

Кількісна характеристика потенціалів дії соми гігантських нейронів молюска *Planorbis corneus* під час спонтанного ритмічного розряду

I. С. Магура

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

Головною метою нашого дослідження було обчислення іонних струмів крізь мембрани соми гігантських уніполярних нейронів при спонтанному виникненні потенціалів дії. Такого роду відомості необхідні при вивчені механізмів генерації потенціалу дії.

Перш, ніж описати методику досліджень та їх результати, наведемо деякі теоретичні положення, на підставі яких були зроблені розрахунки. Для цього суму нейрона зручно представити у вигляді еквівалентної схеми, яку свого часу використали Ходжкін і Хакслі [10] для зображення ділянки мембрани гігантського аксона (рис. 1). Електричну ємність мембрани розглядають як ідеальний конденсатор, а іонні канали крізь мембрани як джерела електрорушійної сили з послідовно увімкненими змінними опорами. До цього слід додати, що за даними Коула і Куртіса [6], при збудженні ємність мембрани залишається сталою.

При проходженні електричного струму крізь поверхню мембрани соми його можна розділити на струм, що йде на зміну заряду на електричній ємності мембрани — ємнісний струм та іонний струм [10]. Іонний струм у свою чергу поділяється на компоненти, що переносяться іонами натрію, калію, хлору та ін. [10]. Математично це можна представити у такому вигляді: $I = C_m \frac{du}{dt} + I_i$, де I — загальний струм крізь мембрани соми, C_m — електрична ємність соматичної мембрани, $\frac{du}{dt}$ — швидкість зміни мембраниного потенціалу, $C_m \frac{du}{dt}$ — ємнісний струм і I_i — іонний струм крізь мембрани соми.

Під час потенціалу дії соми струм, який тече від неї через структури аксона, незначний порівняно з тим, що йде на зміну заряду на

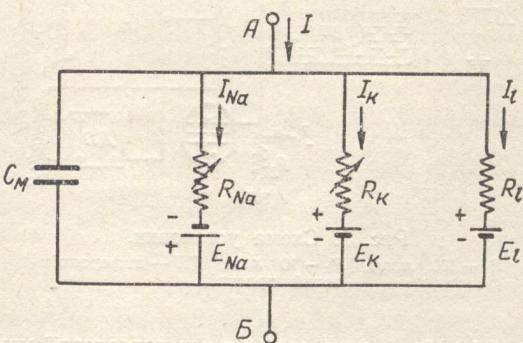


Рис. 1. Еквівалентна схема мембрани соми (за Ходжкіним і Хакслі [10]).

A — зовнішня поверхня, Б — внутрішня поверхня.
 I_{Na} , I_K , I_t — струми, що відповідно переносять іонами натрію, калію, хлору та ін.
 $I_i = I_{Na} + I_K + I_t$.

ємності соматичної мембрани. Без істотної похибки при розрахунках можна умовно вважати, що $I \approx 0$. Тоді $I_i = -Cm \frac{du}{dt}$.

З цього випливає, що іонний струм крізь мембрани соми під час потенціалу дії переважно йде на зміну заряду на електричній ємності мембрани. Це дає можливість оцінювати іонний струм крізь мембрани соми за ємнісним. Слід взяти до уваги, що під час потенціалу дії направки іонного (крізь мембрани) та ємнісного струмів протилежні.

Для визначення $\frac{du}{dt}$ ми скористалися електричним диференціюванням. У розрахунках ми приймали ємність мембрани за 10^{-8} фаради.

Методика досліджень

Досліди провадились переважно влітку на гіантських уніполярних нейронах ізольованої центральної нервової системи молюска *Planorbis cognitus*.

Після виділення препарат нервової системи приблизно протягом чотирьох годин знаходився в охолодженному до $10-12^\circ\text{C}$ рінгерівському розчині і лише після цього починали дослід. Склад рінгерівського розчину у mM/l: NaCl — 50, KCl — 2, CaCl₂ — 5, NaHCO₃ — 2 mM.

