

신경세포의 전기적 속성과 수학적 모델

서 병 설

三星지. 티. 이. 通信株式會社, 企劃室長

要 約

신경섬유는 몸체 안에서 정보의 전달을 액손 포텐셜(action potential) 형태의 신호(signal)에 의해 수행하고 있다. 우리 몸체에서 두뇌의 지령을 받아 어떠한 동작을 근육에 신경을 통하여 전달하는 것을 생각할 때 두뇌는 정보의 원천(source)으로서, 근육과의 신경접점은 리시버(receiver)로서, 신경섬유는 전화선으로서 간주될 수 있다. 그리고 몸체 안에서의 정보의 전달의 원리는 통신공학이론에 의하여 설명되어 질 수 있다. 저자는 생리학에 깊은 지식이 없어 전자공학분야에 종사 하시는 분들을 위해 이 재미 있는 생물학적 현상을 설명할 수 있는 신경조직의 구조(mechanism)와 수학적 모델을 소개하고자 한다. 저자는 독자가 신경조직의 구조의 이해를 위해 액손 포텐셜(action potential)의 구조를 소개하고 수학적 모델을 위해서는 호지킨-허슬리 방정식(Hodgkin-Huxley equation)과 케이블 방정식(cable equation)을 설명하려고 한다.

1. 역사적 배경

일백 여년 전에 걸쳐 신경의 기능(function)은 전기학적 원리와 깊은 관계가 있다고 알려져 왔다. 1902년에는 독일 과학자인 번슈타인(Berns-

tein)은 자극된 세포(excited cell)들의 전기적 포텐셜(electrical potential)은 세포막(cell membrane)이 이온에 대한 “선택적 흡수력”(selective permeability)을 가지고 있기 때문에 발생한다는 가설을 확립하였고 네르스트(Nernst) 방정식의 중요성을 인정하였다. 이리하여 번슈타인의 가설은 그 흡수력 측정으로부터 액손의 전기적 반응들을 예측하는데 크나큰 도움이 되어었다. 그러나 그가 측정한 포텐셜은 트랜스 멤브린 포텐셜(transmembrane potential)이 아니었다. 다시 말하면, 그 당시에 번슈타인은 전극대(electrode)를 세포질(cytoplasm)속에 넣을 수 있는 방법을 몰랐기 때문에 세포질 내(內)와 바깥(外)을 가로지르는 트랜스 멤브린 포텐셜을 측정할 수가 없었다. 이렇게서 훗날에 번슈타인의 가설은 인정받을 수가 없었다. 1949년에는 코울(Cole)과 마몬트는 이 분야의 연구에 새로운 혁명을 가져다 주었다고 말하여도 과언이 아닌 블테지크램프(voltage clamp)를 발명하였다. 그들은 전기공학의 이론인 네거티브 피드백(negative feedback)개념과 공정(control) 이론등을 응용하여 전자측정기구를 만들었다. 이것에 의하여 트랜스 멤브린 포텐셜을 측정할 수 있게 되었고 액손 포텐셜의 구조(mechanism)도 이해할 수 있게 되었다. 그 구조를 발견하는 데 공헌하여 노벨상을 탄 호지킨(Hodgkin), 허슬리

(Huxley), 카츠(Katz)의 연구의 원동력은 바로 이 전자측정기였다. 호지킨과 헉슬리는 오징어 류에 속하는 스킨드(squid) 신경을 가지고 실험한 자료를 토대로 하여 액손포텐셜 구조에 대한 이론을 확립하였고 수학적 모델을 세워 컴퓨터 시뮬레이션(simulation)을 하였다. 한편으로는 1960년경 부터 본격적으로 약리학적 측면에서 많은 실험들이 진행되고 있었다. 1964년에는 일본인 나라하시(Narahashi)는 테트라톡신(Tetradotoxin)이 나트륨 저항(sodium conductance)의 증가를 억제한다는 사실을 발견하였고 1965년에는 암스트롱(Armstrong)과 빈스탁(Binstock)이 테트라에틸암모늄(Tetraethylammonium)이 칼륨 전류를 억제한다는 사실을 발표했다. 이들 실험은 호지킨과 헉슬리가 내세운 채널이론(channel theory)을 입증시켜 주었다.

2. 신경세포의 구조

신경세포(nerve cell)의 구조는 다른 어느 세포와 같다.

