

E19 Signalausbreitung am Membranmodell - RC-Schaltungen

Membranmodell und Signalausbreitung

In diesem Versuch wird die Übermittlung von elektrischen impulsförmigen Signalen (Impulsen) durch Nervenzellen an einem Modell simuliert und deren passive Ausbreitung und die damit verbundene Dämpfung und Verformung der Signale untersucht.

Bei einer Nervenzelle nehmen die Dendriten Signale über Synapsen auf, im Axonhügel (Bestandteil des Zellkörpers) werden diese Signale summiert und über das Axon weitergeleitet zu den Synapsen anderer Nervenzellen. Auf den Dendriten und dem Zellkörper breiten sich die Signale über kurze Strecken (mm-Bereich) passiv aus, während bei der Ausbreitung der Signale über das Axon (bis zu 1 m) die Signale unterwegs regeneriert werden müssen. Man spricht hier dann von aktiver Ausbreitung, da eine Signalverstärkung über die Erzeugung von Aktionspotentialen erfolgt.

Die Membran einer Zelle trennt das Innere der Zelle vom äußeren Bereich. Die Membran besteht aus einer Doppelschicht amphiphiler Moleküle, das sind Fettsäuremoleküle (C-H Ketten mit einer substituierten hydrophilen Kopfgruppe). Zu beiden Seiten dieser Lipid-Doppelschicht befindet sich Elektrolytflüssigkeit, also ein elektrischer Leiter. Die Doppelschicht selbst ist im Vergleich dazu ein Isolator. Zusammen mit den Elektrolytflüssigkeiten wirkt sie deshalb elektrisch wie ein Kondensator mit der *Membrankapazität* C_M . Der Kondensator ist jedoch nicht perfekt, da einige ständig geöffnete Ionenkanäle in die Membran eingebaut sind, damit Ionen ausgetauscht werden können. Deshalb muß man in einem Modell zusätzlich zum Kondensator einen Parallelwiderstand, den sogenannten *Membranwiderstand* R_M , berücksichtigen (siehe Abb. 1).

Ein Stromfluß durch die Membran ändert die Spannung am Kondensator, also die Potentialdifferenz zwischen Innen- und Außenraum der Zelle. Diese Membranspannung wird historisch in der Biologie als Membranpotential bezeichnet, obwohl diese Bezeichnung physikalisch nicht korrekt ist. Die Kombination von Kondensator und Parallelwiderstand, in der Elektrotechnik als RC-Glied bezeichnet, kann nun genutzt werden, um die passive Ausbreitung von elektrischen Impulsen über ein Membranstück zu simulieren und die damit verbundene, auch zeitliche Veränderung der Impulse zu untersuchen. Die die zeitliche Veränderung beschreibende Größe ist die *Membranzeitkonstante* t_M , die sowohl von C_M als auch von R_M abhängt .

Betrachtet man ein langgestreckte Zelle so findet auch eine *räumliche Ausbreitung* der Impulse längs der Membran statt. Die Bedingungen für die Ausbreitung im Innern und außerhalb der Zelle sind jedoch verschieden, da der Elektrolyt im Innern einen wesentlich geringeren Querschnitt als im Außenbereich hat. Deshalb hat der Elektrolyt im Innern einen höheren elektrischen Widerstand, der bei Betrachtung der räumlichen Ausbreitung der Impulse als *Längswiderstand* R_L berücksichtigt werden muß. Da im Außenbereich nahezu beliebig viel Elektrolyt zur Verfügung steht kann der Widerstand im Außenraum vernachlässigt werden. Der Längswiderstand hängt von Membraneigenschaften und vom Durchmesser der Zelle (Leiterquerschnitt) ab und bestimmt die Reichweite der Ausbreitung der Impulse. Die *Längskonstante* beschreibt den Weg bis der Impuls in seiner Größe auf $1/e$ abgefallen ist. Im Versuch wird die Signalausbreitung entlang einer Membran dadurch simuliert, indem mehrere Membranabschnitte durch Längswiderstände R_L verbunden werden, wie es in Abb. 5 gezeigt ist. Der entsprechende "biologische" Abstand zwischen benachbarten Membranabschnitten beträgt etwa 0,5 mm.

