

Д. П. Артеменко, В. А. Бурый, И. А. Владимирова, М. Ф. Шуба

Метод двойного сахарозного мостика получил широкое распространение при исследовании различных возбудимых образований [1, 13, 14]. Теоретической предпосылкой применения этого метода для исследования гладких мышц послужил обнаруженный М. Ф. Шубой [8, 9] факт, что гладкомышечным полоскам присущи кабельные свойства, являющиеся следствием хорошей электрической связи между мышечными клетками.

При исследовании многоклеточных препаратов возникают дополнительные трудности, обусловленные взаимной диффузией сахарозного и тестирующего растворов, что приводит к образованию в межклеточном пространстве мышечной полоски зоны, заполненной смешанным раствором. Подробно недостатки методики сахарозного мостика рассмотрены в обзорах [5, 6]. В настоящей работе основное внимание уделено анализу диффузионных процессов на границе смежных растворов, а также влияния этих процессов на электрические характеристики мембраны, на условия отведения трансмембранных потенциалов и стимуляции нервных волокон и мышечных клеток.

Методика исследований

Зависимость сопротивления мембраны мышечных клеток от содержания сахаразы во внеклеточной среде исследовали в камере двойного сахарозного мостика, в которой для разделения смежных растворов использовали перегородки из тонкой резины. Ширина тест-участка составляла 500 мкм.

Анализу погрешностей, возникающих вследствие диффузионных процессов на границе смежных растворов в камере сахарозного мостика, предшествовали безуспешные попытки применить методику двойного сахарозного мостика для исследования постсинаптических потенциалов в гладкомышечных полосках. Эти потенциалы обычно регистрируются внутриклеточными микроэлектродами при раздражении интрамуральных нервных волокон короткими (0,5 мс) импульсами электрического тока через внеклеточные электроды [2, 12]. Оказалось, что импульсы раздражающего тока, приложенные к мышечной полоске через сахарозный мостик, являются неэффективными для возбуждения интрамуральных нервных волокон.

вызванной раздражающим Первоначально для этой скомпенсировать падение ляющем несколько сотен н но менялось в связи с уве сахарозы [16—17]. В рез баланса моста в ходе эксп бован метод импульсной с что раздражение мышечны которых значительно мены ного потенциала производи между раздражающими и в качестве элемента кратко

Исследования, проведенные в условиях фиксации тока в условиях случаев электротонических и по форме от электротонического сахарозного мостика. но завышена, а выпрямляемость уменьшения ее сопроптивлен живались. Более того, замес чешский раствор KCl привес электротонических потенция

Эти факты указывают на то, что электротонические потенциалы мембраны которых мало зависят от концентрации, расположены в зоне смешанной взаимной диффузии тестируемого и тестирующего растворов. Мембрану тех мышечных клеток, в которых будет уменьшена. Чтобы в этой зоне, мы провели модель в камере сахарозного мостика. Диффузии, происходящей в камере с физической моделью диффузии. Диффузионные процессы в диффузии описываются одним диффузионным уравнением. Диффузии на электропроницаемости. Физическое моделирование имеет место, прежде всего, в проницаемости. Более точно привести границы в камере сахарозного мостика в неоднородной среде, прибли-

Математическая и физи-
Некоторые количественные р-
вание проводилось на плоск-
вался случай, когда мышечн-
ние неоднородности в физи-
венных изменений распредел-
представлено семейство лини-
ке в условиях двойного саха-
центрация сахарозы в изот-
полоски в сахарозном участк-
розный и тестирующий расте-
двумого пространства их сум-
обозначенной на рис. 1 цифр-
раствора сахарозы и 40 % и
ставление об изменении соста-
к нему сахарозных участках

вызванной раздражающим током электрической активностей гладкомышечных клеток. Первоначально для этой цели мы использовали мостик Уитсона, который позволяет компенсировать падение напряжения на продольном сопротивлении препарата, составляющем несколько сотен килоом. Однако в течение опыта это сопротивление непрерывно менялось в связи с увеличением сопротивления межклеточных контактов в растворе сахарозы [16—17]. В результате возникала необходимость в постоянной подстройке баланса моста в ходе эксперимента. Чтобы исключить это неудобство, нами был испробован метод импульсной фиксации тока [11]. Сущность этого метода состоит в том, что раздражение мышечных клеток производится импульсами тока, период повторения которых значительно меньше постоянной времени мембраны. Отведение трансмембранного потенциала производится теми же электродами, что и раздражение в промежутках между раздражающими импульсами тока. При этом емкость мембраны используется в качестве элемента кратковременной памяти.

