

# Electrical signals in single neurons

Arthur Wang

December 7, 2019

## Contents

1	Passive membrane properties	3
1.1	Resting potential . . . . .	3
1.2	Capacitance and resistance . . . . .	5
1.3	Impacts on neuronal signal processing . . . . .	6
2	Active membrane properties	9
2.1	Generation of an action potential . . . . .	9
2.2	Influence on information processing within single neurons . . . . .	10
2.3	Influence on neuronal firing patterns . . . . .	11
3	Electrophysiological techniques	14
3.1	Voltage clamp . . . . .	14
3.2	Patch-clamp . . . . .	14
4	Appendix	17
4.1	Nernst equation . . . . .	17
4.2	RC circuit . . . . .	18
4.3	Cable theory . . . . .	19

## Preface

本文是王华磊对 2019 年神经生物学课程中“Electrical signaling within a neuron”部分的总结，主要内容基于徐宁龙老师授课时所用的课件。其中关于静息态膜电位的部分更多地参考了 Kandel 的“Principles of Neural Science”以及本学期涉及电生理的其他课程内容。

此部分主要包括细胞膜的被动电性质、主动膜性质和电生理技术三个部分，重点概念用红色标记，最好能理解并记忆。附录中给出了相关公式的推导过程，感兴趣的同学可以参考。

根据 18 年的整理，历年考试中（3 次）未涉及被动膜性质，其余两个部分均有涉及。原题附在对应部分的结尾，供参考。

以下是此部分的逻辑与要点总结：

### 1. 被动膜性质

#### (a) 静息电位的形成

- i. 静息态膜电位中强调两中驱动力的平衡：跨膜电势（浓度梯度力）和电势（电场力）。本质上这些力是离子泵工作的结果。
- ii. 静息膜电位计算公式：

$$V_m = \frac{(E_{Na} \times g_{Na}) + (E_K \times g_K)}{g_{Na} + g_K} \quad (1)$$

#### (b) 电容与电阻及其影响

- i. 时间常数  $\tau = R_m C_m$  描述了生物膜对外界变化响应的快慢， $\tau$  越小，响应越快。
- ii.  $\lambda = \sqrt{r_m / r_a}$  刻画了细胞膜电位被动衰减的速度。 $\lambda$  越大，衰减越慢。
- iii. 被动膜性质对神经元信号有两个影响：信号幅度衰减和时间延长。

### 2. 主动膜性质

#### (a) 动作电位的产生与特性

- i.  $Na^+$  通道激活打开  $\rightarrow Na^+$  内流  $\rightarrow$  去极化  $\rightarrow K^+$  通道开启  $\rightarrow K^+$  外流  $\rightarrow$  复极化
- ii. 动作电位的两个特点：regenerative, all-or-none

#### (b) 主动膜性质与信息处理

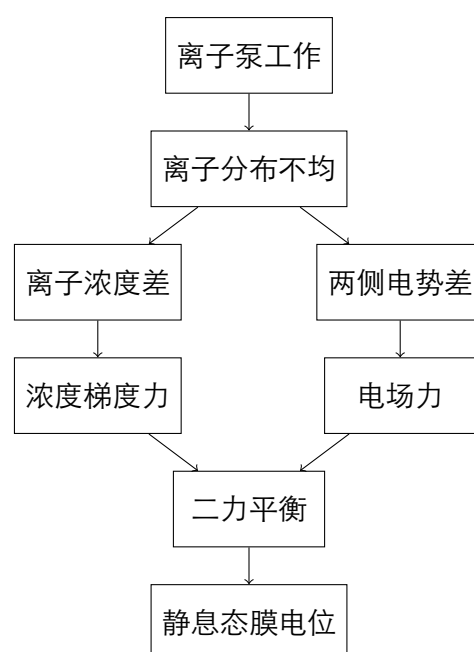
- i. 离子通道类型会影响神经元 spike coding
- ii. 动作电位发放历史影响下一时刻的动作电位发放

### 3. 电生理技术

# 1 Passive membrane properties

## 1.1 Resting potential

静息态膜电位中强调两种驱动力的平衡：跨膜电化学势（浓度梯度力）和电势（电场力）。本质上这些力是离子泵工作的结果。



仅靠单一类型的离子是无法维持稳定的静息态膜电位的，以  $K^+$  为例：离子泵工作使得细胞内钾离子浓度高于外部，则浓度梯度力会将钾离子推向细胞外；同时，由于钾离子是带正电荷，细胞内钾离子浓度高使得胞内电压高于胞外，电场力也会将钾离子推向电压更低的细胞外。

故细胞静息态膜电位需要至少两种离子的参与。以下以  $K^+$  和  $Na^+$  为例，计算静息态膜电位  $V_m$ ：

### 1.1.1 基本假设

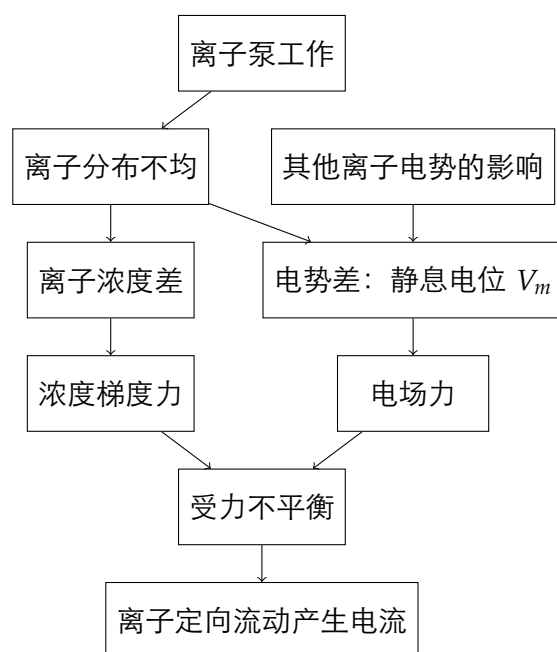
静息态膜电位的一个要求是：细胞膜的各项电学性质处于平衡状态。具体而言，各种离子跨膜电流之和为 0。否则根据非零的跨膜电流会引起细胞膜两侧电压的变化，这样细胞膜就不再处于电学平衡状态，也就不是静息态。

这里提到各种离子跨膜电流之和，意味着在有多种离子存在的情况下，可以允许单种离子受力不平衡定向移动而产生跨膜电流，因为一种离子产生的电流可以被其他离子产生的反向的电流抵消从而达到净电流为 0 的效果。

在这种情况下，静息态膜电位不再由单一离子的浓度差决定，而是多种离子综合的结果（以下有详细计算）。但离子收到的浓度梯度力只和该种离子的浓度分布有关，不受其他离子的影响。

### 1.1.2 静息态膜电位下的离子电流

根据上面提到的跨膜电流之和为 0 的要求，以下先以  $K^+$  为例计算某种离子在静息态膜电位  $V_m$  下的跨膜电流：



影响  $E_K$  电流大小和方向的有两个因素：浓度梯度和电场。其中电场已经给出为  $V_m$ （规定细胞外电压为 0，即以细胞外为负极，所有给出的电压都是细胞内相较于细胞外的电压差）。浓度梯度的影响可以通过 Nernst 方程（附录 1）等效计算为一定强度的电场（记为  $E_K$ ），即在离子泵形成的该浓度梯度下，需要强度大小为  $E_K$  的外界电场才能平衡离子受到的浓度梯度力<sup>1</sup>。

