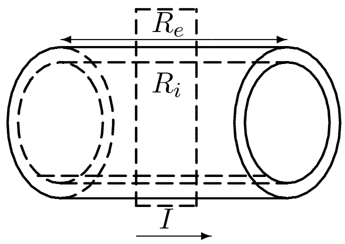
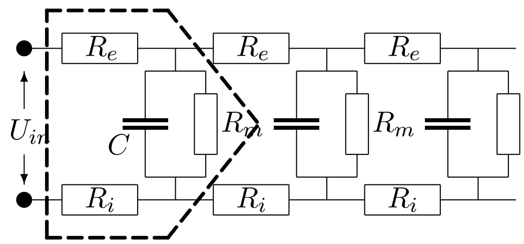
Inhoudsopgave

0.1 Netwerkmodel voor passieve geleiding langs een zenuwcel



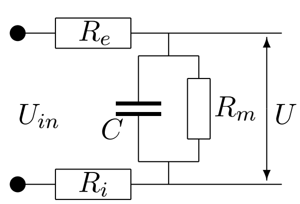
Figuur 1: Schematische voorstelling van een deel van een axon. Elk stukje van het membraan kan gezien worden als een condensator C met een bepaalde lekweerstand of membraanweerstand R_m. Het stukje extracellulair vocht heeft een weerstand R_e, het stukje intracellulair vocht heeft een weerstand R_i.



Figuur 2: Elektrisch 'kabelmodel' voor het membraan van een axon. De vijfhoekige kader is een model voor het stukje membraan in de vijfhoek in figuur 1. We stellen de weerstand en de condensator voor door symbolen, gebruikt in de fysica.

We kunnen een zenuwcel of axon modelleren als een kabel. We verdelen het axon in kleine stukjes volgens de lengterichting. In elk stukje ondervindt de stroom een weerstand buiten het membraan, R_e, en een weerstand binnen het membraan, R_i. Het membraan is isolerend en elk stukje heeft een capaciteit C, maar ook een lekweerstand R_m. In figuur 2 wordt een axon voorgesteld als een opeenvolging van stukjes, elke eenheid bestaat uit een condensator (C) en een weerstand (R_m) in parallel, verbonden met de weerstand R_e en R_i.

We bestuderen eerst de geleiding langs het eerste stukje, en stellen de vereenvoudigde kring voor in figuur 3. We leggen een spanning U_{in} aan over



Figuur 3: Elektrisch 'kabelmodel' voor het membraan van een axon.

het membraan en zoeken het verloop van de spanning over de condensator. Als het stationaire regime bereikt is, is de condensator opgeladen en is de spanning over de condensator (die dezelfde is als de spanning over de weerstand R_m en die kunnen we uitrekenen omdat de drie weerstanden in dit regime in serie staan)

$$U = U_{in} \frac{R_m}{R_e + R_i + R_m} \tag{1}$$

De spanning U, is dus kleiner dan de aangelegde spanning. Als op een bepaalde plaats in een zenuw een excitatie plaatsvindt, zal de sterkte ervan verder in de zenuw kleiner zijn. We zullen de plaatsafhankelijkheid even verder nauwkeuriger uitwerken.

Hoe keert de celspanning terug naar zijn normale waarde ? Als er geen uitwendige aandrijving U_{in} meer is, is de kring inde figuur open. De enige plaatst waar er stroom kan lopen in in de lus, met de lekweerstand en de condensator, die de werking van het membraan symboliseert. Door de lekstroom, de stroom door het membraan, verdwijnt het potentiaalverschil over het membraan. Of anders uitgedrukt : de condensator wordt ontladen. Als de spanning over het membraan op een bepaalde plaats en op een bepaald ogenblik U is (figuur 3) en Q de lading op de condensator is, dan is $U = \frac{Q}{C}$. Door het lekken ontlaadt de condensator, de stroom lekt weg via R_m. De stroom I door R_m is dus

