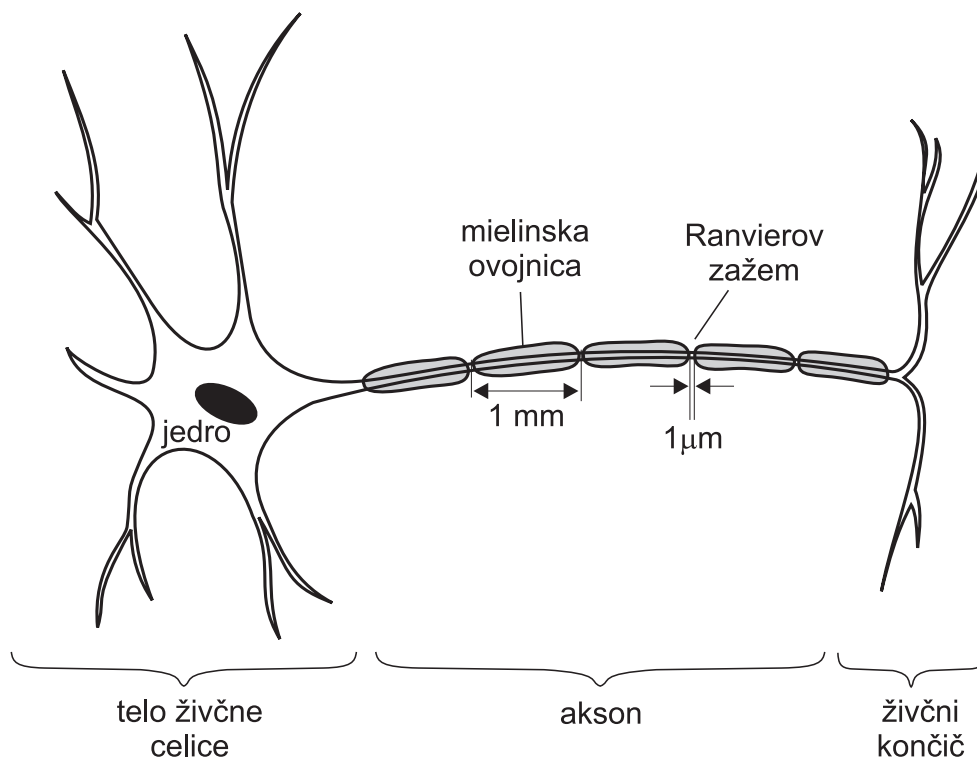


8 Prevajanje električnih sunkov po živčnem vlaknu

Pri tej vaji se bomo seznanili z osnovnimi značilnostmi prevajanja električnih sunkov po mieliniziranem delu živčnih vlaken.

8.1 Struktura in električne lastnosti živčnega vlakna

Živčna vlakna – *aksoni* – so podaljški živčnih celic, po katerih se prenašajo dražljaji od ene do druge živčne celice. Debelina aksonov je nekaj mikrometrov, dolgi pa so lahko tudi več kot en meter. Membrano aksonov nekaterih tipov živčnih celic obdaja mielinska ovojnica (slika 8.1), ki jo tvorijo posebne celice — v perifernem živčevju so to *Schwannove celice*, v centralnem pa mielinske ovojnice tvorijo *oligodendrocite*. Mielinske ovojnice akson obdajajo po približno 1 mm dolgih odsekih, med katerimi so 1 μm dolgi *Ranvierovi zažemi* brez mielina. Rastopina v notranjosti aksona se imenuje aksoplazma. Ker se po živčnih vlaknih dražljaji prenašajo v obliki električnih signalov, je poznavanje električnih lastnosti živčnih vlaken ključno za razumevanje delovanja živčnega sistema.



Slika 8.1: Tipična živčna celica z mieliniziranim živčnim vlaknom – aksonom.

