

12. Mulvany M. J., Korsgaard N., Hyborg N. Evidence that the increased calcium sensitivity of resistance vessels in spontaneously hypertensive rats is an intrinsic defect of their vascular smooth muscle // Clin. Exp. Hypertension. — 1981. — 3. — P. 749—761.
13. Murakami N., Niwa A., Higashino H. Effects of phenylephrine, oxymethasoline and clonidine in the isolated aortas, superior mesenteric arteries and portal veins of SHRSP and WKY // Jap. J. Pharmacol. — 1984. — 36, Suppl. — P. 282.
14. Nilsson N., Folkow B. Vasoconstrictor nerve influence on isolated mesenteric resistance vessels from normotensive and spontaneously hypertensive rats // Acta physiol. scand. — 1982. — 116. — P. 205—208.
15. Owens G. K., Rabinovitch P. S., Schwartz S. M. Smooth muscle cells hypertrophy versus hyperplasia in hypertension // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 1981. — 78. — P. 7759—7763.
16. Pang C. C. Y., Sutter M. C. Hydralazine prevents changes in the contractile response of aortic but not portal vein strips in hypertensive rats // Blood Vessels. — 1980. — 17. — P. 293—301.
17. Rutledge A., Swamy V. C., Triggle D. J. Calcium-dependence and antagonism of responses to α_1 - and α_2 -adrenoceptor agonists in vascular tissues from hypertensive and normotensive rats // Brit. J. Pharmacol. — 1984. — 83. — P. 103—111.
18. Soltis E. E., Field F. P. Effect of high blood pressure stress on vascular adrenergic responsiveness in the spontaneously hypertensive rats // Clin. Exp. Hypertension. — 1984. — A6. — P. 1237—1255.

Моск. ун-т им. М. В. Ломоносова
М-ва высш. и сред. спец. образования СССР

Поступила 25.08.86

УДК 612.7.616; 577.3:519.18

Влияние двухвалентных катионов на суперпреципитацию актомиозина скелетных мышц

В. Л. Зима, П. Г. Минченко

Суперпреципитация (СПП) актомиозина тесно связана с актомиозиновой АТФазой и часто рассматривается как упрощенная модель мышечного сокращения [2]. Учитывая, что гидролиз АТФ осуществляется на миозине, можно ожидать, что структурные перестройки, наблюдающиеся при образовании интермедиатов миозина с участием двухвалентных катионов [1], будут проявляться и при СПП актомиозина. В связи с этим возникает ряд вопросов относительно особенности влияния различных двухвалентных катионов на СПП актомиозина и специфичности действия таких важных для мышечного сокращения катионов, как Mg^{2+} и Ca^{2+} .

Методика

Актомиозин скелетных мышц кролика получали по методу Вагапу и соавт. [6]. Реакцию СПП инициировали введением в раствор актомиозина в КCl (0,1 моль/л) АТФ и двухвалентных катионов. Изменение оптической плотности в ходе СПП актомиозина регистрировали на спектрофотометре СФ-26 ($\lambda_p = 400$ нм). Непрерывную запись оптической плотности производили на самозаписывающем потенциометре КСП-4. Результаты представлялись на графиках в виде приведенной оптической плотности $\Delta D/D_0$, где $\Delta D = D - D_0$ (D_0 — исходная оптическая плотность актомиозина до СПП, D — оптическая плотность актомиозина во время СПП). Из экспериментальных кривых определяли степень $(D_\infty - D_0)/D_0$ и скорость $(D_\infty - D_0)/(D_0 \cdot t_{1/2})$ СПП, где D_∞ — оптическая плотность после окончания СПП, $t_{1/2}$ — время, необходимое для достижения половины $(D_\infty - D_0)/D_0$. Суперпреципитацию регистрировали при постоянной температуре (+20 °C).

