

Про феномен Д. С. Воронцова на прикладі гладких м'язів

М. Ф. Шуба

Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця Академії наук УРСР, Київ

В 1924 році Д. С. Воронцов, досліджуючи вплив розчинів солей різних лужних і лужноземельних металів на нерв, виявив, що анод постійного струму здатний відновити збудливість і провідність альтерованої ділянки нерва розчином KCl. В наступні роки це явище було підтверджене багатьма іншими авторами як в дослідках на нервах, так і на поперечносмугастих м'язах і воно увійшло у фізіологію під назвою феномена Воронцова [4, 7, 10, та ін.].

В гладких м'язах це явище ще не було досліджене. В даній праці нас цікавило питання перш за все про те, як змінюється потенціал на мембрані м'язових клітин під впливом іонів K^+ і як впливають анод і катод поляризуючого струму на мембрану, тобто як відбувається розвиток електротонічних потенціалів і потенціалів дії в альтерованій ділянці м'язової смужки.

Методика досліджень

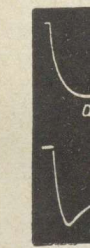
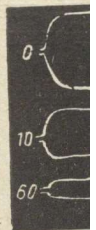
Об'єктом наших досліджень були м'язові смужки кільцевих гладких м'язів шлунка жаби. Спосіб приготування м'язових смужок і дослідження електротонічних потенціалів загальноприйнятим методом за допомогою поверхневих електродів описані в попередніх наших працях [5, 3]. За удосконаленням методом сахарозного містка [1] в ділянці м'язової смужки, яку піддавали дії іонів K^+ , одночасно вивчали зміну потенціалу спокою клітин, електротонічні потенціали і потенціали дії. Електротонічні потенціали викликали різною, але завжди відомою силою струму. Розчин Рінгера був такого складу: NaCl — 110,5; KCl — 2,5; $CaCl_2$ — 1,8; $NaHCO_3$ — 2,4 мМ на 1 л дистильованої води. Збільшення концентрації іонів K^+ в розчині Рінгера досягали або шляхом заміни в ньому частини NaCl досліджуваною кількістю KCl, або додаванням до розчину Рінгера певної кількості сухої солі KCl. В частині дослідів застосовували також сахарозний розчин Рінгера без NaCl, в якому концентрація K^+ збільшувалась шляхом додавання до нього бажаної кількості сухої солі KCl.

Реєстрація досліджуваних електричних потенціалів здійснювалась паралельно за допомогою ЕПП 09-М1 і на кіноплівку з екрана катодного осцилографа С1-18.

Результати досліджень

Якщо змінювати в навколишньому середовищі концентрацію іонів K^+ , то при великих їх концентраціях величина потенціалу спокою м'язових клітин змінюватиметься в лінійній залежності від логарифма концентрації іонів K^+ . Виявилось, що величина електротонічних потенціалів, а значить і величина опору мембрани клітин змінюються в цих умовах у такому ж напрямку, як і величина потенціалу спокою. І тільки при малих концентраціях іонів K^+ лінійна залежність між величиною потенціалу спокою і величиною електротонічних потенціалів, з одного боку, і логарифмом концентрації іонів K^+ , з другого, відсутня.

На рис. 1
що викликалі
центраціях іо
так і анелект
зобразити це



А — Змі
іонів K^+
кожний
означає

Б — Змі
концент

В — Змі
20 (в, в
при a'

між логариф
потенціалів. А
центрацією іо
що викликаю
зовсім інших
тону ми наво
грами даного
електротоніч
іонів K^+ в ро
тотон, як і
і на ньому
го розчину Р
їх істотно не
Рінгера збіль
нічних потен
іонів K^+ збіль
шення кателе
нього майже
між формою
збільшення к
умовах відбу.

