

关于神经元电信号传导的再分析

少年班学院 杨旭鹏 PB17000234

指导老师: 徐春凯

2018 年春季

1 摘要

本文以神经纤维作为研究对象，在已有理论的基础上通过创新思考，在理论上对静息电位的形成和电信号的传导进行了深入分析，具体表现为：首先利用能斯特方程计算各离子的反转电位，并对其推导过程进行思考，利用玻尔兹曼分布律对反转电位进行重新计算，使其中的物理图像更加清晰；然后引入 Goldman 方程对静息电位进行计算；随后利用 Hodgkin-Huxley 模型对电信号的传导进行细致的分析，使其和电缆理论有机结合，得到新的结果。最后，本文对电信号的传导进行了简单的模拟。

关键词：神经纤维；电信号；Goldman 方程；Hodgkin-Huxley 模型；电缆理论；Spice 模拟

目录

1	摘要	1
2	神经元简介	3
3	神经元静息电位的理论模拟分析	4
3.1	神经元反转电位的计算	4
3.2	神经元静息电位的计算	6
4	神经元动作电位形成的分析与简单模拟	8
5	总结和展望	17
6	附录	18
6.1	电路模拟数据	18
6.2	模拟电路的源程序	21

2 神经元简介

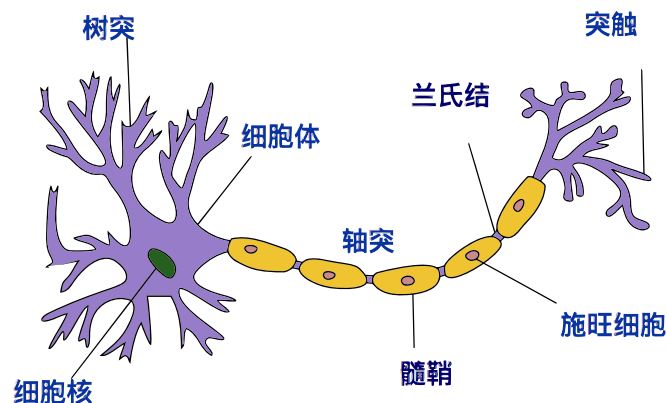


图 1: 典型神经元的结构 [1]

神经元作为人体中大脑计算的基本单元，可以高效的处理电信号，使我们产生感知并做出迅速的反映，对人类的存活有着重要的意义。虽然其形态与功能多种多样，但结构上大致都可分成细胞体（Cell body）和神经突两部分。神经突又分树突（Dendrites）和轴突（Axon）两种。如图 1 所示。

胞体：即神经元细胞体，是神经元的信息处理中心。从树突上接收来自其他神经元的电信号最终会汇集至胞体内，随后被进行加工与处理。

树突：神经元上的树状结构。它是神经元接收来自其他神经元输入信号的区域。在树突上接收信号的部分被称为突触。

轴突：即神经细胞的本体长出的突起，功能为传递细胞本体的动作电位至突触。在神经系统中，轴突为主要神经信号传递渠道。大量轴突牵连一起，以其外型类似而称为神经纤维。

髓磷脂（髓鞘）：包绕在神经元的轴突外部的物质，每隔一段距离便有中断部分，形成一节一节的形状。每个髓鞘约长 1 mm，两个髓鞘之间的兰氏节约长 2 ~ 3 nm。

兰氏节（郎飞结）：神经元的轴突包覆着髓鞘，兰氏结是神经元上每隔数毫米就会出现而没有髓鞘的部分。跳跃传导学说认为，因为在兰氏结之间的结间区的电阻极高，而在结区的电阻极低，并且轴突膜仅在结区可接触细胞外液，所以，局部电流必须在兰氏结处穿出膜在髓鞘处形成回路，进行跳跃式传导。¹

¹有关跳跃式传导的简介见 4

3 神经元静息电位的理论模拟分析

静息电位 (Resting potential) 是指细胞未受刺激时, 存在于细胞膜内外两侧的外正内负的电位差。它是一切生物电产生和变化的基础, 因此我们首先对静息电位的形成进行分析计算。

神经元的细胞膜具有选择透过性, 使得膜内外的离子不能够自由通过。然而, 细胞膜上面嵌着很多离子通道 (Ion channel) 蛋白, 允许特定种类的离子通过这些通道自由进出细胞。离子通道可分为门控 (Gated) 与非门控 (Nongated) 两种类型。非门控型离子通道总是呈开放状态, 如渗漏 (Leak) 型氯离子通道。相反, 门控型离子通道以一定的概率打开和关闭, 如钠离子通道和钾离子通道。门控型离子通道的开放程度通常受膜电位大小或其它因素调控。[2]

3.1 神经元反转电位的计算

对于特定种类的离子, 由于细胞膜内外离子浓度的不同, 离子会通过扩散进入相应的离子通道。同时, 当膜内外电势差存在时, 所产生的电场力会影响离子的扩散。特别地, 当膜电位到达一定值时, 神经元细胞膜内外电场势能将平衡由离子浓度差造成的化学梯度势能, 使得细胞内外离子不再发生定向移动, 到达平衡状态。我们称此时的膜电位为此离子的反转电位 (Reversal potential)。由于静息电位是由多种离子共同作用决定的, 比较难以分析, 故在此先对反转电位进行分析。目前已有文献对其的计算过程如下 [3] :

将离子通道看做两端开口的圆柱形通道 (其实际形状的影响并不大), 记某一种类的离子在位于离子通道内点 x 处的浓度为 $[C](x)$, 且该点处的电势为 $\phi(x)$, 则根据热学中的菲克定律 (Fick's law), 离子扩散通量 J 有如下表示:

$$J_{diff} = -D \frac{\partial [C]}{\partial x} \quad (1)$$

其中 D 是扩散系数, 其取值依赖于离子的大小以及细胞内外溶液环境。扩散通量 J_{diff} 表示单位时间内通过扩散穿过离子通道横截面的离子数。

另一方面, 由于细胞膜内、外离子附带电荷, 从而形成了膜内、外电势差, 使得离子在通过离子通道时受到电场力的作用。由电场力驱动的离子迁移通量 J_{diff} 遵循微观欧姆定律如下:

$$J_{drif} = -\mu z [C] \frac{\partial \phi}{\partial x} \quad (2)$$

其中 μ 为迁移速率, z 为离子的化合价。

因此, 单位时间通过离子通道横截面总的离子数目为扩散通量和迁移通量之和:

$$J_{total} = -D \frac{\partial [C]}{\partial x} - \mu z [C] \frac{\partial \phi}{\partial x} \quad (3)$$

