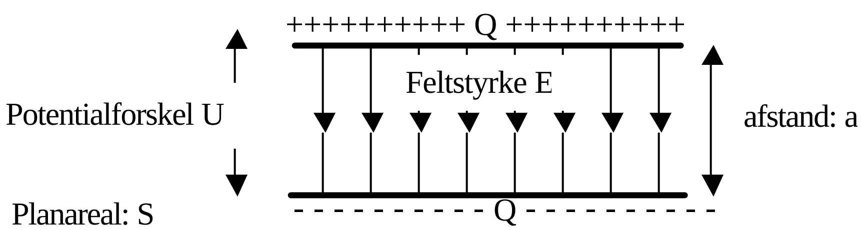
**Teoretisk gennemgang af ”elektrisk kapacitet” og ”membranmodeller”. (03/01)**

**Indledning:**
I den tidligere omtalte ”kort introduktion til elektricitetslære” forud for øvelse med ”ionselektive membraner” blev de grundlæggende definitioner vedr. elektriske kræfter og de elementære regler for jævnstrømskredsløb gennemgået:
*Coulombs lov*, som beskriver elektriske kræfters afhængighed af ladninger og afstande.
*Elektrisk feltstyrke E* på et givet sted blev defineret som kraften på en enhedsladning +1C på stedet (enhed: N/C = newton pr coulomb).
*Elektrisk spænding* (potential) *U* blev defineret som elektrisk energi, knyttet til ladninger. (enhed: V = volt = joule pr coulomb).
*Elektrisk strøm I* blev defineret som antal ladninger, der pr sekund passerer det aktuelle tværsnit (enhed A = ampere = coulomb pr sekund).
*Elektrisk modstand R* defineredes udfra den lineære sammenhæng mellem strøm og spænding (Ohms lov): $U = R \cdot I$
I det følgende gennemgås kapacitetsbegrebet og de membranmodeller, som indgår i biofysikøvelsen om nerven.

**Elektrisk Felt:**
Nedenstående figur viser to planer, hver med areal *S* i afstanden *a*, hvor der (ved brug af energi) er flyttet *Q* positive ladninger fra den nederste plade til den øverste.




Man kan vise, at feltstyrken *E* mellem planerne, hvis planerne er store, er konstant overalt (et homogent felt) og har størrelsen:

$$E = \frac{Q}{S} \cdot \frac{1}{Ke_0}$$ , hvor Q/S betegnes *ladningstæthed*, og $e_0$ og *K* er konstanter

**Elektrisk potential:**
For at beregne forholdet mellem antallet *Q* af fordelte ladninger og den derved opståede potentialforskel mellem planerne, føres en enhedsladning +1C fra det negative plan til det positive. Det nødvendige arbejde *W* hertil (kraft gange vej) er:

$$W = E \cdot a \text{ (enhed: J = joule)},$$

som modsvarers af ladningens potentialtilvækst, og dermed udtrykker potentialforskellen (spændingsforskellen) *U* mellem planerne:

$$U = E \cdot a = Q \cdot (K \cdot e_0 \cdot S)^{-1} \cdot a \text{ (enhed J/C = volt)}$$

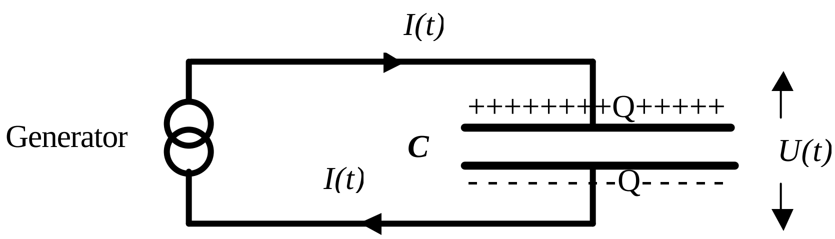
som kan skrives:

$$\boldsymbol{Q = C \cdot U} \text{, hvor } \boldsymbol{C} = K \cdot e_0 \; S \cdot a^{-1} \qquad (1)$$