На рис. 1, А наводимо електрограми електротонічних потенціалів, що викликалися однією і тією ж силою струму, але при різних концентраціях іонів K^+ в розчині Рінгера. Як бачимо, величина як кат-, так і анелектротону змінюється в цих умовах в однаковій мірі, і коли зобразити це графічно, то ми виявимо згадану вище лінійну залежність

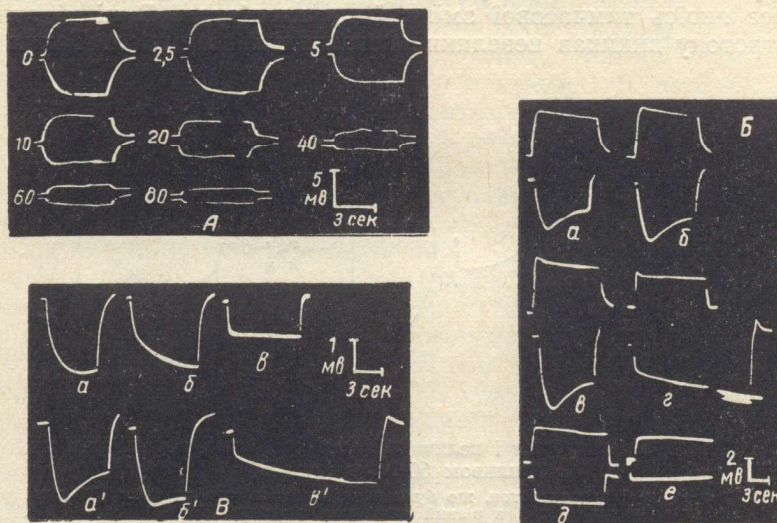


Рис. 1.

А — Зменшення електротонічних потенціалів м'язової смужки під впливом іонів K^+ . Концентрація іонів K^+ в розчині Рінгера позначена цифрами на кожній електрограмі. На даній і наступних електрограмах відхилення вгору означає кателектротон (негативний потенціал), відхилення вниз — анелектротон (позитивний потенціал).

Б — Зміна форми і величини електротонічних потенціалів під впливом різної концентрації іонів K^+ в розчині Рінгера. а — е відповідно при 0; 2,5; 5; 20; 40; 80 мекв іонів K^+ .

В — Зміна форми і величини анелектротону (а, а') під впливом 10 (б, б') і 20 (в, в') мекв іонів K^+ в розчині Рінгера. Сила струму при а—в — 3 мка, при а'—в' — 30 мка. Електрограми а'—в' зареєстровані при наполовину меншому підсиленні, ніж електрограми а—в.

між логарифмом концентрації іонів K^+ і величиною електротонічних потенціалів. Але згодом виявилось, що в середовищі із збільшеною концентрацією іонів K^+ форма і величина анелектротонічних потенціалів, що викликаються порівняно сильним поляризуючим струмом, зазнають зовсім інших змін, ніж ті, що показані на рис. 1, А. Ці зміни анелектротону ми наводимо на рис. 1, Б. В досліді, в якому одержані електрограми даного рисунка, сила поляризуючого струму, яким викликали електротонічні потенціали, становила 20 мка. При нормальному вмісті іонів K^+ в розчині Рінгера (2,5 мекв) і при даній силі струму анелектротон, як і слід було чекати, виявився більший, ніж кателектротон, і на ньому виникав так званий зліт (б). Під впливом безкалієвого розчину Рінгера кат- і анелектротон трохи зменшились, але форма їх істотно не змінилась (а). Коли ж концентрацію іонів K^+ в розчині Рінгера збільшили до 5 мекв, то це привело до збільшення електротонічних потенціалів і зльоту на анелектротоні (в). Потім концентрацію іонів K^+ збільшили в розчині Рінгера до 10 мекв. Це привело до зменшення кателектротону і зльоту на анелектротоні, хоч амплітуда останнього майже не змінилась (не показано на рис. 1, Б). Значні відміни між формою і величиною кат- і анелектротону спостерігались після збільшення концентрації іонів K^+ в розчині Рінгера до 20 мекв. В цих умовах відбулось, як бачимо, дальше зменшення кателектротону, тоді як

амплітуда анелектротону після швидкої початкової її частини почала дуже повільно наростати доти, поки на м'яз діяв поляризуючий струм. При цьому ніякого зльоту на анелектротоні не з'являлось. Кінець кривої повільного наростання анелектротону зареєстровано при повторному пробігу променя по екрану осцилографа, після чого поляризуючий струм вимикався. Це привело до швидкого зникнення анелектротону без якоїсь тимчасової зміни його амплітуди. В кінці зникнення анелектротону виникав невеликий негативний потенціал. Таким чином,