另外, 根据爱因斯坦关系 (在此处不做证明) 有:

$$D = \frac{kT}{q} \mu \quad (4)$$

其中 k 为玻尔兹曼常量, T 为开氏温度, q 为为单个离子所带电荷量。因此, 我们得到总通量如下:

$$J_{total} = -\frac{kT}{q} \mu \frac{\partial [C]}{\partial x} - \mu z [C] \frac{\partial \phi}{\partial x} \quad (5)$$

当处于反转点时, 系统处于平衡态, 则 J_{total} 应为 0, 即有:

$$\frac{\partial \phi}{\partial x} = -\frac{kT}{zq [C]} \frac{\partial [C]}{\partial x} \quad (6)$$

将此式进行积分, 可以得到能斯特方程:

$$V = \phi_{in} - \phi_{out} = -\frac{kT}{zq} \ln \frac{[C]_{in}}{[C]_{out}} \quad (7)$$

其中 ϕ_{in} 为细胞膜内表面的电势, ϕ_{out} 为细胞膜外表面的电势。为细胞膜内此种离子的浓度, 为细胞膜外此种离子的浓度。

以 K^+ 离子为例, 一般而言, 哺乳动物的一个神经元胞外钾离子浓度约为 4 mM, 胞内钾离子浓度约为 140 mM [4]。则在人体体温 37 °C 的情况下, 离子的反转电位计算得:

$$V_{K^+} \doteq \frac{1.38 \times 10^{-23} \times 310}{1.602 \times 10^{-19}} \ln \left(\frac{140}{4} \right) \doteq -94.94 \text{ mV} \quad (8)$$

与实验测得的静息电位数在 -70 mV 附近比较接近 [5]。值得注意的是, 目前计算只考虑了 K^+ 离子, 而没有考虑 Na^+ 等其他离子造成的影响, 这在一定程度上说明了静息电位主要由 K^+ 离子来决定的。

然而上述推导过程比较复杂，针对上述问题，本人在此提出利用玻尔兹曼分布律计算 K^+ 离子的反转电位：由于处于反转点时系统处于平衡态，则可以认为此时某种离子在细胞膜内、外表面电势差下产生某种离子数分布。根据：

$$n_{out} = n_{in} e^{-\frac{\phi_{out} - \phi_{in}}{kT} zq} \quad (9)$$

其中， n_{out} 为细胞膜内此种离子的分子数密度， n_{in} 为细胞膜外此种离子的分子数密度。假设一个神经元胞外钾离子浓度约为 5 mM，胞内钾离子浓度约为 140 mM，则在人体体温 37 °C 的情况下， K^+ 离子的反转电位计算得：

$$\begin{aligned} V_{K^+} &= \phi_{in} - \phi_{out} = \frac{kT}{zq} \ln \frac{n_{out}}{n_{in}} \\ &\doteq \frac{1.38 \times 10^{-23} \times 310}{1.602 \times 10^{-19}} \ln \left(\frac{4}{140} \right) \doteq -94.94 \text{ mV} \end{aligned} \quad (10)$$

显然，该计算结果与之前文献报道的情况完全一致。由于两种方法的前提假设相同，故两者的结果自然是等效的。比较两者可知，尽管两者的最后计算公式是一样的，但后者的思路和计算过程非常简洁，物理图像也很清晰。

3.2 神经元静息电位的计算

因为静息电位由多种离子共同作用所决定，本人的简便做法无法对其进行计算。Goldman, Hodgkin 以及 Katz 提出了一个简化的常数场模型。[6] 该模型假设：

1. 离子通道内电场强度均匀；
2. 不同的离子运动相互独立。

设离子通道的长度为 l 。根据之前推导的公式 (3)，对于某 1 号离子有：

$$J_{1 \text{ total}} = -D_1 \mu_1 \frac{\partial [C_1]}{\partial x} - \mu_1 z_1 [C_1] \frac{\partial \phi}{\partial x} \quad (11)$$

由于假设离子通道内电场强度均匀，上式化为：²

$$J_{1 \text{ total}} = -D_1 \mu_1 \frac{\partial [C_1]}{\partial x} + \mu_1 z_1 [C_1] \frac{V}{l} \quad (12)$$

²由于静息电位的定义，等号右边第二项应加上负号。这一点很容易被忽略，有些文献就忽略了这个细节。[3]

在离子通道两端有边界条件：

$$[C_1](0) = [C_1]_{in}$$

$$[C_1](l) = [C_1]_{out} \quad (13)$$

$$\frac{d[C_1]}{-\frac{J_{1total}}{D_1\mu_1} + \frac{z_1[C_1]V}{D_1l}} = dx \quad (14)$$

两边积分得：

$$J_1 = P_1\lambda_1 \left(\frac{e^{-\lambda_1} [C_1]_{out} - [C_1]_{in}}{e^{-\lambda_1} - 1} \right) \quad (15)$$

其中

$$P_1 = \frac{\mu_1 kT}{lq_1} \quad (16)$$

定义为离子渗透率

$$\lambda_1 = \frac{z_1 q_1 V}{kT} \quad (17)$$

在处于反转点时系统处于平衡态，则流经细胞膜的总电流为 0，即有：

$$q_{Na^+} z_{Na^+} J_{Na^+} + q_{K^+} z_{K^+} J_{K^+} + q_{Cl^-} z_{Cl^-} J_{Cl^-} = 0 \quad (18)$$

代入 (15)~(17) 式即得：

$$V = \frac{kT}{q} \ln \left(\frac{P_{Na^+} [Na^+]_{out} + P_{K^+} [K^+]_{out} + P_{Cl^-} [Cl^-]_{in}}{P_{Na^+} [Na^+]_{in} + P_{K^+} [K^+]_{in} + P_{Cl^-} [Cl^-]_{out}} \right) \quad (19)$$

