

1. ZIELE

In diesem Versuch werden Sie den Transport von elektrischen Signalen in Nervenzellen mit einem Modell simulieren. Die Ausbreitung dieser Signale wird allein durch die elektrischen Eigenschaften der Nervenzelle bestimmt. Wie verzögern, dämpfen und verformen diese Eigenschaften die Signale?

2. DAS MODELL FÜR DIE SIGNALÜBERTRAGUNG

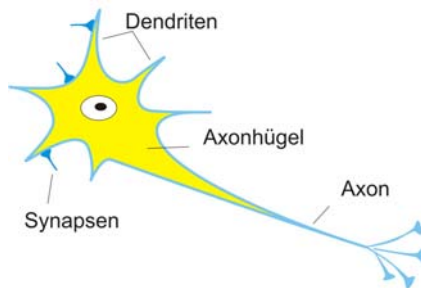


Abb. 1 Schema einer Nervenzelle

Bei einer Nervenzelle nehmen die Dendriten Signale über Synapsen auf. Über die Membran werden diese Signale zum Axonhügel weitergeleitet und dort summiert. Wird eine Reizschwelle überschritten, wird das Signal über das Axon und dessen Synapsen an andere Nervenzellen weitergeleitet.

Auf den Dendriten und dem Zellkörper breiten sich die Signale nur über kurze Strecken (mm-Bereich) *passiv* aus. Bei der Ausbreitung der Signale über das Axon (bis zu 1 m) müssen die Signale unterwegs verstärkt werden. Man spricht dann von *aktiver* Ausbreitung.

Zwei elektrische Eigenschaften der Membran sind für unser Modell wesentlich:



Abb. 2: Die Membran einer Nervenzelle ist etwa 7 nm dick und die Membranspannung beträgt ca. -70 mV.

1. Die Membran einer Zelle trennt das Innere der Zelle vom äußeren Bereich. Die Membran besteht aus einer Doppelschicht von Fettsäuremolekülen (C-H Ketten mit einer substituierten hydrophilen Kopfgruppe). Diese Doppelschicht ist elektrisch ein Isolator. Zu beiden Seiten dieser Lipid-Doppelschicht befindet sich Zellplasma (Elektrolytflüssigkeit), also ein elektrischer Leiter. Die Membran wirkt deshalb elektrisch wie ein Kondensator mit der Membrankapazität C_M .

2. Der Kondensator ist jedoch nicht perfekt. In die Membran sind einige ständig geöffnete Ionenkanäle eingebaut, damit Ionen ausgetauscht werden können. Deshalb muss man in einem Modell zusätzlich zum Kondensator einen Parallelwiderstand, den sogenannten Membranwiderstand R_M , berücksichtigen (siehe Abb. 3).

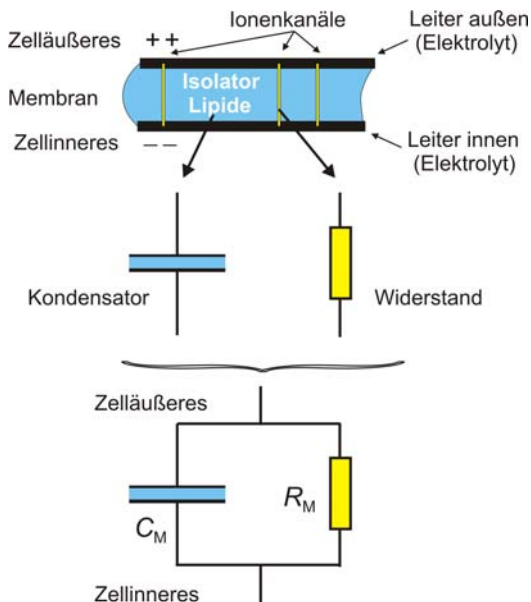


Abb. 3: Modell eines Membranabschnitts

Diese Kombination von Kondensator und Parallelwiderstand werden Sie hier im Versuch nutzen, um die passive Ausbreitung von elektrischen Impulsen über einen Membranabschnitt zu simulieren. Wenn die Zelle nicht erregt ist, im Ruhezustand, beträgt die Membranspannung etwa -70 mV. Ein Strom durch die Membran ändert diese Spannung, also die Potentialdifferenz zwischen Innen- und Außenraum der Zelle. Die damit verbundene Verformung und zeitliche Veränderung der Impulse sollen Sie mit diesem Modell untersuchen.

