

Collegedictaat *Fysische Methoden* voor
AI-studenten

H. Duifhuis en J. E. C. Wiersinga-Post

najaar-2003

Inhoudsopgave

Inleiding	7
Doel van het college <i>Fysische Methoden</i>	7
Middelen: de gekozen opzet van het college <i>Fysische Methoden</i>	8
I Elementaire Natuurkunde	9
1 Mechanica	11
Inleiding	11
1.1 Bewegingswetten van Newton	12
1.1.1 \vec{F} constant	12
1.1.2 1-dimensionale harmonische beweging	14
1.1.3 Beweging met wrijving	16
1.2 Behoudswetten	18
1.2.1 Behoud van energie	18
1.2.2 Behoud van impuls	19
1.2.3 Behoud van impulsmoment	20
1.3 Mechanische trillingen	21
1.3.1 Systemen met één vrijheidsgraad	21
1.3.2 Harmonische oscillator met demping en zonder aandrijving	26
1.3.3 Harmonische oscillator met demping en aandrijving	29
1.4 Vraagstukken	32
1.4.1 Tentamenopgaven:	36
2 Elektriciteitsleer	39
Inleiding	39
2.1 Elektrische grootheden en symbolen	39
2.1.1 Voorbeeld 1: LC-kring	42
2.1.2 Voorbeeld 2: RC-kring	44
2.1.3 Voorbeeld 3: RL-kring met voeding	45
2.2 Gedwongen trillingen: wisselspanning en wisselstroom	46

2.3	Gebruik van complexe schrijfwijze	49
2.3.1	Impedantie	50
2.3.2	Voorbeeld 1: Spanningsbron met condensator	52
2.3.3	Voorbeeld 2: Spanningsbron met condensator en weerstand	52
2.3.4	Voorbeeld 3: Spanningsbron met serie-parallelschakeling van condensator en weerstand met spoel	54
2.4	Enkele toepassingen in schakelingen	55
2.4.1	Filters	55
2.4.2	Transmissielijn 1: karakteristieke impedantie	56
2.4.3	Transmissielijn 2: transmissie-eigenschappen	59
2.5	Vraagstukken	63
2.5.1	Tentamenopgaven:	67
 II Neurofysica		69
3	Diffusie	71
	Inleiding	71
3.1	Gewone diffusie	72
3.1.1	Het 'Random Walk'-proces. I	72
3.1.2	Het 'Random Walk'-proces. II	74
3.1.3	De gemiddelde tijd tussen twee botsingen en de botsings- kans	75
3.1.4	De massabalans en de diffusievergelijking	77
3.1.5	Moleculen in een gas; sedimentatie	79
3.1.6	Diffusie door een semipermeabele wand; osmotische druk	84
3.1.7	Voorbeeld: diffuse vermenging in een afgesloten vat . . .	86
3.2	Elektrodiffusie	87
3.2.1	Voorbeeld: elektro-diffuse vermenging in een afgesloten vat	91
3.2.2	Elektrodiffusie door een membraan, membraanweerstand	93
3.3	Vraagstukken	96
3.3.1	Tentamenopgaven:	97
4	Biologische membranen	99
	Inleiding	99
4.1	Elektrische eigenschappen van het celmembraan	100
4.2	De stroom van ionen door het membraan	103
4.2.1	Elektrische en concentratie-verschillen over het membraan	103
4.2.2	Actief transport	107
4.2.3	Passieve verdeling van ionen over het membraan	108

4.3	Vraagstukken	109
4.3.1	Tentamenopgave:	110
5	Kabeltheorie	113
	Inleiding	113
5.1	De eendimensionale kabelvergelijking	114
5.2	Eenheden en definities	115
5.3	Afleiding van de kabelvergelijking	119
5.4	De betekenis van τ en λ	120
5.5	Oplossingen van de kabelvergelijking	121
5.5.1	De isopotentiaalcel ($\partial V/\partial x = 0$)	121
5.5.2	‘Steady state’ voltage als functie van de afstand ($\partial V/\partial t = 0$)	122
5.5.3	De impulsrespons van de kabelvergelijking (oneindig lange kabel)	125
5.6	Vraagstukken	130
5.6.1	Tentamenopgave:	130
6	Neurale Aktiepotentialen	133
	Inleiding	133
6.1	Experimenten aan het reuzenaxon van de pijlstaartinktvis	134
6.1.1	Resultaten van de ‘voltage clamp’ experimenten	135
6.2	Hodgkin en Huxley’s model	136
6.3	Vraagstukken	147
6.3.1	Tentamenopgave:	147
III	Appendices	149
A	Grootheden, eenheden, dimensies	151
B	Transportsnelheden	157
C	Differentiëren en integreren	159
C.1	Enkele elementaire afgeleiden	160
C.2	Afgeleiden van enkele elementaire functies	160
C.3	Enkele elementaire integralen	161
C.4	Enkele bepaalde integralen	162
C.5	Bekende differentiaalvergelijkingen	162
C.6	Bekende integraaldefinities	163
D	Complexe getallen	165

E	Antwoorden	169
E.1	Hoofdstuk 1	169
	E.1.1 Opgaven	169
	E.1.2 Tentamenopgaven	171
E.2	Hoofdstuk 2	172
	E.2.1 Opgaven	172
	E.2.2 Tentamenopgaven	173
E.3	Hoofdstuk 3	173
	E.3.1 Opgaven	173
	E.3.2 Tentamenopgaven	174
E.4	Hoofdstuk 4	174
	E.4.1 Opgaven	174
	E.4.2 Tentamenopgave	174
E.5	Hoofdstuk 5	175
	E.5.1 Opgaven	175
	E.5.2 Tentamenopgave	175
E.6	Hoofdstuk 6	175
	E.6.1 Opgaven	175
	E.6.2 Tentamenopgave	176
IV	Index	177
	Index	179

Inleiding

Doel van het college

Een belangrijk kenmerk van de *natuurkunde* is dat observaties met behulp van kwantitatieve metingen systematisch in kaart worden gebracht, en worden geïnterpreteerd. Het sterke punt van de interpretatie moet zijn dat de samenhang van gemeten eigenschappen worden gekwantificeerd en ‘begrepen’. Deze aanpak vraagt vrijwel altijd het gebruik van wiskunde, die de theorievorming en bewijsvoering ondersteunt.

De term *Fysische Methoden* geeft aan dat deze aanpak ook succesvol kan zijn bij vakken die hele andere verschijnselen en processen bestuderen dan die uit de natuurkunde.

Voor de kunstmatige intelligentie zijn de eigenschappen van neuronen (zenuwen) van belang omdat die een hoofdrol spelen in het informatietransport in levende intelligente systemen. Voor de KI-er is het van belang ook over enige basiskennis van de fysiologische achtergronden van neuronen te beschikken. Dit college streeft er naar te bereiken dat de student de (bio-)fysica van de zenuwimpuls leert kennen tot het niveau van de beroemde Hodgkin-Huxley-vergelijkingen. Daarvoor worden algemene (bio-)fysische methoden geïntroduceerd en gebruikt.

Het eerste deel van het college concentreert zich op deze introductie. Om te beginnen worden aan de hand van voorbeelden enkele basisconcepten uit de natuurkunde behandeld. Het betreft een aantal elementaire onderdelen van de mechanica (voornamelijk dynamica) en uit de elektriciteitsleer. Daarbij zijn we vooral geïnteresseerd in veranderingen, en die laten zich goed beschrijven in differentiaalvergelijkingen. Die moeten dan, met gebruik van kennis uit de wiskunde, worden opgelost. Het zal duidelijk worden dat de vergelijkingen voor mechanica en elektriciteitsleer wiskundig in hoge mate equivalent zijn, en daarom dezelfde soort oplossingen hebben. Deze wijsheid gaat nog verder: veel relaties die eerst in de klassieke natuurkunde zijn onderzocht en vastgelegd zijn ook buiten de natuurkunde van toepassing. Daarom kunnen de fysische en mathematische oplossingsmethoden op een veel breder gebied (levenswetenschappen, bedrijfskunde, economie) worden toegepast.

Een aantal wiskunige vergelijkingen kan veel gemakkelijker worden opgelost als gebruik gemaakt kan worden van de complexe rekenwijze. Daarom zullen de complexe getallen worden toegepast.

Meting van een natuurlijke grootte impliceert een kwantitatieve vergelijking met afgesproken maat die bij die grootte past. Voor de grootte 'lengte' is dat de meter, voor de 'tijd' is dat de seconde. Deze grootheden hebben ook een *dimensie*. Voor een lengte of afstand heet de dimensie ook *lengte* (notatie [L]), voor een oppervlak is dat [L²], en voor een volume of inhoud [L³]. Er is internationaal een beperkt aantal basiseenheden en dimensies afgesproken; alle andere grootheden zijn terug te brengen tot een combinatie van die dimensies. Zo is de dimensie van kracht (de eenheid is newton) [MLT⁻²]. Aan het eind van het dictaat zijn de voor dit vak meest relevante grootheden, eenheden en dimensies weergegeven in Appendix A.

Middelen

College + collegedemonstraties bieden uitleg aan de hand van voorbeelden. Het eerste deel van het college beperkt zich tot onderdelen van de klassieke mechanica en elektriciteitsleer; het tweede deel behandelt onderwerpen die vaak tot de chemische fysica gerekend worden (diffusie en elektrodiffusie); het laatste deel, over de celmembraan en de neurale actiepotentiaal, wordt gerekend tot de biofysica.

Werkcolleges leggen de nadruk op oefenen, oefenen, oefenen, en oefenen. Geavanceerde fysica is een vak dat je niet kunt leren door alleen maar over de fysische aanpak te lezen. Bij het leerproces is individuele oefening essentieel. Dat gebeurt onder begeleiding op de werkcolleges. Daar worden huiswerkopgaven meegegeven die thuis moeten worden uitgewerkt, en de volgende week ingeleverd om te worden beoordeeld en nabesproken.

Je wordt getraind in het beschrijven van een probleem met vergelijking(en), het oplossen daarvan, en het controleren van vergelijking en oplossing op dimensies van parameters en op redelijkheid van oplossingen.

Beoordeling gebeurt op basis van resultaten op werkcollege (=huiswerk) + afsluitende tentamens na afsluiting van Delen 1 en 2. Goede resultaten voor het werkcollege tellen mee in de eindbeoordeling.

Deel I

Elementaire Natuurkunde

Hoofdstuk 1

Mechanica

Inleiding

Studenten die inschrijven in een technische universitaire studie hebben de eerste beginselen van de natuurkunde in hun vooropleiding aangeboden gekregen. Daarbij zit altijd een behandeling van onderdelen van de mechanica die relevant zijn bij de beantwoording van vragen als:

- hoe valt de appel uit een boom (eventueel met en zonder zijwind);
- hoeveel energie gaat er verloren wanneer twee auto's botsen;
- hoeveel energie is er nodig om een raket naar de maan te lanceren;
- en welke is kracht nodig om in een half uur van huis naar school te fietsen.

Deze mechanica wordt hier wat droger en grondiger herhaald en uitgebreid. Daarbij komen allereerst de bewegingswetten van Newton aan de orde. Zulke vergelijkingen ontstaan doordat experimentatoren een verband zien tussen een veronderstelde of gecontroleerde oorzaak – bv. een uitgeoefende kracht, en een gemeten effect – bv. een verplaatsing. Een dergelijk verband wordt compact weergegeven in een wiskundige formule, en als een formule nauwkeurig een causale relatie blijkt te beschrijven dan kan die formule tot wet worden verheven.

Mechanicaproblemen kunnen worden opgelost door uitgaande van de bewegingswetten van Newton een differentiaalvergelijking op te stellen, en die vervolgens met de juiste randvoorwaarden op te lossen. Een alternatief is gebruik te maken van zogenaamde behoudswetten die uit de bewegingsvergelijkingen volgen.

In het laatste deel van dit hoofdstuk wordt dieper ingegaan op eigenschappen van trillingen.

1.1 Bewegingswetten van Newton

Eerste wet van Newton (traagheidswet): Een deeltje blijft in rust of het beweegt met een constante snelheid zolang er geen externe krachten op werken.

Tweede wet van Newton: Dit is de (tamelijk) algemeen bekende wet die het verband legt tussen de netto-kracht die op een lichaam wordt uitgeoefend en de versnelling die daardoor wordt veroorzaakt $F = ma$. Deze relatie is onder meer op de volgende alternatieve manieren op te schrijven:

$$\vec{F} = \frac{d\vec{p}}{dt} = \frac{d(m\vec{v})}{dt} = m \frac{d\vec{v}}{dt} = m\vec{a} = m \frac{d^2\vec{r}}{dt^2} \quad (1.1)$$

waarin \vec{F} de (totale) kracht is die op het deeltje werkt, m de massa van het deeltje (constant verondersteld), $\vec{r}(t)$ de positie van het deeltje op tijdstip t , $\vec{v}(t) = \frac{d\vec{r}(t)}{dt}$ de snelheid, $\vec{a}(t) = \frac{d\vec{v}(t)}{dt}$ de versnelling, en $\vec{p}(t) = m\vec{v}(t)$ de zogenaamde impuls (het moment [Eng: momentum]).

Derde wet van Newton:

$$\vec{F}_1 = -\vec{F}_2 \quad (1.2)$$

Deze geeft weer dat de kracht \vec{F}_1 die op deeltje 1 wordt uitgeoefend door deeltje 2, gelijk is qua grootte, maar tegengesteld gericht aan de kracht \vec{F}_2 die op deeltje 2 wordt uitgeoefend door deeltje 1.

1.1.1 \vec{F} constant

We gaan uit van een constante kracht:

$$\vec{F} = \begin{pmatrix} F_x \\ F_y \\ F_z \end{pmatrix} \quad (1.3)$$

met elke component van F constant. De bewegingsvergelijking wordt dan:

$$\begin{pmatrix} F_x \\ F_y \\ F_z \end{pmatrix} = m \frac{d^2\vec{r}}{dt^2} = m \frac{d^2}{dt^2} \begin{pmatrix} r_x \\ r_y \\ r_z \end{pmatrix} = m \begin{pmatrix} \frac{d^2 r_x}{dt^2} \\ \frac{d^2 r_y}{dt^2} \\ \frac{d^2 r_z}{dt^2} \end{pmatrix} \quad (1.4)$$

Vanaf hier schrijven we in vereenvoudigde notatie $r_x = x(t) = x$, met analoge notaties voor r_y en r_z . Vergelijking 1.4 bestaat nu uit 3 vergelijkingen:

$$\begin{aligned} m \frac{d^2 x}{dt^2} &= F_x & \text{oftewel} & \frac{d^2 x}{dt^2} = F_x/m \\ m \frac{d^2 y}{dt^2} &= F_y & \text{oftewel} & \frac{d^2 y}{dt^2} = F_y/m \\ m \frac{d^2 z}{dt^2} &= F_z & \text{oftewel} & \frac{d^2 z}{dt^2} = F_z/m \end{aligned} \quad (1.5)$$

We bekijken nu alleen de eerste van de bovenstaande vergelijkingen, (de rest is analoog). Dit levert:

$$\begin{aligned} \frac{d^2 x}{dt^2} &= \frac{F_x}{m} \\ \frac{dx}{dt} &= \frac{F_x}{m}t + c_1 \\ x &= \frac{F_x}{2m}t^2 + c_1t + c_2 \end{aligned} \quad (1.6)$$

Dat $x(t)$ inderdaad een oplossing is van de differentiaalvergelijking is te controleren door $x(t)$ tweemaal te differentiëren (naar t , uiteraard). De oplossing bevat twee constanten (c_1 en c_2) die bepaald moeten worden aan de hand van de randvoorwaarden. Er zijn twee constanten omdat de vergelijking een tweedegraads differentiaalvergelijking is (de hoogste orde afgeleide is een tweede afgeleide). Het aantal te bepalen constanten is altijd gelijk aan de graad van een differentiaalvergelijking. Een constante kan (toevallig, door bijzondere randvoorwaarden) gelijk zijn aan 0.

Voorbeeld van randvoorwaarden

Op een deeltje met een massa van 1 kg wordt een constante kracht van (4,2,2) N uitgeoefend. Als randvoorwaarden zijn gegeven dat op het tijdstip $t = 1$ s het deeltje zich bevindt op positie (1,2,3) m en het een snelheid heeft van (2,1,0) m/s. Bereken de positie, snelheid en versnelling van het deeltje als functie van de tijd. We vinden nu uit (1.6):

$$x(1) = \frac{4}{2 \cdot 1} \cdot 1^2 + c_1 \cdot 1 + c_2 = 1 \quad (1.7)$$

$$\frac{dx(1)}{dt} = \frac{4}{1} \cdot 1 + c_1 = 2 \quad (1.8)$$

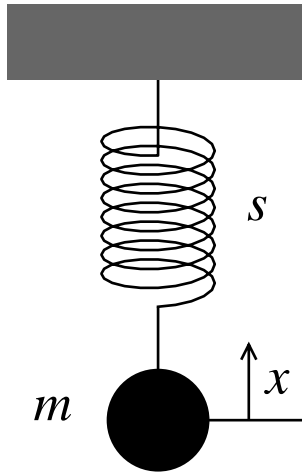
Uit (1.8) volgt $c_1 = -2$, en daarmee volgt uit (1.7) $c_2 = 1$. Dus in de x -richting vinden we

$$x(t) = 2t^2 - 2t + 1. \quad (1.9)$$

Leidt zelf de vergelijkingen voor $y(t)$ en $z(t)$ af, en bereken de vectoren $\vec{r}(t)$, $\vec{v}(t)$ en $\vec{a}(t)$.

1.1.2 1-dimensionale harmonische beweging

Een massa m hangt aan een veer met veerconstante s . Veronderstel dat er uit-



Figuur 1.1: Massa-veer-systeem: een massa m hangt aan een veer met een veerconstante (=stijfheid) s . In rust is $x = 0$. Dan is $F_g = mg$. Als er extra aan de veer wordt getrokken met een kracht F_e dan verplaatst de massa zich over een afstand x ten opzichte van het nulpunt. Als vervolgens de massa wordt losgelaten dan zal de massa harmonisch gaan bewegen (oscilleren) om $x = 0$.

sluitend beweging in de x -richting plaatsvindt. Bij een uitwijking $x = 0$ is er evenwicht (de kracht die de veer uitoefent is even groot en tegengesteld gericht aan de zwaartekracht). De zwaartekracht en de compenserende veerkracht laten we verder buiten beschouwing. De veerconstante is s (dimensie N/m), d.w.z. de netto kracht F die de veer op de massa uitoefent is:

$$F = -sx \quad (1.10)$$

dus de kracht is evenredig met de uitrekking of indrukking van de veer; het minteken geeft aan dat de kracht tegengesteld gericht is aan de uitwijking x .

De bewegingsvergelijking wordt nu bepaald door de tweede wet van Newton (vgl. 1.1) die als reactie op de veerkracht geeft:

$$F = m \frac{d^2x}{dt^2} = -sx \quad (1.11)$$

dus

$$\frac{d^2x}{dt^2} + \frac{s}{m}x = 0 \quad (1.12)$$

Op deze vergelijking komen we uitgebreid terug in sectie 1.3. We geven hier vast de algemene oplossing van deze DV (differentiaalvergelijking):

$$x = A \cos\left(\sqrt{\frac{s}{m}}t + \varphi\right) \quad (1.13)$$

met A en φ constanten die door de randvoorwaarden worden bepaald (zie hieronder). Dit type oplossing (sinusachtig) wordt *harmonische beweging* of *oscillatie* genoemd.