세포의 구조는 표 1과 같이 세포막(membrane)을 통해 이온 분포도가 다르다. 평형상태

표 1 세포 구조

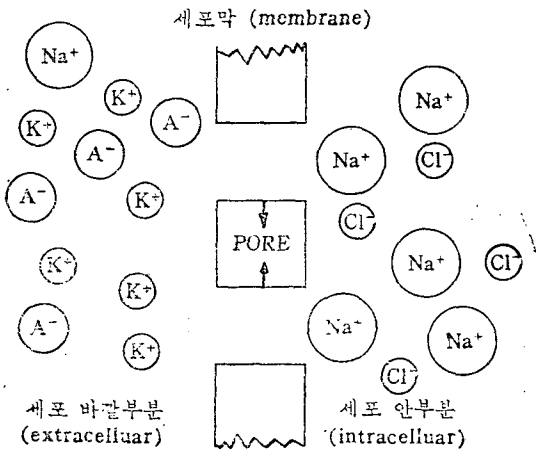


표 2 포유동물 근육세포의 이온 분포도 단위 (mV)

세포 내 (intracellular)		세포 외 (extracellular)	
Na ⁺	12	Na ⁺	145
K ⁺	155	K ⁺	4
Cl ⁻	4	Cl ⁻	120
HClO ₃	8	HClO ₃ ⁻	27
A ⁻ (단백질)	155	기타	4

Resting Potential = -90mV

(resting state)에서 세포내(axoplasm or intercellular)는 나트륨(Na) 이온이 주류를 형성하고 있고 세포바깥(extracellular)에서는 칼륨(K) 이온이 많이 집중되어 있다. 이 이온 분포도 차이에 의해 resting potential은 -60mv 또는 -90mv와 같은 값을 형성하게 된다. 이온의 이동은 표 1에서 보이는 것과 같이 구멍(pore) 구조로 되어 있어 어떠한 자극이 있을 때는 자유롭게 이동되어 질 수 있다. 그리고 이온의 이동이 바로 신경세포가 전기적 현상을 일으키는 원인이 되는 것이다. Hodgkin과 Huxley는 이 pore구조를 갖고 있는 membrane을 통한 이온의 이동은 3개의 다른 종류의 이온관(ionic channel)을 통해서 행하여 진다는 가설을 내세웠고 그 이름을 나트륨관(sodium channel), 칼륨관(potassium channel), 기타 다른 이온이 흐르는 관을 leakage channel이라고 명명하였다. 이 channel들은 전선과 같이 비유되어 질 수 있다. 그러므로 저항도(conductance), 전류의 강도(strength of current)등을 표시할 수 있다. 이 가설은 현재까지 가장 유력하게 인정받고 있으며 아인슈타인의 상대성 이론과 비교 할 만하다. 호지킨-헉슬리 방정식을 소개할 때 좀더 상세히 channel 이론이 언급될 것이다.

3. 액손 포텐셜 (Action Potential)

A. 정의

신경세포는 아무런 자극이 없는 상태에서 세포막 바깥 쪽에 비하여 안쪽이 음극을 나타내는 전기적 극성을 띠고 있다. 그러나 그 세포막이 어떠한 임계수준(critical level)까지 소극(depolarization)할 수 있도록 충분한 자극을 받으면 신경은 크나큰 그 전기적 충동(disturbance)을 신경 섬유를 통하여 빠른 속도로 먼 거리까지 전파시킨다. 우리는 이 큰 전기적 충동을 액손 포텐셜이라 부른다.

B. 실험실에서 관찰

실험실에서 액손 포텐셜은 오실로스코프(oscilloscope)과 전극대(electrode)를 세포막 내에 대 약 20mv의 조건 하에서 세포막의 갑작스러운 소극(depolarization)이 있을 후 삽입하면 얻어질 수 있다. 그림 1은 펜실바니아 대학(University of Pennsylvania) 전자공학과에서 바다 어류에

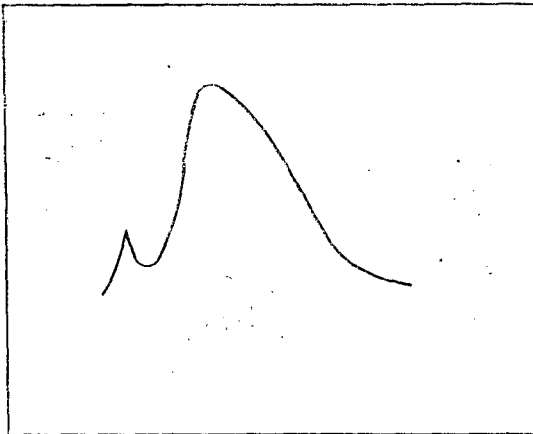


그림 1. 믹시콜라(Mixicola)의 액손 포텐셜의 형상

속하는 믹시콜라(Mixicola)를 가지고 얻은 액손 포텐셜이다. 그 포텐셜은 일 밀리초(one millis-

econd) 이상 지속 되었으며 일초에 0.2m에서 100m까지의 일정한 속도로 전파하였다. 속도는 신경의 굵기에 비례하였다.