Исследования, проведенные с применением мостика Уитсона и метода импульсной фиксации тока в условиях одинарного сахарозного мостика, показали, что в обоих случаях электротонические потенциалы существенно отличались как по амплитуде, так и по форме от электротонических потенциалов, зарегистрированных в условиях двойного сахарозного мостика. Амплитуда электротонических потенциалов была значительно завышена, а выпрямляющие свойства мембраны, которые обычно проявляются в уменьшении ее сопротивления для деполяризующего тока, в этих условиях не обнаруживались. Более того, замена раствора Кребса, омывающего тест-участок, на изотонический раствор KCl приводила только к незначительному уменьшению амплитуды электротонических потенциалов.

Эти факты указывают на то, что в условиях одинарного сахарозного мостика электротонические потенциалы отводятся преимущественно от тех мышечных клеток, мембрана которых мало доступна для тестирующего раствора. Эти клетки могут быть расположены в зоне смешанного межклеточного раствора, образующейся вследствие взаимной диффузии тестирующего и сахарозного растворов. В результате разбавления тестирующего раствора раствором сахарозы, эффективность его воздействия на мембрану тех мышечных клеток, от которых отводятся электротонические потенциалы, будет уменьшена. Чтобы выяснить характер распределения концентрации сахарозы в этой зоне, мы провели модельные эксперименты, имитирующие диффузионные процессы в камере сахарозного мостика. Вначале была рассчитана математическая модель для диффузии, происходящей в однородной среде [3], затем были проведены эксперименты с физической моделью диффузионных процессов на электропроводной бумаге. Моделирование диффузионных процессов потенциальными полями основано на том, что оба эти явления описываются одним и тем же уравнением диффузии. Подробно методика моделирования на электропроводной бумаге описана в специальной литературе [7]. Физическое моделирование имеет определенные преимущества перед математическим, состоящие, прежде всего, в простоте его реализации, а также в том, что оно позволяет более точно привести граничные условия в соответствие с реальными, наблюдающимися в камере сахарозного мостика. Кроме того оно позволяет моделировать диффузию в неоднородной среде, приближающейся по свойствам к реальной гладкой мышце.

Математическая и физическая модели дали качественно одинаковые результаты. Некоторые количественные различия были обусловлены тем, что физическое моделирование проводилось на плоскости, а математическая модель была объемной (рассматривался случай, когда мышечная полоска имеет форму бесконечного цилиндра). Введение неоднородности в физическую модель диффузионной среды не вызвало существенных изменений распределения концентрации диффундирующих частиц. На рис. 1,А представлено семейство линий одинаковой концентрации сахарозы в мышечной полоске в условиях двойного сахарозного мостика, полученных на физической модели. Концентрация сахарозы в изотоническом растворе, омывающем поверхность мышечной полоски в сахарозном участке, принята за 1, а в тест-участке — за 0. Поскольку сахарозный и тестирующий растворы являются изотоническими, то в каждой точке исследуемого пространства их суммарная концентрация будет равна 1. Например, на линии, обозначенной на рис. 1 цифрой 0,6, раствор на 60 % будет состоять из изотонического раствора сахарозы и 40 % из тестирующего раствора. Рис. 1,А дает наглядное представление об изменении состава внеклеточного раствора в тестируемом и примыкающих к нему сахарозных участках мышцы. При ширине тест-участка, равной толщине мы-

шечной полоски, более половины мышечных клеток в тест-участке омывается раствором, концентрация сахаразы в котором превышает 10 %. На границе тест-участка внеклеточный раствор наполовину состоит из изотонического раствора сахаразы. По мере удаления от границы тест-участка концентрация сахаразы во внеклеточном пространстве увеличивается. В соответствии с изменением состава внеклеточного раствора будут изменяться электрофизиологические свойства мембраны мышечных клеток [4]. Чтобы выяснить характер этих изменений, мы исследовали зависимость сопротивления мембра-