Enako kot vse telesne raztopine sta zaradi vsebnosti ionov električno prevodni tudi aksoplazma in raztopina, ki celice obdaja. Notranjost in zunanost celice loči celična membrana, ki je v mirovnem stanju slabo prepustna za nekatere ione (Na^+ , K^+ ...). Poleg tega

aktivni membranski transport (zanj je potrebna energija v obliki molekul ATP) neprestano vzdržuje razliko koncentracij različnih ionov med aksoplazmo in zunanjo raztopino. Zaradi različnih koncentracij ionov v notranji in zunanji raztopini je med notranjostjo in zunanostjo celice napetostna razlika, ki ji pravimo *membranski potencial*. Živčne celice imajo zmožnost vzdraženja – če se njihov membranski potencial spremeni preko kritične vrednosti, se membranska ionska prepustnost zelo poveča in v aksoplazmo steče ionski tok, ki se pozna kot kratek sunek membranske napetosti (ta napetostni sunek se imenuje tudi *akcijski potencial*). Nastanek akcijskega potenciala na enem mestu membrane povzroči kritično spremembo napetosti v soseščini, zato se membrana vzdraži tudi tam – akcijski potencial lahko tako v živčnih celicah potuje vzdolž membrane.

Mielin je električno neprevoden, zato lahko v mieliniziranih aksonih ionska izmenjava (in z njo nastanek akcijskega potenciala) poteka le v Ranvierovih zažemih ne pa tudi v mieliniziranih odsekih aksona. Ti se tako obnašajo kot pasivni električni vodniki. Električni signal torej po mieliniziranih aksonih potuje na naslednji način: vzdolž mieliniziranega odseka se napetostni sunek širi enako kot po električnem kablju, v Ranvierovih zažemih pa vzdraži membrano in povzroči nastanek dodatnega sunka napetosti ter se s tem ojači. Akcijski potencial tako ne potuje vzdolž celotne dolžine živca, ampak se pojavlja le v Ranvierovih zažemih. Tako prevajanje se imenuje *saltatorno prevajanje* in ima nekaj prednosti pred prevajanjem po nemieliniziranih aksonih. Predvsem je saltatorno prevajanje hitrejše in potrebuje manj ATP od prevajanja po nemieliniziranih živcih. Z izgubo mielina v živčnih vlaknih so povezana različna bolezenska stanja, na primer multipla skleroza.

8.2 Prevajanje električnega sunka po mieliniziranem odseku živca

Mieliniziran odsek živca je s stališča električne prevodnosti podoben koaksialnemu električnemu kablju*: ima prevodno sredico (aksoplazmo), ki jo obdaja plašč izolacije (mielinska ovojnica), zunanost pa je spet prevodna. Ker v splošnem velja, da je električna upornost obratno sorazmerna prečnemu preseku, skozi katerega tok teče, je električna upornost notranjosti aksona obratno sorazmerna kvadratu radija vlakna: $R = \xi / \pi r_a^2$, kjer je ξ specifična upornost raztopine, r_a pa radij aksona. Prečni presek, skozi katerega lahko teče električni tok, je v zunanosti aksona zelo velik, zato je električni upor zunanje raztopine zanemarljiv v primerjavi z uporom notranjosti aksona. Ker je aksoplazma mnogo slabši prevodnik od kovin (glej tabelo 8.1), je električna upornost mieliniziranega odseka živca veliko večja kot pri električnem kablju. Po koaksialnem kablju lahko električni signal brez dodatne ojačitve prepotuje tudi več sto metrov, mielinizirani živec pa potrebuje na približno vsak milimeter Ranvierov zažem, v katerem se signal ojači.