C. 액손 포텐셜의 구조(The Mechanism of Action Potential)

그림 2는 호지킨과 헉슬리의 수학적 방정식들을 이용하여 계산에 의해 얻어진 액손 포텐셜과 나트륨과 칼륨의 conductance 변화곡선들을 보여주고 있다. 그림 1을 비교하여 볼때 실험적 액손 포텐셜과 잘 일치하고 있다. 이 이론적으로 얻어진 그림을 분석하여 보면 액손 포텐셜

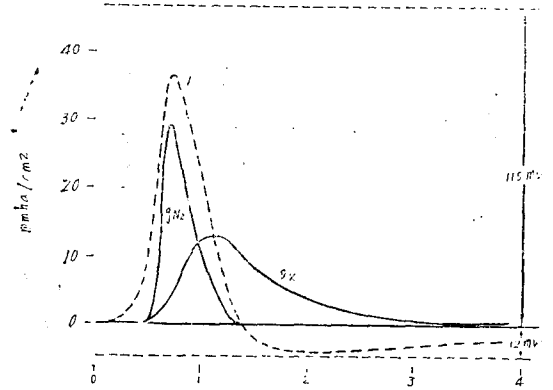


그림 2. Theoretical reconstruction of a propagated action potential (curve 1') and sodium and potassium conductances, using experimental constants appropriate to 18.5°C. Total calculated entry of sodium -4.33×10^{-12} mole/cm²; total loss of potassium -4.26×10^{-12} mole/cm². Calculated velocity of propagation -18.3 m/sec (observed velocity -21.2 m/sec). (From Hodgkin and Huxley, 1952a)

의 구조를 이해하게 된다. 그림 2에서 어떠한 일정 부분을 지정하여 생각하자. Impulse가 앞으로 지나 감에 따라 그 부분 앞의 트랜스 멤브린 포텐셜은 세포내(axoplasm)와 외부사이에서 형성되는 "부분적 회로(local circuit)"를 통한 전류에 의해 변화된다. 이렇게 하여 membrane

내는 양극을 나타내게 되며 그 지정된 다음 부분을 액손 포텐셜이 일어 나도록 자극시키는데 필요한 전류를 공급하게 된다. Impulse의 정점에서는 소극(depolarization)에 의해 완만한 변화가 일어난다. 이와 동시에 나트륨 conductance는 감쇄하며 카륨 conductance는 증가하게 된다. 또한 카륨이온이 membrane을 떠나는 율은 나트륨이온이 들어오는 율을 초과하게 된다. 이렇게 하여 membrane 포텐셜이 평형상태에서의 카륨이온의 포텐셜 값(potassium equilibrium)에 도달하기 위한 방향으로 움직인다. 액손 포텐셜이 resting level에 접근함에 따라 나트륨 conductance는 역시 resting level에 돌아간다.

D. Refractory Period and Accomodation

그림 2에서 보이는 것과 같이 나트륨 conductance가 현저히 증가하는 단 기간을 나트륨 activation 기간이라고 부르고, 감소하는 기간에는 나트륨 inactivation라고 생각한다. 액손(axon)이 inactivation 기간 동안에는 2 번째의 액손 포텐셜을 발사하기는 상당히 힘들다. 그러나 다음 액손 포텐셜을 일으키기 위한 threshold membrane potential이 일어나는 기간이 있게 된다. 이 기간을 refractory peorid라 부른다. 특히 early inactivation 기간 동안은 아무리 강한 자극을 가한다 할지라도 액손은 또 하나의 액손 포텐셜을 발사 할 수 없는 것이다. 이 기간을 absolute refractory peorid라 부르고 있다. 그러나 refractory 기간 동안에 강한 전기적 자극을 받으면 액손 포텐셜을 발생하게 된다. 이 특별한 기간을 relative refractory period라 부르고 있다. 액손 membrane에 일정한 depolarizing current를 가하면 액손 포텐셜을 일으킬 수 있는 최소의 "자극 포텐셜"이라 할 수 있는 threshold는 천천히 오르며 hypolarizing current

를 가하면 threshold는 떨어진다. 이 threshold와 membrane potential의 상호 관계를 accomodation이라 부른다.

