

Name 1:	Matrikelnr.:
Name 2:	Matrikelnr.:

Datum:	Antestat:
Datum:	Abtestat:
Gruppennr.:	Punkte:

B1: Elektrische Leitung und RC-Schaltungen / Eigenschaften von Membranen

1. Kurzbeschreibung

In diesem Versuch werden die Grundlagen der Leitungsmechanismen, die in den Zellen von Lebewesen eine große Rolle spielen, sowie die passive elektrotonische Signalausbreitung auf Nervenfasern erarbeitet.

1.1 Biologischer Kontext

Das Innere und Äußere einer Zelle trennt eine Membran, auf deren beiden Seiten sich leitende Elektrolytlösungen befinden (Abb. 1). Die Doppellipidschicht der Membran ist im Vergleich dazu ein Isolator. Ein Isolator zeichnet sich dadurch aus, dass auf beiden Seiten elektrische Ladungen unterschiedlichen Vorzeichens gespeichert werden können und ein Ladungsausgleich durch Stromfluss verhindert wird. Die Elektrolyte sind jedoch nicht vollständig gegeneinander isoliert. Durch passive, ständig geöffnete und in die Membran eingelagerte Ionenkanäle können Ionen – und damit elektrische Ströme – durch die Membran fließen.

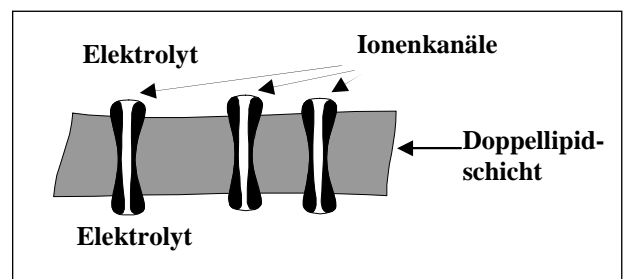


Abb. 1: Schematische Darstellung einer Zelle

Bei Nervenzellen erfolgt die Aufnahme von Signalen – zeitlich veränderliche Ströme und Spannungen – an den Dendriten durch Synapsen anderer Nervenzellen (Abb. 2). Sie breiten sich dann über den Zellkörper zum Axonhügel aus, wo alle einlaufenden Signale summiert werden. Ist das Summensignal größer als ein bestimmter Schwellwert, werden Aktionspotentiale ausgelöst. Zur Weiterleitung der Erregung dient das Axon. Auf Dendriten und Zellkörper breiten sich die Signale über kurze Strecken (im Millimeterbereich) rein passiv (elektrotonisch) aus. Ihre zeitlichen und räumlichen Parameter haben entscheidenden Einfluss darauf, ob der Schwellwert erreicht wird und das Neuron „feuert“. Die Signalausbreitung wird allein durch die elektrischen Eigenschaften der Nervenzelle bestimmt.

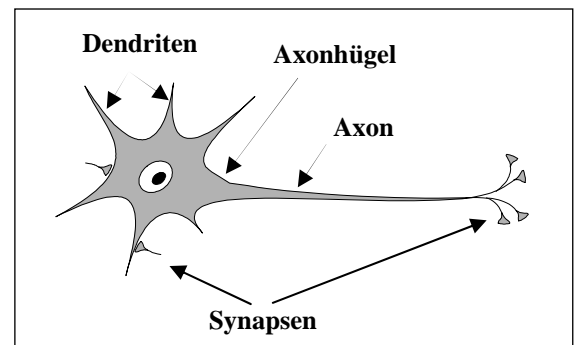


Abb. 2: Schematische Darstellung einer Nervenzelle

1.2 Physikalischer Kontext

Den Zusammenhang zwischen Stromstärke und resultierenden Spannungsabfall untersuchen Sie an elektrischen Bauteilen, die ein ähnliches Verhalten zeigen, wie die verschiedenen Ionenkanäle in biologischen Membranen. Die Leitungseigenschaften eines physiologisch relevanten Elektrolyts (Kaliumchlorid) wird in Abhängigkeit von der Stromstärke und der Geometrie der Anordnung untersucht.

Weiterhin betrachten Sie ein einfaches Modell einer biologischen Membran. Dabei repräsentieren Kondensator (Membrankapazität) und ohmscher Widerstand (Membranwiderstand) die isolierende Eigenschaft der Doppellipidschicht.

1.3 Physikalische Grundbegriffe

(Elektrische) Stromstärke, (elektrische) Spannung, (elektrischer) Leitwert, (elektrischer) Widerstand, (elektrische) Leitfähigkeit, spezifischer Widerstand, Periodendauer, Pulsdauer, Amplitude, Frequenz und (Membran-)Zeitkonstante eines periodischen Signals, (Membran-)Längskonstante, Potentialdifferenz, ohmsches Gesetz, Kondensator, (Membran-)Kapazität, (Membran-)Widerstand, Parallelschaltung von Kapazität und Widerstand

2. Komponenten für den Versuchsaufbau:

Stromquelle 1 für wahlweise Gleich- und Wechselstrom (regelbar zwischen 0 und 20 mA)

1 Widerstand unbekannter Größe auf Plexiglasbrett

7 Kabel mit Laborsteckern

2 Digitalmultimeter

1 Wanne mit Führungsschiene inklusive 2 Elektroden mit Füllstandsmarkierung

1 Spritzflasche mit demineralisiertem Wasser

1 größere Plastikflasche mit 0,1 molarer KCl- Lösung

1 Trichter

1 Fotoschale 30 · 40 cm²

1 Oszilloskop Hameg HM 400-40 MHz

Stromquelle 2 für wahlweise Gleichstrom oder 100 Hz Rechtecksignal; regelbar zwischen 0 - 3 mA;

1 Steckbrett aus Plexiglas mit insgesamt 12 Kupferblechen

2 Übergangskabel von Laborsteckern auf BNC

1 graues Steckbrett mit: 1 Widerstand 2,2 k Ω

1 Kondensator 470 nF

1 Widerstand 560 Ω

1 Kondensator 220 nF

1 Kondensator 1000 nF

3. Durchführung des Versuches

Die nachfolgende Anleitung zur Durchführung des Versuches hat vier wesentliche Komponenten.

A Fragen und Aufgabenstellungen sind am Anfang mit einem A gekennzeichnet.

F Formeln und Regeln werden vorne mit einem F gekennzeichnet und durchnummeriert.

• *Kursiv geschriebene Zeilen markiert mit einem Punkt dienen als Anleitung bzw. Hilfestellung zur Versuchsdurchführung.*

H *Kursiv geschriebene Zeilen, die zusätzlich mit H gekennzeichnet sind, enthalten darüber hinaus kleinschrittige Erklärungen, die in einzelnen Fällen hilfreich sein können.*

3.1 Vorbereitung

- *Machen Sie sich mit den einzelnen Komponenten des Versuchsaufbaus (2.) vertraut und kontrollieren Sie, dass alle Teile vorhanden sind.*

3.2 Untersuchen Sie den Zusammenhang zwischen Stromstärke und resultierenden Spannungsabfall an einem ohmschen Widerstand

Elektrische Schaltungen lassen sich vereinfacht durch Schaltbilder beschreiben. Jedes Bauteil wird dabei durch ein Symbol und die Verbindungen der Bauteile (also die Kabel) durch Striche dargestellt. Man hat sich international auf eine einheitliche Symbolsprache geeinigt, die in Deutschland in den Normen DIN EN 60617 von 1997 festgelegt ist. Die folgende Tabelle zeigt für einige wichtige Bauteile die zugehörigen Schaltsymbole. Sie können diese Tabelle wie ein "Wörterbuch" zum Lesen der Schaltbilder benutzen.

Bauteil	Schaltsymbol	Bauteil	Schaltsymbol	Bauteil	Schaltsymbol
ideale Stromquelle		ideale Spannungsquelle		ohmscher Widerstand	
Gleichstrom (gebräuchlich)		Batterie		Diode	
Wechselstrom		Kabelkreuzung (leitende / nicht leitende Verbindung)		Kondensator	
Amperemeter		Voltmeter		Ohmmeter	

- Bauen Sie die dafür notwendige Versuchsanordnung mit Hilfe des Schaltplans (Abb. 3) auf.

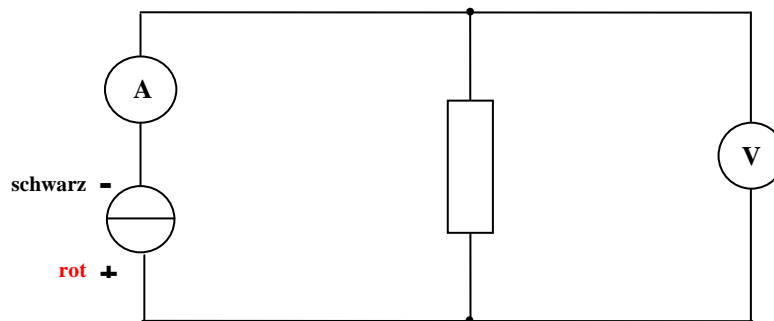


Abb. 3: Schaltplan zur Widerstandsmessung

- H Es kann hilfreich sein, die Zeichnung entsprechend zu beschriften. Dies gilt auch für die nachfolgenden Anweisungen. Benutzen Sie den **unbeschrifteten ohmschen Widerstand** auf dem kleinen Steckbrett.
- Schließen Sie den schwarzen Ausgang (-) der Stromquelle 1 an die \perp - oder COM-Buchse des Amperemeters an. Verbinden Sie den roten Ausgang (+) der Stromquelle und die mA-Buchse des Amperemeters mit den Buchsen des Widerstands. Um den Spannungsabfall am ohmschen Widerstand zu messen, schließen Sie das Voltmeter direkt vor und hinter dem Widerstand an. Die Anschlüsse am Voltmeter sind die: \perp - bzw. COM-Buchse und die V-Buchse.
 - Schalten Sie das Voltmeter und Amperemeter ein und stellen Sie es auf Gleichspannung bzw. Gleichstrom (DC).
 - Schalten Sie die Stromquelle ein und stellen Sie diese auf Gleichstrom.
 - Variieren Sie die Stromstärken zwischen -5 mA und 5 mA. Das Voltmeter sollte zunächst **positive Werte** anzeigen (ggf. müssen Sie den \perp - und V-Anschluss vertauschen). Ändern Sie die Stromrichtung, indem Sie die Anschlüsse an der Stromquelle vertauschen (nicht an den Messgeräten).
 - Wählen Sie für jede Stromrichtung drei Stromstärken, und tragen Sie die am ohmschen Widerstand abfallenden Spannungen in die Tabelle ein.

I/mA						
U/V						

- A Tragen Sie auf Millimeterpapier möglichst blattfüllend die Spannung über die Stromstärke auf und zeichnen Sie eine Ausgleichskurve (bzw. -gerade) ein.
- H Abszisse (x-Achse): Stromstärke I ; Ordinate (y-Achse): Spannung U . Wählen Sie die Grenzen anhand Ihrer Messwerte.

Eine solche graphische Darstellung der elektrischen Eigenschaften bezeichnet man als **Kennlinie**.

A Welcher Zusammenhang besteht hier zwischen Spannung und Stromstärke? (linear, nicht linear etc.)

.....

Aus der Kennlinie eines Bauteils kann für jede Stromstärke (innerhalb des vermessenen Bereiches) dessen Widerstand R abgeleitet werden. Der Widerstand R bei einer bestimmten Stromstärke I ist der Quotient aus der bei dieser Stromstärke auftretenden Spannung U .

F(1)
$$R = \frac{U}{I}$$

R : Widerstand (SI-Einheit: $1 \Omega = 1 \text{ Ohm}$)

U : Spannung (SI-Einheit: $1 \text{ V} = 1 \text{ Volt}$)

I : Stromstärke (SI-Einheit: $1 \text{ A} = 1 \text{ Ampere}$)

A Bestimmen Sie den Widerstand R für mindestens vier verschiedene Stromstärken der obigen Messung und tragen Sie diesen in die Tabelle ein. Wählen Sie Stromstärken aus, die möglichst gleichmäßig über den gesamten Messbereich verteilt sind.

I/mA	U/V	R/Ω	G/S

A Diskutieren Sie die Ergebnisse. Was können Sie aufgrund Ihrer Ergebnisse über die Abhängigkeit des Widerstandes von der Stromstärke sagen?

.....

A Bestimmen Sie aus den Werten in der Tabelle den arithmetischen Mittelwert für den Widerstand: $R = \dots\dots\dots \Omega$

A Bestimmen Sie nun aus der Steigung Ihrer Ausgleichsgeraden den Widerstand $R = \frac{\Delta U}{\Delta I} = \dots\dots\dots \Omega$

Der Widerstand R kann auch mit einem Digitalmultimeter direkt gemessen werden.