Під час досліду температура розчину була близько $20-22^\circ\text{C}$. Коли поверхневу мембрани соми поляризували електричним струмом, у клітину під візуальним контролем занурювали кінчики двох склянок мікроелектродів. Один з цих електродів використовували для поляризації поверхневої мембрани, другий для реєстрації. Коли потрібно було рееструвати лише спонтанну активність, у клітину занурювали один мікроелектрод.

Схема установки наведена на рис. 2.

Прямокутний імпульс електричного струму подавали на мембрани клітини через опір R_1 (100 мегомів) і мікроелектрод. Великий опір R_1 був

необхідний для того, щоб під час поляризації мембрани зміни її опору (а іноді і опору електрода) істотно не змінювали поляризуючого струму, силу якого вимірювали за падінням напруги на опорі R_2 . Вихід симетричного катодного повторювача був зв'язаний з одним входом двопроменевого осцилографа і диференціюючим пристрієм. Постійна часу диференціюючого ланцюга становила $30 \cdot 10^{-6}$ сек. Вихід диференціюючого пристрію був зв'язаний з другим входом осцилографа.

Результати досліджень

Попередні дані. Аналіз електротонічного потенціалу на мембрани соми під час подавання через занурений у клітину кінчик мікроелектрода прямокутного імпульсу гіперполяризуючого струму дозволив визначити такі параметри мембрани, як її опір і електрична ємність.

Постійна часу (t) мембрани соми з діаметром близько 180 мк становила 60—65 мсек, а загальний опір нейрона (при вказаному способі поляризації) — 5—6 мегом. Розрахунки, які ґрунтуються на аналізі електротонічного потенціалу за Роллом [12], дозволили визначити відношення вхідної провідності аксона до провідності мембрани соми (q). Це відношення становило приблизно 0.4. Використавши ці дані, ми розрахували опір мембрани соми у спокої, вхідний опір аксона і ємність мембрани соми.

Опір мембрани становив 7—8 мегом, вхідний опір аксона 17—21 мегом, а електрична ємність мембрани соми приблизно 10^{-8} фаради. Ці цифри узгоджуються з літературними даними [1].

Проникнення кликає ритмічну на активність поється. Іноді її може

П. Г. Костюк му випадку важливі відіграє невзаємна мембрани, проколом мікроелектрода.

Найчастіше потенціалом дії можуть поступове зміненням розчину на мембрани потенціалу від рівня потенціалу дії. За початку дії ми приймаємо, що швидкість зміни мембрани потенціалу близько 20 мВ/сек . Внаслідок цьому типу спонтанної активності рівень мембрани потенціалу нестабільний, визначенням спокою. У тих дослідів яких ми тут застосовуємо, між ритмом був між дії перевищування обставин за рівням спокою ми умовно називаємо мембрани потенціалом на мембрани потенціалу.

На висхідній частині потенціалу дії було виявлено, що диференціювання дозволяє вимірювати швидкості зміни мембрани потенціалу нестабільного.

Характер зміни мембрани потенціалу дії було виявлено, що мембрани потенціалу.

Хід кривої диференціювання струму крізь мембрани залежить від масштабу по осі часу. Криву ємнісного струму диференціювання можна отримати, як струму крізь мембрани іонного струму (крізь мембрани), який наводимо криву ємності мембрани.

Максимальна сила дії становила 28 в/сек.

Проникнення кінчика мікроелектрода в клітину майже завжди викликає ритмічну генерацію потенціалів дії. У деяких випадках ритмічна активність поступово стає рідше і через кілька хвилин припиняється. Іноді її можна спостерігати протягом багатьох годин.

П. Г. Костюк і співробітники [2] висловили припущення, що у цьому випадку важливу роль у виникненні спонтанних ритмічних розрядів відіграє невелика деполяризація мембрани, викликана її проколом мікроелектродом.