以下根据已知的  $E_K$  和待求的  $V_m$  求出跨膜  $K^+$  电流  $I_K$ 。如图 1 所示，规定电流向内为正（这个方向是人为定义的，不影响结果）。根据欧姆定律  $I = \frac{U}{R} = Ug$ ，其中  $R$  是电阻， $g$  是电阻的倒数：电导，它描述了离子通道开放的程度高低： $g$  越小，电导越小，开放的通道数越少，离子通过膜的阻力越大，电阻也就越大。这里的  $g$  可以实验测定，所以我们认为已知。所以  $I_K$  可以用两边的电压差  $E_K - V_m$  乘以  $K^+$  的离子通道电导  $g_K$  得到<sup>2</sup>：

$$I_K = g_K \times (E_K - V_m) \quad (2)$$

同理我们有：

$$I_{Na} = g_{Na} \times (E_{Na} - V_m) \quad (3)$$

<sup>1</sup>老师 ppt 中的  $K_{in} = K_{out}$  就是说在上述情况下，通过膜进入和离开细胞的离子数相等。

<sup>2</sup>注意到这里和老师 ppt 上的  $V_m - E_K$  符号相反，这是因为由于此处对电流的方向定义和 ppt 上有所区别，但不影响结果

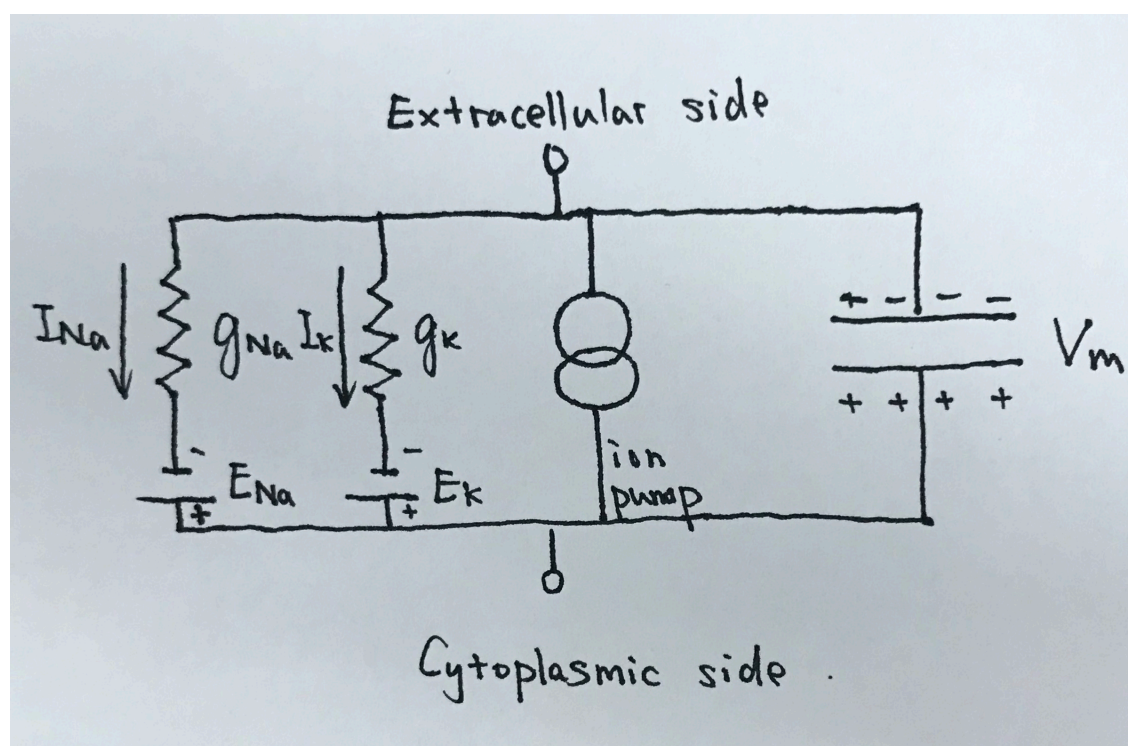


Figure 1: Na-K 离子形成静息膜电位。其中的 ion pump 表示工作的离子泵， $E_K$ 、 $E_{Na}$  表示离子通道的浓度梯度力等效电场， $V_m$  表示两种离子不均匀分布造成的各自电场共同形成的膜电位。

### 1.1.3 静息膜电位

因为跨膜电流为 0，所以有  $I_K + I_{Na} = 0$ ，把  $I_K$  和  $I_{Na}$  分别用 (1) 和 (2) 代入可以解出：

$$V_m = \frac{(E_{Na} \times g_{Na}) + (E_K \times g_K)}{g_{Na} + g_K} \quad (4)$$

这个结果可以很容易地推广到有多种离子的情况：

$$V_m = \frac{(E_1 \times g_1) + (E_2 \times g_2) + (E_3 \times g_3) + \dots}{g_1 + g_2 + g_3 + \dots} \quad (5)$$

## 1.2 Capacitance and resistance

### 1.2.1 Capacitance and time course

电容是指仅考虑磷脂双分子层时，细胞膜本身对各种离子不通透，电荷会在两边堆积，类似于物理上的电容。电容的一大特点是：两端的电压不能突变。

电容对细胞膜电学性质的影响体现在充放电过程中。上一节讨论的是静息态膜电位，在膜的电学环境突然改变时，由于电容的存在，细胞膜电位不能立马跟随外界变化而变化，需要经过一定时间才能达到新的稳态。如图 2 中突然给细胞注入恒定电流  $I_m$ ，电压不会立即变化，当撤掉电流，膜电位也不能立马恢复之前的状态，这种延迟的变化过程可以用 RC 电路描述（附录

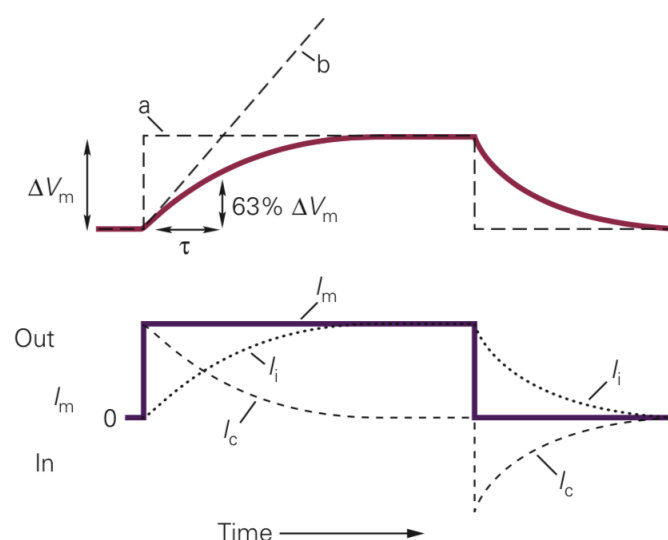


Figure 2: 细胞膜的电容特性

2):  $\Delta V_m(t) = I_m R_m (1 - e^{-t/\tau})$ 。简单来说，时间常数  $\tau = R_m C_m$  描述了生物膜系统对外界变化响应的快慢， $\tau$  越小，响应越快。

### 1.2.2 Resistance and passive propagation

轴突的电阻有两个参数， $r_a$  和  $r_m$ ，分别描述了离子移动的两种方向。其中 m 表示 membrane，指离子跨膜移动时收到的阻力。a 表示 axial，是电流沿着轴突轴向传播时遇到的阻力。如图 3 所示<sup>3</sup>，向轴突某处注入恒定电流，会引起附近区域的细胞膜电学环境的改变，产生跨膜电流和膜电位的改变。这里的电流电压都会逐渐衰减，可以用  $\lambda = \sqrt{r_m/r_a}$  (附录 3) 刻画这种衰减的速度。 $\lambda$  越大，衰减越慢。图 3 是 ppt 上提到的另外一张图，这是动作电位产生后，去极化电信号的被动传播。不过这张图中没有画出信号幅度衰减，其原因在动作电位部分会介绍。