**Elektrisk kapacitet: $Q = C \cdot U$**
Der er altså proportionalitet mellem det antal ladninger $Q$, som er fordelt mellem planerne, og den potentialforskel $U$ som derved er opstået. Proportionalitetsfaktoren $C$ kaldes *kapaciteten* (eng: *capacitance*) *mellem planerne*.
Kapaciteten vokser med planernes areal $S$ og aftager med deres afstand $a$.
$e_0$ = 8,85·10$^{-12}$ C$^2$ N$^{-1}$m$^{-2}$ er en konstant, tilpasset enhedssystemet. $K$ er en dimensionsløs materialeafhængig konstant, som benævnes *dielektricitetskonstanten* (K = 1 i vacuum og K > 1 for andre isolationsmaterialer, som fylder mellemrummet mellem planerne).
Enheden for kapacitet bliver: $C \cdot V^{-1} = C^2 \cdot s^2 \cdot kg^{-1} \cdot m^{-2}$ , som kaldes *farad* ("blødt d") og skrives $F$. Oftest bruges de afledede enheder: $mF$ (microfarad = 10$^{-6}$ F), $nF$ (nannofarad = 10$^{-9}$F) og $pF$ (picofarad = 10$^{-12}$F).

> NB! Bogstav 'C' bruges både som forkortelse for den elektriske ladningsenhed coulomb og til at indikere kapacitet.

**Opladning af kondensator.**
Den *hastighed*, hvormed spændingen $U$ over en elektrisk kondensator lader sig ændre, afhænger af *ladestrømmen*. Denne fortæller, hvor mange ladninger der pr tidsenhed kan flyttes mellem pladerne. Denne elektrisk strøm *I(t)* (enhed: A = ampere = coulomb pr tid), leveres i nedenstående figur fra en "generator".




Den hastighed, hvormed spændingen ændres, kan matematisk udtrykkes ved at differentiere ligning (1) m.h.t. tiden:

$$\frac{dQ}{dt} = I(t) = C \cdot \frac{dU(t)}{dt} \qquad (2)$$

der udtrykker, at *dU(t)/dt* (volt/sekund), afhænger af strømmen *I(t)* (ladninger pr sekund) og af kapaciteten $C$. Således vil en "stor" kondensator (med stor kapacitet) ændre spændingen relativt langsomt ved en given ladestrøm, men større ladestrøm giver større hastighed.
En "uendelig" hurtig spændingsændring er ikke mulig, da det ville kræve en "uendelig" stor strøm!

Under opladning går der *ingen strøm* i mellemrummet *mellem* pladerne i kondensatoren. Ladningerne fjernes fra den negative plade, føres som strøm i ledningerne og hober sig op på den positive, alt imens spændingen *U(t)* mellem pladerne vokser.

Integreres ligning (2) fås: $$U(t) = \frac{1}{C}\int_0^t I(t)dt + U_0$$

Der viser, at spændingen på kondensatoren til tiden $t$ er proportional med summen af de ladninger, som ladestrømmen har tilført, og at denne spænding er omvendt proportional med kapaciteten ($U_0$ er en evt begyndelsesspænding).

**Oplagret energi:**
Energien (leveret af generatoren), der er medgået til opladningen til $U$ volt, er “oplagret“ i det elektriske felt, som er opbygget mellem pladerne, og det beregnes ved at summere arbejdsbidragene ved flytningen af alle ladningerne. Arbejdet afhænger af, hvor stor spændingen (eller feltet) er blevet på det aktuelle stade. Hvis spændingen, når der er flyttet $q$ ladninger, er $U(q)$ (volt = joule pr coulomb) bliver arbejdet $dW$ med at flytte det næste ladningsbidrag $dq$:

$$dW = U(q)\cdot dq$$

Idet $q = C\cdot U(q)$ findes $dq = C\cdot dU(q)$ som indsat ovenfor giver:

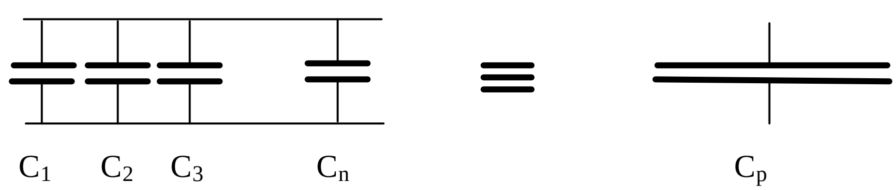
$$dW = C\cdot U(q)dU(q),$$

der ved integration fra U(t) = 0 til U giver

$$W = \int_0^U C\cdot U(q)dU(q) = ½\, C\cdot U^2$$

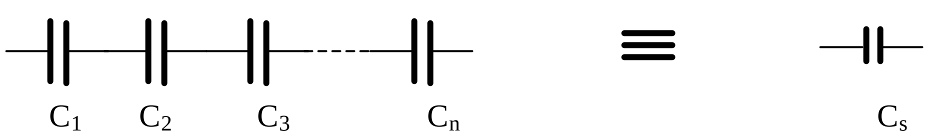
Denne energi vil genvindes ved afladning af kondensatoren.

