

Вплив кисню, вуглекислого газу та азоту на електричні властивості гладкого м'яза

М. Ф. Шуба

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

У раніше опублікованих наших працях було показано, що пригнічення обміну речовин і, зокрема, вуглеводного обміну веде до зменшення фізичного електротону і до зниження збудливості м'яза (1962, 1963). На основі цих досліджень ми прийшли до висновку, що проникність протоплазматичної мембрани, від стану якої при інших рівних умовах залежить величина фізичного електротону, не є якимось пасивним чисто фізико-хімічним явищем, а тісно пов'язана з обміном речовин у клітині і регулюється цим обміном.

В даній праці наводимо результати наших досліджень впливу O_2 , N_2 і CO_2 на електричні властивості гладких м'язів. Адже кисень і вуглекислий газ є, так би мовити, природними учасниками обміну речовин, тоді як ми зовсім не гарантовані від того, що інгібітори, крім свого специфічного впливу на ту чи іншу ланку обміну речовин, можуть викликати додаткові зміни в електричних явищах клітин.

Літературних даних щодо дії O_2 , CO_2 і N_2 на електричні властивості і, зокрема, на фізичний електротон гладких м'язів ми не знайшли. Водночас вплив цих газів на гладкі м'язи має бути значним, бо, як показали наші дослідження, пригнічення аеробного етапу вуглеводного обміну ціаністом калієм веде до значного зменшення фізичного електротону і до пригнічення збудливості (1962).

Методика досліджень

Об'єктом досліджень були кільцеві гладкі м'язи з шлунка жаби. Після видалення з шлунка слизової та серозної оболонок з середньої його частини виділяли або вирізали в напрямку кільцевих м'язів смужку, шириною 2 мм і довжиною до 20 мм. Потім м'язову смужку разом з прикладеними до неї поляризуючими і відвідними електродами ($Ag-AgCl$) поміщали у вологу камеру, яку можна герметично закривати. Дослід починали через 1—1,5 години після поміщення м'яза в камеру. Відстань між ближчим поляризуючим і проксимальним відвідним електродами була близько 1 мм і в кожному окремому досліді відстань між згаданими електродами зберігалась строго постійною.

Більш детально методика дослідження фізичного електротону описана в нашій, раніше опублікованій праці (1961).

Для того чи іншого газу або газової суміші на м'яз здійснювалась пропускання їх через камеру, в якій знаходився м'яз. Кисень перед проходженням в камеру очищали від вуглекислоти пропусканням через розчин КОН. Азот очищали від можливої домішки кисню і вуглекислоти пропусканням його через дві послідовно з'єднані між собою банки, наповнені розчином поглинача. В наших дослідях поглиначем був 10%-ний розчин пірогалолу, який розчиняли в КОН. Для збільшення поверхні стикання газу з поглиначем застосовували ашотовські фільтри, за допомогою яких газ розпилювався у поглиначі. В поглиначі газ одночасно зволожувався. Зволоження карбонатної газової суміші, що складалася з 95% O_2 і 5% CO_2 , здійснювалось пропусканням її через дистильовану воду. З вологої камери газ виходив назовні через гумову трубку, вихідний кінець якої знаходився у воді. В частині дослідів газ на виході з камери збирали і за допомогою приладу Холдена визначали його склад.

В усіх дослідях або посиленням в електричній активності і збільшенням збудливості м'яза з його вихідним рівнем. Уже на 10—20-й хвилині після початку дії кисню потенціал ФЕ майже не змінювався. Результати одного дослідів з характерними ФЕ наведені на рис. 1.

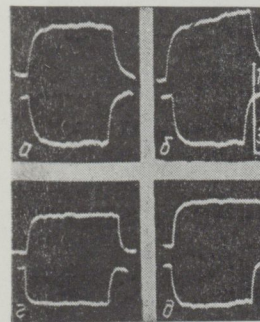


Рис. 1. Вплив O_2 і газової суміші (95% O_2 + 5% CO_2) на електричні властивості гладкого м'яза. а — в нормальних умовах; б, в, д — відповідно на 15—30-й хвилині дії кисню; б, в, д — відповідно на 30-й хвилині наступної дії кисню; б, в, д — відповідно на 30-й хвилині наступної дії кисню.