Найчастіше перед кожним потенціалом дії можна спостерігати поступове зміщення мембраниного потенціалу у бік деполяризації [2] (рис. 3, A, B). Коли мембраний потенціал зміщувався від рівня потенціалу спокою приблизно на 20 мв, виникав потенціал дії. За початок потенціалу дії ми приймали той момент, коли швидкість зміни мембраниного потенціалу була не менше 3 в/сек. Внаслідок того, що при цьому типі спонтанної ритмічної активності рівень мембраниного потенціалу нестабільний, ускладнюється визначення потенціалу спокою. У тих дослідах, результати яких ми тут наводимо, спонтанний ритм був відносно рідким. Інтервали між потенціалами дії перевищували 1 сек. За цих обставин за рівень потенціалу спокою ми умовно приймали мембраний потенціал приблизно на середині інтервалу. В цей час зміна мембраниого потенціалу була найбільш повільною (рис. 3, A).

На висхідній частині потенціалу дії при цьому типі генерації ми не могли виявити будь-яких компонентів. Крива електричного диференціювання дозволяє говорити про плавне збільшення і зменшення швидкості зміни мембраниного потенціалу під час вихідної частини. Максимальна швидкість зміни мембраниого потенціалу досягала 20—28 в/сек.

Характер зміни мембраниого потенціалу під час низхідної частини потенціалу дії був більш складним. Максимальна швидкість зміни мембраниого потенціалу досягала 10—15 в/сек.

Хід кривої диференціювання показує характер зміни ємнісного струму крізь мембрани під час потенціалу дії. Якщо використати відповідний масштаб по осі ординат, цю криву можна розглядати як криву ємнісного струму. При цьому типі генерації потенціалу дії крива диференціювання може бути використана і для характеристики іонного струму крізь мембрани. У цьому разі слід брати до уваги, що напрямок іонного струму (крізь мембрани) та ємнісного протилежні. На рис. 3, В ми наводимо криву іонного струму крізь мембрани. Негативне його значення відповідає напрямку іззовні всередину клітини.

Максимальна сила іонного струму під час висхідної частини потенціалу дії становила $2 \cdot 10^{-7}$ — $2,8 \cdot 10^{-7}$ а. Під час низхідної частини іон-

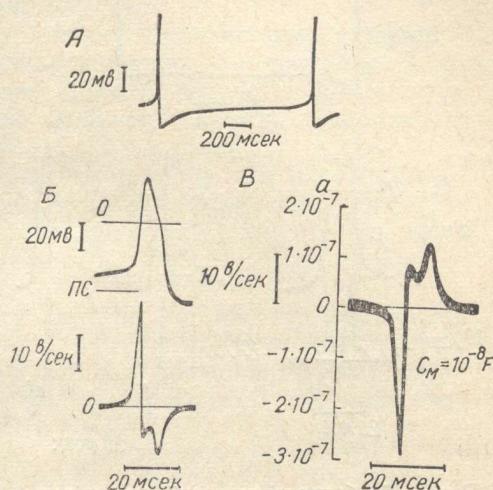


Рис. 3. Особливості генерації потенціалу дії при спонтанній ритмічній активності, коли «водій ритму» розташований у сомі.

A — потенціал дії при спонтанному ритмі; B — потенціал дії і крива його диференціювання, *ЛС* — умовний рівень потенціалу спокою; C — крива іонного струму (a) крізь мембрани соми під час потенціалу дії. Негативне значення струму відповідає напрямку іззовні всередину клітини.

ний струм змінював напрямок і його максимальна сила досягала $1 \cdot 10^{-7} - 1,5 \cdot 10^{-7}$ а.

Заряд, необхідний для перезаряду електричної ємності мембрани під час висхідної частини, становив приблизно $6 \cdot 10^{-10} - 7 \cdot 10^{-10}$ кулонів. Цей заряд ми розраховували, виходячи з електричної ємності мембрани соми і амплітуди потенціалу дії. Його можна також розрахувати за площею між кривою диференціювання, що відповідає висхідній частині потенціалу дії, і нульовою лінією. При цьому ми одержали добре узгоджені результати (завдяки андерштузу заряд, перенесений під час низхідної частини, був дещо більшим). Щоб перенести заряд $6 \cdot 10^{-10} - 7 \cdot 10^{-10}$ кулона потрібно близько $6 \cdot 10^{-15} - 7 \cdot 10^{-15}$ г іонів натрію (якщо вважати, що заряд був перенесений цими іонами [11]).