**Parallelforbindelse af kondensatorer.**




De to systemer har samme kapacitet, hvis der opnås samme spænding $U$, når de oplades med samme ladning $Q_p = Q_1 + Q_2 + Q_3 + \cdot\cdot + Q_n$.
$Q_1 = C_1\cdot U$ , $Q_2 = C_2\cdot U$ , $Q_3 = C_3\cdot U$ , $Q_n = C_n\cdot U$ og $Q_p = C_p \cdot U$,
der indsat ovenfor giver: $\boldsymbol{U\cdot C_p = U\cdot( C_1 + C_2 + C_3 + \cdot\cdot + C_n)}$
eller $\boldsymbol{C_p = C_1 + C_2 + C_3 + \cdot\cdot + C_n}$

**Serieforbindelse af kondensatorer.**




Imellem de serieforbundne kondensatorer sker samme ladningsforskydning, som i de ”ydre” tilledninger, således at de serieforbundne kondensatorer oplades med samme strøm (og dermed samme ladning), men til individuelle spændinger:
$Q_s = Q_1 = Q_2 = Q_3 = \cdot\cdot\ Q_n$. og $U_1 + U_2 + U_3 + \cdot\cdot\ U_n. = U$
$U_1 = Q/C_1$, $U_2 = Q/C_2$, $U_3 = Q/C_3$ , $U_n = Q/C_n$ og $U = Q/C_s$ ,
der indsat ovenfor giver: $Q\cdot( 1/C_1 + 1/C_2 + 1/C_3 + \cdot\cdot + !/C_n ) = Q\cdot 1/ C_s$
eller $\boldsymbol{1/ C_s = 1/C_1 + 1/C_2 + 1/C_3 + \cdot\cdot + 1/C_n}$

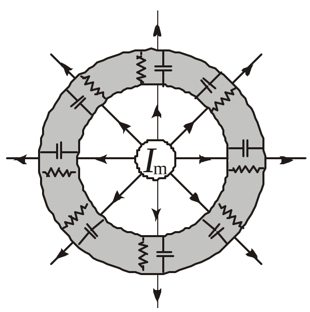
Reglerne for at sammensætte parallel- og serieforbundne kondensatorer er altså lige omvendt af reglerne for sammensætning af modstande:

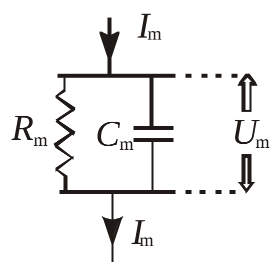
Parallel: $\boldsymbol{1/R_p = 1/R_1+1/R_2+1/R_3+\cdots+1/R_n}$
Serie: $\boldsymbol{R_s = R_1+R_2+R_3+\cdots+ R_n}$

**Membranmodellerne.**

1. **Den kugleformede celle.**

Figuren til venstre viser en kugleformet celle. En elektrode er anbragt i cellens indre, og til tiden t = 0 udsendes fra elektroden en strøm konstant $I_m$, som passerer membranen og samles op af en ydre elektrode (ikke er vist).
Formålet med eksperimentet er at studere indflydelsen fra de karakteristiske størrelser $R_m$ og $C_m$ på den opståede ændring af membranspændingen $U_m$.
Figuren til højre viser et elektrisk ækvivalent kredsløb.




Igennem membranen deler den *konstante* membranstrøm $I_m$ sig i en del $I_r(t)$ , der løber gennen modstanden $R_m$ og en del $I_c(t)$, som er ladestrøm til $C_m$ .
I. flg. Kirschoffs lov, der vedrører et knudepunkt, gælder til ethvert tidspunkt.:

$$I_m = I_r(t)+ I_c(t)$$

endvidere er (til tiden *t*)

$$I_r(t) = U_m(t)/R_m \text{ (Ohms lov) } \textit{og } I_c(t) = C_m \cdot dU_m(t)/dt \text{ (af ligning (2))}$$

der indsat ovenfor giver:

$$I_m = U_m(t)/R_m + C\cdot dU_m(t)/dt$$

eller

$$\boldsymbol{U_m(t) + R_m\cdot C_m\cdot dU_m(t)/dt = R_m \cdot I_m} \qquad (3)$$