We kunnen eenvoudig door invullen controleren dat deze oplossing voldoet. Daartoe bepalen we de tweede afgeleide van oplossing (1.13) en controleren dat aan vergelijking (1.12) wordt voldaan. Via de eerste afgeleide

$$\frac{dx}{dt} = -A\sqrt{\frac{s}{m}} \sin\left(\sqrt{\frac{s}{m}}t + \varphi\right) \quad (1.14)$$

bepalen we de tweede afgeleide:

$$\frac{d^2x}{dt^2} = -A\frac{s}{m} \cos\left(\sqrt{\frac{s}{m}}t + \varphi\right). \quad (1.15)$$

Invullen van x en $\frac{d^2x}{dt^2}$ laat zien dat aan vergelijking (1.12) is voldaan.

De term $\sqrt{\frac{s}{m}}$ wordt geïnterpreteerd als de hoekfrequentie ω . De hoekfrequentie is direct gebonden aan de frequentie f waarmee de massa trilt of oscilleert (de trillingsfrequentie of oscillatiefrequentie), en wel als volgt: $\omega = 2\pi f$. Deze frequentie f geeft het aantal perioden van de trilling (van duur $T = 1/f$) per seconde:

$$x = A \cos(\omega t + \varphi) = A \cos(2\pi f t + \varphi) = A \cos\left(2\pi \frac{t}{T} + \varphi\right). \quad (1.16)$$

In sectie 1.3 zal blijken dat de oplossing nog eenvoudiger gevonden kan worden als gebruik gemaakt wordt van complexe getallen.

Voorbeeld van rand- en beginvoorwaarden 1: op $t = 0$ zijn $v = 0$ en $x = x_0$.

Hieruit volgt:

$$x_0 = A \cos(\omega \cdot 0 + \varphi) = A \cos(\varphi) \quad (1.17)$$

$$\left. \frac{dx}{dt} \right|_{t=0} = 0 = -A\omega \sin(\omega \cdot 0 + \varphi) = A\omega \sin(\varphi) \quad (1.18)$$

Uit (1.18) volgt dat $\varphi = 0$ een oplossing is (algemeen: $\varphi = n\pi$ waarin n een willekeurig geheel getal is), want vgl.1.17 zorgt er voor dat $A = 0$ geen oplossing kan zijn. Met deze waarde voor φ volgt uit vgl.1.17: $A = x_0$ (formeel is de algemene oplossing $A = \pm x_0$, en wel $A = x_0$ wanneer $\varphi = 0 \pm 2\pi n$ en $A = -x_0$ wanneer $\varphi = \pi \pm 2\pi n$), zodat

$$\begin{aligned}x &= x_0 \cos \omega t \\v &= \frac{dx}{dt} = -x_0 \omega \sin \omega t \\a &= \frac{d^2x}{dt^2} = -x_0 \omega^2 \cos \omega t.\end{aligned}\tag{1.19}$$

Voorbeeld van rand- en beginvoorwaarden 2: op $t = 0$ zijn $v = v_0$ en $x = 0$.

Laat nu zelf zien dat:

$$\begin{aligned}x &= -\frac{v_0}{\omega} \cos\left(\omega t + \frac{\pi}{2}\right) = \frac{v_0}{\omega} \sin \omega t \\v &= v_0 \sin\left(\omega t + \frac{\pi}{2}\right) = v_0 \cos \omega t.\end{aligned}\tag{1.20}$$

1.1.3 Beweging met wrijving

Wrijvingskrachten (voor glijdingswrijving) zijn vaak evenredig met de snelheid, dus

$$F = -d \frac{dx}{dt}.\tag{1.21}$$

Hierin is d de wrijvingscoëfficiënt (dimensie Ns/m)¹.

Het minteken geeft weer aan dat de kracht tegengesteld gericht is aan de bewegingsrichting. Dat betekent dat wrijving de versnelling tegenwerkt, en dat wanneer de externe kracht wegvalt (de versnelling wordt beëindigd) de snelheid terug zal lopen naar 0. De bewegingsvergelijking (voor de positie x) wordt:

$$\begin{aligned}F &= m \frac{d^2x}{dt^2} = -d \frac{dx}{dt} \\ \text{dus} & \\ \frac{d^2x}{dt^2} + \frac{d}{m} \frac{dx}{dt} &= 0.\end{aligned}\tag{1.22}$$

¹Voor de d , van damping, wordt soms ook de f van frictie gebruikt, of de r van de Engelse term voor weerstand (resistance). We kiezen hier voor het gebruik van de d , hoewel die verward kan worden met de d uit de afgeleiden. De f van frictie (Eng: friction) kan verward worden met de f van frequentie.

Dit is ook te schrijven als een vergelijking voor de deeltjessnelheid:

$$\frac{dv}{dt} + \frac{d}{m} v = 0. \quad (1.23)$$

De algemene oplossing van de laatste differentiaalvergelijking (DV) is

$$v = A e^{-\frac{d}{m}t} \quad (1.24)$$

waarin A een constante is die uit de randvoorwaarden volgt. We kunnen de snelheid ook weer schrijven als de afgeleide van de positie:

$$\frac{dx}{dt} = A e^{-\frac{d}{m}t}. \quad (1.25)$$

Dit levert als nadere oplossing voor de positie x :

$$x = -\frac{m}{d} A e^{-\frac{d}{m}t} + B \quad (1.26)$$

waarin B de tweede integratieconstante is, die weer uit de randvoorwaarden volgt.

Voorbeeld van rand- en beginvoorwaarden 3: op $t = 0$ zijn $v = v_0$ en $x = 0$.

In dit geval volgt:

$$x|_{t=0} = 0 = -\frac{m}{d} A + B \quad (1.27)$$

$$\left. \frac{dx}{dt} \right|_{t=0} = v_0 = A.$$

Dus $A = v_0$ en $B = \frac{m}{d} v_0$, waaruit volgt dat

$$x = \frac{m}{d} v_0 \left(1 - e^{-\frac{d}{m}t}\right)$$

$$\frac{dx}{dt} = v_0 e^{-\frac{d}{m}t} \quad (1.28)$$

$$\frac{d^2x}{dt^2} = -\frac{d}{m} v_0 e^{-\frac{d}{m}t}. \quad (1.29)$$

De snelheid neemt dus exponentieel af in de tijd, en de eindpositie, een limietwaarde die bereikt wordt als $t \rightarrow \infty$, is $x|_{t \rightarrow \infty} = \frac{m}{d} v_0$.

1.2 Behoudswetten

Met de bewegingswetten van Newton kunnen mechanische problemen in principe opgelost worden. Toch blijkt het vaak handig te zijn voor het oplossen gebruik te maken van de zgn. behoudswetten, die overigens consistent zijn met de wetten van Newton, en daaruit zijn af te leiden.

1.2.1 Behoud van energie

We definiëren **arbeid** als kracht maal weg. De arbeid W verricht om een voorwerp van A naar B te verplaatsen is dan

$$\begin{aligned}
 W(A \rightarrow B) &= \int_A^B F dx = \int_A^B m \frac{d^2x}{dt^2} dx \\
 &= \int_{t_A}^{t_B} m \frac{d^2x}{dt^2} \frac{dx}{dt} dt = \int_{t_A}^{t_B} m \frac{dv}{dt} v dt \\
 &= \int_{v_A}^{v_B} m v dv = \left[\frac{1}{2} m v^2 \right]_{v_A}^{v_B} = \frac{1}{2} m v_B^2 - \frac{1}{2} m v_A^2 \quad (1.30)
 \end{aligned}$$

waarbij gebruik gemaakt is van de tweede wet van Newton, en van de wiskundige eigenschap

$$\frac{d}{dt} \left(\frac{1}{2} m v^2 \right) = m v \frac{dv}{dt} \quad (1.31)$$

Dus de arbeid $W(A \rightarrow B)$ verricht door de kracht F op een voorwerp is gelijk aan de verandering in kinetische energie (=bewegingsenergie). Het verschil in potentiële energie tussen de punten A en B is nu gedefinieerd als

$$U_B - U_A = W(A \rightarrow B). \quad (1.32)$$

Voorbeelden

Potentiële energie van een veer

Kies de evenwichtsstand $x = 0$ als het nulpunt van de potentiële energie; dan geldt

$$U(x) = \int_0^x F dx = \int_0^x s x dx = \frac{1}{2} s x^2 \quad (1.33)$$

(merk op dat hier geen minteken staat: F is hier niet de kracht die de veer op de massa uitoefent, zoals eerder, maar de kracht die op de massa moet worden uitgeoefend om de veerkracht te overwinnen).

Potentiële energie van een constant zwaartekrachtveld

Laat h de hoogte boven het grondoppervlak zijn, veronderstel dat de zwaartekracht ongeveer constant is (h niet te groot), en definieer het grondoppervlak als nulpunt van de potentiële energie. Nu geldt

$$U(x) = \int_0^h F dx = \int_0^x mg dx = mgh \quad (1.34)$$

met $g = 9.8 \text{ m/s}^2$, de gravitatieversnelling.

Potentiële energie van een zwaartekrachtveld

Algemeen geldt voor de zwaartekracht tussen twee massa's m_1 en m_2 :

$$F = \gamma \frac{m_1 m_2}{r^2}, \quad (1.35)$$

met $\gamma = 6,670 \times 10^{-11} \text{ Nm}^2\text{kg}^{-2}$ de gravitatieconstante. Het nulpunt van de potentiële energie kiezen we nu oneindig ver weg oftewel op $r = \infty$ ($r = 0$ gaat hier niet). De potentiële energie is dan overal negatief ten opzichte van de waarde op ∞ , en is

$$U(r) = \int_{\infty}^r \gamma \frac{m_1 m_2}{\rho^2} d\rho = \left[-\gamma \frac{m_1 m_2}{\rho} \right]_{\infty}^r = -\gamma \frac{m_1 m_2}{r}. \quad (1.36)$$

Beide gevallen (Eqs. 1.34 en 1.36) hebben gemeenschappelijk dat de betekenis van een verschil in potentiële energie het eenvoudigst te begrijpen en gebruiken is: die is voor beide gevallen in beginsel gelijk. De referentielocatie, waarop de waarde op 0 gesteld wordt, verschilt.

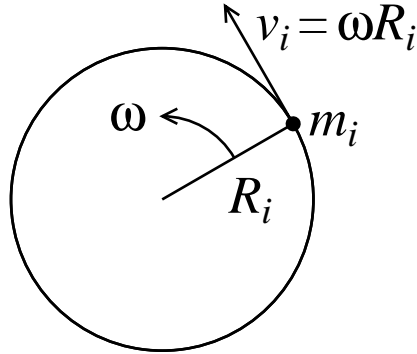
1.2.2 Behoud van impuls

De totale impuls, $\sum_{i=1}^N m_i \vec{v}_i$, van een geïsoleerd stelsel van N deeltjes is constant. Dit is een rechtstreeks gevolg van de derde en tweede wet van Newton: twee voorwerpen oefenen tegengestelde, maar even grote krachten op elkaar uit; de verandering in impuls van voorwerp 1, $\frac{d\vec{p}_1}{dt} = \vec{F}$, wordt daar precies gecompenseerd door de verandering in impuls van voorwerp 2

$$\frac{d\vec{p}_2}{dt} = -\vec{F} = \frac{d\vec{p}_1}{dt}.$$

1.2.3 Behoud van impulsmoment

Stel een vast lichaam draait met een hoeksnelheid ω (rad/s) om een as. Neem aan dat het lichaam is opgebouwd uit N deeltjes, ieder met een massa m_i op een afstand R_i van de as. De totale kinetische energie is nu



Figuur 1.2: De onderdelen m_i van een voorwerp roteren met de hoekfrequentie ω en straal R_i om de rotatieas.

$$\begin{aligned}
 E_k &= \sum_i \frac{1}{2} m_i v_i^2 = \sum_i \frac{1}{2} m_i R_i^2 \omega^2 = \frac{1}{2} \left(\sum_i m_i R_i^2 \right) \omega^2 \\
 &= \frac{1}{2} I \omega^2.
 \end{aligned}
 \tag{1.37}$$

We noemen I het **traagheidsmoment** van het lichaam. Het is een maat voor de hoeveelheid energie die nodig is om het lichaam aan het draaien te krijgen, of, als het draait, de hoeveelheid energie die vrijkomt bij het afremmen.

Het **impulsmoment** \vec{L} van een vast lichaam dat rechthoekig rond een as z draait is

$$\vec{L} = I \omega \vec{e}_z
 \tag{1.38}$$

waarin \vec{e}_z de eenheidsvector (een vector met lengte 1) in de z -richting is. Zonder verdere afleiding vermelden we hier slechts een bijzonder geval van de wet van behoud van impulsmoment: Het impulsmoment van een vast lichaam blijft behouden als er geen uitwendige krachten op het lichaam werken.

1.3 Mechanische trillingen

Trillingen manifesteren zich in een grote verscheidenheid, variërend van geluid (trillingen van deeltjes in bv. atmosferische gassen), licht en radiogolven (trillingen van het elektro-magnetische veld), atoom- en molecuulvibraties in vaste stoffen, tot populatie-variaties in eco-systemen. Een algemeen kenmerk is dat een variabele die bv. een positie beschrijft, periodiek met de tijd varieert.

1.3.1 Systemen met één vrijheidsgraad

Harmonische oscillator zonder demping en zonder aandrijving.

Het meest eenvoudige geval is een oscillator waarbij dempingskrachten (=wrijving) geen rol spelen, zoals in het massa-veer-systeem in Fig 1.1. De bewegingsvergelijking van een dergelijk systeem wordt opgesteld door de kracht die door de veer op de massa wordt uitgeoefend gelijk, en tegengesteld gericht, te stellen aan de versnellingskracht (tweede wet van Newton):

$$F = m \frac{d^2 x(t)}{dt^2} = -s x \quad (1.39)$$

of $\frac{d^2 x(t)}{dt^2} + \frac{s}{m} x = 0.$

In dit voorbeeld hebben we de zwaartekracht buiten beschouwing gelaten (die draagt in eerste instantie alleen bij aan de gemiddelde positie en uitwijking, niet aan de trilling).

Een oplossing van deze vergelijking kan worden gevonden door een trillingsrespons in te vullen en daarvan de parameters: amplitude, frequentie en fase aan de vergelijking + randvoorwaarden aan te passen. Deze oplossing is van de vorm:

$$x(t) = x_0 e^{\pm i \omega t} \quad (1.40)$$

hier geschreven in de complexe notatie (zie App. D). Voor een reëel fysisch probleem heeft alleen het reële deel van de oplossing betekenis. Dat is een sinusvormige beweging met amplitude $|x_0|$ en een hoeksnelheid ω . De waarde van het reële deel is onafhankelijk van het teken in de exponent van de e -macht [het teken van het imaginaire deel wordt hier door bepaald]. We kiezen voor het vervolg de positieve versie van de exponent. In principe is x_0 een complexe grootte waarin de amplitude $|x_0|$ en de beginfase van de oscillatie $\arg(x(0)) = \arg(x_0) = \varphi_0$ zijn ondergebracht.

De waarde van ω komt overeen met een trillingsfrequentie $f = \omega / (2\pi)$. Tweemaal differentiëren van vergelijking 1.40 levert:

$$\frac{d^2 x(t)}{dt^2} = -\omega^2 x_0 e^{i \omega t} = -\omega^2 x(t) \quad (1.41)$$

en invullen daarvan in vergelijking 1.39 levert dan:

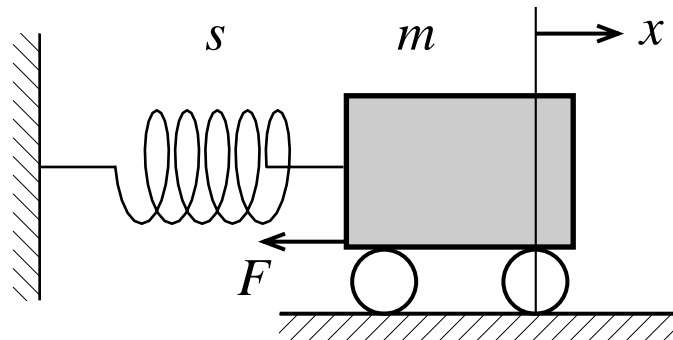
$$\omega^2 = \frac{s}{m}. \quad (1.42)$$

Dit is de zgn. karakteristieke vergelijking van ω . Hoewel er formeel twee oplossingen zijn van deze vergelijking, namelijk:

$$\omega_1 = \sqrt{\frac{s}{m}} \quad \text{en} \quad \omega_2 = -\sqrt{\frac{s}{m}}$$

is in de praktijk alleen de positieve wortel relevant. $\omega = \omega_1$, omdat stijfheid, massa en frequentie reële positieve fysische grootheden zijn. De hierboven gegeven toets met differentiatie van een mogelijke oplossing toont aan dat $x(t) = x_0 e^{i\omega t}$ een oplossing is van vgl. 1.39, mits die voldoet aan vgl. 1.42.

De energie van het systeem (de oscillerende veer en massa), E_{tot} , bestaat uit de som van de potentiële energie van de veer plus de kinetische energie van de massa. Aan een verticaal oscillerende massa is ook een variërende potentiële energie verbonden. Die term verdwijnt als we het systeem 90° draaien, en zorgen dat de massa wrijvingsloos kan heen en weer bewegen (bv. wrijvingsloos rollen). De



Figuur 1.3: Horizontaal massa-veer-systeem: een massa m kan wrijvingsloos horizontaal heen en weer rollen, voor zover de aan de massa bevestigde veer, met een veerconstante (=stijfheid) s , dat ‘toestaat’. In rust is $x = 0$. Dan is $F = 0$. Als de massa wordt verplaatst in de x -richting dan oefent de veer een trekkracht uit op die massa: $F = -sx$. Wordt de massa dan weer losgelaten dan gaat deze horizontaal oscilleren.

potentiële en kinetische energietermen zijn kwadratisch in respectievelijk positie en snelheid. De energieterm is uiteraard reëel. Daarom wordt die bepaald m.b.v. het reële deel van de oplossing vgl. 1.40,

$$x = \text{Re}(x_0 e^{i\omega t} = |x_0| \cos(\omega t + \varphi_0) = r \cos(\omega t + \varphi)$$

wat op een willekeurig tijdstip t levert:

$$E_{tot} = \frac{1}{2}sx^2(t) + \frac{1}{2}mv^2(t) = \frac{1}{2}sr^2 \cos^2(\omega t + \varphi) + \frac{1}{2}m\omega^2 r^2 \sin^2(\omega t + \varphi). \quad (1.43)$$

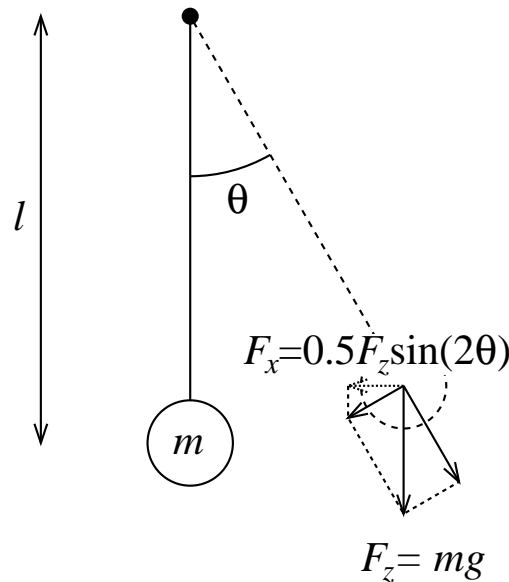
Met vgl. 1.42 levert dit een tijdsafhankelijke E_{tot} :

$$E_{tot} = \frac{1}{2}sr^2 = \frac{1}{2}m\omega^2 r^2 = \frac{1}{2}m\hat{v}^2 \quad (1.44)$$

waarin \hat{v} de snelheidsamplitude voorstelt.