Результаты и их обсуждение

Взаимодействие актомиозина с АДФ (10^{-4} моль/л) не вызывает заметных изменений оптической плотности (рис. 1, 1). При введении в раствор АТФ (10^{-4} моль/л) происходит быстрая СПП актомиозина

с $t_{1/2}$ около 30 с. Введение АТФ в раствор с концентрацией Mg^{2+} (10^{-3} моль/л) влечет замедление СПП (рис. 1, 2), как в случае с АДФ. Введение АТФ в раствор с концентрацией Ca^{2+} (10^{-3} моль/л) не влияет на СПП актомиозина (рис. 1, 3).

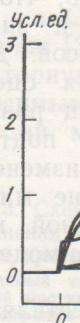


Рис. 1. Изменение оптической плотности раствора актомиозина в присутствии Ca^{2+} (3), Mg^{2+} (2) и АТФ (1).

Рис. 2. Изменение оптической плотности раствора актомиозина в присутствии АТФ (10^{-3} моль/л)

наличии в растворе Mg^{2+} (2). В этот процесс вовлекается оптическая плотность, мы назвали ее СПП. На рисунке 1 изображены графики кривых СПП для различных концентраций Mg^{2+} . Длительность СПП при Mg^{2+} увеличивается в 2 раза. Сравнение СПП при Mg^{2+} и Ca^{2+} показывает, что степень СПП при Ca^{2+} выше, чем при Mg^{2+} . Образуется СПП при Ca^{2+} в 2 раза быстрее, чем при Mg^{2+} . Совместное действие Mg^{2+} и Ca^{2+} на СПП не приводит к суммарному эффекту, а приводит к снижению СПП. Значительное снижение СПП при Ca^{2+} объясняется тем, что Ca^{2+} является более эффективным кофактором АТФазы, чем Mg^{2+} .

Из приведенных данных видно, что Mg^{2+} оказывает ингибирующее действие на СПП актомиозина. Увеличение концентрации Mg^{2+} в 10 раз снижает СПП актомиозина в 2 раза. При этом концентрация Mg^{2+} в 10 раз выше, чем концентрация АТФ, что свидетельствует о том, что АТФ не является основным кофактором АТФазы актомиозина.

При наложении кривых СПП при Mg^{2+} и Ca^{2+} видно, что кривые СПП при Ca^{2+} и Mg^{2+} не совпадают. Это свидетельствует о том, что Ca^{2+} и Mg^{2+} не являются одинаково эффективными кофакторами АТФазы актомиозина.

calcium sensitivity intrinsic defect
P. 749—761.
methasoline and portal veins of
enteric resistance // Acta physiol.
cells hypertrophy A.—1981.—78.—
tractile response vessels.—1980.—
agonism of renin hypertensive
circular adrenergic Hypertension.—
ступила 25.08.86

МЫШЦ

с актомиозин-
ная модель
Ф осуществ-
перестройки,
с участием
СПП акто-
иально осо-
СПП акто-
мышечного

авт. [6]. Река-
моль/л) АТФ и
П актомиозина
ю запись опти-
СП-4. Результа-
ости $\Delta D/D_0$, где
СПП, D — опти-
кривых опреде-
ле D_∞ — оптиче-
достижения по-
ной температу-

вызывает за-
При введении
актомиозина

1988, т. 34, № 1

с $t_{1/2}$ около 1 мин (рис. 1, 2). Следует иметь в виду, что в растворе KCl (0,1 моль/л), в котором растворен актомиозин, следовые концентрации Mg^{2+} и Ca^{2+} составляют меньше $5 \cdot 10^{-7}$ моль/л [4]. При добавлении АТФ и Ca^{2+} (10^{-3} моль/л) происходит СПП такая же (рис. 1, 3), как в предыдущем случае. Поэтому можно предположить, что в растворе достаточно следовых концентраций Ca^{2+} для инициации ферментативной реакции и структурных изменений в актомиозиновом комплексе, чтобы происходила СПП актомиозина. В результате образуются ассоциаты значительных размеров («грубый преципитат»), которые через определенное время оседают на дно кюветы. Если при