Denne ligning er en såkaldt “første ordens” (lineær og homogen) differentialligning. Den udtrykker, at summen af membranspændingen og en brøkdel ($R_m\cdot C_m$) af den hastighed, hvormed membranspændingen ændrer sig, altid har den konstante værdi $R_m\cdot I_m$.
(Alle leddene i ligningen har enheden *volt*, idet $R_m\cdot C_m$ har enheden *sekund*.)
I det øjeblik, hvor $I_m$ påtrykkes (t = 0), antages at $U_m(0) = 0$, og af (3) ses, at membranspændingen da vokser med den maksimale hastighed, som er:

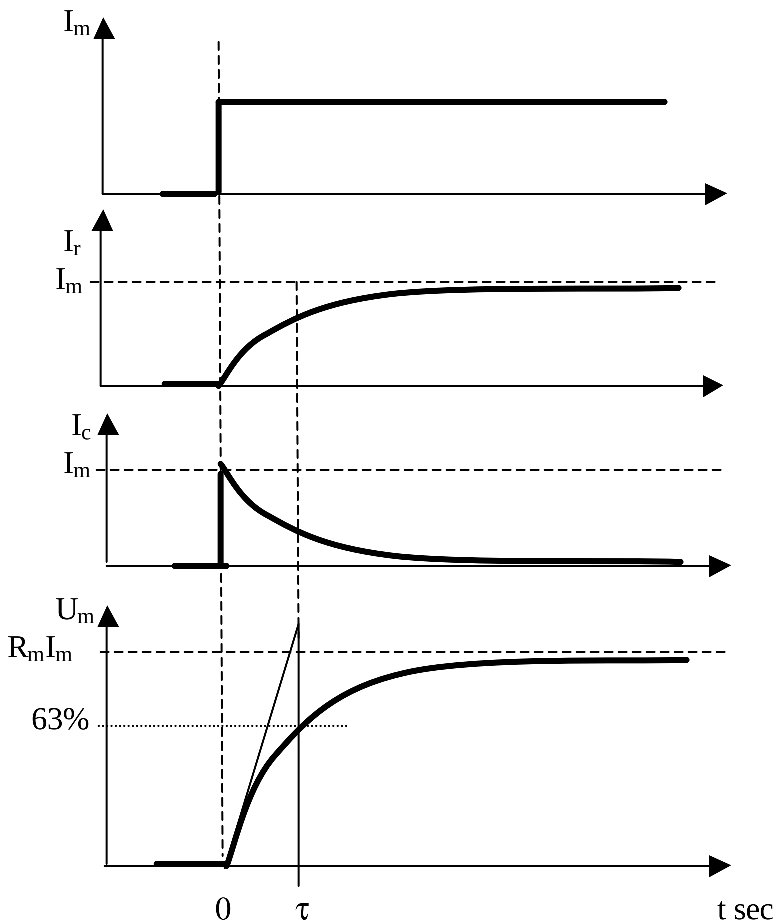
$$dU_m(0)/dt = (R_m \cdot I_m) / (R_m \cdot C_m) = I_m / C_m \qquad (4)$$

Til t = 0, hvor $I_m$ påtrykkes, vil $I_r(t)$ være nul, da $U_m(0)$ er nul, og hele $I_m$ bliver da ladestrøm, altså $I_c(0) = I_m$.
Efterhånden som $C_m$ oplades og $U_m(t)$ dermed vokser, må $dU_m(t)/dt$ aftage mod nul, når $U_m(t)$ nærmer sig spændingen $R_m \cdot I_m$. For t = *"uendelig"* bliver derfor $I_r = I_m$.
Denne opvoksen af $U_m(t)$ fra nul mod $R_m \cdot I_m$ med aftagende hastighed, kan beskrives matematisk som løsningen til ligning (3):

$$U_m(t) = R_m \mathrm{I_m}(1 - e^{-\frac{t}{t}})$$

hvor $t = R_m \cdot C_m$ kaldes systemets *tidskonstant*.

Det grafiske forløb af de omtalte størrelser er skitseret nedenfor.




Øverst ses den påtrykte membranstrøm $I_m$, og herunder delstrømmene $I_r$ og $I_c$ .
Nederst er vist den deraf opståede membranspændingsændring $U_m$, , som vokser "eksponentielt" mod slutværdien $R_m I_m$.

