

рах коры.  
деленном  
дящие по  
де всего,  
нейронов

e of the  
gram

physiology

atic nerve  
numerous  
is shown  
is electro-  
be assump-  
tion of ne-  
ome struc-

## Про деякі властивості мембрани м'язових волокон щодо іонів рубідію

I. С. Магура

Лабораторія електрофізіології Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця  
Академії наук УРСР, Київ

У 1924 р. Д. С. Воронцов описав явище, відоме у світовій літературі як феномен Воронцова. Це явище полягає в тому, що порушення збудливості і провідності нерва, викликані тими чи іншими факторами, можуть бути усунені анодом або катодом постійного струму. Так, пригнічення збудливості і провідності нерва, спричинене іонами калію, рубідію, цезію та амонію, усувається анодом постійного струму. Порушення провідності і збудливості, викликані іонами лужноземельних металів, ліквіduються катодом постійного струму. Це свідчить про те, що вплив іонів калію, рубідію, цезію та амонію на мембрну нервових волокон схожий. Дія іонів лужноземельних металів на мембрну протилежна.

Результати дослідів Воронцова також свідчать про схожість впливу на клітинну мембрну деяких катіонів та електричного струму. Дія вказаних вище одновалентних катіонів на мембрну подібна до дії катода. Катод, впливаючи на живу речовину клітинної мембрани, може посилювати її збудливість, але при досить великій силі струму він пригнічує збудливість. Це пригнічення зветься катодичною депресією. Іони лужноземельних металів мають властивість знижувати збудливість. Так само діє анод постійного струму.

Досліди Воронцова показують, що у деяких випадках можливо відновити втрачену функцію нерва за допомогою електричного струму.

Погляди Воронцова на роль електричної поляризації мембрани в явищі збудливості, що були ним висловлені близько тридцяти років тому, дістали близьку підтвердження у сучасних дослідженнях.

Катіони, які впливають на клітинну мембрну як катод, викликають деполяризацію мембрани. Але їх деполяризуюча дія неоднакова. Це пов'язують з тим, що проникність мембрани для цих іонів різна. Найбільш близькі властивості калію та рубідію (Шейнс, 1958).

Доведено, що й іони хлору можуть брати участь в електричних явищах, що відбуваються на мембрні. Так, у 1941 р. Бойль і Конвей описали особливості розподілу іонів калію та хлору між м'язовими волокнами й оточуючим розчином. Вони довели, що мембрна м'язових волокон помірно проникна для іонів хлору. Додавання до розчину Рінгера хлориду калію веде до того, що концентрація калію і хлору всередині м'язових волокон підвищується відповідно до доданої кількості  $KCl$ .

За даними Едріана (1960), перебування кравецького м'яза жаби протягом чотирьох годин у розчині Рінгера, до якого додавали 100  $\mu M$   $KCl$ , викликало підвищення внутріклітинної концентрації хлору з 3,8

до 97 mM, концентрація калію підвищувалась з 139 до 242 mM. В зв'язку з тим, що мембрана м'язових волокон проникна для іонів рубідію (Любін, Шнейдер, 1957; Конвей, 1960), таке ж явище має виникати і при додаванні до розчину Рінгера хлориду рубідію (Конвей, 1960).

Ходжкін, Горович і Едріан (1958, 1959, 1960) досліджували вихід хлориду калію з м'язових волокон при зниженні концентрації KCl у зовнішньому розчині. Вони прийшли до висновку, що клітинна мембрана неоднаково проникна для іонів калію, які входять всередину волокон і виходять назовні. Для іонів калію, що виходять, опір мембрани значно вищий. Це явище відзначив і Кац (1949). Для іонів хлору такої різниці не існує. Іони хлору значно легше виходять з волокон, ніж іони калію. Тому в умовах, при яких відбувається вихід іонів калію і хлору, електрична поляризація мембрани тимчасово стає чутливішою до зміни зовнішньої концентрації іонів хлору, ніж до зниження концентрації іонів калію. Особливо чітко це явище спостерігається при значному підвищенні концентрації KCl всередині м'язових волокон. В інших умовах не виявлена чітка залежність електричної поляризації мембрани від зовнішньої концентрації хлору.