Physikalische Grundlagen

Ausgleichsvorgang. Als Ausgleichsvorgang bezeichnet man das zeitliche Verhalten von Strom und Spannung nach Ein- oder Ausschalten z.B. eines Stroms bis zu dem Zeitpunkt, an dem sich stationäre Verhältnisse eingestellt haben. Bei Anlegen von Stromimpulsen mit einer bestimmten Folgefrequenz an das Membranmodell wechseln sich Ein- und Ausschaltvorgänge miteinander ab. Ein Kondensator kann bei einer angelegten Spannung U die Ladung $Q = CU$ speichern, wobei C die Kapazität des Kondensators ist. Die Kapazität ergibt sich aus der Geometrie des Kondensators und der Art des verwendeten Dielektrikums. Für einen Plattenkondensator gilt $C = \varepsilon_0 \varepsilon_r F/d$, mit $\varepsilon_0 \varepsilon_r$ als Dielektrizitätskonstante (Zellflüssigkeit), F als Fläche einer Kondensatorplatte (Membrangröße) und d als Plattenabstand (Membrandicke). Mit Hilfe der Definitionsgleichung für den Strom $I = dQ/dt$ kann man den Zusammenhang zwischen Strom und Spannung am Kondensator angeben:

$$I = C \frac{dU}{dt} \quad \text{bzw.} \quad U = \frac{1}{C} \int I dt. \quad (1)$$

Wir wollen nun die Situation betrachten, in der das Membranmodell, d.h. die Parallelschaltung von Kondensator und ohmschen Widerstand, durch einen konstanten Strom I aufgeladen wird, der zum Zeitpunkt $t = 0$ eingeschaltet wird. Dabei benutzen wir die in der Elektrotechnik übliche Konvention, das konstante Größen (z.B. Gleichstrom) mit einem Großbuchstaben und zeitlich veränderliche Größen (z.B. Wechselstrom) durch kleine Buchstaben gekennzeichnet werden. Entsprechend Abb. 1 gelten nun folgende Bedingungen. Wegen des 2. Kirchhoff'schen Satzes (Knotensatz) gilt

$$i_C + i_R = I \quad (2)$$

und wegen der Parallelschaltung gilt die Gleichheit der Spannungen:

$$u_C = u_R \quad . \quad (3)$$

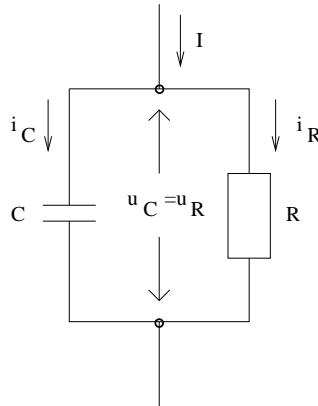


Abbildung 1:

Mit Hilfe des Ohm'schen Gesetzes und (2) ergibt sich für $u_R = i_R R = (I - i_C)R$. Die Gleichung (3) kann damit umgeschrieben werden in

$$u_C = (I - i_C)R. \quad (4)$$

Die zeitliche Ableitung dieser Gleichung liefert

$$\frac{du_C}{dt} = -R \frac{di_C}{dt}$$

bzw. unter Verwendung von (1)

$$\frac{i_C}{C} = -R \frac{di_C}{dt} \quad \text{bzw.} \quad \frac{di_C}{i_C} = -\frac{1}{RC} dt. \quad (5)$$

