

Т.В. Рибальченко М.Е. Дзержинський, С.М. Опанасенко, В.К. Рибальченко

Конденсаторна теорія збудження – провісниця мембранології (до 140-річчя Василя Юрійовича Чаговця)

Дія електрики (термін введений У. Гільбертом на початку 17 ст. [9] від древньогрецької назви бурштину – електрон) на живі організми відома з давніх часів. У 1791 р. побачила світ перша наукова книга про «живу електрику» Л. Гальвані «Трактат про сили електрики при м'язових рухах» [4, 9]. А. Вольта першим встановив, що подразнювальна дія при розрядці конденсатора тим слабша, чим менша ємність конденсатора. А чим менша ємність конденсатора, тим більший потенціал повинен мати його заряд, щоб подразнювати [2, 4]. У 1834 р. став відомим феномен Пельтьє, суть якого полягає в тому, що частина органа, через яку входить електричний струм, стає електропозитивною відносно тієї частини, через яку він виходить [3]. У 1848 р. Е. Дюбуа-Реймон, застосувавши вперше неполяризувальні електроди, встановив, що при пропусканні через нерв постійного електричного струму біля електродів змінюється потенціал: там, де струм входить у нерв, з'являється позитивний потенціал, а там, де він виходить, виникає негативний потенціал. Це явище автор назвав фізичним електротонем [3]. Він також показав, що струм тим сильніше подразнює нерв, чим швидше він зростає [2]. Ця його властивість дістала назву закону Дюбуа-Реймона. Пізніше Е. Пфлюгер уточнив, що в дії електричного струму на тканини потрібно розрізняти його силу та напрям не лише в момент замикання та розмикання, а й під час «спокійного» проходження струму

по тканині. Він же звернув увагу на полярну дію струму: подразнення і підвищена подразливість спостерігаються під катодом (місце виходу струму із тканини), а під анодом навпаки, подразливість знижується [2].

Про те, що живі тканини можуть не тільки проводити, а й самі виробляти електрику стало відомо з дослідів Нобілі у 1827 р. А ще через 10 років К. Маттеучі показав, що такий струм при відведенні його, наприклад, від печінки та шлунка, завжди слабшає при припиненні кровопостачання цих органів. Ці відкриття викликали великий інтерес учених. У цьому відношенні важливих успіхів досягли: І. Мюллер, Г. Гельмгольц, Е. Дюбуа-Реймон, Е. Пфлюгер, Ж. Пельтьє та інші дослідники того часу [1, 2, 4], праці яких заслуговують на окремий історико-науковий аналіз. Але лише В.Ю. Чаговцю в кінці позаминулого століття судилося позбавити таємничості біоелектричні явища, відкривши їх матеріальну основу та встановити, що електрорушійні сили у тканинах є наслідком фізико-хімічної дифузії іонів [11–13].

Довівши, що електричні явища у різних організмах можна пояснити з точки зору власної дифузійної теорії походження біоелектричних потенціалів [14, 15], В.Ю. Чаговець намагався застосувати свою теорію для пояснення механізмів виникнення і поширення нервового імпульсу [15]. У другому випуску своєї монографії [15, 30], яка має назву «Електрофізіологія нервного процесу»

© Т.В. Рибальченко М.Е. Дзержинський, С.М. Опанасенко, В.К. Рибальченко

са», та у інших працях [16, 32] автор аналізує важливі фізіологічні процеси з точки зору іонної теорії електрогенезу. Він ставив перед собою мету «проследить, какаая аналогия и зависимость существует между законами, связующими между собой физические процессы, совершающиеся внутри живой ткани при прохождении через нее электрического тока, – с одной стороны, и явления физиологического возбуждения, – с другой».

Пізніше було встановлено, що для подразнення електричним струмом тканини важливим є не тільки різка зміна сили струму, а й час, протягом якого струм проходить по живій тканині. Чим коротший час, тим більша сила струму потрібна для подразнення. А при надзвичайно коротких інтервалах дії струму будь-яка його сила не викликає подразнення. Усі ці закономірності стосуються як постійного струму, так і розряду конденсатора. Проте усі вони були емпіричними, природа ж їх лишалася нез'ясованою аж до перших праць В.Ю. Чаговця, у яких він пов'язав електрофізіологію з фізичною хімією [11–15].