Voorbeeld 1: eigenfrequentie van een slinger

De eigenfrequentie van een wrijvingsloze slinger: een massa m opgehangen aan een touw met lengte l , wordt gegeven door de karakteristieke vergelijking. Daaruit volgt $f = \omega/2\pi = \frac{1}{2\pi}\sqrt{\frac{s}{m}}$. Daarin is $sl\theta \approx s\Delta x$ de kracht in de richting van de



Figuur 1.4: Slinger: een massa beweegt wrijvingsloos. De massa hangt aan een touw met constante lengte l . De slingerbeweging gaat tussen de hoek $+\theta$ en $-\theta$. Op die eindposities is de snelheid 0 en is er geen rotatieënergie en coriolis-kracht (middelpuntzoekende kracht). Bij kleine slingeramplitude is de hoek θ zo klein dat $\frac{1}{2} \sin(2\theta) \approx \theta$.

beweging, en die is (bijna) loodrecht op de zwaartekracht, althans voor kleine bewegingen. De effectieve stijfheid kunnen we met behulp van de figuur bepalen. In eerste benadering geldt dat

$$s = \frac{F_x}{\Delta x} = \frac{mg \sin(2\theta)}{2\Delta x} \approx \frac{mg 2\Delta x}{2l\Delta x} = \frac{mg}{l}, \quad (1.45)$$

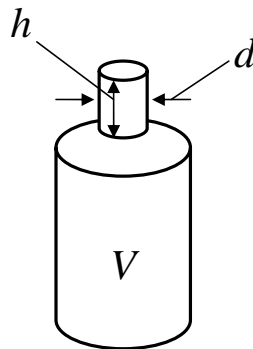
en dus:

$$f = \frac{1}{2\pi} \sqrt{\frac{s}{m}} = \frac{1}{2\pi} \sqrt{\frac{g}{l}}. \quad (1.46)$$

Voorbeeld 2: Helmholtz-resonator²

De Helmholtz-resonator is een voorbeeld van een akoestisch massa-veer-systeem. Het betreft het principe van de resonantie van een angeblazen fles. [Strikt genomen is er dus wel sprake van aandrijving, nodig om het ook optredende energieverbruik/verlies te compenseren, maar deze aandrijving is niet van belang voor de resonantiefrequentie.] In dit geval hangt de resonantiefrequentie af van de inhoud (het volume) van de fles, en van de afmetingen, lengte en diameter, van de flessenhals. De vorm van de fles is verder niet van belang.

NB: bij dit verschijnsel spelen staande golven, zoals bij (akoestische) pijpen (bv een fluit) geen rol. Het gaat er in dit geval om dat de massa van de hoeveelheid lucht in de flessenhals oscilleert op de veer van de samendrukbare lucht in de fles!



Figuur 1.5: Helmholtz-resonator: Bij het aanblazen van de fles oscilleert de hoeveelheid lucht in de flessenhals (hoogte h m, diameter d m) op de samendrukbare lucht in het volume V (m^3).

De massa in de hals van de fles is:

$$m = \rho \cdot \frac{\pi}{4} d^2 \cdot (h + \Delta h). \quad (1.47)$$

Hierin is Δh een kleine correctieterm op h , van de grootteorde van d , die meebewegende massa aan de uiteinden van de flessenhals meeneemt, en ρ is de dichtheid (soortelijke massa) van de lucht.

De veerconstante/stijfheid van het systeem wordt bepaald door de samendrukbaarheid van de lucht in V . De standaardformule voor de stijfheid is $F = s \cdot z$, waar z de richting van de as van de flessenhals aangeeft, en daarmee de bewegingsrichting van de luchtmassa in de flessenhals. De kracht die wordt uitgeoefend op de massa is de akoestische druk, p_a , \times het oppervlak van de doorsnede van de flessenhals, of:

$$F = p_a \cdot \frac{\pi}{4} d^2 \quad (1.48)$$

en de stijfheid volgt uit de wet van Boyle

$$\frac{p_{\text{tot}} V}{T} = \text{constant} \quad (1.49)$$

of uit

$$p_{\text{tot}} V^\gamma = \text{constant} \quad \text{met} \quad \gamma = \frac{C_p}{C_V}, \quad (1.50)$$

dus γ is de verhouding van de soortelijke warmtes bij respectievelijk constante druk en constant volume. Vergelijking 1.50 geldt voor adiabatisehe golven, dat wil zeggen, voor golven waarbij geen onderlinge warmteuitwisseling plaatsvindt. Voor hogere audiofrequenties zijn de golven praktisch adiabatiseh. De waarde van C_p/C_V bedraagt voor lucht van 20° ongeveer 1.402.

Bekijken we nu de afgeleide van (1.50) naar de druk dan vinden we achtereenvolgens:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dp} (pV^\gamma) &= \frac{d}{dp} (\text{constant}) = 0 \\ V^\gamma + p\gamma V^{\gamma-1} \frac{dV}{dp} &= 0 \\ \frac{dV}{dp} &= -\frac{V}{p\gamma}. \end{aligned} \quad (1.51)$$

Omdat de akoestische druk zeer klein is ten opzichte van de atmosferische druk kunnen we het linkerlid van vergelijking 1.51 toepassen op de akoestische volumeverandering en akoestische druk, en het rechterlid op het totale samengedrukte volume en de atmosferische druk. Dan is dus

$$\frac{\frac{\pi}{4} d^2 z}{p_a} = -\frac{V}{\gamma p_{\text{atm}}} \quad (1.52)$$

en

$$p_a = -\frac{\gamma p_{\text{atm}}}{V} \cdot \frac{\pi}{4} d^2 z \quad (1.53)$$

of

$$F = p_a \cdot \frac{\pi}{4} d^2 = -\frac{\gamma p_{\text{atm}}}{V} \cdot \left(\frac{\pi}{4} d^2\right)^2 z = -s \cdot z \quad (1.54)$$

zodat

$$s = \frac{\gamma p_{\text{atm}}}{V} \cdot \left(\frac{\pi}{4} d^2\right)^2. \quad (1.55)$$

Daarmee vinden we voor de resonantiefrequentie $\omega = \sqrt{s/m}$, en de frequentie $f = \omega/2\pi$:

$$\begin{aligned} f &= \frac{1}{2\pi} \sqrt{\frac{s}{m}} = \frac{1}{2\pi} \sqrt{\frac{\frac{\gamma p_{\text{atm}}}{V} \left(\frac{\pi}{4} d^2\right)^2}{\rho \frac{\pi}{4} d^2 (h + \Delta h)}} \\ &= \frac{d}{4\sqrt{\pi}} \sqrt{\frac{\gamma p_{\text{atm}}}{\rho (h + \Delta h) V}} \end{aligned} \quad (1.56)$$

Hoewel de massaterm kwadratisch toeneemt met d , neemt de stijfheid meer toe, zodat uiteindelijk de resonantiefrequentie toeneemt met d . Dit betekent dat de resonantiefrequentie toeneemt als de flessenhals breder wordt. Voorts neemt de frequentie af als het volume van de fles groter wordt.

Opmerking: In de demonstratie met filmdoosjes wordt het effect van de diameter getoond. In dat geval is h relatief klein. Maar zelfs als $h \rightarrow 0$ en $\Delta h \approx d$ neemt f toe met d , al gaat het dan als $f \propto \sqrt{d}$.

1.3.2 Harmonische oscillator met demping en zonder aandrijving

Wrijving of demping wordt in verband gebracht met de snelheid: als een voorwerp stil staat dan wordt het niet afgeremd door wrijving. Wrijving leidt meestal tot energieverlies door omzetting van mechanische energie in warmte, die dan gemakkelijk verloren wordt. Hoe groter de beginsnelheid en hoe harder geknepen wordt in de remmen, des te groter de wrijvingskracht. De wrijvingskracht is tegengesteld gericht aan de voortplantingsrichting $F_{\text{wrijving}} = -dv$. Deze term doet mee in de krachtenbalans, en daardoor verandert vgl. 1.39 in:

$$F = m \frac{d^2 x(t)}{dt^2} = -s x(t) - d \frac{dx(t)}{dt}. \quad (1.57)$$

Invullen van $x(t) = x_0 e^{i\omega t}$ levert nu als karakteristieke vergelijking voor ω :

$$\omega^2 - i \frac{d}{m} \omega - \frac{s}{m} = 0, \quad (1.58)$$

met de oplossingen ω_1 en ω_2 :

$$\omega_{1,2} = i\frac{d}{2m} \pm \sqrt{\left(\frac{s}{m} - \frac{d^2}{4m^2}\right)}. \quad (1.59)$$

De algemene oplossing is een lineaire som van deze twee oplossingen met de hoeksnelheden ω_1 en ω_2 :

$$x(t) = x_1 e^{i\omega_1 t} + x_2 e^{i\omega_2 t} \quad (1.60)$$

$$= e^{-\frac{d}{2m}t} \left(x_1 e^{i\sqrt{\left(\omega_0^2 - \frac{d^2}{4m^2}\right)} \cdot t} + x_2 e^{-i\sqrt{\left(\omega_0^2 - \frac{d^2}{4m^2}\right)} \cdot t} \right). \quad (1.61)$$

De factor $(e^{-\frac{d}{2m}t})$ zorgt voor een reductie van de beweging t.g.v. de demping. De tweede term geeft aanleiding tot trillingen, ofwel een zogenaamde kruipende beweging, afhankelijk van het teken van $(\omega_0^2 - \frac{d^2}{4m^2})$, met $\omega_0^2 = \frac{s}{m}$. De waarden van x_1 en x_2 hangen af van de beginvoorwaarden ($x(t)$ en $v(t)$ op tijdstip $t = 0$; zie ook voorbeeld 2). De wortelterm in de exponent voldoet aan één van de volgende drie condities:

I $(\omega_0^2 - \frac{d^2}{4m^2}) > 0$, levert gedempte periodieke oplossing;

II $(\omega_0^2 - \frac{d^2}{4m^2}) = 0$, levert kritisch gedempte aperiodieke oplossing;

III $(\omega_0^2 - \frac{d^2}{4m^2}) < 0$, levert overgedempte aperiodieke oplossing.

Beschrijving van deze oplossingen:

I. De gedempte oscillatie (ondergedempte beweging). De som van de twee e -macht termen in de grote hakenterm in vgl. 1.61 is een som van twee e -machten met imaginaire exponenten, resp. $i\sqrt{\left(\omega_0^2 - \frac{d^2}{4m^2}\right)} \cdot t$ en $-i\sqrt{\left(\omega_0^2 - \frac{d^2}{4m^2}\right)} \cdot t$. Verder zit er in principe een additionele faseterm in x_1 en x_2 . De complete reële oplossing wordt daarom:

$$x(t) = A e^{-\frac{d}{2m}t} \cos \left(\sqrt{\left(\omega_0^2 - \frac{d^2}{4m^2}\right)} \cdot t + \varphi \right). \quad (1.62)$$

Ook hier zijn er twee constanten die door de beginvoorwaarden bepaald worden, A en φ . Uiteraard hangen A en φ direct samen met x_1 en x_2 (met de conditie dat de oplossing in vgl. 1.62 reëel moet zijn).

II. De kritisch gedempte beweging. In dit geval hebben ω_1 en ω_2 dezelfde waarde, want de wortelterm in vgl. 1.59 = 0, zodat $i\omega_{1,2} = -\frac{d}{2m}$, waardoor we effectief over slechts een oplossing lijken te beschikken. Immers:

$$x(t) = x_1 e^{(-\frac{d}{2m})t} + x_2 e^{(-\frac{d}{2m})t} = x_0 e^{(-\frac{d}{2m})t} \quad (1.63)$$

Omdat de volledige oplossing van een tweede-orde differentiaalvergelijking altijd twee onafhankelijke constante moet bevatten die door twee onafhankelijk beginvoorwaarden worden bepaald, moet er nog een tweede oplossing zijn. Er blijkt een tweede oplossing te zijn van de vorm $x(t) = v_0 t e^{(-\frac{d}{2m})t}$, wat gemakkelijk te controleren is door invullen in de differentiaalvergelijking 1.46. Een volledige oplossing is dus:

$$x(t) = (x_0 + v_0 t) e^{(-\frac{d}{2m})t}. \quad (1.64)$$

[Opmerking: De term $x_0 + v_0 t$ wordt vaak geschreven als $C_1 + C_2 t$, waarbij opgemerkt wordt dat C_1 en C_2 constantes zijn. Maar bij controle van de dimensies zien we onmiddellijk dat C_1 en $C_2 t$ gelijke dimensies hebben, en C_1 en C_2 verschillende. Dat resultaat is meegenomen in bovenstaande oplossing.]

III. De overgedempte beweging. De exponenten van de e -machten bestaan nu uit twee reële componenten, immers $i \cdot i = -1$ en dus wordt de algemene oplossing weergegeven door twee exponentieel afnemende termen:

$$x(t) = x_1 e^{\left(\sqrt{\frac{d^2}{4m^2} - \omega_0^2} - \frac{d}{2m}\right)t} + x_2 e^{\left(-\sqrt{\frac{d^2}{4m^2} - \omega_0^2} - \frac{d}{2m}\right)t} \quad (1.65)$$

Ga na dat beide exponenten kleiner dan 0 (oftewel negatief) zijn en dat de oplossingen uiteindelijk ($t \rightarrow \infty$) naar 0 gaan. In formule:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0. \quad (1.66)$$

Voorbeeld 3: kritisch gedempt massa-veer-systeem

Bepaal de maximale uitwijking van een kritisch gedempte massa m die verbonden is met een veer met veerconstante s , gedempt met een dempingscoëfficiënt d , en met de beginvoorwaarden $x(0) = 0$ voor de beginpositie en $v(0) = v_0$ voor de snelheid.

De algemene oplossing wordt gegeven door vgl. 1.64. Invullen van de beginvoorwaarde $x(0) = 0$ levert $x_0 = 0$, zodat de oplossing wordt

$$x(t) = v_0 t e^{-\frac{d}{2m}t}. \quad (1.67)$$

De maximale uitwijking wordt gevonden door $\frac{dx(t)}{dt} = 0$ te stellen. Dat geeft:

$$v_0 e^{-\frac{d}{2m}t} - v_0 t \frac{d}{2m} e^{-\frac{d}{2m}t} = v_0 e^{-\frac{d}{2m}t} \left(1 - \frac{dt}{2m}\right) = 0. \quad (1.68)$$

Voor het tijdstip t_m waarop de maximale uitwijking wordt bereikt volgt dan:

$$t_m = \frac{2m}{d} \quad (1.69)$$

en de maximale uitwijking wordt

$$x(t_m) = v_0 \frac{2m}{d} e^{-1} = v_0 \frac{2m}{de}. \quad (1.70)$$

1.3.3 Harmonische oscillator met demping en aandrijving

Uitbreiding van vergelijking 1.57 met een periodieke externe (aandrijvende) kracht met variabele hoeksnelheid ω_e levert de mogelijkheid te onderzoeken hoe een oscillator zich gedraagt als functie van de frequentie van de aandrijfkracht:

$$F = m \frac{d^2x(t)}{dt^2} = -sx(t) - d \frac{dx(t)}{dt} + F_0 e^{i\omega_e t}. \quad (1.71)$$

De oplossing is nu de som van de oplossing van de zgn. homogene DV (vgl. 1.57), of de oplossing van de niet-aangedreven oscillator, $F_0 = 0$, die voor grote t uitdempt) en de zgn. particuliere oplossing met hoeksnelheid ω_e , die een vaste amplitude heeft. Met andere woorden, de homogene oplossing beschrijft het inschakeleffect, en de particuliere oplossing beschrijft de stationaire respons. De particuliere oplossing wordt gevonden door bovenstaande vergelijking op te lossen voor $x(t) = x_0 e^{i\omega_e t}$. Dit geeft voor de amplitude x_0 de volgende stabiele, complexe oplossing (zie Fig. 1.6):

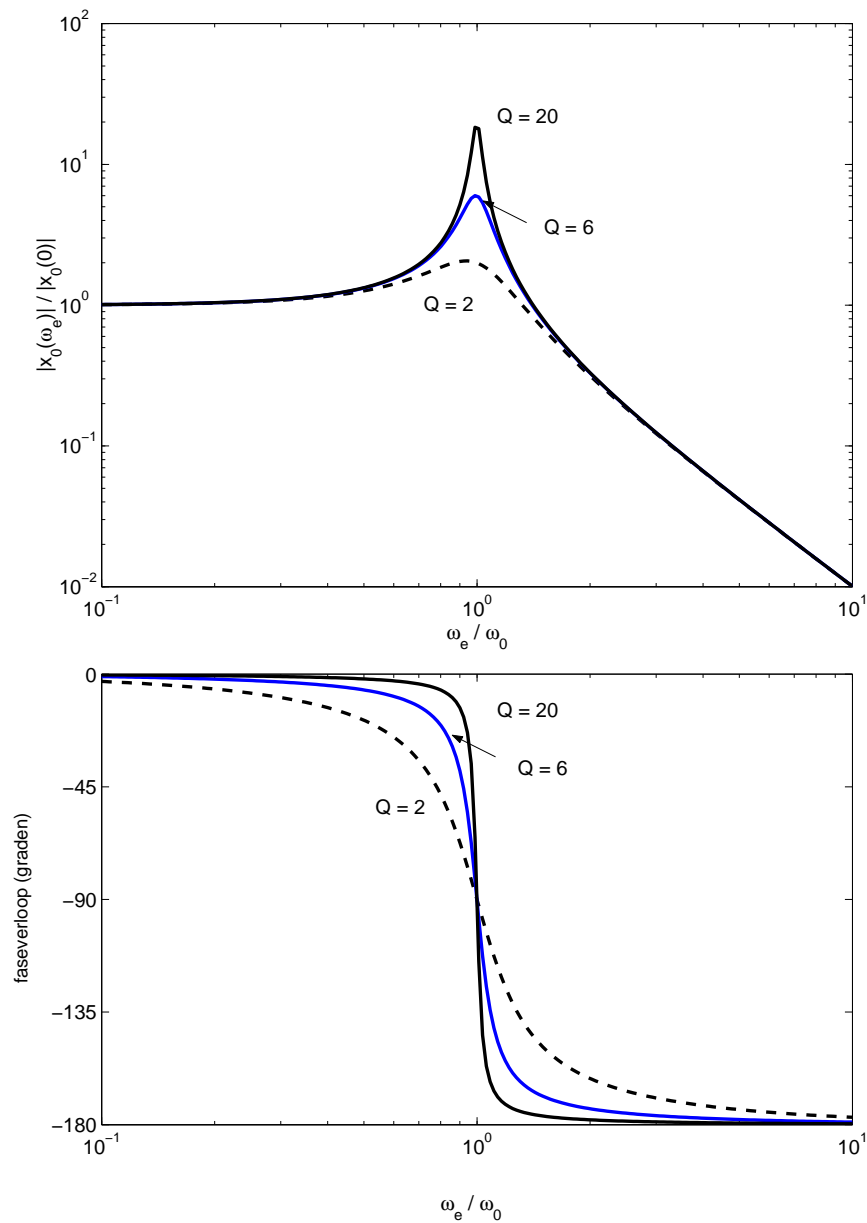
$$x_0(\omega_e) = \frac{F_0}{m(\omega_0^2 - \omega_e^2) + id\omega_e}. \quad (1.72)$$

Het resultaat voor de snelheid $v(t)$ is op analoge wijze te bepalen. Begin met vgl. 1.71 (alle termen in die vergelijking) één keer naar de tijd te differentiëren, en gebruik dan $\frac{dx}{dt} = v$. Dat levert

$$m \frac{d^2v(t)}{dt^2} + d \frac{dv(t)}{dt} + sv(t) = i\omega_e F_0 e^{i\omega_e t}. \quad (1.73)$$

Los dit op voor $v(t) = v_0 e^{i\omega_e t}$. Dat levert:

$$\frac{v_0(\omega_e)}{F_0} = Z_m = \frac{i\omega_e}{m(\omega_0^2 - \omega_e^2) + id\omega_e}. \quad (1.74)$$



Figuur 1.6: Overdrachtsfunctie die amplitude en fase weergeeft van de uitwijking van een aangedreven massa-veer-systeem met demping. De horizontale as geeft de relatieve frequentie van de aandrijving, de verticale geeft amplitude, respectievelijk fase, van de uitwijking ten opzichte van de waarden in rust (bij $\omega = 0$). De drie verschillende lijnen geven de resultaten voor drie waarden van de relatieve demping, aangegeven met de kwaliteitsfactor $Q = \frac{\sqrt{sm}}{d}$.