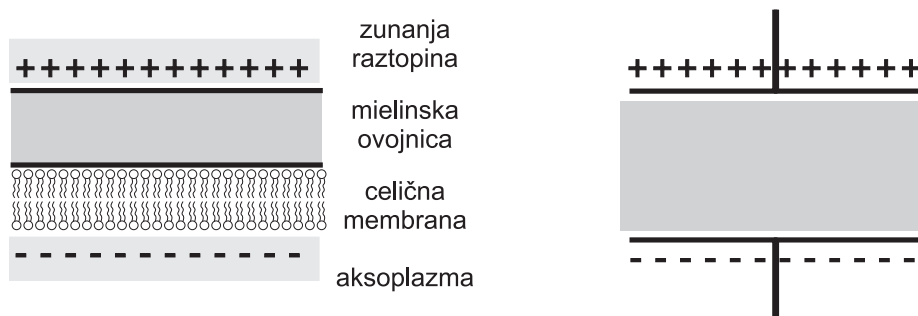
V mieliniziranih odsekih zaradi električno neprevodne mielinske ovojnice ni ionske izmenjave med aksoplazmo in zunanjo raztopino. Ker pa membrana z ovojnico predstavlja neprevodno mejo med dvema prevodnikoma, ima svojo električno kapaciteto (podobno kot električni kondenzator, slika 8.2). Napetostna razlika med aksoplazmo in zunanjo raztopino U je tako sorazmerna razliki v električnem naboju na obeh straneh e in obratno

*Primer koaksialnega kabla je kabel, ki povezuje TV sprejemnik in anteno.

Tabela 8.1: *Specifične električne upornosti nekaterih snovi.*

snov	specifična upornost [$\Omega \text{ mm}^2/\text{m}$]
baker	0,017
aksoplazma	2×10^6
PVC	10^{17}

sorazmerna električni kapaciteti membrane C , $U = e/C$. Podobno kot v ploščatem kondenzatorju tudi pri membrani velja, da je kapaciteta sorazmerna površini prevodnikov in obratno sorazmerna debelini izolacije. Za živce tako velja, da večji kot je radij živca (in s tem površina), večja je kapaciteta, ter večja kot je debelina mielinske ovojnice, manjša je kapaciteta. Tipična kapaciteta kvadratnega milimetra mielinizirane membrane je približno 50 pF.



Slika 8.2: *Celična membrana (levo) je z električnega stališča podobna električnemu kondenzatorju (desno), saj v obeh primerih izolator razmejuje dva ločena prevodna dela. Pri živčnih celicah tako električno neprevodna membrana z mielinsko ovojnico razmejuje aksoplazmo od zunanje raztopine. Razlika v naboju na obeh straneh membrane e je (podobno kot pri kondenzatorju) preko kapacitete C povezana z razliko napetosti U , $e = CU$. Kapaciteta je v obeh primerih sorazmerna površini prevodnikov in obratno sorazmerna debelini izolacije.*