E. 액손 포텐셜의 중요한 성질

액손에서 이온의 움직임으로 생기는 전기적 충돌 현상 가운데 가장 중요한 특징은 액손 포텐셜을 발생하느냐 안 하느냐 하는 "양자 택일"의 성질인 것이다. 그러므로 액손 포텐셜은 자극의 강도에 완전히 독립적이다. 우리는 이 현상을 "all or none law"라 부르고 있다. 그럼에도 불구하고 액손 포텐셜에는 갑작스러운 중단이 일어나거나 형상이 변화되는 일은 없다. 지금부터 이러한 액손 포텐셜의 성질이 존재하는 이유를 찾아보자. 그 physical mechanism이 나트륨 permeability와 membrane potential사이 에 나트륨이온과 카륨이온이 재생적으로(regeneratively) 연결되어 있다. 좀더 설명하면 membrane이 소극될 때 그 포텐셜 변화가 나트륨 conductance를 증가시키게 하는 membrane의 구조를 형성시키고 동시에 나트륨이온들이 세포속으로 침투하게 만든다. 그 결과 membrane은 좀더 소극되며 포텐셜은 좀더 증가된다. 차례로 증가된 포텐셜은 나트륨 conductance를 좀더 증가시킨다. 이렇게 계속하여 그 포텐셜은 나트륨

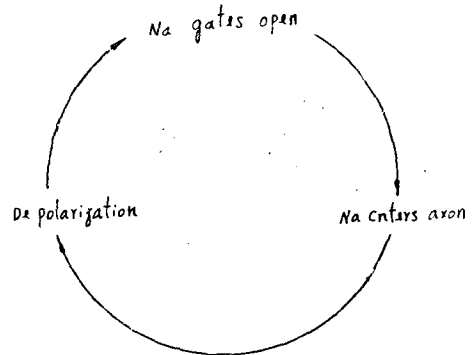


그림 3. membrane depolarization과 나트륨 permeability 사이의 상호관계

equilibrium을 향하여 증가 될 것이다. 이러한 사실을 근거로 threshold는 세포 안으로 들어오는 나트륨 current와 세포 밖으로 나가는 칼륨 current가 균형 (balance)을 이루게 하는 시점의 포텐셜이라고 정의 할 수 있다. 이 파격적인 "positive feedback cycle"을 보여주는 그림 3은 나트륨 포텐셜을 향한 membrane의 빠른 변화를 설명하여 주고 있다. 액손 포텐셜 정점에서 나트륨 conductance는 어떠한 극점에 도달하게 되며 동시에 줄어들기 시작한다. 또한 칼륨 conductance가 소극을 시작한다.

4. 호지킨-헉슬리 방정식(H-H Equation)

호지킨-헉슬리 방정식은 스쿼드신경의 전기적 성격을 가장 철저하게 정량적으로 표현한 것이다. 호지킨과 헉슬리는 모든 voltage clamp에 의한 실험적 결과들과 일치될 수 있으며 전파되는 액손 포텐셜(propagated action potential)을 묘사할 수 있는 신경의 전기적 활동을 수학적으로 표현하였다. 그리고 방정식들은 membrane 전류의 voltage clamp 측정으로 부터 유도되었다. 그들은 처음에 membrane 전류를 2종류(나트륨과 칼륨 전류)로 나누었다. 그리고 단위가 없는conductance 변수의 변화율을 나타내는 간단한 일차 미분방정식을 사용하여 공식을 만들었다.

5. 방정식 유도과 의미

그림 4는 전형적 호지킨과 헉슬리를 모델로 나타내고 있다.

C_m 은 membrane capacitance를 나타내며 g_{na} , g_k , g_l 는 각각 나트륨, 칼륨, leakage conductance들을 표시하고 있다. Leakage conductance인

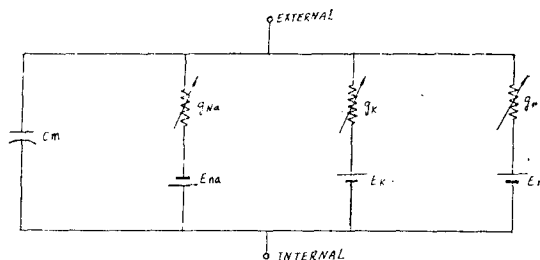


그림 4. 호지킨-헉슬리 모델

g_l 는 나트륨과 칼륨을 제외한 다른 모든 이온을 합한 conductance를 의미하고 있다. E_{na} 와 E_k 는 나트륨과 칼륨의 reversal 포텐셜이고 E_l 은 모든 다른 이온들의 net current가 zero의 값을 갖게 될 때의 포텐셜을 말한다. 일반적으로 이들 포텐셜을 Nernst 포텐셜이라 부른다. Membrane conductance는 $g_a = \frac{I_a}{E_m - E_a}$ 로 정의된다. 이때 E_m 은 trans membrane포텐셜, E_a 는 Nernst 포텐셜, I_a 는 membrane 전류를 의미한다. 마몬트와 코울은 voltage clamp technique을 개발한 후 membrane 포텐셜을 고정시키고 membrane 전류와 그 구조를 연구하였다. 그 실험에서 액손은 하나의 electrode를 ground 포텐셜에 연결시키고 또 하나의 electrode는 액손의 길이를 가로질러 삽입한 상태에서 space clamped 되었고 그 포텐셜의 방사형 변화(radial variation)를 측정하였다. 사실상 축변화(axial variation)는 경선을 따라 전류가 존재하지 않기 때문에 고려할 필요가 없다. 그래서 trans membrane current density는 $I_m = I_c + I_{na} + I_k + I_l$ 의 관계식으로 표시할 수 있었다. 좀 더 구체적으로 쓰면 $I_m = C_m \frac{dE_m}{dt} + g_{na}(E_m - E_{na}) + g_k(E_m - E_k) + g_l(E_m - E_l)$ 이다. 여기서 C_m 은 membrane capacitance/unit area, g_i 들은 conductance/unit area를 의미한다. 이 관계식에서 g_l 은 E_m 과 시