В цьому досліді потенціал ФЕ і дорівнювала 1 мВ. Після початку дії кисню потенціал ФЕ збільшився і досяг великої спонтанної активності. Уже на 15-й хвилині дії кисню (КЕП) помітно збільшилась його величина (рис. 1). Після вихідного потенціалу ФЕ повільно відхилявся до початкового потенціалу. Внаслідок цього не повертається до початкового струму.

Аналогічні зміни потенціалу ФЕ на м'яз O_2 (рис. 1, б) при електротонічному впливі струму дії. Відзначилась в описаних змінах.

Після цього м'яз до складу якої входила хвилини дії цієї газової суміші, збудливість м'яза помітно зменшилась. Після цього м'яз до складу якої входила хвилини дії цієї газової суміші, збудливість м'яза помітно зменшилась.

На рис. 1 наведено потенціал (АЕП)

Результати досліджень

В усіх дослідках вплив кисню (O_2) на м'яз супроводжувався появою або посиленням в ньому спонтанної активності, підвищенням збудливості і збільшенням фізичного електротону (ФЕ) на 10—20% у порівнянні з його вихідною величиною. Таке збільшення ФЕ спостерігалось уже на 10—20-й хвилині впливу O_2 на м'яз. У наступні хвилини величина ФЕ майже не змінювалась. Результати одного такого дослідку з характерними змінами ФЕ наведені на рис. 1.

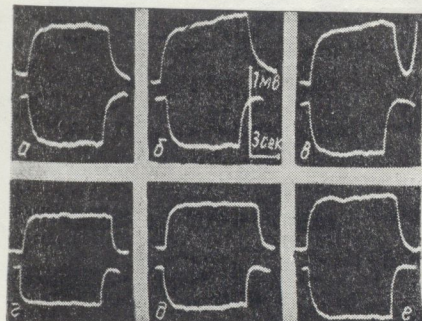


Рис. 1. Вплив O_2 і карбонатної газової суміші (95% O_2 + 5% CO_2) на ФЕ: а — в нормальних умовах; б, в — відповідно на 15—30-й хвилині дії O_2 ; г — на 30-й хвилині наступної дії карбонатної суміші; д, е — відповідно на 5-й і 25-й хвилині повторної дії O_2 .

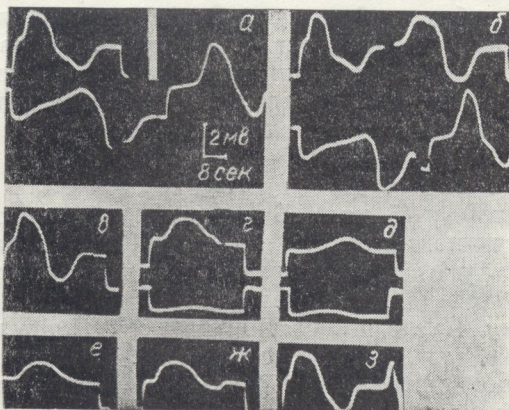


Рис. 2. Вплив O_2 і карбонатної газової суміші на ФЕ і струми дії.

а — в нормальних умовах; б — на 30-й хвилині дії O_2 ; в, г, д — відповідно на 3-, 12- і 30-й хвилині дії карбонатної суміші, е — з — відповідно на 5-, 10- і 25-й хвилині повторної дії O_2 .

В цьому досліді сила поляризуючого струму була допороговою і дорівнювала 1 мка. В нормальних умовах в м'язі спостерігалась невелика спонтанна електрична активність. Як видно з електрограми б, уже на 15-й хвилині дії на м'яз O_2 кателектротонічний потенціал (КЕП) помітно збільшився (відхилення вгору) порівняно з вихідною його величиною (рис. 1, а). При цьому крива електротонічного потенціалу після висхідної її частини не встановлюється на постійному рівні, а повільно відхиляється вгору, що свідчить про збільшення негативного потенціалу. Внаслідок цього крива електротонічного потенціалу також не повертається до нульової лінії після вимикання поляризуючого струму.

Аналогічні зміни КЕП спостерігались у наступні хвилини впливу на м'яз O_2 (рис. 1, в). Відхилення кривої вгору після низхідної частини електротонічного потенціалу зумовлюється спонтанним виникненням струму дії. Відзначимо, що спонтанна активність в м'язі взагалі збільшилась в описаних умовах.