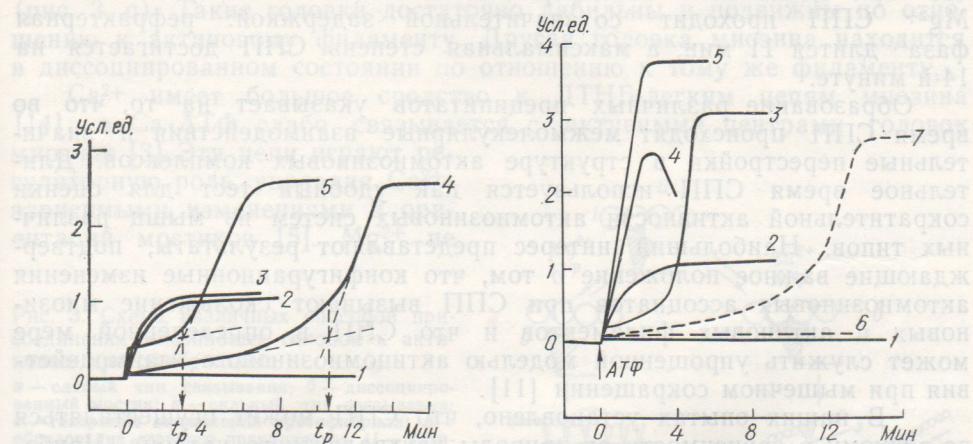


Рис. 1. Изменение во времени (мин) приведенной оптической плотности (усл. ед.) раствора актомиозина скелетных мышц кролика при добавлении АДФ (1), АТФ (2), АТФ и Ca^{2+} (3), Mg^{2+} (4), Ca^{2+} и Mg^{2+} (5).

Рис. 2. Изменение во времени (мин) приведенной оптической плотности (усл. ед.) раствора актомиозина скелетных мышц кролика при добавлении двухвалентных катионов (10^{-3} моль/л) при наличии ЭДТА (10^{-4} моль/л) и АТФ (10^{-4} моль/л):

1 — Mg, 2 — Ca, 3 — Mn, 4 — Sr, 5 — Ba, 6 — Mg и Ba, 7 — Mg и Sr.

наличии в растворе Ca^{2+} СПП происходит сравнительно быстро, то наличие актомиозина Mg^{2+} ($3 \cdot 10^{-4}$ моль/л) значительно замедляет этот процесс (рис. 1, 4). Продолжительное, но незначительное изменение оптической плотности без заметных преципитирующих структур мы называли «рефрактерной фазой» в отличие от фазы быстрого увеличения СПП. Для более четкого разделения этих фаз мы производили графическую экстраполяцию линейных участков на кинетических кривых СПП (на рис. 1 показано пунктирными линиями). Видно, что длительность рефрактерной фазы t_p достигает 10,5 мин; фаза быстрого увеличения СПП актомиозина одинакова на кривых 2—4. При сравнении СПП с участием Ca^{2+} и Mg^{2+} можно отметить, что с Mg^{2+} степень СПП в 2,5 раза выше, чем с Ca^{2+} , причем при наличии Mg^{2+} образуется мелкодисперсный преципитат («тонкий преципитат»). При совместном действии Mg^{2+} и Ca^{2+} степень СПП не изменилась, но значительно укорачивалась рефрактерная фаза ($t_p=3$ мин) (рис. 1, 5). В этом случае также образуется «тонкий преципитат».

Из представленных результатов отчетливо видно, что Ca^{2+} и Mg^{2+} оказывают противоположное действие на СПП актомиозина: Ca^{2+} ускоряет, а Mg^{2+} значительно замедляет этот процесс. При фиксированной концентрации Ca^{2+} (10^{-3} моль/л) наибольшее тормозящее влияние на СПП актомиозина оказывал Mg^{2+} в концентрации больше 10^{-3} моль/л. Полученные результаты хорошо согласуются с данными, представленными в других работах [8, 15, 16].