A Nehmen Sie den ohmschen Widerstand aus der Schaltung und messen Sie den Widerstand R mit dem Multimeter.

H Verwenden Sie eines der Digitalmultimeter als Ohmmeter, indem Sie den Wahlschalter auf Ω stellen. Verbinden Sie den Widerstand mit der \perp - oder COM-Buchse und der V- bzw. Ω -Buchse des Ohmmeters.

$R = \dots\dots\dots \Omega$

A Vergleichen Sie alle Werte für R . Was stellen Sie fest? Begründen Sie!

.....

.....

.....

Alternativ zum Widerstand R eines Bauteils kann auch der Leitwert angegeben werden. Dieser ist definiert als der Kehrwert des Widerstandes R also als Quotient aus Stromstärke I und Spannung U .

F(2)
$$G = \frac{1}{R} = \frac{I}{U}$$

G : Leitwert (SI-Einheit: 1 S = 1 Siemens)

U : Spannung (SI-Einheit: 1 V = 1 Volt)

I : Stromstärke (SI-Einheit: 1 A = 1 Ampere)

A Berechnen Sie jetzt in der obigen Tabelle auch die Leitwerte.

Eine Diode lässt – im Gegensatz zum Ohmschen Widerstand – Elektronen bevorzugt in einer bestimmten Richtung passieren. Bei Lebewesen gibt es Ionenkanäle mit unterschiedlichen Eigenschaften. Es gibt solche, die ein „Ohmsches Verhalten“ zeigen, aber auch solche, die – ähnlich wie bei einer Diode – Ionen in einer bestimmten Richtung bevorzugt passieren lassen. Bei den intra- und extrazellulären Flüssigkeiten der Zelle handelt es sich um Elektrolyte, das heißt Flüssigkeiten, in denen positive (u.a. Na^+ , K^+ und Ca^{2+}) und negative (u.a. Cl^-) Ionen gelöst sind. Durch Bewegung dieser Ionen – z. B. durch eine angelegte Wechselspannung – kann in einem Elektrolyten elektrische Ladung transportiert werden, also ein elektrischer Strom fließen. Weitere Ausführungen zur Ionenleitung in Flüssigkeiten finden Sie in: *Demtröder. Experimentalphysik II. Elektrizität und Optik. 2. Aufl., Seite 57.*

Die folgenden Untersuchungen konzentrieren sich auf die elektrischen Eigenschaften eines Elektrolyts.

3.3 Untersuchen Sie, ob eine 0,1-molare KCl-Lösung ein ohmsches Verhalten zeigt.

Ist der Widerstand R bzw. der Leitwert G unabhängig von der Stromstärke, spricht man von einem ohmschen Verhalten.

Eine 0,1-molare KCl-Lösung besteht aus 0,1 mol KCl-Moleküle gelöst in einem Liter destillierten Wasser. Sie liegen darin als K^+ - und Cl^- -Ionen vor. Es befinden sich also positive und negative Ionen in einer Konzentration von jeweils 0,1 mol/l in der Lösung. Diese Ionenkonzentrationen sind vergleichbar mit der Gesamtkonzentration positiver bzw. negativer Ionen in der Intra- und Extrazellulärflüssigkeit, deren genaue Zusammensetzung ist jedoch komplizierter.

- Hängen Sie die beiden Edelmetallelektroden in die äußeren Führungen der Wanne.
- Nehmen Sie den Widerstand aus der Schaltung und ersetzen Sie ihn mit Hilfe der Krokodilklemmen durch die beiden Edelmetallelektroden. Füllen Sie die Wanne etwa bis zur unteren Markierung mit der 0,1-molaren KCl-Lösung.
- Schalten Sie die Stromquelle 1 auf Wechselstrombetrieb um.
- Schalten Sie bei beiden Digitalmultimeter auf Wechselstrom bzw. Wechselspannung um, indem Sie den Taster DC/AC aktivieren.
- Schalten Sie die Stromquelle und das Amperemeter ein und stellen Sie eine Stromstärke von $\approx 2 \text{ mA}$ ein.

A Tragen Sie für 5 verschiedene Stromstärken von 0 – 5 mA den Spannungsabfall zwischen den Elektroden in die Tabelle ein.

I/mA						
U/V						

A Tragen Sie wieder die Kennlinie auf Millimeterpapier auf. Bestimmen Sie aus der Steigung den Widerstand R des Elektrolyten und den Leitwert.

$R = \dots\dots\dots \Omega$

$G = \dots\dots\dots \text{S}$

A Diskutieren Sie aufgrund Ihrer Messwerte, ob der Elektrolyt ein ohmsches Verhalten zeigt! Notieren Sie Ihr Ergebnis.

.....

.....

.....

3.4 Untersuchen Sie, ob und wie der Leitwert einer 0,1-molaren KCl-Lösung von der Geometrie der Anordnung abhängt. (Die Stromstärke bleibt jetzt konstant.)

Im Gegensatz zu den elektrischen Bauteilen des ersten Versuchsteils, haben Sie nun die Möglichkeit, die Geometrie des Leiters zu verändern und diesen Einfluss auf den Leitwert zu untersuchen. Verändert wird zunächst der Abstand der Elektroden, danach die Querschnittsfläche.

- Stellen Sie den Strom auf 3 mA ein
- Messen Sie den Spannungsabfall und tragen Sie ihn in die 1. Zeile der Tabelle ein
- Hängen Sie eine der Elektroden in die mittlere Führungsschiene der Wanne, so dass der Elektrodenabstand und damit die Leiterlänge gerade halbiert wird.
- Messen Sie erneut und tragen Sie Ihre Messwerte in die Tabelle ein.

Elektrodenabstand	I/mA	U/V	G/S
einfach			
halbiert			

A Bestimmen Sie die Leitwerte bei einfachem und halbem Elektrodenabstand (aus der gemessenen Spannung bei der vorgegebenen Stromstärke von 3 mA).

A Diskutieren Sie aufgrund Ihrer Auswertung, welche Abhängigkeit zwischen Leitwert und Elektrodenabstand bzw. Leiterlänge bestehen könnte. Notieren Sie Ihre Ergebnisse.

.....

.....

Jetzt verändern Sie den Leitungsquerschnitt.

- Hängen Sie die Elektrode aus der mittleren Führungsschiene wieder in die äußere Führungsschiene.
- Verdoppeln Sie den Leitungsquerschnitt durch Auffüllen der Wanne bis zur mittleren Markierung.
- Messen Sie den Spannungsabfall und tragen Sie ihn in die Tabelle ein.
- Verdreifachen Sie die Querschnittsfläche durch Auffüllen bis zur oberen Markierung.
- Messen Sie wieder den Spannungsabfall und tragen Sie ihn in die Tabelle ein.

A Bestimmen Sie die Leitwerte und tragen Sie diese ebenfalls in die Tabelle ein.

Querschnittsfläche	I/mA	U/V	G/S
einfach			
doppelt			
dreifach			

A Diskutieren Sie aufgrund Ihrer Auswertung, welche Abhängigkeit zwischen Leitwert und Leiterquerschnitt bestehen könnte!

Der Leitwert einer Anordnung aus Elektrolyten und Elektroden ist, wie Ihre bisherigen Messungen zeigen, von der Geometrie der Anordnung (hier Elektrodenabstand und -querschnitt) abhängig. Der Leitwert des Intrazellulärraums hängt dabei in gleicher Weise vom Zellquerschnitt ab, wie Sie es hier im Experiment für eine einfache Geometrie gemessen haben. Dieser Zusammenhang ist bei der Erregungsausbreitung entlang Nervenzellen wichtig.

Um die Leitungseigenschaften von Elektrolyten im Lebewesen zu beschreiben, benötigt man eine Größe, die von der jeweiligen Geometrie (z. B. Größe und Form der Zelle bei der Intrazellulärflüssigkeit) unabhängig ist. Dies ist die sogenannte Leitfähigkeit σ des Elektrolyten. Sie beschreibt, unabhängig von der Geometrie der Anordnung, nur die Leitungseigenschaften des jeweiligen Elektrolyten und ist charakteristisch für jede Elektrolytlösung.

F(3)

$$\sigma = G \cdot \frac{l}{A}$$

σ : Leitfähigkeit (SI-Einheit: $1 \frac{S}{m}$)

G: Leitwert (SI-Einheit: $1 S = 1$ Siemens)

A: Fläche der Elektrode (SI-Einheit: $1 m^2$)

l: Abstand der Elektroden (SI-Einheit: $1 m$)

3.5 Bestimmen Sie mit Hilfe des Oszilloskops die Stromstärke.

In den folgenden Versuchsteilen untersuchen Sie die Funktionsweise einer biologischen Membran. An einem einfachen Modell wird die zeitliche Reaktion des Membranpotentials auf ein rechteckiges Stromsignal mit einem Oszilloskop veranschaulicht.

Sie bauen eine Schaltung auf, bei der ein Strom I durch den Widerstand $R = 100 \Omega$ fließt. Nach dem ohmschen Gesetz (vgl. F(1), F(4)) wird am Widerstand ein Spannungsabfall erzeugt. Diese Spannung U wird auf dem Oszilloskop dargestellt. Erläuterungen zu Aufbau und Funktionsweise des Oszilloskops finden Sie in: *Meschede: Gerthsen Physik. 22. Aufl., Seite 453f.*

F(4) Ohmsches Gesetz:

$$U = R \cdot I$$

U : Spannung am Widerstand (SI-Einheit: $1 V = 1$ Volt)

R : Widerstand (SI-Einheit: $1 \Omega = 1$ Ohm)

I : Stromstärke (SI-Einheit: $1 A = 1$ Ampere)

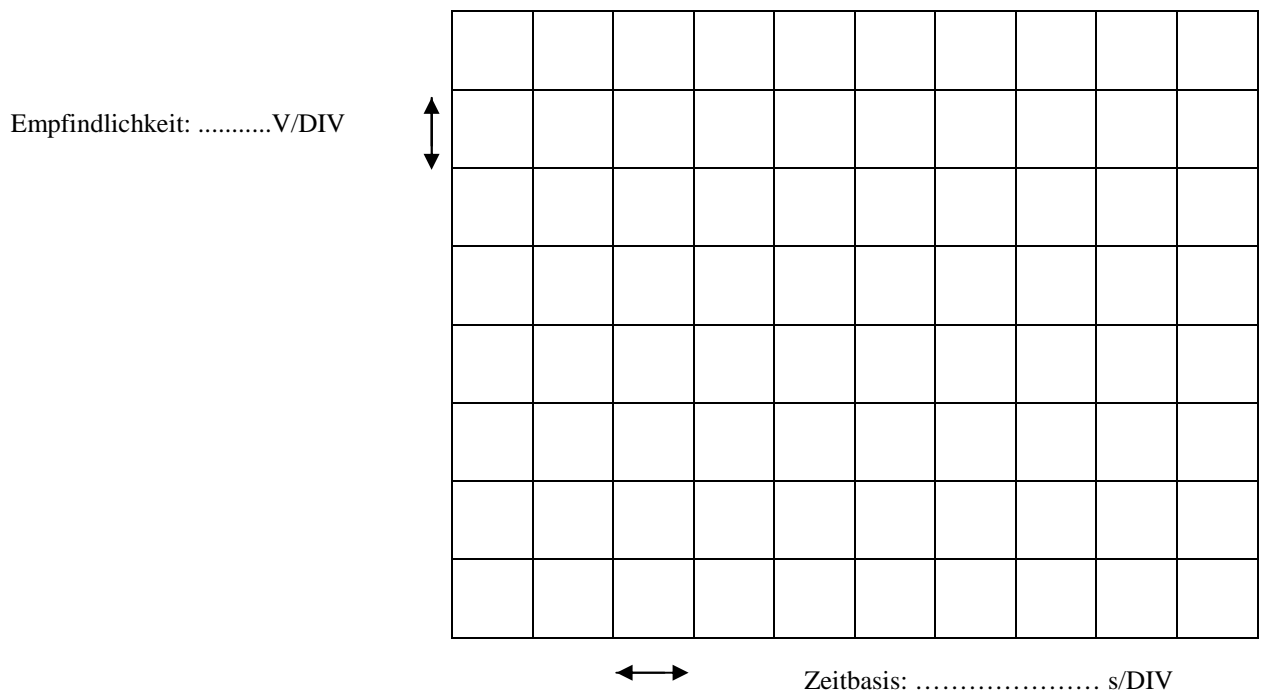
- Bauen Sie die Versuchsanordnung mit Hilfe der Schaltskizze auf.