### 1.3 Impacts on neuronal signal processing

图 5 展示了细胞膜被动电性质对神经元信号处理的影响。a 图是细胞示意图，上部是树突，下部是轴突。bc 两图展示的是在胞体记录到的膜电位变化。刺激来源有两种：远离胞体端 (distal) 和近胞体端 (proximal)。

b 图说明了被动膜性质对神经元信号的两个影响：信号幅度衰减和整合时间延长。b 图上半部分说明远端刺激的信号幅度衰减更大，但同时持续时间更长。这种更长的持续时间的作用在 b 图下半部分加以体现：信号持续时间更长则更容易叠加，可以看到在 5 个连续的刺激后，远端

<sup>3</sup>注意此处和 ppt 上的说法不同。ppt 上说这是去极化时的信号衰减，但原书 142 页图 6-16 的意思是注入电流后的变化。个人认为老师说的去极化时的信号衰减指的是后面的图 4。

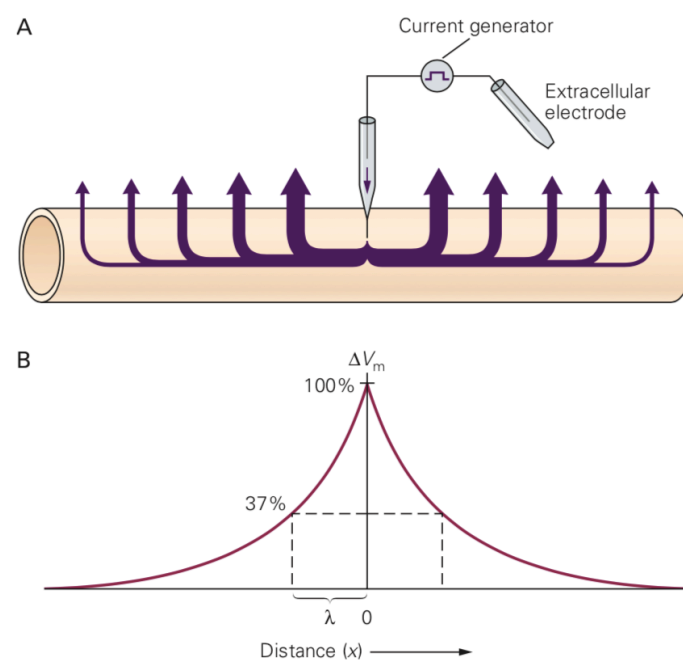


Figure 3: 电压在轴突上被动传播。A 图电极表示从该处注入恒定电流。紫色箭头粗细表示从此处流过的跨膜电流的大小。B 图表示对应位置上电压变化的大小。

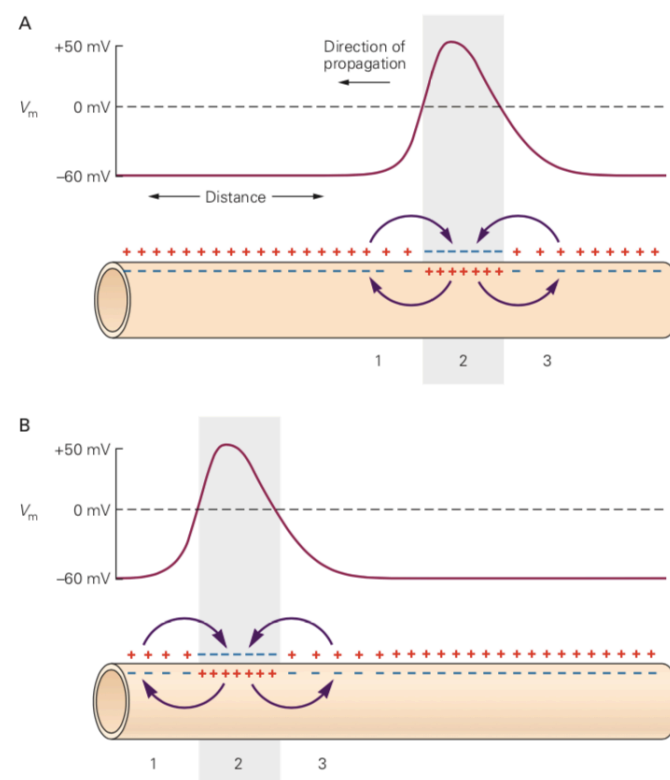


Figure 4: 去极化信号在轴突上被动传播

刺激引起的胞体电压变化是逐次累加的，但是近端刺激没有这一效果。（个人认为这里应该有对齐和 normalize，但是原文中没有提到。）

c 图说明这种被动膜性质会影响动作电位的发放模式。上下分别是远端和近端刺激。个人认为远端刺激造成延迟发放的原因是：因为信号衰减，第一个刺激到达胞体时无法引发动作电位，但是随后的几个刺激相互叠加，效果超过了单个近端刺激，使得远端刺激引起的动作电位不仅有延迟，而且第一次发放后的发放频率高于近端刺激的情况。

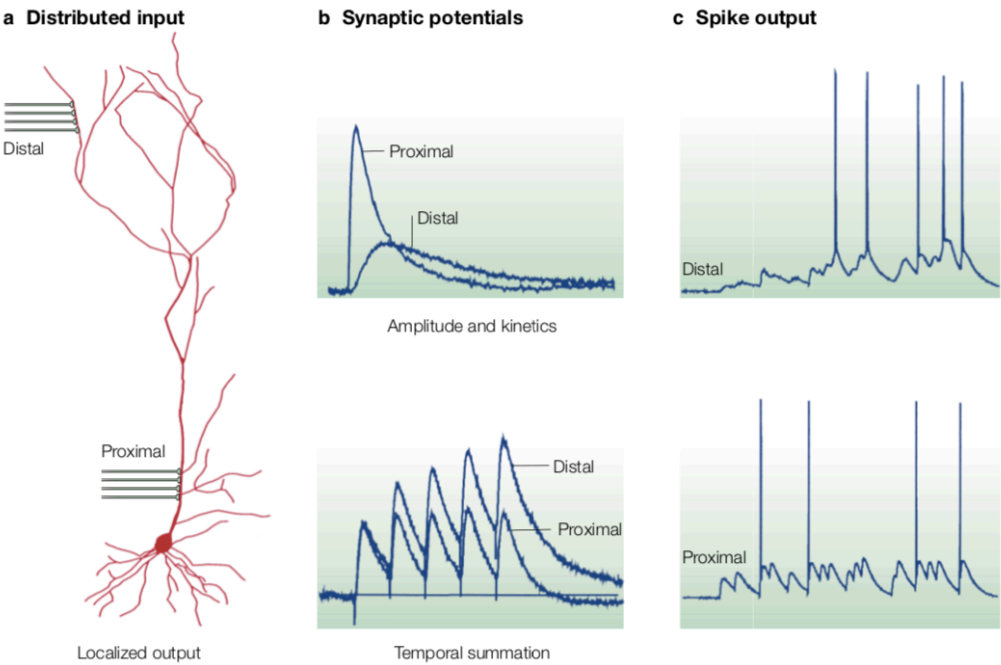


Figure 1 | **The filtering effects of dendrites should be accompanied by location-dependent synaptic integration.**  
**a** | A CA1 pyramidal neuron with synaptic input distributed across the dendritic arbor. **b** | Dendritic filtering causes distal inputs to be smaller and slower at the soma. The temporal summation is greater for slower distal events than for the proximal input. **c** | When compared with proximal inputs, the smaller, slower distal inputs should produce a very different action potential output pattern for the same pattern of input. All traces represent somatic membrane potential in response to electrical stimulation (**b**) or excitatory postsynaptic current (EPSC)-shaped current injections (**c**) in the presence of 50  $\mu\text{M}$  ZD7288, a blocker of transient outward current, carried by dendritic hyperpolarization-activated potassium channels ( $I_h$ ).