Після цього м'язову смужку піддали дії карбонатної газової суміші, до складу якої входило 95% O_2 і 5% CO_2 . Виявилось, що вже в перші хвилини дії цієї газової суміші спонтанна активність в м'язі припинялась, збудливість його знизилась, а величина і час наростання КЕП помітно зменшились. Ці зміни зберігались і в наступні хвилини впливу на м'яз газової суміші (рис. 1, г). Коли після цього повторно піддали м'яз дії чистого кисню, то форма і величина КЕП досить швидко відновились, а збудливість м'яза знову підвищилась (рис. 1, д, е).

На рис. 1 наведені також електрограми зміни анелектротонічного потенціалу (АЕП) в щойно описаних умовах (відхилення кривих до-

низу). Як бачимо, під впливом O_2 амплітуда АЕП також трохи збільшується (рис. 1, *a—e*) і, навпаки, дія на м'яз карбонатної газової суміші веде до зменшення величини і часу наростання амплітуди АЕП (рис. 1, *z*). Наступна повторна дія на м'яз чистого O_2 відновлює форму і величину АЕП (рис. 1, *d, e*).

Дослідження показують, що фізичний електротон (ФЕ) під впливом карбонатної газової суміші зменшується в більшій мірі, ніж він зростає під впливом чистого кисню. В усіх без винятку дослідях дія на м'яз карбонатної газової суміші викликала пригнічення спонтанної електричної активності, зниження збудливості, а також зменшення ФЕ на 20—30% у порівнянні з вихідною його величиною.

На рис. 2 наведена частина електрограм, одержаних в досліді, в якому було досліджено вплив O_2 і карбонатної газової суміші (95% O_2 + 5% CO_2) не тільки на ФЕ, а й на струми дії, що виникали на ньому. Для цього застосовували порогову силу поляризуючого струму (5 мка). В нормальних умовах (рис. 2, *a*) після невеликого латентного періоду в кінці висхідної частини КЕП виникає двофазний струм дії, після якого крива електротонічного потенціалу встановлюється на постійному рівні до моменту вимикання поляризуючого струму. Але в цій частині кривої амплітуда КЕП трохи менша, ніж до початку виникнення струму дії. На основі своїх досліджень ми вважаємо, що подібно до негативного локального потенціалу ця різниця між величинами амплітуди КЕП до і після виникнення струму дії є активною реакцією протоплазматичної мембрани. Низхідна частина кривої КЕП заходить за нульову лінію, утворюючи невеликий позитивний локальний потенціал. На 30-й хвилині після початку пропускання кисню через вологу камеру, в якій знаходився м'яз, амплітуда КЕП трохи збільшилась, тоді як латентний період і тривалість струму дії зменшились (рис. 2, *b*). При цьому на КЕП виникає не один, а один за одним кілька струмів дії. Перерив кривої електротонічного потенціалу на даній і деяких інших електрограмах пояснюється тим, що друга його половина зареєстрована під час повторного пробігу променя осцилографа. Вже на третій хвилині наступної дії на м'яз карбонатної газової суміші латентний період струму дії, що виник на КЕП, збільшився, а додаткові струми дії не виникали (рис. 2, *в*). На 12-й хвилині дії газової суміші ці зміни виявляються ще більшими. В цей час амплітуда струму дії значно зменшується і друга його фаза, що відводиться дистальним відвідним електродом, зовсім зникає (рис. 2, *г*). Це свідчить про те, що в описаних умовах струм дії поширюється з декрементам. З електрограми *г* видно, що амплітуда КЕП також зменшується під впливом карбонатної газової суміші. Всі щойно розглянуті зміни КЕП і струмів дії значно збільшуються на 30-й хвилині дії газової суміші (рис. 2, *д*). Однак наступне пропускання через вологу камеру чистого O_2 супроводжується швидким відновленням форми і величини КЕП і струму дії (рис. 2, *e—з*). На електрограмі *з* зареєстрована також початкова частина повторного струму дії, що виникає на КЕП.

Цікаво відзначити, що під впливом карбонатної газової суміші амплітуда КЕП зменшується головним чином в результаті зменшення величини її до початку виникнення струму дії. Завдяки цьому різниця між величинами амплітуди КЕП до і після струму дії поступово стає непомітною.