간에 독립적인 관계에 있고, 반면에 g_{na} 와 g_k 는 서로 상관 관계에 있다.

각각의 전류들을 측정하기 위해서는, 각 전류는 다른 전류들이 영향을 줄 수 있는 요소들을 제거시켜 분리 되어져야 한다. 예를 들면 카륨전류를 연구하기 위해서 나트륨이온이 콜린(choline)에 의해 대치된다. 콜린은 비활성 물질로서 membrane 포텐셜에 아무런 영향을 주지 않는다. 이런 방법에 의해 카륨전류의 성질을 연구할 수 있는 것이다.

Membrane 전류들의 성질을 좀더 정확히 설명하기 위해서 호지킨과 헉슬리는 g_k 와 g_{na} 가 voltage와 time의 함수로서 나타낼 수 있도록 공식을 개정하였다. 그래서 g_i 는 i 의 maximum conductance로서 표시했다. 다시 말하면 membrane에는 어떤 특별히 지정된 곳에 이온들이 통과할 수 있는 몇 몇개의 channel들이 있다는 것이고 모든 channel들이 동시에 이온들을 운반할 때 g_i 는 g_i 가 된다고 정의했다. 어떤 g_i 의 시간적 포텐셜 의존도는 시간과 포텐셜 의존상수(potential dependent parameter)에 의해 구사된다. 그 potential dependent parameter들은 m, n, h 들이며 이들은 0과 1 사이에서 변화하는 값을 갖고 있다. 카륨의 경우 구체적으로 예를 들면 호지킨과 헉슬리는 카륨 conductance의 변화를 초래하기 위한 membrane의 어떤 특정 area를 점유하는 데 4개의 분자(particle)들이 필요하다고 생각하였다. 그래서 n 을 어떤 한 개의 분자가 알맞는 위치에 있게 될 확률이라고 하면 $g_k = g_{kn}^4$ 라는 관계식 성립된다. 여기서 g_k 는 maximum potassium conductance를 의미한다. n 의 값은

$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n(1-n) - \beta_n n \quad (1)$$

라는 방정식의 해가 된다. 여기서 α_n 과 β_n 은

voltage dependant rate constant들이다. 실험적 결과로 아래의 관계식이 발견되었다.

$$\alpha_n = -0.01(E_m + 50) / \exp(-(E_m + 50)/10) \quad (2)$$

$$\beta_n = 0.125 \exp(-(E_m + 60/80)) \quad (3)$$

(1)을 유도하기 위해서 어떤 한 이온이 membrane을 가로질러 통과하는 flow rate를

$$\text{inside} \xrightleftharpoons[k_2]{k_1} \text{outside} \quad (4)$$

로 나타내면 n 은 concentration이고 k_1 과 k_2 는 rate constant들이다.

(4)에 의하여 아래에 관계식들이 성립된다.

$$\frac{dn}{dt} = k_1(1-n) - k_2 n \quad (5)$$

$k_1 = \alpha$ $k_2 = \beta$ 라 하면 $\frac{dn}{dt} = \alpha(1-n) - \beta n$

적분하면

$$n(t) = n_\infty - (n_\infty - n_0) \exp(-t/\tau_n) \text{ 이 된다.}$$

여기서, $n_0 = n(0)$, $n_\infty = \frac{\alpha_n}{\alpha_n + \beta_n}$ $\tau_n = \frac{1}{\alpha_n + \beta_n}$ 를 의미한다.

n 의 voltage 의존도는 방정식 (1) (2) (3)을 steady상태에서 풀음으로써 구해질 수 있다. Resting 포텐셜 근처에서 n 의 값은 약 0.3이다. 그림 5는 conductance rate와 current 변화는 resting potential 근처에서는 가장 적다는 것을 보여주고 있다.

