторной дрожью. По-видимому, тот же механизм лежит и в основе активации окислительных процессов в медленной мышце. Однако, в условиях аэробно-анаэробного пирувата окисляется не до молочной кислоты, а до O_2 [10]. Высокая степень сопряженности окисления с фосфорилированием в скелетных мышцах крыс, которая практически не изменяется при их охлаждении [13], также стимулирует окислительные процессы.

В следующей серии опытов мы исследовали влияние глубокой гипотермии на метаболическую реакцию скелетных мышц животных, адаптированных к многократным охлаждениям, и установили, что она существенно отличается от наблюдаемой у контрольных охлажденных крыс. Эти различия особенно значительны для красных мышц. Так, активность изученных нами ферментов трикарбонового цикла в этих мышцах резко снижается, в то время как активность ЛДГ и ее изоферментный спектр остаются без изменений. В денервированной медленной мышце падение активности ферментов лимоннокислого цикла, за исключением СДГ, выражено в еще большей степени, а в изоферментном спектре ЛДГ происходит незначительный сдвиг в сторону аэробных фракций (М/Н с 1,997 в контроле уменьшается до 1,805 у охлажденных). Активность ЛДГ не меняется.

В быстрых мышцах адаптированных к холоду животных изменения, возникающие при охлаждении, аналогичны наблюдаемым в белых мышцах гипотермированных контрольных крыс, однако носят более выраженный характер. Так, в данной серии опытов отмечается резкое снижение активности всех исследованных ферментов цикла Кребса. Особенно значительные перестройки претерпевает изоферментный спектр ЛДГ при небольшом росте суммарной активности этого фермента. Наблюдается полное исчезновение форм ЛДГ₁, ЛДГ₂ и ЛДГ₃. Энцим на 94,6 % состоит из анаэробной фракции ЛДГ₅. В денервированной икроножной мышце каталитическая способность ферментов трикарбонового цикла снижается в меньшей степени, чем в контрольной, а в изоферментном спектре ЛДГ происходит падение концентрации только одной фракции ЛДГ₁ (табл. 2).

На основании полученных данных можно предположить, что охлаждение адаптированных животных активирует гликолиз при относительном снижении роли окислительных процессов как в быстрых, так и в медленных мышцах. По-видимому, это связано со снижением роли АТФ-зависимых процессов в ходе адаптации к холоду и усиления свободного окисления [18]. Значительное уменьшение сопряженности окисления с фосфорилированием в митохондриях скелетных мышц охлажденных адаптированных крыс [13] тормозит окислительный путь высвобождения энергии.

Обращает на себя внимание тот факт, что во всех сериях опытов лишенные иннервации быстрые и медленные мышцы на гипотермию отвечают по-разному. Это проявляется в различной степени выраженности изменений в денервированных конечностях по сравнению с интактными, хотя направленность этих изменений в опытных и контрольных мышцах, как правило, одинакова. Так, при охлаждении адаптированных к различным температурным режимам крыс в денервированных медленных мышцах возникают более выраженные, чем в контроле, перестройки, в то время как в быстрых мышцах они выражены в меньшей степени. По-видимому, это в какой-то мере связано с повышением чувствительности денервированной ткани к действию медиаторов, в том числе и к норадреналину, которому принадлежит важная роль в активации термогенеза. Однако, поскольку реакция красных и белых мышц на норадреналин различна [12, 15], то и повышение чувствительности к медиатору, а значит и метаболической ответ, будут различны. Увеличение роли циркулирующего норадреналина при действии низкой температуры [5], создает, по-видимому, благоприятные условия

для терморегуляторного ответа денервированной мышцы. Перерезка седалищного нерва устраняет сократительную активность мышц, что способствует компенсаторному увеличению несократительного термогенеза при охлаждении, изменяет реактивность сосудов, что может сказываться на обеспечении энергетических процессов субстратами. Кроме того, изменяется активность ферментных систем, снижаются запасы макроэргов и нарушаются процессы их синтеза и утилизации. Все эти и другие факторы могут принимать участие в формировании терморегуляторного ответа денервированной мышцы.

Таким образом установлено, что длительная холодовая адаптация не вызывает существенных изменений обмена веществ в быстрых и медленных мышечных волокнах задних конечностей крыс. В условиях холодового стресса быстрые и медленные мышцы адаптированных к различным температурам животных ведут себя по-разному. У неадаптированных крыс в каждом типе мышц интенсифицируется тот путь обмена, который преобладает в нем в норме, то есть в красных активируются окислительные процессы, в белых — гликолитические. Охлаждение адаптированных животных приводит к преобладанию анаэробных механизмов получения энергии в обоих типах мышечных волокон. По-разному в условиях функциональной нагрузки ведут себя и денервированные мышцы: в красных происходят более выраженные изменения (по сравнению с контролем), в белых изменения выражены в меньшей степени.

L. F. Scherbak

STATE OF CERTAIN ENZYMES OF GLYCOLYSIS AND TRICARBONIC CYCLE IN INTACT AND DENERVATED SKELETAL MUSCLES OF RATS IN COOLING

Summary

A continuous adaptation to cooling is not accompanied by changes in activity of glycolysis and tricarboxylic cycle enzymes in intact and denervated muscles of the rat. Cooling of nonadapted animals intensifies the metabolism in slow and fast muscle fibres and in each type of muscles that very metabolic way is activated which normally prevails in them. Cooling of cold-adapted rats induces glycolysis intensification both in fast and slow muscles. Changes in the denervated muscles are analogous but they are more pronounced in slow fibres (in comparison with the control) and less — in fast ones.