При наличии в растворе ЭГТА или ЭДТА двухвалентные катионы по-разному влияют на СПП актомиозина (рис. 2). Mg^{2+} не вызывал СПП актомиозина, Sr^{2+} и Ba^{2+} вызывали достаточно быструю СПП ($t_{1/2}=1,5$ мин), степень СПП при этом в несколько раз выше таковой

при добавлении Ca^{2+} . Ионы марганца, подобно Mg^{2+} , вызывают СПП актомиозина с начальной рефрактерной фазой, которая сменяется фазой быстрого увеличения СПП ($t_{1/2}=1$ мин). Влияние Sr^{2+} и Ba^{2+} на фоне постоянной концентрации Mg^{2+} (10^{-3} моль/л) проявляется также по-разному (см. рис. 2). Ba^{2+} не вызывает СПП актомиозина, что является свидетельством значительного влияния Mg^{2+} на образование долгоживущих интермедиатов миозина $M_{\text{Фн}}^{\text{**АДФ}}$ [1], которые ингибируют СПП. В отличие от Ba^{2+} , Sr^{2+} вызывает СПП актомиозина. Сравнивая кривые 4 и 7 на рис. 2, можно видеть, что при одинаковой концентрации Sr^{2+} (10^{-3} моль/л) и наличии Mg^{2+} СПП проходит со значительной задержкой: рефрактерная фаза длится 11 мин, а максимальная степень СПП достигается на 14-й минуте.

Образование различных преципитатов указывает на то, что во время СПП происходят межмолекулярные взаимодействия и значительные перестройки в структуре актомиозиновых комплексов. Длительное время СПП используется как удобный тест для оценки сократительной активности актомиозиновых систем из мышц различных типов. Наибольший интерес представляют результаты, подтверждающие важное положение о том, что конформационные изменения актомиозиновых ассоциатов при СПП вызывают скольжение миозиновых и актиновых филаментов и что СПП в определенной мере может служить упрощенной моделью актиномиозинового взаимодействия при мышечном сокращении [11].

В наших опытах установлено, что СПП может осуществляться по-разному в зависимости от природы двухвалентного катиона. Наиболее важные в мышечном сокращении Ca^{2+} и Mg^{2+} оказывают противоположное влияние на СПП актомиозина. Если в растворе нет Mg^{2+} и СПП проходит с участием одного Ca^{2+} (см. рис. 2), наблюдается только фаза быстрого увеличения СПП с образованием «грубого преципитата». Достаточно следовых концентраций Ca^{2+} (меньше $5 \cdot 10^{-7}$ моль/л), чтобы получить быстрое увеличение СПП. Когда в растворе находится Mg^{2+} , наблюдаются характерные кривые СПП с рефрактерной фазой: в одном случае (небольшая концентрация Ca^{2+} , двухфазные кривые; см. рис. 1, 4) — вначале рефрактерная фаза и затем фаза быстрого увеличения СПП, в другом (концентрация Ca^{2+} больше 10^{-4} моль/л, трехфазные кривые; см. рис. 1, 5) — вначале резкое увеличение оптической плотности, рефрактерная фаза и фаза быстрого увеличения СПП. Во всех случаях с участием Mg^{2+} образуется мелкодисперсный «тонкий преципитат».

Для объяснения различных способов осуществления СПП и для понимания механизмов, по-видимому, вызывающих структурные перестройки в актомиозине, которые в конечном счете определяют образование того или иного вида суперпреципитата, мы предположили наличие неодинакового типа подсоединения миозиновых головок к актиновому филаменту. В настоящее время обсуждается несколько функциональных состояний мостика, которые зависят от конформации головки миозина [3, 10, 13]. Выделяют мостики трех типов: диссоциированный, слабосвязанный с актином и сильно связанный с актином. Корреляция между структурой мостика и силой связывания представляет интерес, так как при СПП актомиозина мостик может переходить от слабого к сильному типам связывания. Согласно Shriver [13], взаимодействие АТФ с миозином переводит мостик в диссоциированное состояние, так как комплекс миозин — АТФ имеет низкое сродство к актину. Гидролиз АТФ осуществляется на этом мостике, в результате чего образуется интермедиат миозина $M_{\text{Фн}}^{\text{**АДФ}}$, в котором запасается энергия гидролиза АТФ. В таком состоянии головка миозина имеет большое сродство к актину и образует слабосвязанный мостик, присоединяющийся под углом 90° к актиновому филаменту. Предполагают, что запасенная энергия трансформируется в механическую работу за счет перехода от слабого типа связывания к сильному