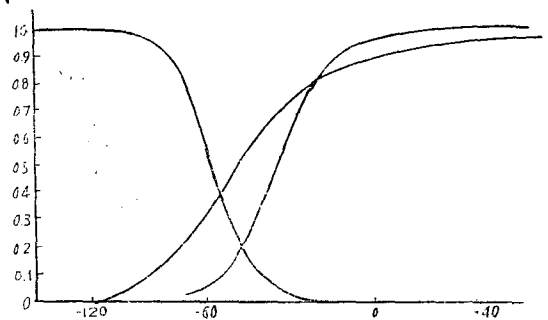


그림 5. membrane potential의 함수로서 m, n, h 를 평형상태에서 계산한 값들

나트륨 current 곡선은 I_m 으로 부터 제하거나 카륨 current를 막음으로써 얻어질 수 있다. 나트륨 current는 카륨 current에 비유하여 빠르게 "turn on"을 한다. 그러나 소극이 시작되는 동안은 빠르게 "turn off"를 한다. 이래서 membrane 소극을 biphasic 이라 부르며 나트륨 conductance에 대해서는 이중의 영향력을 가지고 있다고 말할 수 있다. 이것을 묘사하기 위해서 $g_{na} = g_{na} m^3 h$ 와 $I_{na} = g_{na} m^3 h (E_m - E_{na})$ 의 관계식을 유도했다. m 의 physical 의미는 n 과 비슷하며 대략적으로 h 의 반대적 의미를 갖고 있다. 이와 같이 나트륨 conductance에 대해서는 세 사건이 동시에 일어나고 있다. 각 확률 m 은 증가를 위해 필요로 하게 되며 반면에 확률 $(1-h)$ 의 어떤 단독 사건을 비활동성의 원인이 되고 있다. 전에 유도한 방정식과 같이

$$\frac{dm}{dt} = \alpha_m(1-m) - \beta_m m$$

$$\text{과 } m(t) = m^\infty (m^\infty - m_0) \exp(-t/\tau_m),$$

$$\frac{dh}{dt} = \alpha_h(1-h) - \beta_h h,$$

$$h(t) = h^\infty - (h^\infty - h_0) \exp(-t/\tau_h) \text{로 유도된다.}$$

여기서,

$$m = m(o) \quad m_0 = \frac{\alpha_m}{\alpha_m + \beta_m} \quad m_\infty = \frac{1}{\alpha_m + \beta_m}$$

$$h = h(o) \quad h_0 = \frac{\alpha_h}{\alpha_h + \beta_h} \quad h_\infty = \frac{1}{\alpha_h + \beta_h}$$

를 의미한다. 일반적으로, resting 상태에서는 m, h, n 의 값은 각각 0.05, 0.6, 0.3의 값을 갖는다. 이것이 resting 상태에서 g_k 값이 g_{na} 보다 큰 주요 이유이다.

그림 6은 membrane 포텐셜의 함수로서 conductance parameters time constant인 τ_m, τ_n, τ_h 를 계산하여 얻은 값이다.

그림 6은 τ_m 이 형태상에 있어서 τ_n 과 τ_h 와 비슷하다. 그러나 크기에 있어서는 약 10배 가량 적다. 이렇게 해서 소극할 때에 m 이 n 보다 빠르

게 증가한다. 그리고 나트륨 current가 "turn on"하는 율은 카륨 current보다 훨씬 빠르다.

그림 5로 부터는 h_∞ 는 membrane 포텐셜이 약 -20mv 에서 resting상태의 값에서 zero의 값으로 떨어진다.

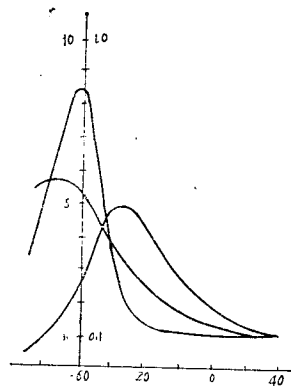


그림 6. membrane potential의 함수로서 conductance parameters time constants를 계산하여 얻은 값들

또한 τ_h 에 의하여 주어진 h 의 rate change가 m 보다 상당히 천천히 일어남으로 m 의 값은 h 가 현저히 감소되기 전에 1이라는 값에 도달하게 된다. 이렇게 해서 나트륨 current값은 m 과 함께 증가한다. 그럼에도 불구하고 h 가 천천히 감소함에 따라서 나트륨 conductance는 차단이 되며 그 current는 감쇄된다.