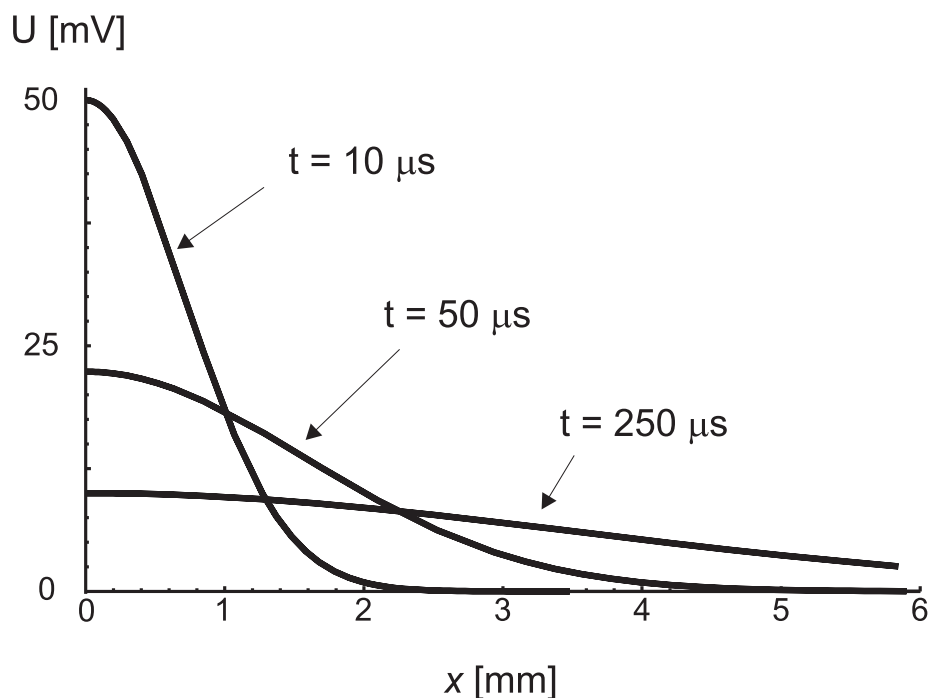
Zaradi preprostih električnih lastnosti mieliniziranega odseka, je mogoče natančno izračunati, kako se po njem širijo električni sunki. Natančen račun presega naše okvire, zato bomo tu navedli le glavne rezultate. Ko na Ranvierovem zažemu pride do nastanka akcijskega potenciala, v aksoplazmo vdre nekaj pozitivnega električnega naboja. Izkaže se, da se ta naboj vzdolž mieliniziranega odseka širi podobno, kot se razširi črnilo, ki ga kapnemo v posodo z vodo. Skupaj z nabojem vzdolž živca potuje tudi električna napetost med aksoplazmo in zunanjo raztopino ($U = e/C$). Račun pokaže, da širjenje napetosti v odvisnosti

od časa t in razdalje od začetka mieliniziranega odseka x popiše naslednja enačba

$$U(t, x) = A \sqrt{\frac{rc}{t}} e^{-\frac{rc x^2}{4t}}, \quad (8.1)$$

kjer je r električna upornost aksoplazme na enoto dolžine ($r = R/L$), c pa električna kapaciteta membrane z ovojnico na enoto dolžine ($c = C/L$). Konstanta A je sorazmerna s količino naboja e_A , ki ga je živec prejel z dražljajem, $A = e_A/(c\sqrt{\pi})$. Mimogrede: funkcija iz enačbe (8.1) ima pri danem času obliko Gaussove krivulje s sredino pri $x = 0$ in standardno deviacijo $\sqrt{2t/rc}$.

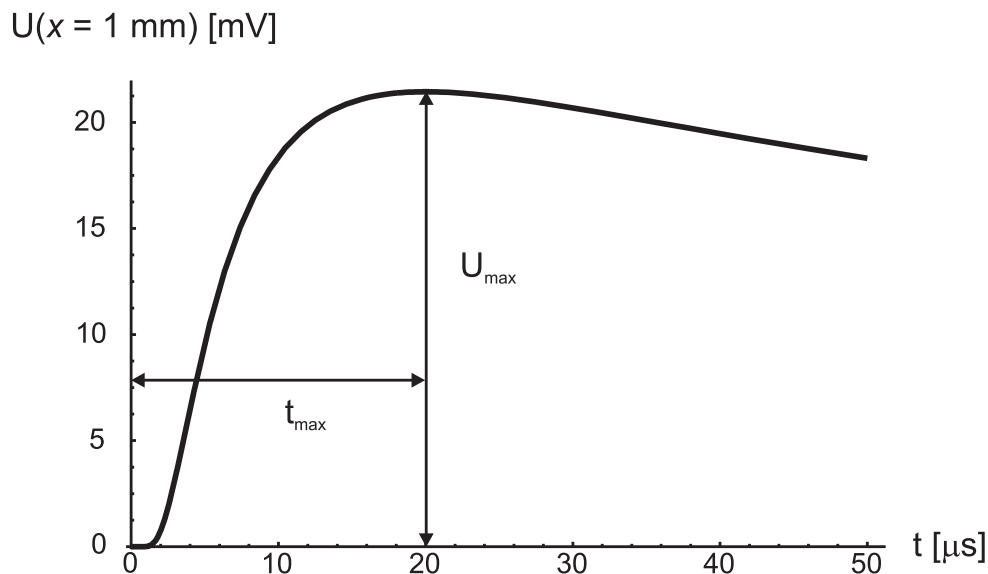
S pomočjo enačbe (8.1) lahko narišemo, kakšna je napetost med aksoplazmo in zunanjo raztopino vzdolž mieliniziranega odseka živca ob nekem izbranem času. Slika (8.3) prikazuje $U(x)$ pri treh različnih časih t . Iz slike vidimo, da je v vsakem trenutku napetost v mieliniziranem odseku največja na njegovem začetku.