Вихідною концепцією В.Ю. Чаговця стали відомі у фізичній хімії механізми проходження електричного струму через вологі провідники: рух катіонів до катода й аніонів до анода та їх концентрування на відповідних полюсах [13, 14, 26]. На цій підставі вчений вважав, що такі процеси обов'язково повинні бути пов'язані з фізіологічним збудженням. Таке концентрування іонів на відповідних полюсах викликає виникнення поляризаційних струмів, що мають зворотний напрямок порівняно з тими струмами, які проходять через провідник. Ці поляризаційні явища, за В.Ю. Чаговцем, і пояснюють різні фізіологічні феномени, які відбуваються в тканинах (що є різновидом вологого провідника) під впливом електричного струму – універсального подразнювача збудливих тканин [24, 26]. На відміну від своїх сучасників (Ж. Леб, В. Нернст, А. Гілл), які вважали головним подразнювальним фактором зміну концентрації іонів на границях фаз у тканинах, В.Ю.

Чаговець визнавав подразнювальну дію за електричними зарядами, які поляризують мембрани та втрачають вільне проходження за тими самими законами, як і заряди конденсатора.

В.Ю. Чаговець наголошував, що, на відміну від гомогенних вологих провідників, у яких іони вільно рухаються вздовж шляху від одного електрода до іншого, у живих тканинах такому рухові «заважають» напівпроникні мембрани. Тому на мембранах іони накопичуються, тобто поляризують їх. Цей процес, за його переконаннями, мав основне значення для подразнення живої тканини, тобто для виникнення збудження [17, 33]. У тезах доповіді на II Всесоюзному з'їзді фізіологів [17] він писав: «электрический ток действует возбуждающим образом на живую ткань благодаря конденсаторному отложению ионов на полупроницаемых перепонках» (мембранах) всередині живої тканини.

І дійсно, накопичення на плазматичній і внутріклітинних мембранах іонів, що призводить до внутрішньої поляризації біологічних структур, мають багато спільного з явищами, які відбуваються при зарядці конденсаторів [17, 20, 23]. Ці процеси можна виразити формулою:

$V = E(1 - e^{-t/CR})$, де V – потенціал конденсатора, або електрорушійна сила (е.р.с.) тканини, E – е.р.с. батареї, з якою з'єднані обкладки конденсатора, або повна е.р.с. поляризувального струму (у випадку тканин – подразнювального струму), t – час від початку зарядки конденсатора, або від початку поляризації тканини, C – ємність конденсатора, або поляризаційна ємність тканини, R – опір електричного ланцюга, e – основа натурального логарифма. Виходячи з такого порівняння і аналізу формули, В.Ю. Чаговець вважав, що явище внутрішньої поляризації має основне значення для процесів подразнення тканини, тобто для виникнення збудження [17, 23].

Як автор конденсаторної теорії збудження В.Ю. Чаговець вважав, що значення V виражає величину поляризації і є силою

збудження (при замиканні струму), а значення E є напругою подразнювального струму. На думку автора, подразнювальна дія електричного струму залежить від накопичення на мембрані позитивних іонів H^+ , тобто тих іонів, яким він надавав вирішального значення у виникненні біоелектричних потенціалів [14, 24, 27, 29]. При замиканні струму катіони рухаються до катода, а при розмиканні – до анода під впливом поляризаційного струму. Таким перерозподілом іонів і зумовлена фізико-хімічна природа явища, узагальнена полярним законом Пфлюгера [21]. Згідно з цим законом, збудження виникає на катоді при замиканні постійного струму, а при розмиканні – на аноді.

Завдяки В.Ю. Чаговцю стало можливим пояснити поляризаційними процесами і закон Дюбуа-Реймона, за яким при постійній силі струму подразнювальна його дія виникає лише в момент замикання чи розмикання струму [22]. За В.Ю. Чаговцем, при замиканні постійного струму відбувається швидко накопичення на полюсах протилежно заряджених іонів і виникає струм поляризації. Тому сила подразнювального струму знижується. При подразненні постійним струмом великої сили рухового нерва скорочення м'яза, який ним іннервується, є постійним тому, що е.р.с. подразнювального струму перевищує максимально можливу силу поляризаційного струму [16]. Таким чином, В.Ю. Чаговець виходив з того, що головною дією електричного струму на живу тканину є її поляризація і зарядка тканинних (мембранних) «конденсаторів». Тому свою теорію подразнення автор правильно називав конденсаторною.