Abb. 4: Schaltskizze zur Strommessung

- Verwenden Sie den Widerstand aus Versuchsteil 3.2. Sie sollten ihn etwa zu $R = 100 \Omega$ bestimmt haben.
- Stecken Sie die Stromquelle 2 in eine Steckdose und schalten Sie diese ein.
- Mit dem linken Schalter können Sie wählen, ob die Stromquelle Gleichstrom oder Rechteckstrom liefern soll. Stellen Sie Rechteckbetrieb ein.
- Mit dem Drehknopf in der Mitte können Sie die Stromstärke von etwa $0 - 3 mA$ einstellen. Stellen Sie den Drehknopf etwa in der Mitte zwischen diesen beiden Einstellungen ein.

- Überprüfen Sie die Einstellungen des Oszilloskops.
- H Schalten Sie das Oszilloskop an.
Drehen Sie die äußeren zwei großen grauen Drehregler (Time/DIV und Volts/DIV) so, dass die beleuchteten Markierungen in etwa oben sind.
Stellen Sie den Schalter TRIGGER auf „DC“ und aktivieren Sie den Taster „CHI“. Überprüfen Sie, dass sich alle weiteren Tasten im gelösten Zustand befinden (nicht beleuchtet).
Schließen Sie den (y1)-Eingang unten kurz, indem Sie den Schalter "GND" über der Buchse aktivieren. So gelangen zunächst keine externen Signale in das Oszilloskop. Mit dem Drehregler „POSITION 1“ können Sie die Nulllinie verschieben.
Mit dem Drehknopf "Time/DIV" (oben) steuern Sie die Geschwindigkeit, mit der der Leuchtpunkt horizontal über den Schirm bewegt wird.
- Deaktivieren Sie den Schalter "GND". Jetzt wird das Signal, das die Stromquelle liefert, als Bewegung des Strahls in vertikaler Richtung dargestellt.
 - Stellen Sie nun Zeitbasis und Empfindlichkeit am Oszilloskop so ein, dass Sie ein stehendes Bild mit 2 bis 3 Perioden auf dem Oszilloskopschirm erhalten.
- A Übertragen Sie den Kurvenverlauf vom Oszilloskopschirm in das folgende Raster und notieren Sie am Rand die Einstellungen für die Skalierung der x-Achse (Zeitbasis) und der y-Achse (Empfindlichkeit).



- H „DIV“ steht für „Abschnitt“. Ein Abschnitt bezeichnet ein Kästchen auf dem Bildschirm des Oszilloskops.
- A Tragen Sie mit einer anderen Farbe die Nulllinie in das obige Raster ein. Die Nulllinie gibt die vertikale Position des Leuchtpunktes bei 0 V Eingangssignal an. (Sie sehen Sie, wenn Sie den Schalter "GND" aktivieren.)
- A Bestimmen Sie die Kenngrößen des Signals aus dem ins Raster übertragenen Kurvenverlauf.

Pulsdauer ΔT in s:DIV $\Delta T = \dots\dots\dots$ s

Periodendauer T in s:DIV $T = \dots\dots\dots$ s

Pulsfrequenz $\nu = \frac{1}{T} = \dots\dots\dots \frac{1}{s}$

Amplitude \hat{U} :DIV $\hat{U} = \dots\dots\dots$ V

(Die Amplitude \hat{U} ist die maximale Spannung, die das Signal gegenüber der Nulllinie erreicht.)

H Abb. 5 zeigt die Nulllinie und Kenngrößen eines Signals wie die Amplitude \hat{U} , die Periodendauer T und die Pulsdauer ΔT .

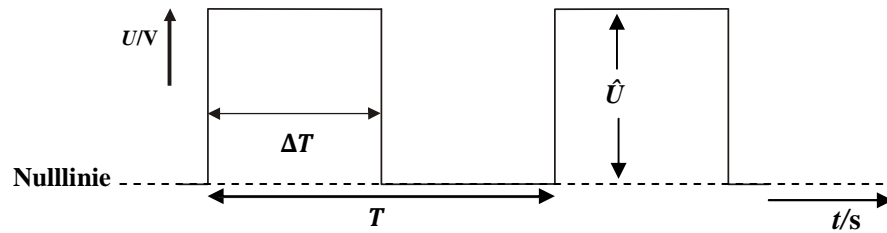


Abb. 5: Kenngrößen eines elektrischen Signals

Nun lässt sich mit Hilfe des ohmschen Gesetzes die Amplitude des Stromsignals \hat{I} berechnen: $\hat{I} = \frac{\hat{U}}{R} = \dots\dots\dots$ A

Mit Hilfe dieser Umrechnung können Sie jetzt eine vorgegebene Amplitude des Stromsignals einstellen.

- Für den folgenden Versuchsteil benötigen Sie eine Stromstärke von 1 mA. Stellen Sie diese an der Stromquelle ein. Es empfiehlt sich, am Oszilloskop eine Empfindlichkeit von 50 mV/DIV einzustellen. Dann entspricht eine Amplitude von 2 DIV gerade einer Stromstärke von 1 mA.

3.6 Bauen Sie ein Modell auf, an dem Sie die passiven elektrischen Eigenschaften einer biologischen Membran simulieren können.

Beim Aufbau des Modells müssen zwei Eigenschaften der Membran berücksichtigt werden. Wie in Abb. 6 schematisch dargestellt, trennt die Membran das Innere der Zelle vom Äußeren und auf beiden Seiten der Membran befindet sich Elektrolytflüssigkeit, also ein elektrischer Leiter. Die Doppellipidschicht der Membran ist im Vergleich dazu ein Isolator. Eine solche Anordnung ist ein Ladungsspeicher: Auf beiden Seiten des Isolators (bei der Membran: Doppellipidschicht) können elektrische Ladungen unterschiedlichen Vorzeichens gespeichert werden und der Isolator verhindert, dass diese sich durch Stromfluss ausgleichen. Zwischen den beiden Leitern (bei der Membran: Intra- und Extrazellulärflüssigkeit) liegt dann eine Spannung („Membranpotential“) an, die der gespeicherten Ladung proportional ist. Die Proportionalitätskonstante, die die „Speicherfähigkeit“ der Anordnung beschreibt, heißt Kapazität C (bzw. „Membrankapazität“ C_M). Sie hat die Einheit Farad (F). Einen elektrisch völlig analogen Aufbau aus zwei Leitern, die durch einen Isolator getrennt sind, besitzt ein (elektrischer) Kondensator. Mit diesem Bauteil wird im Modell die Membrankapazität simuliert.

Die Elektrolyte innerhalb und außerhalb der Zelle sind durch die Membran nicht vollständig gegeneinander isoliert. Durch passive (ständig geöffnete) Ionenkanäle, die in die Membran eingelagert sind, können Ionen und damit elektrische Ströme durch die Membran fließen. Die elektrischen Eigenschaften von Ionenkanälen (d. h. die Parallelschaltung einer Vielzahl von Ionenkanälen auf einem kleinen Membranabschnitt) können durch einen Ohmschen Widerstand R beschrieben werden („Membranwiderstand“ R_M). Der Strom durch den Ionenkanal ist also der Spannung zwischen Intra- und Extrazellulärraum proportional. Da die Ionenkanäle Intra- und Extrazellulärraum verbinden, muss R_M im Modell ebenfalls zwischen Innen- und Außenseite geschaltet werden. Als Membranpotential wird die Potentialdifferenz, also die Spannung, zwischen Intra- und Extrazellulärraum bezeichnet.

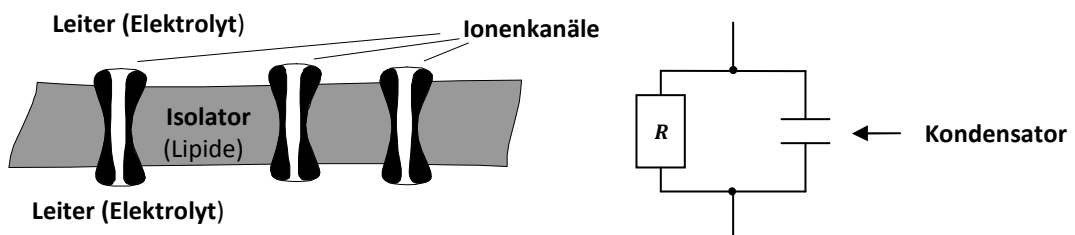


Abb. 6: Schematischer Aufbau einer Membran und Ersatzschaltbild

- Bauen Sie das Modell eines Membranabschnitts mit Hilfe der Schaltskizze (Abb. 7) auf. Sie erweitern Ihre erste Schaltung um den Membranabschnitt. Es kann hilfreich sein, wenn Sie sich in oder neben das Symbol für Widerstand bzw. Kondensator die jeweiligen Größen eintragen.
- Verwenden Sie das Plexiglassteckbrett mit der schwarzen Markierung am Rand. So können Sie an Ihrem Modell leichter zwischen Innen- und Außenseite der Membran unterscheiden (z. B. Außenseite = schwarz).
- Verwenden Sie einen Kondensator der Kapazität $C_M = 470 \text{ nF}$ und einen Widerstand mit $R_M = 2,2 \text{ k}\Omega$.

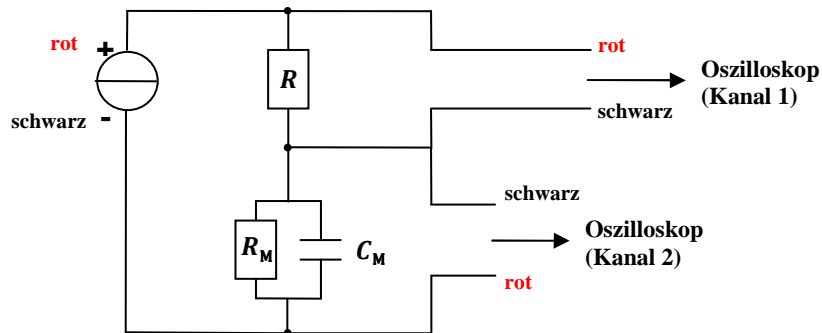


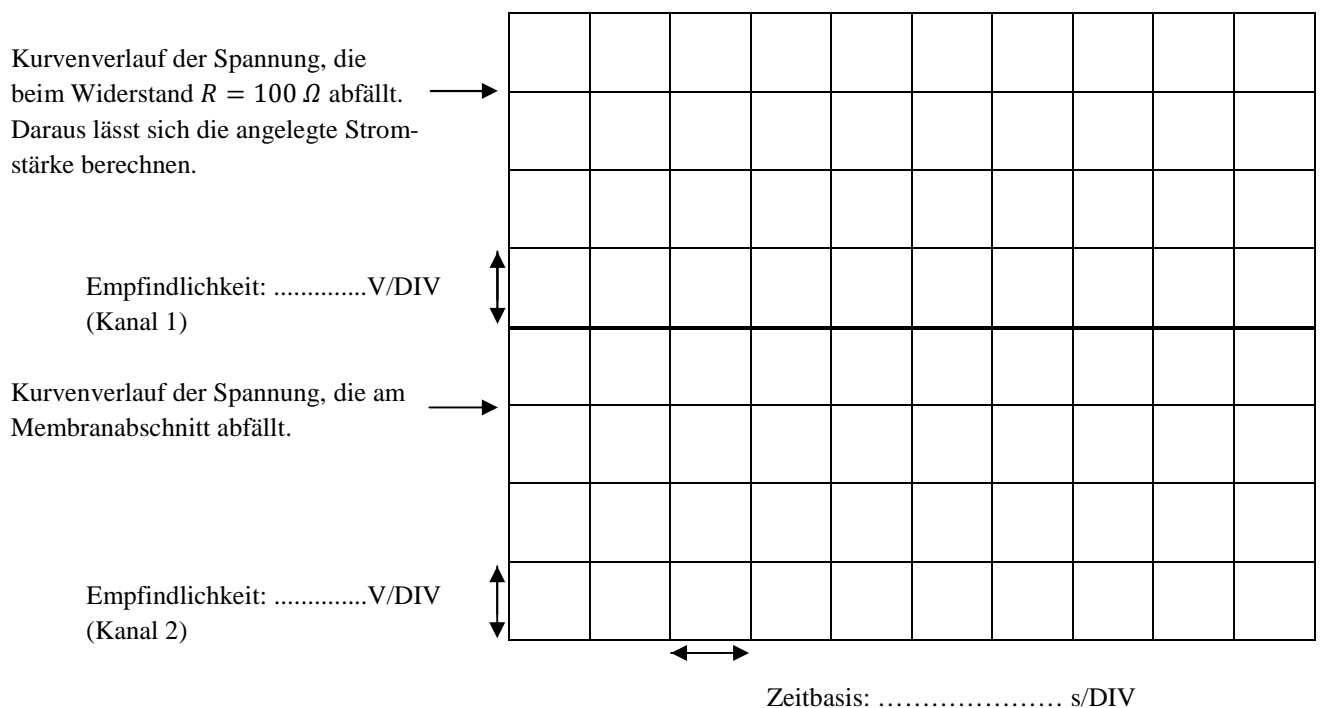
Abb. 7: Schaltskizze für das Modell eines Membranabschnitts

Sie haben nun ein Modell aufgebaut, mit dem die passiven elektrischen Eigenschaften eines kurzen Membranabschnitts zwischen Intra- und Extrazellulärraum simuliert werden können. Ein solcher Membranabschnitt kann extern (z. B. durch eine Reizelektrode) oder intern (an einer Synapse oder von einem benachbarten Membranstück aus) durch Stromfluss gereizt werden. Die Reaktion der Spannung zwischen Innen- und Außenraum (des Membranpotential) auf diese Reizung bezeichnet man als Erregung der Membran. Diese sollen Sie am Modell

Machen Sie sich mit dem Modell vertraut, indem Sie die Membran anregen.