Можна з упевненістю сказати, що в реальних умовах під час потенціалу дії в клітину заходить більше іонів натрію, ніж це необхідно, щоб перезарядити ємність мембрани. Під час висхідної частини потенціалу дії з клітини, мабуть, виходить деяка кількість іонів калію одночасно з проникненням натрію, що рівноцінно іонному обміну, внаслідок якого сумарний заряд, переданий крізь мембрани деполяризуючим струмом (потенціал дії виникав під час проходження крізь мембрани деполяризуючого струму).

Рис. 4. Особливості генерації потенціалу дії при спонтанній ритмічній активності, коли «водій ритму» розташований в аксоні.

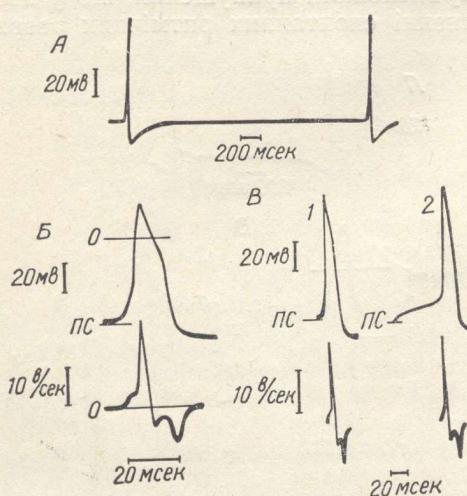
A — потенціал дії при спонтанному ритмі; *B* — потенціал спокою. Стрілка вказує на початок другого компонента висхідної частини, що відповідає виникненню збудження у сомі; *V* — потенціал дії і крива його диференціювання. 1 — при спонтанному збудженні; 2 — при прямому подразненні соми електричним струмом (потенціал дії виникав під час проходження крізь мембрани деполяризуючого струму).

несений крізь мембрани, дорівнює нулю. Не можна також виключити можливість одночасно з натрієм проникнення в клітину аніонів хлору [9].

Ми не наводимо у цій статті розрахунків струму на одиницю поверхні мембрани соми. Це пов'язано з тим, що за електронномікроскопічними даними [3, 5], поверхня соми має велику кількість складок. Внаслідок чого важко правильно обчислити її площину.

Іноді ми спостерігали інший тип генерації потенціалу дії соми під час спонтанного ритму. У цьому разі на висхідній частині потенціалу дії можна помітити два компоненти. Електричне диференціювання дозволяє зробити це особливо чітко (рис. 4, *B*). Для цього типу характерний також сталий рівень мембраниного потенціалу в інтервалах між кінцем слідової гіперполіаризації попереднього потенціалу дії і початком першого компонента висхідної частини наступного (рис. 4, *A*).

Причина виникнення двох компонентів висхідної частини мабуть така ж, як при генерації потенціалу дії в сомі мотонейрона кішки [4, 7, 8] і сомі гігантського нейрона аплізії [13, 14]. Якщо при першому типі генерації джерело спонтанного ритму найімовірніше було у мембрани соми [2], то при другому типі джерело ритму знаходилося у аксоні. Під час першого компонента відбувається деполяризація мем-



брани соми струмом «водій ритму» [13, 1] досягає $3 \cdot 10^{-8} - 7 \cdot 1$ на електричній ємності соми зміщується в рівня потенціалу спогади компонент висхідній.

В тому випадку, зацію електричним на фоні кателектрото на висхідній частині (рис. 4, *B*, 2).

Для розрахунку потенціалу дії соми з цією кривою, яка відповідає висхідній частині мембрани соми, коли такими, як це вказано

Цікаво відзначити, що майже завжди спостережується висхідна частини потенціалів дії більшою ростали і спадали значи

1. Привертає увагу на початку потенціалів дії

2. Найчастіше пе поступове зміщення між потенціалами дії. Цьому типу генерації дії. Можна при разі знаходитися у мембрани

3. При другому типі поділена на два компоненти при електричному диференціюванні мембраниного і гіперполіаризації попере

7, 8] і сомі гігантських ділянка аксона, яка знаходить від збудженої ділянки $7 \cdot 10^{-8}$ а) деполяризує сому сома потенціал дії. Це

4. Приближні розрахунки відповідного опору аксона, струм, який тече через мембрани, що викликає зміну заряду соми при виникненні напрямку іонного струму протилежні.