De grootheid Z_m wordt *mechanische impedantie* genoemd.

Een aangedreven oscillator *resoneert* als de overdrachtsfunctie een maximum bereikt. Voor de x/F -overdracht ligt dat maximum precies op het minimum van de noemer van het rechterlid van vgl. 1.72, voor de v/F -overdracht ligt het iets naar rechts verschoven door de extra term in de teller van vgl. 1.74. We bekijken het eerste geval (x/F) nauwkeuriger. De noemer van vgl. 1.72 heeft een reëel deel en een imaginair deel. Het imaginaire deel heeft een minimum bij $\omega_e = 0$, dat is hier geen interessant punt. Het reële deel kan terugvallen tot 0, wat gebeurt als $\omega_e = \omega_0$. Maar het relevante minimum treedt op als de modulus van de noemer minimaal is, of als

$$\frac{d}{d\omega_e} |m(\omega_0^2 - \omega_e^2) + id\omega_e| = 0 \quad (1.75)$$

$$\frac{d}{d\omega_e} \left(m^2 (\omega_0^2 - \omega_e^2)^2 + d^2 \omega_e^2 \right) = 0 \quad (1.76)$$

$$m^2 2(\omega_0^2 - \omega_e^2) \cdot (-2\omega_e) + 2d^2 \omega_e = 0 \quad (1.77)$$

hetgeen leidt tot

$$\omega_r = \sqrt{\left(\omega_0^2 - \frac{d^2}{2m^2} \right)}. \quad (1.78)$$

Het gedrag van de absolute amplitude van $x_0(\omega_e)$, en van de fase, beide als functie van de aandrijffrequentie $f_e = \omega_e/(2\pi)$ is sterk afhankelijk van de demping d . Voor kleine demping ($d \ll \omega_0 m$) geldt bv. dat de breedte van de resonantiepiek op een hoogte $1/\sqrt{2}$ onder de top in goede benadering gegeven is door $\Delta\omega_e = \frac{d}{2m}$.

1.4 Vraagstukken

1. Een gestroomlijnd speelgoedbootje ($m = 0,25$ kg) krijgt aan de rand van een vijver een duw. Deze duw zorgt voor een beginsnelheid $v_0 = 1,2$ ms⁻¹. Door het water ondervindt het bootje een wrijvingskracht van de volgende vorm:

$$F_w = -f \cdot v \quad (1.79)$$

De grootte van de evenredigheidsconstante f van deze wrijvingskracht is 0,01.

- Wat is de dimensie van de evenredigheidsconstante f ?
 - Maak een schets van de krachten die op het bootje werken. Teken ook de snelheidsvector.
 - Stel de bewegingsvergelijking voor dit bootje op. Los hieruit de vaarsnelheid v op als functie van de tijd. Welke snelheid heeft het bootje na 10 seconden?
 - Leidt uit de bij (c) verkregen relatie voor de snelheid en de tijd de relatie voor de plaats en de tijd af. Hoe groot is de afgelegde weg na 2 seconden?
2. Een fietser met een massa van 80 kg (fietser en fiets samen) rijdt met een zacht briesje in de rug over een vlakke asfaltweg. Doordat de wind in de rug is en hij met eenzelfde snelheid fietst als de wind blaast, ondervindt hij alleen een rolweerstand:

$$F_w = -k \cdot m \cdot v \quad (1.80)$$

met $k = 0,005$.

- Welke dimensie heeft k ?
 - De fietser stopt met trappen en laat zich uitrijden. Zijn snelheid is dan $v_0 = 2,4$ m/s. De wrijving ten gevolge van de wind blijft tijdens het uitrijden afwezig (de wind gaat liggen).
Stel de bewegingsvergelijkingen (versnelling, snelheid en plaats) voor deze fietser op.
 - Hoeveel heeft de fietser afgelegd na 5 seconden?
3. Aan een ideale (= gewichtsloze en lineaire) veer hangt een massa van 2 kilo. De veerconstante k van deze veer bedraagt 100 N/m. Voor veren geldt:

$$F_w = -k \cdot x \quad (1.81)$$

De massa hangt stil en bevindt zich dus in de evenwichtssituatie. Laat de werking van de zwaartekracht op de massa buiten beschouwing. De massa wordt nu 10 cm naar beneden getrokken en vervolgens losgelaten. De beginsnelheid $v_0 = 0$ m/s.

- Stel de bewegingsvergelijkingen op voor het bewegen van deze massa.
- Maak een schets van de beweging van de massa t.o.v. het evenwichtspunt.
- Welke snelheid heeft de massa als hij het evenwichtspunt passeert?

- (d) Nu pakken we de massa beet en geven we hem vanuit het evenwichtspunt een beginsnelheid mee van $v_0 = 10$ m/s naar beneden. Hoe laag komt de massa dan?
4. Vanaf de kust wordt een schip met een kanon onder vuur genomen. De kanonskogels zijn 20 kg. De snelheid waarmee de kogel de mond van het kanon verlaat bedraagt 160 km/h (km/uur). Het schip ligt 150 meter verder. Onder welke hoek met het horizontale vlak moet de kogel weggeschoten worden als kanon en schip zich op gelijke hoogte bevinden? De wrijving met de lucht moet verwaarloosd worden. De valversnelling (g) bedraagt $9,81$ m/s².
5. Gegeven is de volgende algemene 2^e-orde differentiaalvergelijking:

$$\ddot{x} + A\dot{x} + Bx = C, \quad (1.82)$$

waarin $\dot{x} = dx/dt$ en $\ddot{x} = d\dot{x}/dt$. A , B en C zijn constanten.

- (a) Stel dat $C = 0$. Substitueer $x = e^{rt}$ en los r op.
- (b) Stel dat $C = 0$. Gegeven is dat $x = u$ en $x = v$ oplossingen zijn van deze differentiaalvergelijking. Laat zien dat $x = c_1u + c_2v$ ook een oplossing is van deze vergelijking.
- (c) Gegeven weer de originele vergelijking (C is dus niet nul). Bewijs dat $x = C/B$ ook een oplossing is van de vergelijking.
- (d) Geef nu de algemene oplossing voor deze differentiaalvergelijking.
6. Een appel met een massa van 0,25 kg valt op $t = 0$ uit een boom. De appel ondervindt daarbij een wrijvingskracht van de volgende vorm:

$$F_{\text{wrijving}} = -k.v \quad (1.83)$$

Met $k = 0,25$ kg/s. Op $t = 1,9$ s raakt de appel de grond. De valversnelling (ook wel de versnelling van de zwaartekracht genoemd) is $9,81$ m/s².

- (a) Maak een schets van de krachten die op de appel werken.
- (b) Wat is de resulterende kracht die op de appel werkt?
- (c) Geef de versnelling, snelheid en plaats van de appel als functie van de tijd.
- (d) Wat is de dimensie en eenheid van kinetische energie?
- (e) Wat is de kinetische energie van de appel als deze de grond raakt?
7. Op een helling die een hoek Θ met het horizontale vlak maakt staat een blokje met massa m . De wrijvingkracht die het blokje ondervindt heeft een maximale waarde die gegeven is door:

$$F_{\text{max}} = f.F_n \quad (1.84)$$

Waarbij F_n de normaalkracht loodrecht op het oppervlak is. Gegeven dat $f = 0,4$, bij welke hoek Θ zal het blokje gaan glijden? (Hint: teken eerst de krachten die op het blokje werken. Bedenk vervolgens bij welke verhouding van die krachten het blokje op het punt staat om te gaan glijden.)

8. Aan een veer hangt een massa van 2 kg. De veerconstante k van deze veer bedraagt 100 N/m. De valversnelling is $9,81 \text{ m/s}^2$. In deze opgave hoef je geen rekening te houden met wrijving.
- Leid een formule af voor de potentiële energie van de veer. (Om de energie te verkrijgen moet je de kracht integreren over de afgelegde weg.)
 - Het evenwichtspunt van de veer hangt 1 meter boven de grond. De veer wordt 1 meter naar beneden getrokken en losgelaten. Wat is de potentiële energie van de veer als de veer 1 meter is uitgerekt?
 - Wat is de potentiële energie van het zwaartekrachtveld als de veer 1 meter naar beneden is uitgerekt?
 - Wat is de kinetische energie van de veer als de veer 1 meter is uitgerekt?
 - Welke snelheid heeft de massa als de massa door het evenwichtspunt gaat? (maak hierbij gebruik van behoud van energie!)

N.B.: Voor de volgende vraagstukken is kennis van de complexe rekenwijze nodig. Zie hiervoor ook Appendix D.

9. Schrijf de volgende getallen in de vorm $a + ib$ en teken ze in het complexe vlak:
- $e^{-\pi i/2}$
 - $2e^{\pi i}$
 - $2 + e^{3\pi i}$
 - $-e^{-\pi i}$
10. Teken de volgende complexe getallen in het complexe vlak en schrijf ze in de vorm: $re^{i\phi}$ of sommen daarvan:
- $2x + 3ix$
 - $\frac{2 + 3i}{3 - i}$

11. Gegeven is de volgende vergelijking:

$$x^2 + 6x + 11 = 0. \quad (1.85)$$

Geef de oplossing als complexe e-machten en schets ze in het complexe vlak.

12. Gegeven is de volgende vergelijking voor een gedempte trilling:

$$m \frac{d^2x}{dt^2} + f \frac{dx}{dt} + kx = 0. \quad (1.86)$$

- Geef de karakteristieke hoekfrequentie ω_0 (in termen van de bovenstaande vergelijking).
- Bepaal de oplossing van de vergelijking, d.w.z., bepaal $x(t)$ voor deze beweging (gebruik hiervoor complexe e-machten).
- Wanneer is de beweging overgedempt? (Geef de voorwaarde waaraan m , f en k moeten voldoen.)

(d) Hoe ziet de vergelijking voor de plaats als functie van de tijd eruit bij een overgedempte trilling. Teken dit ook in een grafiek.

13. Aan een veer met veerconstante $k = 200$ N/m hangen we een massa van 400 g. We trekken de massa vanuit rustsituatie naar beneden (uitwijking $x(0) = x_0$) en laten de massa los. De massa ondervindt een wrijvingskracht: $F_{\text{wrijving}} = -f \cdot v$.

- Stel de vergelijking op voor deze gedempte trilling.
- Los deze bewegingsvergelijking(en) op in termen van complexe e-machten.
- Voor welke waarde van f is dit veersysteem kritisch gedempt?
- Schets de plaats x als functie van de tijd.

14. Een speelgoedautootje

De motor van een speelgoedautootje kan een kracht leveren van 0,5 N. Deze kracht wordt gebruikt om op te starten en snelheid te krijgen. De massa van het autootje is 100 g.

- Ga er vooralsnog van uit dat er geen wrijving is. Stel de bewegingsvergelijking op. (let op: er staat *Stel op*. Laat dus zien hoe je er aan komt!)
- Wat voor snelheid heeft het autootje na 4 m ?

Na een tijdje heeft het autootje een snelheid van 8 m/s. We zetten de motor nu uit. Doordat de auto op vloerbedekking rijdt, wordt de beweging vertraagd. De wrijvingskracht is:

$$F_{\text{wrijving}} = -f \cdot v \quad (1.87)$$

- Wat is de dimensie van f ?
- Stel de bewegingsvergelijking op met verrekening van de wrijving.
- Op welke afstand staat de auto stil?

15. Een veersysteem

Aan een veer hangt een massa m ($m = 0,5$ kg). Het evenwichtspunt, ten gevolge van de zwaartekracht, is 1 meter boven de grond. De veer voldoet aan de wet van Hooke:

$$F_{\text{veer}} = -k \cdot x \quad (1.88)$$

met k is 0,4 in SI-eenheden. Neem voor g , de versnelling van de zwaartekracht, $g = 10$ m/s².

- Wat is de dimensie van k en in welke eenheden wordt k uitgedrukt?
- Hoeveel is de veer uitgerekt in de evenwichtspositie? (Hierbij mag U het gewicht van de veer verwaarlozen.)
- De veer wordt nu een meter naar beneden getrokken en dan losgelaten. Geef in een grafiek weer hoe de snelheid van de tijd afhangt. (Hierbij mag U het luchtwrijving van veer en massa verwaarlozen.)
- Geef de bewegingsvergelijking voor deze beweging.
- Hoe snel passeert de massa het evenwichtspunt?

16. Een parachutist springt op 5000 meter hoogte uit een vliegtuig en maakt vervolgens een vrije val totdat hij zijn parachute open trekt. Zijn verticale beginsnelheid $v_0 = 0$ m/s. Op de parachutist werken twee verticale krachten:

$$F_z = m \cdot g \quad (1.89)$$

$$F_{\text{wrijving}} = -f \cdot v \quad (1.90)$$

De massa van de vallende parachutist is 75 kg (inclusief zijn bepakking). De valversnelling (versnelling van de zwaartekracht) bedraagt $9,81 \text{ m/s}^2$ en de wrijvingcoëfficiënt $f = 10 \text{ kg/s}$.

- (a) Schets de krachten die op de parachutist werken, geef ook de snelheidsvector weer.

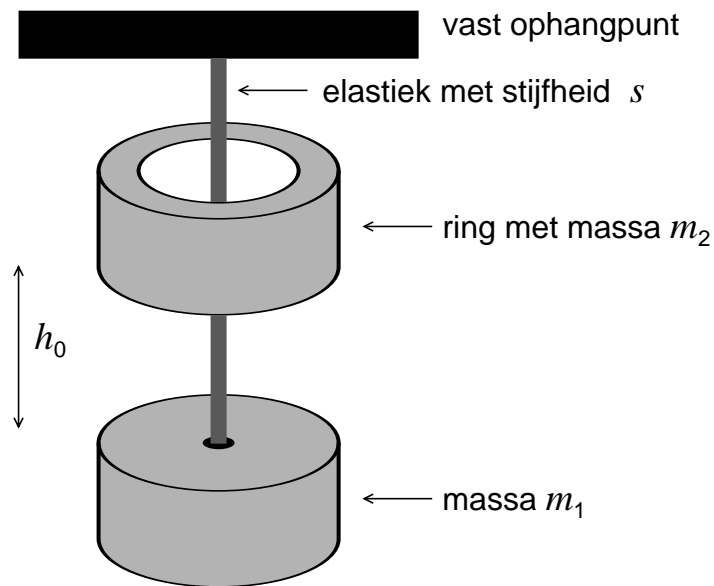
Op 400 meter boven de grond opent de parachutist zijn parachute (hier eindigt de vrije val).

- (b) Bereikt de parachutist in zijn vrije val een constante snelheid?
 (c) Wat is de maximum snelheid die de parachutist bereikt?
 (d) Hoe lang is de parachutist in vrije val?

17. Aan een veer met veerconstante $k = 25 \text{ N/m}$ hangt een gewicht met een massa van 25 gram. De massa ondervindt een wrijvingskracht die evenredig is met de snelheid met wrijvingsfactor $f = 0,5 \text{ kg/s}$. Laat zien of dit massa-veerstysteem overkritisch, onderkritisch, of kritisch gedempt is.

1.4.1 Tentamenopgaven:

1. Een massa $m_1 = 0.4 \text{ kg}$ hangt met een gewichtloos elastiek aan een vast punt. Tot het moment $t = -t_1$ hangt de massa in rust. De stijfheid/veerconstante van het elastiek is $s = 10 \text{ N/m}$. Op $t = -t_1$ wordt een ring met een massa $m_2 = 0.1 \text{ kg}$ losgelaten. Deze bevindt zich tot dat moment op een hoogte $h_0 = 0.45 \text{ m}$ boven m_1 (zie figuur). Op het tijdstip $t = 0$ bereikt de ring massa 1.
- (a) Bereken de valtijd, t_1 , en de snelheid van m_2 bij aankomst op m_1 .
 Op het moment dat massa 2 op massa 1 komt ($t = 0$) begint de combinatie van m_1 en m_2 te oscilleren.
- (b) Met welke beginsnelheid beweegt de massacombinatie?
 (c) Rond welk punt oscilleert de massacombinatie?
 (d) Met welke frequentie?
 (e) Schrijf de bewegingsvergelijking op voor deze oscillatie en geef de oplossing. Met andere woorden, bepaal de amplitude en de beginfase van de oscillatie.
2. Een bolletje met een netto massa van $m = 2 \text{ g}$ (netto massa is hier de massa van het bolletje minus de door het bolletje verplaatste olie-massa, de opwaartse kracht



Figuur 1.7: Een massa m_1 hangt aan een elastiek. Op $t = -t_1$ wordt de ring m_2 losgelaten.

kan dus buiten beschouwing worden gelaten) wordt op tijdstip $t = 0$ losgelaten boven in een groot vat gevuld met olie. Nadat het bolletje is losgelaten beweegt het naar beneden en bereikt uiteindelijk (formeel na oneindig lange tijd) een maximale snelheid van 0.05 m/s. Met deze snelheid blijft het bolletje voortbewegen totdat het op de bodem van de cilinder terecht komt.

- (a) Schets bovenstaande situatie en teken de krachten die op het bolletje werken. Stel de krachtenbalans op.
 - (b) Bepaal de waarde van de wrijvingscoëfficiënt, f , en leid de vergelijking af voor de snelheid, $v(t)$, van het bolletje. Bepaal ook de tijdsconstante, τ (= tijdstip waarop het bolletje een snelheid van $0,63 \cdot 0,05$ m/s heeft bereikt).
 - (c) Leid de vergelijking af voor de plaats, $x(t)$, van het bolletje. Gebruik voor de positie op $t = 0$ de waarde 0 m. Wat is de positie van het bolletje op het tijdstip $t = \tau$?
 - (d) Schets het verloop van (1) de versnelling a , (2) de snelheid v , en (3) de plaats z , van het bolletje als functie van de tijd. Zet waarden langs de assen!
3. Een stalen kogeltje (bol) en een even zware 'tennisbal' hebben dezelfde massa: 30 g. Beide rollen vanaf een hoogte van 10 cm (beginsnelheid 0 m/s) naar beneden en komen op een wrijvingsloze oppervlakte, waarop ze verder rollen.
- (a) Waarom hebben bol en bal dezelfde totale kinetische energie, en hoe groot is die?