- Vergewissern Sie sich, dass die Stromquelle 2 im Rechteckmodus auf 1 mA eingestellt ist.
- Um die Signale auf Kanal 1 und 2 gleichzeitig darzustellen, müssen Sie das Oszilloskop auf Dual stellen (Taster links) und den Taster „INV“ aktivieren. Stellen Sie jetzt die Zeitbasis so ein, dass Sie von dem Signal entweder eine ganze Periode sehen oder zumindest den Teil wie in Abb. 8 skizziert.
- Stellen Sie die y-Positionen und Empfindlichkeiten beider Kanäle so ein, dass das Signal der Stromquelle (Kanal 1) in der oberen und das Spannungssignal (Kanal 2) in der unteren Bildschirmhälfte liegt.

A Übertragen Sie den Kurvenverlauf vom Oszilloskop in das Raster.



A Vergleichen Sie den zeitlichen Verlauf (die Form) beider Signale.

.....

.....

.....

Die Verzögerung des Spannungssignals wird (konventionsgemäß) durch die Membranzeitkonstante τ (Tau) beschrieben. Das ist die Zeit, die vergeht, bis die Spannung an der Membran auf 63 % ihres Maximalwertes angestiegen ist (Abb. 8).

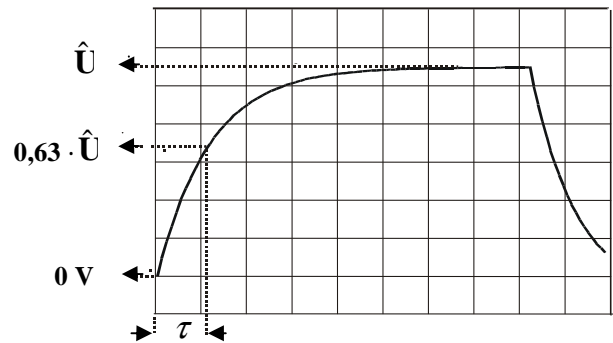


Abb. 8: Zur Ablesung der Membranzeitkonstante

- Stellen Sie jetzt die Zeitbasis so ein, dass Sie von dem Signal nur den Anstieg sehen. Mit den Knöpfen x-Position und Position 1 können Sie das Signal in eine günstige Ableseposition schieben.
- A Lesen Sie die Maximalspannung \hat{U} und die Zeitkonstante τ am Bildschirm ab. Dazu kann es sinnvoll sein, das Spannungssignal des Membranabschnitts in die obere Bildschirmhälfte zu schieben.
- H Um die Zeitkonstante zu bestimmen, berechnen Sie 63 % von \hat{U} . Überlegen Sie sich, wie viele Kästchen diese Spannung bei der eingestellten Empfindlichkeit entspricht und finden Sie den Punkt in der Kurve (vgl. Abb. 8). Lesen Sie auf der x-Achse den Abstand dieses Werts zum Nullpunkt ab. Er entspricht – über die Zeitbasis umgerechnet – der Zeitkonstante τ .

$$\hat{U} = \dots\dots\dots (\text{DIV}) \cdot \dots\dots\dots (\text{V/DIV}) = \dots\dots\dots \text{V}$$

$$\tau = \dots\dots\dots (\text{DIV}) \cdot \dots\dots\dots (\text{s/DIV}) = \dots\dots\dots \text{s}$$

3.7 Untersuchen Sie die Abhängigkeit der Membranzeitkonstante τ von Membrankapazität C_M und Membranwiderstand R_M .

Als Kenngröße der Membran kann τ sowohl von der Membrankapazität C_M als auch vom Membranwiderstand R_M abhängen, jedoch nicht von der Stromstärke der Reizung oder der erreichten Maximalspannung. Die Abhängigkeit von C_M und R_M sollen Sie nun untersuchen.

- Vergewissern Sie sich, dass die Stromquelle 2 im Rechteckmodus auf 1 mA eingestellt ist.
- Verändern Sie die Membrankapazität und den Membranwiderstand. Verwenden Sie die in der Tabelle angegebenen Kombinationen. Lesen Sie τ und \hat{U} am Bildschirm ab und tragen Sie die Werte in die Tabelle ein.

C_M/nF	220	470	1000	1000
$R_M/\text{k}\Omega$	2,2	2,2	2,2	0,56
\hat{U}/V				
τ/s				

A Wie hängt die Membranzeitkonstante von Membrankapazität und Membranwiderstand ab?

.....
.....

A Eine größere Membrankapazität tritt z. B. bei einer dünneren Membran auf (vgl. Kapitel 4). Welchen Einfluss hat also die Membrandicke darauf, wie schnell das Membranpotential auf einen Reiz reagiert?

.....
.....
.....

A Diskutieren Sie anhand Ihrer Ergebnisse, inwieweit Membranwiderstand und -kapazität auf den **Spannungsverlauf** Einfluss nehmen. Fassen Sie Ihre Ergebnisse kurz zusammen.

.....
.....
.....
.....

3.8 Erweiterung des Modells für eine Untersuchung der räumlichen Änderungen des Membranpotentials (Erregungsausbreitung).

Im Laufe des Versuchs haben Sie mit Ihrer Schaltung nur ein sehr kurzes Membranstück simuliert. Daran konnten Sie untersuchen, wie durch Ströme quer durch die Membran (Reizung) lokale Änderungen des Membranpotentials (Erregung) entstehen. Auf längeren Membranstücken breitet sich eine (durch Reizung lokal hervorgerufene) Erregung räumlich aus, z. B. entlang eines Dendriten zum Zellkörper. Um die räumliche Erregungsausbreitung zu simulieren, muss das Modell erweitert werden.

Ein solches, längeres Stück kann man sich aus mehreren kurzen Stücken, die im Modell jeweils aus einer Parallelschaltung von Membranwiderstand und -kapazität bestehen (vgl. Abb. 9), zusammengesetzt vorstellen. Bei der Nervenzelle wird die leitende Verbindung längs der Membran durch die leitfähigen Intra- und Extrazellulärflüssigkeiten hergestellt. Dabei ist zwischen Intra- und Extrazellulärraum (im Modell Innen- und Außenseite der Steckbretter) zu unterscheiden. Im Intrazellulärraum ist der Querschnitt und damit der Widerstand des Elektrolyten durch den Zelldurchmesser bestimmt. Der Widerstand des intrazellulären Elektrolyten wird im Modell durch Längswiderstände R_i berücksichtigt. Im Extrazellulärraum steht im Vergleich zum Intrazellulärraum eine sehr viel größere Querschnittsfläche für die elektrische Leitung zur Verfügung. Dementsprechend ist der Widerstand für Ströme längs der Membran dort wesentlich geringer. Im Vergleich zum Längswiderstand im Intrazellulärraum kann er deshalb im Modell vernachlässigt werden, d. h. in guter Näherung als 0Ω angenommen

Damit sich auf einem Membranabschnitt eine Erregung ausbreitet, muss dieser zunächst wieder lokal durch Stromfluss gereizt werden; beim Nerven geschieht das z. B. an einer Synapse, im Modell am Anschluss der Stromquelle. Zur Ausbreitung dieser lokal erzeugten Erregung (Änderung des Membranpotentials, im Modell: Spannung zwischen Innen- und Außenseite) sollen Sie einige Vermutungen anstellen.

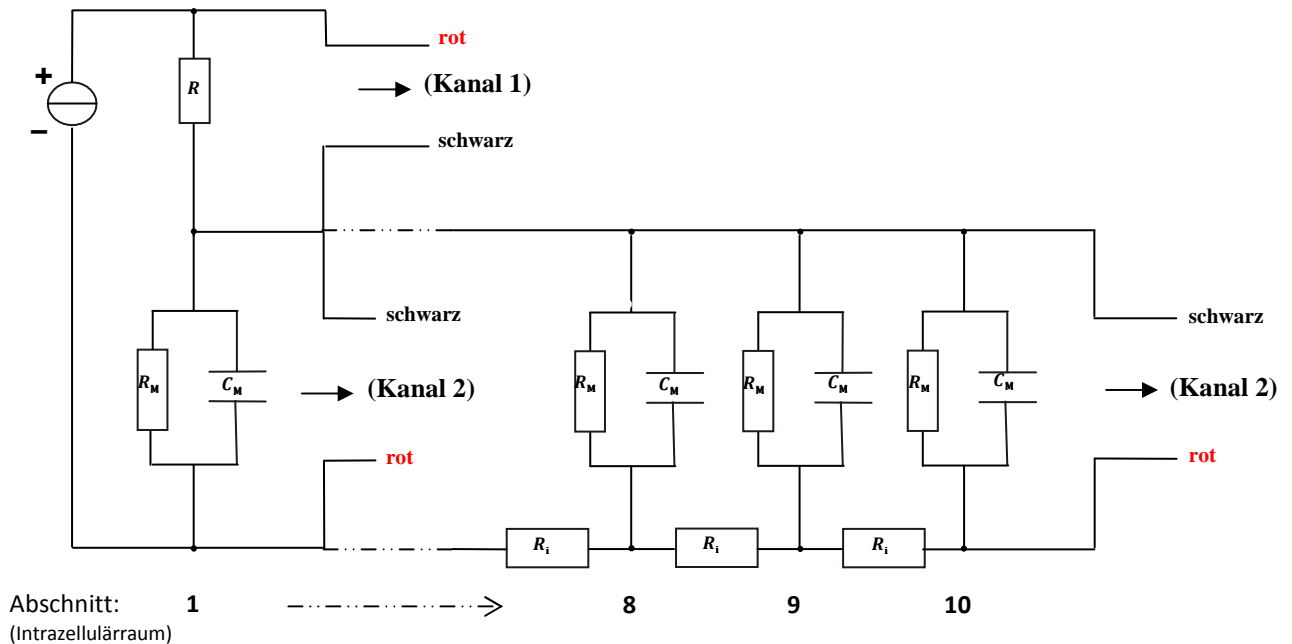


Abb. 9: Schaltskizze für das Modell eines lang gestreckten Membranabschnitts

- A Diskutieren Sie, wie sich die Maximalspannung, d. h. die "Stärke" der Erregung (qualitativ) längs der Membran verändert: Überlegen Sie dazu, auf welchen "Wegen" sich der injizierte Strom (2 mA) auf dem erweiterten Modell ausbreiten kann und beachten Sie, dass die Maximalspannung an einem Abschnitt (\hat{U}_n) über das ohmsche Gesetz mit dem Querstrom (zwischen Innen- und Außenseite) an dieser Stelle zusammenhängt.

.....

.....

.....

.....

4. Physikalische Grundlagen

4.1 Ladung und Strom

Voraussetzung für das Auftreten von elektrischen Strömen und Spannungen ist die elektrische Ladung Q . Ladung ist eine Eigenschaft der Materie, die nur gequantelt auftritt, als ganzzahliges Vielfaches einer kleinstmöglichen Ladungsmenge, der sogenannten Elementarladung $e = 1,6 \cdot 10^{-19}$ C.

Die wichtigsten Beispiele für Ladungsträger, d. h. geladene Materie, sind Elektronen und Ionen. Das Elektron besitzt immer die Ladung $-e$ und wird deshalb als "einfach negativ geladen" bezeichnet, seine Masse beträgt $9,1 \cdot 10^{-31}$ kg. Ionen können einfach oder mehrfach positiv oder negativ geladen sein. Bei positiv geladenen Ionen (z. B. Na^+ , Ca^{2+}) fehlen im Vergleich zum ungeladenen Atom oder Molekül (Na, Ca) ein oder mehrere Elektronen in der Atomhülle. Bei negativ geladenen Ionen (z. B. Cl^-) herrscht in der Elektronenhülle ein Elektronenüberschuss im Vergleich zum ungeladenen Atom oder Molekül. Ionen besitzen eine wesentlich größere Masse als das Elektron. Die Masse des kleinsten und leichtesten Ions, des Wasserstoffions H^+ , beträgt beispielsweise mit $1,7 \cdot 10^{-27}$ kg schon fast das 2000-fache der Elektronenmasse.