Figure 5: 细胞膜被动电性质对神经元信号处理的影响



## 2 Active membrane properties

### 2.1 Generation of an action potential

#### 2.1.1 离子通道与动作电位产生

$Na^+$  通道激活打开  $\rightarrow Na^+$  内流  $\rightarrow$  去极化  $\rightarrow K^+$  通道开启  $\rightarrow K^+$  外流  $\rightarrow$  复极化

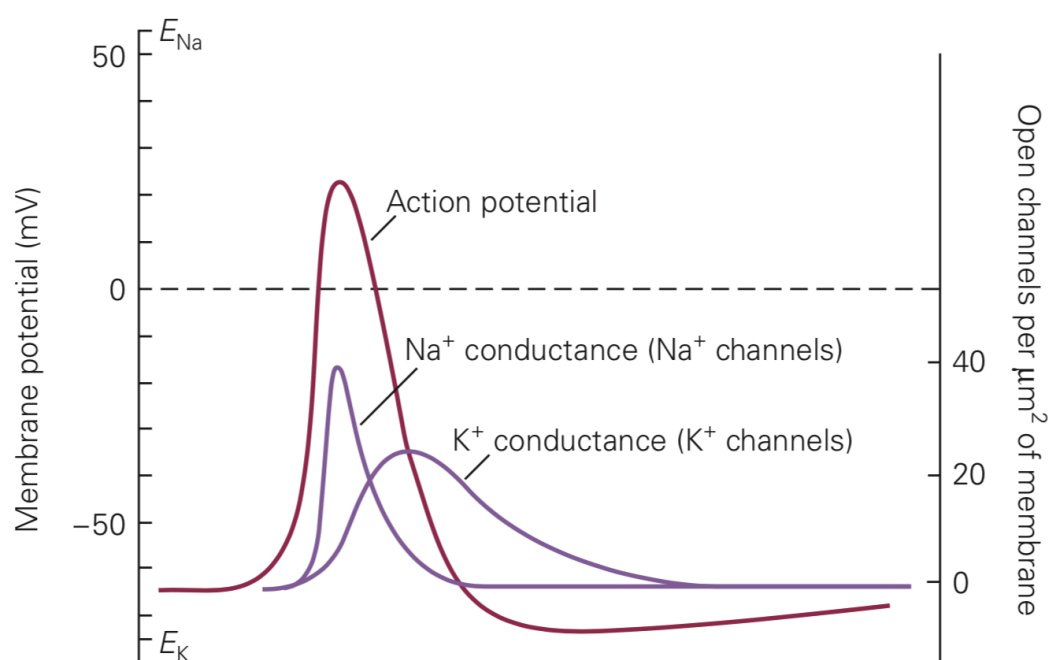


Figure 6: 动作电位过程中  $Na^+$ 、 $K^+$  通道的开放变化

除了上述两种通道，还存在其他可以产生动作电位离子通道类型。在树突上存在三类 spike：

1. Calcium spike（电压门控）
2. Sodium spike（电压门控）
3. NMDA spike（电压配体双门控）

#### 2.1.2 动作电位的特点

1. Regenerative: 即  $Na^+$  内流和  $Na^+$  通道开放的正反馈。 $Na^+$  通道是电压门控的，电压越高（去极化）越容易开放；通道开放引起  $Na^+$  内流； $Na^+$  内流使得电压更高。（见图 7）这样一个正反馈其实是 All-or-none 的基础。
2. All-or-none: 对单个神经元而言，动作电位发放存在阈值，阈值以上都呈现相同的反应，低于阈值则不发放（不同神经元之间略有差异）。类似于数字信号中的“0”或“1”，这样的编码方式抗噪声能力较强。

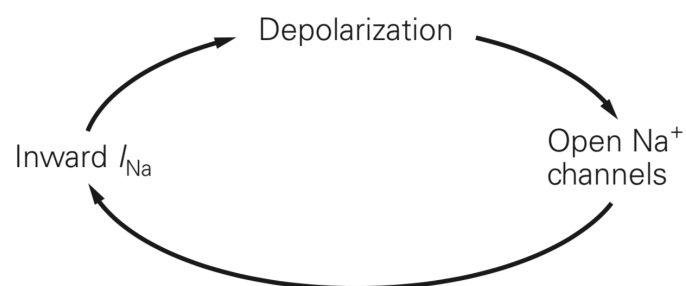


Figure 7: 动作电位的正反馈特性

## 2.2 Influence on information processing within single neurons

Spike coding: 受体电位（感觉神经元接收刺激信号后特定细胞膜区域上产生的电位）或者突触电位（比如兴奋性突触后电位和抑制性突触后电位）被转化成动作电位的时间模式的过程。

离子通道的类型在同一个神经元的不同亚区和不同的神经元的类型中都具有差异，这是影响神经元兴奋性性质的主要因素。图 8 列举了四个例子。其中 A、B 两图的超极化可能由抑制性突触后电位引发，从而影响神经元发放模式的变化。