Die Lösung dieser Differentialgleichung liefert eine Exponentialfunktion für i_C

$$i_C = I \exp\left(-\frac{t}{\tau}\right) \quad \text{mit} \quad \tau = RC \quad (6)$$

und unter Verwendung von Gleichung (4) folgende Lösung für $u = u_C = u_R$

$$u = IR \left(1 - \exp\left(-\frac{t}{\tau}\right)\right). \quad (7)$$

Beim Einschalten des konstanten Stroms I zum Zeitpunkt $t = 0$ (positive Flanke des Stromimpulses) ist die Spannung $u = u_C = u_R = 0$ und der gesamte Strom I fließt über der Kondensator, so dass $i_C = I$ ist. Im Verlauf des Ausgleichsvorgangs lädt sich der Kondensator auf, das heißt der Strom i_C nimmt exponentiell ab, während der Strom i_R und die Spannung $u = u_C = u_R$ gemäß Gleichung (7) exponentiell wachsen. Nach vollständiger Aufladung fließt kein Strom mehr durch den Kondensator, das heißt $i_C = 0$ und $i_R = I$. Die *Zeitkonstante* mit der dieser Prozess abläuft ist $\tau = RC$, d.h. nach einer Zeit $t = \tau$ ist gemäß (6) und (7) der Strom i_C auf den Wert I/e abgeklungen (auf ca. 37 %) und die

im Versuch zu messende Spannung $u = u_C = u_R$ hat ca. 63% ihres Endwertes erreicht. Beim Ausschalten des konstanten Stroms I (negative Flanke des Impulses) verläuft dieser Prozess umgekehrt, jedoch mit der gleichen Zeitkonstante. Es gilt die gleiche Mathematik, nur dass in Gleichung (2) die rechte Seite verschwindet.

Stationärer Fall. Für den Fall der Signalausbreitung entlang einer Membran werden verschiedene Membranabschnitte betrachtet, die mit Längswiderständen verbunden sind (siehe Abb 5). Dabei fließen sowohl Querströme durch die einzelnen Membranabschnitte als auch ein Längsstrom entlang der Widerstände R_L . Durch diese Stromteilung wird das Signal von Membranabschnitt zu Membranabschnitt kleiner. Diese Signalabnahme soll im Versuch auch unter stationären Verhältnissen untersucht werden. Dazu wird ein konstanter Gleichstrom (Umschalter an der Konstantstromquelle) an die Schaltung angelegt. Bei Anlegen eines konstanten (nicht impulsförmigen) Stroms treten nach dem Ausgleichsvorgang (nach der Zeit $\tau = RC$) stationäre Verhältnisse auf und es fließt - wie oben gezeigt - kein Strom mehr durch die Kondensatoren C_M . Diese brauchen daher im stationären Fall nicht berücksichtigt werden. Um die Stromteilung zu beschreiben werden der Einfachheit halber in Abb. 2 nur zwei Membranabschnitte betrachtet, die durch R_L verbunden sind. Es gilt der

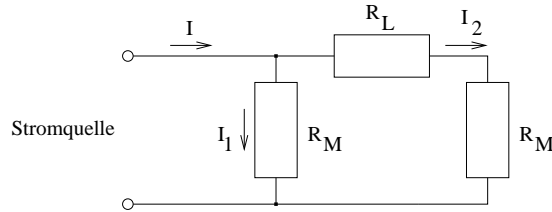


Abbildung 2:

Maschensatz $U_{AC} = U_{AB} + U_{BC}$ (1.Kirchhoffscher Satz), der sich mit Hilfe des Ohmschen Gesetzes umschreiben läßt in $I_1 R_M = I_2 (R_L + R_M)$. Daraus folgt die **Stromteilerregel**

$$\frac{I_1}{I_2} = \frac{R_L + R_M}{R_M} .$$

Daraus und aus dem Knotensatz $I = I_1 + I_2$ lassen sich die einzelnen Ströme errechnen zu

$$I_2 = I \frac{R_M}{R_L + R_M} \quad \text{und} \quad I_1 = I \frac{R_L + R_M}{R_L + 2R_M} .$$