Нас зацікавило питання, чи матиме мембрана такі ж властивості в умовах, при яких з м'язових волокон виходить хлорид рубідію. На підставі даних Воронцова ми припустили, що властивості мембрани щодо іонів калію та рубідію і в цьому випадку мають бути подібні.

### Методика дослідів

Для цих досліджень необхідно було створити значну концентрацію хлориду рубідію всередині волокон.

В дослідах був використаний кравецький м'яз жаби *Rana vidibunda*. Мембраний потенціал вимірювали за допомогою скляних мікроелектродів, які заповнювали 2,5 M розчином хлориду калію. Електричний опір мікроелектродів був у межах 8—15 мегомів.

Як вхідний каскад застосовували катодний повторювач на пентоді 6Ж1Ж. Напругу з катодного повторювача подавали на вхід електронного мілівольтметра, який був зроблений за типом підсилювача постійного струму. На вихіді мілівольтметра знаходився прилад із стрілкою, по якому визначали величину вимірюваної різниці потенціалів (рис. 1).

### Склад розчинів

1. Звичайний розчин Рінгера (концентрація в mM на літр). KCl—2,5; NaCl—115; CaCl<sub>2</sub>—1,8; NaHPO<sub>4</sub>—2,15; NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>—0,85.

2. Розчин, до складу якого входить хлорид рубідію (концентрація в mM на літр). KCl—2,5; NaCl—115; CaCl<sub>2</sub>—1,8; Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>—2,15; NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>—0,85; RbCl—100.

3. Сульфатно-сахарозний розчин, ізотонічний розчин з рубідієм (концентрація в mM на літр). K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>—1,25; Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>—96,45; CaSO<sub>4</sub>—6,3; Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>—1,08; NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>—0,45; сахароза—165.

Склад сульфатно-сахарозного розчину Рінгера був запозичений з праці Едріана (1960). Висока концентрація CaSO<sub>4</sub> у цьому розчині забезпечує концентрацію іонізованого Ca<sup>++</sup>, що дорівнює приблизно 1 мг.іон/літр.

При вимірюванні мембраниного потенціалу приймали потенціал зовнішнього розчину за нуль. У тексті ми наводимо алгебраїчні значення потенціалів, які дають можливість судити про знак потенціалу.

### Досліди та їх результати

Після визначення середньої величини мембраниного потенціалу спо-кою ми переносили кравецький м'яз жаби в розчин Рінгера, до якого дода-вали 100 mM хлориду рубідію. М'яз, що знаходився у цьому розчині, витримували в холодильнику протягом 16—18 год. при температурі +4° C. Метою такого тривалого витримування м'яза було якомога

Про деякі

більше підвищи  
Ми враховували  
бідю значно ни  
ратурі таке три  
У контрольних  
температури не  
потенціал споко  
м'яза при темпер  
мембраниного пот  
ли тоді, коли роз  
тий з холодильни  
натної температур

З холодильни  
ном, до складу як  
реносили в примі  
температурою. Піс  
рату вимірювали  
ціал. Він при цьом  
блізко—30 мв. Піс  
переносили в су  
розчин, який мав та  
тиск, як розчин з р  
стив рубідію і хлору  
відбудався вихід іо  
ру з волокон. Вимір  
тенціалу через 10—1  
розчину виявляли ел  
зацио мембрани з  
Мембраний потенціа  
ку приблизно дорівні  
прямку спостерігався  
живався.

Потім м'яз перем  
холодильник на 18—19  
рівня, близького до ви  
брани був звичайним.