Der Idee zu diesem Versuch stammt von Dr. Theyßen, Universität Düsseldorf, die Anleitung hier wurde übernommen von Dr. Rückmann, Universität Bremen.

3. DAS SOLLTEN SIE WISSEN

Wie lautet das Ohmsche Gesetz? In welchen Einheiten werden die Größen gemessen?

Wie berechnet sich der Gesamtwiderstand, wenn man

zwei Widerstände parallel schaltet,

zwei Widerstände in Reihe schaltet?

Für verzweigte Stromkreise sind die Kirchhoffschen Regeln nützlich:

Was besagt die Knotenregel und was die Maschenregel? Skizze!

Ein Kondensator kann Ladungen speichern. Von welchen Größen hängt diese Ladungsmenge ab?

Was passiert, wenn man an einen Kondensator eine Gleichspannung anlegt und was, wenn man eine Wechselspannung anlegt?

4. VERSUCHSAUFBAU

Die elektrischen Bauteile, Kondensatoren und Widerstände, werden von Ihnen auf einem Steckbrett angeordnet und beschaltet. Die Signale erzeugt eine Konstantstromquelle mit zwei einstellbare Betriebszuständen: 1. Gleichstrombetrieb und 2. Impulsbetrieb. Die Größe des Stroms und die Impulsdauer können verändert werden. Mit einem Oszilloskop messen Sie Spannungen und deren zeitlichen Verlauf.

5. VERSUCHE

5.1. Elektrische Signale lassen sich mit einem Oszilloskop beobachten

Die elektrischen Signale in den Nervenzellen und in dem Simulationsmodell verändern sich zeitlich sehr schnell. Mit einem Oszilloskop lassen sich solche Änderungen verfolgen und messen. In diesem ersten Versuch sollen Sie sich mit dem Oszilloskop als Messgerät vertraut machen. Wie kann man mit ihm Zeiten und Spannungen messen und die Signale graphisch darstellen? Eine Anleitung dazu finden Sie am Arbeitsplatz. Lassen Sie sich von den vielen Knöpfen zur Bedienung nicht verwirren, Sie können nichts kaputt machen.

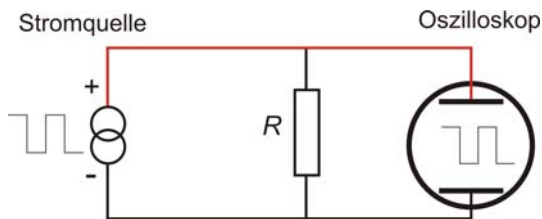


Abb. 4: Mit einem Oszilloskop lassen sich Spannungen und Zeiten messen.

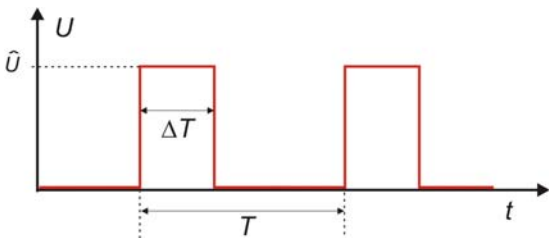


Abb. 5: Rechteckimpulse werden mit Periodendauer T , Pulsdauer ΔT und Amplitude \hat{U} charakterisiert.

5.1.1 Versuch

Bauen Sie die Schaltung gemäß Abb. 4 auf. Stellen Sie die Stromquelle zunächst auf den *Gleichstrombetrieb*. Verändern Sie die Größe des Stroms. Da ein Oszilloskop nur Spannungen messen kann, bestimmen Sie hier den Strom indirekt über den Spannungsabfall an einem $100\ \Omega$ -Widerstand: $I = U/R$

Beispiel: Sie messen eine Spannung von $0,2\ \text{V}$.