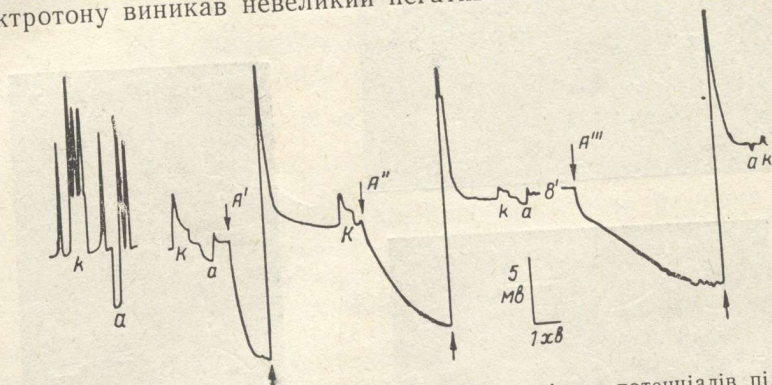


Рис. 2. Зміна форми і величини електротонічних потенціалів під впливом 60 мекв іонів K^+ :

k, a — кат- і анелектротон, що були викликані слабким струмом (0,5 мка) в нормальних умовах і в різний час після початку дії іонів K^+ . A', A'', A''' — анелектротон і K — кателектротон, що викликалися сильним струмом (1,5 мка) на 5, 10, 25 хв дії іонів K^+ . Стрілки показують вмикання і наступне вимикання струму.

під впливом 20 мекв іонів K^+ анелектротон наростає спочатку швидко, а потім повільно, досягаючи значної величини. Наступне вимикання струму супроводжується тільки швидким зменшенням амплітуди анелектротону до нуля і появою в цей час невеликого негативного потенціалу.

Наступне збільшення концентрації іонів K^+ в розчині Рінгера до 40, а потім і до 80 мекв привело до пригнічення повільного наростання анелектротону і в цих умовах амплітуда його за формою і величиною істотно не відрізнялась від амплітуди кателектротону (д, е).

Отже, повільне наростання анелектротону залежить від концентрації іонів K^+ в навколишньому середовищі і, мабуть, від сили поляризуючого струму, яким викликається електротон. Це підтверджується і даними дослідів, електрограми якого наведені на рис. 1, В. Як видно з цього рисунка, при 10 мекв іонів K^+ в розчині Рінгера анелектротон, який викликали слабким струмом (3 мка) наростає спочатку швидко, а потім повільно (а, б), тоді як анелектротон, викликаний сильним струмом, наростає без помітного сповільнення, хоч зліт на ньому не виявлявся чітко (а', б'). Після збільшення концентрації іонів K^+ до 20 мекв анелектротон, який викликали слабким струмом, значно зменшився і наростає тільки швидко (в), тоді як анелектротон, викликаний сильним струмом, наростає спочатку швидко, а потім дуже повільно (в'). Але наступне вимикання поляризуючого струму супроводжувалося тільки швидким зникненням анелектротону (в'). Отже, чим слабкіший поляризуючий струм, тим при меншій концентрації іонів K^+ з'являється повільне наростання анелектротону.

Наступні наші дослідження показали, що при одній і тій же силі поляризуючого струму форма і величина анелектротону залежать від

тривалості явилось, що більшість на ньому. Результатом малих умови були смужки були і анелектротон же дорівнює з розрахунку танної піковий потенціалів (не показав) ваної ділянки чого струму анелектротон Вимикання максимальний анелектротон вимикально під впливом. Однак це не а піковий п ліній дії іон сильним по кої його час попередній зберігався. ризуючим с лись малим

На 25-й струмом ви повільної ча швидке його анелектротон лось появою що швидкіс більша, ніж

Електро продовжува м'язові кліт

Отже, і викликаєтьс на м'язові на клітини ступово зов

Наступ повторне в шим нарост кається стр чина амплі анелектротон зразу після дуже нагад ливо поміт момент, кол