Треба сказати, що  
при зворотній поляриза

### Виписка з протоколу

20.IX, 15 год. 50 хв. М'яз був  
відпрепарування м'яза. Окремі вимірювання: —84; —85; —88; —91; —83.  
16 год. 10 хв. М'яз був підготовлено до вимірювання.  
+4° С у розчині Рінгера, до 21.IX, 10 год. 50 хв. М'яз був відпрепарування м'яза. Окремі вимірювання: —30; —31; —30; —32; —29; —28.  
12 год. 00 хв. М'яз був підготовлено до вимірювання.  
12 год. 15 хв. Окремі вимірювання: +45; +31; +30; +43; +28; +27.  
15 год. 15 хв. +35; +34; +30; +31. М'яз не збудився.  
15 год. 30 хв. М'яз був переведений в холодильнику на 19 годин.  
22.IX. 10 год. 30 хв. М'яз був відпрарування м'яза.

більше підвищити внутріклітинну концентрацію іонів рубідію і хлору. Ми враховували ту обставину, що проникність мембрани для іонів рубідію значно нижча, ніж для калію (Конвей, 1960). У кімнатній температурі таке тривале витримування м'яза приводило до його загибелі. У контрольних дослідах тривале утримування м'яза в умовах низької температури не викликало помітного пошкодження м'яза. Мембраний потенціал спокою майже не змінювався після двох діб перебування м'яза при температурі  $+4^{\circ}\text{C}$ . Виміри мембраниого потенціалу ми проводили тоді, коли розчин з м'язом, вийнятий з холодильника, зігрівався до кімнатної температури.

З холодильника препарат з розчином, до складу якого входив  $\text{RbCl}$ , переносили в приміщення з кімнатною температурою. Після зігрівання препарату вимірювали мембраний потенціал. Він при цьому дорівнював приблизно  $-30 \text{ мв}$ . Після цього препарат переносили в сульфатно-сахарозний розчин, який мав такий же осмотичний тиск, як розчин з рубідієм, але не містив рубідію і хлору. В цьому розчині відбувався вихід іонів рубідію і хлору з волокон. Виміри мембраниого потенціалу через 10—15 хв. після заміни розчину виявляли електричну поляризацію мембрани зворотного знаку.

Мембраний потенціал у цьому випадку приблизно дорівнював  $+35 \text{ мв}$ . Мембраний потенціал такого напрямку спостерігався протягом трьох годин. За цей час він трохи знижувався.

Потім м'яз переміщували у звичайний розчин Рінгера і ставили в холодильник на 18—19 год. Після цього мембраний потенціал досягав рівня, близького до вихідного; напрямок електричної поляризації мембрани був звичайним. М'яз відзначався доброю збудливістю.

Треба сказати, що ні при деполяризації, викликаній рубідієм, ні при зворотній поляризації збудливості м'яза не було.

#### Виписка з протоколу досліду від 20—22 вересня 1961 р.

20.IX, 15 год. 50 хв. Мембраний потенціал спокою через півтори години після відпіарування м'яза. Окрім виміри в мв.:  $-85; -82; -86; -87; -90; -85; -88; -84; -85; -88; -91; -83$ .

16 год. 10 хв. М'яз був залишений на 18 годин у холодильнику з температурою  $+4^{\circ}\text{C}$  у розчині Рінгера, до якого було додано  $100 \mu\text{M} \text{ RbCl}$ .

21.IX, 10 год. 50 хв. М'яз з розчином був перенесений у приміщення з кімнатною температурою.

11 год. 50 хв. Окрім виміри мембраниого потенціалу в мв.:  $-30; -30; -25; -31; -30; -31; -30; -32; -29; -30; -28; -35$ . М'яз не збудливий.

12 год. 00 хв. М'яз був переміщений у сульфатно-сахарозний розчин.

12 год. 15 хв. Окрім виміри мембраниого потенціалу в мв.:  $+30; +40; +30; +41; +45; +31; +30; +43; +28; +31; +32$ .