За конденсаторною теорією, відновлення вихідного стану живої тканини після її подразнення потребує деякого часу, достатнього для розрядки тканинного конденсатора, тобто для деполяризації тканини. З приводу цього принципового постулату своєї теорії В.Ю. Чаговець писав: «Если через данную ткань был пропущен электрический ток, вызвавший эффект возбуждения, т.е. сопровождавшийся

конденсаторным отложением некоторого количества ионов у электродов, то тем самым внутри ткани созданы условия, ослабляющие или совсем прекращающие сам ток. Поэтому понятно, что если мы вторично желаем получить от замыкания этого тока прежний эффект, то должны выждать некоторое время, необходимое для того, чтобы внутри ткани произошла деполяризация, то есть разряжение тех конденсаторно заряженных ионами образований ..., зарядение которых ионами вызвало эффект возбуждения. Время, необходимое для разряжения ..., так же как и время для зарядения, могло бы быть вычислено по формуле разряжения конденсаторов, если известна поляризационная емкость ее и сопротивление для возникающего при разряжении поляризационного тока». Ця цитата є свідченням суті конденсаторної теорії про механізми подразнення і роль фактора часу між окремими стимулами, яка проводиться В.Ю. Чаговцем в різний час і у різних працях [10, 18, 19, 21–23]. Тобто, він першим розвинув обґрунтовану законами фізичної хімії теорію, в якій час має конкретне значення: це час, який необхідний для зарядження мембранного конденсатора до певного потенціалу. Аналогічним чином В.Ю. Чаговець пояснив і період неподразнювальності нерва, який триває після першого подразнення – рефрактерний період. Він розглядав його як час, протягом якого поляризаційна ємність нерва знижується, і він деполяризується. Тобто, друге подразнення може збуджувати нерв лише в тому разі, коли зникне його поляризація, викликана першим подразненням.

Зі своєї «конденсаторної» точки зору В.Ю. Чаговець першим пояснив і незбудливість живих тканин до змінних струмів високої частоти (д'Арсонваля, Тесла) і явища песимуму подразнення, відкритого Введенським [22]. Він однозначно довів, що сильні та часті подразнення тому малоефективні, що за короткий час між окремими стимулами не встигають розрядитися поляризаційні напруги, тобто нерв не встигає деполяризуватися. З

урахуванням сучасних уявлень, що песимум створюється не у нерві, а у нервовому закінченні (як окремій структурі нерва), і що поляризація останнього відіграє важливу роль у збудженні нерва [1, 2], то і цю думку В.Ю. Чаговця теж слід вважати пріоритетною.

Розглядаючи подразнення як зарядку конденсатора, В.Ю. Чаговець прискіпливо аналізує експерименти і теорії його сучасників – Цибульського, Заньетовського, Германа, Гоорвега, Вейсса [1, 15, 17, 22] і робить висновок, що усі ці дані узгоджуються з його конденсаторною теорією. У подальших розробках цього питання через багато років у тезах доповіді на VI Всесоюзному з'їзді фізіологів він писав «Формула раздражения Нернста и другие формулы раздражения (Вейсса, Гоорвега и др.) являются лишь частным случаем конденсаторной формулы раздражения» [19]. Прикладом цього є порівняння подразнювальної дії розряду конденсатора за формулами Чаговця і Гоорвега. Коли нерв подразнюють зарядом конденсатора, то, на думку В.Ю. Чаговця, заряджається поверхня нервового волокна (плазматична мембрана) і можна записати: $PC = XC + XU$, де P – потенціал, C – ємність конденсатора, X – напруга (е.р.с), U – поляризаційна ємність нервового волокна. За формулою Гоорвега аналогічний процес описується як: $P = aR + v/C$, де R – опір загального ланцюга розряду конденсатора, а i в - константи, що характеризують подразнювальний об'єкт, а P і C – те саме, і у формулі В.Ю. Чаговця. Поділивши обидві половини формули Чаговця на C ($P = X + XU/C$) і прийнявши, що $X = aR$, а $XU = v$, отримаємо формулу Гоорвега [21, 23]. Тобто, використовуючи точку зору В.Ю. Чаговця, можна зрозуміти емпіричні константи формули Гоорвега: $a = X/R$ – е.р.с. поляризації нерва, яка створюється розрядом конденсатора, а $v = XU$ – добуток потенціалу поляризації на її ємність є кількістю електрики.