Wie groß ist der Strom I ? $I = 0,2\ \text{V} / 100\ \Omega = 0,002\ \text{A} = 2\ \text{mA}$.

Folgen Sie der Anleitung am Arbeitsplatz für eine Messung.

5.1.2 Versuch

Stellen Sie die Stromquelle dann auf den *Impulsbetrieb* um. Sie können Periodendauer T , Pulsdauer ΔT und Amplitude \hat{U} (Abb. 5) verändern.

Auswertung

Skizzieren Sie das Bild des Oszilloskops auf Millimeterpapier und bestimmen daraus T , ΔT und \hat{U} .

Anbei: Sie sollten für diesen Versuch unbedingt Millimeterpapier zur Hand haben. Sie müssen mehrere Oszilloskopbilder in Ihr Protokollheft übertragen und quantitativ auswerten. Übertragen Sie die *Gitternetzlinien* des Oszilloskops und den *Funktionsverlauf* maßstabsgerecht und so genau wie möglich. Notieren Sie stets die Einstellungen (Skalierung für U und t) des Oszilloskops. Eine sinnvolle Auswertung ist sonst nicht möglich.

5.2. Die Zelle wird erregt, das Membranpotential wird geändert

Die Membranspannung einer nicht erregten Nervenzelle (Abb. 2) liegt etwa bei -70 mV (Ruhepotential). Die Membran der Dendriten nehmen über die Synapsen elektrische Signale auf und verändern diese Spannung. Die Perioden- und Pulsdauer dieser Signale liegen im ms-Bereich und die Amplituden bei etwa +40 mV (Aktionspotential, Abb. 6). Die Stärke des Reizes beeinflusst kaum die Höhe des Signals, wohl aber die Zahl und den zeitlichen Abstand der ausgelösten Impulse.

In unserem Modell legen Sie einen elektrischen Rechteckimpuls an den Membranabschnitt.

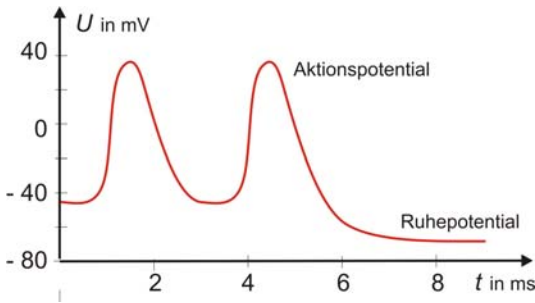


Abb. 6: Zeitlicher Verlauf der synaptischen Spannungsimpulse an einer Membran

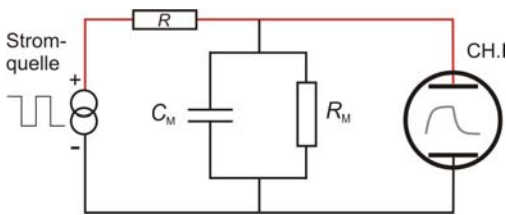


Abb. 7. An das Modell eines Membranabschnitts wird ein Rechteckimpuls angelegt.

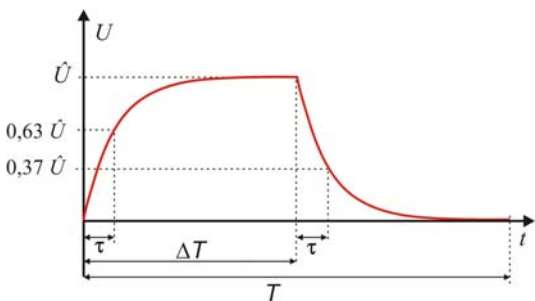


Abb. 8: So ähnlich sollte Ihr Signal auf dem Oszilloskop aussehen.

5.2.1 Versuch

Bauen Sie einen Membranabschnitt mit C_M und R_M wie in Abb. 7 auf. (Werte am Arbeitsplatz; sie beschreiben recht gut die elektrischen Eigenschaften einer Membran). Übertragen Sie das Bild des Oszilloskops auf Millimeterpapier.