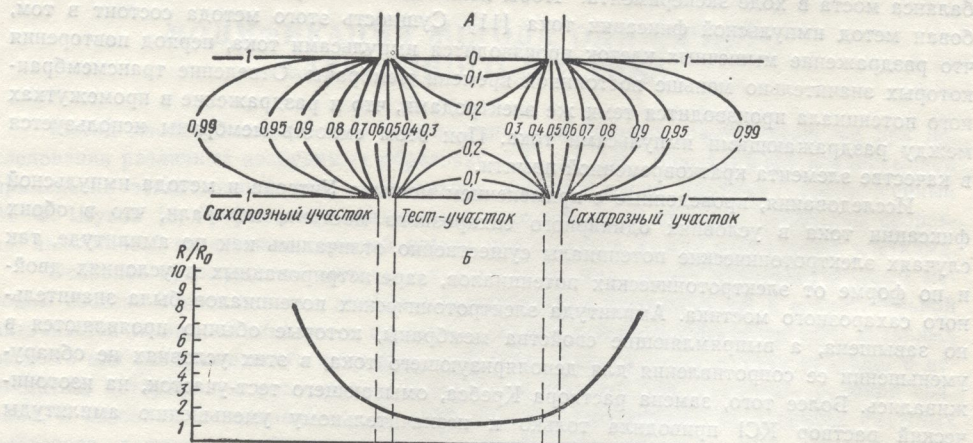


Рис. 1. Распределение концентрации сахаразы и сопротивления мембраны мышечных клеток в тест- и сахарозных участках:

А — семейство линий одинаковой концентрации сахаразы в модели, имитирующей мышечную полосу в условиях двойного сахарозного мостика при ширине тест-участка, равной диаметру препарата, Б — относительное изменение сопротивления R мембраны мышечных клеток, расположенных вдоль осевой линии препарата. R_0 — сопротивление мембраны, измеренное с помощью двойного сахарозного мостика в нормальном растворе Кребса. Масштаб оси абсцисс совпадает с масштабом мышечной полоски на рис. 1, А.

ны мышечных клеток от содержания сахаразы во внеклеточном растворе. С этой целью в качестве тестирующего раствора применяли раствор Кребса, смешанный в различных пропорциях с изотоническим раствором сахаразы. Опыты проводили на мышечных полосках мочеточника в условиях двойного сахарозного мостика. Результаты представлены на рис. 1, Б в виде графика, который отражает относительное увеличение сопротивления мембраны мышечных клеток, расположенных вдоль осевой линии мышечной полоски, вызванное повышением концентрации сахаразы во внеклеточном растворе. Для наглядности масштаб оси абсцисс совпадает с масштабом модели мышечной полоски в камере двойного сахарозного мостика на рис. 1, А. Нетрудно видеть (см. приложение), что при регистрации электротонических потенциалов в условиях одинарного сахарозного мостика с помощью моста Уитсона или методом импульсной фиксации тока наибольший вклад в их генез будут давать мышечные клетки, расположенные за пределами тест-участка, сопротивление мембраны которых сильно увеличено вследствие значительной концентрации сахаразы во внеклеточной среде. Причем, величина регистрируемого электротона будет мало зависеть от сопротивления мембраны мышечных клеток, расположенных в центре тест-участка в нормальном растворе. В то же время, в условиях двойного сахарозного мостика, увеличенное сопротивление мембраны мышечных клеток в окрестности границы тест-участка со стороны отводящих электродов не будет вносить существенных погрешностей при регистрации электротонических потенциалов. Их амплитуда будет пропорциональна истинной величине электротонических потенциалов, возникающих на мембране мышечных клеток в середине тест-участка, омываемых неразбавленным сахарозой раствором.