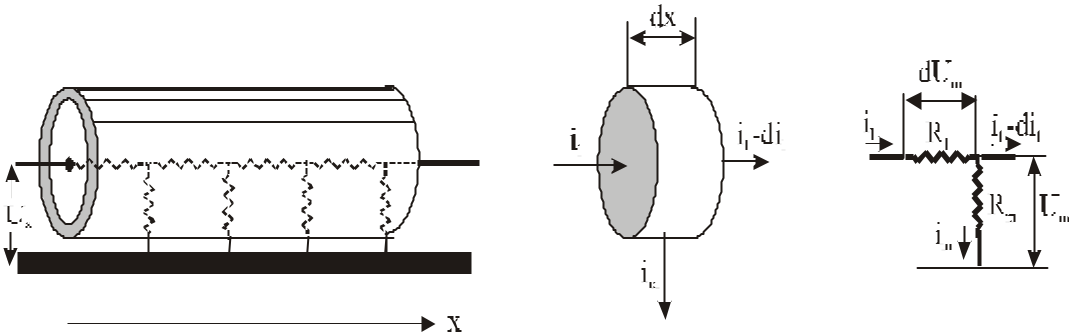
Til t = τ antager membranspændingen værdien $U_m(t) = R_m I_m (1\text{-}e^{-1}) = 0.63\ R_m I_m$
Til t = 0 er kurvens hældning (begyndelsestangenten's) tidligere bestemt af (4) til

$$dU_m(0)/dt = (R_m \cdot I_m) / (R_m \cdot C_m) = (R_m \cdot I_m)/t$$

Denne *begyndelsestangent* skærer *slutværdien* til tiden t = τ.
Med kendskab til $I_m$, kan man således af kurvens slutværdi bestemme $R_m$, og af kurvens begyndelsestanget (eller af tidskonstanten) bestemme $C_m$. (ligning (4)

For et eksponentialt forløb, f. eks. ovennævnte tidsmæssige opvoksen, gælder det, at tangenten til et vilkårligt punkt på kurven vil skære "slutværdien" i afstanden *tidskonstanten t* fra punktet. Eller sagt på en anden måde: Hvis forløbet fortsatte (lineært) med den hastighed, det har til et givet tidspunkt, ville slutværdien nås i løbet af tiden *t*.

**Den cylinderformede celle.**
Et membranpotential $U_m$, påtrykt nervens indre (i forhold til det "uendelig" godt ledende ydermedie) vil udbrede sig i x-aksens retning, på langs i nervens indre. Afhængigt af den indre langsgående modstand $r_l$ og af membranmodstanden $r_m$ vil potentialet aftage med voksende afstand fra stimulusstedet.




I nedenstående betragtninger og beregninger er bl.a. membrankapaciteten udeladt, hvorfor kun membranpotentialets "stationære" udbredelse betragtes, og ikke dets tidsmæssige forløb.
Figuren til venstre viser en "nerve", som elektrisk er karakteriseret ved en langsgående modstand $r_l$ (Ω/m) (pr. længdeenhed af nerven) og en membranmodstand $r_m$ (Ω·m) (pr. længdeenhed af nervens membranareal) (Bemærk enheden: Ω·m) .
Figuren i midten viser en tynd skive med tykkelsen *dx*, så tynd at langsgående strøm $i_l$ og udgående membranstrøm $i_m$ kan regnes for konstante. Den langsgående strøm, der forlader skiven bliver $i_l - di_l$ .
Figuren til højre viser det elektriske ækvivalente kredsløb af skiven.

Først en overordnet kvalitativ betragtning:
Membranspændingen $U_m(x)$ i afstanden $x$ afhænger af membranspændingen umiddelbart før segmentet og af det "indre" spændingsfald i segmentet. Dette spændingsfald $d(U_m(x))$ afhænger af modstanden $R_l$ og af strømmen $i_l$, hvoraf en del er membranstrømmen, som igen afhænger af modstanden $R_m$ og af $U_m(x)$. Altså: spændingen afhænger af spændingsfaldet, der igen afhænger af spændingen. Denne afhængighed udtrykkes matematisk:
Den "indre" modstand er proportional med længden:

$$R_l\ (W) = r_l \cdot dx$$

Membranmodstanden er *omvendt* proportional med arealet, og dermed med længden:

$$R_m\ (W) = r_m / dx$$

Af Kirschoff's knudepunktslov findes:

$$i_m(x) = - d(i_l(x)) \qquad (5)$$

Faldet i membranspænding skyldes spændingsfaldet over $R_l$ :