Elektrischer Strom ist Ladungstransport, er entsteht durch die Bewegung von Ladungsträgern. Die Stromstärke I gibt an, wie viel Ladung sich pro Zeit durch einen vorgegebenen Querschnitt bewegt.

F(5)
$$I = \frac{\Delta Q}{\Delta t}$$
$$I: \text{ Stromstärke (SI-Einheit: } 1 \text{ A} = 1 \text{ Ampere)}$$
$$\Delta Q: \text{ Ladungsmenge, die sich in der Zeit } \Delta t \text{ durch den Querschnitt bewegt.}$$
$$\text{(SI-Einheit: } 1 \text{ C} = 1 \text{ Coulomb)}$$

Gemessen werden elektrische Ströme mit einem Amperemeter. Es muss so in den Stromkreis geschaltet werden (Reihenschaltung), dass der zu messende Strom durch das Gerät fließt (und nicht etwa zum Teil über einen zum Amperemeter parallelen Zweig).

- A1 Durch einen Ionenkanal können bis zu 10^8 Ionen pro Sekunde transportiert werden. Wie groß ist der Strom, der dabei fließt, vorausgesetzt, dass es sich um einwertige Ionen handelt?

4.2 Leitungsmechanismen bei Ionentransport

Es gibt eine Reihe von Leitungsmechanismen, die die Bewegung von Ladungsträgern, also elektrischen Strom, ermöglichen. Transportiert werden entweder Elektronen oder Ionen.

Bei der elektrischen Leitung durch Ionentransport unterscheidet man zwischen elektrolytischer Leitung und dem Transport durch Ionenkanäle. Ein Elektrolyt besteht aus einem elektrisch neutralen Lösungsmittel (z. B. H_2O) und darin gelösten positiven und negativen Ionen. Diese Ionen sind im Lösungsmittel frei bewegliche Ladungsträger. Ein Nettoladungstransport und damit ein elektrischer Strom tritt jedoch nur dann auf, wenn sich die positiven und negativen Ladungsträger in entgegengesetzte Richtungen bewegen und nicht mit einer gerichteten Strömung des gesamten Elektrolyten. Durch eine biologische Membran können aufgrund der Doppellipidschicht keine Ionen transportiert werden. Möglich wird dies erst durch Ionenkanäle, die dort eingelagert sind. Es gibt eine Vielzahl verschiedener Arten von Ionenkanälen, die auf den Transport einzelner Ionensorten spezialisiert sind und von denen einige ständig, andere jeweils unter ganz spezifischen Bedingungen, geöffnet sind.

Alle oben angeführten Leitungsmechanismen sind mit innerer Reibung verbunden. Sie kommt durch Stöße der Ladungsträger (Elektronen oder Ionen) und damit verbundene Richtungsänderungen und Energieverluste zustande. Aufgrund der inneren Reibung verlieren die Ladungsträger bei der Bewegung durch einen Leiter Energie. Die Energieform, um die es bei diesen Umwandlungsprozessen geht, ist potentielle elektrische Energie.

4.3 Potentielle elektrische Energie und elektrische Spannung

Abb. 10 zeigt eine positive Ladung am Ort A sowie eine gleich große negative Ladung am Ort B. Ein Ladungsträger mit einer – im Vergleich dazu – kleinen positiven Ladung Q wird von der positiven Ladung in A abgestoßen und von der negativen Ladung in B angezogen. Die Summe dieser Kräfte ergibt eine elektrische Kraft F_{el} auf den Ladungsträger in Richtung B. Um den Ladungsträger entgegen dieser Kraft in Richtung A zu verschieben, muss ihm Energie zugeführt werden. Umgekehrt wird bei einer Verschiebung in Richtung der Kraft Energie frei. Der Ladungsträger besitzt also am Ort A eine höhere potentielle Energie E_1 , als am Ort B (potentielle Energie E_2).

Da ein System immer den Zustand mit der niedrigsten potentiellen Energie anstrebt, ist die Differenz der potentiellen elektrischen Energien Ursache (quasi der „Antrieb“) eines elektrischen Stromes. Beispielsweise wird sich der positive Ladungsträger in Abb. 10 ohne äußeren Einfluss immer in Richtung B bewegen, da sich dadurch seine potentielle elektrische Energie um die Differenz $\Delta E = E_1 - E_2$ senkt.

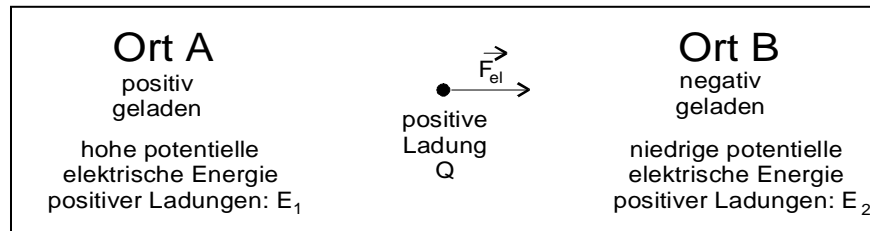


Abb. 10: Zur potentiellen elektrischen Energie

Da sie auf der Wirkung elektrischer Kräfte basiert, wird diese Form der potentiellen Energie als potentielle elektrische Energie bezeichnet. Auf einen negativ geladenen Ladungsträger wirken die anziehenden und abstoßenden Kräfte genau in entgegengesetzter Richtung. Er besitzt daher am Ort B eine höhere potentielle elektrische Energie als am Ort A.

Die elektrischen Kräfte, die auf einen Ladungsträger zwischen A und B wirken, sind proportional zu dessen Ladung Q . Folglich sind auch die potentiellen elektrischen Energien E_1 und E_2 sowie die Energiedifferenz $\Delta E = E_1 - E_2$ zwischen den Punkten proportional zur Ladung Q ($\Delta E \sim Q$). Die Proportionalitätskonstante bezeichnet man als elektrische Spannung U zwischen A und B. Mit anderen Worten: Die elektrische Spannung zwischen zwei Punkten ist die Differenz der potentiellen elektrischen Energien, die pro Ladung zwischen diesen Punkten besteht.

F(6)
$$U = \frac{\Delta E}{Q}$$

U : Spannung zwischen zwei Punkten (SI-Einheit: $1 \text{ V} = 1 \frac{\text{J}}{\text{C}}$)
 ΔE : Energiedifferenz (SI-Einheit: $1 \text{ J} = 1 \text{ Joule}$)
 Q : Ladung eines Ladungsträgers (SI-Einheit: $1 \text{ C} = 1 \text{ Coulomb}$)

Sie haben diese Spannung zwischen zwei Punkten eines Leiters mit einem Voltmeter gemessen. Das Gerät haben Sie direkt an diese beiden Punkte angeschlossen.

4.4 Spannungsabfall und Wärmewirkung durch elektrischen Strom

Fließt aufgrund einer elektrischen Spannung in einem Leiter ein elektrischer Strom, so wird die potentielle elektrische Energie der Ladungsträger zunächst in kinetische Energie (Bewegungsenergie) und schließlich aufgrund der inneren Reibung (s. o.) in Wärme und ggf. auch zum Teil in Arbeit umgewandelt. Eine teilweise Umwandlung in Arbeit liegt z. B. vor, wenn durch den Stromfluss ein elektrisches Gerät angetrieben wird. Die Umwandlung in Wärme äußert sich makroskopisch in einer Erwärmung des Leiters durch den Stromfluss.

Der elektrische Strom, verursacht durch eine elektrische Spannung U , ist also verbunden mit einem Energieverlust der Ladungsträger bei der Bewegung längs des Leiters, in dem der Strom fließt.

Der Energieverlust ΔE , den ein Ladungsträger bei der Bewegung zwischen zwei Punkten des Leiters erfährt, ist proportional zu dessen Ladung Q . Der Quotient $\frac{\Delta E}{Q}$ stellt wieder eine elektrische Spannung dar. Diese Spannung tritt als Folge des Stromes längs des Leiters auf und man spricht auch von einem Spannungsabfall U längs des Leiters bzw. zwischen zwei Punkten des Leiters. In jedem Fall ist die Spannung eine Energiedifferenz pro Ladung.

4.5 Widerstand und Leitwert

Eine elektrische Spannung führt zu einem elektrischen Strom in einem Leiter. Dieser Strom führt wiederum zu einem Spannungsabfall am Leiter. Dabei hängt es von den Eigenschaften des Leiters ab, wie Spannung und Strom zusammenhängen. Die Leitungseigenschaften werden durch den Widerstand R bzw. den Leitwert G beschrieben (vgl. Kapitel 3.2).

F(1)
$$R = \frac{U}{I}$$

R : Widerstand (SI-Einheit: $1 \Omega = 1 \text{ Ohm}$)
 U : Spannung (SI-Einheit: $1 \text{ V} = 1 \text{ Volt}$)

F(2)
$$G = \frac{1}{R} = \frac{I}{U}$$

I : Stromstärke (SI-Einheit: $1 \text{ A} = 1 \text{ Ampere}$)
 G : Leitwert (SI-Einheit: $1 \text{ S} = 1 \text{ Siemens}$)

Anschaulich bedeutet das: wenn bei einem vorgegebenen Strom I an einem Leiter nur eine geringe Spannung U , also nur ein geringer Energieverlust der Ladungsträger auftritt, so hat dieser Leiter einen hohen Leitwert.

A2 Welche Spannung fällt an einem Elektrolyten aus gelöstem CaCl_2 mit dem Leitwert $G = 2 \mu\text{S}$ ab, durch den ein Strom von $I = 1 \text{ mA}$ fließt?

A3 Welchen Energieverlust erfährt dabei ein Ca^{2+} -Ion?

Einen Leiter, bei dem der Widerstand und der Leitwert unabhängig von der Stromstärke und Stromrichtung konstant bleiben, bezeichnet man als ohmschen Widerstand. Einen solchen Widerstand haben Sie im Versuchsteil 3.2 untersucht. Bei ihm sind Strom und Spannung zueinander proportional und die $U(I)$ -Kennlinie ist eine Gerade.

Diesen Zusammenhang zwischen Strom und Spannung bezeichnet man als ohmsches Gesetz. Eine ausführliche Herleitung finden Sie in: *Demtröder. Experimentalphysik II. Elektrizität und Optik. 2. Aufl., Seite 45.*

F(4)
$$U = R \cdot I$$

R : Widerstand (SI-Einheit: $1 \Omega = 1 \text{ Ohm}$)

U : Spannung (SI-Einheit: $1 \text{ V} = 1 \text{ Volt}$)

I : Stromstärke (SI-Einheit: $1 \text{ A} = 1 \text{ Ampere}$)

4.6 Leitfähigkeit von Elektrolyten

Der Leitwert einer Anordnung aus Elektrolyten und Elektroden ist von der Geometrie der Anordnung (Elektrodenabstand und -querschnitt) abhängig. Er ist umgekehrt proportional zum Elektrodenabstand und proportional zum Elektrodenquerschnitt. Das heißt: Halbiert man den Abstand der Elektroden, so verdoppelt sich der Leitwert des Elektrolyts; halbiert man den Querschnitt der Elektroden, halbiert er sich. Der Leitwert des Intrazellulärraums hängt dabei in gleicher Weise vom Zellquerschnitt ab wie in der Anordnung. Um die Leitungseigenschaften von Elektrolyten im Lebewesen zu beschreiben, benötigt man eine Größe, die von der Geometrie (z. B. Größe und Form der Zelle bei der Intrazellulärflüssigkeit) **unabhängig** ist. Dies ist die Leitfähigkeit σ . Sie ist charakteristisch für jede Elektrolytlösung.

F(3)
$$\sigma = G \cdot \frac{l}{A}$$

σ : Leitfähigkeit (SI-Einheit: $1 \frac{\text{S}}{\text{m}}$)

G : Leitwert (SI-Einheit: $1 \text{ S} = 1 \text{ Siemens}$)

A : Fläche der Elektrode (SI-Einheit: 1 m^2)

l : Abstand der Elektroden (SI-Einheit: 1 m)

A4 Überprüfen Sie diese Unabhängigkeit, indem Sie die Daten von allen von Ihnen vermessenen Geometrien (Versuchsteil 3.4) in die Tabelle eintragen und die jeweilige Leitfähigkeit berechnen. Die einfache Fläche beträgt $15,3 \text{ cm}^2$ sowie der einfache Elektrodenabstand $12,5 \text{ cm}$. Beachten Sie bei der Auswertung, dass nur die eingetauchte Fläche berücksichtigt wird.

l/m	A/m^2	G/S	$\sigma/S \cdot m^{-1}$

A5 Diskutieren Sie, inwieweit die Ergebnisse im Rahmen der Messgenauigkeit übereinstimmen!