тривалості впливу на м'язові клітини даної концентрації іонів K^+ . Виявилось, що чим триваліше діють іони K^+ на м'язові клітини, тим повільніше наростає анелектротон після початкової швидкої його частини. Результати одного з подібних дослідів наводимо на рис. 2. В нормальних умовах в м'язових клітинах досліджуваної ділянки м'язової смужки була добре виражена спонтанна пікова активність, а кат- (κ) і анелектротон (a), що викликалися слабким струмом ($0,5 \text{ мка}$), майже дорівнювали 5 мв . Додання до розчину Рінгера сухої солі KCl з розрахунку 60 мм на 1 л розчину призвело до пригнічення спонтанної пікової активності клітин, різкого зменшення електротонічних потенціалів (κ , a) і до деполяризації клітин, яка дорівнювала 28 мв (не показано на рисунку). На п'ятій хвилині дії іонів K^+ до досліджуваної ділянки м'язової смужки застосували анод сильного поляризуючого струму ($1,5 \text{ мка}$). Під впливом цього струму виник досить великий анелектротон (A'), який спочатку наростав швидко, а потім повільно. Вимикання струму після того, як анелектротон досяг своєї постійної максимальної величини, привело, як бачимо, до швидкого зниження анелектротону і до появи в кінці його досить великого (15 мв) анодвимикального пікового потенціалу. Потім на м'язові клітини, що були під впливом іонів K^+ , подіяли катодом сильного поляризуючого струму. Однак це привело до появи тільки дуже малого кателектротону (K), а піковий потенціал на ньому не досягав навіть 2 мв . На десятій хвилині дії іонів K^+ на м'язові клітини знову викликали анелектротон сильним поляризуючим струмом. В цей час анелектротон після швидкої його частини наростав приблизно в три рази повільніше (A''), ніж попередній (A'). Але анодвимикальний піковий потенціал і в цей час зберігався. Потім кат- (κ) і анелектрон (a) викликали слабким поляризуючим струмом. Як бачимо, ці електротонічні потенціали залишались малими порівняно з вихідною їх величиною.

На 25-й хвилині дії іонів K^+ на м'язові клітини знову сильним струмом викликали анелектротон. На цей час швидкість наростання повільної частини стала ще меншою і тому чітко виділялось початкове швидке його наростання (A'''). Однак загальна величина амплітуди анелектротону не зменшувалась, а вимикання струму супроводжувалось появою анодвимикального пікового потенціалу. Цікаво відзначити, що швидкість наростання цього пікового потенціалу завжди помітно більша, ніж швидкість його зникнення (низхідна його крива).

Електротонічні потенціали, викликані слабким струмом (a , κ), продовжували залишатись малими і на 30-й хвилині дії іонів K^+ на м'язові клітини.

Отже, швидкість наростання повільної частини анелектротону, що викликається сильним поляризуючим струмом, зменшується в міру дії на м'язові клітини іонів K^+ даної концентрації. Якщо ж дія іонів K^+ на клітини буде тривалішою, то повільна частина анелектротону поступово зовсім зникає.

Наступні наші дослідження показали, що при інших рівних умовах повторне вмикання поляризуючого струму супроводжується тим швидшим наростанням повільної частини анелектротону, чим раніше вмикається струм після попереднього його вимикання. При цьому величина амплітуди анелектротону не змінюється (рис. 3, 1). Зникнення анелектротону після вимикання поляризуючого струму і поява його зразу після повторного вмикання струму описують криву, яка зовні дуже нагадує криву справжнього потенціалу дії. Ця схожість особливо помітна в тому разі, якщо вмикання струму проводиться в той момент, коли анодвимикальний потенціал дії досягає максимальної

своїєї величини (рис. 3, II). Електрограма II (див. рис. 3) одержана в досліді, в якому м'язові клітини були деполяризовані 100 мекв іонів K^+ до 30 мв. Сила поляризуючого струму становила 5 мка. Пікові потенціали, що виникають на короткочасне вимикання анода сильного струму в середовищі, багатому іонами К, можна назвати анодвимикальними — вмикальними піками (рис. 3, I — а—в, а також II — а—д) на відміну від анодвимикальних піків (рис. 3, I — г, а також II — е).