- (b) Waarom hebben ze niet dezelfde snelheid?
- (c) Bereken de snelheid van de 'tennisbal' als die een diameter heeft van 3 cm. Neem voor het gemak aan dat de dikte verwaarloosbaar is, oftewel dat alle massa op een afstand 1,5 cm van het midden van de bal zit.
- (d) De rollende tennisbal (bal1) botst op een stilliggende bal (bal2) met precies dezelfde eigenschappen. Bereken snelheden van bal1 en bal2 na de botsing.
- (e) Bereken de snelheden na botsing met een stilliggende bal3 (in plaats van bal2) die wel dezelfde afmeting heeft, maar een vier keer zo grote massa (die U ook weer geconcentreerd op het boloppervlak mag aannemen).

Opmerking: *verwaarloos alle luchtwrijving, evenals wrijving bij het naar beneden rollen.*

Hoofdstuk 2

Elektriciteitsleer

Inleiding

Dit hoofdstuk beperkt zich tot de behandeling van elektrische eigenschappen van eenvoudige elektrische schakelingen. Het zal blijken dat deze eigenschappen gekarakteriseerd kunnen worden door eerste- en tweede-orde differentiaalvergelijkingen die van dezelfde soort zijn als de vergelijkingen die gebruikt worden om mechanische systemen te beschrijven. In plaats van veranderende positie en snelheid van massa's kijken we nu naar veranderende ladingspositie en elektrische stroom. Omdat we ons beperken tot deze veranderende variabelen komen gelijkspanning en gelijkstroom amper aan de orde: de behandelde toepassingen betreffen wisselstroom en wisselspanning, en de daarmee samenhangende grootheden.

2.1 Elektrische grootheden en symbolen

Bij internationale afspraak is de meest elementaire elektrische grootheid de elektrische stroom, die een stroomsterkte I heeft die gemeten wordt in ampères (A). De andere grootheden zijn daar aan gekoppeld: in de dimensiebeschouwing zal voor specifiek elektrische grootheden altijd de dimensie [I] met een of andere exponent voorkomen (zie Tabel A.3).

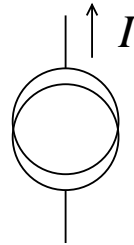
Fysisch betekent stroom een transport van elektrische lading Q (gemeten in coulomb, C), oftewel:

$$I = \frac{dQ}{dt} \quad \text{of} \quad Q = \int I dt \quad (2.1)$$

Het hieraan direct gekoppelde netwerkelement is de:

Ideale stroombron. Dit is een (fysisch niet volledig realiseerbare) stroombron

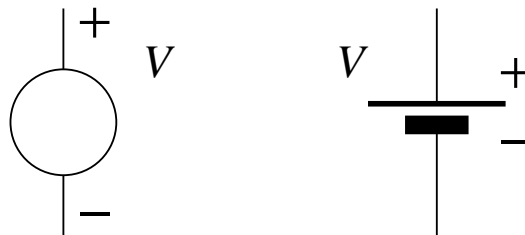
die een stroom I levert (eenheid ampère, A), die onafhankelijk is van de belasting, oftewel onafhankelijk van de hoeveelheid geleverde stroom.



Figuur 2.1: Symbool voor stroombron. Een stroom heeft een richting, aangegeven met de pijl. Bij een wisselstroombron fluctueert die richting. Dat wordt vaak aangegeven met het teken \sim of met \approx .

Ideale spanningsbron. Een spanningsbron die een vaste spanning levert (eenheid volt, V), onafhankelijk van de belasting, oftewel van hoeveel vermogen geleverd moet worden (ook een ideaal geval dat niet volledig fysisch realiseerbaar is). De dimensie van spanning is vermogen (P , gemeten in watt, W) per ampère, oftewel, $[ML^2T^{-3}I^{-1}]$. In formule:

$$V = P/I \quad (\text{V}) \quad (2.2)$$

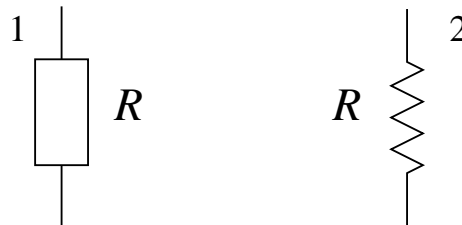


Figuur 2.2: Twee symbolen voor spanningsbron; de linkervorm kan zowel voor gelijkspanningsbron als voor wisselspanningsbron worden gebruikt, het rechtersymbool wordt alleen gebruikt voor gelijkspanningsbron (bv. batterij). Een spanning, of potentiaalverschil, is gedefinieerd tussen punten. Een punt heeft een hogere potentiaal dan de andere. Het punt met de hoogste potentiaal wordt aangeduid met een $+$ teken, het punt met de laagste potentiaal met een $-$ teken. Bij een wisselspanningsbron fluctueren die locaties. Evenals voor de wisselstroom wordt dat vaak aangegeven met het teken \sim of met \approx .

Weerstand. Het elektrisch analogon van wrijving, waarin energie wordt gedissipeerd (verbruikt: omgezet in warmte). De weerstandsterm R is het reële deel van elke complexe *impedantie* Z . De weerstand wordt gemeten in ohm (Ω). Een elektrische spanning V levert door een weerstand R de stroom I , waarvoor onder meer de volgende vergelijkingen gelden:

$$R = V/I \quad (\Omega) \quad (2.3)$$

$$P = IV = \frac{V^2}{R} = I^2R \quad (\text{W}) \quad (2.4)$$



Figuur 2.3: Twee veel voorkomende symbolen, 1 en 2, voor een weerstand. De weerstand R van een element bepaalt hoeveel stroom I door dat element loopt bij een opgelegde spanning V .

Condensator. Een condensator C kan lading Q opslaan en die later weer teruggeven. De eenheid is farad, F. Relaties tussen de de hiervoor behandelde grootheden zijn:

$$C = Q/V \quad (\text{F}) \quad (2.5)$$

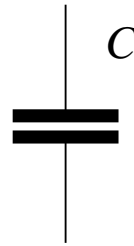
$$I = \frac{dQ}{dt} = \frac{d(CV)}{dt} = C \frac{dV}{dt} \quad (\text{A}) \quad (2.6)$$

en ook

$$V = \frac{1}{C} \int I dt. \quad (\text{V}) \quad (2.7)$$

De capaciteit C komt ‘overeen’ met de reciproke mechanische stijfheid, de zogenaamde compliantie $c = 1/s$. [zie fig.2.4]

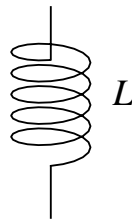
Spoel. Enigszins vergelijkbaar met de rol van de massa in de mechanica heeft de spoel met zelfinductie L (eenheid henry, H) de eigenschap veranderingen in stroom enigszins tegen te werken. Hoe groter de zelfinductie L des te langer moet een opgelegde spanning V er tegenaan ‘duwen’ om er een stroom door



Figuur 2.4: Symbool voor condensator. De capaciteit C (eenheid farad, F) van een element bepaalt hoeveel lading Q in dat element kan worden opgeslagen bij een opgelegde spanning V .

te krijgen. Dit is terug te vinden in de relatie tussen stroom, spanning en zelfinductie:

$$V = L \frac{dI}{dt}. \quad (2.8)$$



Figuur 2.5: Symbool voor spoel. De zelfinductie L (eenheid henry, H) van een element bepaalt hoe snel stroom I door dat element doorgelaten kan worden bij een opgelegde spanning V .

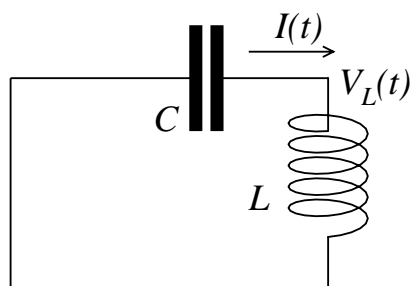
2.1.1 Voorbeeld 1: LC-kring

De kring in Fig.2.6 bestaat uit een serieschakeling van een condensator en een spoel. Omdat er geen bron is moet de som van alle spanningen over de hele kring 0 zijn. Er kan wel een stroom lopen vanaf $t = 0$ wanneer op dat moment de condensator opgeladen is. De spanningsconditie is dus:

$$\sum_{\text{kring}} V = 0. \quad (2.9)$$

In dit geval levert dat:

$$\frac{Q}{C} + L \frac{dI}{dt} = 0 \quad (2.10)$$



Figuur 2.6: Seriegeschakelde condensator en spoel, zonder bron.

Differentieer vgl. 2.10 een maal naar de tijd omdat dan $\frac{dQ}{dt} = I$ gebruikt kan worden, en alleen I als variabele in de vergelijking blijft:

$$L \frac{d^2 I}{dt^2} + \frac{1}{C} \frac{dQ}{dt} = L \frac{d^2 I}{dt^2} + \frac{1}{C} I = 0 \quad (2.11)$$

of

$$\frac{d^2 I}{dt^2} + \frac{1}{LC} I = 0. \quad (2.12)$$

Mathematisch is deze vergelijking gelijk aan vgl.1.12 (en vgl.1.39) en de oplossing is daarom van dezelfde vorm als die in vgl.1.13:

$$I(t) = A \cos(\omega t + \varphi) \quad \text{met} \quad \omega = \frac{1}{\sqrt{LC}} \quad (2.13)$$

waarin A en φ constanten zijn die volgen uit de randvoorwaarden (beginvoorwaarden). De beginvoorwaarden (op $t = 0$): $I(0) = 0$ en $V(0) = V_L = V_0$ leveren:

$$I(0) = A \cos \varphi = 0 \quad (2.14)$$

$$\begin{aligned} V_L(0) &= L \left. \frac{dI}{dt} \right|_{t=0} = -LA\omega \sin(\omega \cdot 0 + \varphi) \\ &= -LA \frac{1}{\sqrt{LC}} \sin \varphi = -A \sqrt{\frac{L}{C}} \sin \varphi. \end{aligned} \quad (2.15)$$

De eerste vergelijking (2.14) levert $\varphi = \pi/2$ (formeel $\pm n\pi$), en daarmee volgt uit vgl.2.15 de waarde voor A (uiteraard formeel met het gegeven teken als de hiervoor genoemde n even is, en met het tegenstelde teken als n oneven is):

$$A = -\sqrt{\frac{C}{L}} V_0 \quad (2.16)$$

hetgeen als eindresultaat levert:

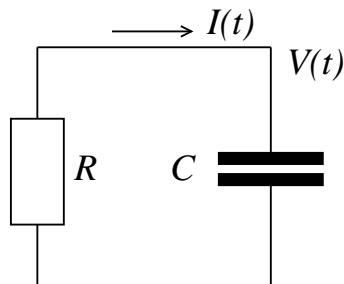
$$\begin{aligned} I(t) &= \sqrt{\frac{C}{L}} V_0 \sin \omega t \\ V(t) &= V_0 \cos \omega t \end{aligned} \quad (2.17)$$

met, evenals in vgl.2.13

$$\omega = 2\pi f = \frac{1}{\sqrt{LC}}$$

Controleer dat ω de dimensie $[T^{-1}]$ heeft.

2.1.2 Voorbeeld 2: RC-kring



Figuur 2.7: Seriegeschakelde weerstand en condensator, zonder bron.

De RC-serie-kring bestaat uit een in serie geschakelde weerstand en condensator. De som van de spanningen over de kring moet weer nul zijn, zodat

$$\sum_{\text{kring}} V = IR + \frac{Q}{C} = 0 \quad (2.18)$$

en

$$\frac{dI}{dt} + \frac{1}{RC}I = 0. \quad (2.19)$$

Fysisch kan hier slechts een stroom gaan lopen als op het de condensator op het beginstijdstip geladen is, daarna zal de condensator ontladen door de stroom die door de weerstand loopt, en daar de potentiële energie (beginenergie) van de condensator verbruikt: omzet in warmte.

De oplossing is vergelijkbaar aan die van het mechanische systeem van een massaloze veer die wel een wrijving ondervindt. Komt in de praktijk niet voor.

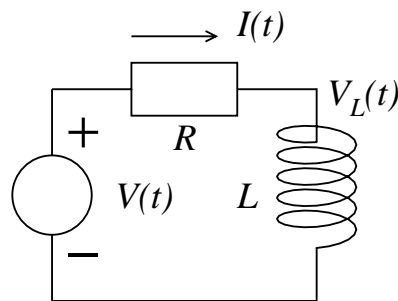
De oplossing van de eerste orde differentiaalvergelijking (2.19) is:

$$I(t) = Ae^{-t/\tau} \quad \text{met} \quad \tau = RC \quad (2.20)$$

waar τ de tijdconstante van de kring wordt genoemd. Deze tijdconstante geeft aan hoe snel de condensator ontlad. A wordt weer bepaald door de beginvoorwaarde, bv. $V_C = V_0$ op $t = 0$ geeft $A = -V_0/R$.

Ga na dat de dimensies van de berekende A en τ kloppen.

2.1.3 Voorbeeld 3: RL-kring met voeding



Figuur 2.8: Seriegeschakelde weerstand en spoel, met bron.

Ook hier moet de som van alle spanningen over de totale kring weer 0 zijn. Dat is equivalent aan de bewering dat de som van de spanningen over spoel en weerstand gelijk moet zijn aan de bronspanning. Met andere woorden:

$$\sum_{\text{kring}} V = -V(t) + IR + L \frac{dI}{dt} \quad (2.21)$$

Het minteken bij de bronterm $V(t)$ moet erbij omdat we de spanningen in de kring optellen terwijl we rechtsom door de kring lopen. In die richting is de spanningsval (spanning beginpunt *min* spanning eindpunt) over de spanningsbron negatief, maar over de weerstand positief.

Veronderstel nu dat op $t = 0$ de spanningsbron wordt aangeschakeld op de constante waarde V_0 , of

$$V = 0 \quad \text{voor} \quad t < 0 \quad (2.22)$$

$$V = V_0 \quad \text{voor} \quad t \geq 0. \quad (2.23)$$

Voor $t < 0$ is de stroom dan 0, en voor $t \geq 0$ geldt:

$$\frac{dI}{dt} + \frac{R}{L}I = \frac{V_0}{L}. \quad (2.24)$$

De algemene oplossing hiervoor is (controleer dat!):

$$I = Ae^{-\frac{R}{L}t} + \frac{V_0}{R} \quad (2.25)$$

waar de waarde van de constante A volgt uit de beginvoorwaarde $I = 0$ op $t = 0$. Bedenk dat de zelfinductie van de spoel een abrupte stijging van de stroom voorkomt. Deze conditie levert $A = -V_0/R$, zodat

$$I = \frac{V_0}{R} \left(1 - e^{-\frac{R}{L}t}\right). \quad (2.26)$$

De stroom neemt vanaf $t = 0$ met een *exponentieel afnemende stijging* toe tot de eindwaarde (de asymptoot) V_0/R .

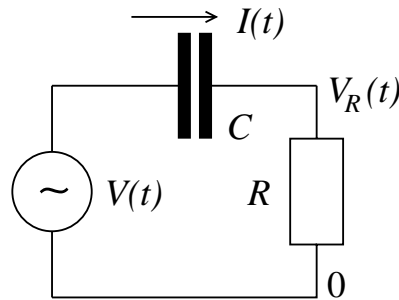
Opmerking: deze berekening is uitgevoerd voor het geval van de gelijkspanningsbron. Als het om een wisselspanningsbron gaat is de differentiaalvergelijking weliswaar gelijk, maar zal een stroom blijven vloeien door zowel weerstand als spoel. De uitwerking daarvan wordt aan de student overgelaten; die is vergelijkbaar aan de uitwerking van het volgende voorbeeld.

2.2 Gedwongen trillingen: wisselspanning en wisselstroom

In de voorgaande voorbeelden is vrijwel uitsluitend ingegaan op de gelijkspannings- en gelijkstroom-effecten in enkele eenvoudige schakelingen. Maar zoals de differentiaalvergelijkingen al aangaven vertonen de kringen grote verwantschap met massa-damping-veer-systemen. We weten daarvan dat die kunnen oscilleren en oscillerend kunnen worden aangedreven. Voor de verwante elektrische kringen zijn de oscillerende responsies (wisselstroom of wisselspanning) ook belangrijker. De aandrijvingen met gelijkspanning (-stroom) leveren slechts in- en omschakelverschijnselen, behalve als er alleen maar een weerstand in de kring zit. In dit deelhoofdstuk (2.2) houden we ons voornamelijk met oscillerende bronnen, en de responsies daarop, bezig. In Fig.(2.9) is sprake van een spanningsbron, die wordt gekarakteriseerd door een amplitude v_0 (V) en een frequentie f (Hz) [hoekfrequentie $\omega = 2\pi f$]. Deze bron is belast met een in serie geschakelde condensator

2.2. GEDWONGEN TRILLINGEN: WISSELSpanNING EN WISSELSTROOM 47

en weerstand¹. Met andere woorden, de spanning is $v(t) = v_0 \cos \omega t$. Gevraagd wordt de spanning over de weerstand te bepalen.



Figuur 2.9: Wisselspanningsbron belast met seriegeschakelde condensator en weerstand.

Dit lossen we op door de kringspanning te bepalen, die uiteraard weer 0 is, en uit de daarmee opgestelde vergelijking de oplossing voor de stroom door R , en daarmee ook de spanning over R , te bepalen.

$$\begin{aligned} \sum_{\text{kring}} v &= -v_{\text{bron}} + v_C + v_R = 0 \\ &= -v_0 \cos \omega t + \frac{q}{C} + Ri. \end{aligned} \quad (2.27)$$

We zetten de bronterm in het linkerlid en differentiëren vervolgens alle termen 1 maal naar de tijd. Dat geeft:

$$-v_0 \omega \sin \omega t = \frac{1}{C} \frac{dq}{dt} + R \frac{di}{dt} = \frac{1}{C} i + R \frac{di}{dt}. \quad (2.28)$$

Dit is opnieuw een eerst-orde-differentiaalvergelijking, maar nu met bronterm. De complete oplossing daarvan is de som van de zgn. particuliere oplossing en van de algemene oplossing. De eerste beschijft in- of omschakeleffecten, de tweede geeft de asymptotische oplossing (geen verandering van parameters, $t \rightarrow \infty$). Die oplossing is dus onafhankelijk van beginvoorwaarden. Dit is de oplossing die we nader zullen analyseren.