Полученная нами картина распределения сахаразы в мышечной полоске, находящейся в камере сахарозного мостика, позволила также объяснить причину неэффективности раздражения интрамуральных нервных волокон в этих условиях. Нервные волокна, находящиеся в растворе сахаразы, теряют возбудимость из-за отсутствия ионов натрия в наружной среде. В окрестности границы сахарозного и тестирующего растворов концентрация ионов натрия начинает постепенно нарастать по мере прибли-

жения к центру только в той части генерации потенциала, плотность При этом, константа ратному корню муральных нервов

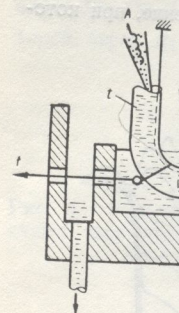


Рис. 2. Схематиче

т — мышечная полосу, КС1 — с раствором сахаразы, нут конец мышечной полоски, натяжения и рычаг неполяризуемые электроды

Рис. 3. Упрощенная схема

А, В и С, D — соотношение между тест-участком и водником, образующимся в мышечных клетках и

станты длины для мышечных клеток. Вследствие по длине нервных волокон, возбуждают свою возбудимость, точной для их возбуждения. Проведенные опыты имной диффузии те же, что со стороны раздражающего синаптических и электротонических, не используя мостика, не используя этого конца мышечной полоски, плотно втягивали в раствор Кребса, механически для регистрации давали через неполный участок, а другой боковой. Вследствие большой скорости протекала по мышечной и полиэтиленовой полоске и мышечных клеток, уменьшалось путем устья минеральным раствором мышечных клеток с помощью на порядок больший, чем начинает сказываться на включенное последовательное скачке потенциала, соот-

жения к центру тест-участка. Однако возбудимость нервных волокон восстанавливается только в той части тест-участка, где концентрация ионов натрия будет достаточной для генерации потенциалов действия. С другой стороны, в соответствии с кабельной теорией, плотность раздражающего тока убывает по длине полоски экспоненциально. Причем, константа длины λ для безмякотных нервных волокон пропорциональна квадратному корню из их диаметра. Учитывая, что диаметр межварикозных участков интрамуральных нервных волокон составляет 0,1 мкм [10, 15], приблизительная оценка кон-

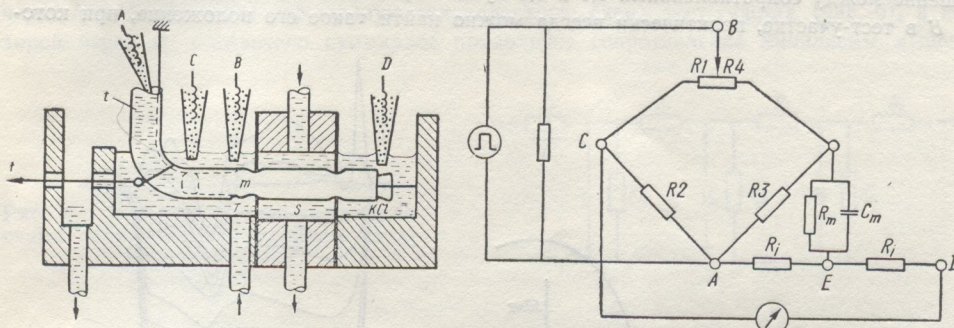


Рис. 2. Схематическое изображение устройства модифицированного одинарного сахарозного мостика.

m — мышечная полоска, разделенная резиновыми перегородками на три участка: T — тест, S — сахарозный, KCl — с изотоническим раствором KCl ; t — полиэтиленовая трубочка, в которую затынут конец мышечной полоски m ; f — нитка, соединяющая препарат с устройством дозированного натяжения и рычагом механотрона. A , B и C , D — соответственно раздражающие и отводящие неполяризующиеся электроды. Для устранения артефакта раздражения положение электрода B изменяют в пределах тест-участка.

Рис. 3. Упрощенная эквивалентная электрическая схема компенсации артефакта раздражения в условиях одинарного сахарозного мостика.

A , B и C , D — соответственно раздражающие и отводящие электроды. E — отверстие в перегородке между тест- и сахарозным участками. $R1$ — $R4$ — сопротивления участков объемного проводника, образующих электрический мост. R_i — суммарное продольное сопротивление миоплазмы мышечных клеток и межклеточных контактов. R_m и C_m — сопротивление и емкость мембраны.

станты длины для них дает величину 0,1—0,3 мм, что на порядок меньше, чем для мышечных клеток. Вследствие малой величины λ раздражающий ток будет резко убывать по длине нервных волокон. В результате, в том месте, где нервные волокна восстанавливают свою возбудимость, плотность раздражающего тока может оказаться недостаточной для их возбуждения.