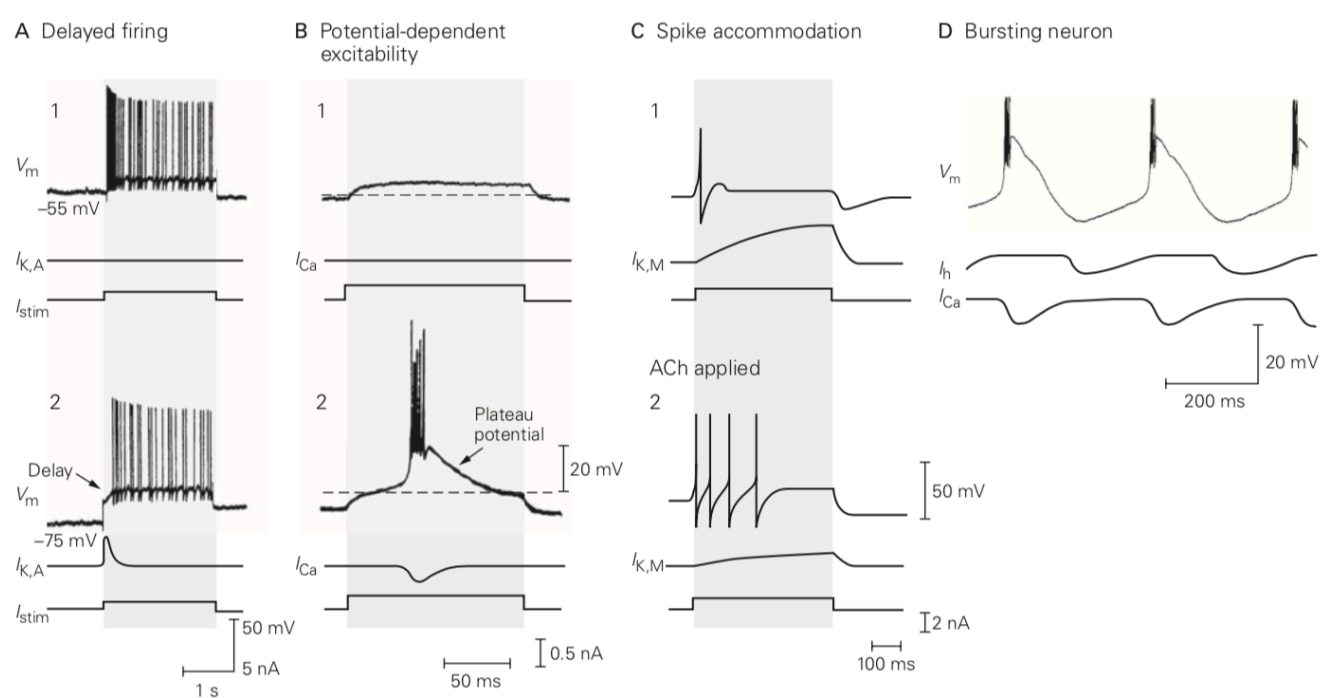


Figure 8: 电压门控通道的特性影响了神经元对突触电位的反应

- A 图：超极化（-75mV）激活了 A 型钾离子通道。在接受相同突触刺激时，这些通道会产生额外的外向电流，使得神经元动作电位发放被推迟（delay）。

- B 图：超极化（2 图中低于虚线）激活了钙离子通道。在接受相同突触刺激时，这些通道会产生内向的  $Ca^{2+}$  电流和 +20mV 的 plateau potential，从而引发一串动作电位。
- C 图：乙酰胆碱 (ACh) 关闭 M 型钾离子通道。这种通道的动力学特性比常规通道慢，一旦打开将产生持续的外向  $K^+$  电流，这与动作电位的电流方向相反，从而阻止了更多动作电位的产生。关闭这种通道，动作电位就可以持续发放。
- D 图：有规律的神元自发活动。HCN 通道在超极化时打开，产生外向电流  $I_h$  使细胞逐渐去极化，到达一定阈值时钙通道打开产生第一个动作电位并使得细胞进一步去极化达钠离子通道开放的阈值，这引起了一串动作电位。而钠离子通道介导的动作电位发放会使得 HCN 通道和钙离子通道关闭，细胞进入负极化和超极化阶段从而完成整个循环并进入下一轮。

### 2.3 Influence on neuronal firing patterns

神经元的主动膜性质会在单个神经元内影响信息处理。图 9 和图 10 分别展示了 BAC firing 和两个例子。

#### BAC firing

图 8 展示了动作电位的反向传播和远端阈下电流刺激耦合的结果：

- a 图：锥体神经元形态图。上面是树突，下面是胞体和轴突。红（远端）、蓝（近端）、灰（胞体）为三个不同位置的电极；
- b 图：仅在远端给一个阈下的电流刺激，无法引起动作电位发放；
- c 图：仅在胞体给一个电流刺激，不仅可以记录到胞体的动作电位发放，还可以在近端和远端记录到动作电位反向传播的信号；
- d 图：将 b、c 两图的刺激叠加，在胞体给一个电流刺激使得细胞产生动作电位并反向传播。同时在远端给一个阈下电流刺激，这个刺激原本无法引起动作电位的发放。但在同时有上一个动作电位反向传播的信号时，在胞体可以记录到不止一个动作电位。说明这种情况下，远端阈下刺激也可以引起动作电位的发放。
- e 图：为了说明 d 图相较于 c 图多出来的两个动作电位真的是远端刺激引起的。仅在远端给一个阈上的刺激，则可以在胞体记录到非常类似的信号。

这个实验说明神经元的的信息处理收它当前主动膜性质的状态的影响。而这有可能是注意力的神经基础。

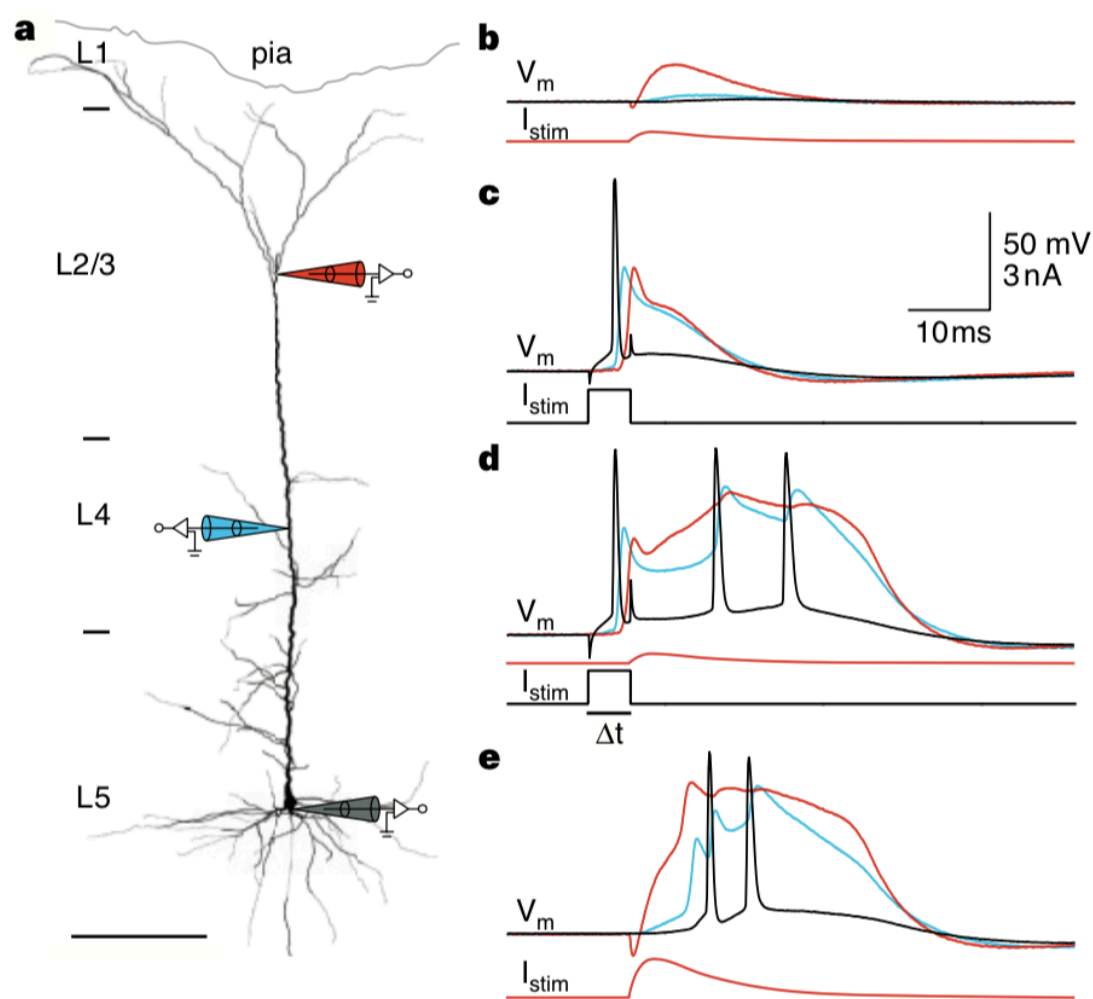


Figure 9: 反向传播的动作电位对神经元信息处理的影响

### Spike 类型受其在神经元上的位置影响

图 9 展示的是从突触接受的刺激对锥体神经元动作电位的影响。红色表示 Calcium spike, 蓝色表示 Sodium spike, 绿色表示 NMDA spike, 黑色线表示在 soma 记录到的电信号。可以看到不同类型的 spike 产生的位置在同一个神经元中的分布不同。这三类 spike 在传递过程中的整合决定最终动作电位是否在轴丘发放。