Slika 8.3: Napetost med aksoplazmo in zunanjo raztopino vzdolž mieliniziranega odseka živca ob treh različnih časih od sprožitve sunka na začetku odseka. Slika je narisana s pomočjo enačbe 8.1, za vrednosti konstant: $c = 2 \text{ pF/mm}$, $r = 20 \times 10^6 \text{ } \Omega/\text{mm}$ in $e_A = 8,75 \times 10^{-14} \text{ As}$. Krivulje na sliki imajo obliko Gaussove krivulje.

Poleg tega si lahko s pomočjo enačbe (8.1) narišemo, kako se na nekem mestu mieliniziranega odseka napetost med aksoplazmo in zunanjo raztopino spreminja s časom $U(t)$. Slika 8.4 prikazuje, kako se s časom spreminja napetost na razdalji $x = 1 \text{ mm}$ od začetka odseka. Ob času $t = 0$, ko je naboj ravno vdrl na začetek mieliniziranega odseka, se to

pri razdalji $x = 1$ mm še ne pozna in je napetost tam 0 mV. Ko se naboj širi po aksoplazmi, napetost narašča, ob času t_{\max} doseže največjo vrednost U_{\max} in nato začne spet padati. Zaradi sunka napetosti na začetku mieliniziranega odseka aksona se torej s časovno zakasnitvijo t_{\max} sunek napetosti pojavi tudi na drugih delih mieliniziranega odseka.



Slika 8.4: Časovni potek sunka napetosti med aksoplazmo in zunanjo raztopino pri $x = 1$ mm. Vrednosti konstant so enake kot pri sliki 8.3.

Čas t_{\max} lahko izračunamo s pomočjo enačbe (8.1). Maksimum napetosti nastopi takrat, ko je odvod napetosti $U(t, x)$ po času enak 0. Iz tega pogoja dobimo zvezo za zakasnitev vrha signala v odvisnosti od razdalje

$$t_{\max}(x) = \frac{1}{2}rcx^2. \quad (8.2)$$

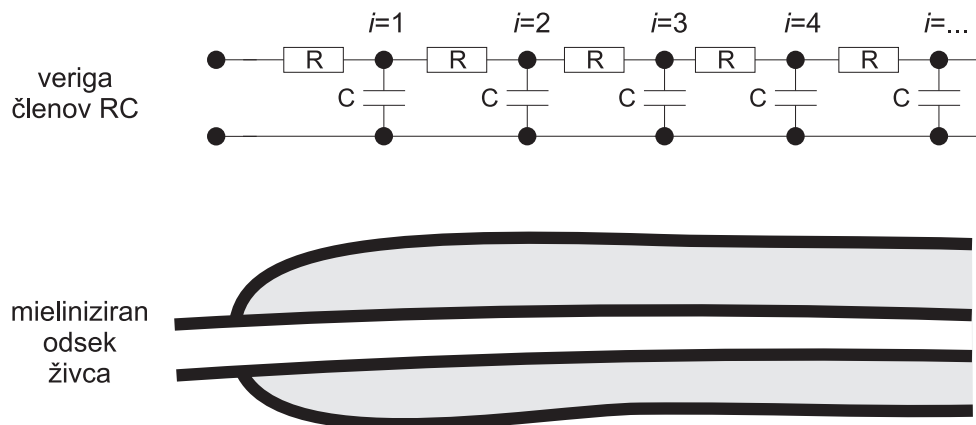
Če ta rezultat vstavimo nazaj v enačbo (8.1) (s $t = t_{\max}$), dobimo odvisnost višine signala od razdalje

$$U_{\max}(x) = \frac{e_A}{c} \sqrt{\frac{2}{\pi e}} \frac{1}{x} \propto \frac{1}{x}. \quad (8.3)$$