15 год. 15 хв.  $+35; +30; +36; +10; +30; +30; +12; +28; +30; +34; +30; +31$ . М'яз не збудливий.

15 год. 30 хв. М'яз був перенесений у звичайний розчин Рінгера і залишений у холодильнику на 19 годин.

22.IX. 10 год. 30 хв. М'яз разом з розчином Рінгера був перенесений у приміщення з кімнатною температурою.

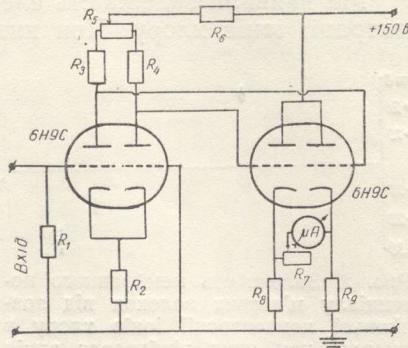


Рис. 1. Схема електричного мілівольтметра.

$R_1 = 3 \text{ мом}, R_2 = 820 \text{ ом}, R_{3,4} = 120 \text{ ком}, R_5 = 47 \text{ ком}, R_6 = 39 \text{ ком}, R_7 = 4,7 \text{ ком}, R_{8,9} = 68 \text{ ком}$ . За допомогою змінного опору  $R_5$  встановлюється стрілка мікроамперметра. Опір  $R_7$  дає можливість регулювати чутливість приладу. Приладом можна вимірювати постійну напругу з точністю до  $0,5 \text{ мв}$ .

12 год. 00 хв. окрім вимірю мембраниого потенціалу: -76; -80; -80; -82; -83; -75; -77; -60; -70; -77; -78; -72.

Було помічено відновлення збудливості м'яза.

Щоб встановити причини зворотної електричної поляризації клітинної мембрани, ми переносили м'яз з розчину, що містив хлорид рубідію, у розчини без рубідію з таким самим осмотичним тиском, але з різною концентрацією іонів хлору.

Ми виявили залежність електричної поляризації мембрани від концентрації іонів хлору. При низьких концентраціях хлору поляризація мембрани була зворотною. Підвищення концентрації хлору до певного рівня викликало зникнення зворотної поляризації (рис. 2).

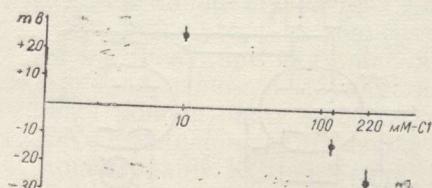


Рис. 2. Залежність мембраниого потенціалу м'язових волокон від зовнішньої концентрації іонів хлору в умовах, при яких відбувався вихід хлориду рубідію з волокон.

1957; Сюдін, 1959). Ці явища супроводяться певною деполяризацією мембрани. Однією з причин деполяризації можна вважати те, що зникається внутріклітинна концентрація калію за рахунок заміщення його рубідієм. Крім того, на поляризацію мембрани, мабуть, впливає нерівномірний розподіл іонів рубідію між клітиною і розчином, який її оточує. У наших дослідах не досліджено обмін іонів калію на рубідій, тому ми не будемо докладніше спиняється на цьому питанні.

Переміщення м'яза з розчину, що містить рубідій, у звичайний розчин Рінгера веде до поступового відновлення потенціалу спокою до звичайного рівня. При цьому не відзначалось ніяких ознак пошкодження м'яза. Це явище можна пояснити лише тим, що іони рубідію можуть виходити з клітини і вплив рубідію на м'яз є оборотним.

Якщо створити більш або менш значну концентрацію хлориду рубідію всередині м'язових волокон, наступне переміщення м'яза в сульфатно-сахарозний розчин, в якому не було іонів рубідію і хлору, створює умови для виходу цих іонів з волокон. Слід додати, що для аніонів  $\text{SO}_4^{2-}$  мембрана фактично не проникна, і в розчині не відбувається обмін хлору, що проник у клітину, на інші аніони. Цей вихід супроводжується появою зворотної електричної поляризації мембрани; це можна пояснити тим, що мембра більш проникна для іонів хлору, ніж для іонів рубідію, які виходять назовні. Електрична поляризація мембрани в цьому випадку змінюється подібно до потенціалу хлорного електрода при зміні концентрації хлору в зовнішньому розчині.