.....

.....

.....

A6 Bestimmen Sie mit Hilfe der obigen Tabelle den Mittelwert für die Leitfähigkeit einer 0,1-molaren KCl-Lösung:

$$\sigma = \dots\dots\dots \frac{S}{m}$$

Weiterhin hängt die Leitfähigkeit eines Elektrolyten von der Konzentration, der Wertigkeit und der Größe der gelösten Ionen sowie von der Temperatur der Lösung ab. Bei verdünnten Lösungen tragen sämtliche Ionensorten unabhängig voneinander zur Leitfähigkeit der gesamten Lösung bei. So ergibt sich z. B. für eine KCl-Lösung die Leitfähigkeit σ_{KCl} als Summe der Leitfähigkeiten σ_K der K^+ -Ionen und σ_{Cl} der Cl^- -Ionen ($\sigma_{KCl} = \sigma_K + \sigma_{Cl}$).

Der Beitrag einer Ionensorte zur Gesamtleitfähigkeit ist proportional zur Konzentration dieser Ionen in der Lösung sowie zu deren Beweglichkeit u . Die Beweglichkeit eines Ions ist umso größer, je kleiner es ist. Dabei ist jedoch zu beachten, dass die Ionen in einer wässrigen Lösung hydratisiert vorliegen. Je kleiner das Ion ist, desto stärker sind die Anziehungskräfte auf das Wassermolekül und desto größer wird die Hydrathülle, so dass Größenverhältnisse umgekehrt werden. Da die Bewegung der Ionen in der Lösung letztlich auf Kräften beruht, die auf die elektrische Ladung der Ionen wirken, hängt die Beweglichkeit auch von der Wertigkeit (= Anzahl der Ladungen pro Ion) der Ionen ab. Je höher die Wertigkeit, desto größer ist auch die Beweglichkeit. Das Ca^{2+} -Ion besitzt also eine höhere Beweglichkeit und damit eine höhere Leitfähigkeit als das K^+ -Ion. Dieser Effekt wird jedoch teilweise wiederum dadurch verdeckt, dass sich K^+ und Ca^{2+} auch durch die Größe des Ions und der Hydrathüllen unterscheiden.

4.7 Der Plattenkondensator

Ein Kondensator ist eine Anordnung aus zwei elektrischen Leitern, die durch einen Isolator getrennt sind. Die anschaulichste Form ist der Plattenkondensator, der in seinem Aufbau auch am besten zur Erklärung der kapazitiven Eigenschaften einer Membran geeignet ist: Er besteht aus zwei gleich großen, parallel zueinander angeordneten Metallplatten, zwischen denen sich ein Isolator (in der Regel Luft) befindet (Abb. 11). Fließt ein Strom zwischen den Anschlüssen des Kondensators, laden sich die Platten positiv bzw. negativ auf. Zwischen der positiven Ladung auf der einen Platte und der negativen (von gleichem Betrag) auf der anderen besteht eine Spannung (Potentialdifferenz) U . Diese Spannung ist proportional zu der (pro Platte) gespeicherten Ladung Q . Die Proportionalitätskonstante C heißt Kapazität des Kondensators und gibt an, wie viel Ladung pro Spannung auf den Platten gespeichert wird.

F(7) $Q = C \cdot U$

- U : Spannung am Kondensator (SI-Einheit: 1 V = 1 Volt)
- Q : Ladung auf dem Kondensator (SI-Einheit: 1 C = 1 Coulomb)
- C : Kapazität des Kondensators (SI-Einheit: 1 F = 1 Farad)

Je mehr Ladung ein Kondensator bei einer festgelegten Spannung aufnehmen kann, desto größer ist seine Kapazität. Sie hängt von der Geometrie der Anordnung sowie den Eigenschaften des Isolators ab. Die Abhängigkeit von der Geometrie kann man wieder am Beispiel des Plattenkondensators veranschaulichen:

Je größer die Fläche A der Platten ist, desto mehr Ladung kann darauf gespeichert werden. ($C \sim A$). Auf den Innenseiten der Platten stehen Ladungen entgegengesetzter Polarität gegenüber. Je kleiner der Plattenabstand d ist, desto stärker ziehen sich die Ladungen auf den gegenüberliegenden Platten an. Deshalb können bei geringerem Plattenabstand die Ladungen auf der einzelnen Platte dichter gepackt sein und es können mehr Ladungen gespeichert werden. ($C \sim \frac{1}{d}$)

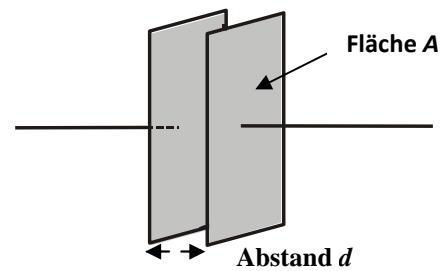


Abb. 11: Plattenkondensator

Weiterführende Informationen zu Kondensatoren finden Sie z. B. in: *Halliday, Resnick, Walker: Physik. Seite 724 – 728.*

Beide Überlegungen gehen in die folgende Formel ein, mit der die Kapazität berechnet werden kann:

$$F(8) \quad C = \epsilon_0 \cdot \epsilon_r \cdot \frac{A}{d}$$

C : Kapazität eines Plattenkondensators (SI-Einheit : 1 F = 1 Farad)

A : Fläche einer Kondensatorplatte (SI-Einheit: 1 m²)

d : Abstand der Kondensatorplatten (SI-Einheit: 1 m)

ϵ_0 : Permittivität des Vakuums ($\epsilon_0 = 8,85 \cdot 10^{-12} \frac{F}{m}$)

ϵ_r : Proportionalitätskonstante zur Beschreibung der Isolatoreigenschaften (Vakuum: $\epsilon_r = 1$; Luft: $\epsilon_r \approx 1$; destilliertes Wasser: $\epsilon_r = 81$)

5. Transfer und interdisziplinäre Anknüpfungspunkte

5.1 Elektrische Spannungen im Körper

Elektrische Spannung treten auf, wenn man (Abb. 10) von der Existenz einer positiven Ladung am Ort A und einer gleich großen negativen Ladung am Ort B ausgeht. Da Materie im Normalfall elektrisch neutral ist, muss für eine solche Situation positive und negative Ladung getrennt werden. Im Körper treten Ladungstrennungen an allen Zellmembranen auf. Hervorgerufen wird dies durch das Zusammenwirken zweier Faktoren. Einerseits bestehen zwischen den Elektrolyten im Intra- und Extrazellulärraum Konzentrationsgradienten. Zum anderen leiten die Ionenkanäle, die in die Doppellipidschicht der Membran eingelagert sind, selektiv nur bestimmte Ionensorten, z. B. nur K⁺ oder nur Na⁺.

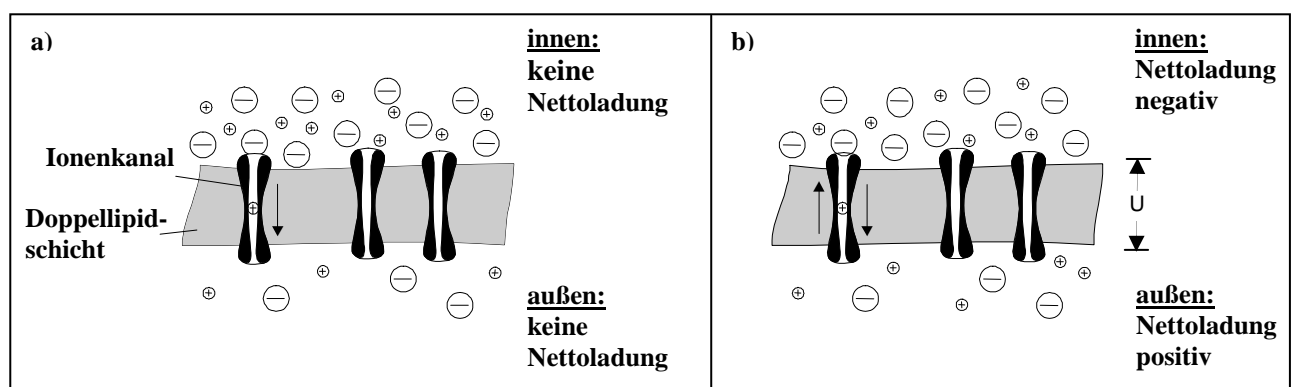


Abb. 12: Zur Entstehung des Ruhemembranpotentials

Dies wird an einem einfachen Beispiel erläutert: Man betrachtet Elektrolyte, die nur Na^+ - und Cl^- -Ionen enthalten, und eine Membran, welche nur Ionenkanäle für Na^+ besitzt. Auch wenn auf der Innenseite der Membran im Elektrolyten eine höhere NaCl -Konzentration vorliegt, als auf der Außenseite, sind zunächst beide Elektrolyte elektrisch neutral. Durch das Konzentrationsgefälle kommt es jedoch zu einem Diffusionsstrom von Na^+ von innen nach außen (Abb. 12a)). Ein entsprechender Diffusionsstrom der Cl^- -Ionen in die gleiche Richtung wird durch die Selektivität der Ionenkanäle verhindert.

Der Diffusionsstrom der Na^+ -Ionen ist wegen der elektrischen Ladung der Ionen gleichzeitig ein Ladungstransport, der in diesem Fall nicht durch eine elektrische Spannung, sondern durch den Konzentrationsgradienten der Na^+ -Ionen verursacht wird. Durch diesen Diffusionsstrom der Na^+ -Ionen entsteht auf der Außenseite der Membran ein Überschuss an positiven Ladungen (Abb. 12b). Die positive Ladung der Na^+ -Ionen wird dort nicht mehr durch die negative Ladung der in geringerer Konzentration vorliegenden Cl^- -Ionen kompensiert. Entsprechend tritt an der Innenseite der Membran durch die zurückbleibenden Cl^- -Ionen ein Überschuss an negativen Ladungen auf. So baut sich durch den Ionenstrom eine elektrische Spannung zwischen Innen- und Außenseite auf. Diese Spannung bedingt ebenfalls einen Strom von Na^+ -Ionen durch die Ionenkanäle, jedoch gerade in die entgegengesetzte Richtung: von außen nach innen (Abb. 12b). Da sich die Ionenkanäle für Na^+ -Ionen weitgehend wie ohmsche Widerstände verhalten, ist dieser Strom proportional zur Spannung zwischen Innen- und Außenseite der Membran, steigt also in dem Maße, in dem diese Spannung durch den Diffusionsstrom weiter zunimmt. Schließlich stellt sich ein Gleichgewichtszustand ein, bei dem sich der durch den Konzentrationsgradienten getriebene Diffusionsstrom und der durch die Spannung getriebene Strom gegenseitig kompensieren, so dass sich netto kein Ion durch die Membran bewegt und die Spannung zwischen Innen- und Außenseite der Membran konstant bleibt. Diese Spannung bezeichnet man in der Physiologie als Ruhemembranpotential.

5.2 Erwärmung durch Stromfluss

Die Erwärmung durch Stromfluss ist in Zusammenhang mit dem menschlichen Körper in mehrerer Hinsicht interessant. Bei der Erregungsförderung auf Nerven- und Muskelfasern treten elektrische Ströme auf. Die durch diese Ströme entstehende Wärme trägt in der Energiebilanz des Körpers zur Aufrechterhaltung der Körpertemperatur bei und wird teilweise an die Umgebung abgegeben. Fließen zu hohe Ströme durch den Körper wie z. B. bei einem Elektrounfall, kann die freigesetzte Wärme zu schweren Verbrennungen führen. Bei Blitzschlag kann es durch die hohe Stromstärke sogar zu explosionsartiger Verdampfung der gesamten Körperflüssigkeit kommen.

5.3 Unterversorgung mit Mineralstoffen

Der Beitrag einer Ionensorte zur Gesamtleitfähigkeit ist proportional zur Konzentration dieser Ionen in der Lösung. Eine Unterversorgung mit Mineralstoffen wie Na, Ca oder auch Mg führt deshalb zu einer Senkung der Leitfähigkeit (bzw. einer Erhöhung des Widerstandes). Die Erhöhung des Widerstandes kann zu einer Beeinträchtigung der Erregungsausbreitung auf Nerven und Muskeln führen.

