

равле. Это интересно, так как расстояние (1500 км по прямой линии) между местами находки в Армении и Западной Турции больше расстояния от мест находки в Израиле, которые находятся приблизительно в 1200 км от мест в Армении.

Из брачных криков, исследованных до сих пор восточных форм озерных лягушек для криков озерных лягушек в Армении лишь число групп импульсов на крик больше отклоняется. Оно не коррелирует с температурой воды и для 5,86 групп в среднем является меньшим, чем у других восточных озерных лягушек.

Основываясь на результатах исследования новых мест находки восточной формы лягушки в Армении, можно предположить, что эти лягушки обитают во всей Малой Азии и, кроме того, на других территориях Азии.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Akof M., S. A., Schneider H. Zool. Anz., 1989, in press.
2. Joermann G., Baran I., Schneider H. Zool. Anz., 220, 5/6, 225—232, 1988.
3. Kunn B., Schneider H. Zool. Anz., 212, 5/6, 273—305, 1984.
4. Mertens R., Wermuth H., Verlag W. Kramer, Frankfurt/Main, 1960.
5. Nevo E., Schneider H. Israel J. Zool., 32, 1, 45—60, 1983.
6. Nevo E., Filippucci M. G. Zool. Anz., 221, 5/6, 118—124, 1989.
7. Schneider H. Bonn.Zool. Beitr., 24, 1/2, 51—61, 1973.
8. Schneider H., Sofianidou T. S. Zool. Anz., 214, 5/6, 309—319, 1985.
9. Schneider H., Sofianidou T. S. In: Rocek Z. (ed.): Studies in Herpetology—Proc. 3rd Meet. Soc. Europ. Herpet., Prague, 561—564, 1986.
10. Schneider H., Sofianidou T. S. and Kyriakopoulou—Sklavounou P. Z. Zool. Syst. Evolut.—forsch., 22, 4, 349—366, 1984.
11. Sofianidou T. S., Schneider H., Astmakopoulos B. Proc. 4th Meet. Soc. Europ. Herpet., Nijmegen, 365—367, 1987.
12. Sofianidou T. S., Schneider H. Zool. Anz., 223, 1/2, 13—25, 1989.

Поступило 8 IX 1989 г.

Биолог. ж. Армении, № 9—10.(42).1989

УДК 577.352.5:577.354

### КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ОПИСАНИЕ КАЛИЕВОЙ ПРОВОДИМОСТИ НЕЙРОНАЛЬНОЙ МЕМБРАНЫ *HELIX* ПРИ ТРАНСМЕМБРАННОМ ПОТОКЕ ВОДЫ

А. С. СТЕПАНЯН, А. Г. МАРКАРЯН, М. А. СУЛЕЯМЯНИ,  
В. Б. АРАКЕЛЯН, Г. Е. РЫЧКОВ, С. Н. АЙРАПЕТАН

Институт экспериментальной биологии АН АрмССР,  
отдел биофизики, Ереван

Показано, что модель Ходжкина-Хаксли одинаково хорошо описывает процесс изменения калиевой проводимости мембраны *Helix pomatia* как в норме, так и при наличии трансмембранного потока воды. Экспериментальные кривые изменения калиевой проводимости описываются лучше при введении в модель Ходжкина-Хаксли начальной временной задержки, которая уменьшается при наличии трансмембранного потока воды как выходящего, так и входящего направлений.