Ще у 1906 р. у своїй монографії В.Ю. Чаговець [15] глибоко проаналізував явище фізичного електротону, відкритого Е.

Дюбуа-Реймоном [1–3], механізми якого на той час були невідомими. Відомостей про біохімію м'язів і нервів було мало, а знання про зв'язок хімічних перетворень у тканині з явищами збудження були відсутні. Існували лише припущення про участь фосфорної кислоти в хімічних перетвореннях у клітинах і що вугільна кислота є кінцевим продуктом окиснювальних процесів. Тому В.Ю. Чаговець і висловив припущення, що іони H^+ , які утворюються при дисоціації цих двох кислот, і зумовлюють явище електротону [22, 23]. Електрогенна дія іонів H^+ у подразненій ділянці тканини в ділянці катода сумується з ефектом поляризації, що залежить від переміщення іонів під впливом поляризувального струму. Це і призводить до уявного зменшення поляризаційної ємності (мембран) – до виникнення електротону. Важливо, що В.Ю. Чаговець уперше припустив участь процесів обміну речовин у явищах електротону. Хоч цей висновок він висловив 100 років тому, і уже в першій половині минулого століття знання про електротон значно розширилися [1–3], принципова основа його поглядів на природу фізичного електротону залишається пріоритетною.

Основні ідеї монографій В.Ю. Чаговця 1903 і 1906 рр. стосуються не тільки електрогенезу та конденсаторної теорії збудження, а й геніальних припущень про проведення збудження [14, 15]. Його передачу від однієї ділянки до іншої він уявляв як результат явищ біофізичного та біохімічного характеру. За В.Ю. Чаговцем проведення збудження є поширенням поляризаційного заряду вздовж тканини – біофізичний процес. Що ж до біохімічних процесів, то вони впливають на фізичні властивості нерва (мембрани), викликаючи такі молекулярні зміни (у т.ч. і процеси розпаду з утворенням кислот), які необхідні для виникнення струмів дії [11–13, 24]. Конденсаторній теорії В.Ю. Чаговця притаманна універсальність щодо різних фізіологічних явищ. Прикладом цього є пояснення основного психофізичного закону

Вебера–Фехнера (співвідношення між силою подразнення органів чуття і викликаними відчуттями: відчуття пропорційне логарифму подразнення). Уже в перших своїх працях [12, 13, 25] В.Ю. Чаговець писав [31], що у збудженій тканині утворюються сполуки, які легко дисоціюють (вуглецева кислота), що призводить до виникнення концентраційного струму, е.р.с. якого пропорційна концентрації іонів. Тому і фізіологічний ефект збудження, і відчуття повинні зростати пропорційно логарифму подразнення [25], як цього і вимагає закон Вебера–Фехнера.

Основи теорії подразнення Чаговця були надруковані у 1896–1898 рр. [11–13], але північне положення в науці зайняла іонна теорія Нернста, опублікована пізніше без посилань на праці В.Ю. Чаговця [36, 37]. За останньою (без будь-яких дискусій з В.Ю. Чаговцем), головним подразнювальним фактором електричного струму є зміна концентрації іонів, яка викликається струмом, на межі поділу фаз у тканині. Тобто, головним є концентрація іонів, які могли частково дифундувати за концентраційним градієнтом, незважаючи на наявність електричного поля. В.Ю. Чаговець у процесах подразнення головного значення надавав поляризаційному потенціалу [20, 23]. Ця точка зору в кінці 20-х років минулого століття починає набувати універсального значення: подразнення нерва електричним струмом відбувається в результаті поляризації протоплазматичної мембрани подразнювальним струмом. Подальшому розвитку вчення про механізми подразнення наука завдячує цілій плеяді зарубіжних і вітчизняних дослідників 20–30-х років минулого століття, хоч ніхто із них належним чином не оцінив і не посилався на роботи В.Ю. Чаговця.