5. Обчислення ємності соми при виникненні ускладнень, якщо

брани соми струмом від збудженої ділянки аксона, яка функціонує як «водій ритму» [13, 14]. За нашими розрахунками сила цього струму досягає $3 \cdot 10^{-8}$ — $7 \cdot 10^{-8}$ а. Більш ніж 90% його йде на зміну заряду на електричній ємності мембрани соми. Коли мембраний потенціал соми зміщується в бік деполяризації приблизно на 25—30 мв (від рівня потенціалу спокою), збуджується мембрана соми і виникає другий компонент висхідної частини потенціалу дії.

В тому випадку, коли ту ж саму клітину подразнювали деполяризацією електричним струмом через мікроелектрод, занурений у сому, на фоні кателектротонічного потенціалу виникав потенціал дії, у якого на висхідній частині не можна було виявити окремих компонентів (рис. 4, В, 2).

Для розрахунку іонного струму через мебрану під час генерації потенціалу дії соми слід використовувати тільки ту частину диференційної кривої, яка відповідає потенціалу дії соми. Іонні струми через мембрани соми, коли збудження починалось у аксоні, були приблизно такими, як це вказано вище.

Цікаво відзначити, що весною (у березні, на початку квітня) ми майже завжди спостерігали спонтанно виникаючі потенціали дії, у яких висхідна частина була поділена на два компоненти. Амплітуда цих потенціалів дії була приблизно такою, як влітку, але вони набростали і спадали значно повільніше.

Висновки

1. Привертає увагу існування двох типів генерації спонтанно виникаючих потенціалів дії.

2. Найчастіше перед кожним потенціалом дії можна спостерігати поступове зміщення мембраниного потенціалу у бік деполяризації [2]. Цьому типу генерації властива плавна зміна висхідної частини потенціалу дії. Можна припустити, що джерело спонтанного ритму у цьому разі знаходиться у мембрани соми [2].

3. При другому типі генерації потенціалу дії його висхідна частина поділена на два компоненти. Особливо чітко цей розподіл виявляється при електричному диференціюванні. Треба також відзначити сталій рівень мембраниного потенціалу в інтервалах між кінцем слідової гіперполаризації попереднього потенціалу дії і початком першого компонента висхідної частини наступного.

Найбільш імовірно, що (так, як і у сомі мотонейронів кішки [4, 7, 8] і сомі гігантських нейронів аплізії [13, 14]) спочатку збуджується ділянка аксона, яка знаходиться на деякій відстані від соми. Струм від збудженої ділянки (за нашими розрахунками він досягає $3 \cdot 10^{-8}$ — $7 \cdot 10^{-8}$ а) деполяризує мембрани соми до порогового рівня і тут виникає потенціал дії. Це відповідає початку другого компонента висхідної його частини.

4. Приблизні розрахунки, які частково ґрунтуються на оцінці вхідного опору аксона, дозволили припустити, що при збудженні соми струм, який тече через структури аксона, незначний порівняно з тим, що викликає зміну заряду на ємності мембрани. Не роблячи істотної помилки у розрахунках, можна вважати, що ємнісний струм крізь мембрани соми при виникненні потенціалу дії дорівнює іонному струму. Напрямки іонного струму крізь мембрани і ємнісного у цьому випадку протилежні.

5. Обчислення ємнісного струму крізь мембрани соми не викликає ніяких ускладнень, якщо відома її електрична ємність і зареєстрована

крива електричного диференціювання. Ця крива дозволяє судити про швидкість зміни мембраниого потенціалу в будь-який момент погенціалу дії соми.

Коли вихідна частина поділена на два компоненти, для обчислення іонного струму активованої мембрани соми слід використовувати лише ту частину диференційної кривої, яка відповідає потенціалу дії соми.