Das sprunghafte Einsetzen des Stromimpulses führt zu einer zunehmenden Spannung U an der Membran wie in Abb. 8 skizziert. Wie schnell solche Impulse ihren Maximalwert erreichen, lässt sich mit einer Zeitkonstanten τ charakterisieren (s. weiter unten unter 6.1 Gl. 6).

Die Membranzeitkonstante τ ist die Zeit, in der der Spannungswert auf $63\% \cong (1 - 1/e)$ seines Endwertes angestiegen bzw. auf $37\% \cong (1/e)$ seines Ausgangswertes abgefallen ist. Sie lässt sich hier berechnen aus:

$$\tau = R \cdot C$$

$e = 2,718$

Auswertung

Wie schnell reagiert der Membranabschnitt auf den Stromimpuls? Bestimmen Sie aus dem Spannungsverlauf jeweils die Membranzeitkonstanten τ für die Einschalt- und für die Ausschaltflanke des Impulses.

5.2.2 Versuch

Die Membranzeitkonstante τ als eine charakteristische Kenngröße der Membran anzugeben, ist nur dann sinnvoll, wenn sie lediglich von den Eigenschaften der Membran (C_M, R_M) bestimmt wird und nicht von der Stromstärke der Reizung. Um das zu prüfen, wiederholen Sie den vorigen Versuch mit einem größerem/kleinerem Stromimpuls.

Auswertung

Hängt die Reaktionszeit der Zelle, die Zeitkonstante τ , von der Stärke des Reizes ab?

5.2.3 Versuch

Eine dünnere Membran besitzt eine größere Membrankapazität (s. 6.1). Welchen Einfluss hat die Membrandicke auf den Reiz? Wiederholen Sie den Versuch 5.2.1 mit einem anderen Kondensator (Arbeitsplatz).

Auswertung

Eine dünnere Membran reagiert langsamer/schneller auf den Reiz?

5.3. Die Erregung breitet sich aus

In dem vorigen Versuch haben Sie untersucht, wie durch Ströme quer durch die Membran eine lokale Änderung des Membranpotentials entsteht. Diese lokale Erregung breitet sich auf der Membran des Dendriten in Längsrichtung bis zum Axonhügel weiter aus. In diesem Versuchteil hier sollen Sie diese Ausbreitung von Stromimpulsen und deren Veränderung entlang eines Dendriten im Modell verfolgen.

Die Bedingungen für die Ausbreitung innerhalb und außerhalb der Membran sind verschieden, da der Elektrolyt im Innern einen wesentlich geringeren Querschnitt als im Außenbereich hat (Abb. 2). Der Elektrolyt hat deshalb im Innern einen höheren elektrischen Widerstand, der bei Betrachtung der räumlichen Ausbreitung der Impulse als Längswiderstand R_L berücksichtigt werden muss.

Dieser Längswiderstand R_L hängt von den Membraneigenschaften und von dem Durchmesser der Zelle (Leiterquerschnitt) ab und bestimmt die Reichweite der Ausbreitung der Impulse. Im Versuch wird die Signalausbreitung entlang einer Membran simuliert, indem mehrere Membranabschnitte durch Längswiderstände R_L verbunden werden, wie es in Abb. 9 skizziert ist. Der entsprechende "biologische" Abstand zwischen benachbarten Membranabschnitten beträgt etwa 0,5 mm.