此式即为 Goldman 方程 [6]。注意到当此式中只有一种离子时，便可简化为能斯特方程 (7)。可见 Goldman 方程是能斯特方程在多离子系统中的推广。

在静息状态下，三种离子的渗透率之比为 [7]：

$$P_{K^+} : P_{Na^+} : P_{Cl^-} = 1.0 : 0.05 : 0.45 \quad (20)$$

K^+ 离子的膜内、外浓度分别为 140 mM、4 mM； Na^+ 离子的膜内、外浓度分别为 10 mM、140 mM； Cl^- 离子的膜内、外浓度分别为 4 mM、100 mM。[4]

代入 (19) 式得:

$$\begin{aligned} V &= \frac{1.308 \times 10^{-23} \times 310}{1.602 \times 10^{-19}} \ln \left(\frac{0.05 \times 140 + 1 \times 4 + 0.45 \times 4}{0.05 \times 10 + 1 \times 140 + 0.45 \times 100} \right) \\ &\doteq 71.40 \text{ mV} \end{aligned} \quad (21)$$

上式计算结果与实验测得的数值符合很好 [5]。由此，我们完成了对神经元静息电位的理论分析。

4 神经元动作电位形成的分析与简单模拟

动作电位 (Action potential)，指的是静止膜电位状态的细胞膜受到适当刺激而产生的，短暂而有特殊波形的跨膜电位搏动。动作电位是实现神经传导和肌肉收缩的生理基础。

动作电位可分为四个相位：

1. 极化 (Polarization)：细胞膜由静止膜电位到达阈电位，³ 刺激可以使细胞膜电位改变，开启电闸型钠离子通道，使钠离子大量进入细胞。
2. 去极化 (Depolarization)：钠离子大量进入细胞，膜电位陡峭上升至正值水平，出现电位极大值。
3. 再极化 (Repolarization)：膜电位朝静息电位方向的下降过程。
4. 极化 (Hyperpolarization)：再极化在下降过程中，电位会短时间下降到低于静息电位水平，然后再上升达到静息电位，这种静息电位的增大（绝对值）被称为超极化。

由于之前对静息电位的分析，我们在这里可以先对动作电位的极大值进行分析。在动作电位下，三种离子的渗透率之比为 [7]：

$$P_{k^+} : P_{Na^+} : P_{Cl^-} = 1.0 : 12 : 0.45 \quad (22)$$

但由于动作电位的瞬时性，难以测得极大值时细胞内的各离子浓度，故借用之前的结论不能分析出结果。这迫使我们寻找新的理论。

³动作电位需要电位到达阈值才能发起，此时钠通道开放，钠离子内流。但实际上神经元可以在一个范围的刺激内被激活，不存在某一特定阈值。有人将其描述为“静息电位和动作电位间的灰色地带”。[8]

下面我们引入 Hodgkin-Huxley 模型。^{[10]⁴} 该模型于 1952 年提出，至今仍被认为是描述神经元电活动的最有效的模型之一。对于该模型大致分为以下三部分：

1. 电容—模拟细胞膜的绝缘性质
2. 电导—模拟细胞膜上离子通道的开放程度
3. 电源—模拟离子的反转点位

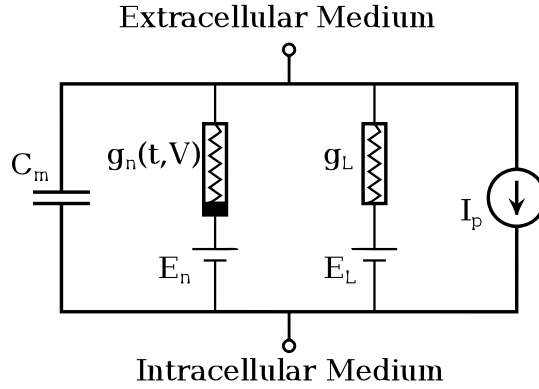


图 2: Hodgkin-Huxley 模型等效电路图 [9]

对于一小块细胞膜来说，由于细胞膜的选择透过性，故在细胞膜两侧会集聚电荷，则可将细胞膜等效为一个电容，设其电容为 c_m ，则充电电流 I_c 可表示为：

$$I_c = c_m \frac{dV}{dt} \quad (23)$$

然而细胞膜并非绝对绝缘，对于对应非门控类型的离子，其会出入细胞膜而造成泄漏电流 I_{leak} ，根据实验结果发现其遵循的欧姆定律为：

$$I_{leak} = g_L(V - \varepsilon_L) \quad (24)$$

其中 ε_L 为泄流反转电位， g_L 为泄流的等效线性电导。

同理，对于钠离子和钾离子有：

$$I_{Na^+} = g_{Na^+}(V - \varepsilon_{Na^+}) \quad (25)$$

$$I_{K^+} = g_{K^+}(V - \varepsilon_{K^+}) \quad (26)$$

⁴由于文献中推导过程很简略，为了方便读者理解，笔者在下文中增加了一些推导过程。

其中 g_{Na^+} , g_{K^+} ; ε_{Na^+} , ε_{K^+} 分别为钠离子和钾离子对应的电导和反转电位。

设总电流为则根据电流守恒定律有：

$$\begin{aligned} I_{in} + I_{leak} &= I_c + I_{leak} + I_{Na^+} + I_{K^+} \\ &= c_m \frac{dV}{dt} + g_L(V - \varepsilon_L) + g_{Na^+}(V - \varepsilon_{Na^+}) + g_{K^+}(V - \varepsilon_{K^+}) \end{aligned} \quad (27)$$

根据实验结果可得非线性电导 g_{Na^+} 和 g_{K^+} 满足：

$$g_{K^+} = \bar{g}_{K^+} n^4 \quad (28)$$

$$g_{Na^+} = \bar{g}_{Na^+} m^3 h \quad (29)$$

其中 \bar{g}_{K^+} , \bar{g}_{Na^+} 分别为钾离子和钠离子对应的电导最大值。 m, n, h 是代表离子通道开放程度概率的函数 ($0 \leq m, n, h \leq 1$)，其满足：

$$\frac{di}{dt} = \alpha_i(V)(1 - i) - \beta_i(V)i \quad (i = m, n, h) \quad (30)$$

其中 α, β (单位是 ms^{-1}) 都是关于细胞膜电位 V 的函数，具体由实验给出：

$$\left\{ \begin{array}{l} \alpha_n(V) = \frac{0.01(10+V)}{e^{\frac{10+V}{10}} - 1} \\ \alpha_m(V) = \frac{0.1(25+V)}{e^{\frac{25+V}{10}} - 1} \\ \alpha_h(V) = 0.07e^{\frac{V}{20}} \\ \beta_n(V) = 0.125e^{\frac{V}{80}} \\ \beta_m(V) = 0.125e^{\frac{V}{18}} \\ \beta_h(V) = \frac{1}{e^{\frac{30+V}{10}} + 1} \end{array} \right. \quad (31)$$