Als er een oscillerend bronsgaalaal is met een vaste frequentie, dan zal de stroom die frequentie uiteindelijk exact volgen, maar er kan een faseverschil optreden tussen bronspanning en afgeleverde stroom. [Alleen wanneer de belasting

¹Het is een goed gebruik om voor de wisselspanning en wisselstroom kleine letters i en v te gebruiken, en ze daarmee te onderscheiden van de gelijkspanningscomponenten, en de daaraan gekoppelde langzame veranderingen.

volledig karakteriseerbaar is als weerstand, dan zijn stroom en spanning in fase.] De algemene oplossing voor $i(t)$ is dus van de vorm

$$i(t) = i_0 \cos(\omega t + \varphi). \quad (2.29)$$

Invullen in de voorgaande vergelijking levert:

$$-v_0\omega \sin \omega t = \frac{i_0}{C} \cos(\omega t + \varphi) - Ri_0\omega \sin(\omega t + \varphi). \quad (2.30)$$

Deze vergelijking kunnen we oplossen door gebruik te maken van de algemene formules voor cosinus en sinus van de som van twee hoeken:

$$\cos(\alpha + \beta) = \cos(\alpha) \cos(\beta) - \sin(\alpha) \sin(\beta) \quad (2.31)$$

$$\sin(\alpha + \beta) = \sin(\alpha) \cos(\beta) + \cos(\alpha) \sin(\beta). \quad (2.32)$$

Dit passen we toe op de twee termen in het rechterlid van vgl. 2.30, om te komen tot

$$\begin{aligned} -v_0\omega \sin \omega t &= \frac{i_0}{C} \cos(\omega t) \cos(\varphi) - \frac{i_0}{C} \sin(\omega t) \sin(\varphi) \\ &\quad - Ri_0\omega \sin(\omega t) \cos(\varphi) - Ri_0\omega \cos(\omega t) \sin(\varphi). \end{aligned} \quad (2.33)$$

Vervolgens brengen we alle termen links van het is-gelijkteken en combineren de termen voor $\sin \omega t$ en voor $\cos \omega t$:

$$\begin{aligned} &\left(v_0\omega - \frac{i_0}{C} \sin \varphi - i_0 R \omega \cos \varphi \right) \sin \omega t \\ &+ \left(\frac{i_0}{C} \cos \varphi - i_0 R \omega \sin \varphi \right) \cos \omega t = 0. \end{aligned} \quad (2.34)$$

Omdat dit voor alle waarden van t moet gelden, moeten de beide termen tussen haken gelijk zijn aan nul. De tweede term levert:

$$\tan \varphi = \frac{1}{RC\omega} \quad \text{en dus} \quad \varphi = \arctan \left(\frac{1}{RC\omega} \right), \quad (2.35)$$

en de eerste term geeft

$$\begin{aligned} i_0 &= \frac{v_0\omega}{\frac{1}{C} \sin \varphi + \omega R \cos \varphi} = \frac{v_0\omega / \cos \varphi}{\frac{1}{C} \tan \varphi + \omega R} \\ &= \frac{v_0\omega \sqrt{\frac{1}{R^2 C^2 \omega^2} + 1}}{\frac{1}{C} \frac{1}{RC\omega} + R\omega} \\ &= \frac{v_0\omega C \sqrt{1 + R^2 C^2 \omega^2}}{1 + R^2 C^2 \omega^2} = \frac{v_0\omega C}{\sqrt{1 + R^2 C^2 \omega^2}} \end{aligned} \quad (2.36)$$

Hierbij is gebruik gemaakt van de goniometrische formule

$$\frac{1}{\cos^2 \varphi} = \tan^2 \varphi + 1$$

die eenvoudig volgt uit de bekende vorm

$$1 = \sin^2 \varphi + \cos^2 \varphi.$$

Combinatie van vgl. 2.29, 2.35 en 2.36 levert tenslotte

$$i(t) = \frac{v_0 \omega C}{\sqrt{1 + R^2 C^2 \omega^2}} \cos \left(\omega t + \arctan \frac{1}{RC\omega} \right). \quad (2.37)$$

Uiteraard is de spanning over R dan

$$v(t) = \frac{v_0 \omega RC}{\sqrt{1 + R^2 C^2 \omega^2}} \cos \left(\omega t + \arctan \frac{1}{RC\omega} \right). \quad (2.38)$$

Conclusie:

Zelfs voor de betrekkelijk eenvoudige schakeling van Fig.2.9 is het vrij ingewikkeld om de amplitude en fase van de respons op deze manier uit te rekenen. Er moeten onder meer nogal wat goniometrische formules gebruikt worden. Gelukkig is er een veel eenvoudiger manier om dit soort schakelingen door te rekenen. Daarbij wordt gebruik gemaakt van complexe getallen. Een samenvatting van de voor dit college belangrijkste eigenschappen is gegeven in Appendix D.

2.3 Complexe schrijfwijze voor wisselstromen en -spanningen

De wisselstroom

$$i(t) = i_0 \cos(\omega t + \varphi) \quad (2.39)$$

wordt gerepresenteerd door het complexe getal

$$i_0 e^{i(\omega t + \varphi)} = i_0 e^{i\varphi} e^{i(\omega t)}. \quad (2.40)$$

De representatie betekent in dit geval dat de stroom in vgl.2.39 gelijk is aan het reële deel van vgl.2.40. Met andere woorden: de wisselstroom wordt beschouwd als een draaiende vector, draaiend met de hoekfrequentie ω , waarvan de projectie op de reële as de werkelijke stroom geeft (zie Fig.D.1)

Voorwaarde voor het werken op deze manier is dat, na uitvoering van de complexe berekening, het eindantwoord altijd volgt als het reële deel van de complexe oplossing.

Merk op dat we hier een conflict krijgen in de notatie. De i wordt nu zowel gebruikt voor de complexe $\sqrt{-1}$ als voor de wisselstroomsterkte. Dat is de reden dat elektrotechnici in het algemeen de notatie j gebruiken voor de eenheid langs de imaginaire as, en de i exclusief voor de stroomsterkte. Die notatie zullen we in de rest van dit hoofdstuk ook gebruiken. Als de kans op verwarring gering is, gaan we terug naar het gebruik van i . Dus: $i(t) = \text{Re}\{i_0 e^{j(\omega t + \varphi)}\}$.

2.3.1 Impedantie

Impedantie is een belangrijk begrip in de natuurkunde, en wel in het bijzonder in de elektriciteitsleer. Het is de algemene term voor de grootte met de dimensie van weerstand in een elektrische schakeling. De grootte kan betrekking hebben op een enkel element, maar ook op een willekeurig ingewikkeld netwerk van elementen. In het algemeen is het een complexe grootte, aangeduid met Z , en evenals de weerstand gemeten in ohms (Ω). Het geeft de algemene relatie tussen spanning en stroom, die complex worden geschreven als:

$$\begin{aligned} v(t) &= v_0 e^{j(\omega t + \varphi_v)} \\ i(t) &= i_0 e^{j(\omega t + \varphi_i)} \end{aligned} \tag{2.41}$$

waarmee we voor Z afleiden

$$\begin{aligned} Z = \frac{v(t)}{i(t)} &= \frac{v_0 e^{j(\omega t + \varphi_v)}}{i_0 e^{j(\omega t + \varphi_i)}} \\ &= \frac{v_0}{i_0} e^{j(\omega t + \varphi_v - \omega t - \varphi_i)} \\ &= \frac{v_0}{i_0} e^{j(\varphi_v - \varphi_i)}. \end{aligned} \tag{2.42}$$

Hierin is

$$|Z| = \frac{v_0}{i_0} \quad \text{de amplitudefactor, en} \tag{2.43}$$

$$\arg Z = \arg e^{j(\varphi_v - \varphi_i)} = (\varphi_v - \varphi_i) \quad \text{de fasefactor, of fasedraaiing.} \tag{2.44}$$

We kunnen nu de impedanties van de elementaire netwerkelementen bepalen:

Weerstand De impedantie van een weerstand is, zoals in het voorgaande al is opgemerkt, per definitie eenvoudig de weerstand, want

$$Z_R = \frac{v}{i} = \frac{iR}{i} = R. \quad (2.45)$$

Condensator Voor de condensator is de bepaling van de impedantie iets ingewikkelder. We gebruiken de definitie (vgl.2.6) en differentiëren de complexe spanning (vgl.2.41). De eerste levert:

$$\frac{dv}{dt} = \frac{i}{C} \quad (2.46)$$

de (2.41) levert

$$\frac{dv}{dt} = \frac{d(v_0 e^{j(\omega t + \varphi_v)})}{dt} = j\omega v_0 e^{j(\omega t + \varphi_v)} = j\omega v. \quad (2.47)$$

Tezamen leveren die

$$\frac{i}{C} = j\omega v \quad \text{zodat} \quad v = \frac{i}{j\omega C} \quad (2.48)$$

zodat

$$Z_C = \frac{v}{i} = \frac{1}{j\omega C} = \frac{-j}{\omega C}. \quad (2.49)$$

Spoel Op vergelijkbare wijze vinden we voor de impedantie van de spoel, uit

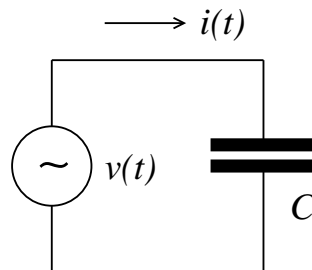
$$v = L \frac{di}{dt} = L j\omega i_0 e^{j(\omega t + \varphi_i)} = j\omega L i \quad (2.50)$$

de relatie

$$Z_L = \frac{v}{i} = j\omega L. \quad (2.51)$$

Samenvattend:

$Z_R = R$
$Z_C = \frac{1}{j\omega C}$
$Z_L = j\omega L$



Figuur 2.10: Wisselspanningsbron belast met condensator.

2.3.2 Voorbeeld 1: Spanningsbron met condensator

Gegeven is de bronspanning

$$v(t) = v_0 \cos \omega t. \quad (2.52)$$

Gevraagd wordt de stroom $i(t)$.

In de complexe notatie schrijven we de bronspanning als

$$v = v_0 e^{j\omega t} \quad (2.53)$$

Daarmee krijgen we:

$$i = \frac{v}{Z_C} = \frac{v_0 e^{j\omega t}}{\frac{1}{j\omega C}} = j\omega C v_0 e^{j\omega t}. \quad (2.54)$$

Hiervan nemen we tot slot het reële deel, en dat levert

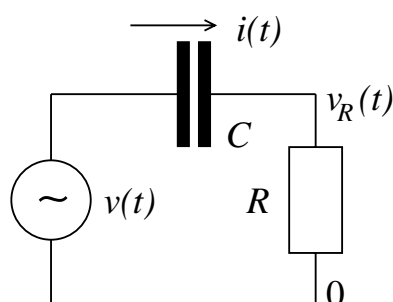
$$\begin{aligned} i(t) &= \operatorname{Re}(i) = \operatorname{Re}(j\omega C v_0 (\cos \omega t + j \sin \omega t)) \\ &= -\omega C v_0 \sin \omega t. \end{aligned} \quad (2.55)$$

Omdat $-\sin \omega t$ een kwart periode terug in de tijd is verschoven ten opzichte van $\cos \omega t$ kunnen we zeggen dat de stroom 90° in fase vóór loopt op de spanning.

2.3.3 Voorbeeld 2: Spanningsbron met condensator en weerstand

Gegeven is de bronspanning

$$v(t) = v_0 \cos \omega t. \quad (2.56)$$



Figuur 2.11: Wisselspanningsbron belast met seriegeschakelde condensator en weerstand.

Gevraagd wordt de spanning $v_R(t)$ over de weerstand.

Opnieuw schrijven we de bronspanning ‘complex’ als $v = v_0 e^{j\omega t}$. De impedantie van de totale belasting van de bron is in het geval van deze serieschakeling van condensator en weerstand

$$Z_{\text{tot}} = Z_C + Z_R = \frac{-j}{\omega C} + R. \quad (2.57)$$

Voor de stroom geldt weer

$$i = \frac{v}{Z_{\text{tot}}} = \frac{v_0 e^{j\omega t}}{\frac{-j}{\omega C} + R} \quad (2.58)$$

en voor de gevraagde spanning over de weerstand

$$v_R = iR = \frac{v_0 e^{j\omega t}}{\frac{-j}{\omega C} + R} R = \left(\frac{v_0 R}{R - \frac{j}{\omega C}} \right) e^{j\omega t} \quad (2.59)$$

De term tussen de grote haken (die we even X noemen) gaan we nu schrijven als $|X|e^{j \arg X}$, om daarmee de amplitude en fase van v_R te bepalen.

$$\left| \frac{v_0 R}{R - \frac{j}{\omega C}} \right| = \frac{|v_0 R|}{\left| R - \frac{j}{\omega C} \right|} = \frac{\omega R C v_0}{\sqrt{1 + \omega^2 R^2 C^2}} \quad (2.60)$$

en

$$\begin{aligned} \arg \left(\frac{v_0 R}{R - \frac{j}{\omega C}} \right) &= \arg(v_0 R) - \arg \left(R - \frac{j}{\omega C} \right) \\ &= 0 - \arctan \left(\frac{-1}{\frac{\omega C}{R}} \right) \\ &= -\arctan \left(\frac{-1}{\omega R C} \right) = \arctan \left(\frac{1}{\omega R C} \right) \end{aligned} \quad (2.61)$$

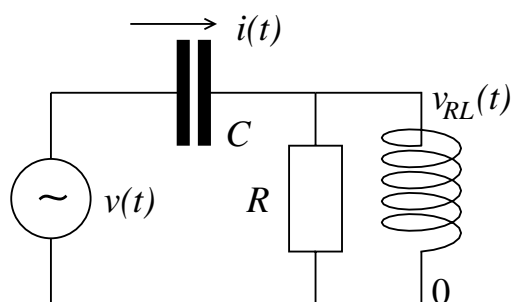
en voor de reële oplossing kunnen we nu deze amplitudefactor en fasefactor direct toepassen op de reële bronspanning, waarmee we vinden

$$v_R(t) = \frac{\omega RC v_0}{\sqrt{1 + \omega^2 R^2 C^2}} \cos(\omega t + \arctan(\frac{1}{\omega RC})) \quad (2.62)$$

welk resultaat (uiteraard) gelijk is aan dat in vgl.2.38.

Merk op dat de amplitudefactor een zgn. hoogdoorlaat-karakter heeft. Voor kleine waarden van ω is de noemer 1 en de teller evenredig met ω . Voor grote waarden van ω wordt de teller –op de factor v_0 na– gelijk aan de noemer zodat het quotiënt 1 wordt. *Ga dit na en schets van het verloop van amplitude en fase als functie van ω .*

2.3.4 Voorbeeld 3: Spanningsbron met serie-parallelschakeling van condensator en weerstand met spoel



Figuur 2.12: Wisselspanningsbron belast met seriegeschakelde condensator plus parallel geschakelde weerstand en spoel.

De bronspanning is opnieuw $v(t) = v_0 \cos \omega t$ [complex: $v = v_0 e^{j\omega t}$].
Gevraagd wordt de (totaal-)stroom i door de schakeling.

Oplossing: De totale impedantie van de kring is

$$Z_{\text{tot}} = Z_C + Z_R \parallel Z_L \quad (2.63)$$

waarin $Z_R \parallel Z_L$ de impedantie van de parallel geschakelde weerstand en spoel aangeeft. Die term berekenen we met de optelling van de reciproke impedanties, wat logisch is omdat over dit deelnetwerk de spanning dezelfde is $v_{RL}(t)$ terwijl de totale stroom de som is van de stromen door de twee takken:

$$i_{\text{tot}} = i_R + i_L \quad (2.64)$$

en dus:

$$\frac{v_{RL}(t)}{Z_R \parallel Z_L} = \frac{v_{RL}(t)}{Z_R} + \frac{v_{RL}(t)}{Z_L} \quad (2.65)$$

en:

$$\frac{1}{Z_R \parallel Z_L} = \frac{1}{Z_R} + \frac{1}{Z_L}. \quad (2.66)$$

Daarmee wordt

$$Z_R \parallel Z_L = \frac{Z_R Z_L}{Z_R + Z_L} \quad (2.67)$$

en

$$\begin{aligned} Z_{\text{tot}} &= Z_C + \frac{Z_R Z_L}{Z_R + Z_L} = \frac{Z_C Z_R + Z_C Z_L + Z_R Z_L}{Z_R + Z_L} \\ &= \frac{\frac{1}{j\omega C} R + \frac{1}{j\omega C} j\omega L + R j\omega L}{R + j\omega L} = \frac{\frac{L}{C} + j(\omega R L - \frac{R}{\omega C})}{R + j\omega L} \end{aligned} \quad (2.68)$$

Modulus en argument van Z_{tot} zijn

$$|Z_{\text{tot}}| = \frac{\sqrt{\left(\frac{L}{C}\right)^2 + \left(\omega R L - \frac{R}{\omega C}\right)^2}}{\sqrt{R^2 + \omega^2 L^2}} \quad (2.69)$$

en

$$\arg(Z_{\text{tot}}) = \varphi_{Z_{\text{tot}}} = \arctan\left(\frac{\omega R L - \frac{R}{\omega C}}{\frac{L}{C}}\right) - \arctan\left(\frac{\omega L}{R}\right). \quad (2.70)$$

Dus

$$i = \frac{v_0 e^{j\omega t}}{Z_{\text{tot}}} = \frac{v_0 e^{j\omega t}}{|Z_{\text{tot}}| e^{j \arg(Z_{\text{tot}})}} = \frac{v_0}{|Z_{\text{tot}}|} e^{j(\omega t - \varphi_{Z_{\text{tot}}})}. \quad (2.71)$$

Het reële deel hiervan levert $i(t)$:

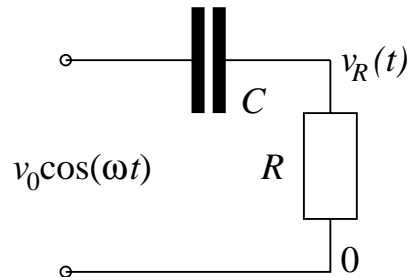
$$i(t) = \frac{v_0}{|Z_{\text{tot}}|} \cos(\omega t - \varphi_{Z_{\text{tot}}}) \quad (2.72)$$

met $|Z_{\text{tot}}|$ en $\arg(Z_{\text{tot}})$ als in vgl. 2.69 en 2.70.

2.4 Enkele toepassingen in schakelingen

2.4.1 Filters

Hoogdoorlaatfilter Dit is hiervoor behandeld in voorbeeld 2, waar de belasting van de wisselspanningsbron een hoogdoorlaatfilterkarakteristiek heeft. Als



Figuur 2.13: Eenvoudig hoogdoorlaatfilter, bestaande uit een condensator en een weerstand.

we de belastingstak afzonderlijk beschouwen. Voor lage frequenties is de impedantie van de condensator $Z_C = 1/(j\omega C)$ veel groter dan de weerstand, en komt er dus een relatief kleine stroom door de weerstand. Voor hoge frequenties is de impedantie van de condensator juist zeer klein zodat de weerstandterm domineert, en de spanning over de weerstand vrijwel gelijk is aan de bronspanning. De absolute waarde van de overdracht van deze schakeling laat het verloop als functie van de frequentie zien:

$$\frac{|v_R|}{v_0} = \frac{R}{\sqrt{R^2 + \frac{1}{\omega^2 C^2}}} = \frac{\omega RC}{\sqrt{1 + \omega^2 R^2 C^2}} \quad (2.73)$$

De middelste vorm is handig voor het bekijken van het gedrag bij grote ω , de rechtermoet is dat voor kleine ω .

Laagdoorlaatfilter Omwisselen van de posities van weerstand en condensator, zie figuur 2.14, betekent geen verschil voor de stroom door het circuit, maar wel voor de spanning over de uitgangsgrootheid, nu de condensator.

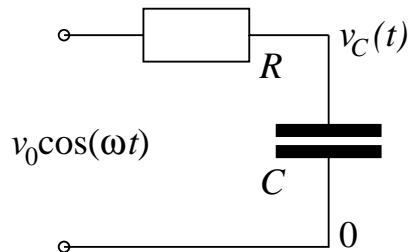
In dit geval is de amplitude-overdracht:

$$\frac{|v_C|}{v_0} = \frac{\frac{1}{\omega C}}{\sqrt{R^2 + \frac{1}{\omega^2 C^2}}} = \frac{1}{\sqrt{1 + \omega^2 R^2 C^2}} \quad (2.74)$$

Ga na wat het faseverloop is van de overdracht als functie van ω , en vergelijk de resultaten van hoogdoorlaatfilter (HPF, van high-pass filter) en laagdoorlaatfilter (LPF, van low-pass filter).