### Висновки

1. На підставі здобутих даних можна твердити, що мембра м'язових волокон має різну проникність для іонів рубідію, що входять всередину волокон та виходять назовні. Проникність мембрани для іонів рубідію, що виходять, значно нижча.

2. Внаслідок меншої проникності мембрани для іонів рубідію, що виходять, ніж для іонів хлору, можуть бути створені умови, при яких

електрична поляризація хлору подібна.

3. Одержані іонів рубідію, пікалію і рубідію.

Воронцов Д  
беседы, т. I, Биоэлектр.  
№ 1, 1958, с. 3.

Костюк П. Г.  
Магура І. С.  
Пятигорськ  
Сорокина З.  
Adrian R. H.,  
Boyle P. S., C.  
Conway E. J.  
Hodgkin A.  
Katz B., Arch. S.  
Lubin M., Sch.  
Shanes A., Pha.  
Sjodin R. A., J.

### О некоторых

Лаборатории им. А.

Изучались свойства ионов рубидия лягушки *Rana* главным образом, посредством стеклянных пробирок  $\text{KCl}$ .

Создавались условия, при которых ионы хлоридов мембранных клеток из волокон электрической концентрации хлоридов, но низкой его концентрации. Поляризация мембранных клеток из волокон хлоридов, но низкой его концентрации, была заряжена +35 мв.

Это явление мы обнаружили для ионов хлоридов из волокон. Для ионов хлоридов мембранные клетки из волокон хлоридов, но низкой его концентрации, были заряжены +35 мв.

Свойства мембранных клеток из волокон хлоридов, но низкой его концентрации, были заряжены +35 мв.

електрична поляризація мембрани залежатиме від зовнішньої концентрації хлору подібно до потенціалу хлорного електрода.

3. Одержані дані, які характеризують проникність мембрани щодо іонів рубідію, підтверджують схожість біологічних властивостей іонів калію і рубідію.

#### ЛІТЕРАТУРА

Воронцов Д. С., Русск. физiol. журн., т. VII, 1924; 203, 300, 1924; Гагрские беседы, т. I, Биоэлектрические потенциалы, 1949, с. 149; Фізiol. журн. АН УРСР, т. IV, № 1, 1958, с. 3.

- Костюк П. Г., Микроэлектродная техника, Изд-во АН УССР, 1960.  
Магура И. С., Фізiol. журн. АН УРСР, т. VII, № 4, 1961, с. 566.  
Пятигорский Б. Я., Фізiol. журн. АН УРСР, т. VI, № 5, 1960, с. 691.  
Сорокина З. А., Автореферат канд. дисс., 1961.  
Adrian R. H., J. Physiol., 143, 1958, p. 59; 151, 1960, p. 154.  
Boyle P. S., Conway E. J., J. Physiol., 100, 1941, p. 1.  
Conway E. J., J. Gen. Physiol., 43, N 5, part 2, 1960, p. 17.  
Hodgkin A. L., Horowicz P., J. Physiol., 148, 1959, p. 127.  
Katz B., Arch. Sci. Physiol., 3, 1949, p. 285.  
Lubin M., Schneider P. B., J. Physiol., 138, 1957, p. 140.  
Shanes A., Pharmacol. Rev., 10, 1958, S. 59.  
Sjodin R. A., J. Gen. Physiol., 42, 1959, p. 983.

Надійшла до редакції  
12.X 1961 р.