Յույց է տրվել, որ Հոջկին-Հաքսլիի մոդելը նույն չափանիշամբ բնութագրում է կալիումական չափորդականության փոփոխությունը *Helix pomatia*-ի ներքինի թաղանթում՝ ինչպես նորմալում, այնպես էլ թաղանթի միջով անցնող ջրի սրահամեմբանային հոսքի առկայության դեպքում: Բացահայտվել է, որ կալիումական չափորդականության փոփոխության փորձնական կորերը ավելի լավ են նկարագրվում, երբ սկզբնական ժամանակաչիքն ուշացումը մտցվում է Հոջկին-Հաքսլիի մոդելի մեջ, որը փորքանում է թաղանթի միջով ջրի հոսքի առկայությամբ՝ ինչպես մուտքային, այնպես էլ ելքային ուղղության դեպքում:

It has been shown that Hodgkin-Huxley model is well describing the process of change of potassium permeability in a membrane of *Helix pomatia* both under normal conditions and in the presence of transmembrane water flux. It has been established that experimental curves of potassium permeability change are described better, when the initial delay is involved in the Hodgkin-Huxley model, which decreases in the presence of transmembrane water flux both in outside and inside directions.

Калиевая проводимость — трансмембранный поток воды — модель Ходжкина-Хаксли.

Обычно для описания трансмембранных ионных токов и проводимости мембраны используются уравнения Ходжкина-Хаксли, разработанные для мембраны гигантского аксона кальмара [7], а затем модифицированные для нейронов *Aplysia* [6]. Однако в этих уравнениях не учитывается вклад трансмембранного потока воды в процесс возбудимости. Между тем в последнее время исследователями было обнаружено, что при нормальной жизнедеятельности клетки изменение активности Na-K насоса сопровождается изменением объема клетки и потоком воды через мембрану [1, 5].

Тасакки [10] было установлено, что объем гигантского аксона кальмара изменяется во время генерации одиночных потенциалов действия: на восходящей стадии потенциала действия аксон набухает, а на нисходящей стадии — сжимается. Подобная вариация клеточного объема неизбежно сопровождается трансмембранным потоком воды. Механизм действия последнего на трансмембранные ионные токи, потенциал-зависимые каналы, проводимость и на другие свойства мембраны еще до конца не выяснены.

Цель настоящей работы — оценить применимость модели Ходжкина-Хаксли для описания калиевого трансмембранного ионного тока и изменения калиевой проводимости на анализированных нейронах виноградной улитки *Helix pomatia* при наличии трансмембранного потока воды.

**Материал и методика.** Опыты проводили на нейронах охоложденного ганглия виноградной улитки *Helix pomatia*. Одиночные нейроны (70—100 мкм в диаметре) выделяли после 1-часовой обработки ганглия в 0,1%-ном растворе троназы. Внутриклеточный диаллиз в режиме фиксации потенциала на мембране проводили по описанной методике [2, 9].

Использовали растворы следующего состава. Внутренний (в мМ): KF—110, Трис-НСI (рН—7,4)—20. Наружный (в мМ): CaCl<sub>2</sub>—7, MgCl<sub>2</sub>—13, KCl—4, Трис-НСI (рН—7,4)—106. Выходящий поток воды создавали добавлением в наружный раствор 70 мМ сахарозы, входящий поток — уменьшением концентрации Трис-НСI в наружном растворе на 65 мМ.

Симметричный емкостный ток и лавинные токи утечки вычитали из регистрируемого тока путем сложения ответов на деполаризующие и гиперполаризующие смещения потенциала одинаковой амплитуды и длительности на анализаторе ф-37. Кривые изменения калиевого тока выводили на графопостроитель анализатора.

Для количественного анализа опытных данных была использована программа на алгоритмическом языке Фортран-4. Расчеты производили на ЭВМ ЕС 1045.

**Результаты и обсуждение.** Сложность изучения исходящей фазы выходящего калиевого тока вынудила нас ограничиться лишь изучением процесса активации калиевого тока, для описания которого справедлива модель Ходжкина-Хаксли.

$$I_k = g_k n^4 (E_m - E_k), \quad (1)$$

где  $I_k$  — значение выходящего калиевого тока;  $\bar{g}_k$  — максимальное значение калиевой проводимости;  $n$  — переменная активации калиевого тока;  $E_m$  — мембранный потенциал;  $E_k$  — потенциал реверсии калиевого тока.