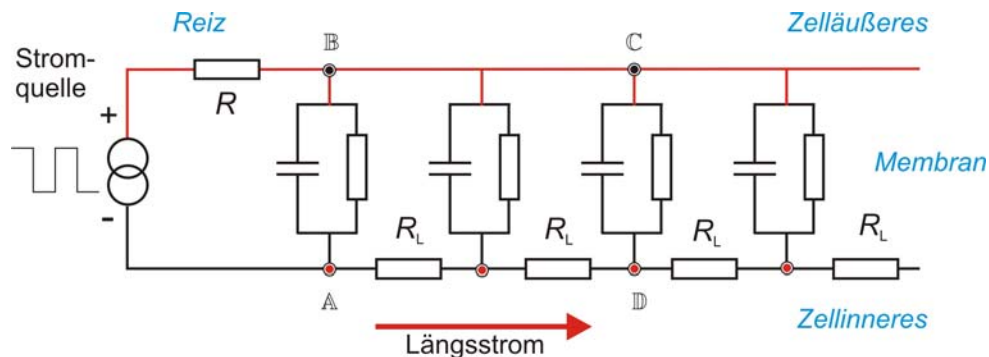


Abb. 9 Reihenschaltung von mehreren Membranabschnitten

5.3.1 Versuch

Bauen Sie insgesamt 8 Membranabschnitte wie in Abb. 9 auf (Impulsbetrieb, Werte am Arbeitsplatz). 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. Messen Sie mit Kanal 2 des Oszilloskops den zeitlichen Verlauf der Spannungen der Reihe nach an den anderen Membranabschnitten.

Skizzieren Sie den Signalverlauf des 1. und 8. Membranabschnitts (im gleichen Diagramm).

Auswertung

1. Tragen Sie graphisch die Spannungsamplituden \hat{U}_n als Funktion der Membranabschnitte n auf. Wählen Sie für die Abstände n jeweils 1 cm und legen Sie eine möglichst glatte Kurve durch die Messpunkte.
2. Zeichnen Sie die Horizontale ein, auf der die Spannung 37% ($1/e$) von \hat{U}_1 beträgt. Nach wie vielen Membranabschnitten ist die Spannungsamplitude auf diesen Wert abgefallen?
4. Die *Membranlängskonstante* λ gibt an, nach welcher Strecke die Ausgangsspannung auf 37% abgefallen ist. Berechnen Sie λ , wenn der tatsächliche Abstand zweier Membranabschnitte 0,5 mm beträgt.

5.3.2 Versuch

Untersuchen Sie nun die räumliche Ausbreitung eines zeitlich konstanten Signals (Reizes) entlang des Membranmodells (Abb. 9). Wiederholen Sie dazu die Messungen vom vorherigen Versuch im *Gleichstrombetrieb* und vergleichen Sie die Messwerte. Ergebnis? Deutung?

5.3.3 Versuch

Entfernen Sie alle Kondensatoren aus dem letzten Versuchsaufbau. Wiederholen Sie die Messungen im *Gleichstrombetrieb*. Interpretieren Sie das Ergebnis.

6. PHYSIKALISCHE GRUNDLAGEN

6.1. Ausgleichsvorgang

Als Ausgleichsvorgang bezeichnet man das zeitliche Verhalten von Strom und Spannung nach dem Ein- oder Ausschalten 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 Ausschalt Vorgänge miteinander ab.



$$C = \varepsilon A / d,$$

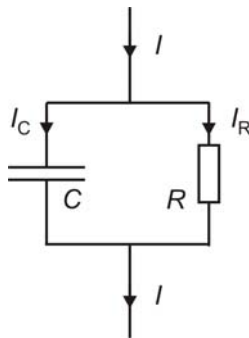
Ein Kondensator kann bei einer angelegten Spannung U die Ladung $Q = CU$ speichern, wobei C die Kapazität des Kondensators ist. Die Kapazität ergibt sich aus der Geometrie des Kondensators und der Art des verwendeten Dielektrikums. Für einen Plattenkondensator gilt mit

ε : Dielektrizitätskonstante (Zellflüssigkeit),
 A : Fläche einer Kondensatorplatte (Membrangröße) und
 d : 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, die Parallelschaltung von Kondensator und ohmschen Widerstand, durch einen konstanten Strom I zum Zeitpunkt $t = 0$ aufgeladen wird.