Vidimo, da višina signala v mieliniziranem odseku aksona pada obratno sorazmerno z razdaljo. Mielinizirani odseki tako ne morejo biti poljubno dolgi in morajo biti zato na določenih razdaljah prekinjeni z Ranvierovimi zažemi, kjer se signal ojači. Hitrost prevajanja je največja, če je produkt upornosti in kapacitete rc čim manjši (hitrost je velika, ko je majhen t_{\max} , enačba 8.2). Hkrati se z majhno kapaciteto c tudi U_{\max} najmanj zmanjša (enačba 8.3).

8.3 Veriga členov RC kot model za mieliniziran odsek živca

Meritve na pravem mieliniziranem odseku aksona so zapletene, zato si bomo pri vaji pomagali z modelom, ki ima podobne električne lastnosti. Dober model mieliniziranega odseka aksona med dvema sosednjima zažemoma je veriga členov uporov R in kondenzatorjev C . Tako kot mieliniziran akson ima tudi veriga členov RC določeno upornost in določeno kapaciteto na dolžinsko enoto (slika 8.5). Napetostni sunki se zato po verigi členov RC prevajajo enako kot po mieliniziranemu odseku aksona. Ker ima zunanja raztopina v primerjavi z aksoplazmo zanemarljivo upornost, so upori v verigi le na strani, ki predstavlja aksoplazmo. Sunke električne napetosti, do katerih v aksonu prihaja v Ranvierovih zažemih, bomo pri vaji ustvarili z generatorjem sunkov, ki ga priključimo na začetek verige RC .



Slika 8.5: Mieliniziran odsek aksona (spodaj) ima enake električne lastnosti kot veriga členov RC (zgoraj). Stran verige z upori R predstavlja aksoplazmo, spodnja stran verige predstavlja zunanjo raztopino, kondenzatorji C pa predstavljajo kapaciteto membrane z mielinsko ovojnico. Razdaljo vzdolž verige členov RC bomo iznačevali z indeksom i , ki označuje število členov RC od začetka verige.

Pri vaji bomo merili, kako se napetost na verigi RC spreminja s časom. Razdalje od začetka ne bomo označevali z x v mm ampak kar z indeksom i , ki označuje število členov RC od začetka verige (slika 8.5). Zato bomo v skladu z enačbo (8.2) na i -tem mestu izmerili maksimum napetosti po času

$$t_{\max}(i) = \frac{1}{2}RCi^2. \quad (8.4)$$

Podobno sledi iz enačbe (8.3), da bo višina sunkov napetosti v verigi padala kot $1/i$

$$U_{\max}(i) \propto \frac{1}{i}. \quad (8.5)$$

Nalogi: 1. Z osciloskopom opazujte električne sunke v verigi členov RC , ter na isti graf narišite potek napetosti na treh merilnih mestih ($i = 10$, $i = 15$ in $i = 20$).

2. Izmerite višino sunka napetosti (U_{\max}) in njegovo časovno zakasnitev (t_{\max}) na različnih merilnih mestih. Preverite ujemanje meritev z enačbama 8.4 in 8.5.

Potrebščine: osciloskop

generator napetostnih sunkov

veriga členov RC , $R=10\ \Omega$, $C=0,10\ \mu\text{F}$

Izvedba

- 1) Vključite osciloskop in generator napetostnih sunkov, počakajte, da se ogrejeta ter ju zvežite z verigo členov RC kot kaže slika 8.6. Ozemljitvi z osciloskopa in generatorja napetostnih sunkov (črni žici) morata biti priključeni na tisto stran verige RC , ki nima uporov. Rdečo žico iz osciloskopa priključite najprej na merilno mesto $i = 30$.