Ходжкин и Хаксли [7] предложили изучать кинетику калиевого тока через изменение калиевой проводимости в условиях фиксации мембранного потенциала на мембране гигантского аксона:

$$g_k(t) = \left\{ (g_{k0}^4 - g_{k\infty}^4) e^{-\frac{t}{\tau}} + g_{k\infty}^4 \right\}^{\frac{1}{4}}, \quad (2)$$

где  $g_k(t)$  — значение калиевой проводимости в момент  $t$  после подачи тестирующего мембранного потенциала;  $g_{k0}$  — первоначальное значение калиевой проводимости при  $t=0$ , характеризуемое мембранным потенциалом фиксации;  $g_{k\infty}$  — стационарное значение калиевой проводимости при  $t \rightarrow \infty$ , характеризуемое тестирующим мембранным потенциалом;  $t$  — время;  $\tau$  — постоянная активации.

Для этого они от значений тока, получаемого в эксперименте, переходили к значениям калиевой проводимости согласно закону Ома:

$$g_k(t) = \frac{I_k(t)}{E_m - E_k}, \quad (3)$$

где  $I_k(t)$  — значение калиевого тока в момент  $t$ . При этом предполагается, что  $E_k$  не изменяется с течением времени в период активации калиевого тока и равен Нернстовскому потенциалу для данного распределения внутри- и внеклеточных концентраций.

На рис. 1 показаны экспериментальные и теоретические кривые калиевой проводимости при наличии выходящего (Б) и входящего (Г) потоков воды через мембрану соответственно. На рис. 1А и В показаны соответствующие изменения калиевой проводимости и нормы. Теоретические кривые строили с помощью ЭВМ таким образом, чтобы среднеквадратическое отклонение (SD) экспериментальных значений от теоретических было минимальным. Влияние потока воды на абсолютные отклонения между теоретическими и экспериментальными кривыми оказалось незначительным, однако начальный период активационной компоненты калиевого тока плохо описывается моделью Ходжкина-Хаксли как в нормальных условиях (рис. 1А и В), так и при наличии выходящего (рис. 1Б) и входящего (рис. 1Г) потоков воды.

Несоответствие начального участка экспериментальных и теоретических кривых изменения калиевой проводимости не помешало Ходжкину и Хаксли удовлетворительно описать потенциал действия на ги-

гантском аксоне кальмара [7]. Поэтому они ограничились лишь предположением о том, что начальный период активационной компоненты описывается экспонентой более высокого порядка и порекомендовали обращать особое внимание на это обстоятельство. Позднее Кейнесом и Роджесом [8] была сделана попытка оценить кинетику начального периода нарастания активационной компоненты натриевого тока. Они отказались от использования экспонент с более высоким порядком, так как при использовании кинетики  $pt^2h$  вместо  $pt^3h$  была хорошо описана стадия начальной временной задержки, однако дальнейшее нараста-

