12.2. Zell-Membran als elektr. Netzwerk: Telegraphen Gl.

- passive/ohmsche Membran
- Membranstück: Fläche A

(i) eine Ionenspezies:

$$\left.\begin{array}{ll} \longrightarrow \text{Widerstand:} & R_i = \frac{1}{g_i A} \\ \text{Strom:} & I_i = j g_i A \\ \text{Nernst Sp.:} & V_i^N \end{array}\right\} \text{Ersatzschaltbild}$$

(ii) mehrere Ionenspezien: Ersatzschaltbild

vernachlässige Ionenpumpen: V^0 ... Membran-Pot. kurz nach Abschalten der Ionenpumpen

Relaxationszeit ins Donnan-GG
$\gg$ Ausbreitungszeit eines Nervenimpulses

V^0? $\quad \sum_i j_i = 0 \longrightarrow \sum_i g_i (V^0 - V_i^N) = 0$

$$\longrightarrow \boxed{V^0 = \sum_i \frac{g_i}{g_{tot}} V_i^N \quad , \quad g_{tot} = \sum_i g_i} \quad (12.1)$$

Werte $\Rightarrow$ $V^0 \approx -67\,\mathrm{mV}$ $\quad$ vgl. Ruhepotential mit Pumpstrom: $-72\,\mathrm{mV}$ (11.12)

$g_{tot} \approx 5 \frac{1}{\Omega m^2}$

(iii) Kapazität: $\quad C = A C_0 \;,\; C_0 = 10^{-2} \frac{F}{m^2} \approx \frac{1\mu F}{cm^2}$ ... Membranparameter

$$Q = CV \longrightarrow I = C \frac{dV}{dt} \quad (12.2)$$

• Stromfluß entlang Membran: Serienschaltung von Zylindern

(i) Strom durch Membran:

$$0 \neq \frac{I_{tot}}{A} = \sum_i j_{q_i} = \sum_i g_i (\underbrace{\Delta V}_{V_2 - V_1} - V_i^N)$$

$$\xrightarrow{(12.1)} \boxed{\Delta V = V^0 + I_{tot} R_r \quad , R_r = \frac{1}{g_{tot} A}} \quad (12.2)$$

(ii) Ersatzschaltbild:

(1) κ ... elektr. Leitf. des Axonplasmas

$$\longrightarrow dR_x = \frac{1}{\kappa} \frac{dx}{\pi a^2} \quad (12.3)$$

a ... Axon-Radius

(2) $dR_x' \approx 0 \longrightarrow V_1 = \text{const} = 0$

$$V_2 = V(x) = \Delta V = V_2 - V_1$$

(iii) Telegraphen-Gleichung für Membran-Potential

$$-\left(I_x(x+dx) - I_x(x)\right) = -\frac{dI_x}{dx} dx \overset{!}{=} 2\pi a \left[j_{qr} + C_0 \frac{dV}{dt} \right] dx$$

& $$I_x(x) = -\frac{\pi a^2 \kappa}{dx} \left[V(x + \tfrac{1}{2}dx) - V(x - \tfrac{1}{2}dx) \right] = -\pi a^2 \kappa \frac{dV}{dx}$$

$$\Longrightarrow \boxed{\pi a^2 \kappa \frac{d^2 V}{dx^2} = 2\pi a \left(j_{qr} + C_0 \frac{dV}{dt} \right)} \quad (12.4)$$

... Telegraphen-Gl.

(iv) Ohm: $j_{q,r} = g_{tot} (V - V^0) = g_{tot} \underbrace{v(x,t)}_{\text{reduziertes Membranpotential}}$

Skalierung!

$$(12.5) \begin{cases} \lambda_{Axon} = \sqrt{\frac{a\kappa}{2 g_{tot}}} & \text{... charakt. Länge} \\ \tau = \frac{C_0}{g_{tot}} & \text{... charakt. Zeit} \end{cases} \xrightarrow{(12.4)}$$

$$\boxed{\lambda_{axon}^2 \frac{d^2 v}{dx^2} - \tau \frac{dv}{dt} = v} \quad (12.6)$$

... lineare Telegraphen-Gl.

(v) Lösung: mit $v(x,t) = e^{-\frac{t}{\tau}} w(x,t)$

$$\xrightarrow{(12.6)} \quad \boxed{\frac{\lambda_{axon}^2}{\tau} \frac{d^2 w}{dx^2} = \frac{dw}{dt}} \quad (12.7)$$

... Diffusionsgleichung

$t=0$ ... δ-Impuls: $\longrightarrow \quad v(x,t) = e^{-\frac{t}{\tau}} \frac{1}{\sqrt{t}} e^{-\frac{x^2}{4t} \frac{\tau}{\lambda_{axon}^2}}$

.... kein fortschreitender Impuls!!