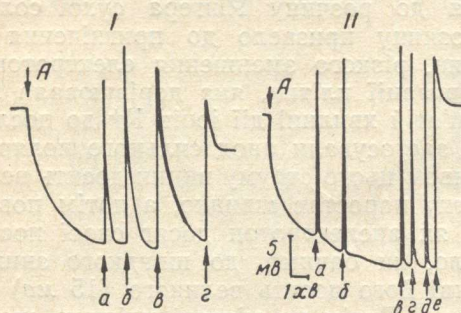


Рис. 3.

I — Зміна швидкості наростання анелектротону при повторних вмиканнях поляризуючого струму. Сила струму 5 мка. Концентрація іонів K^+ в розчині Рінгера 60 мекв. А — початкове вмикання струму; б—г — повторні вмикання струму через 2; 5 і 10 сек після попереднього його вимикання.

II — Анодвимикальні-вмикальні пікові потенціали, що виникають на повільному анелектротоні при повторних вмиканнях поляризуючого струму. Сила струму 10 мка. Концентрація іонів K^+ в розчині Рінгера 100 мекв. А — початкове вмикання струму; а—д — повторні вмикання-вмикання струму.

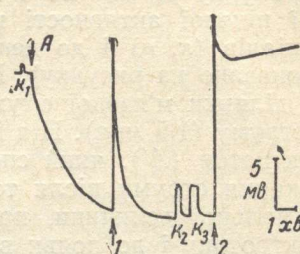


Рис. 4. Збільшення кателектротону на фоні повільного анелектротону (А). Концентрація іонів K^+ в розчині Рінгера 100 мекв. K_1 — кателектротон деполяризованих клітин; K_2, K_3 — кателектротон на фоні повільного анелектротону. Стрілка 1 показує короткочасне вимикання вмикання анода (А); стрілка 2 показує вимикання анода. А — початкове вмикання анода сильного струму.

В останніх пікових потенціалах низхідна крива дуже повільна і доходить тільки до рівня, на якому тримається потенціал спокою деполяризованих клітин.

Нарешті, наші дослідження показали, що під час розвитку повільного анелектротону опір мембрани клітин в значній мірі відновлюється. Відповідна електрограма наведена на рис. 4. М'язові клітини були деполяризовані на 32 мв впливом на них 100 мекв іонів K^+ . Внаслідок цього електротонічні потенціали, що викликались слабким струмом, зменшились більше ніж у шість разів (K_1) в порівнянні з їх вихідною величиною. На фоні повільного анелектротону кателектротонічні потенціали (K_2, K_3) відновлювались до вихідної величини. Якщо в цих умовах поляризуючий струм, яким викликається кателектротон, збільшити до порогової величини, то це приведе до появи потенціалу дії, який за своєю природою виникнення буде тим же анодвимикальним-вмикальним потенціалом дії (стрілка 1).

Обговорення результатів досліджень

Наведені вище дані насамперед свідчать про те, що лінійна залежність між логарифмом концентрації іонів K^+ в навколишньому середовищі і величиною анелектротону, тобто величиною опору мембрани для струму, що входить у неї зовні всередину клітини, зберігається тільки в тому випадку, якщо анелектротон викликається якнайслабшим допороговим струмом. При сильних струмах і в середовищі із

збільшеною ко-
більшим, ніж
м'язових кліти-
входить у кліти-
В досліджах
гали помітне зб-
анелектротону
зв'язав аномальні
зниженням хлор-
твердилось досл-
мінувались біль-
Цілий ряд о-
повільне нароста-
ні в якому разі
м'язових клітин
вмикання поляри-
наростанням в ц-
не можна ототож-
денсатора. Крім
(спочатку швидко
зарядження мем-
каються в електр-
брани. Далі вияв-
вільне наростання
ронцовим у тому,
тону відображає
поляризуючого стр-
повільного нароста-
ризаційною» відпо-
микального піково-
часного імпульсу.
Вимикання і
струму супроводжу-
вого потенціалу. Т-
фоні повільного а-
м'язової смужки к-
З чисто фізичної т-
суті короткочасним
анелектротону. Отж
повільного анелектр-
вою пікового потен-
ний» піковий потен-
них умовах в збудл-
зору є тим же негат-
чий імпульс, який го-
зової смужки, де мі-
само, як і катод кор-
стити, що таким же
відності та збудливості
вищі багатому іонам
І це тим більше, що
у вигляді повільного
іонами K^+ була вияв-
повільне наростання
е, так би мовити, «м-

збільшеною концентрацією іонів K^+ анелектротон виявляється значно більшим, ніж кателектротон. Отже, в цих умовах мембрана гладких м'язових клітин проявляє випрямляючі властивості для струму, що входить у клітини.