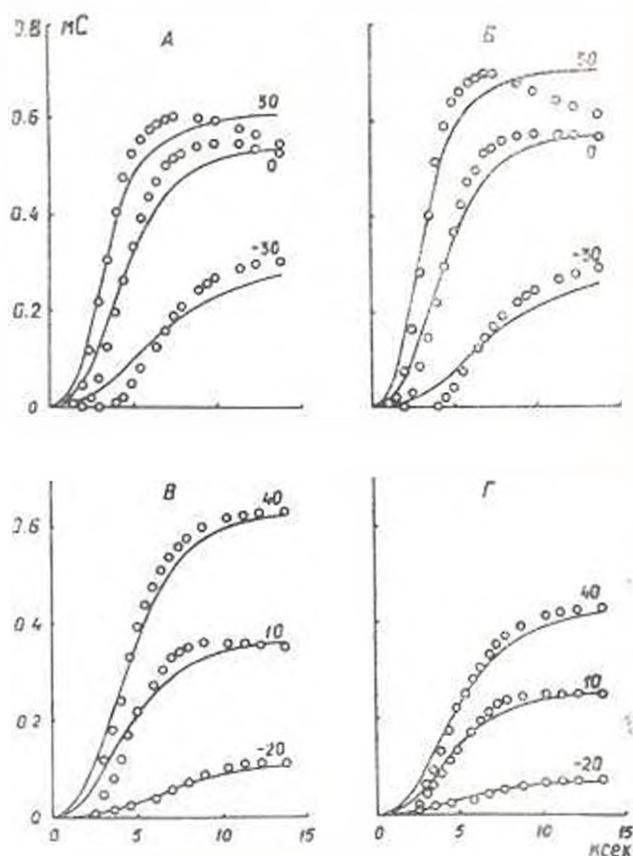


Рис. 1. Семейство кривых изменения каллевой проводимости в норме (А, В) и при наличии трансмембранного выходящего (Б) и входящего (Г) потока воды. Полными кружками показаны экспериментальные значения каллевой проводимости, а непрерывными линиями—теоретические кривые. Потенциал фиксации для А и Б поддерживался на уровне 90 мВ, а для В и Г—на уровне 60 мВ. Значение тестирующих потенциалов указаны в правой части кривых. На верхней и нижней части рисунка приведены сведения для двух различных клеток.

ние натриевой проводимости удовлетворительно описать не удалось. Поэтому они в модель Ходжкина-Хаксли просто ввели начальную временную задержку  $\delta t$ .

На рис. 1 видно, что нарастание каллевой проводимости начинается через определенный период после подачи тестирующего мембранно-

го потенциала. Для описания калиевой проводимости с учетом  $\delta t$  мы использовали следующее выражение:

$$g_k(t) = \begin{cases} [(g_{k0} - g_{k\infty})e^{-\frac{t-\delta t}{\tau}} + g_{k\infty}]^2; & \text{если } t > \delta t \\ g_{k0}; & \text{если } t < \delta t. \end{cases} \quad (4)$$

На рис. 2 и 3 показаны экспериментальные кривые (того же эксперимента, что и на рис. 1, но при тестирующем потенциале +20 мВ) калиевой проводимости (А), абсолютные (Б) и относительные (В) откло-