式中 V 的单位是 mV 。

以 g_{K^+} 为例，在膜电位恒定时，通过 (30) 积分解得：

$$n(t, V) = const e^{-(\alpha_n + \beta_n)t} + \frac{\alpha_n}{\alpha_n + \beta_n} \quad (32)$$

其中积分常数 $const$ 待定。

设初始时膜电位为 0, $t = 0$ 时突然改变膜电位至 V , 此刻可认为 n 尚未来得及变化。而 t 趋于无穷时认为 n 达到末态稳定值。于是有:

$$\begin{cases} n(\infty, V) = \frac{\alpha_n(V)}{\alpha_n(V) + \beta_n(V)} \\ n(0, V) = n(0, 0) = \frac{\alpha_n(0)}{\alpha_n(0) + \beta_n(0)} \end{cases} \quad (33)$$

确定出

$$const = \frac{\alpha_n(0)}{\alpha_n(0) + \beta_n(0)} - \frac{\alpha_n(V)}{\alpha_n(V) + \beta_n(V)} \quad (34)$$

则 (32) 式化为:

$$n(t, V) = \frac{\alpha_n}{\alpha_n + \beta_n} - \left(\frac{\alpha_n}{\alpha_n + \beta_n} - \frac{\alpha_n(0)}{\alpha_n(0) + \beta_n(0)} \right) e^{-(\alpha_n + \beta_n)t} \quad (35)$$

记

$$n = n_\infty - (n_\infty - n_0) e^{-\frac{t}{\tau_n}} \quad (36)$$

其中

$$\tau_n = \frac{1}{\alpha_n + \beta_n} \quad (37)$$

代入 (28) 式即有:

$$g_{K^+} = \left\{ (g_{K^+\infty})^{\frac{1}{4}} - \left[(g_{K^+\infty})^{\frac{1}{4}} - (g_{K^+0})^{\frac{1}{4}} \right] e^{-\frac{t}{\tau_n}} \right\}^4 \quad (38)$$

同理可得:

$$g_{Na^+} = g'_{Na^+} \left[1 - e^{-\frac{t}{\tau_m}} \right]^3 e^{-\frac{t}{\tau_h}} \quad (39)$$

其中

$$\begin{cases} g'_{Na^+} = \bar{g}_{Na^+} m_\infty^3 h_0 \\ \tau_m = \frac{1}{\alpha_m + \beta_m} \\ \tau_h = \frac{1}{\alpha_h + \beta_h} \end{cases} \quad (40)$$

至此, 我们导出了钠离子和钾离子对应电导的含时方程。

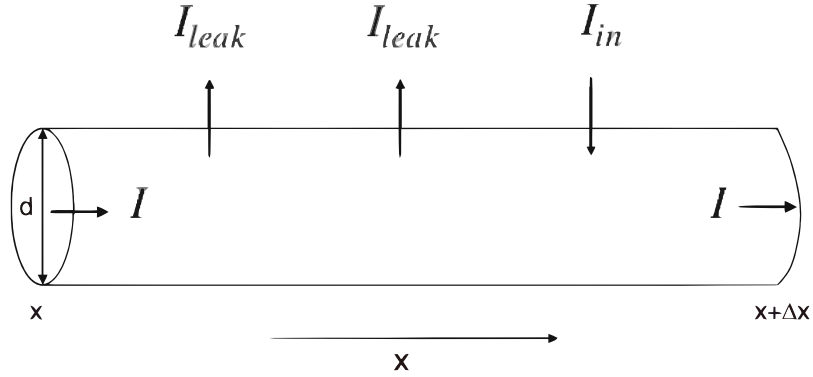


图 3: 轴突电流示意图

Hodgkin-Huxley 模型虽然和实验结果拟合的很好，但由于电导对时间和膜电位的依赖性使问题变得十分复杂。下面我们对问题进行简化，暂且认为膜电导是定值，由此引出电缆理论 [11]。

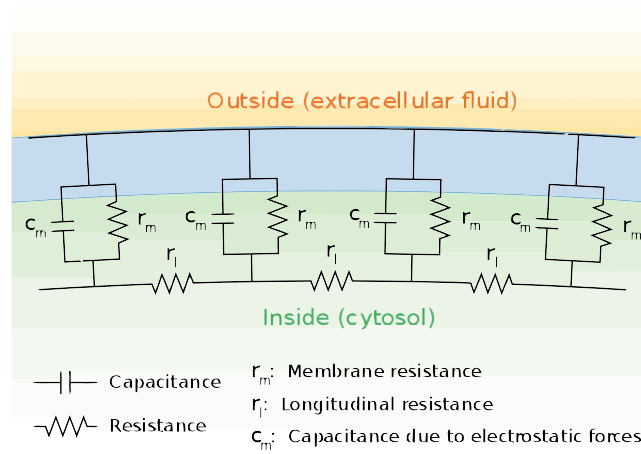


图 4: 电缆理论模型等效图 [12]

由于通过实验，只能测得单位面积细胞膜的电容 C_m ，则单位长度的电容 c_m 为：

$$c_m = C_m \pi d \quad (41)$$

根据简化模型（图 4）可知膜电阻为并联关系，由实验测得的单位面积的平均膜电阻 R_m 可得单位长度的平均膜电阻 r_m 为

$$r_m = \frac{R_m}{\pi d} \quad (42)$$

设细胞内单位长度等效电阻为 r_l ，根据欧姆定律得

$$\frac{\partial V}{\partial x} = -I r_l \quad (43)$$

根据电流守恒定律有：

$$\frac{\partial I}{\partial x} = I_{in} + I_{leak} \quad (44)$$

代入 (27) 式有：⁵

$$\frac{1}{r_l} \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} = c_m \frac{dV}{dt} + g_L(V - \varepsilon_L) + g_{Na^+}(V - \varepsilon_{Na^+}) + g_{K^+}(V - \varepsilon_{K^+}) \quad (45)$$