### 历年考题

- 1、神经主动膜性质是指什么？举例说明这些性质对产生神经元电信号（如动作电位）的意义。
- 2、大脑神经元通过发放胞外动作电位来编码和传递信息，请简述神经元动作电位发放中 (spike) 的哪些成分可以用来编码神经信息？

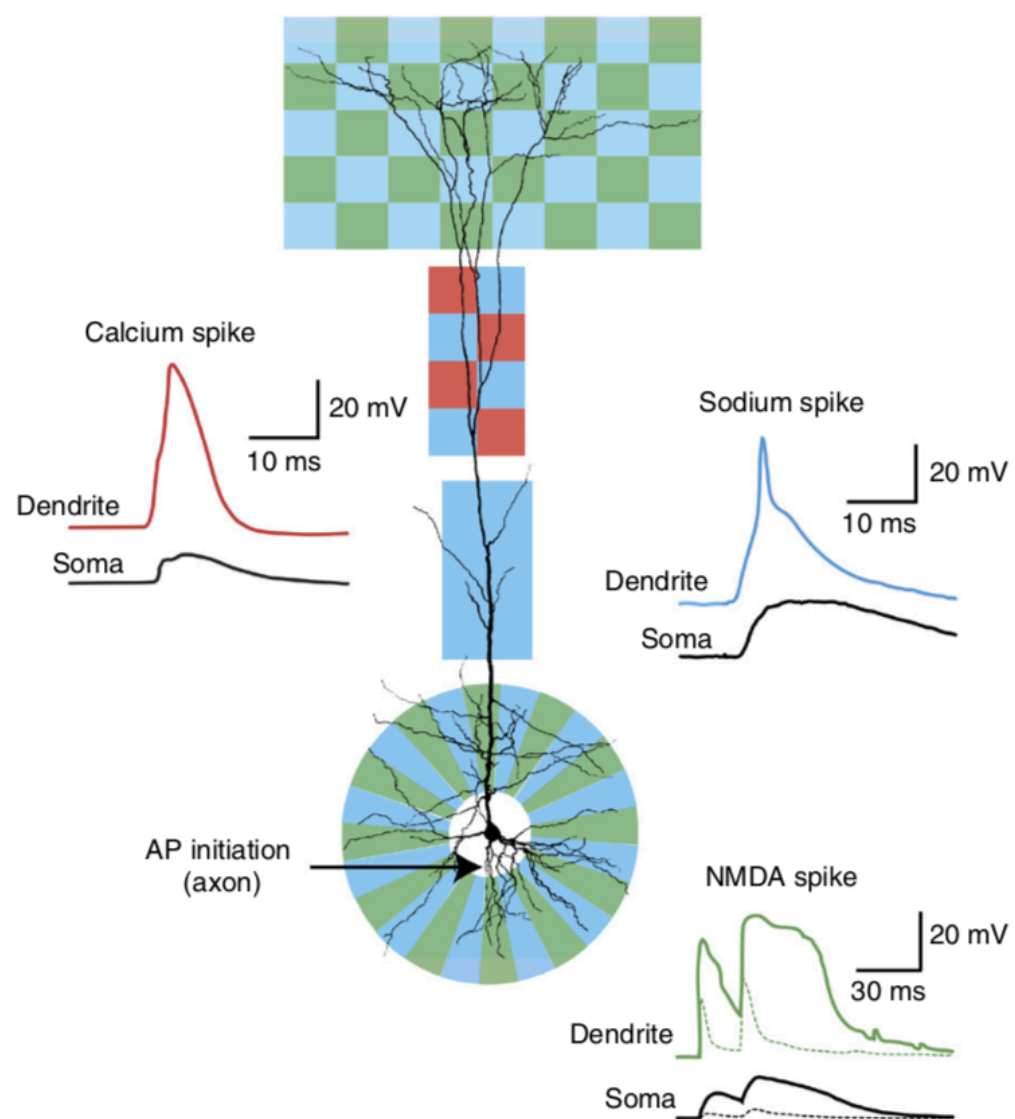


Figure 10: 三种 spike 的产生位置在锥体神经元上的分布

### 3 Electrophysiological techniques

#### 3.1 Voltage clamp

人为给一个指令电压，并检测细胞膜电位跟指令电压，用一个负反馈放大器计算并向细胞内注入电流，将细胞膜电位钳制在指令电压，此时测得的补偿电流为细胞在钳制电位膜电位下的离子电流。