Показовим негативним прикладом цього є, наприклад, роботи У. Еббеке [34], який розробив конденсаторну теорію збудження майже через десятиріччя після виходу перших праць В.Ю. Чаговця [12, 13, 31], не зіславшись на жодну з них. Аналогічним прикладом є і двотомник з фізіології нервів

Р. Лоренте де Но [35], в якому без посилань на праці В.Ю. Чаговця аналізуються проблеми електротону, поляризації нерва, роль вугільної кислоти тощо. Навіть П.П. Лазарев у своїй монографії [5, 6] писав: «Современная теория растворов (це теорія Арреніуса, яку першим щодо електричних явищ тканин застосував В.Ю. Чаговець) открыла новую эру в области учения о возбуждении. Пионерами в этом деле явились Нернст и Леб». Висловлюючи свою думку про застосування іонної теорії щодо трактовки закону Вебера–Фехнера, П.П. Лазарев не згадує жодної роботи В.Ю. Чаговця, хоч перша з них опублікована ще у 1896 р. [12]. І лише значно пізніше у книзі про історію біофізики в Росії і СРСР [6, 7] П.П. Лазарев згадує про іонну теорію біоелектрогенезу Чаговця, замовчуючи при цьому конденсаторну теорію збудження. На противагу такому замовчуванню досягнень В.Ю. Чаговця слід відмітити і думку І.П. Павлова, висловлену ним у відгуку (на жаль, вчасно не опубліковану [8]) на працю «Очерк электрических явлений на живых тканях ...». У цьому відгуку він, зокрема, писав, що В.Ю. Чаговець «является одним из первых, выступивших на путь обсуждения и обследования электрофизиологических явлений с точки зрения современной физической химии», про його «огромный труд, охвативший ... электрофизиологию», що його дослідження «внушительно и убедительно склоняют читателя в сторону его теории исследуемых явлений».

Таким чином, В.Ю. Чаговцю належить пріоритет у розробці іонної теорії біоелектрогенезу та конденсаторної теорії збудження. Своєрідний і самостійний, принципово новий напрям у фізіології – застосування фізико-хімічних теорій, законів і методів для вирішення електрофізіологічних проблем. Ідеї, висловлені студентом-медиком В.Ю. Чаговцем ще у 1896 р. і які він розвивав усе своє життя, незважаючи на їх невинуваті замовчування (чи ігнорування) окремими зарубіжними дослідниками та співвітчизни-

ками, отримали у наш час достойне визнання. Півстолітні дослідження В.Ю. Чаговця і результати його наукових праць свідчать, що він є одним із основоположників фізико-хімічної біології і одного з основних її розділів – мембранології.

Василь Юрійович Чаговець народився 18 квітня 1873 р. на хуторі Патичиха (біля с. Заруддя), Роменського повіту, Полтавської губернії у сім'ї землеміра та вчительки жіночої гімназії. Середню освіту здобув у Другій Київській гімназії, після закінчення якої з золотою медаллю вступив до Петербурзької Військово-медичної Академії (1892–1897 рр.). У 1896 р. студент-медик В.Ю. Чаговець робить першу свою доповідь «О применении теории Аррениуса к электромоторным явлениям на живых тканях» спочатку на засіданні хімічного товариства при Петербурзькому університеті, а потім і на наукових зборах клініки душевних і нервових хвороб академії. У 1896–1898 рр. опублікував тези і три перші статті за результатами своїх досліджень у часописах: «Ж. Русск. физико-химического общества», «Zitschr. fur physikalische Chemie» і «Неврологический вестник». З листопада 1887 по 1900 рр. В.Ю. Чаговець – молодший лікар резервного піхотного Лукського полку (біля Варшави). Після служби в армії він продовжує працювати за сумісництвом (через відсутність вакансії) в лабораторії кафедри фізіології Академії, якою керував уже І.П. Павлов, і одночасно працює у лабораторії І.П. Павлова, досліджуючи функцію органів травлення. Офіційна його робота в цей період – міністерство фінансів. Після захисту докторської дисертації (1903) В.Ю. Чаговець призначається прозектором Петербурзького жіночого медичного інституту і приват-доцентом Військово-медичної академії. В цей час він проводить інтенсивну не тільки наукову, а й педагогічну діяльність. У 1906 р. друкується друга частина його монографії, присвячена електричним явищам нервів,