该式为偏微分方程，其解析解一般较难获得。

但当 $t \rightarrow +\infty$ 时，此时膜电位空间分布稳定，我们容易得出

$$V = A e^{-\frac{|x-x_0|}{\gamma}} + B e^{\frac{|x-x_0|}{\gamma}} + const \quad (46)$$

其中 A、B 为待定常数，且 $A + B = V_0$ ， x_0 为电流注入点的坐标。（坐标原点为轴突的某一端）

$$\gamma = \sqrt{\frac{1}{r_l(g_L + g_{Na^+} + g_{K^+})}} = \sqrt{\frac{1}{r_l(g_L + g_{K^+\infty})}} \quad (47)$$

$$const = \frac{g_L \varepsilon_L + g_{Na^+} \varepsilon_{Na^+} + g_{K^+} \varepsilon_{K^+}}{g_L + g_{Na^+} + g_{K^+}} = \frac{g_L \varepsilon_L + g_{K^+\infty} \varepsilon_{K^+}}{g_L + g_{K^+\infty}} \quad (48)$$

而其参数的值由实验测定。

设轴突长度为 L，由于在轴突端点处没有电流，则边界条件为

$$\frac{\partial V}{\partial x}|_{x=0} = \frac{\partial V}{\partial x}|_{x=L} = 0 \quad (49)$$

则有

$$A_{left} + B_{left} e^{\frac{2x_0}{\gamma}} = 0 = A_{right} + B_{right} e^{\frac{2(L-x_0)}{\gamma}} \quad (50)$$

⁵ 此处笔者将电缆理论与 Hodgkin-Huxley 模型结合起来，使两者互相补充。

由于 $A + B = V_0$ ，上式可得

$$\left\{ \begin{array}{l} B_{left} = \frac{V_0}{1 - e^{-\frac{2x_0}{\gamma}}} \\ B_{right} = \frac{V_0}{1 - e^{-\frac{2(L-x_0)}{\gamma}}} \\ A_{left} = \frac{V_0 e^{-\frac{2x_0}{\gamma}}}{e^{\frac{2x_0}{\gamma}} - 1} \\ A_{right} = \frac{V_0 e^{-\frac{2(L-x_0)}{\gamma}}}{e^{\frac{2(L-x_0)}{\gamma}} - 1} \end{array} \right. \quad (51)$$

将上式和 (48) 式代入 (46) 即得稳定时膜电位的位置分布。⁶

对于一般时刻，解析解较难获得，但我们可以简单地进行模拟半定量地求得神经电信号的传导速率。

为了进行神经的等效电路元件模拟，现介绍神经信号的跳跃式传导：[13]

跳跃式传导是动作电位沿有髓鞘轴突由一个兰氏结传导到下一个兰氏结的过程。由于髓鞘的电阻很大，且被髓鞘覆盖部分的细胞膜上的离子通道密度很小，故只有兰氏结能产生动作电位。该电位以跳跃的方式进行传导，一定长度的轴突内需产生动作电位的次数较少，所以有髓鞘轴突中动作电位传导的速度较无髓鞘轴突的传导快。

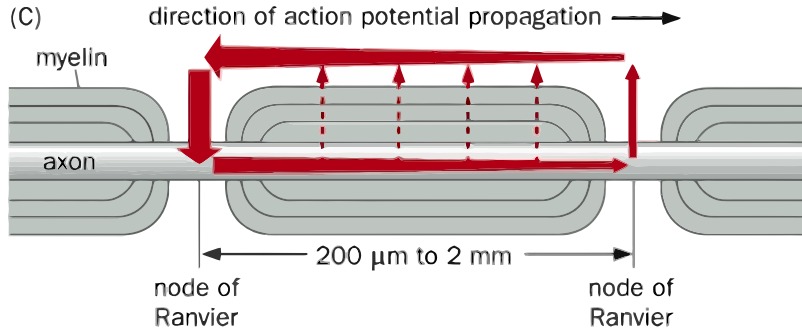


图 5: 跳跃式传导示意图 [14]

根据实验测量数据，现以 A 类 α 纤维的参数并取郎飞结间距为 1.5 mm 进行估算。[15] 则 [16] [3]

$$r_l = \frac{4R_A}{\pi d^2} = \frac{4 \times 100 (\Omega \cdot \text{cm})}{\pi (15 \times 10^{-4} (\text{cm}))^2} \doteq 5.66 \times 10^7 (\Omega/\text{cm}) \quad (52)$$

⁶虽然此结果为实验中用电压钳控制膜电位得出的^[9]，但由于细胞膜的性质不变，对于分析神经电信号传导没有影响。

$$c_m = C_m \pi d = 1 \left(\frac{\mu F}{cm^2} \right) \times \pi \times 15 \times 10^{-4} (cm) \doteq 4.7 (nF/cm) \quad (53)$$

$$r_m = \frac{R_m}{\pi d} = \frac{10000 (\Omega \cdot cm^2)}{\pi \times 15 \times 10^{-4} (cm)} \doteq 2.12 \times 10^6 (\Omega/cm) \quad (54)$$

则等效的轴向电阻、膜电容、膜电阻分别为

$$R_{l*} = \frac{4R_A l}{\pi d^2} = \frac{4 \times 100 (\Omega \cdot cm)}{\pi (15 \times 10^{-4} (cm))^2} \times 0.15 (cm) \doteq 8.5 (M\Omega) \quad (55)$$

$$C_* = c_m l \doteq 4.7 \left(\frac{nF}{cm} \right) \times 0.15 (cm) \doteq 0.7 (nF) \quad (56)$$

$$R_{m*} = r_m l \doteq 2.12 \times 10^6 (\Omega/cm) \times 0.15 (cm) \doteq 320 (k\Omega) \quad (57)$$

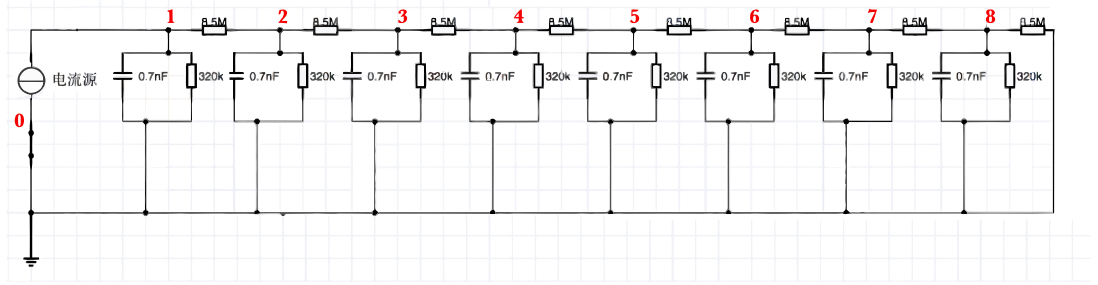


图 6: 神经信号传导等效电路

将图示电路输入 Spice 模拟软件中，并将模拟的切片时间设定为 $0.1\mu s$ ，电流源设定为峰值为 $0.41\mu A$ 的一个脉冲得到节点电压与时间的关系（具体数据见附录 [1]），^{7 8} 其图像见下页 7。