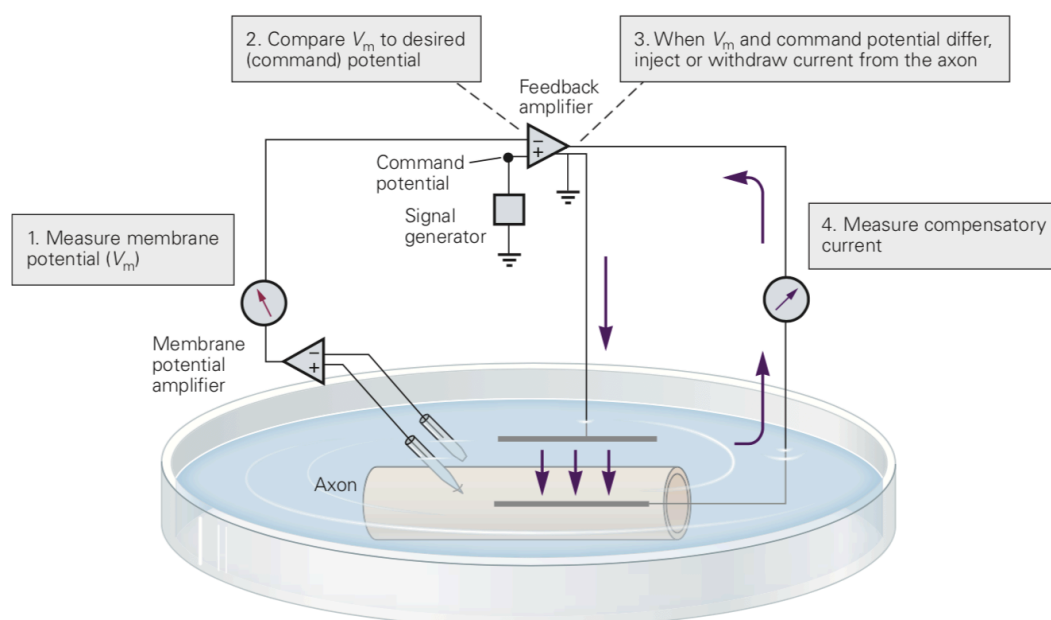


Figure 11: 电压钳的工作原理

#### 3.2 Patch-clamp

膜片钳技术由电压钳改进而来，可以测量局部离子通道工作时的电流变化。图 12 展示了膜片钳的五种工作模式（不要求掌握）。

#### 历年考题

请比较传统电生理技术和光电生理技术（即功能光学成像和光遗传技术）的优缺点，并举例说明各自适用的研究内容。（以下资料来自去年的资料总结）

1. 传统电生理技术（见上）

2. 光电生理技术

(a) 光遗传技术

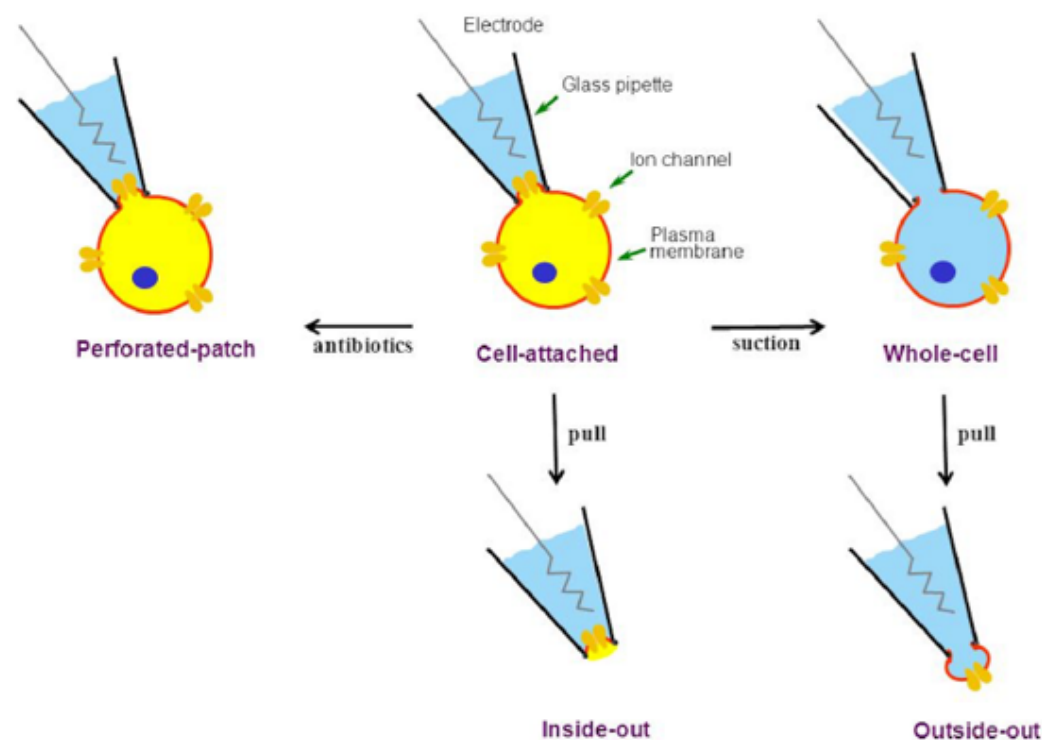


Figure 12: 膜片钳工作模式

- i. 原理：首先运用工具病毒载体，将光感基因（如 ChR2, eBR, NpHR3.0, Arch 或 OptoXR 等）转入到神经系统特定类型的细胞中进行特殊离子通道或 GPCR 的表达。光感离子通道在不同波长的光照刺激下会分别对阳离子或者阴离子的通过产生选择性，如  $\text{Cl}^-$ 、 $\text{Na}^+$ 、 $\text{H}^+$ 、 $\text{K}^+$ ，从而造成细胞膜两边的膜电位发生变化，达到对细胞选择性地兴奋或者抑制的目的。
  - ii. 应用举例：例如，对于 ChR2 来说，当有 473nm 的蓝色激光照射时，这些通道蛋白的通道打开，允许阳离子（如  $\text{Na}^+$ ）大量内流，产生动作电位，即让神经元处于兴奋状态。对于 NpHR 来说，当有 580nm 的黄色激光照射时，这些通道蛋白的通道打开，允许  $\text{Cl}^-$  通过，使神经元一直处于静息电位，即让神经元保持静息状态。
- (b) 双光子成像：双光子显微镜是结合了激光扫描共聚焦显微镜和双光子激发技术的一项新技术。双光子激发的基本原理：在高光子密度的情况下，荧光分子可以同时吸收两个长波长的光子，这两个光子的能量可以加起来，使得荧光分子的电子跃迁至激发态，其效果和使用一个波长为长波长一半的光子去激发荧光分子是相当的。为了达到很高的光子密度而又不损伤到细胞，双光子显微镜使用高能量超快脉冲激光器（例如钛宝石飞秒激光器）。

### 3. 光学技术优缺点

#### (a) 优点

- i. 这种技术是非侵入性的，能在精确的时空点上进行靶标，可以同时采用多种波长和位点，能报告特定分子的存在或活性。光遗传学这个名词，是遗传学靶标和光学检测的结合体。在信号读取方面，人们开发了高度敏感的探针，检测突触的释放、细胞内钙离子和膜电压。在神经元操纵方面，人们鉴定和优化了一系列激活和失活神经元的蛋白。
- ii. 光遗传学技术已经渗透到了神经学的每一个角落，研究者们不仅用它来研究大脑的基础功能，还在动物模型中探索疾病的发病机制。光遗传学的激活子和抑制子可以在同一个细胞内表达，这对于因果关系的建立特别有帮助。光遗传学抑制子的开发是近期最重要的进展之一。光遗传学技术能够将不同水平的神经系统功能关联起来，为行为和认知提供直观的解释。
- iii. 在光遗传学领域，开发新探针是至关重要的。人们对光敏蛋白 Channelrhodopsin 及其突变体进行不断改造，开发了更利于双光子激发的 C1V1、能在大脑深处或透过头盖骨激活的 ReaChR。最近，研究者们还在高分辨率晶体结构的基础上，改造出了光遗传学抑制子。此外，人们也从自然界鉴定了一些抑制性的视蛋白，包括现在广泛使用的 Arch15 和最近发现的 Jaws。在信号读取方面，出现了新一代的钙离子感应器（比如 GCaMP6 和 Twitch）和电压感应器（QuasAr 家族）。

#### (b) 缺点

- i. 这样的刺激水平可能使神经元应答超出生理范围，而这一点又很难加以评估。在这种情况下，神经回路会出现不自然的变化，最后导致不正确的生理学结论。这个问题不仅限于激活子，抑制子也可能超出正常的作用范围。
- ii. 光敏蛋白的表达和光照在神经元群体中并不均匀，结果是光遗传学操纵的量级和范围会出现异质性。
- iii. 大范围光刺激同时作用在神经元群体上，可能使回路出现非生理性的活动模式。
- iv. 传统光遗传学技术靶标特定遗传学背景的神经元群体，不能再选择性激活其中的亚群。



## 4 Appendix

### 4.1 Nernst equation

#### Question

Given the intra- ( $C_{in}$ ) and extracellular ( $C_{out}$ ) concentration of specific ions, how to calculate the equivalent potential of chemical gradient force?

#### Lemma

Boltzmann distribution: a Boltzmann distribution (also called Gibbs distribution) is a probability distribution or probability measure that gives the probability that a system will be in a certain state as a function of that state's energy and the temperature of the system. The distribution is expressed in the form:

$$p_i \propto e^{-\frac{\varepsilon_i}{kT}} \quad (6)$$

where  $p_i$  is the probability of the system being in state  $i$ ,  $\varepsilon_i$  is the energy of that state, and a constant  $kT$  of the distribution is the product of Boltzmann's constant  $k$  and thermodynamic temperature  $T$ . The symbol  $\propto$  denotes proportionality. The ratio of probabilities of two states is known as the Boltzmann factor and characteristically only depends on the states' energy difference:

$$\frac{p_i}{p_j} = e^{\frac{\varepsilon_j - \varepsilon_i}{kT}} \quad (7)$$

#### Solution

By defining the extracellular potential as 0, we are going to calculate the inner potential  $U_{in}$  for specific ions.

The concentration ratio of ions is equal to the probability for single ion to stay in either inside or outside the cell, which is a function of the energy difference:

$$\frac{C_{in}}{C_{out}} = \frac{p_{in}}{p_{out}} = e^{\frac{\varepsilon_{out} - \varepsilon_{in}}{kT}} \quad (8)$$

where the energy can be calculated electrically as:

$$\varepsilon = ZeU \quad (9)$$

where  $Z$  is the charge number of the ion,  $e$  is the unit charge and  $U$  is the potential.  $U_{out}$  equals

0 as just defined and so we can rewrite equation 8 as:

$$\frac{C_{in}}{C_{out}} = e^{-\frac{ZeU_{in}}{kT}} \quad (10)$$

$$\Rightarrow U_{in} = \frac{kT}{Ze} \ln \frac{C_{out}}{C_{in}} \quad (11)$$

$$= \frac{N_A kT}{ZN_A e} \ln \frac{C_{out}}{C_{in}} \quad (12)$$

$$= \frac{RT}{ZF} \ln \frac{C_{out}}{C_{in}} \quad (13)$$

where  $N_A$  is the Avogadro constant,  $R$  is the universal gas constant and  $F$  is the Faraday constant.