$$I = -\frac{dQ}{dt} = -C\,\frac{dU}{dt} \tag{2}$$

maar

$$U = R_m I \tag{3}$$

of

$$U = -R_m C\,\frac{dU}{dt} \tag{4}$$

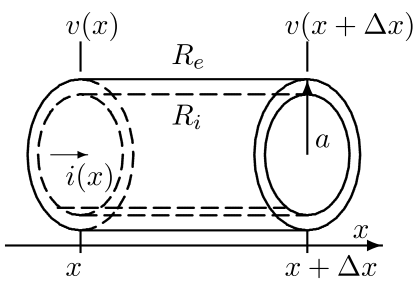
Deze vergelijking heeft als oplossing

$$U = U_0\, e^{-\frac{t}{R_m C}} \tag{5}$$

U_0 is de spanning op $t = 0$. De spanning gaat exponentieel naar nul. De tijdsconstante is het product van de lekweerstand en de capaciteit $\tau = R_m C$.

We zoeken nu uit hoe deze spanning afneemt als functie van de plaats. We nemen daartoe als systeem een stukje van het membraan met lengte Δx (figuur 4) waardoor een stroom $i(x)$ loopt. De potentiaal daalt in de richting van de stroom. De wet van Ohm kan, met ΔR_i de weerstand van het axoplasma in dit deel van het axon en $v(x) - v(x + \Delta x)$ de daling van de potentiaal over dit stukje, geschreven worden als

$$i(x)\Delta R_i = v(x) - v(x + \Delta x) \qquad (6)$$



Figuur 4: Schematische voorstelling van een deel van een axon met straal a en lengte Δx.

Zodat

$$\begin{aligned} i(x)\Delta R_i &= -\frac{\partial v}{\partial x}\Delta x \\ i(x)\frac{\Delta R_i}{\Delta x} &= -\frac{\partial v}{\partial x} \end{aligned}$$

We gebruiken partiële afgeleiden omdat de potentiaal zowel van de plaats x als van de tijd t kan afhangen. Als we de weerstand per lengte $r_i = \frac{\Delta R_i}{\Delta x}$ invoeren in deze uitdrukking, bekomen we =:

$$r_i i(x) = -\frac{\partial v}{\partial x} \qquad (7)$$

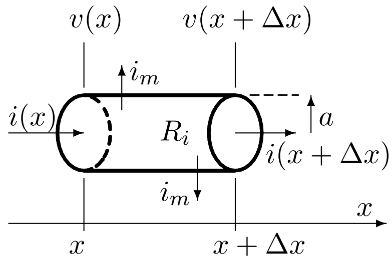
Deze uitdrukking legt het verband tussen de stroom op een plaats x in het axoplasma en de gradiënt van de potentiaal.

De stroom stroom $i(x)$ die toekomt op plaats x lekt deels weg door het membraan (lekstroom i_m) tussen x en $x + \Delta x$, zorgt voor een aanpassing van de lading op het stukje membraan tussen x en $x + \Delta x$ (opladen of ontladen van de 'condensator' $\frac{\partial Q}{\partial t}$). De resterende lading stroomt verder door het axon als een stroom $i(x + \Delta x)$. De wet van behoud van lading of de eerste wet van Kirchhoff schrijven we als

$$i(x) - i(x + \Delta x) - i_m - \frac{\partial Q}{\partial t} = 0 \qquad (8)$$

We kunnen de verandering van lading per tijd op het membraan uitdrukken als een algebrïsche som van stromen

$$\frac{\partial Q}{\partial t} = -(i(x + \Delta x) - i(x)) - i_m$$



Figuur 5: Schematische voorstelling van een deel van een axon met straal a en lengte Δx.