Department of Pathological Physiology,
Medical Institute, Kiev

Список литературы

1. Аксенова В. М. Влияние денервации на особенности функционирования пентозофосфатного цикла в красных и белых мышцах кроликов. — В кн.: Тез. докл. III Всесоюз. конф. по биохимии мышц (Ленинград, 1978 г. М., 1978, с. 24—25.
2. Данилова Л. Я., Ковришко Н. М. О состоянии некоторых ферментов гликолиза и тканевого дыхания в мышцах с нарушенной иннервацией. — В кн.: Роль нервной системы в возникновении патологических процессов и их компенсации: Тез. докл. IV Укр. респ. конф. патофизиологов. (Ивано-Франковск, 1972 г.) К., 1972, с. 65—66.
3. Ильин В. С., Емельянцева А. М., Плесков В. М. Биохимические основы нервной трофики. — Патол. физиология и эксперим. терапия, 1972, вып. 3, с. 3—12.
4. Коровкин Б. Ф. Определение изоферментов в тканях и сыворотке крови методом энзим-электрофореза. — В кн.: Современные методы в биохимии. М., 1968, с. 140—154.
5. Пастухов Ю. Ф. Норадреналин и адаптация к холоду. — В кн.: Нейроэндокринные корреляции. Владивосток, 1978, с. 85—106.
6. Попова Л. А. Обмен гликогена в мышцах с нарушенной иннервацией и влияние на него гормонов надпочечников: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. Киев, 1969. 21 с.
7. Путилина Ф. Е., Ещенко Н. Д. Активность некоторых дегидрогеназ в мозгу, печени и почках. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1969, № 21, с. 112—116.
8. Разумовская Н. И., Плесков В. М., Перова Т. Л. Растворимые и митохондриальные формы дегидрогеназ пентозного цикла в скелетных мышцах кролика. — Биохимия, 1970, 25, № 1, с. 196—201.

9. Северин С. В., З... летных мышцах
10. Скулачев В. П.
11. Суринов Б. П., ... вой реакции. — Л...
12. Хаскин В. В. Э...
13. Хаскин В. В., С... ные коэффициенты мышцах крыс. — С...
14. Шевес Г. С., Ка... рушений в различ... по мышечной био...
15. Bowman W. B. ... gonists on skeletal
16. Domonikos J., He... metabolism in tor... N 3, p. 227—236.
17. Hogan E. L., Da... tal muscul. II. Bio...
18. Sellers E. W. Ele... on exposure to col...
19. Wroblewski F., L... Exp. Biol., 1955, 90

Кафедра патологическ
Киевского медицинск

Перерезка се-
мышц, что спо-
ного термогене-
то может ска-
тратами. Кроме
жаются запасы
изации. Все эти
вании терморе-
вая адаптация
в в быстрых и
рыс. В условиях
аптированных к
ному. У неадап-
руется тот путь
в красных акти-
ческие. Охлаж-
данию анаэроб-
шечных волокон.
ут себя и денер-
женные измене-
ражены в мень-

ICARBONIC
TAL

changes in activity of
muscles of the rat
slow and fast muscle
which normally
intensification both in
analogous but they are
less — in fast ones.

ионирования пентозо-
В кн.: Тез. докл. III
1978, с. 24—25.
ферментов гликолиза и
кн.: Роль нервной сис-
емации: Тез. докл. IV
К., 1972, с. 65—66.
ские основы нервной
л. 3, с. 3—12.
ротке крови методом
мини. М., 1968, с. 140—

н.: Нейроэндокринные
ервацией и влияние на
рук. Киев, 1969. 21 с.
рогеназ в мозгу, пече-
ные и митохондриаль-
щах кролика.— Биохим.

9. Северин С. В., Зайцева Н. Н. Особенности окислительного фосфорилирования в скелетных мышцах при денервации.— Укр. биохим. журн., 1965, № 5, с. 787—796.
10. Скулачев В. П. Аккумуляция энергии в клетке. М.: Наука, 1969. 438 с.
11. Суринов Б. П., Желудов В. И. Микрометод определения белка по ксантопротеиновой реакции.— Лабор. дело, 1965, № 12, с. 716—717.
12. Хаскин В. В. Энергетика теплообразования и адаптации к холоду. Новосибирск: Наука, 1975. 200 с.
13. Хаскин В. В., Синдаровская И. Н. Влияние холодовой адаптации на температурные коэффициенты окисления, фосфорилирования и активности АТФаз в скелетных мышцах крыс.— Физиол. журн. СССР, 1972, 58, № 1, с. 108—113.
14. Шевес Г. С., Кантор А. Ф., Палатова Н. Н. Некоторые особенности обменных нарушений в различных мышцах при их денервации.— В кн.: Тез. докл. Всесоюз. конф. по мышечной биохимии. М.; Л., 1966, с. 146.
15. Bowmann W. B. C., Nott M. W. Action of sympathomimetic amines and their antagonists on skeletal muscle.— Pharmacol. Rev., 1969, 21, N 1, p. 27—72.
16. Domonikos J., Heiner L. Effect of denervation and immobilization on carbohydrate metabolism in tonic and tetanic muscles.— Acta physiol. acad. sci. hung., 1965, 28, N 3, p. 227—236.
17. Hogan E. L., Dawson D. M., Romanul F. C. Enzymatic changes in denervated skeletal muscle. II. Biochemical study.— Arch. Neurol., 1965, 13, N 3, p. 274—280.
18. Sellers E. W. Electrical activity of skeletal muscle of normal and acclimatized rats on exposure to cold.— Amer. J. Physiol., 1954, 177, N 4, p. 372—381.
19. Wroblewski F., La Due J. S. Lactic dehydrogenase activity in blood.— Proc. Soc. Exp. Biol., 1955, 90, N 2, p. 210—213.

Кафедра патологической физиологии
Киевского медицинского института

Поступила в редакцию
10.1 1980 г.