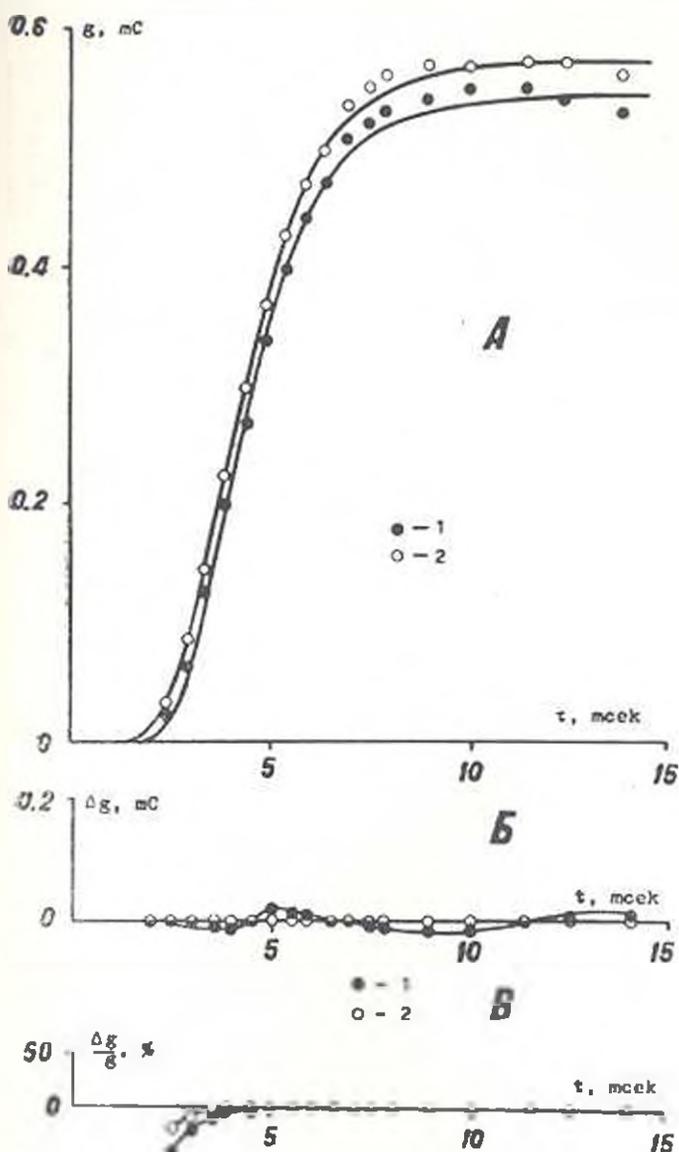


Рис. 2. Описание экспериментальных данных теоретическими кривыми с учетом начальной временной задержки (А), а также абсолютное (Б) и относительное (В) отклонения теоретических кривых от экспериментальных. Условные обозначения: 1, норма; 2, выходящий поток воды.

нения между экспериментальными и теоретическими кривыми в норме и при наличии выходящего и входящего потоков воды через мембрану соответственно. Теоретические кривые получены с помощью уравнения (4). Судя по абсолютным и относительным отклонениям теоретических

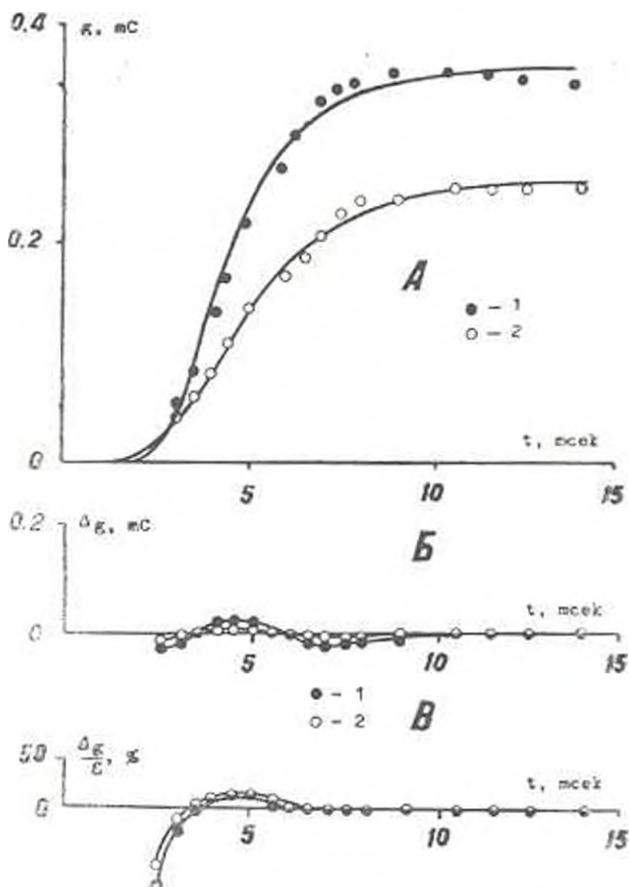


Рис. 3. Описание экспериментальных данных теоретическими кривыми с учетом начальной временной задержки (А), а также абсолютное (Б) и относительное (В) отклонения теоретических кривых от экспериментальных. Условные обозначения: 1. норма; 2. входящий поток воды.