We maken gebruik van $Q = Cv$ en delen door de oppervlakte van het membraan ($2\pi a\Delta x$). Met de definitie van (lek)stroomdichtheid $j_m = \frac{i_m}{2\pi a\Delta x}$ en de capaciteit per oppervlakte $c_m = \frac{C}{2\pi a\Delta x}$ wordt bovenstaande vergelijking

$$\begin{aligned} c_m\frac{\partial v}{\partial t} &= -\frac{i(x+\Delta x) - i(x)}{2\pi a\Delta x} - j_m \\ c_m\frac{\partial v}{\partial t} &= -\frac{1}{2\pi a}\frac{\partial i}{\partial x} - j_m \end{aligned}$$

We maken gebruik van vergelijking (7) te schrijven als een differentiaalvergelijking voor de potentiaal

$$c_m\frac{\partial v}{\partial t} = \frac{1}{2\pi a r_i}\frac{\partial^2 v}{\partial x^2} - j_m \tag{9}$$

De stroom door het membraan wordt bepaald door de verschillende ionenkanalen. De kanalen laat ionen door als de poort ervan open is. Poorten open of sluiten door chemische reacties of mechanische spanning. De stroomdichtheid j_m hangt dus af van een groot aantal factoren. Om vergelijking (9) op te lossen moeten we bepaalde veronderstellingen maken over het gedrag van de stroom.

Als het axon niet actief is dan heerst er over het membraan een constante rustspanning v_r. Dan zijn zowel $\frac{\partial v}{\partial t}$ als $\frac{\partial^2 v}{\partial x^2}$ gelijk aan nul en is de stroom door het membraan ook nul. j_m is nul omdat de lekstromen van verschillende ionen elkaar compenseren. We maken de meest eenvoudige veronderstelling : j_m is evenredig met $v - v_r$, de afwijking van de potentiaal van de rustpotentiaal.

$$j_m = \frac{\sigma}{d}(v - v_r) = g_m(v - v_r) \tag{10}$$

We hebben hier de geleidbaarheid per oppervlakte ingevoerd : $g_m = \frac{G}{2\pi a \Delta x} = \frac{\sigma}{d}$, waarin d de dikte van het membraan is. Uit deze veronderstelling volgt dat de stroom $j_m = 0$ als het potentiaalverschil gelijk is aan de rustpotentiaal. De stroom is positief (naar buiten) als $v > v_r$ en negatief (naar binnen) als $v < v_r$. We nemen aan dat de geleidbaarheid niet afhangt van het potentiaalverschil v. Deze veronderstelling houdt geen rekening met wat er voordien gebeurde met het membraan en is slechts goed voor kleine veranderingen in de potentiaal. Hiermee wordt vergelijking (9)

$$c_m \frac{\partial v}{\partial t} = \frac{1}{2\pi a r_i} \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} - g_m(v - v_r) \tag{11}$$

We delen alle termen in deze vergelijking door g_m en stellen

$$\lambda^2 = \frac{1}{2\pi a r_i g_m} \tag{12}$$

$$\tau = \frac{c_m}{g_m} \tag{13}$$

λ heeft de dimensie van een lengte (a is een lengte, r_i een weerstand gedeeld door een lengte, en g_m één gedeeld door een weerstand maal een lengte tot de tweede macht) en τ heeft de dimensies van een tijd, want het is een capaciteit vermenigvuldigd met en weerstand. Om de vergelijking nog wat te vereenvoudigen stellen we $u = v - v_r$. Dan is $\frac{\partial v}{\partial t} = \frac{\partial u}{\partial t}$ en $\frac{\partial^2 v}{\partial x^2} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}$, zodat

$$\tau \frac{\partial u}{\partial t} = \lambda^2 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} - u \tag{14}$$

De algemene oplossing van deze vergelijking is omslachtig, maar we kunnen veel leren van twee speciale oplossingen van deze vergelijking.