2.4.2 Transmissielijn 1: karakteristieke impedantie

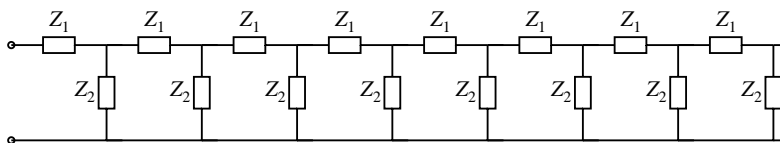
Transmissielijnen, of kabels, zijn opgebouwd te denken (of werkelijk opgebouwd) uit aaneengeschakelde elementen die per element een component bevatten die de



Figuur 2.14: Eenvoudig laagdoorlaatfilter, bestaande uit een weerstand en een condensator.

impedantie in de lengterichting weergeeft en een component die de impedantie in de dwarsrichting weergeeft. Voor de bekende coaxiale kabel van kabelnetwerken wordt de dwarscomponent bepaald door de capaciteit tussen kern en mantel van de kabel, die als condensator werken. De longitudinale component bevat in het ideale geval alleen een inductieve component (spoel), de weerstand is minimaal. De (hierna te definiëren) afsluitimpedantie van zo'n kabel kan wel een equivalente weerstand zijn, ook al zitten er geen weerstandselementen in de kabel.

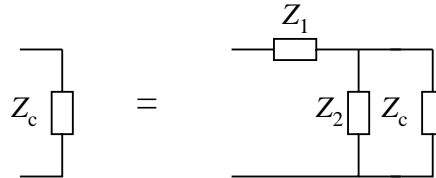
Een ander voorbeeld is het neurale axon. Daarin geeft de longitudinale component de weerstand in het axoplasma weer, en de dwarscomponent de membraanweerstand en membraancapaciteit. De karakteristieke impedantie van een kabel is



Figuur 2.15: Karakteristieke elementen van een kabel: longitudinale componenten en dwarscomponenten. De impedanties van deze componenten hangen in de praktijk af van de afmetingen en de materiaaleigenschappen: de impedantie van de longitudinale component, Z_1 , is in het algemeen evenredig met de lengte Δx en omgekeerd evenredig met het oppervlak van de doorsnede $\frac{\pi}{4}d^2$; de impedantie van de dwarscomponent, Z_2 , is evenredig met de diameter d en omgekeerd evenredig met de omtrek $\pi d \Delta x$.

die impedantiewaarde van een enkel element die equivalent is aan die van een oneindig lange kabel. Met andere woorden, voor een bron maakt het geen verschil of die wordt belast met de kabel of met een enkel element dat een impedantie heeft die gelijk is aan de karakteristieke impedantie van de kabel.

Een element met die impedantie is daarom ook te gebruiken om daar een afgekort stuk kabel mee af te sluiten zonder dat dat merkbare invloed heeft op de impedantie van de kabel. Dit geldt ook als het stuk kabel zo kort is dat het maar een set van elementen bevat, oftewel: De gelijkheid in Fig.2.16 kunnen we ook in



Figuur 2.16: Karakteristieke impedantie Z_c van een kabel: deze verandert niet als er een willekeurig lang stuk kabel wordt voorgezet.

formulevorm noteren:

$$Z_c = Z_1 + Z_2 \parallel Z_c = Z_1 + \frac{Z_2 Z_c}{Z_2 + Z_c} \quad (2.75)$$

hetgeen te schrijven is als

$$Z_c^2 - Z_1 Z_c - Z_1 Z_2 = 0. \quad (2.76)$$

Dit bekijken we nu voor een kort stukje Δx coaxiale kabel (coax-kabel). De zelfinductie hiervan is $L_x \Delta x$ henry (L_x is de zelfinductie per lengte-eenheid, in henry per meter) en de capaciteit van het stukje is $C_x \Delta x$ (C_x evenzo in farad per meter). Voor het stukje Δx vinden we dan

$$Z_1 = j\omega L_x \Delta x \quad (2.77)$$

$$Z_2 = \frac{1}{j\omega C_x \Delta x}$$

Dit vullen we in vergelijking 2.76 in, waarmee

$$Z_c^2 - j\omega L_x \Delta x Z_c - j\omega L_x \Delta x \frac{1}{j\omega C_x \Delta x} = \quad (2.78)$$

$$Z_c^2 - j\omega L_x \Delta x Z_c - \frac{L_x}{C_x} = 0 \quad (2.79)$$

Als we nu Δx heel klein kiezen (limiet $\Delta x \rightarrow 0$) dan kunnen we de middelste term met Δx verwaarlozen zodat we overhouden

$$Z_c^2 - \frac{L_x}{C_x} = 0$$

en dus

$$Z_c = \sqrt{\frac{L_x}{C_x}}. \quad (2.80)$$

Dit is een reëel getal dat onafhankelijk is van de frequentie. Met ander woorden, de karakteristieke impedantie van een verliesvrije coax-kabel is een weerstand (in de praktijk bv. 50Ω); spanning en stroom zijn daarom in fase, en hebben voor alle frequenties dezelfde verhouding. Een signaal dat over een dergelijke kabel wordt verstuurd verliest dus niets van zijn vorm, er kan slechts een amplitudefactor en een looptijd (vertraging) optreden.

Een coax-kabel die met de karakteristieke impedantie wordt afgesloten lijkt oneidig lang te zijn. Het praktisch belangrijke effect daarvan is dat er geen reflecties aan het eind zullen optreden. Daarom dienen de op de kabel aangesloten apparaten de goede aansluitimpedantie te hebben; wanneer dat niet het geval is dan treden er snel significante, storende reflecties op.

Merk op dat in vgl.2.80 het quotiënt van zelfinductie per meter en capaciteit per meter voorkomt. In dimensie termen

$$\begin{aligned} [Z_c] &= \sqrt{[\text{henry/m}]/[\text{farad/m}]} \\ &= [\text{LMT}^{-2}\text{I}^{-2}]^{0.5}/[\text{L}^{-3}\text{M}^{-1}\text{T}^4\text{I}^2]^{0.5} \\ &= [\text{L}^4\text{M}^2\text{T}^{-6}\text{I}^{-4}]^{0.5} \\ &= [\text{L}^2\text{MT}^{-3}\text{I}^{-2}], \end{aligned} \quad (2.81)$$

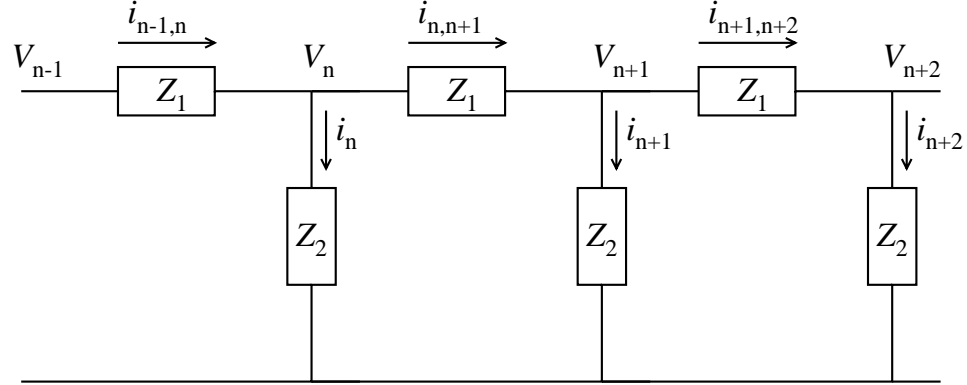
wat precies de dimensie van weerstand Ω is. Dit resultaat krijgen we ook als we naar de wortel uit het quotient van L en C (niet per meter) kijken, omdat de verandering ‘per meter’ in beide termen gelijk is, en dus uit het quotiënt verdwijnt.

2.4.3 Transmissielijn 2: transmissie-eigenschappen

Zoals de naam al aangeeft is de belangrijkste functie van een transmissielijn het overdragen van gegevens (Engels: data). Optimale overdracht van gegevens vereist

1. snel transport
2. verwaarloosbare vervorming.

We zullen nu aangeven hoe de karakteristieken van Z_1 en Z_2 (zie Fig. 2.15) deze gewenste eigenschappen beïnvloeden.



Figuur 2.17: Discrete sectie van een transmissielijn. Longitudinale impedantie per element met lengte Δx : $Z_1 = Z_x \cdot \Delta x$. Transversale impedantie per element: $Z_2 = 1/Y_2$ (Y_2 is de admittantie): $Y_2 = Y_x \cdot \Delta x$.

We gaan nu rond het knooppunt n de relatie tussen stromen en spanningen opzetten:

$$\begin{array}{rcll}
 & V_n & -V_{n+1} & = i_{n,n+1} \cdot Z_1 & - \\
 V_{n-1} - & V_n & & = i_{n-1,n} \cdot Z_1 & + \\
 \hline
 V_{n-1} - & 2V_n & +V_{n+1} & = (i_{n-1,n} - i_{n,n+1}) \cdot Z_1 & \\
 & & & = i_n \cdot Z_1 &
 \end{array} \quad (2.82)$$

Bedenk nu dat de genummerde elementen afstanden Δx langs de kabel vertegenwoordigen. Neem aan dat V_n gemeten is op punt x , dan ligt V_{n-1} op $x - \Delta x$ en V_{n+1} op $x + \Delta x$. Het linkerlid van het resultaat in vgl.2.82 is de discrete benadering van de tweede-orde afgeleide van V :

$$V_{n-1} - 2V_n + V_{n+1} = (\Delta x)^2 \frac{\partial^2 V(x)}{\partial x^2} \quad (2.83)$$

zodat

$$\frac{\partial^2 V(x)}{\partial x^2} = \frac{Z_1}{(\Delta x)^2} i_n \quad (2.84)$$

De benadering wordt exact in de limiet $\Delta x \rightarrow 0$.

Voor de transversale tak geldt:

$$V_n = Z_1 \cdot i_n \quad (2.85)$$

$$i_n = Y_2 \cdot V_n. \quad (2.86)$$

Combinatie hiervan met dat van vgl.2.84 levert:

$$\begin{aligned}\frac{\partial^2 V(x)}{\partial x^2} &= \frac{Z_1 Y_2}{(\Delta x)^2} V_n \\ &= Z_x \cdot Y_x V(x)\end{aligned}\quad (2.87)$$

Dit is de algemene kabelvergelijking. Bijzondere gevallen treden op als Z_x en Y_x bijzondere eigenschappen hebben. Twee gevallen zijn van bijzonder belang voor de transmissieëigenschappen van neuronen:

1. $Z_1 = Z_x \cdot \Delta x$, de longitudinale impedantie is inductief (spoel) en $Z_2 = 1/(Y_x \cdot \Delta x)$ de transversale impedantie is capacitief (condensator) [dit leidt tot de golfvergelijking, en ideale transmissie]
2. Z_1 is resistief (weerstand) en Z_2 is capacitief [leidt tot een vorm die vergelijkbaar is met de diffusievergelijking, zie Hoofdstuk 3]

Golfvergelijking

Met $Z_1 = j\omega L_x \Delta x$ en $Y_2 = 1/Z_2 = j\omega C_x \Delta x$ wordt vergelijking 2.87:

$$\frac{\partial^2 V(x, t)}{\partial x^2} = -L_x \cdot C_x \omega^2 V(x, t) = L_x \cdot C_x \frac{\partial^2 V(x, t)}{\partial t^2} \quad (2.88)$$

Merk op dat de dimensie van $L_x \cdot C_x$ is $[L^{-2}T^2]$ oftewel een reciproke kwadratische snelheidsdimensie. Inderdaad blijkt deze term de voortplantingssnelheid langs de kabel te bepalen. Noem $L_x \cdot C_x = 1/c_k^2$. Dan wordt bovenstaande vergelijking:

$$\frac{\partial^2 V(x, t)}{\partial x^2} = \frac{1}{c_k^2} \frac{\partial^2 V(x, t)}{\partial t^2}. \quad (2.89)$$

Deze vergelijking wordt de golfvergelijking genoemd (zie appendix C.5). De algemene oplossing hiervan is:

$$V(x, t) = f_1(x - c_k \cdot t) + f_2(x + c_k \cdot t) \quad (2.90)$$

waarbij f_1 een willekeurige golf is die zich in de plus- x -richting voortplant, en f_2 een golf die de andere kant op gaat. Dat dit inderdaad een oplossing biedt is gemakkelijk te controleren door het resultaat in te vullen in de golfvergelijking (gebruik vgl.C.12 voor het differentiëren).

Als we f_1 nader bekijken dan zien we dat de oplossing gelijk blijft zolang $x - c_k \cdot t$ gelijk blijft, en dat geeft precies de vergelijking die zegt dat de waarde op een punt x zich met de snelheid c_k voortbeweegt. De vorm van f_1 verandert hierbij niet.

Diffusievergelijking

Met $Z_1 = R_x \Delta x$ en $Y_2 = 1/Z_2 = j\omega C_x \Delta x$ wordt vergelijking 2.87:

$$\frac{\partial^2 V(x, t)}{\partial x^2} = R_x \cdot C_x j\omega V(x, t) = R_x \cdot C_x \frac{\partial V(x, t)}{\partial t} \quad (2.91)$$

Het belangrijke verschil met de golfvergelijking is dat de afgeleide naar t nu van de eerste orde is. De oplossing van deze vergelijking verschilt zeer van de oplossing van de golfvergelijking. Hier verandert het signaal wel over de afstand en over de tijd. De oplossing komt uitgebreid aan de orde in de volgende hoofdstukken.

Algemeen

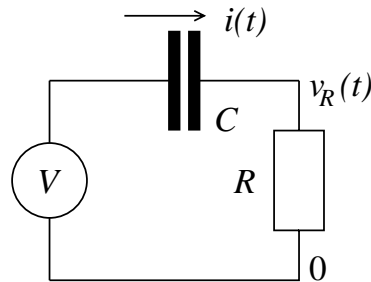
Ook complexere vormen van Z_1 en Z_2 kunnen voorkomen. Met name is het in de praktijk al gauw zo dat een capacatieve term vergezeld gaat van een lekweerstand, evenals dat de longitudinale term een resistief verlies zal bevatten.

Tenslotte, de fysische realiseerbaarheid legt natuurlijke grenzen aan de maximale waarde van de voortplantingssnelheid. De waarde van c_k zal kleiner blijven dan de lichtsnelheid, de maximale snelheid van elektromagnetische golven in vacuüm. Voor de uitwerking van de afhankelijkheid van de materiaaleigenschappen in een coax-kabel wordt verwezen naar desbetreffende specifieke literatuur (bv. Pain, 1993, Hoofdstuk 6)².

²H. J. Pain (1993) *The Physics of Vibrations and Waves* (Wiley), Hoofdstuk 6: Waves on Transmission Lines.

2.5 Vraagstukken

1. Gegeven het volgende elektrische circuit:

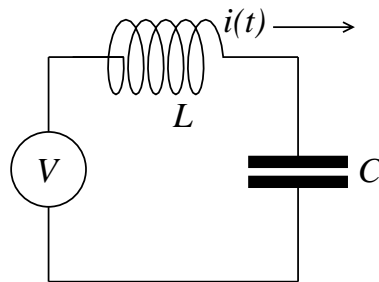


Figuur 2.18:

met $R = 10 \Omega$, $C = 2 \mu\text{F}$ en $V = V_0 = 10 \text{ V}$.

- Geef de differentiaalvergelijking die de relatie tussen stroomsterkte en tijd beschrijft.
- Los uit deze differentiaalvergelijking de stroomsterkte als functie van de tijd op.
- Welke mechanische opstelling is equivalent met dit circuit?
- Welke rol speelt –zo bekeken– de weerstand R en de capaciteit C ?
- Wat is de tijdconstante in dit circuit?

2. Gegeven onderstaand circuit:



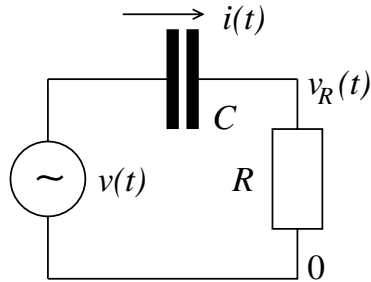
Figuur 2.19:

met $L = 0,2 \text{ H}$, $C = 3 \mu\text{F}$ en $V = V_0 \sin(\omega t)$ met $V_0 = 8 \text{ V}$.

- Leid een vergelijking af voor de stroomsterkte als functie van de tijd. Bespreek het resultaat voor kleine frequentie ($\omega \rightarrow 0$), op resonantie, en voor grote frequentie ($\omega \rightarrow \infty$).

- (b) Met welke mechanische constante correspondeert $1/\sqrt{LC}$?
 (c) Met welke frequentie zal dit systeem gaan oscilleren?

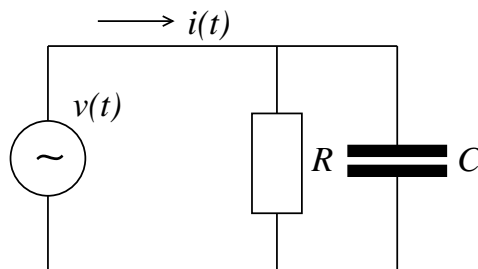
3. Gegeven het volgende circuit:



Figuur 2.20:

- (a) Geef de differentiaalvergelijking die de relatie tussen stroomsterkte en tijd beschrijft.
 (b) Het circuit is aangesloten op een wisselspanning: $v(t) = V_0 \cos(\omega t)$. Hoe verwacht je dat de stroomsterkte eruit zal zien?
 (c) Los de differentiaalvergelijking van a) op door $i(t) = I_0 \cos(\omega t + \varphi)$ in te vullen. Los I_0 en φ op.
 (d) Welke mechanische opstelling lijkt equivalent met dit circuit?

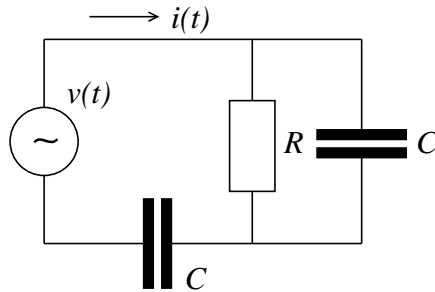
4. Gegeven is de volgende schakeling:



Figuur 2.21:

- (a) Wat is de totale impedantie van dit systeem?
 (b) Gegeven $v(t) = V_0 \cos(\omega t)$. Schrijf deze spanning als een complexe e -macht.
 (c) Wat is nu de stroomsterkte in dit systeem?

5. Gegeven is de volgende schakeling:

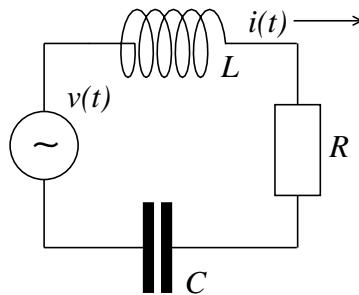


Figuur 2.22:

Beide condensatoren hebben gelijke capaciteit van $C = 1 \mu\text{F}$, en verder is $R = 150 \Omega$ en $v(t) = 7,5 \cos \omega t$.

- Wat is de totale impedantie van dit systeem?
- Schrijf de spanning als een complexe e -macht.
- Wat is nu de spanning over de rechter condensator?

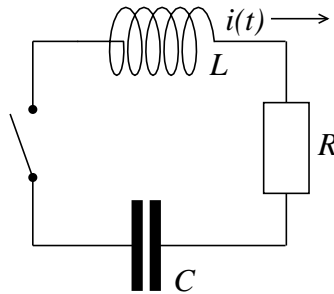
6. Gegeven is de schakeling: met $v(t) = V_0 \cos \omega t$.



Figuur 2.23:

- Wat is de totale impedantie van dit systeem?
- Wat is $|i|$? (de grootte van i , I , bepaal je net als $|Z|$)
- Schets $|i|$ t.o.v. ω .
- Wat is de fasehoek van i ? (te bepalen net als $\arg(Z)$)
- Schets $\arg(i)$ t.o.v. ω .