кривых от экспериментальных, можно заключить, что при учете начальной временной задержки модель Ходжкина-Хаксли описывает процесс изменения калиевой проводимости (тока) как в норме, так и при трансмембранном потоке воды. Следует также отметить, что даже при введении  $\delta t$  начальный период активации калиевого тока описывается хуже, чем оставшийся участок кривой нарастания калиевой проводимости, хотя и это отклонение гораздо меньше такового без учета  $\delta t$ .

Если для подгонки теоретических кривых, согласно выражению (2), использовали один параметр  $\tau$ , то для соответствующей подгонки с помощью выражения (4) были привлечены два параметра —  $\tau'$  и  $\delta t$ . Параметры модели Ходжкина-Хаксли находили с помощью вычислительной машины таким образом, чтобы среднеквадратическое отклоне-

ние SD рассчитанной кривой от экспериментальной было минимальным. Соответствующие параметры модели Ходжкина-Хаксли сведены в табл. 1 и 2. В них показаны рассчитанные согласно выражениям (2)

Таблица 1. Изменение экспериментальных и расчетных характеристик мембраны, обусловленное выходящим потоком воды.

V	$\delta_{\text{вх}}$	(мс)	$\tau$	(мс)	$\tau'$	(мс)	$\delta_1$	(мс)
мВ	H	ВхПВ	H	ВхПВ	H	ВхПВ	H	ВхПВ
-30	0.295	0.286	3.54	3.78	1.95	2.29	3.05	2.78
-20	0.426	0.422	3.06	3.09	1.93	2.03	2.21	2.09
-10	0.511	0.52	2.67	2.63	1.67	1.69	1.83	1.72
0	0.546	0.574	2.35	2.28	1.48	1.48	1.66	1.54
10	0.594	0.637	2.13	1.97	1.39	1.26	1.4	1.38
20	0.599	0.675	1.93	1.81	1.27	1.17	1.25	1.22
30	0.609	0.703	1.77	1.66	1.21	1.1	1.09	1.09

Таблица 2. Изменение экспериментальных и расчетных характеристик мембраны, обусловленное входящим потоком воды.

V	$\delta_{\text{вх}}$	(мс)	$\tau$	(мс)	$\tau'$	(мс)	$\delta_1$	(мс)
мВ	H	ВхПВ	H	ВхПВ	H	ВхПВ	H	ВхПВ
-20	0.108	0.07	3.29	3.01	3.01	3.01	0.6	0.01
-10	0.192	0.139	2.9	2.87	2.3	2.59	1.23	0.58
0	0.277	0.202	2.63	2.72	1.78	2.08	1.67	1.27
10	0.362	0.253	2.37	2.51	1.53	1.81	1.75	1.44
20	0.442	0.311	2.29	2.57	1.53	1.97	1.5	1.13
30	0.537	0.37	2.31	2.67	1.75	2.22	1.15	0.88
40	0.631	0.428	2.34	2.72	1.8	2.16	1.08	1.04
50	0.693	0.487	2.34	2.68	1.83	2.11	1.02	1.09
60	0.735	0.499	2.28	2.58	1.69	1.97	1.16	1.16

Примечание. H—норма, ВхПВ—поток воды входящего направления, выхПВ—поток воды выходящего направления.

и (4) значения  $\tau$ ,  $\tau'$  и  $\delta_1$ . Введение начальной временной задержки в модель Ходжкина-Хаксли позволило улучшить описание экспериментальных данных как в норме, так и при трансмембранном потоке воды. Это обусловлено уменьшением SD в  $5,56 \pm 1,74$ ,  $5,35 \pm 2,04$ ,  $3,75 \pm 2,03$  и  $3,42 \pm 1,82$  раза для серий кривых, представленных на рис. 1, А, Б, В и Г соответственно.

Как при выходящем (табл. 1), так и при входящем (табл. 2) потоках воды начальная временная задержка  $\delta_1$  уменьшается. Изменение как  $\tau$ , так и  $\tau'$  при выходящем и входящем потоках воды носит неодинаковый характер: при выходящем потоке воды они уменьшаются, а при входящем—увеличиваются (по крайней мере при значениях тестирующего потенциала не менее  $-10$  мВ).