5.4 Kapazitive Eigenschaften einer Membran

Abb. 6 zeigt schematisch den Aufbau einer Membran. Sie besteht aus einer Doppellipidschicht (Isolator), die die Elektrolyte im Intra- und Extrazellulärraum gegeneinander isoliert. In der Doppellipidschicht sind Ionenkanäle eingelagert, durch die Ionenströme fließen können. Diese beiden Eigenschaften der Membran werden im Modell durch die Membrankapazität (C_M) und Membranwiderstand (R_M) repräsentiert.

Betrachtet man zunächst nur die isolierende Doppellipidschicht (Membran ohne Ionenkanäle), so kann man die Elektrolyte als gute elektrische Leiter mit den Platten eines Plattenkondensators vergleichen und die Membran selbst mit dem Isolator zwischen den Platten. Die Membrandicke d entspricht dann dem Plattenabstand und ϵ_r beschreibt die Isolareigenschaft der Doppellipidschicht. Über der Membran kann, wie am Plattenkondensator, eine Potentialdifferenz zwischen Intra- und Extrazellulärraum aufrechterhalten werden, die für die Zellfunktionen wichtig ist. Der Zusammenhang zwischen der gespeicherten Ladungsmenge und dieser Spannung wird durch die Membrankapazität C_M beschrieben (F(7)). Sie hängt, ähnlich wie beim Plattenkondensator, von der Geometrie und von den Eigenschaften des Isolators ab. Die Membrankapazität ist also auch umgekehrt proportional zur Membrandicke d . Das bedeutet qualitativ: Je dicker die Membran ist, desto geringer ist ihre Kapazität ($C_M \sim \frac{1}{d}$). Die Membrankapazität ist ebenfalls proportional zur Fläche des betrachteten Membranabschnitts ($C_M \sim A$).

Wenn man lang gestreckte Zellabschnitte (z. B. längs Dendriten) betrachtet, die von der Membran umgeben werden, so entspricht ein Membranabschnitt einer zylindrischen Röhre, die mit Elektrolyt gefüllt und davon umgeben ist (Abb. 13). Die (Mantel-)Fläche ($A = 2\pi \cdot l$) der Membran ergibt sich für diesen Abschnitt aus dem Umfang ($U_R = 2\pi r$) der Röhre, der eine Eigenschaft der Zelle ist, und der (willkürlich gewählten) Länge l des betrachteten Abschnitts.

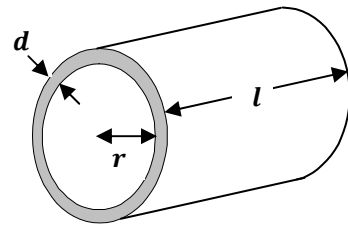


Abb. 13: Zylindrischer Membranabschnitt der Länge l um eine Zelle

Die Kapazität C_M des betrachteten Membranabschnittes ist also proportional zur dessen Länge l . Die Proportionalitätskonstante, d. h. die Kapazität pro Meter Zelllänge, hängt nur noch von den Eigenschaften der Zelle (z. B. Membrandicke und Zellradius) ab. Sie ist unabhängig von der Länge des betrachteten Abschnitts. Man bezeichnet diese Proportionalitätskonstante deshalb als (längen-)spezifische Membrankapazität c_M .

F(9)
$$c_M = \frac{C_M}{l}$$

c_M : (längen-)spezifische Membrankapazität (SI-Einheit: $1 \frac{F}{m}$)
 C_M : Membrankapazität (SI-Einheit: 1 F = 1 Farad)
 l : Länge des Membranabschnitts (SI-Einheit: 1 m)

A7 Berechnen Sie für einen Zellabschnitt mit einem Radius $r = 8 \mu\text{m}$, einer Länge $l = 4 \mu\text{m}$ und einer Membrandicke von $d = 9 \text{ nm}$ ($\epsilon_r \cong 6$) die Membrankapazität C_M näherungsweise mit F(8) für die Kapazität eines Plattenkondensators. Berechnen Sie daraus die spezifische Membrankapazität c_M .

A8 Berechnen Sie mit Hilfe der Membrankapazität C_M und F(7), wie viel Mol einwertige Ionen (z. B. Na^+) durch die Ionenkanäle in einem solchen Zellabschnitt (siehe vorherige Aufgabe: $r = 8 \mu\text{m}$, $d = 9 \text{ nm}$) von **1 mm Länge** transportiert werden müssen, um das Membranpotential lokal um 30 mV zu verändern. (Elementarladung: $q = 1,6 \cdot 10^{-19} \text{ C}$)

5.5 Ionenkanäle und Membranwiderstand

Der Wert des Widerstands der Membran, bedingt durch die eingelagerten Ionenkanäle, hängt von den Leiteigenschaften der Membran (Art und Dichte der Ionenkanäle) und von der Geometrie des betrachteten Abschnittes ab, insbesondere von dessen Länge l . Je größer die Fläche des betrachteten Membranabschnitts ist, desto mehr Ionenkanäle befinden sich darin. Je größer also der gesamte Leiterquerschnitt wird, auf den der Querstrom sich verteilen kann, desto kleiner wird also der Widerstand. Es gilt: $R_M \sim \frac{1}{A}$. Da es hier um Querströme geht, ist die Fläche durch Umfang und Länge des Abschnitts gegeben ($A = 2\pi a \cdot l$), d. h. der Widerstand ist umgekehrt proportional zur Länge des betrachteten Abschnittes ($R_M \sim \frac{1}{l}$). Je länger der Abschnitt, desto kleiner ist sein Widerstand.

Ähnlich wie bei der Membrankapazität wird auch hier zur Beschreibung der Zelleigenschaften eine (längen-)spezifische Größe angegeben, die von der (willkürlich wählbaren) Länge l des betrachteten Zellsegments unabhängig ist: der (längen-)spezifische Membranwiderstand r_M . Er hängt (wie c_M) nur von den Eigenschaften der Membran und dem Zellradius ab.

$$\text{F(10)} \quad r_M = R_M \cdot l$$

r_M : (längen-)spezifischer Membranwiderstand (SI-Einheit: $1 \Omega \cdot m$)
 R_M : Membranwiderstand (SI-Einheit: $1 \Omega = 1 \text{ Ohm}$)
 l : Länge des Membranabschnitts (SI-Einheit: $1 m$)

5.6 Parallelschaltung von Membrankapazität und –widerstand

Zusammenfassend kann man den Membranabschnitt als Parallelschaltung von Membranwiderstand R_M und Membrankapazität C_M auffassen (vgl. Abb. 7 und Versuchsteil 3.6). Baut man das als Modell auf und leitet einen konstanten Strom \hat{I} hindurch, so erreicht dieser zwar nach dem Einschalten unmittelbar seinen konstanten Wert \hat{I} , die Spannung zwischen Innen- und Außenseite des Modells (Membranpotential) steigt aber nur allmählich. Diese Beobachtung lässt sich qualitativ folgendermaßen erklären. Der (konstante) Gesamtstrom \hat{I} teilt sich in der Parallelschaltung auf die beiden Zweige (Widerstand und Kondensator) auf. Zunächst fließt ein großer Teil des Stromes auf den Kondensator, da dieser noch ungeladen ist. D. h. es sind noch keine Ladungen gespeichert, die abstoßende Coulombkräfte auf die nachströmenden Ladungen ausüben könnten. Der Strom durch den Widerstand (I_R) ist dementsprechend nur sehr klein und nach dem ohmschen Gesetz (F(3)) liegt dort, wie an der gesamten Schaltung, zunächst nur eine geringe Spannung an.

Je mehr der Kondensator durch den Stromfluss aufgeladen wird, desto stärker stoßen die dort gespeicherten Ladungen nachfließende Ladungen ab. Der Strom auf den Kondensator nimmt ab. Da der Gesamtstrom \hat{I} konstant bleibt, muss in gleichem Maße der Strom I_R durch den Widerstand ansteigen. Damit steigt auch die am Widerstand bzw. in der gesamten Schaltung gemessene Spannung. Schließlich fließt kein Strom mehr auf den Kondensator und deshalb der gesamte Strom durch den Widerstand ($I_R = \hat{I}$), so dass an der Schaltung die maximale Spannung $\hat{U} = R_M \cdot \hat{I}$ anliegt. Die dann im Kondensator gespeicherte Ladung ist proportional zu dessen Kapazität C_M und der anliegenden Spannung \hat{U} (F(7)).

In Versuchsteil 3.6 haben Sie die Membranzeitkonstante τ für $C_M = 470 \text{ nF}$ und $R_M = 2,2 \text{ k}\Omega$ ermittelt. Der wahre Wert x_w einer physikalischen Größe kann durch Messen jedoch nicht genau bestimmt werden. Die Messung liefert einen Wert \bar{x} , der sich aufgrund systematischer und zufälliger Abweichungen vom wahren Wert unterscheidet. Die zufällige Abweichung vom sogenannten Erwartungswert wird durch die Unsicherheit Δx abgeschätzt. Jeder Messwert muss also korrekterweise in der Form $x = \bar{x} \pm \Delta x$ angegeben werden. (Vgl. *Versuch B3 Geometrische Optik / Auge*, Kapitel 4.4)

Jedes Gerät hat eine maximale Ablesegenauigkeit, welche durch die kleinste ablesbare Einheit im entsprechenden Messbereich definiert ist. Im Rahmen dieses Versuches ist es praktikabel, die Streuung der Messwerte um ihren Erwartungswert durch die Ablesegenauigkeit abzuschätzen. Die von Ihnen gemessenen Größen \hat{U} und τ sind fehlerbehaftet. Hauptfehlerquelle bei diesem Versuch ist das ungenaue Ablesen der einzelnen Werte für die Anzahl der Kästchen. Die Unsicherheiten von Empfindlichkeit und Zeitbasis sind dagegen zu vernachlässigen.

In *Versuch B3 Geometrische Optik / Auge* haben Sie den Fall kennen gelernt, dass eine Größe x aus mehreren fehlerbehafteten Größen $a, b, c \dots$ berechnet wird und sich die einzelnen Abweichungen $\Delta a, \Delta b, \Delta c \dots$ auf das Ergebnis der Rechnung übertragen. In unserem Fall ist nur eine Größe fehlerbehaftet, es gilt also:

$$x = a \cdot b \quad \text{mit} \quad a = \bar{a} \pm \Delta a$$

Nach den Regeln der Fehlerfortpflanzung wird die Unsicherheit des Ergebnisses bei einem proportionalen Zusammenhang wie folgt berechnet:

$$\Delta x = \Delta a \cdot b$$

- A9 Geben Sie für Versuchsteil 3.6 die Unsicherheiten der abgelesenen Kästchen an, berechnen Sie die Unsicherheit der Maximalspannung \hat{U} und der Zeitkonstante $\Delta\tau$ und geben Sie die Messwerte für beide in ihrer korrekten Form ($x = \bar{x} \pm \Delta x$) an.

Der zeitliche Verlauf der gemessenen Spannung lässt sich auch exakt berechnen:

$$\hat{U} = R_M \cdot \hat{I}$$

und
$$\tau = R_M \cdot C_M$$

Das Ergebnis ist in Abb. 14 dargestellt. Qualitativ ergibt sich dabei für den Maximalwert der erreichten Spannung \hat{U} die (Membran-)Zeitkonstante τ . τ ist die Zeit, nach der 63 % dieses Maximalwertes erreicht sind.

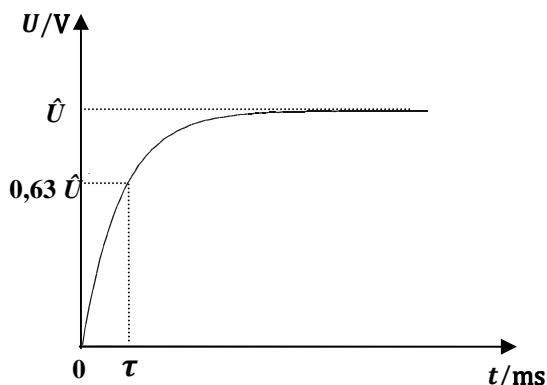


Abb. 14: Spannungsverlauf an der Membran beim Einschalten eines konstanten Stromes: $U(t) = \hat{U} \cdot (1 - e^{-t/\tau})$

Daraus folgt, dass die Spannung umso langsamer steigt, je größer die Membrankapazität und je größer der Membranwiderstand ist. (Weil dann bei gleicher Spannung mehr Ladungen auf dem Kondensator gespeichert werden können, der Strom also länger fließen muss, bis der Kondensator aufgeladen ist und weil die Maximalspannung \hat{U} größer wird (F(7)) und es somit länger dauert, bis der Kondensator auf diese höhere Spannung aufgeladen ist.)

Bei homogenen Materialien, die ohmsches Verhalten zeigen – wie die Ionenkanäle in unserem Membranmodell – ist der Membranwiderstand proportional zur Länge (des Membranabschnittes) l und umgekehrt proportional zur Fläche A (Abb. 13). Die Proportionalitätskonstante heißt spezifischer Membranwiderstand r_M . Der Kehrwert des spezifischen Membranwiderstandes ist die Leitfähigkeit σ .