根据模拟的数据可得 1 节点电压最大值电在 $t_1 = 2.54792 ms$ 时取得；2 节点电压最大值电在 $t_2 = 2.68986 ms$ 时取得。则神经信号传导速率的模拟结果为 58

⁷ 设定标准按动作电位的标准执行 [8]，具体可见附录 [2] 的源程序。

⁸ 由于一个电信号脉冲跨越一个髓鞘后电压已下降了很多（从下面的模拟结果也可看出），则电信号每次到达郎飞结处时需要重新被激活，故模拟结果只有 1 节点和 2 节点处的结果有意义

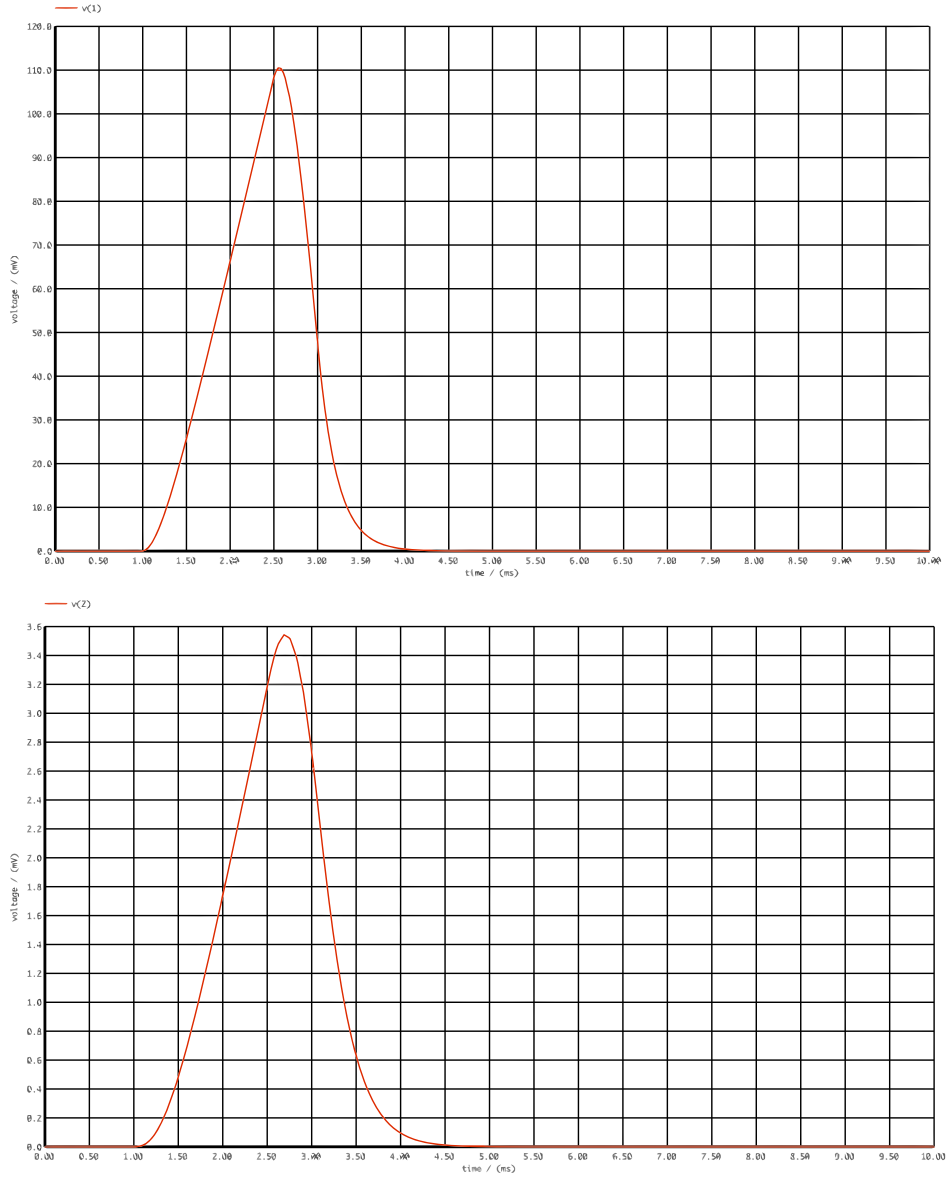


图 7: 神经电信号传导等效电路的模拟结果曲线

$$u = \frac{l}{\Delta t} = \frac{l}{t_2 - t_1} = \frac{1.5 \text{ mm}}{2.68986 \text{ ms} - 2.54792 \text{ ms}} \doteq 10.6 \text{ (m/s)} \quad (58)$$

此结果较实际值 $80 \text{ m/s} \sim 120 \text{ m/s}$ 较小，但在数量级上基本一致。[15] 差别应是模拟中近似较多导致的。⁹

⁹模拟中的近似有：电缆为有限长度；电阻为线性的等。且由于神经纤维的具体参数难以

至此，本文给出了神经电信号传导的方程和部分解析解，并进行了简化后的模拟结果。

5 总结和展望

本文针对现有模型之间相互割裂的现状将不同模型联系起来，经过深入分析和数学推导，得到了改进版的神经电信号传导的方程，在一定程度上定量地描述了神经电信号传导的速度。尽管其中仍有很多近似，且严格的解析解仍未给出，但对进一步分析和理解神经电信号的传导物理过程具有十分积极的意义。本文在最后还对神经信号的传导进行了简单的模拟。针对本文给出的理论分析和简单模拟结果，未来需要给予进一步的模拟和实验验证。