В дослідах на поперечносмугастих м'язах деякі автори спостерігали помітне збільшення саме кателектротону в порівнянні з величиною анелектротону в середовищі, багатому іонами K^+ . Це явище Кац назвав аномальним випрямленням і допускав, що воно зумовлюється зниженням хлорної провідності мембрани. Це припущення згодом підтвердилось дослідями, в яких іони Cl^- навколишнього середовища замінювались більшими аніонами SO_4^{--} .

Цілий ряд обставин свідчить про те, що виявлене в наших дослідах повільне наростання анелектротону в середовищі, багатому іонами K^+ ні в якому разі не можна зводити до пасивної поляризації мембрани м'язових клітин іонами під впливом поляризуючого струму. І дійсно, вмикання поляризуючого струму супроводжується настільки повільним наростанням в цих умовах амплітуди анелектротону, що його аж ніяк не можна ототожнювати з пасивним зарядженням мембрани як конденсатора. Крім того, наявність двох ступенів наростання електротону (спочатку швидко, а потім повільно) змушувала б допустити, що або зарядження мембрани відбувається через два якісь опори, що вмикаються в електричне коло неодноразово, або змінюється ємність мембрани. Далі виявилось, що інгібітори обміну речовин пригнічують повільне наростання анелектротону. Тому треба погодитись з Д. С. Воронцовим у тому, що розвиток у розглянутих вище умовах анелектротону відображає активну реакцію мембрани щодо дії на неї анода поляризуючого струму. Цю реакцію мембрани ми виявляємо у вигляді повільного наростання анелектротону, яке можна назвати «гіперполяризаційною» відповіддю, яка за своєю природою не схожа до аноднимікального пікового потенціалу, що викликається катодом короткочасного імпульсу.

Вмикання і потім швидке повторне вмикання поляризуючого струму супроводжується появою аноднимікального-вмикального пікового потенціалу. Такий же піковий потенціал ми одержимо, якщо на фоні повільного анелектротону вплинути на досліджувану ділянку м'язової смужки катодом короткочасного імпульсу відповідної сили. З чисто фізичної точки зору в даному випадку дія катода буде по суті короткочасним вимиканням анода під час розвитку повільного анелектротону. Отже, як вимикання-вмикання анода, так і дія на фоні повільного анелектротону катода супроводжується кінець кінцем появою пікового потенціалу, який ми назвали «аноднимікальний-вмикальний» піковий потенціал. Оскільки потенціал дії, що виникає в нормальних умовах в збудливих клітинах чи волокнах, з чисто фізичної точки зору є тим же негативним потенціалом, що й короткочасний стимулюючий імпульс, який генерує стимулятор, то він, входячи в ділянку м'язової смужки, де ми викликали повільний анелектротон, діятиме так само, як і катод короткочасного стимулюючого імпульсу. Слід припустити, що таким же є електрофізіологічний механізм відновлення провідності та збудливості нерва анодом поляризуючого струму в середовищі багатому іонами K^+ , що вперше виявив Д. С. Воронцов (1924). І це тим більше, що за останні роки «гіперполяризаційна» відповідь у вигляді повільного наростання анелектротону в середовищі багатому іонами K^+ була виявлена і в нервових волокнах [11, 12, 13]. Отже, повільне наростання анелектротону — гіперполяризаційна відповідь — є, так би мовити, «матеріальним субстратом» феномена Воронцова,

який полягає у відновленні провідності і збудливості деполяризованих нервових чи м'язових волокон іонами K^+ .