м'язів, залоз, органів риб і рослин. У цій монографії він вперше виступив зі своєю конденсаторною теорією подразнення електричним струмом. У 1909 р. В.Ю. Чаговець обраний професором кафедри фармакології Томського університету й аналогічної кафедри Харківського університету. Віддаючи переваги батьківщині, він переїжджає до Харкова, у 1910 р. – до Києва, працює на посаді екстраординарного професора, а з 1913 р. ординарного професора і завідувача кафедри фізіології Київського університету. У зв'язку з реорганізацією університету він переходить до Київського медичного інституту, де керує кафедрою фізіології з 1921 р. по 1935 р. З 1936 р. В.Ю. Чаговець завідує кафедрою фізіології Другого Київського медичного інституту. В київський період своєї діяльності В.Ю. Чаговець проводив велику лекційну діяльність не тільки за місцем основної роботи, а й на Вищих жіночих курсах і агрономічному відділенні Київського політехнічного інституту, у ветеринарному, зоотехнічному і стоматологічному інститутах. У Київському інституті гігієни праці і профзахворювань організував фізіологічну лабораторію. У 1939 р. В.Ю. Чаговець був обраний дійсним членом Академії УРСР. Помер В.Ю. Чаговець 19 травня 1941 р.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Бабский Е.Б. Василий Юрьевич Чаговец // Изб. тр. в одном томе. – К.: Изд-во АН Украины. – 1957. – Вып. 1. – С. 5–42.
2. Воронцов Д.С. В.Ю. Чаговец – основоположник сучасної електрофізіології. – К., Вид-во Київ. ун-ту ім. Т.Г. Шевченка, 1957. – 52 с.
3. Воронцов Д.С., Шуба М.Ф. Физический электротон нервов и мышц. – К.: Наук. думка, 1966. – 214 с.
4. Гальвани и Вольта / Избр. работы о животном электричестве. – М.: Биомедгиз, 1937. – 430 с.
5. Лазарев П.П. Ионная теория возбуждения. - М. - Петроград: Гос. изд-во, 1923. – 173 с.
6. Лазарев П.П. Сочинения. В 3х т. Изд-во АН СССР, 1950. – Т.1-3. – 1808 с.
7. Лазарев П. П., Павлов П. П. «Биофизика: Сб. статей по истории биофизики в СССР». Моск. об-во испытателей природы. К 135-летнему юбилею (1805—1940), юбилейное издание. – М.: Типография Известий, 1940. – 76 с.