Проведенные нами исследования показали, что нежелательные последствия взаимной диффузии тестирующего и сахарозного растворов проявляются преимущественно со стороны раздражающей цепи. Поэтому нами была изучена возможность регистрации синаптических и электротонических потенциалов с помощью одинарного сахарозного мостика, не используя сахарозную изоляцию между раздражающими электродами. Для этого конец мышечной полоски, находящийся в тест-участке сахарозного мостика, плотно втягивали в согнутую под прямым углом полиэтиленовую трубочку, заполненную раствором Кребса (рис. 2). К изгибу прикрепляли нитку, соединенную с рычагом механотрона для регистрации сокращений мышечной полоски. Раздражающий ток подавали через неполяризующиеся электроды, один из которых располагался в тест-участке, а другой был соединен с раствором, заполняющим полиэтиленовую трубку. Вследствие большой проводимости этого раствора значительная часть приложенного тока протекала по межклеточному пространству, а также через зазор между мышечной полоской и полиэтиленовой трубочкой и не принимала участия в поляризации мембраны мышечных клеток и нервных волокон. Шунтирующее действие зазора эффективно уменьшалось путем соответствующего выбора диаметра трубочки и смачивания ее устья минеральным маслом. Тем не менее, для эффективной поляризации мембраны мышечных клеток с использованием полиэтиленовой трубочки требовался примерно на порядок больший ток, чем в условиях двойного сахарозного мостика. В этом случае начинает сказываться активное сопротивление объемного проводника в тест-участке, включенное последовательно с сопротивлением мембраны, что проявлялось в быстром скачке потенциала, сопровождающем электротон.

Весьма эффективным средством устранения этого скачка оказалось применение импульсной фиксации тока [11]. Однако существует и более простой способ компенсации быстрого скачка потенциала. Он основан на том, что элементы объемного проводника ($R_1 \div R_4$) (рис. 3) между отводящими и раздражающими электродами образуют электрический мост, в одну диагональ которого включен источник раздражающего тока, а в другую через сопротивление мембраны — измерительный прибор. Изменяя соотношение между сопротивлениями R_1 и R_4 путем перемещения раздражающего электрода B в тест-участке, практически всегда можно найти такое его положение, при кото-

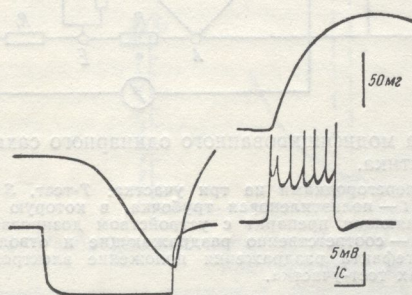


Рис. 4. Одновременная регистрация механограммы и электрической реакции мышечной полоски *taenia coli* при действии гипер- и деполяризующего тока.

Рис. 5. Изменение тормозных постсинаптических потенциалов при гипер- и деполяризующих сдвигах мембранного потенциала электрическим током.

ром мост оказывается сбалансированным. Контроль баланса моста производили визуально с экрана осциллографа по исчезновению быстрых скачков потенциала при пропускании гиперполяризующих импульсов тока.

Описанный метод модифицированного одинарного сахарозного мостика успешно испытан на гладких мышцах мочеочника, *taenia coli*, желудка, легочной артерии и мозговых сосудов. В качестве примера на рис. 4 приведена одновременная регистрация механограммы и электрической реакции мышечной полоски *taenia coli* при действии гипер- и деполяризующего тока. Анэлектротонический потенциал сопровождается ослаблением мышцы, а пиковые потенциалы действия на катэлектротоническом потенциале вызвали сократительную реакцию. На рис. 5 представлены результаты опыта, в котором на мышечной полоске с помощью коротких импульсов тока длительностью 0,5 мс вызвали тормозные постсинаптические потенциалы на фоне длительных гипер- и деполяризующих сдвигов мембранного потенциала от уровня потенциала покоя. Такая постановка опытов позволяет определить потенциал реверсии постсинаптического потенциала. На рисунке можно проследить увеличение тормозного постсинаптического потенциала при деполяризующих сдвигах мембранного потенциала и его уменьшение, а затем и реверсию при гиперполяризации мембраны.