На рис. 2 наведені також електрограми, на яких показана зміна АЕП в розглянутих вище умовах. У нормальних умовах на АЕП після досить великого латентного періоду виникає двофазний струм дії, який поширюється від дистального поляризуючого електрода — катода.

Після вимикання струм дії, але вже

На 30-й хвилині струмів дії помітно збільшилась (рис. суміші привела до дії, що виникає після. Наявність невеликого зменшення тут стр

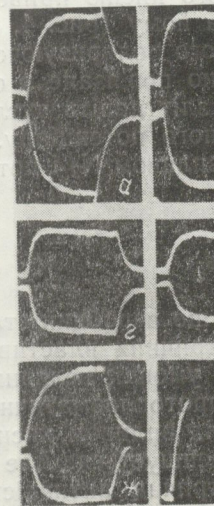


Рис. 3. Дія

a — в нормальних умовах на 60-, 130-, 175-х хвилинах; *ж-ц* — на 10-й і 30-й хвилинах дії.

Значні зміни в дія. Виявляється, на електрична активність зменшитись до нуля м'яза є оборотним

На рис. 3 наведено три електрограми на ФЕ. Сила поляризуючого струму в них умовах низхідна (рис. 3, *a*). Це зумовлено тим, що при такому струмі на КЕП спостерігається двофазний струм дії (рис. 3, *в*). В нормальних умовах (рис. 3, *г—e*). Коли амплітуда КЕП зменшується, тоді з її вихідної

З рисунка видно, що кожний зменшується, а потім і збільшується.

На рис. 4 показано результати наступного досліді, що струми (25 мка).

Після вимикання поляризуючого струму також виникає двофазний струм дії, але вже під анодом.

На 30-й хвилині впливу на м'яз O_2 латентний період виникнення струмів дії помітно зменшився, тоді як амплітуда АЕП, навпаки, трохи збільшилась (рис. 2, б). Наступна дія на м'яз карбонатної газової суміші привела до зменшення амплітуди АЕП і до пригнічення струму дії, що виникає після розмикання поляризуючого струму (рис. 2, г, д). Наявність невеликого негативного коливання на АЕП пов'язана з виникненням тут струму дії, що поширюється по м'язових волокнах з декрементом від катода поляризуючого струму.

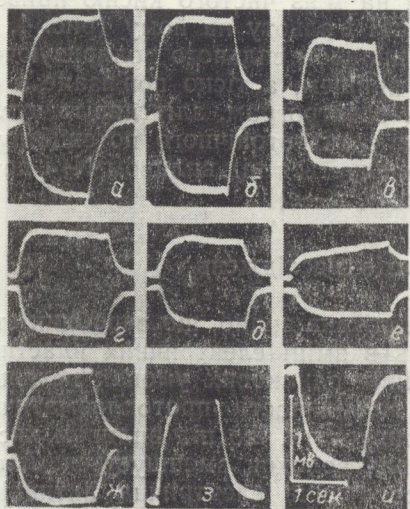


Рис. 3. Дія N_2 на ФЕ:

а — в нормальних умовах; б—е — відповідно на 60-, 130-, 175-, 190- і 205-й хвилині дії N_2 ; ж—а — на 10-й і 20-й хвилині наступної дії O_2 .

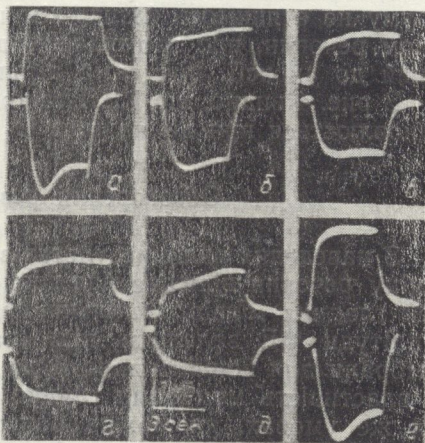


Рис. 4. Дія N_2 на ФЕ і «зліт» на АЕП:

а — в нормальних умовах; б—д — відповідно на 160-, 175-, 190-, 205-й хвилині дії N_2 ; е — на 10-й хвилині наступної дії O_2 .