Наші дослідження свідчать про те, що повільне наростання анелектротону м'язових клітин спостерігається як при заміні іонів Na^+ в розчині Рінгера іонами K^+ , так і при додаванні бажаної кількості сухої солі KCl до розчину Рінгера. Це означає, що іони Na^+ не відіграють істотної ролі в цьому явищі. Тасакі і Сегал [13, 11] на відміну від Стемплі [12] вважають, що іони Cl^- також не беруть участі в утворенні повільного анелектротону. Тому слід припустити, що ця реакція в основному пов'язана з поляризацією мембрани іонами K^+ під впливом анода постійного струму.

Цікавою є також поява потенціалів дії на фоні повільного анелектротону. Як відомо, іонна теорія Ходжкіна — Хакслі [6] допускає подвійний механізм транспорту іонів через мембрану гігантського аксона кальмара під час збудження, який мабуть має і дві незалежні системи перенесення іонів. Під час збудження спочатку перша система діє в напрямку вибірного підвищення проникності мембрани для іонів Na^+ , що і призводить до швидкої її деполяризації і навіть до перезарядження. Друга більш повільна система переносить іони K^+ назовні і відновлює поляризацію мембрани. В середовищі багатому іонами K^+ і при відсутності іонів Na^+ цей механізм виникнення потенціалів дії на фоні повільного анелектротону, мабуть, не можна прийняти. І справді, по-перше, присутність в навколишньому середовищі іонів Na^+ не обов'язкова і, по-друге, фаза реполяризації не є активною в розумінні активації калієвого та інактивації натрієвого переносчика. Потенціал дії триває в цих умовах доти, поки продовжує діяти катод на фоні повільного анелектротону. Тому слід припустити, що в деполяризованих м'язових клітинах іонами K^+ потенціали дії, що виникають на фоні повільного анелектротону, утворюються головним чином іонами K^+ . В цьому зв'язку відмітимо, що в досліджах Д. С. Воронцова в альтерованій ділянці нерва був тільки розчин KCl , однак це не перешкоджало відновленню провідності і збудливості нерва в цій ділянці анодом. Недавно Лютгау (1960) [8] показав, що в подібних умовах величина амплітуди потенціалів дії нервових волокон знаходиться в лінійній залежності від логарифма концентрації іонів K^+ в навколишньому середовищі.

Висновки

Величина електротонічних потенціалів гладких м'язів, що викликаються слабким поляризуючим струмом, знаходиться в лінійній залежності від логарифма концентрації іонів K^+ в навколишньому середовищі у великих її межах.

При сильних поляризуючих струмах і в середовищі багатім іонами K^+ анелектротон наростає спочатку швидко, а потім повільно («гіперполяризаційна» відповідь) і амплітуда його виявляється значно більшою, ніж амплітуда кателектротону.

На фоні повільного анелектротону опір мембрани і потенціали дії м'язових клітин відновлюються. В цьому відношенні дане явище в значній мірі подібне до феномена Воронцова, який полягає у відновленні збудливості і провідності нерва анодом у середовищі багатім іонами K^+ .

Повільне наростання анелектротону в середовищі багатім іонами K^+ і відновлення на його фоні потенціалів дії м'язових клітин зумовлюється головним чином K^+ , оскільки відсутність іонів Na^+ і Cl^- в навколишньому середовищі не перешкоджає виникненню цих потенціалів.

1. Артеме
- 10, 403.
2. Воронц
- логия, М., 1961; РИ
3. Воронц
- К., 1966.
4. Майскі
- топлазматических
- функцион. состояни
5. Шуба М
6. Hodgki
7. Lorente
8. Lüttgau
9. Mueller
10. Mueller
11. Segal J.
12. Stämpfl
13. Tasaki J

Институт физ

В опытах на ме
вано влияние разли
электротонических по
Величина ЭП, в
зависимости от $\lg[K]_в$
При больших [K]
чало быстро, а затем
амплитуда кателектр
На фоне медлен
потенциалы действия
закрывающийся в во
ливой среде.