6. За нашими даними, електрична ємність мембрани соми приблизно становить 10^{-8} фаради. Максимальна швидкість підвищення і зниження потенціалу дії відповідно становить $20-28$ і $10-15$ в/сек. Максимальна сила іонного струму під час висхідної частини — $2 \cdot 10^{-7}-2,8 \cdot 10^{-7}$ а, під час нисхідної частини — $1 \cdot 10^{-7}-1,5 \cdot 10^{-7}$ а. Заряд, необхідний для перезаряду електричної ємності мембрани під час висхідної частини, становив $6 \cdot 10^{-10}-7 \cdot 10^{-10}$ кулонів. Завдяки андершуту заряд, перенесений під час нисхідної частини, був дещо більшим.

Література

1. Богоявленський В. І., Майський В. А.—Фізіол. журн. АН УРСР, 1966, 12, 63.
 2. Герасимов В. Д., Костюк П. Г., Майский В. А.—Физиол. журн. СССР, 1964, 50, 1321.
 3. Майский В. А., Хомутовский О. А.—Журн. эволюц. биохим.. физиол., 1965, 1, 356.
 4. Araki T., Terzuolo C. A.—J. Neurophysiol., 1962, 25, 772.
 5. Bullock T. H.—У кн.: Nervous inhibition, Perg. Press, 1961, 233.
 6. Cole K. S., Curtis H. J.—J. Gen. Physiol., 1939, 22, 649.
 7. Coombs J. S., Curtis D. R., Eccles J. C.—J. Physiol., 1957, 139, 198.
 8. Coombs J. S., Curtis D. R., Eccles J. C.—J. Physiol., 1957, 139, 232.
 9. Hodgkin A. L.—Biol. Rev. 1951, 26, 339.
 10. Hodgkin A. L., Huxley A. F.—J. Physiol., 1952, 117, 500.
 11. Hodgkin A. L., Katz B.—J. Physiol., 1949, 108, 37.
 12. Rall W.—Exp. Neurol., 1960, 2, 503.
 13. Tauc L.—J. Gen. Physiol., 1962, 43, 1077.
 14. Tauc L.—J. Gen. Physiol., 1962, 45, 1099.

Количественная характеристика потенциалов действия сомы гигантских нейронов моллюска *Planorbis corneus* во время спонтанного ритмического разряда

И. С. Магура

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

Резюме

Обращает на себя внимание существование двух типов генерации спонтанно возникающих потенциалов действия. Чаще всего регистрировались потенциалы действия, которым предшествовало медленное смещение мембранныго потенциала в сторону деполяризации. Для этого типа генерации характерно плавное течение восходящей части потенциала действия. Можно допустить, что «водитель ритма» спонтанной активности в этом случае находится в мембране сомы [9].

При втором типе генерации восходящая часть разделена на два компонента. Особенно четко это разделение можно обнаружить путем электрического дифференцирования. По характеру своего течения эти потенциалы действия напоминают потенциалы действия, зарегистрированные из сомы мотонейронов кошки [7, 8]. Для этого типа характерен стабильный уровень мембранныго потенциала в интервалах между концом

следовой гиперполяризации
понента восходящей волны в мотонейронах кошки на-
ется участок аксона, находящегося на пороге возбуждения
мембранные потенциалы сомы до порога. В этот момент соотв-
етствует

Наши ориентировочные расчеты, сделанные с помощью метода конечных элементов, показывают, что емкостный ток приблизительно равен по величине емкостному току, который может быть выделен из мембранных потенциалов, если разделить весь участок действия сомы на две части, одна из которых включает в себя мембранный потенциал, а другая — кривую электрического поля.