Entsprechend Abb. 10 gelten nun folgende Bedingungen: Wegen der Knotenregel gilt für die Summe der Ströme:

$$I_C + I_R = I \quad (2)$$

und wegen der Parallelschaltung gilt die Gleichheit der Spannungen:

$$U_C = U_R \quad (3)$$

Mit Hilfe des Ohmschen Gesetzes und (2) ergibt sich für

$$U_R = I_R R = (I - I_C) R. \quad \text{und damit auch} \quad U_C = (I - I_C) R \quad (4)$$

Abb. 10

Die zeitliche Ableitung dieser Gleichung liefert $\frac{dU_C}{dt} = -R \frac{dI_C}{dt}$

und unter Verwendung von (1) $\frac{I_C}{C} = -R \frac{dI_C}{dt}$ bzw. $\frac{dI_C}{I_C} = -\frac{1}{RC} dt$ (5)

Die Lösung dieser Differentialgleichung ist eine Exponentialfunktion für I_C und $U = U_C = U_R$:

$$I_C = I \exp\left(-\frac{t}{\tau}\right) \quad \text{mit} \quad \tau = RC \quad \text{und mit Gl. (4) folgt} \quad U = I R \left(1 - \exp\left(-\frac{t}{\tau}\right)\right) \quad (6)$$

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 den Kondensator, so dass $I_C = I$ ist. Im Verlauf des Ausgleichsvorgangs lädt sich der Kondensator auf. Der Strom I_C durch den Kondensator nimmt dabei exponentiell ab, während der Strom I_R durch den Widerstand und die Spannung $U = U_C = U_R$ gemäß Gleichung (6) exponentiell wachsen. Nach vollständiger Aufladung fließt kein Strom mehr durch den Kondensator, dann ist $I_C = 0$ und $I_R = I$. Die Zeitkonstante mit der dieser Prozess abläuft ist $\tau = RC$, d.h. nach einer Zeit $t = \tau$ ist gemäß (6) 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, $I = 0$.

6.2. Stationärer Fall

Für den Fall der Signalausbreitung entlang einer Membran werden verschiedene Membranabschnitte betrachtet, die mit Längswiderständen verbunden sind (siehe Abb 9). 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. Bei Anlegen eines konstanten (nicht impulsförmigen) Stroms treten nach dem Ausgleichsvorgang (nach der Zeit $\tau = R C$) 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.

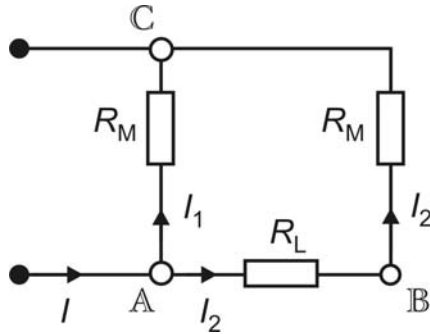


Abb. 11

Um die Stromteilung zu beschreiben werden der Einfachheit halber in Abb. 11 nur zwei Membranabschnitte betrachtet, die durch R_L verbunden sind. Es gilt die Maschenregel $U_{AC} = U_{AB} + U_{BC}$, die sich mit Hilfe des Ohmschen Gesetzes umschreiben lässt in

$$I_1 R_M = I_2 (R_L + R_M)$$

Daraus und aus der Knotenregel $I = I_1 + I_2$ ergeben sich die einzelnen Ströme zu

$$I_1 = I \frac{R_L + R_M}{R_L + 2R_M} \qquad I_2 = I \frac{R_M}{R_L + 2R_M}$$

Aus den Strömen lassen sich mit dem Ohmschen Gesetz die zu messenden Spannungen berechnen:

$$U_{AC} = I_1 R_M = I \frac{(R_L + R_M)}{R_L + 2R_M} R_M \qquad U_{BC} = I_2 R_M = I \frac{R_M}{R_L + 2R_M} R_M ,$$

sowie deren Verhältnis angeben (Spannungsteilerregel):

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

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

Nicht vergessen: Sie sollten für diesen Versuch unbedingt Millimeterpapier mitbringen.

Sie müssen mehrere Oszilloskopbilder in Ihr Protokollheft übertragen und quantitativ auswerten.

Übertragen Sie die Gitternetzlinien des Oszilloskops und den Funktionsverlauf maßstabsgerecht und so genau wie möglich.

Notieren Sie stets die Einstellungen (Skalierung für U und t) des Oszilloskops. Eine sinnvolle Auswertung ist sonst nicht möglich.