## О некоторых свойствах мембранны мышечных волокон относительно ионов рубидия

И. С. Магура

Лаборатория электрофизиологии Института физиологии им. А. А. Богомольца Академии наук УССР, Киев

#### Резюме

Изучались свойства клеточной мембранны мышечных волокон в отношении ионов рубидия. Для опытов была использована портняжная мышца лягушки *Rana ridibunda*. О свойствах мембрани мы судили, главным образом, по ее электрической поляризации, которая изучалась с помощью стеклянных микроэлектродов, заполненных 2,5 M раствором KCl.

Создавались условия, при которых внутри мышечных волокон накапливались ионы хлора и рубидия. Эти условия сопровождались деполяризацией мембрани до  $-30$  мв. При выходе ионов хлора и рубидия из волокон электрическая поляризация мембрани зависела от наружной концентрации хлора. При отсутствии ионов хлора или при достаточно низкой его концентрации в окружающем растворе электрическая поляризация мембрани была обратного знака, т. е. внутренняя поверхность мембрани была заряжена положительно относительно наружной. В отсутствии ионов хлора обратная поляризация достигала величины  $+35$  мв.

Это явление мы объясняем тем, что мембра мышечных волокон более проницаема для ионов хлора, чем для ионов рубидия, выходящих из волокон. Для ионов рубидия, которые заходят в волокна, проницаемость мембрани значительно выше.

Свойства мембрани мышечных волокон относительно ионов калия и рубидия сходны и в этом случае.

## On Certain Properties of the Muscle Fibre Membrane in Respect to Rubidium Ions

I. S. Magura

Laboratory of electrophysiology of the A. A. Bogomoletz Institute of Physiology of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kiev

### Summary

The author studied the cellular membrane of muscle fibres in respect to rubidium ions. The sartorius muscle of *Rana ridibunda* was employed for the experiments. The properties of the membrane were judged, chiefly, by its electrical polarization, which was studied by means of glass micro-electrodes filled with a 2.5 M solution of KCl.

Conditions were set up under which chloride and rubidium ions accumulated within the muscle fibres. These conditions were accompanied by depolarization of the membrane up to  $-30$  mV. On the escape of chloride and rubidium ions from the fibres the electric polarization depended on the external concentration of chloride. In the absence of chloride ions or in the case of a rather low concentration the electrical polarization of the membrane in the surrounding solution was of the opposite sign, i. e. the inner surface of the membrane was charged positively in respect to the outer. In the absence of chloride ions the reverse polarization attained a value of  $+35$  mV.

The phenomenon is accounted for by the author by the fact that the muscle fibre membrane is more permeable to chloride ions than to rubidium ions escaping from the fibres. For rubidium ions entering into the fibres the permeability of the membrane is considerably higher.

The properties of the muscle fibre membrane in respect to potassium and rubidium ions are similar.

## Вплив рен і поте

Лабораторія біофізи  
ім. О.

В раніше опублік  
слідження впливу ре  
ного потенціалу і змін  
жаби. В даній статті  
на збудливість і поте

Літературні дані  
суперечливі. Кушнер  
литкового м'яза жаби  
в дозі 60 р. Фенн і  
сті при опроміненні і  
і Херве (3) встановили  
воджувалось розвиток  
живота жаби рентгеном.

Літературу з питань  
нам знайти не вдалося.  
впливу іонізуючої ра  
теплокровних тварин  
(4, 5, 6, 7, 8).

Об'єктом досліджень  
гий служив контролем. Бі  
дика і умови опромінення.

Поріг збудливості ви  
гою гострих стальних ел  
прилягали до нього, але  
ночки і вміщували у волни  
контрольного й опромінен  
рочення.

Потенціали дії відво  
діаметр кінчика яких ста  
тримолярним хлористим ка  
ний потенціал кінчика є.

Особливу увагу слід п  
шкодження тонкого кінчика  
зменшенні рухомості само  
хомості мікроелектрода. В  
булавками (краще не мета  
ють у вигляді спіралі на с  
відбувається по осі електр  
його при скороченні м'яза