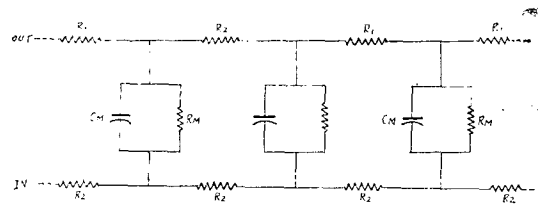
카륨 current의 증가와 함께 그 나트륨의 차단은 세포 안쪽으로 들어오는 membrane current(I_m)의 감소에 원인이 된다. 그러므로 초기의 일시적인 그 I_m 의 감소가 h 의 변화의 time course를 결정 짓는데 역할을 할 수가 없다. 이 문제를 해결하기 위해 다른 종류의 실험이 진행되었다. 이 실험은 3개의 다른 종류의 포텐셜에 대한 액손의 clamping을 하고 있다. E_m 을 resting상태 (-60mv)로 유지시켜 놓았다. 그때 -120mv 로 hyperpolarized된 수준까지 내려가

게 하였다. 이때에 액손은 상당히 소극화되어 있었고 짧은 hyperpolarizatoin 시간 동안에 h 는 변화할 충분한 시간을 가지며 나트륨 conductance는 증가하게 된다. 나트륨 current가 최대 값에 도달하였을 때는 n 과 카륨 current는 미미한 값을 가지며 m 은 나트륨 current의 변화가 시간에 따라 h 의 변화에 상응하도록 어떠한 일정 값에 도달한다. 여기서 카륨 current는 미미한 것으로 가정하였다.

6. 케이블 모델(Cable Model)

액손 포텐셜은 지난 장에서 유도한 방정식 이외에 생략 신경섬유를 따라서 전류(current)와 포텐셜의 전파를 표현시킬 수 있는 액손 케이블(cable)의 방정식에 의해 묘사될 수 있다. 액손의 케이블 모델은 그림 7에 의해 잘 나타나 있다.

액손을 따라 x 로 부터 떨어져 있는 어떤점 x 에서의 포텐셜은 $E_x = E_0 \exp(-x/\lambda)$ 라는 관계식



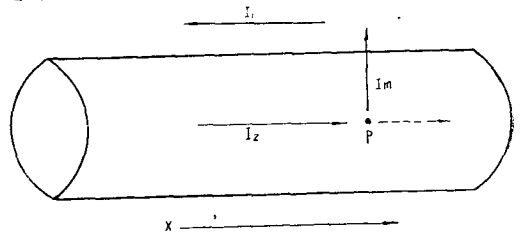
케이블 모델

그림 7. R_1 =external medium resistance
 R_2 =axoplasm resistance

으로 표시할 수 있다. 여기서 λ 은 space constant (length constant)를 의미한다. 일정 상수 ΔE_0 값에 대해서 λ 은 $E = E_0/e$ 의 관계식을 만족시키는 거리이다. 전형적인 액손에 대해서 λ 의 값은 1~3mm이다. 케이블 이론은 전류가 membrane을 따라서 혹은 수직으로 포텐셜 차이로 일어나는 흐름에 기인된다고 가정하고 있다. 자극된

부분에서 전류는 바깥 방향으로 흐르고 그 부분에서 소극을 일으킨다. 이렇게 하여 propagation은 계속 감소되어 가는 것이다.

그림 8. 이 무한히 긴 액손을 나타내고 있다고 생각하면 그 무한히 긴 액손에 위치하고 있는 어떤 점 p 를 고려하자 p 는 전류를 발생시키는 어떤 electrode 나 포텐셜 차이로 생기는 문제점 같은 것을 제거한 상태에서 고려하여야 한다. 그때 매개 변수(parameter)들은 다음과 같이 정의된다.



- I_1 =external current
- I_2 =internal longitudinal current
- I_m =membrane current(amp/unit axon length)
- R_1 =unity length resistance
- R_2 =axoplasm resistance(ohms/unit length)

그림 8.

어떠한 전류가 P 근처에서 삽입되지 않았다. 폐쇄 회로를 유지하기 위해서,

$$I_1 = I_2 \tag{6}$$

Ohm's 법칙에 의하면,

$$\frac{\partial E_1}{\partial x} = -R_1 I_1 \tag{7}$$

$$\frac{\partial E_2}{\partial x} = R_2 I_2 \tag{8}$$

(6), (7), (8)로부터,

$$\frac{\partial E_m}{\partial x} = \frac{\partial E_2}{\partial x} - \frac{\partial E_1}{\partial x} = I_2 (R_1 + R_2) \tag{9}$$

X 을 따라서 어떤 axial current 변화는 I_m 에 기인된다.

$$\frac{\partial I_2}{\partial x} = I_m \tag{10}$$

(9)를 미분하면,

$$\frac{\partial^2 E_m}{\partial x^2} = \frac{\partial I_2}{\partial x} (R_1 + R_2) \tag{11}$$

(10)과 (11)에 의하면,

$$\frac{\partial^2 E_m}{\partial x^2} = (R_1 + R_2) I_m$$

혹은,

$$I_m = \frac{1}{(R_1 + R_2)} \frac{\partial^2 E_m}{\partial x^2} \quad (12)$$

clamped액손으로부터,

$$I_m = C_m \frac{\partial E_m}{\partial t} \sum_1^i I_i \quad \text{where } I_i = \text{any specific ionic membrane current}$$