$$d(U_m(x))=-i_l(x)\cdot R_l =-i_l(x)\cdot r_l\cdot dx$$

eller $$d(U_m(x))/dx = - r_l\cdot i_l(x) \qquad (6)$$

Membranstrømmen bestemmes af membranspænding og membranmodstand:

$$i_m(x) = U_m(x)/R_m = (1/r_m)\cdot U_m(x)\cdot dx$$

Indsættes (5) heri fås:

$$- d(i_l(x)) = (1/r_m)\cdot U_m(x)\cdot dx \qquad (7)$$

Ligning (6) differentieres:

$$d^2(U_m(x))/dx^2 = - r_l\cdot d(i_l(x))\cdot dx$$

og (7) indsættes:

$$d^2(U_m(x))/dx^2 = - r_l\cdot d(i_l(x))\cdot dx = r_l\cdot(1/r_m)\cdot U_m(x)\cdot dx ,$$

der omformes til:

$$\mathbf{d^2(U_m(x))/dx^2 - (r_l /r_m)\cdot U_m (x)dx = 0},$$

Løsningen antages at have formen:

$$U_m(x) = A\cdot e^{Bx} \qquad (8)$$

For x = 0 antager $U_m(0)$ værdien $U_m$ ,der indsat i (8) giver: $A = U_m$ ,

$$U_m(x) = U_m \cdot e^{Bx} \qquad (9)$$

Løsningen (9) indsættes i diferentialligningen:

$$B^2\cdot U_m \cdot e^{Bx} - (r_l /r_m)\cdot U_m \cdot e^{Bx} = 0$$

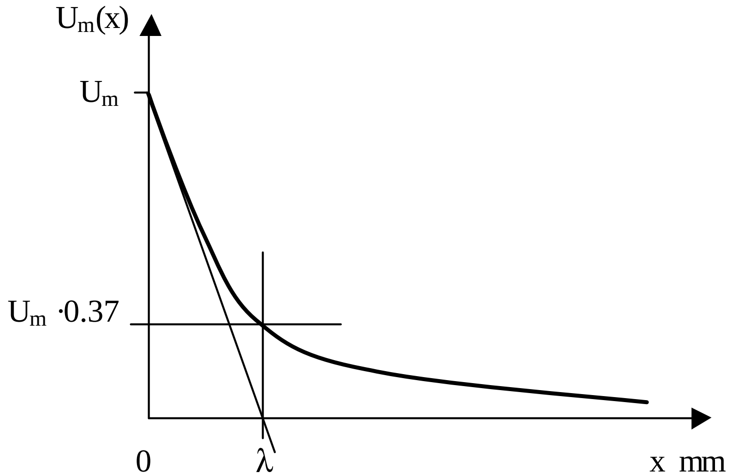
$$hvoraf\ : B = -\frac{1}{\sqrt{\frac{r_m}{r_l}}}$$

Den endelige løsning bliver da:

$$U_m(x) = U_m \cdot e^{-\frac{x}{l}} \qquad hvor \qquad l = \sqrt{\frac{r_m}{r_l}}$$ kaldes *længdekonstanten.*

Membranspænding aftager altså eksponentielt med afstanden fra stimulusstedet. Det samme gør både den langsgående strøm og membranstrømmen.

Nedenfor er membranspændingens eksponentielt aftagende forløb vist:




For x = λ fås $U_m(\lambda) = U_m \cdot e^{-1} = U_m \cdot 0.37$
Kurvens hældning findes ved differentation:

$$\frac{d(U_m(x))}{dx} = -\frac{U_m}{l} \cdot e^{-\frac{x}{l}}$$

For x = 0 bliver hældningen $-U_m/\lambda$, og begyndelsestangenten vil da skære y-aksen i afstanden λ fra 0-punktet.
Hvis kurven havde fortsat faldet lineært med begyndelseshældningen, var spændingen blevet nul i afstanden λ fra stimuluspunktet. Imidlertid aftager hældningen også (eksponentielt) med afstanden fra stimulusstedet. Det gælder for et hvert punkt, at tangenten til kurven vil skære x-aksen i afstanden λ fra punktet.

Som nævnt tidligere er der i ovenfor gennemførte betragtninger og beregninger bl.a. ikke taget hensyn til tidsafhængigheden, knyttet til membrankapaciteterne og den hertil hørende ladestrøm. Ovenstående kurve viser derfor den værdi, som membranspændingen ville nå, når membrankapaciteterne på et givet sted var helt opladede (altså efter "uendelig" lang tid).

Forår 2001, Hans Peter Nissen-Petersen