с изменением приводит к скольжению

Исходя собов присо (рис. 3). С при неболь актомиозин миозиновым актомиозине (рис. 3, a). шению к ак в диссоцииро

Ca^{2+} им [14], а Ca миозина [3]. гуляторную зависимыми ентации мо

Рис. 3. Схема соединения миозиновым протофи

a — слабый тип ванный мостик; e — генерация ск

образование «гру

3 — миозиновая

4 — миозиновая

влияет на ко миозина при головок. В с на $M_{\text{Фн}}^{\text{**АДФ}}$ головок к с вый гель по занные мост соседние акт связями, в (рис. 3, d).

В реакции Mg^{2+} принадле ся от други образование участии Mg^{2+} диссоциирует молекулы (ре $\text{Mg}\cdot\text{ATF}$ (б филаменты, и в интактн АТФ идет на После образ тично фикс чительного с Наличие даж головки из « рироваться и происходит зиновым (ри взаимодействия большая

Физиол. журн.

изывают СПП ая сменяется Sr^{2+} и Ba^{2+} проявляется актомиозина, на образо- [1], кото- зывает СПП жно видеть, и наличие рефрактерная стигается на

то, что во зия и значи- лексов. Для оценки ющих различ- ты, подтвер- же изменения кение миози- ленной мере взаимодействия

уществующаяся иона. Наибо- вают проти- ре нет Mg^{2+} наблюдалась грубого пре- (меньше СПП. Когда привые СПП грация Ca^{2+} , ная фаза и грация Ca^{2+} значае рез- аза и фаза Mg^{2+} обра-

СПП и для урные пере- яют образо- едположили ловок к ак- не сколько онформации диссоцииро- гином. Кор- предсталяет переход от [13], вза- ированное е сродство в, в резуль- в котором ловка мио- освязанный филаменту. механичес- к сильному

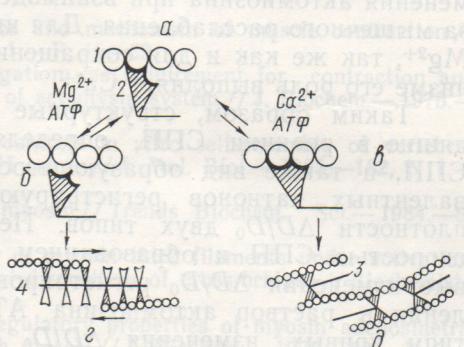
с изменением угла ориентации мостика от 90° до 45° . Такой переход приводит к генерации силы (при изометрическом сокращении) или скольжению протофибрилл (при изотоническом сокращении).

Исходя из этих положений, мы предложили схему различных способов присоединения миозиновой головки к актиновому протофибрилле (рис. 3). Согласно электронно-микроскопическим исследованиям [12], при небольших концентрациях $\text{Mg}\cdot\text{ATF}$ (меньше $2 \cdot 10^{-5}$ моль/л) актомиозин представляет собой актиновые филаменты, декорированные миозиновыми молекулами. Можно предположить, что в исходном актомиозине одна из головок миозина слабо связана с актином (рис. 3, а). Такие головки достаточно лабильны и подвижны по отношению к актиновому филаменту. Другая головка миозина находится в диссоциированном состоянии по отношению к тому же филаменту.

Ca^{2+} имеет большое сродство к ДТНБ-легким цепям миозина [14], а $\text{Ca}\cdot\text{ATF}$ слабо связывается с активными центрами головок миозина [3]. Эти цепи играют регуляторную роль, управляя Ca^{2+} - зависимыми изменениями в ориентации мостиков [5]. Mg^{2+} не

Рис. 3. Схема различных способов присоединения миозиновых головок к актиновым протофибриллам:

а — слабый тип связывания; б — диссоциированный мостик; в — сильный тип связывания; г — генерация скольжения протофибрилл; д — образование «грубого предципата» (1 — актиновая протофибрилла; 2 — головка миозина; 3 — миозиновая молекула с двумя головками; 4 — миозиновая протофибрилла).