Aus den Strömen lassen sich mit Hilfe des Ohmschen Gesetzes die zu messenden Spannungen berechnen zu

$$U_{AC} = I_1 R_M = I \frac{(R_L + R_M) R_M}{R_L + 2R_M} \quad \text{und} \quad U_{BC} = I_2 R_M = I \frac{R_M^2}{R_L + R_M} ,$$

sowie deren Verhältnis angeben (**Spannungsteilerregel**):

$$U_{BC} = U_{AC} \frac{R_M}{R_L + R_M} .$$

Bei Ausbreitung eines Signals entlang der Membran nimmt dessen Intensität ab.

Versuchsaufbau

Für den Versuchsaufbau stehen Ihnen eine Konstantstromquelle, ein Steckbrett, Labor-kabel, die entsprechenden Kondensatoren und Widerstände, Digitalmultimeter sowie ein Oszilloskop zur Verfügung. Die Konstantstromquelle hat zwei einstellbare Betriebszustände: 1. Impulsbetrieb (Rechteckmodus) und 2. stationärer Betrieb (Gleichstrommodus). Die Quelle liefert sowohl im stationären (zeitlich konstanten) Gleichstrommodus als auch im Impulsbetrieb einen von der äußeren Belastung unabhängigen Strom bzw. Stromimpulse. Die Größe des Stroms kann im Bereich weniger mA mit einem Potentiometer eingestellt werden. Das Oszilloskop als Meßgerät für Spannungen und deren zeitlicher Abhängigkeiten ist Ihnen bereits aus dem Versuch E1 vertraut. Für Messungen im Gleichstrombetrieb sollen die Digitalmultimeter verwendet werden. Anstelle des Oszilloskops kann auch das CASSY/PC-System verwendet werden.

Aufgaben

1. Messen Sie Impulslänge, Folgefrequenz und Amplitude der von der Konstantstromquelle abgegebenen Stromimpulse mit dem Oszilloskop. Da das Oszilloskop nur Spannungen messen kann, müssen Sie den Strom indirekt über den Spannungsabfall an einem 560Ω -Widerstand messen. Bauen Sie dazu die Schaltung gemäß Abb. 3 auf. (Schauen Sie sich auch das Signal an, welches beim Umschalten des Stromversorgungsgerätes auf zeitlich konstanten Gleichstrom entsteht.)

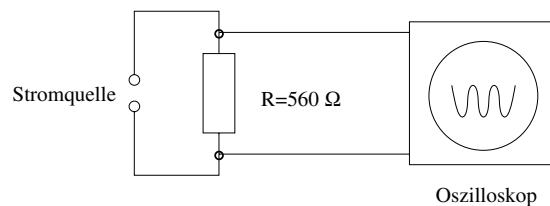


Abbildung 3:

2. Bauen Sie einen Membranabschnitt mit $C_M = 470 nF$ und $R_M = 2,2 k\Omega$ auf. Diese Werte beschreiben gut die elektrischen Eigenschaften einer Membran. Bei Anlegen der Stromimpulse führt das sprunghafte Einsetzen bzw. Aussetzen des Stromflusses zu einer mit der Zeitkonstanten zunehmenden bzw. abnehmenden Spannung ($u = u_R = u_C$) an der Membran. Messen Sie mit dem Oszilloskop an diesem Membranabschnitt die Membranzeitkonstanten für die Einschalt- und für die Ausschaltflanke des Impulses bei jeweils drei verschiedenen Stromwerten (Amplituden) der angelegten Impulse. (Die Zeitkonstante ist die Zeit, in der der Spannungswert auf 63% ($1 - 1/e$) seines Endwertes gestiegen bzw. auf 37% ($1/e$) seines Ausgangswertes gefallen ist). Aufbau und Messung erfolgt gemäß Abb.4.