Согласно нашим данным равна 10^{-8} фарады. Максимально соответственно равны $20 - 1 \cdot 10^{-7} - 1,5 \cdot 10^{-7}$ а. Заряд, восходящей части потенциала кулонов. Благодаря адершуму времени нисходящей части, нес

**Quantitative
of the
*Planorbis corneus***

*Laboratory of electrophysiology
Academy*

An intracellular electrode (ma 180-200 microns) registered differentiation was carried out membrane during the soma action potential indicated that in this case the comparison with the capacitance current

According to the author's
mately 10^{-8} farad. The maximum
tively 20—28 and $10-15$ v/sec.
part is $2 \cdot 10^{-7}-2.8 \cdot 10^{-7}$ a; dur
necessary for recharging the m
action potential is approximately
charge transferred to the memb
greater.

следовой гиперполяризации предыдущего потенциала действия и началом первого компонента восходящей части последующего. Скорее всего в этом случае (так же, как и в мотонейронах кошки [7, 8], гигантских нейронах амфибии [13, 14]) вначале возбуждается участок аксона, находящийся на некотором расстоянии от сомы. Ток от этого возбужденного участка (по нашим расчетам он достигает $3 \cdot 10^{-8}$ — $7 \cdot 10^{-8}$ а) деполяризует мембранны сомы до порогового уровня, и здесь возникает потенциал действия. Этот момент соответствует началу второго компонента восходящей части.

Наши ориентировочные расчеты, основанные на оценке входного сопротивления аксона, позволили сделать заключение, что при возбуждении сомы ток, текущий через структуры отростка, незначителен по сравнению с током, вызывающим изменение заряда на емкости мембрани. Не допуская большой ошибки в расчетах, можно принять, что емкостный ток через мембранны сомы во время генерации потенциала действия приблизительно равен по величине и противоположен по направлению ионному току. Расчеты емкостного тока (а, следовательно, и ионного) через мембранны сомы не представляют никакого труда, если известна ее электрическая емкость и зарегистрирована кривая электрического дифференцирования, позволяющая судить о скорости изменения мембранныного потенциала в любой момент потенциала действия сомы. Когда восходящая часть разделена на два компонента, для расчета ионного тока можно использовать только тот участок дифференциальной кривой, который соответствует потенциалу действия сомы.

Согласно нашим данным, электрическая емкость мембрани сомы приблизительно равна 10^{-8} фарады. Максимальная скорость нарастания и спада потенциала действия соответственно равны 20—28 в/сек и 10—15 в/сек. Максимальная сила ионного тока во время восходящей части составляет $2 \cdot 10^{-7}$ — $2,8 \cdot 10^{-7}$ а, во время нисходящей части $1 \cdot 10^{-7}$ — $1,5 \cdot 10^{-7}$ а. Заряд, необходимый для перезарядки емкости мембрани во время восходящей части потенциала действия, составляет приблизительно $6 \cdot 10^{-10}$ — $7 \cdot 10^{-10}$ кулонов. Благодаря адерштузу заряд, который переносится на емкость мембрани во время нисходящей части, несколько больший.

Quantitative Characteristics of Action Potentials of the Soma of the Giant Neurons of *Planorbis corneus* during Spontaneous Rhythmic Discharge

I. S. Magura

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

Summary

An intracellular electrode impaled in the soma of a giant neuron (diameter of soma 180—200 microns) registered spontaneous arising action potentials. The electrical differentiation was carried out at the same time. The capacitance current through the membrane during the soma action potential was calculated by electric capacitance of the soma membrane and the rate of change of the membrane potential. Tentative calculations indicated that in this case the current flowing through the axon is negligible in comparison with the capacitance current through the soma membrane and $I_i \approx -C_M \frac{du}{dt}$.

According to the author's data the capacitance of the soma membrane is approximately 10^{-8} farad. The maximum rates of rise and fall of the action potential are respectively 20—28 and 10—15 v/sec. The maximum ionic current intensity during the rising part is $2 \cdot 10^{-7}$ — $2,8 \cdot 10^{-7}$ а; during the falling part, $1 \cdot 10^{-7}$ — $1,5 \cdot 10^{-7}$ а. The charge necessary for recharging the membrane capacitance during the rising part of the action potential is approximately $6 \cdot 10^{-10}$ — $7 \cdot 10^{-10}$ coulombs. Owing to undershoot, the charge transferred to the membrane capacitance during the falling part is somewhat greater.