Значні зміни в електричних потенціалах м'яза викликає його аноксія. Виявляється, що при тривалій аноксії збудливість м'яза і спонтанна електрична активність в ньому зовсім пригнічуються, а ФЕ може зменшитись до нуля. Але ці глибокі зміни електричних властивостей м'яза є оборотними.

На рис. 3 наведені результати дослідів, в якому вивчали вплив аноксії на ФЕ. Сила поляризуючого струму дорівнювала 4 мка. В нормальних умовах низхідна частина кривої КЕП трохи менша, ніж висхідна (рис. 3, а). Це зумовлюється тим, що в момент вимикання поляризуючого струму на КЕП розвивався струм дії, під час якого проникність протоплазматичної мембрани збільшується. Помітне зменшення амплітуди КЕП спостерігалось тільки на 130-й хвилині дії на м'яз N_2 (рис. 3, в). В наступні хвилини зменшення КЕП відбувалось швидше (рис. 3, г—е). Коли після цього м'яз піддали дії чистого кисню, то амплітуда КЕП не тільки відновилась, але навіть збільшилась порівняно з її вихідною величиною (рис. 3, е, ж).

З рисунка видно, що величина і час наростання амплітуди АЕП також зменшуються під впливом N_2 , а наступний вплив кисню відновлює, а потім і збільшує амплітуду АЕП (рис. 3, а—з).

На рис. 4 показано частину електрограм, одержаних в тому самому досліді, що й попередні, але при сильнішому поляризуючому струмі (25 мка). Як показали наші дослідження, при дії на м'яз силь-

них поляризованих струмів на АЕП спостерігається досить велике позитивне коливання (так званий зліт), дуже чутливе до різних впливів (рис. 4, а). Виявилось, що під впливом N_2 зліт зменшується більше, ніж амплітуда АЕП, маючи на увазі її величину від нульової лінії до постійного рівня, який встановлюється після зльоту (рис. 4, б). На 120-й хвилині дії зліт уже зовсім не виникає, тоді як амплітуда АЕП залишається ще досить великою. В цей час негативний локальний потенціал, що виникав в кінці низхідної частини АЕП, також пригнічується. В наступні хвилини дії на м'яз N_2 амплітуда АЕП дедалі зменшувалась (рис. 4, г, д). Наступна дія на м'яз чистого кисню привела до відновлення величини амплітуди АЕП і зльоту на йому (рис. 4, е). Отже, виникнення зльоту на АЕП під впливом сильного поляризовуючого струму не є якимось фізико-хімічним явищем, а тісно пов'язане з обміном речовин, при цьому, як видно з електрограм, зліт навіть чутливіший до аноксії, ніж сама амплітуда електротонічного потенціалу.

З рис. 4 видно, що КЕП також зменшується під впливом N_2 і потім відновлюється при дії на м'яз O_2 (рис. 4, а—е).

Обговорення результатів досліджень

З наведених вище результатів досліджень видно, що аеробний етап обміну речовин відіграє важливу роль в зміні електричних властивостей гладких м'язів. Оскільки при інших однакових умовах величина амплітуди ФЕ залежить від стану проникності протоплазматичної мембрани для йонів, можна було б припустити, що під впливом кисню ця властивість мембрани гладком'язових волокон зменшується. Але в цих же умовах, як можна бачити, спонтанна електрична активність посилюється, а збудливість м'яза підвищується. Ці зміни досить важко пояснити з точки зору зменшення проникності мембрани, бо якщо вважати, що струми дії створюються входженням у м'язові волокна йонів натрію, то проникність мембрани мала б збільшитись принаймні для цих йонів під впливом кисню. Можливо, що кисень не зменшує проникності протоплазматичної мембрани, а тільки, так би мовити, відновлює її, створюючи сприятливіші умови для виникнення збудження.

Своєрідно впливає на гладкий м'яз карбонатна газова суміш, що складається з 95% O_2 і 5% CO_2 . Деякі дослідники вважають вуглекислоту одним з так званих стабілізаторів, тобто таких речовин, які пригнічують збудження, але водночас істотно не впливають на величину потенціалу спокою (див. Шейнз, 1958). У своїх дослідках ми також спостерігали пригнічення збудливості і струмів дії під впливом карбонатної газової суміші, але поряд з цим відбувалось також зменшення ФЕ, що дуже важко пояснити явищем стабілізації мембрани м'язових волокон. Як було встановлено в наших дослідках, такі стабілізатори мембрани, як кальцій і кокаїн, справді знижують збудливість, але в цих умовах ФЕ гладких м'язів збільшується. Отже, дію карбонатної газової суміші на мембрану гладком'язових волокон не можна вважати стабілізуючою, бо зменшення в цих умовах ФЕ говорить якраз протилежне, тобто що проникність мембрани збільшується.