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Айрипетян С. И., Рычков Г. Е. ДАН СССР, 285, 6, 1464—1467, 1985.
2. Крыжаль О. А., Педопличко В. И. Нейрофизиология, 9, 644—646, 1977.

3. Чинмаков И. В., Сорокина Э. А. *Нейрофизиология*, 18, 518—525, 1986.
4. Adelman W. J., Patti Y. & Senft J. P. J. *Membrane Biol.*, 13, 387—420, 1973.
5. Асрапетян С. Н. & Субрямянян М. А. J. *Comp. Biochem. Physiol.*, 61A, 571—575, 1979.
6. Connor J. A., Stevens C. F. J. *Physiol.*, 213, 1—19, 1971.
7. Hodgkin A. & Huxley A. J. *Physiol.*, 117, 500—544, 1952.
8. Keynes R. D. and Rojas E. J. J. *Physiol.*, 255, 157—189, 1976.
9. Kostyuk P. G. *Ann. Rev. Neurosci.*, 5, 107—120, 1982.
10. Tasaki I., Nakaya T. *Biomedical Research*, 7, 27—32, 1986.

Получено 12.IV 1989 г.

Биол. ж. Армении, № 9—10, (42), 1989

УДК 612.822

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЭФФЕРЕНТОВ ТЕМЕННОЙ КОРЫ В ПОЯСНОЙ ИЗВИЛИНЕ

И. М. ИПЕКЧЯН, О. Г. БАКЛАВАДЖИИ

Институт физиологии им. Л. А. Орбели АН АрмССР, Ереван

Показано, что поле 7 теменной коры, в отличие от поля 5, проецируется в поясную извилину. Эфференты поля 7 оканчиваются в части поясной извилины, расположенной над телом мозолистого тела между средней частью перегородки и перекрестом зрительных нервов. Место окончания этих эфферентов соответствует полям 23, 31 и передней части поля 30.

*Ցույց է արվել, որ կաստիլի գաղաթի կեղևի 7-րդ դաշտը, ի տարբերություն 5-րդ դաշտի, պրոյեկցիոն է գոտեկալոր դաշտում: 7-րդ դաշտից սկսվող էֆերենտները վերջանում են գոտեկալոր դաշտի այն նախվածում, որը գտնվում է կոշտահաման մարմնի մարմնային մասի վրա՝ ժիջնորմի և տետրազոլան եկրվերի խաչման միջև: Այն նամոպատասխանում է 23, 31 և 30-րդ դաշտերի առաջնային մասին:*

It has been shown that area 7 of top cortex, in difference from area 5, is projected in gyrus cinguli. The area 7 efferents terminate in the part of the gyrus cinguli, localized on the corpus of the corporis callosi between the middle part of the septum and chiasma of nervi optici. The place of termination of these efferents corresponds to 23, 31 areas and anterior part of the area 30.

*Кора теменная—поясная извилина—эфференты поля 7.*

Основанием для проведения настоящего исследования послужили противоречивость литературных данных, касающихся окончания эфферентов теменной коры в поясной извилине, и отсутствие морфологических исследований по топографическому и количественному распределению ассоциативных волокон полей 5 и 7 в разных полях лимбической коры.

**Материал и методика.** Опыты проводили на кошках. Под нембуталовым наркозом (45 мг/кг веса) электролитически разрушали поля 5 и 7 теменной коры. Сроки послеоперационной жизни 3—8 суток. Животных убивали перфузией 10%-ного нейтрального формалина на физиологическом растворе. Срезы мозга окрашивали по методу Наута-Тигаке [8] для выявления дегенерировавших волокон и галлоцанином— для определения поля коры, в котором оканчиваются волокна. Поля теменной коры