8. Лебединский А.Н., Мозжухин А.С. И.П. Павлов о работах В.Ю. Чаговеца [по вопросам электрофизиологии] // Физиол. журн. СССР. – 1953. – **39**, №2. – С.250–256.
9. Рибальченко В.К., Конотопець Н.І. Жива електрика. - К.: Рад. школа, 1990. – 174 с.
10. Сеченов И.И. О поглощении углекислоты солевыми растворами и кровью. – СПб.: Изд-во Л.Ф. Пантелеева, 1879. – 162 с
11. Чаговец В.Ю. О применении теории диссоциации Аррениуса к электрическим явлениям на живых тканях. Докл. в заседании хим.отд. Русского физ.-хим. об-ва / В.Ю. Чаговец // Журн. русск. физико-хим. об-ва. – 1896. – **28**, Вып. 5 – С. 431–432.
12. Чаговец В.Ю. О применении теории диссоциации Аррениуса к электрическим явлениям на живых тканях // Там же. – Вып. 7 – С. 657–663.
13. Чаговец В.Ю. О применении теории диссоциации растворов электролитов Аррениуса к электрофизиологии // Неврол. вестн., 1898. – **6**, Вып. 1. – С. 173–183.
14. Чаговец В.Ю. Очерк электрических явлений на живых тканях с точки зрения новейших физико-химических теорий. Дис. д-ра медицины / СПб.: Тип. Гл. упр. Уделова, 1903. – 315 с.
15. Чаговец В.Ю. Очерк электрических явлений на живых тканях с точки зрения новейших физико-химических теорий. Электрофизиология нервного процесса. – СПб. - 1906. – Вып. 2. – 168 с.
16. Чаговец В.Ю. О тормозящем действии прерывистого гальванического тока на центральную нервную систему // Обзор. психиатрии, неврологии и эксперим. психологии. – 1906. – №1. – С.18–34.
17. Чаговец В.Ю. О теориях возбуждения живых тканей электрическим током. – В кн.: Тр. I Всесоюз. съезда физиологов. – Л., 1926. – С. 39.
18. Чаговец В.Ю. Конденсаторная теория возбуждения и внутренняя поляризация тканей. – В кн.: Докл. VI Всесоюз. съезда физиологов. – Л., 1937. – С. 806–807.
19. Чаговец В.Ю., Нови В.А. Видозміни прихованого періоду м'язів і швидкості проведення збудження по нерву у жаби при змінах температури і стомленні. – У кн.: III Укр. з'їзд фізіологів, біохіміків і фармакологів. – К., 1939. - С. 108.
20. Чаговец В.Ю. Аналогия между заряджением конденсаторов и поляризацией. – В кн.: Избр. тр. в одном томе. – К.: Изд-во АН Украины. - 1957. – Вып.2. – С.318–319.
21. Чаговец В.Ю. Главнейшие явления, наблюдаемые при раздражении электрическим током живых тканей с точки зрения теории свободных ионов. – Там же. – С.319–339.
22. Чаговец В.Ю. Количественные отношения между различными факторами при раздражении живых тканей электрическим током. – Там же. – С. 339–367.
23. Чаговец В.Ю. Конденсаторная теория возбуждения и внутренняя поляризация живых тканей. – Там же. – С.504–505.
24. Чаговец В.Ю. О химическом источнике электрических токов в живых тканях. – Там же. – Вып. 1. – С. 130–151.
25. Чаговец В.Ю. Общий обзор сущности нервного возбуждения и проведения. Психофизический закон Вебера–Фехнера. – Там же. – Вып.2. – С.413–429.
26. Чаговец В.Ю. Прохождение электрического тока через влажные проводники и явления поляризации, происходящие при этом. – Там же. – С. 307–319.
27. Чаговец В.Ю. Электрические органы рыб. – Там же. – Вып. 1. – С. 273–293.
28. Чаговец В.Ю. Электрические явления в растениях. – Там же. – С. 294–304.
29. Чаговец В.Ю. Электромоторная деятельность желез. – Там же. – С. 254–273.
30. Чаговец В.Ю. Электрофизиология нервного процесса. – Там же. – Вып. 2. – С. 305–515.
31. Chagovets V. Yu. Anwendung elektrolytischen Dissociationstheorie von Arrhenius auf die elektrische Erscheinungen in lebenden Gewebe // Zeitschr. f. phys. Chemic. – 1897. – **23**, №1. – S. 558–559.
32. Chagovets V.Yu. Uber die erregende Wirkung des elektrischen Stromes auf das lebende Gewebe vom physikochemischen Standpunkt aus betrachtet // Pflüg. Arch. f.d. ges. Physiol. – 1908. – **125**. - S. 401–466.
33. Chagovets V.Yu. Uber die Rolle der semipermeablen Membranen bei Entstehung elektrischen Strome im lebenden Gewebe. Zeitschr. F. Biol. – 1908. – **90**. – S. 247–280.
34. Ebbecke U. Uber das Gesetz der elektrischen Reizung, etc // Pflug. Arch.f.d.ges. Physiol. – 1927. - **216**. - S. 448–452.
35. Lorente de Nó, R. A study of nerve physiology. Studies from the Rockefeller Institute for Medical Research. - 1947. - Part I. 131. – S. 1-496, Part II. 132 – S. 1–548.
36. Nernst W. Zur Theorie des elektrischen Reizes // Pflüg. Arch f.d. ges. Physiol. – 1908. – **122**. –S. 275–304.
37. Nernst W. Zur Theorie der elektrischen Reizung // Nachr. Kgl. Ges. Wiss. Gött., Mathematisch-physikalische Klasse. – 1899. - № 1. - P. 104–108.

ННЦ «Ін-т біології» Київ. нац. ун-ту ім. Тараса Шевченка
E-mail: taras_rybal@ukr.net

Матеріал надійшов
до редакції 18.03.2013