Правда, з деяких літературних даних витікає, що потенціал спокою клітин навіть однієї і тієї ж збудливої тканини, але різних видів тварин, змінюється під впливом CO_2 в залежності від вихідної його величини (див. Мевес і Фелькнер, 1958; Шейнз, 1958). Так, якщо вихідна величина потенціалу спокою поперечносмугастих м'язових волокон велика, то CO_2 викликає зниження його і, навпаки, при низькому вихідному потенціалі спокою вплив CO_2 веде до гіперполяризації. Поки що нема

експериментальних CO_2 і на гладком'язі в усіх без винятку випадках зменшення ФЕ і іонного вуглекислого газу. Таким впливом CO_2 на зменшення кислотності м'язів. Відновлення ФЕ при дії кисню відбувається повільніше.

Зменшення ФЕ при дії кисню. Збільшенням проникності м'яза під впливом кисню. Але якщо в азоті зльоту цього виявляється тривало не впливає на виходу калію з м'яза (1957) також пояса. Цим же можна пояснити збудливість м'язових волокон (1954). Отже, норма не тільки для акцій, але й для підтримки мембрани. Більше приклад, входження трохи зменшувалось і 5% CO_2 , тоді як у два рази.

Було досліджено гладких м'язів шлунка.

Під впливом кисню посилюється, а латентний період зменшується.

Дія карбонатної газової суміші зменшується струмів дії і пригнічує збудливість.

Аноксія гальмує збудливість.

Зміна електричного потенціалу спокою O_2 , CO_2 або N_2 л

Шуба М. Ф., Физiology, 54. Физиол. журн. Салкинс Е., Тау Мевес Н., Völkl Шанес А. М., в штате Висконсин, Мадисон Шанес А. М., Физиол.

експериментальних даних, з яких виявилася б ця закономірність дії CO_2 і на гладком'язові волокна. Але в цих умовах ФЕ зменшувався в усіх без винятку дослідах. Наші дослідження свідчать про те, що зменшення ФЕ і пригнічення збудливості гладких м'язів під впливом карбонатної газової суміші зумовлюється якимось прямим специфічним впливом CO_2 на м'яз, а не впливом водневих іонів внаслідок збільшення кислотності. Виявилось, що під впливом кислого розчину Рінгера ФЕ зменшується повільніше і в меншій мірі, ніж під впливом CO_2 . Відновлення ФЕ після видалення кислого розчину Рінгера також відбувається повільніше, ніж після CO_2 .

Зменшення ФЕ, а також пригнічення спонтанної активності і збудливості м'яза під впливом аноксії, мабуть, зумовлюється значним збільшенням проникності мембрани гладком'язових волокон для іонів. Але якщо в азоті є навіть дуже незначна домішка кисню (4—2%), то цього виявляється досить для того, щоб ФЕ істотно не змінився, як би тривало не впливала на м'яз ця газова суміш. Збільшення, наприклад, виходу калію з нервових волокон жаби під впливом гелію Шейнз (1957) також пояснює збільшенням проникності мембрани для катіонів. Цим же можна пояснити і збільшення виходу калію з поперечносмугастих м'язових волокон в розглядуваних умовах (Колкінз і співавт., 1954). Отже, нормальний перебіг аеробного обміну речовин необхідний не тільки для активного руху іонів проти градієнта їх концентрації, але й для підтримання та регуляції проникності протоплазматичної мембрани. Більш того, в досліді Колкінза і співавт. швидкість, наприклад, входження калію в м'язові волокна діафрагми щурів тільки трохи зменшувалась у газовій суміші, що складалася з 95% N_2 і 5% CO_2 , тоді як швидкість виходу його збільшувалась більш, ніж у два рази.

Висновки

Було досліджено вплив O_2 , CO_2 і N_2 на ФЕ і струми дії кільцевих гладких м'язів шлунка жаби.