(12)를 계산하면,

$$\frac{1}{(R_1 + R_2)} \frac{\partial^2 E_m}{\partial x^2} = C_m \frac{\partial E_m}{\partial t} + \sum_1^i I_i$$

액손 포텐셜이 wave 형태로 전파된다. wave 이론에 의하면,

$$\frac{\partial^2 V}{\partial x^2} = \frac{1}{\theta^2} \frac{\partial^2 V}{\partial t^2} \quad \text{where } \theta = \text{wave propagation velocity}$$

일정한 신경 Impulse 전파를 가정하고 대치하면,

$$\frac{1}{(R_1 + R_2)} \frac{1}{\theta^2} \frac{\partial^2 E_m}{\partial t^2} = C_m \frac{\partial E_m}{\partial t} + \sum_1^i I_i$$

이 방정식의 해를 구하기 위해서는 θ 의 알맞은 값이 trial and error 방법에 의해 선택 되어져야 한다. 만약에 그 값이 너무 크게 혹은 작게 선택 되어진다면 E_m 의 값은 +무한대 혹은 -무한대의 값을 갖게 된다.

7. 맺는 말

저자는 문장 표현이나 용어선택에 있어서 지나치게 영어를 사용한 것에 대하여 독자에게 사과를 드립니다. 다음에는 호지킨-헉슬리 방정식을 컴퓨터 시뮬레이션(simulation)하여 스쿼드 액손의 spontaneous firing의 origin을 조사하는 논문을 실코자 합니다.

參考 文獻

1. Armstrong and Binstock(1965). Anomalous rectification in the squid axon with tetraethyl chloride. J. Gen. Physiol. 48 : 859.
2. Bernstein, J. (1902). Untersuchungen Zur thermodynamik der bioelektrischen strome. Archges.

Physiol. 92 : 521.

3. Bernstein, J. (1912). Elektrobiologie. Braunschweig. Wieweg, and Sohn.
4. Cole, K.S. (1949). Dynamic Electrical characteristics of the Squid Axon Membrane. Arch.Sci. Physiol. 3 : 253.
5. Cole, K.S. and Marmont, G. (1942). The effect of ionic environment upon the longitudinal impedance of the squid giant Axon. Fed. Proc. 1 : 15
6. Cooley, J.W. Dodge, F.A., and Cohen, H. (1965). digital computer solutions for excitable membrane models. J. Cell. Comp. Physiol. (Suppl.2) : 66.
7. Dodge, F.A. and Frankenhauser, B. (1958). Membrane currents in isolated frog nerve fiber etc. J. Physiol. (Lond.) 143 : 76.
8. Guttman, R. and Barnhill, R. (1970). Oscillation and repetitive firing in squid axons J. Gen. Physiol. 55 : 104.
9. Hagiwara, S. and Oomura, Y. (1958). The critical depolarization for the spike in the squid Axon. Jap. J. Physiol. 8 : 234.
10. Hodgkin, A.L. and Huxley, A.F. (1952a). Currents carried by sodium and potassium ions through the membrane of the giant axon of Loligo. J. Physiol. 116 : 449.
11. Hodgkin, A. L. and Huxley, A.F. (1952b). The components of membrane conductance in the giant axon of Loligo. J. Physiol. 116 : 473.
12. Hodgkin, A.L. and Huxley, A.F. (1952c). The dual effect of membrane potential on sodium conductance in the giant axon of Loligo. J. Physiol. 116 : 497.
13. Hodgkin, A.L. and Huxley, A.F. (1952d). A quantitative description of membrane current and its application to conductance and excitation in nerve. J. Physiol. 117 : 500.
14. Hodgkin, A.L. Huxley, A.F., and Katz, B. (1952). Measurement of current voltage relations in the membrane of the giant axon of Loligo. J. Physiol. 116 : 424.
15. Hodkin, A.L. and Katz, B. (1949). The effect of

- sodium ions on the electrical activity of the giant axon of the squid axon of the squid axon of Loligo. *J. Physiol.* 119 : 513.
16. Julian, F.F. and Goldman, D.E. (1960). Method for determining full sized resting action potentials from single axons without internal electrodes. *Biophys. Soc. Abst.* E3.
17. Luttgan, H.C. and Niedgerke, R. (1958). The antagonism between Ca and Na ions on the frog's heart. *J. Physiol.* 143 : 486.
18. Marmont, G. (1949). Studies on the axon membrane. *J. Cell Comp. Physiol.* 34 : 351.
19. Moore, J.W. and Cole, K.S. (1963). Voltage clamp techniques, physical techniques in biological research. Vol. 6. Academic Press, N. Y.
20. Narahashi, T., Moore, J.W., and Scott, W.R. (1964). Tetrodotoxin Blockage of sodium conductance increase in lobster giant axons. *J. Gen. Physiol.* 47 : 965.