влияет на конформацию ДТНБ-легких цепей. Таким образом, СПП актомиозина при участии Ca^{2+} и АТФ начинается с активации свободных головок. В связи с гидролизом АТФ образуются интермедиаты миозина $\text{M}_{\text{Фн}}^{\text{**АДФ}}$ [1], которые способствуют быстрому присоединению головок к соседним актиновым филаментам, прошивая актомиозиновый гель поперечными мостиками. Ca^{2+} быстро переводит слабосвязанные мостики в сильносвязанные (рис. 3, в). За короткое время соседние актиновые филаменты прошиваются жесткими поперечными связями, в результате чего образуется «грубый преципитат» (рис. 3, д).

В реакциях взаимодействия миозина или актомиозина с АТФ Mg^{2+} принадлежит особая роль. Эти катионы значительно отличаются от других двухвалентных катионов не только своим влиянием на образование и распад интермедиатов миозина, но и на СПП. При участии Mg^{2+} наблюдается рефрактерная фаза, в течение которой диссоциируется актомиозин на актиновые филаменты и миозиновые молекулы (рис. 3, б). Известно, что при повышенных концентрациях $\text{Mg}\cdot\text{ATF}$ (больше 10^{-4} моль/л) интенсивно образуются миозиновые филаменты, в которых головки располагаются в том же порядке, что и в интактных толстых протофибриллах [12]. В этом случае гидролиз АТФ идет на головках миозина, которые расположены в филаментах. После образования интермедиатов миозина $\text{M}_{\text{Фн}}^{\text{**АДФ}}$ головки очень точно фиксируются на актиновом филаменте в результате значительного ограничения их подвижности в филаментных структурах. Наличие даже следов Ca^{2+} будет способствовать быстрому переходу головки из 90° -в 45° -конформацию, в результате чего будет генерироваться механическая сила, и в небольшом микрообъеме будет происходить скольжение актиновых филаментов по отношению к миозиновым (рис. 3, г). Поскольку при участии Mg^{2+} СПП обусловлена взаимодействием актиновых и миозиновых филаментов, регистрируется большая степень СПП, чем при наличии в растворе только Ca^{2+} .

Начальное резкое увеличение оптической плотности наблюдалось при наличии в растворе актомиозина Ca^{2+} и добавке $\text{Mg}\cdot\text{ATF}$ в небольшой концентрации. Это связано с тем, что актиновые филаменты взаимодействуют с миозиновыми, образовавшимися до начала СПП [7].

Тот факт, что Mg^{2+} в присутствии АТФ значительно замедляет СПП актомиозина, может иметь важное значение. Этим подчеркиваются уникальные свойства Mg^{2+} как катиона, принимающего непосредственное участие в механизме мышечного сокращения. Если при взаимодействии с миозином Mg^{2+} значительно замедляет распад интермедиатного комплекса $\text{M}_{\text{Фн}}^{\text{**АДФ}}$ [1], то при взаимодействии с актомиозином он тормозит СПП. Это свойство отличает Mg^{2+} от других двухвалентных катионов. В организме человека и животных $\text{Mg}\cdot\text{ATF}$ — субстрат актомиозиновой АТФазы, и, по-видимому, только в связи с уникальными свойствами Mg^{2+} , ингибирующего конформационные изменения актомиозина при взаимодействии с АТФ, может наступать фаза мышечного расслабления. Для инициации реакции СПП при наличии Mg^{2+} , так же как и для сокращения, требуется другой катион. В организме его роль выполняет Ca^{2+} .