Osciloskop nastavite po navodilih, ki so priložena vaji. Osciloskop je inštrument, ki na svojem zaslonu prikazuje, kako se neka merjena napetost spreminja s časom.

Generator sunkov ustvarja na začetku verige členov RC kratke sunke napetosti, ob katerih priteče v verigo nekaj naboja. Naboj se nato širi vzdolž verige, ob tem pa se vzdolž verige spreminja tudi napetost. Osciloskop na zaslonu prikazuje napetost na izbranem merilnem mestu v odvisnosti od časa. Prožilec osciloskopa (angleško *trigger*) je sinhroniziran z generatorjem sunkov tako, da je čas $t = 0$ na prikazu osciloskopa v tistem trenutku, ko generator na začetek verige RC pošlje sunek napetosti.

Če sta vezava in nastavitvev osciloskopa pravilni, bo na zaslonu prikazana časovna odvisnost napetostnega sunka na merilnem mestu $i = 30$ (potek napetosti na osciloskopu mora biti podoben tistemu s slike 8.4, le da je izhodišče koordinatnih osi na sredini zaslona).

Velikost sunka napetosti se bo na različnih merilnih mestih precej razlikovala. Da bi dobili primerno sliko na vseh merilnih mestih boste morali med meritvami prilagajali območje prikaza napetosti in časa na osciloskopu. Z delovanjem gumbov za nastavljanje območja prikaza na zaslonu se najlažje seznanite tako, da jih malo vrtite in ob tem opazujete, kako se spreminja slika signala (v navodilih za nastavitvev osciloskopa so gumbi za nastavitvev območja prikaza obarvani z rdečo). Z majhnima gumboma predstavljate položaj izhodišča koordinatnih osi, z velikima pa enoti na obeh oseh. Če izhodišče časa ni na sredini zaslona lahko med spreminjanjem enote časa pade z zaslona — nazaj v sredino zaslona ga priključete z gumbom "SET TO ZERO". Za dodatna pojasnila v zvezi z delovanjem osciloskopa lahko vprašate vodjo vaj.

- 2) **Naloga 1.** Opazujte časovni potek napetosti na treh merilnih mestih ($i = 10$, $i = 15$ in $i = 20$).

Primerno sliko, kjer bodo poteki napetosti na vseh treh mestih prikazani preko vsega zaslona, dobite n. pr. po naslednjem postopku. Merilno rdečo žico priključite najprej na $i = 10$. Enoto napetosti nastavite na 2 V, enoto časa $50 \mu\text{s}$ in šele potem izhodišče časa in napetosti postavite v levi spodnji kot zaslona (ne povsem do roba ampak le 3 kvadratke levo in 3 kvadratke dol od sredine zaslona). Če boste najprej prestavili izhodišče in šele nato prilagodili enoto časa, lahko izhodišče časa pade z zaslona!

Na isti diagram prerišite časovni potek napetosti na vseh treh merilnih mestih (to bo najlažje, če boste v vseh treh primerih uporabili kar isto nastavitvev osciloskopa). Na narisanim grafu ne pozabite označiti enote časa in napetosti.

Se narisani poteki napetosti kdaj sekajo? Razmislite zakaj!