#### Discussion

The result ( $U_{in}$ ) is the equivalent potential of chemical gradient force whose positive direction has been defined as inward.

We can also derive the same result statistically by calculating the number of possible micro-states.

## 4.2 RC circuit

### Question

An RC circuit is a circuit with both a resistor ( $R$ ) and a capacitor ( $C$ ). How will the system evolve after turning on and off?

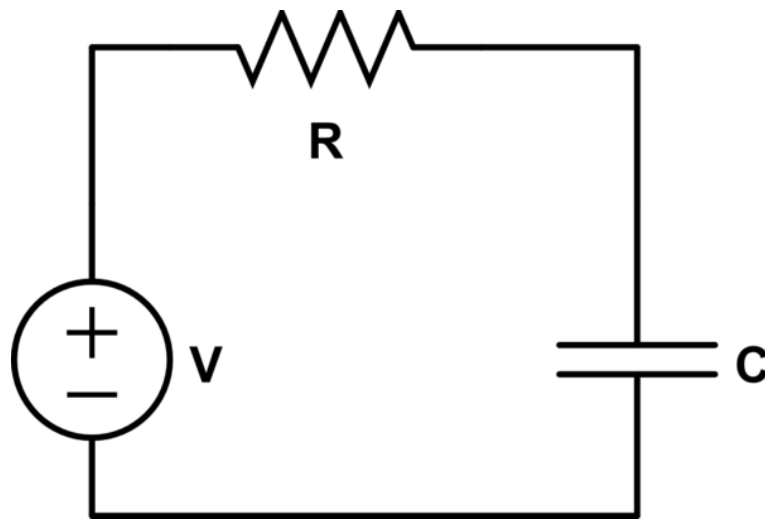


Figure 13: RC circuit

## Basics

The potential of a capacitor can't jump. The I-U relationship of a capacitor is:

$$I_C = C \frac{du_C}{dt} \quad (14)$$

## Solution

## 1. On:

According to the Kirchhoff's circuit laws:

$$RC \frac{du_C}{dt} + u_C = V \quad (15)$$

This is an first-order ODE with the initial condition is  $u_C(0) = 0$ . So the solution is:

$$u_C = V(1 - e^{-\frac{t}{RC}}) = V(1 - e^{-\frac{t}{\tau}}) \quad (16)$$

where  $\tau = RC$  is the time course.

## 2. Off:

According to the Kirchhoff's circuit laws:

$$RC \frac{du_C}{dt} + u_C = 0 \quad (17)$$

This is an first-order ODE with the initial condition is  $u_C(0) = V$ . So the solution is:

$$u_C = Ve^{-\frac{t}{RC}} = Ve^{-\frac{t}{\tau}} \quad (18)$$

where  $\tau = RC$  is the time course.

## 4.3 Cable theory

## Question

Inject constant current at the position  $x=0$ , what is the voltage change distribution along the axon?

## Solution

The injected current will flow not only along the axon( $I_a(x)$ ) but also across the membrane( $I_m(x)$ ). In any given position, we have:

$$I_a(|x|) = I_a(|x + \Delta x|) + I_m(|x|) \quad (19)$$

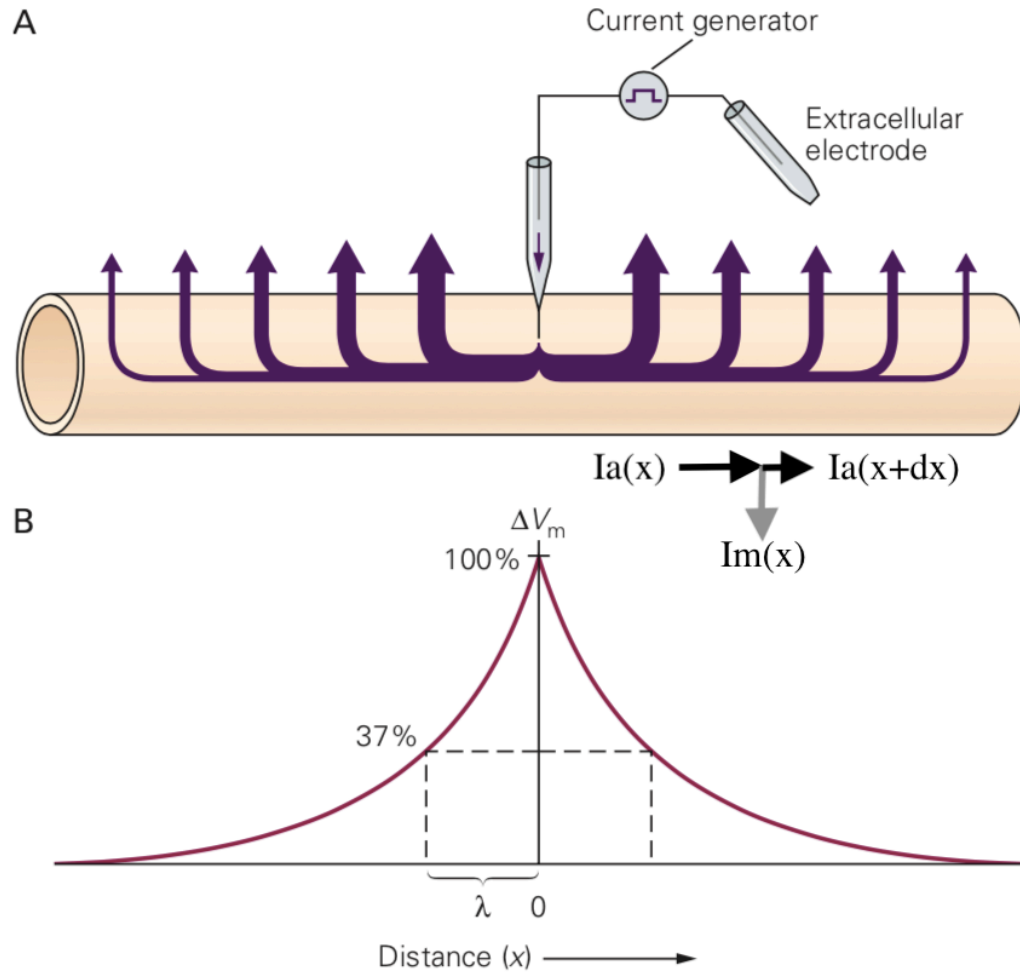


Figure 14: Cable theory

where the direction of current has been shown in figure 14. The absolute value is caused by the symmetry. So

$$\Delta V = -I_a r_a \Delta x \quad (20)$$

$$\Delta I_a = -I_m \Delta x \quad (21)$$

$$\Rightarrow \frac{d^2 V}{dx^2} = r_a I_m \quad (22)$$

$$= r_a \frac{V}{r_m} = \frac{r_a}{r_m} V \quad (23)$$

$$\Rightarrow V = V_0 e^{-\frac{|x|}{\sqrt{r_a/r_m}}} \quad (24)$$

$$V = V_0 e^{-\frac{|x|}{\lambda}} \quad (25)$$

where  $\lambda = \sqrt{r_a/r_m}$  is the length constant.