F(11)
$$R_M = r_M \cdot \frac{l}{A}$$

R_M : Membranwiderstand (SI-Einheit: $1 \Omega = 1 \text{ Ohm}$)

r_M : spezifischer Membranwiderstand (SI-Einheit: $1 \Omega\text{m}$)

l : Länge des Membranabschnittes (SI-Einheit: 1 m)

A : Fläche der Membran (SI-Einheit: 1 m^2)

F(12)
$$\sigma = \frac{1}{r_M}$$

σ : Leitfähigkeit (SI – Einheit: $1 \frac{\text{S}}{\text{m}}$)

Man kann die Zeitkonstante statt mit den absoluten Werten R_M und C_M auch mit den spezifischen Größen r_M und c_M angeben:

$$F(13) \quad \tau = r_M \cdot c_M = R_M \cdot C_M$$

τ : Membranzeitkonstante (SI-Einheit: 1 s)
 r_M : spezifischer Membranwiderstand (SI-Einheit: 1 Ω m)
 c_M : (längen-)spezifische Membrankapazität (SI-Einheit: 1 $\frac{F}{m}$)
 R_M : Membranwiderstand (SI-Einheit: 1 $\Omega = 1$ Ohm)
 C_M : Membrankapazität (SI-Einheit: 1 F = 1 Farad)

A10 Berechnen Sie die Zeitkonstanten für die im Versuchsteil 3.7 verwendeten RC-Kombinationen und vergleichen Sie diese mit den gemessenen Werten.

Eine kleinere Membranzeitkonstante bedeutet, dass die Erregung der Membran schneller aufgebaut wird. Dies ist gemäß F(13) dann der Fall, wenn eine geringere Membrankapazität oder ein geringerer Membranwiderstand vorliegt. Einfluss auf die Membranzeitkonstante haben also z. B. (wegen $c_M \sim \frac{1}{d}$) die Dicke der Membran, sowie die Dichte und die Leitwerte der Ionenkanäle.

5.7 Das Modell einer lang gestreckten Zelle

Für einen längeren Zellabschnitt können kurze Membranstücke aneinandergesetzt werden (vgl. Kapitel 3.8). Ströme, die längs der Membran fließen, also z. B. längs des Dendriten zum Axonhügel, müssen im Intra- und Extrazellulärraum geleitet werden, die beide mit leitfähiger Elektrolytflüssigkeit gefüllt sind. Im Intrazellulärraum tritt wegen des geringen Zelldurchmessers ein wesentlich größerer Längswiderstand auf als im Extrazellulärraum. Das liegt daran, dass der Widerstand eines Leiters umso größer wird, je kleiner die Fläche A ist, auf die sich der Strom verteilen kann ($R \sim \frac{1}{A}$). Im Modell wurden daher für den Intrazellulärraum Längswiderstände R_i und für den Extrazellulärraum Kurzschlussbrücken ($R = 0 \Omega$) eingesetzt. Für Längsströme im Intrazellulärraum ist die Fläche A nur vom Innenradius der Zelle abhängig: $A = \pi r^2$. Hierzu ist der Längswiderstand R_i umgekehrt proportional. Außerdem ist der Längswiderstand des betrachteten Zellabschnitts proportional zu dessen Länge ($R_i \sim l$). Um wieder eine Größe – analog zur (längen-)spezifischen Membrankapazität – zu erhalten, die nur von den Eigenschaften der Zelle und nicht von der (willkürlich wählbaren) Länge l des betrachteten Abschnittes abhängt, wird auch hier eine (längen-)spezifische Größe eingeführt: der spezifische Längswiderstand r_i .

r_i hängt nur noch von den Leitungseigenschaften des intrazellulären Elektrolyten und dem Zellradius ab. Der spezifische Längswiderstand r_i wird umso kleiner, je größer der Zellradius, also je "dicker" die Zelle ist.

$$F(14) \quad r_i = \frac{R_i}{l}$$

r_i : spezifischer Längswiderstand (SI-Einheit: 1 $\frac{\Omega}{m}$)
 R_i : Längswiderstand (SI-Einheit: 1 $\Omega = 1$ Ohm)
 l : Länge des Zellabschnitts

Aus den oben genannten Überlegungen ergab sich das in Abb. 9 gezeigte Ersatzschaltbild. Die räumlichen und zeitlichen Änderungen von Strömen und Spannungen lassen sich für diese komplizierte Schaltung nur schwer berechnen, aber eine qualitative Beschreibung der räumlichen Änderungen ist mit Hilfe einfacher Überlegungen möglich.

Betrachten wir den Fall, dass am ersten Abschnitt des (erweiterten) Modells ein konstanter Strom \hat{I} eingespeist wird. An dem "kurzen" Modell, bestehend aus einer einzigen Parallelschaltung (vgl. Kapitel 3.6), würde in diesem Fall kurze Zeit nach dem Einschalten der Gesamtstrom \hat{I} "quer" (von innen nach außen) durch die Membran fließen und dementsprechend dort die Spannung $\hat{U} = R_M \cdot \hat{I}$ anliegen. In dem erweiterten Modell sind jedoch auch Längsströme möglich: Der Strom fließt jetzt nur zum Teil quer durch die Membran. Der Rest fließt längs der Membran zum benachbarten Membranabschnitt. Dort fließt wieder ein Teil des Stromes quer durch die Membran und ein kleinerer Teil weiter längs der Membran zum nächsten Abschnitt, usw. Je weiter ein Abschnitt vom ersten Abschnitt entfernt ist, desto weniger Strom erreicht diesen und desto weniger Strom fließt dort quer durch die Membran.

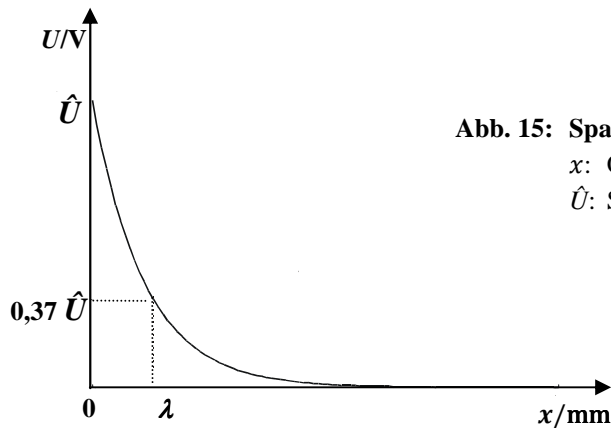


Abb. 15: Spannungsabfall längs einer Zelle $U(x) = \hat{U} e^{-x/\lambda}$
 x : Ort entlang der Zelle
 \hat{U} : Spannung am ersten Abschnitt, bzw. bei $x = 0$

Ähnlich wie die Membranzeitkonstante τ beschreibt die Membranlängskonstante λ (Lambda), nach welcher Strecke die Spannung um 63 % gegenüber dem Ausgangswert U_1 (an Membranabschnitt 1) abgefallen ist (vgl. Abb. 15). (Also auf 37 % des Ausgangswerts U_1 .) Die Spannung, die sich an einem Membranabschnitt maximal (d. h. nach vollständigem Aufbau der Erregung) einstellt, ist proportional zum Strom, der an dieser Stelle quer durch die Membran fließt. Deshalb wird auch diese Maximalspannung von Abschnitt zu Abschnitt geringer. Bezeichnet man mit \hat{I}_n den Strom, der am n-ten Abschnitt quer durch die Membran fließt und mit \hat{U}_n die maximale Spannung, die sich am n-ten Abschnitt einstellt, so gilt nach dem ohmschen Gesetz: $\hat{U}_n = R_M \cdot \hat{I}_n$. Der Membranwiderstand R_M ist in jedem Abschnitt gleich groß. Der Strom \hat{I}_n und damit die Spannung \hat{U}_n nimmt von Abschnitt zu Abschnitt ab. Aus der Abnahme der Spannung U kann die Längskonstante Lambda bestimmt werden, wobei diese umso größer ist, je weniger die Spannung abnimmt. Die qualitative Abhängigkeit der Längskonstante von den Eigenschaften der Zelle lässt sich aus den folgenden Überlegungen für das Modell ableiten.

Je größer der Membranwiderstand R_M im Vergleich zum Längswiderstand R_i ist, desto weniger Strom wird quer durch die Membran fließen. Es fließt dann mehr Strom zu den benachbarten Abschnitten, wo er sich im gleichen Verhältnis in Quer- und Längsstrom aufteilt. Je größer also der Membranwiderstand im Vergleich zum Längswiderstand ist, desto weniger nimmt der Strom \hat{I}_n und damit auch die Spannung \hat{U}_n von Abschnitt zu Abschnitt ab und desto größer ist die Längskonstante λ .

Dass die Längskonstante nicht von der Membrankapazität abhängen kann, folgt aus den Überlegungen vorher. Das Membranpotential erreicht bei rechteckförmigem Stromsignal unabhängig von der Membrankapazität den gleichen Maximalwert $\hat{U} = R_M \cdot \hat{I}$. Für die räumliche Abnahme der Spannung (d. h. der Erregung) ergibt eine quantitative Betrachtung den in Abb. 15 dargestellten Verlauf und für die Längskonstante die folgende Formel:

$$F(15) \quad \lambda = \sqrt{\frac{r_M}{r_i}}$$

λ : Längskonstante (SI-Einheit: 1 m)

r_M : spezifischer Membranwiderstand (SI-Einheit: 1 Ω m)

r_i : spezifischer Längswiderstand (SI-Einheit: 1 $\frac{\Omega}{m}$)

Diese Formel bestätigt die Ergebnisse der obigen qualitativen Überlegungen, dass die Längskonstante nicht von der spezifischen Membrankapazität c_M abhängt. Je größer der spezifische Membranwiderstand r_M im Verhältnis zum spezifischen Längswiderstand r_i ist, desto größer wird die Längskonstante. Dies ist beispielsweise durch größere Zellquerschnitte zu erreichen.

5.8 Einfluss der Membranzeit- und Längskonstante auf die Summation am Axonhügel

In der Regel reicht eine einzige Erregung, die sich elektrotonisch bis zum Axonhügel ausbreitet, nicht aus, um dort ein Aktionspotential auszulösen, sondern erst die Summe mehrerer Erregungen überschreitet die notwendige Grenze (Schwelle). Es ist daher wichtig, mit welcher Amplitude und in welchem zeitlichen Zusammenhang die Erregungen von verschiedenen Dendriten (vom Zellkörper) den Axonhügel erreichen. Die Amplitude, mit der eine Erregung den Axonhügel erreicht, hängt zum einen davon ab, in welchem Abstand vom Axonhügel sie (z. B. an einer Synapse) ausgelöst wurde. Zum anderen hängt sie von der Längskonstante ab: bei einer großen Längskonstante klingt die Erregung bei der elektrotonischen Ausbreitung bis zum Axonhügel weniger stark ab. Die Membranzeitkonstante beeinflusst die zeitliche Summation: bei großer Zeitkonstante erreicht die Erregung langsamer ihr Maximum, klingt jedoch auch (zeitlich) langsamer ab. So steigt die Wahrscheinlichkeit, dass zwei (oder mehr) zeitlich aufeinander folgende Erregungen "überlappen" und sich dadurch in der Summe eine höhere Amplitude ergibt.

Einen biophysikalischen Überblick über die Informationsübertragung im Nervensystem mit Blick auf den strukturellen Aufbau einer Nervenzellen, elektrische Membranpotentiale, Ionen transport und die Ausbildung des Ruhemembranpotentials bietet: *Breckow, Greinert. Biophysik, Eine Einführung. Seite 169 – 199.*

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1, 3, 12: Physikalisches Praktikum für Biologen: *B 41 Elektrische Leitung / Ionen transport*. Physikalische Grundpraktika, Heinrich Heine Universität Düsseldorf.

Abb. 2, 5, 6, 8, 11, 14, 15: Physikalisches Praktikum für Biologen: *B 43 RC-Schaltungen / Elektrotonus*. Physikalische Grundpraktika, Heinrich Heine Universität Düsseldorf.

Abb. 4, 7, 9, 13: veränderte Darstellung nach: Physikalisches Praktikum für Biologen: *B 43 RC-Schaltungen / Elektrotonus*. Physikalische Grundpraktika, Heinrich Heine Universität Düsseldorf.

Abb. 10: Physikalisches Praktikum für Biologen: *B 12 Multimeter und Oszilloskop / elektrische Signale*. Physikalische Grundpraktika, Heinrich Heine Universität Düsseldorf.