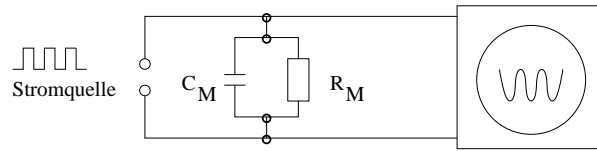


Abbildung 4:

3. Messen Sie die Membranzeitkonstanten bei einer dickeren und bei einer dünneren Membran. Verändern Sie dazu die Werte des Membrankondensators entsprechend. Benutzen Sie dafür zwei 470 nF Kondensatoren in Parallel- bzw. Reihenschaltung.
4. Berechnen Sie alle Zeitkonstanten und vergleichen Sie diese mit den gemessenen Werten.
5. Untersuchen Sie die Ausbreitung von Stromimpulsen und deren Veränderung entlang eines Dendriten. Dazu müssen insgesamt 8 Membranabschnitte mit $C_M = 470\text{ nF}$ und $R_M = 2,2\text{ k}\Omega$ aufgebaut werden, die jeweils über Längswiderstände $R_L = 560\ \Omega$ gemäß Abb. 5 verbunden sind. Neben den Querströmen durch die einzelnen Membranabschnitte tritt nun zusätzlich ein Längsstrom entlang der Membran auf. Betrachten Sie mit Kanal 1 des Oszilloskops stets den zeitlichen Spannungsverlauf der Impulse am ersten Membranabschnitt. Betrachten Sie mit Kanal 2 des Oszilloskops den zeitlichen Verlauf der Spannungen der Reihe nach an den anderen Membranabschnitten. Um sowohl Kanal 1 als auch Kanal 2 gleichzeitig beobachten zu können, muß das Oszilloskop auf "Dual" gestellt werden. Wegen des Abfalls der Spannungen von Membranabschnitt zu Membranabschnitt muß die Verstärkung von Kanal 2 mehrfach nachgeregelt werden. Skizzieren Sie die Signalformen des 1., 4. und 8. Membranabschnitts in einer grafischen Darstellung und interpretieren Sie das Ergebnis.

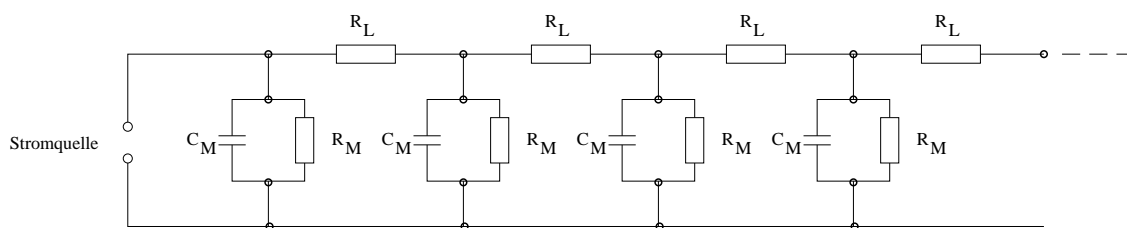


Abbildung 5:

6. Untersuchen Sie nun im **Gleichstrombetrieb** der Quelle die räumliche Ausbreitung eines zeitlich konstanten Signals (Reizes) entlang des Membranmodells (Abb. 5). Messen Sie dazu die an jedem der acht Membranabschnitte anliegende Spannung mit einem Digitalvoltmeter.

7. Tragen Sie die gemessenen Spannungen in einem Diagramm Spannung U/V über Weg x/nm auf, wobei angenommen werden soll, dass der Abstand zweier Membranabschnitte 0,5 mm beträgt. Ermitteln Sie aus dem Diagramm die Membranlängskonstante. Diese ist die Strecke, nach der der Spannungswert auf 37% (auf $1/e$) abgeklungen ist.
8. Wiederholen Sie die Messung aus Aufgabe 5 nachdem Sie die Kondensatoren C_M entfernt haben. Interpretieren Sie das Ergebnis.