Результаты, полученные с помощью модифицированного одинарного сахарозного мостика, принципиально не отличаются от результатов аналогичных экспериментов, проведенных другими методами.

Из этого можно сделать заключение об адекватности применения описанного метода в дальнейших экспериментах на гладких мышцах. Благодаря своей простоте и эффективности он может найти применение и при исследовании других объектов, таких например, как сердечная и поперечнополосатая мышцы, нервные волокна и некоторые другие.

Условно выделяют зоны — центральную и периферическую. В центральной зоне раствором Крепковского из-за уменьшения... Обозначим сопротивление через R'_m . Рассматривая ток, проходящий через R_i от

Рис. 6. Упрощенная схема тест-участка в разном

ных клеток и между собой из трех зон возмущения. В то время что V_1 представляется на первом сахарозном фиксаторе тока, V_2 — на втором сахарозном мостике. На мембране мышечной Ома, можно получить

В реальных условиях рядок превысит с неравенство: $R_m \ll R_i$ к виду

Из этих уравнений можно в условиях одинарного компонента, от двух компонент, от волокон, находящих вклад этих компонент R_m/R_i . При равенстве наковым. Однако, с при действии изотонической модели $R_m < R_i$ основном определят

Приложение

Условно выделим в тест-участке двойного сахарозного мостика три характерные зоны — центральную, в которой мышечные клетки омываются неразбавленным сахарозой раствором Кребса, и периферические, в которых сопротивление мембраны увеличено из-за уменьшения ионной силы межклеточного раствора вследствие диффузии сахарозы. Обозначим сопротивление мембраны в центральной зоне через R_m , а в периферической через R'_m . Рассмотрим упрощенную эквивалентную схему тест-участка (рис. 6), в которой через R_i обозначено суммарное продольное сопротивление миоплазмы мышеч-

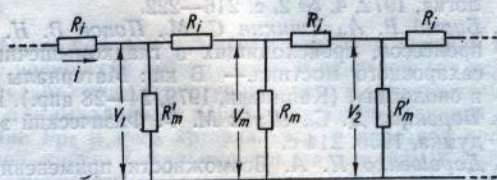


Рис. 6. Упрощенная электрическая схема тест-участка в двойном сахарозном мостике.

ных клеток и межклеточных контактов. При протекании раздражающего тока i в каждой из трех зон возникнут электротонические потенциалы V_1 , V_m и V_2 . Нетрудно видеть, что V_1 представляет собой электротонический потенциал, который регистрируется в одинарном сахарозном мостике с применением моста Уитсона или методом импульсной фиксации тока, V_2 — электротонический потенциал, регистрируемый в условиях двойного сахарозного мостика, а V_m — истинный электротонический потенциал, возникающий на мембране мышечных клеток, расположенных в центральной зоне. Исходя из закона Ома, можно получить аналитические выражения для этих потенциалов:

$$V_1 = \frac{iR'_m \left(R'_m + 2R_i + \frac{R_i(R'_m + R_i)}{R_m} \right)}{(R'_m + R_i) \left(2 + \frac{R'_m + R_i}{R_m} \right)} \quad (1)$$

$$V_2 = \frac{iR_m^2}{(R'_m + R_i) \left(2 + \frac{R'_m + R_i}{R_m} \right)} \quad (2)$$

В реальных условиях сопротивление мембраны в периферических зонах может на порядок превысить сопротивление мембраны в центральной зоне, поэтому справедливо неравенство: $R_m \ll R'_m + R_i$. В этом случае уравнения (1) и (2) можно преобразовать к виду

$$V_1 = \frac{iR'_m R_i}{R'_m + R_i} \left(1 + \frac{R_m}{R_i} \cdot \frac{R'_m + 2R_i}{R'_m + R_i} \right) \quad (3)$$

$$V_2 = iR_m \left(\frac{R'_m}{R'_m + R_i} \right)^2 \quad (4)$$

Из этих уравнений видно, что величина электротонического потенциала, регистрируемого в условиях одинарного сахарозного мостика с помощью моста Уитсона, состоит из двух компонент, одна из которых не зависит от сопротивления мембраны мышечных волокон, находящихся в среде с нормальным электролитным составом. Относительный вклад этих компонент в величину регистрируемого потенциала зависит от соотношения R_m/R_i . При равенстве этих сопротивлений вклад обеих компонент будет примерно одинаковым. Однако, обнаруженное в наших экспериментах незначительное изменение V_1 при действии изотонического раствора KCl свидетельствует о том, что в рассматриваемой модели $R_m < R_i$. В этом случае амплитуда регистрируемого электротона будет в основном определяться величиной R'_m . В то же время, амплитуда электротонического