一同查得且本身存在很大的近似，故此模拟只能定性估算，模拟结果总体来说能够说明一些问题，若能查到精确地数据，模拟结果可能会更接近真实值。

6 附录

6.1 电路模拟数据

Transient Analysis

-----			31	1.18144e-03	4.96120e-03
Index	time	v(1)	32	1.23610e-03	7.80176e-03
-----			33	1.30454e-03	1.19039e-02
0	0.00000e+00	0.00000e+00	34	1.38069e-03	1.69965e-02
1	1.00000e-10	0.00000e+00	35	1.47151e-03	2.35778e-02
2	2.00000e-10	0.00000e+00	36	1.57834e-03	3.17855e-02
3	4.00000e-10	0.00000e+00	37	1.70890e-03	4.22324e-02
4	8.00000e-10	0.00000e+00	38	1.87119e-03	5.55676e-02
5	1.60000e-09	0.00000e+00	39	2.07119e-03	7.22563e-02
6	3.20000e-09	0.00000e+00	40	2.27119e-03	8.90657e-02
7	6.40000e-09	0.00000e+00	41	2.47119e-03	1.05920e-01
8	1.28000e-08	0.00000e+00	42	2.50000e-03	1.08349e-01
9	2.56000e-08	0.00000e+00	43	2.51454e-03	1.09266e-01
10	5.12000e-08	0.00000e+00	44	2.52907e-03	1.09893e-01
11	1.02400e-07	0.00000e+00	45*	2.54792e-03	1.10473e-01**
12	2.04800e-07	0.00000e+00	46	2.58154e-03	1.10432e-01
13	4.09600e-07	0.00000e+00	47	2.62277e-03	1.08741e-01
14	8.19200e-07	0.00000e+00	48	2.68986e-03	1.02903e-01
15	1.63840e-06	0.00000e+00	49	2.75696e-03	9.40705e-02
16	3.27680e-06	0.00000e+00	50	2.83338e-03	8.13936e-02
17	6.55360e-06	0.00000e+00	51	2.90980e-03	6.67153e-02
18	1.31072e-05	0.00000e+00	52	2.99531e-03	4.86593e-02
19	2.62144e-05	0.00000e+00	53	3.00000e-03	4.76288e-02
20	5.24288e-05	0.00000e+00	54	3.00855e-03	4.58177e-02
21	1.04858e-04	0.00000e+00	55	3.02270e-03	4.29153e-02
22	2.09715e-04	0.00000e+00	56	3.04469e-03	3.87661e-02
23	4.09715e-04	0.00000e+00	57	3.07670e-03	3.34252e-02
24	6.09715e-04	0.00000e+00	58	3.13109e-03	2.59646e-02
25	8.09715e-04	0.00000e+00	59	3.18547e-03	2.01707e-02

60	3.23985e-03	1.56710e-02	94	8.56078e-03	1.77957e-12
61	3.29423e-03	1.21760e-02	95	8.76078e-03	6.69226e-13
62	3.34861e-03	9.46124e-03	96	8.96078e-03	3.51048e-13
63	3.40965e-03	7.12606e-03	97	9.16078e-03	1.32114e-13
64	3.47069e-03	5.36775e-03	98	9.36078e-03	6.93215e-14
65	3.53907e-03	3.90605e-03	99	9.56078e-03	2.61065e-14
66	3.60745e-03	2.84272e-03	100	9.76078e-03	1.37021e-14
67	3.68604e-03	1.97136e-03	101	9.96078e-03	5.16356e-15
68	3.76463e-03	1.36730e-03	102	1.00000e-02	4.38535e-15
69	3.85903e-03	8.79271e-04	-----		
70	3.95343e-03	5.65560e-04	Transient Analysis		
71	4.07281e-03	3.21974e-04	-----		
72	4.20710e-03	1.70144e-04	Index	time	v(2)
73	4.36858e-03	7.81060e-05	-----		
74	4.56078e-03	3.03093e-05	0	0.00000e+00	0.00000e+00
75	4.76078e-03	1.12587e-05	1	1.00000e-10	0.00000e+00
76	4.96078e-03	4.18718e-06	2	2.00000e-10	0.00000e+00
77	5.16078e-03	1.55899e-06	3	4.00000e-10	0.00000e+00
78	5.36078e-03	8.14604e-07	4	8.00000e-10	0.00000e+00
79	5.56078e-03	3.03748e-07	5	1.60000e-09	0.00000e+00
80	5.76078e-03	1.58805e-07	6	3.20000e-09	0.00000e+00
81	5.96078e-03	5.92963e-08	7	6.40000e-09	0.00000e+00
82	6.16078e-03	3.10179e-08	8	1.28000e-08	0.00000e+00
83	6.36078e-03	1.15964e-08	9	2.56000e-08	0.00000e+00
84	6.56078e-03	6.06909e-09	10	5.12000e-08	0.00000e+00
85	6.76078e-03	2.27168e-09	11	1.02400e-07	0.00000e+00
86	6.96078e-03	1.18944e-09	12	2.04800e-07	0.00000e+00
87	7.16078e-03	4.45695e-10	13	4.09600e-07	0.00000e+00
88	7.36078e-03	2.33464e-10	14	8.19200e-07	0.00000e+00
89	7.56078e-03	8.75690e-11	15	1.63840e-06	0.00000e+00
90	7.76078e-03	4.58883e-11	16	3.27680e-06	0.00000e+00
91	7.96078e-03	1.72281e-11	17	6.55360e-06	0.00000e+00
92	8.16078e-03	9.03125e-12	18	1.31072e-05	0.00000e+00
93	8.36078e-03	3.39358e-12	19	2.62144e-05	0.00000e+00