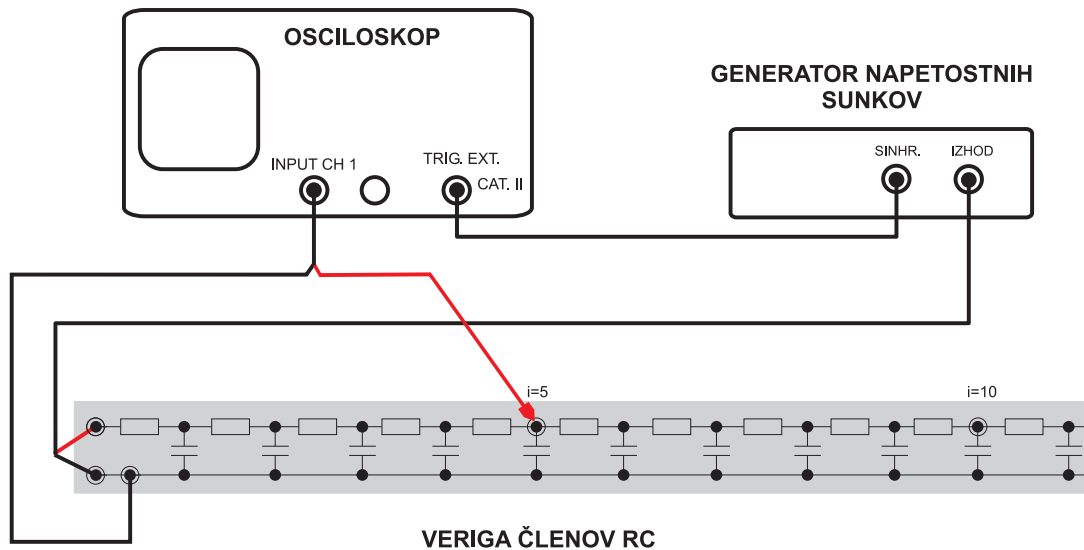
- 3) **Naloga 2.** Na vsakem merilnem mestu ($i = 5, 10, 15, 20, 25$ in 30) izmerite višino sunka napetosti $U_{\max}(i)$ in njegovo zakasnitev $t_{\max}(i)$. Pri vsaki meritvi izberite najprimernejše časovno in napetostno območje opazovanja, tako da boste obe vrednosti lahko kar najbolje razbrali z zaslona (sunek naj bo v vsakem primeru prikazan čim bolj čez ves zaslon).

Vrednost $U_{\max}(i)$ z zaslona razberete kot razliko med izhodiščem napetosti in vrha napetosti (sl. 8.4). Pri tem upoštevajte, da je višina enega kvadratka enaka izbrani enoti napetosti. Podobno določite vrednost $t_{\max}(i)$ — z zaslona razberete razliko med izhodiščem časa in časom vrha napetosti ter upoštevate, da je širina enega kvadratka enaka izbrani časovni enoti.

Meritve zapisujete v razpredelnico.

Izmerjeno višino sunkov napetosti U_{\max} narišite kot funkcijo $1/i$. Če se meritve skladajo s teorijo, točke ležijo na premici (enačba 8.3).

Izmerjeno zakasnitev sunkov napetosti t_{\max} narišite kot funkcijo kvadrata merilnega mesta (i^2). Če se meritve skladajo s teorijo, točke ležijo na premici (enačba 8.4). Narišite tudi premico, ki se najbolje prilega meritvam ter določite njen naklonski koeficient, $k = \frac{\Delta t_{\max}}{\Delta i^2}$. Iz enačbe 8.4 sledi, da je vrednost naklonskega koeficienta enaka polovici produkta RC , $k = \frac{1}{2}RC$. Preverite, če je vrednost produkta RC , ki ga določite iz naklonskega koeficienta premice k , enaka vrednosti produkta RC , ki ga izračunate iz podatkov o R in C navedenih pri potrebnih.



Slika 8.6: Shema vezave. Izhod generatorja sunkov povežite z začetkom verige členov RC, pri čemer črno žico priključite na stran brez uporov, rdečo pa na stran z upori. Drugo žico priključite na vhod osciloscopa (CH 1), ter njen nasprotni črni konec s stranjo verige RC brez uporov. Z rdečim koncem te žice boste merili na merilnih mestih $i = 5, 10, \dots$. Synchronizirajte osciloskop in generator sunkov tako, da povežite še prožilec osciloscopa (EXT TRIG) in vhod generatorja sunkov (SINHR.). Osciloskop nastavite po navodilih, ki so mu priložena pri vaji.