Neem aan dat na voldoend lange tijd de potentiaal niet meer verandert als functie van de tijd. Het axon is dan in een stationair regime en $\frac{\partial u}{\partial t} = 0$. Vergelijking (14) wordt dan

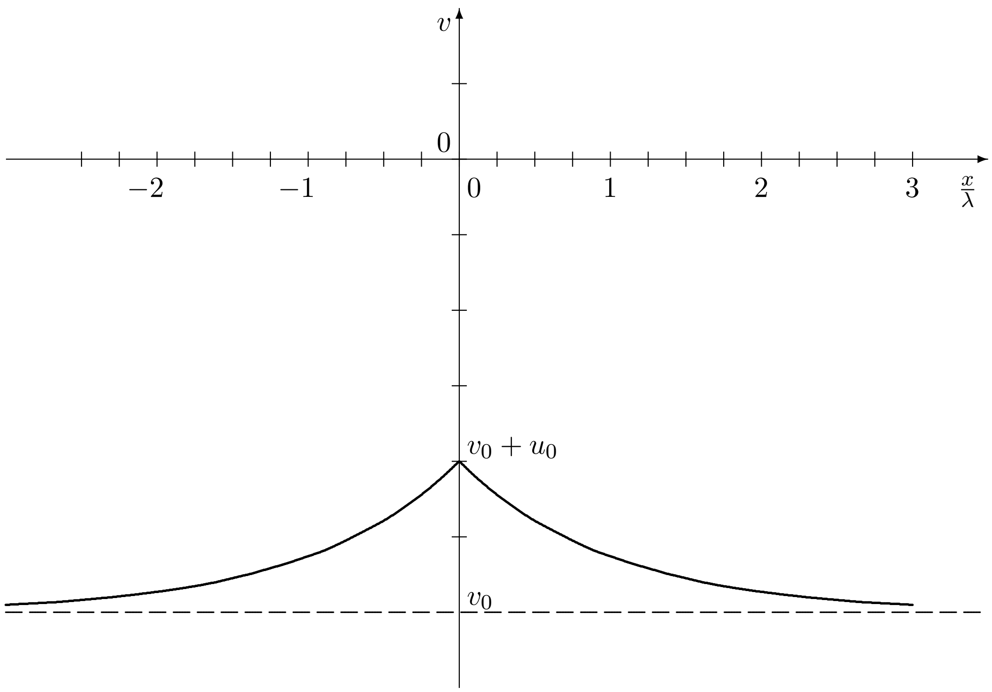
$$\lambda^2 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} - u = 0 \tag{15}$$

Als op een bepaalde plaats een potentiaal $v_r + u_0$ is (u_0 is de afwijking van de rustpotentiaal) en als we de oorsprong van de x-as laten samenvallen met deze plaats, dan kunnen we de oplossing van deze vergelijking schrijven als (controleer door deze oplossing in te vullen in de vergelijking)

$$v - v_r = u_0 e^{-\frac{x}{\lambda}} \quad \text{als} x > 0 \tag{16}$$

$$= u_0 e^{\frac{x}{\lambda}} \quad \text{als} x < 0 \tag{17}$$

Het potentiaalverschil daalt exponentieel met de afstand. Dat wil zeggen dat het signaal van een prikkel uitdooft als het langs het axon loopt. In de knopen van Ranvier wordt de puls terug versterkt.



Figuur 6: Verloop van de potentiaal langs een axon in het stationaire regime.

Als we aannemen dat $v(x,t)$ niet afhankelijk is van x, met andere woorden dat de potentiaal overal in het axon gelijk is dan geldt $\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = 0$. Dan wordt vergelijking (14)

$$\tau \frac{\partial u}{\partial t} = -u \tag{18}$$

Dit is de bekende vergelijking voor exponentieel gedrag. De oplossing is

$$v = v_r + u_0 e^{-\frac{t}{\tau}} \tag{19}$$

De tijdsconstante is de verhouding van de capaciteit van het membraan tot de geleidbaarheid ervan.