Werte: $a = 0.5\,mm$ $\quad C_0 \approx 10^{-2} \frac{F}{m^2}$

$g_{tot} \approx 15 \frac{1}{\Omega m^2}$ $\quad \kappa \approx 3 \frac{1}{\Omega m}$

$\lambda_{axon} \approx 12\,mm$ ... „Diffusionslänge"

$\tau \approx 2\,ms$ ... Zerfallszeit

$\longrightarrow$ Elektrotonus ✓

$\longrightarrow$ kein Aktionspotential 0

$\longrightarrow$ kein Puls-Transport 0

$\Longrightarrow$ Kopplung: $V_0 \longleftrightarrow v$!!

12.3. Aktionspotential: vereinfachter Mechanismus

- Aktionspot: (i) ab Schwellwert-Stimuli
  (ii) fortlaufender Impuls
  (iii) keine Dämpfung

System im Nicht-GG $\longrightarrow \Delta F \longrightarrow$ nützliche Arbeit & Dissipation

12.3.1 Mechan. Analogon

- schwere, elast Kette im Wellblechpotential

• Kinke = Soliton: $\longrightarrow$ Geschw. ϑ?

Rate für ΔU: $\vartheta\, \rho^{(10)} g\, \Delta h = \gamma\, \vartheta^2$ ... dissipierte Energie pro Zeit (12.8)

Reibungskoeff.

$$\longrightarrow \quad \boxed{\vartheta = \frac{\rho^{(10)} g\, \Delta h}{\gamma}} \quad (12.9)$$

• Doppelkinke: $\longrightarrow$ Schwellkraft: $F > F_S$

$\Longrightarrow$ $\left.\begin{array}{l}\text{kont. gespeicherte Energie}\\ \text{Dissipation}\end{array}\right\}$ anregbares Medium

12.3.2. Geschichte

• Erinnerung: $V^\circ = \sum_i \frac{g_i}{g_{tot}} V_i^N$, $V^\circ \approx V_i^N$, $g_i \approx g_{tot}$

$\Longrightarrow$ Ionenleitfähigkeiten ändern sich mit $\Delta U = V$

ruhende Membran: $g_{K^+} \approx 25\, g_{Na^+} \approx 2\, g_{Cl^-} \rightarrow V \rightarrow V^N_{K^+}$

Membran beim Maximum des Aktionspotentials: $g_{K^+} \approx 0.05\, g_{Na^+} \approx 2\, g_{Cl^-} \rightarrow V \rightarrow V^N_{Na^+}$

• Erklärung?

12.3.3. Hypothese der Spannungsansteuerung

• Impuls mit konstanter Gestalt: $\longrightarrow$ $V(x,t) = \tilde{V}\left(t - \frac{x}{\vartheta}\right)$

mit $\frac{dV}{dx} = -\frac{1}{\vartheta}\frac{d\tilde{V}}{dt}$ in Gl. (12.9 ϑ ... Pulsgeschw.

$$\longrightarrow \quad j_{q,r} = \frac{a\kappa}{2\vartheta^2}\frac{d^2\tilde{V}}{dt^2} - C_0 \frac{d\tilde{V}}{dt} \quad (12.10)$$

$\longrightarrow$ Messe: $\tilde{V}(t,0) \longrightarrow j_{q,r} \longrightarrow$ "neg. Widerstand"

- Hodgkin & Huxley:

$$\boxed{\text{positive Rückkopplung: Depolarisation } (V \to 0) \longleftrightarrow g_{Na^+} \uparrow}$$

$$\longrightarrow \boxed{\dot{j}_{q,r} = \sum_i g_i(V)\,(V - V_i^N)} \quad (12.11)$$

... einfache Hypothese der Spannungssteuerung

Nichtlinearität!

12.3.4 Nichtlineare Telegraphen-Gl.

- vereinfachtes Modell für Nervenimpulse ≙ Depolarisations-Puls entlang Membran

$$\boxed{g_{Na^+}(v) = g^0_{Na^+} + Bv^2}, \quad v = V - V^0 \quad (12.12)$$

(i) nur Na^+

(ii) kein Gedächtnis!

(iii) Annäherung an realist. Form

$$\Longrightarrow \quad \dot{j}_{qr} = \sum_i (V - V_i^N)\,g_i^0 + Bv^2(V - V^N_{Na^+})$$

$E = V^N_{Na^+} - V^0 \longrightarrow$

$$\boxed{\dot{j}_{qr} = g^0_{tot}\,v + Bv^2(v - E)} \quad (12.13)$$

$$\dot{j}_{qr} = 0 \longleftrightarrow v = 0, \quad v_{1/2} = \frac{1}{2}\left(E \mp \sqrt{E^2 - 4g^0_{tot}/B}\right)$$ ... Fixpunkte

- $\xrightarrow{(12.4)}$ mit $v_1 v_2 = \frac{g^0_{tot}}{B}$

$$\boxed{\lambda^2_{axon}\frac{d^2v}{dt^2} - \tau\frac{dv}{dt} = \frac{v\,(v - v_1)(v - v_2)}{v_1 v_2}} \quad (12.14)$$

... nicht-lineare Telegraphen-Gl.