20	5.24288e-05	0.00000e+00	54	3.00855e-03	2.69010e-03
21	1.04858e-04	0.00000e+00	55	3.02270e-03	2.61565e-03
22	2.09715e-04	0.00000e+00	56	3.04469e-03	2.49718e-03
23	4.09715e-04	0.00000e+00	57	3.07670e-03	2.32165e-03
24	6.09715e-04	0.00000e+00	58	3.13109e-03	2.02643e-03
25	8.09715e-04	0.00000e+00	59	3.18547e-03	1.74575e-03
26	1.00000e-03	0.00000e+00	60	3.23985e-03	1.48821e-03
27	1.02000e-03	4.38412e-07	61	3.29423e-03	1.25776e-03
28	1.04885e-03	1.81310e-06	62	3.34861e-03	1.05536e-03
29	1.08781e-03	7.04164e-06	63	3.40965e-03	8.60417e-04
30	1.12678e-03	1.77983e-05	64	3.47069e-03	6.96905e-04
31	1.18144e-03	4.45092e-05	65	3.53907e-03	5.46625e-04
32	1.23610e-03	8.60140e-05	66	3.60745e-03	4.26182e-04
33	1.30454e-03	1.59103e-04	67	3.68604e-03	3.18016e-04
34	1.38069e-03	2.66312e-04	68	3.76463e-03	2.35912e-04
35	1.47151e-03	4.25295e-04	69	3.85903e-03	1.63537e-04
36	1.57834e-03	6.47414e-04	70	3.95343e-03	1.12651e-04
37	1.70890e-03	9.57047e-04	71	4.07281e-03	6.95523e-05
38	1.87119e-03	1.38084e-03	72	4.20710e-03	3.99597e-05
39	2.07119e-03	1.93753e-03	73	4.36858e-03	2.01422e-05
40	2.27119e-03	2.51391e-03	74	4.56078e-03	8.67052e-06
41	2.47119e-03	3.09910e-03	75	4.76078e-03	3.54096e-06
42	2.50000e-03	3.18381e-03	76	4.96078e-03	1.42968e-06
43	2.51454e-03	3.22588e-03	77	5.16078e-03	5.72051e-07
44	2.52907e-03	3.26664e-03	78	5.36078e-03	3.06973e-07
45	2.54792e-03	3.31807e-03	79	5.56078e-03	1.21632e-07
46	2.58154e-03	3.40056e-03	80	5.76078e-03	6.50487e-08
47	2.62277e-03	3.47974e-03	81	5.96078e-03	2.55835e-08
48*	2.68986e-03	3.54324e-03**	82	6.16078e-03	1.36463e-08
49	2.75696e-03	3.51792e-03	83	6.36078e-03	5.33619e-09
50	2.83338e-03	3.38080e-03	84	6.56078e-03	2.84051e-09
51	2.90980e-03	3.13775e-03	85	6.76078e-03	1.10569e-09
52	2.99531e-03	2.75831e-03	86	6.96078e-03	5.87610e-10
53	3.00000e-03	2.73452e-03	87	7.16078e-03	2.27898e-10

```

88  7.36078e-03  1.20955e-10  c4 4 0 0.7n
89  7.56078e-03  4.67726e-11  c5 5 0 0.7n
90  7.76078e-03  2.47977e-11  c6 6 0 0.7n
91  7.96078e-03  9.56594e-12  c7 7 0 0.7n
92  8.16078e-03  5.06717e-12  c8 8 0 0.7n
93  8.36078e-03  1.95082e-12  r1 1 0 0.32Meg
94  8.56078e-03  1.03261e-12  r2 2 0 0.32Meg
95  8.76078e-03  3.96891e-13  r3 3 0 0.32Meg
96  8.96078e-03  2.09957e-13  r4 4 0 0.32Meg
97  9.16078e-03  8.05869e-14  r5 5 0 0.32Meg
98  9.36078e-03  4.26093e-14  r6 6 0 0.32Meg
99  9.56078e-03  1.63357e-14  r7 7 0 0.32Meg
100 9.76078e-03  8.63362e-15  r8 8 0 0.32Meg
101 9.96078e-03  3.30678e-15
102 1.00000e-02  2.81415e-15  .control
----- delete all
tran 0.0001ms 10ms 0.0ms 0.2ms

6.2 模拟电路的源程序
papers
iin 0 1 DC
PWL(0 0 1m 0 2.5m 0.41u 3m 0)
r11 1 2 8.5Meg
r12 2 3 8.5Meg
r13 3 4 8.5Meg
r14 4 5 8.5Meg
r15 5 6 8.5Meg
r16 6 7 8.5Meg
r17 7 8 8.5Meg
r18 8 0 8.5Meg
c1 1 0 0.7n
c2 2 0 0.7n
c3 3 0 0.7n
plot v(1)
plot v(2)
plot v(3)
print v(1)
print v(2)
.endc
.end

```

参考文献

- [1] 图片来源——维基百科: <https://en.wikipedia.org/wiki/Neuron>
- [2] Catterall WA : *From ionic currents to molecular mechanisms: the structure and function of voltage-gated sodium channels* Neuron. 26 (1): 13-25.
- [3] 李松挺: 《神经元树突整合的理论模型与分析》 申请上海交通大学博士学位论文: p 4-6
- [4] 小小整理网站: 靜止膜電位 (resting membrane potential, RMP): <https://smallcollation.blogspot.com/2013/05/resting-membrane-potential-rmp.html#gsc.tab=0>
- [5] Lewis, Rebecca; Asplin, Katie E.; Bruce, Gareth; Dart, Caroline; Mobasheri, Ali; Barrett-Jolley, Richard : *The role of the membrane potential in chondrocyte volume regulation* Journal of Cellular Physiology. 226 (11): 2979-2986.
- [6] Goldman D E. *Potential, impedance, and rectification in membranes*[J] The Journal of General Physiology, 1943, 27(1):37-60.
- [7] Goldman-Hodgkin-Katz Equation Calculator: http://www.physiologyweb.com/calculators/ghk_equation_calculator.html
- [8] 评价来源——维基百科: <https://zh.wikipedia.org/wiki/动作电位>
- [9] 图片来源——维基百科: https://en.wikipedia.org/wiki/Hodgkin-Huxley_model
- [10] Hodgkin AL, Huxley AF :*A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve* The Journal of Physiology. 117 (4): 500-44.
- [11] Tuckwell, Henry C. *Introduction to theoretical neurobiology* Cambridge [Cambridgeshire]: Cambridge University Press. ISBN 978-0521350969.
- [12] 图片来源——维基百科: https://en.wikipedia.org/wiki/Cable_theory

- [13] Tasaki:I. *The electro-saltatory transmission of the nerve impulse and the effect of narcosis upon the nerve fiber* Am J Physiol 127: 211-227, 1939
- [14] 图片来源——维基百科: <https://zh.wikipedia.org/wiki/跳跃式传导>
- [15] Siegel, Allan; Sapru, Hriday :*Essential Neuroscience* :p. 257.
- [16] The passive cable equation: <http://www.cnbc.cmu.edu/~bard/passive2/node9.html>