Медленное наро
становление на его ф
зацией мембраны но
препятствует возникн

Литература

1. Артеменко Д. П., Шуба М. Ф.— *Фізіол. журн. АН УРСР*, К., 1964, 10, 403.
2. Воронцов Д. С.— *Русск. физиол. журн.*, 1924, 7, 79; *Общая электрофизиология*, М., 1961; *Pflüg. Arch.*, 1924, 203, 300.
3. Воронцов Д. С., Шуба М. Ф.— *Физический электротон нервов и мышц*, К., 1966.
4. Майский В. А.— *Биофизика*, 1963 а, 8, 588; *Электр. характеристики протоплазматических мембран мышечных волокон и нервных клеток при их различном функцион. состоянии*. Дисс., 1963 б.
5. Шуба М. Ф.— *Физиол. журн. СССР*, 1962, 48, 1511.
6. Hodgkin A. L.— *Biol. Rev.*, 1951, 26, 339; *Proc. Roy. Soc. B.*, 1958, 48, 1.
7. Lorente de No— *A Study of Nerve Physiology*, New York, 1947.
8. Lüttgau H. C.— *Pflüg. Arch.*, 1960, 271, 613.
9. Mueller P.— *J. gen. Physiol.*, 1958, 42, 137.
10. Mueller P.— *J. gen. Physiol.*, 1958, 42, 163.
11. Segal J.— *Nature*, 1958, 182, 1370.
12. Stämpfli R.— *Helv. Physiol. Acta*, 1958, 16, 127.
13. Tasaki J.— *J. Physiol.*, 1959, 148, 306.

Надійшла до редакції
24.VII 1966 р.

**О феномене Д. С. Воронцова
на примере гладких мышц**

М. Ф. Шуба

Институт физиологии им. А. А. Богомольца Академии наук УССР, Киев

Резюме

В опытах на мышечных полосках гладких мышц желудка лягушки было исследовано влияние различной концентрации ионов К ($[K]_n$) на возникновение и развитие электротонических потенциалов (ЭП) и потенциалов действия.

Величина ЭП, вызываемых слабым поляризующим током, находится в линейной зависимости от $\lg[K]_n$ в больших ее пределах.

При больших $[K]_n$ и сильных поляризующих токах анэлектротон нарастает сначала быстро, а затем медленно, и амплитуда его оказывается значительно больше, чем амплитуда катэлектротона.

На фоне медленного анэлектротона сопротивление мембраны мышечных клеток и потенциалы действия восстанавливаются. Это явление похоже на феномен Воронцова, заключающийся в восстановлении возбудимости и проводимости нерва анодом в калиевой среде.

Медленное нарастание анэлектротона мышечных клеток в калиевой среде и восстановление на его фоне потенциалов действия связано, главным образом, с поляризацией мембраны ионами K^+ , поскольку отсутствие наружных ионов Na^+ и Cl^- не препятствует возникновению этих потенциалов.

D. S. Vorontsov's Phenomenon on the Example of the Smooth Muscles

M. F. Shuba

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

Summary

In experiments on the muscle bands of the smooth stomach muscles of the frog the author investigated the effect of a varying outside concentration of K ions ($[K]_o$) on the origin and development of electrotonic potentials (EP) and action potentials.

The value of the EP evoked by a weak polarizing current depends linearly on $\lg [K]_o$ within wide limits.

With large $[K]_o$ and strong polarizing currents the anelectrotonus increases rapidly at first and then slowly, and its amplitude proves to be considerably greater than that of the catelectrotonus.

With slow anelectrotonus the resistance of the membrane of the muscle cells and the action potentials are restored. This phenomenon is similar to that of Vorontsov, which consists in the restoration of excitability and conductivity of the nerve by the anode in a potassium rich medium.

The slow increase in anelectrotonus of muscle cells in a potassium rich medium and the restoration on this background of the action potentials is chiefly due to polarization of the membrane by K^+ ions, since the absence of outer Na^+ and Cl^- ions does not hinder the emergence of these potentials.

Інститут

Малий ро
кишкового т
діяльності у
внутріклітин
джень внутрі
кишкового тр
свинки і крол
що забезпечу
мікроелектрод

Вивченню
печника за д
му відведенні
них не даєтьс
тин гладких м
вільних хвиль
ні одночасног
брінг і Куріям
ний або генер
повільних хви
частота виник
taenia coli, як
тота скорочен
ких кишок. О
частотою скор
ріяма не можн

Вивчення
зів шлунка і в
го містка, яка
сліджень [1, 2,
справжніх вел
застосування.

Ми постав
ність клітин г
електродної те
ціалів.

Досліди пров
ських свинок. Пре
тенціали при внут