Таким образом, структурные перестройки актомиозина, происходящие в реакции СПП, определяют различную степень и скорость СПП, а также вид образующегося преципитата. При наличии двухвалентных катионов регистрируются кривые изменения оптической плотности $\Delta D/D_0$ двух типов. Первый тип характеризуется высокой скоростью СПП и образованием «грубого преципитата». Такие кривые изменения $\Delta D/D_0$ регистрировались в наших опытах при добавлении в раствор актомиозина АТФ и Ca^{2+} , Sr^{2+} и Ba^{2+} . Другому типу кривых изменения $\Delta D/D_0$ характерно наличие рефрактерной фазы с образованием мелкодисперсного, «тонкого преципитата». Такие кривые регистрируются при участии Mg^{2+} и Mn^{2+} .

На основании полученных результатов мы можем разделить двухвалентные катионы на две группы. Первая — небольшие по размеру двухвалентные катионы, хорошо связывающиеся с АТФ и образующие субстратный комплекс в активном центре головки миозина. В данном случае ведущим является Mg^{2+} ($r=0,065-0,076$ нм). В определенной мере его может заменить Mn^{2+} ($r=0,08$ нм). Катионы этой группы в концентрации больше 10^{-4} моль/л вызывают диссоциацию актомиозина. Вторая группа — большие по размеру катионы, слабо связывающиеся в активном центре миозина. Но эти ионы могут служить управляющими сигналами, инициирующими СПП и сокращение мышц. Ведущим в этой группе является Ca^{2+} ($r=0,099-0,106$ нм). Его может заменить Sr^{2+} ($r=0,113$ нм). Менее вероятна замена Ba^{2+} ($r=0,133$ нм), хотя в некоторых случаях эти катионы инициировали СПП. Cd^{2+} , в отличие от Ca^{2+} , Mg^{2+} , Mn^{2+} , Sr^{2+} и Ba^{2+} , не индуцирует образование интермедиатов миозина при гидролизе АТФ и не вызывает СПП актомиозина скелетных мышц.

THE EFFECT OF BIVALENT CATIONS ON SUPERPRECIPITATION OF ACTOMYOSIN FROM SKELETAL MUSCLES

V. L. Zima, P. G. Minchenko

Superprecipitation (SPP) of actomyosin from skeletal muscles is shown to be realized by several methods depending on the bivalent cation. Ca^{2+} and Mg^{2+} , most important in the muscular contraction, exert an opposed action. The bivalent ions may be divided into two groups by their effect on SPP. Mg^{2+} which inhibits SPP is attributed to the first group while Ca^{2+} , which initiates SPP, — to the second one. Mn^{2+} may be, to a certain extent, replaced by Mg^{2+} and Ca^{2+} by Sr^{2+} .

T. G. Shevchenko University, Ministry of Higher
and Secondary Special Education, Ukrainian SSR, Kiev

1. Богач П. И. взаимодействие физика.— 1982, № 1.
2. Кофман Е. методы исследования.
3. Леднев В. кратительные. Л.: Наука, 1982.— 160 с.
4. Поглазов Г. А. 1982.— 160 с.
5. Alexis M. A. ions // Biochem. and physiol. 1982, 10, 103—110.
6. Barany M. chem. and physiol. 1982, 10, 103—110.
7. Cheung P. filaments and actomyosin // De Villafranca J. rabbit myosin. 1982, 10, 103—110.
9. Ebashi S. C. 50, N 3.— 1982.
10. Goody R. Biochim. et physiol. 1982, 78, N 5.— 1982.
11. Hayashi T. proposal to Biochim. et physiol. 1982, 78, N 5.— 1982.
12. Pinset-Harste skeletal muscle. P. 159—171.
13. Shriver J. N 7.— P. 3.
14. Sutoh K. I. and rigor contrac- 1977.— 1977.
15. Takeuchi K. phosphatas P. 813—833.
16. Watanabe S. and on ATP-ATPase diphosphorylation.

Киев. ун-т им.
М-ва высш. и
специаль-
енное об-
разование

УДК 616.28—008.8

Особенности быстрой сокращения

С. П. Чайка, О. В. Борисова

До настоящего времени ряд гипотез обсуждается, и центральные явления БСС задач требуют звена слухового мозга в адекватном ответе.

Цель настоящего исследования — методика регистрации (СПД) и (КСВП) при дражировании мышц.