Під впливом O_2 ФЕ трохи зменшується, спонтанна активність посилюється, а латентний період струмів дії зменшується.

Дія карбонатної газової суміші—95% O_2 +5% CO_2 —супроводжується зменшенням ФЕ, поступовим збільшенням латентного періоду струмів дії і пригніченням спонтанної активності.

Аноксія гладкого м'яза викликає зменшення ФЕ і пригнічує збудливість.

Зміна електричних властивостей м'яза і, зокрема, ФЕ під впливом O_2 , CO_2 або N_2 легко оборотна.

ЛІТЕРАТУРА

- Шуба М. Ф., Физиол. журн. СССР, 47, 1961, 1068; Физиол. журн. АН УРСР, 8, 1962, а, 54. Физиол. журн. СССР, 48, 1962, б, 1511. Биофизика, 7, 1963.
Calkins E., Taylor J. M., Hastings A. B., Am. J. Physiol., 177, 1954, 211.
Meves H., Völknner K. G., Pflüg. Arch., 265, 457, 1958.
Shanes A. M., в кн. «Metabolic Aspects of Transport across Cell Membranes», Univ. Wisconsin, Madison, 1957, 127.
Shanes A. M., Pharmacol. Rev., 10, 59, 1958.

Надійшла до редакції
22.X 1963 р.

Влияние кислорода, углекислого газа и азота на электрические свойства гладкой мышцы

М. Ф. Шуба

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

Резюме

В опытах на кольцевых гладких мышцах желудка лягушки исследовалось влияние O_2 , CO_2 и N_2 на токи действия и физический электротон.

Под влиянием O_2 физический электротон гладкой мышцы немного уменьшается, спонтанная активность в мышце усиливается, а латентный период возникновения токов действия уменьшается.

Действие на мышцу карбонатной газовой смеси, состоящей из 95% O_2 и 5% CO_2 , сопровождается также уменьшением физического электротона, но спонтанная активность в мышце угнетается в этих условиях, а латентный период токов действия увеличивается.

Аноксия мышцы, создаваемая помещением ее в атмосферу N_2 , вызывает значительное уменьшение физического электротона и угнетение возбудимости. Степень этих изменений зависит от продолжительности действия N_2 на мышцу.

Обнаруженные изменения электрических свойств гладкой мышцы под влиянием O_2 , CO_2 или N_2 являются легко обратимыми.

Effect of Oxygen, Carbonic Acid and Nitrogen on the Electric Properties of the Smooth Muscle

M. F. Shuba

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

Summary

In experiments on the annular smooth muscles of the frog stomach the author investigated the effect of O_2 , CO_2 and N_2 on the action potentials and physical electrotonus.

Under the effect of O_2 the physical electrotonus of the smooth muscle is somewhat decreased, the spontaneous activity in the muscle is intensified, while the latent period of the appearance of action potentials is reduced.

The effect on the muscle of a carbonate gas mixture, consisting of 95 p.c. O_2 and 5 p.c. CO_2 is also attended by a decrease in the physical electrotonus, but the spontaneous activity in the muscle is depressed under these conditions, while the latent period of the action potentials increases.

Anoxia of the muscle, evoked by placing it in an N_2 atmosphere, induces a considerable decrease in the physical electrotonus and a depression of excitability. The extent of these changes depends on the duration of N_2 action on the muscle.

The detected changes of the electric properties of the smooth muscle under the effect of O_2 , CO_2 or N_2 are readily reversible.

Фізіологічний на

Лабораторія
і е

Однією з найважливіших проблем сучасних досліджень фізіологів є питання про значення для організму і спорту. Серед питань про значення діяльності інших органів необхідно для них заходів (розгляд ін.).

Підвищення зусиль було

Особливого значення має і. М. Сеченова «Діяльність м'язової роботи людини при підвищенні працездатності передньої діяльності». Це дослідження змусило успіхи, досягнуті вивченням рефлекторної

Вивчення впливу працездатності на інші відношення. Підвищення фізіологів і гігієністів витку фізіології зуміння суті фізіології

Так, поряд з механізми змін працездатності [1, 3, 7, 13] існує значення підсилення взаємовідношення впливу реципрокним в його механізми.

В дослідженні нестимлих