потенциала, регистрирующегося в условиях двойного сахарозного мостика (V_2), всегда пропорциональна сопротивлению мембраны мышечных клеток в среде с нормальным электролитным составом, независимо от величины R'_m .

Список литературы

1. Артеменко Д. П., Шуба М. Ф. Методика дослідження електричних властивостей нервових та м'язових волокон за допомогою поверхневих позаклітинних електродів.— *Фізіол. журн.*, 1964, 10, № 2, с. 403—407.
2. Атанасова Е. С., Владимиров И. А., Шуба М. Ф. Неадренергические тормозные постсинаптические потенциалы гладкомышечных клеток желудка.— *Нейрофизиология*, 1972, 4, № 2, с. 216—222.
3. Бурый В. А., Тишкин С. М., Попов В. Н. Математическая модель диффузионных процессов, происходящих в гладкомышечных клетках при исследовании методом сахарозного мостика.— В кн.: Материалы II респ. конф. «Математические методы в биологии». (Казивели, 1979, 24—28 апр.). Киев, 1981, с. 56—58.
4. Воронцов Д. С., Шуба М. Ф. Физический электротон нервов и мышц. Киев: Наук. думка, 1966. 214 с.
5. Дорошенко П. А. Возможности применения метода двойного сахарозного мостика для фиксации мембранного потенциала мышечных волокон.— *Молекуляр. биология*, 1977, вып. 18, с. 84—95.
6. Тимин Е. Н. Метод фиксации потенциала. М.: ВИНТИ, 1981. 15 с.
7. Фильчаков П. Ф., Панчишин В. И. Интеграторы ЭГДА. Моделирование потенциальных полей на электропроводной бумаге. Киев: Изд-во АН УССР, 1961. 171 с.
8. Шуба М. Ф. Физический электротон в гладкой мышце.— *Биофизика*, 1961, 4, № 1, с. 52—59.
9. Шуба М. Ф. Об электрических свойствах гладкой мышцы.— *Биофизика*, 1965, 10, № 4, с. 64—71.
10. Bennet M. R., Rogers D. C. A study of innervation of the taenia coli.— *J. Cell. Biol.*, 1967, 33, N2, p. 573—596.
11. Brennecke R., Lindemann B. A chopped-current clamp for current injection and recording of membrane polarization with single electrodes of changing resistance.— *J. Life Sci.*, 1971, 1, N 1, p. 53—58.
12. Burnstock G., Campbell G., Bennett M. et al. Inhibition of the smooth muscle of the taenia coli.— *Nature*, 1963, 200, N 4906, p. 581—582.
13. Goldman J., Morad M. Measurement of transmembrane potential and current in cardiac muscle: a new voltage clamp method.— *J. Physiol.*, 1977, 268, N 3, p. 613—654.
14. Julian F. J., More J. W., Goldman D. E. Membrane potential of the lobster giant axon obtained by the use of the sucrose gap technique.— *J. Gen. Physiol.*, 1962, 45, N 6, p. 1195—1216.
15. Merrillees N. C. R., Burnstock G., Holman M. F. Correlation of fine structure and physiology of the innervation of smooth muscle in guinea pig vas deferens.— *J. Cell. Biol.*, 1963, N 2, p. 529—550.
16. Ohba M., Sacomoto Y., Tokuno H. et al. Impedance components in longitudinal direction in the guinea-pig taenia coli.— *J. Physiol.*, 1976, 256, N 3, p. 527—540.
17. Tomita T. The longitudinal tissue impedance of the guinea-pig taenia coli.— *J. Physiol.*, 1969, 201, N 1, p. 145—159.

Отдел нервно-мышечной физиологии
Института физиологии
им. А. А. Богомольца АН УССР, Киев

Поступила в редакцию
9.VI 1981 г.