7. Gegeven is het volgende elektrische circuit:



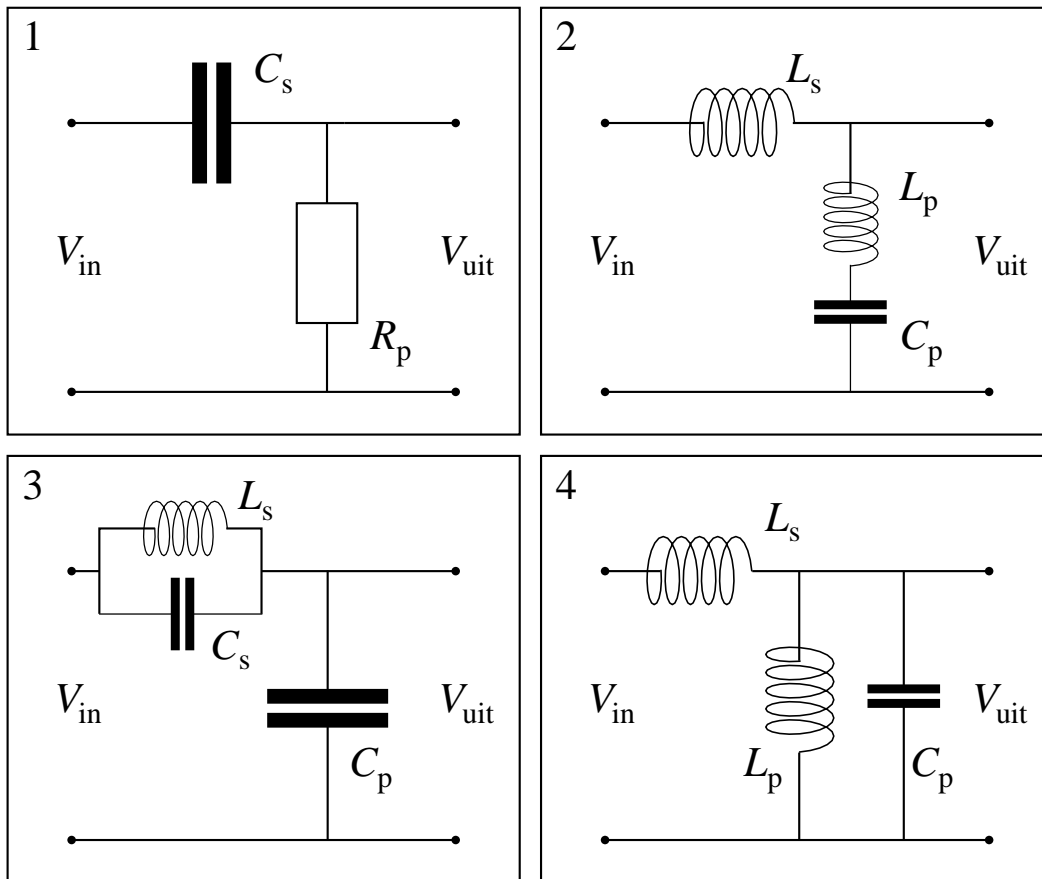
Figuur 2.24:

Er is lading aanwezig in de condensator. De schakelaar wordt omgezet en is voor het eerst gesloten op tijdstip $t = 0$.

- Wat bedraagt I op tijdstip $t = 0$?
- Stel de differentiaalvergelijking op en los daaruit $i(t)$ op.
- Voor welke waarden van R , L en C is deze schakeling kritisch gedempt?

2.5.1 Tentamenopgaven:

1. (a) Beschrijf met behulp van de complexe schrijfwijze de spanningsoverdracht van de onderstaande vier netwerken (overdracht = respons/stimulus = uit/in). Het ingangssignaal is: $V_{in} = V_0 \sin \omega t$.
- (b) Schets amplitude- en faseverloop van deze overdracht voor elk van de gevallen als functie van de frequentie.



Figuur 2.25:

eenheden	μF	mH	$\text{k}\Omega$	μF	mH	$\text{k}\Omega$
parameter	C_s	L_s	R_s	C_p	L_p	R_p
Schema 1	1					10
Schema 2		1		1	0.1	
Schema 3	1	2		1		
Schema 4		2		1	1	

Deel II
Neurofysica

Hoofdstuk 3

Diffusie

Inleiding

Rond 1825 observeerde Robert Brown voor het eerst de random beweging van stuifmeelkorrels in water. Op het eerste gezicht leek het of de korrels af en toe op een willekeurige wijze van richting en snelheid veranderden. Brown realiseerde zich dat dit het gevolg moest zijn van botsingen met watermoleculen, die hun eigen, onzichtbare beweging hadden, vergelijkbaar met de beweging van de zichtbare stuifmeelkorrels.

Moleculen in vloeistoffen en gassen bewegen. Ze ondergaan net als de beschreven stuifmeelkorreltjes een zogenaamde Brownse beweging. De beweging heeft een aantal karakteristieke kenmerken. (Bijna) willekeurige botsingen laten de de beweging steeds van richting veranderen; grote moleculen bewegen langzamer dan kleine; de beweging is temperatuurafhankelijk: bij 0 K (absolute nulpunt) stopt de beweging.

Dit bewegingsproces wordt diffusie genoemd. In principe zijn er twee nogal verschillende manieren om het diffusieproces te analyseren. De eerste is om een molecuul te selecteren en dat gedurende enige tijd precies te volgen in alle bewegingen. De andere is om het gezamenlijk gedrag van een groot aantal moleculen te bekijken. Beide aanpakken geven dezelfde gemiddelde resultaten. Diffusie is een globaal dynamisch proces van veel locale moleculaire bewegingen. Het principe van de door diffusie afgelegde weg van moleculen wordt wiskundig beschreven in het zogenaamde 'Random Walk'-proces.

Diffusie is vooral belangrijk op kleine schaal, in gassen op afstanden van de grootteorde van centimeters, in vloeistoffen van minder dan een millimeter. Voor effecten op grotere afstanden krijgen we al snel te maken met stromingsverschijnselen.

Moleculen in vloeistoffen vallen in het algemeen uit elkaar in ionen. Die zijn

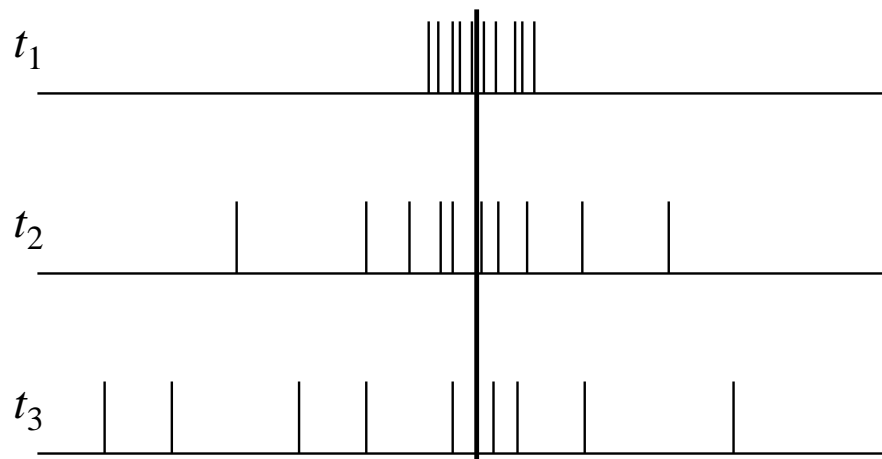
elektrisch geladen. Daarom komen er in dat geval ook elektrische krachten op de ionen bij. In de eerste plaats trekken positief geladen ionen negatief geladen ionen aan en stoten ze andere positief geladen ionen af. Maar ook oefenen externe elektrische velden een kracht uit op geladen ionen. De elektrische krachten kunnen effectief werken over grotere afstanden dan diffusiekrachten.

We zullen nu eerst de diffusie bespreken voor het geval zonder interactie met elektrische krachten. Daarna worden de hoofdzaken van elektrodiffusie behandeld.

3.1 Gewone diffusie

3.1.1 Het ‘Random Walk’-proces. I

Een ‘Random Walk’ of willekeurige wandeling wordt op grotere schaal uitgevoerd door een aantal mensen die in het stikdonker een pand verlaten (op straat worden gezet) en die elkaar niet kunnen horen, bv omdat akoestische informatie gemaskeerd wordt door harde muziek. Als ze bovendien geen oriëntatie-informatie hebben dan gedragen ze zich als volgt: ze lopen een willekeurige kant op tot ze tegen een lotgenoot of tegen een muur botsen, waarna ze zich omdraaien en in een andere richting verder gaan. Slechts een uiterst klein aantal verdwijnt zonder botsing. De meerderheid bots regelmatig en verandert steeds van richting, en verwijdert zich maar langzaam van het vertrekpunt. Merk op dat de gemiddelde



Figuur 3.1: Verdeling van botsende elementen op achtereenvolgende tijdstippen t_1 , t_2 en t_3 .

afgelegde afstand 0 blijft: langzaam verspreidt de groep zich over links zowel als rechts van het vertrekpunt. De gemiddelde waarde van de afgelegde weg geeft daarom geen informatie, die blijft 0. Maar er vindt wel verspreiding plaats, en die kan bv worden aangeduid met de r.m.s.-waarde van de afgelegde weg (de wortel uit het gemiddelde¹ van de kwadratische waarde, *Engels*: root mean square) die per definitie positief blijft, en toeneemt met de tijd, al zal dat blijken niet evenredig met de tijd te gaan, maar met de wortel van de tijd.

$$x_{\text{rms}} = \sqrt{\overline{x^2}} = \left(\frac{\sum x^2}{n} \right)^{1/2} \quad (3.1)$$

In het vervolg wordt de redenering algemener opgezet voor bewegende elementen, waarbij ook gedacht kan worden aan bewegende moleculen of molecuulclusters. Deze deeltjes hebben in beginsel geen elektrische lading en worden daarom niet direct beïnvloed door elektrische (of elektromagnetische) velden.

Een algemeen effect dat in het bovenstaande botsingsproces heeft meegepeeld is dat er meer gebotst wordt per vierkante meter als de botsingskans per vierkante meter groter is, en die botsingskans wordt direct bepaald door het aantal elementen per vierkante meter². Omkering van richting na botsing leidt er dan toe dat elementen zich gaan verplaatsen in de richting waar de concentratie (hier: aantal per m²) lager is. Dit gedrag is systematisch geanalyseerd door Fick, die het beschreef met wat nu de eerste wet van Fick heet:

$$J = -D \frac{\partial c}{\partial x} \quad (3.2)$$

waarin J de stroomdichtheid van de elementen aangeeft, (Engels: flux) die gedefinieerd is als het aantal dat per seconde door een oppervlak van 1 m² stroomt. De eenheid van J is daarom mol/m²s. Dat oppervlak staat in dit geval loodrecht op de

¹De gemiddelde waarde van een variabele v wordt òf aangeduid met een horizontale streep boven de variabele \bar{v} òf met het gebruik van bracket-haken $\langle v \rangle$.

Formeel dient onderscheid gemaakt te worden tussen tijd-gemiddelden en ensemble-gemiddelden (gemiddelden van het verloop van een observatie over de tijd, en gemiddelden over meer observaties op een tijdstip), maar we gaan er van uit dat dit verschil hier niet van belang is. Formeel heet het dat we uitgaan van een ergodisch proces.

²We spreken hier van een aantal per oppervlakte-eenheid omdat we een 2-dimensionaal probleem beschrijven. Eigenlijk is het quasi 2D omdat de breedte van de straat in het voorbeeld vast is en de verdeling over de breedte verder niet bekeken wordt. Diffusie van moleculen in een gas of vloeistof moet 3-dimensionaal worden bekeken. In principe gedragen de bewegingen in de verschillende richtingen zich onafhankelijk. Dat betekent dat de gemiddelde afgelegde weg dan bijdragen krijgt uit de drie richtingen, en wel zo dat geldt:

$$\overline{R^2} = \overline{x^2} + \overline{y^2} + \overline{z^2}$$

x -richting, de richting waarin een concentratiegradiënt $\frac{\partial c}{\partial x}$ bestaat. De eenheid van c is mol/m³; de dimensie is formeel [L⁻³] omdat het aantal dimensieloos is. Het aantal moleculen in 1 mol is gelijk aan het getal van Avogadro $N_A = 6.022 \times 10^{23}$. De variabele $c = c(x)$ is de concentratie die een functie is van de positie. De stroom gaat in de richting van hoge concentratie naar lage concentratie, en dat is precies tegengesteld aan de richting van een positieve concentratiegradiënt, vandaar het minteken in de vergelijking. Tenslotte is de factor D de zogenaamde diffusiecoëfficiënt. Die hangt af van de beweeglijkheid van de elementen. Voor gassen en vloeistoffen wordt D bepaald door twee factoren: de temperatuur die bepaalt hoe sterk de Brownse beweging is, en de wrijving in de stof die wordt bepaald door de viscositeit η en de vorm van deeltjes. De Stokes-Einstein-relatie legt dit verband voor bolvormige deeltjes kwantitatief als volgt:

$$D = \frac{k_B T}{6\pi\eta r} \quad (3.3)$$

waarin r de (effectieve) straal is van de bolletjes. Hierin is $k_B T$ de thermische energie, oftewel k_B is de constante van Boltzmann en T de temperatuur in kelvin. De eenheid van D is m²/s, zoals volgt uit vgl.3.2.

Ga na dat dit klopt met de relatie in vgl.3.3. De eenheid van de dynamische viscositeit η [Engels: shear viscosity] is Pa.s = N.s/m² [L⁻¹MT⁻¹].

3.1.2 Het ‘Random Walk’-proces. II

In de voorafgaande sectie werd de willekeurige wandeling beschouwd vanuit een bron die elementen neerzet in een lege omgeving. We kunnen de random walk ook analyseren in de evenwichtssituatie. In dat geval is het zinvol om uit te gaan van een afgesloten ruimte waarin een aantal elementen aanwezig is en elk element een Brownse beweging maakt. De gemiddelde concentratie c is constant. We volgen in deze omgeving de weg van een enkel gemarkeerd element.

De gemiddelde concentratie c impliceert dat er ook sprake is van een gemiddelde afstand l tussen naburige elementen. Eén-dimensionaal geldt $l = 1/c_{1D}$, en 3-D geldt³ $l = 1/(c_{3D})^{1/3}$. Als er een gemiddelde afstand is tussen naburige elementen, en als er een gemiddelde snelheid is, dan ligt daarmee ook een gemiddelde tijd tussen opeenvolgende botsingen vast. De gemiddelde snelheid wordt bepaald door het thermodynamisch evenwicht. Die conditie houdt in dat per vrijheidsgraad (hier: per dimensie) de kinetische energie gelijk moet zijn aan $\frac{1}{2}k_B T$. Voor een 1-D probleem geldt dan: $\frac{1}{2}m\bar{v}^2 = \frac{1}{2}k_B T$, voor een 3-D probleem:

$$\frac{1}{2}m\bar{v}^2 = \frac{1}{2}m(\bar{v}_x^2 + \bar{v}_y^2 + \bar{v}_z^2) = \frac{3}{2}k_B T \quad (3.4)$$

³Merk op dat de dimensies van c_{1D} en c_{3D} verschillen.

omdat $\frac{1}{2}m\overline{v^2} = \frac{3}{2}m\overline{v_x^2}$, want gemiddeld is $\overline{v_x^2} = \overline{v_y^2} = \overline{v_z^2}$.

3.1.3 De gemiddelde tijd tussen twee botsingen en de botsingskansen

De quasi-deterministische benadering

Als we aannemen dat de grootte van gemiddelde snelheid van de elementen vrijwel constant is, (v_{rms} m/s), zoals algemeen geldt bij constante krachten [hier: thermische] die worden afgeremd door wrijving [hier: viscositeit], dan wordt de gemiddelde tijd tussen 2 botsingen τ en daarmee ook de gemiddelde afgelegde weg tussen twee botsingen, bepaald door de concentratie (een directe maat voor de gemiddelde afstand) en de diffusiecoëfficiënt:

$$\tau = \frac{l}{\sqrt{\overline{v^2}}} = \frac{l}{v_{\text{rms}}} \quad (3.5)$$

De stochastische benadering⁴

In dit onderdeel bekijken we het gedrag van moleculen (of molecuulclusters) als voorbeeld.

Voor de stochastische benadering gaan we uit van een botsingskans⁵

$$P \{ \text{Aantal botsingen in interval } (0, t), N_b(0, t) = n \} = P_{nb}(0, t), \quad (3.6)$$

Deze geeft dus de kans aan dat n botsingen optreden over een tijdsinterval van t s. Als het gemiddelde interval tussen twee botsingen de lengte τ heeft, dan is het verwachte aantal botsingen over een tijdsinterval T : $E\{N_b(0, T)\} = T/\tau$, en het gemiddelde aantal in een kort interval dt is $E\{N_b(dt)\} = dt/\tau$.

De kans op $N_b = 0, 1$ of meer botsingen in een kort interval is

$$P \{ N_b(t, t + dt) = 1 \} = P_{1b}(t, t + dt) \quad (3.7)$$

$$= \frac{dt}{\tau} \quad (3.8)$$

$$P \{ N_b(t, t + dt) = 0 \} = P_{0b}(t, t + dt) \quad (3.9)$$

$$= 1 - P_{1b}(t, t + dt) + \text{kleine orde } (dt) \quad (3.10)$$

$$= 1 - \frac{dt}{\tau} \quad (3.11)$$

$$P \{ N_b(t, t + dt) > 1 \} = P_{(n>1)b}(t, t + dt) \quad (3.12)$$

$$= \text{kleine orde } (dt) \approx 0 \quad (3.13)$$

Als de kans dat op tijdstip t nog geen moleculen gebotst zijn gegeven wordt door $P_{0b}(0, t)$, dan is de kans dat er op $t + dt$ ook nog geen botsing is geweest gelijk aan de beginkans op t gecombineerd met de onafhankelijke kans dat er geen botsing is bijgekomen in het korte interval dt (gegeven in vgl.3.11, of:

$$P_{0b}(t + dt) = P_{0b}(t) \cdot P_{0b}(t, t + dt) \quad (3.14)$$

$$= P_{0b}(t) \cdot \left(1 - \frac{dt}{\tau}\right). \quad (3.15)$$

Dit levert de volgende 1e-orde differentiaalvergelijking voor P_{0b} :

$$\frac{dP_{0b}(t)}{dt} = -\frac{P_{0b}(t)}{\tau}. \quad (3.16)$$

De oplossing wordt:

$$P_{0b}(t) = P_{0b}(0) e^{-\frac{t}{\tau}}. \quad (3.17)$$

De waarde van de beginvoorwaarde $P_{0b}(0)$ volgt uit vergelijking 3.11 door invulling van $t = 0$ en evaluatie van de limiet $dt \rightarrow 0$. Dit levert op: $P_{0b}(0) = 1$.

We zien dat de botsingsintervallen een exponentiële (kans)verdeling volgen.

Een verwante begrip uit de statistiek is de botsingskansdichtheid $p_b(t)$ of de botsingskansverdeling [Engels: probability distribution function, of: p.d.f.]. De relatie met de botsingskans is simpelweg:

$$P \{N_b(t, t + dt) = 1\} = p_b(t) dt \quad (3.18)$$

wat in overeenstemming moet zijn met vgl.3.8:

$$P(N_b(t, t + dt) = 1) = \frac{dt}{\tau}.$$

Dit impliceert dat de botsingskansdichtheid niet van de tijd afhangt maar constant is $p_b(t) = 1/\tau$. Een dergelijk kansproces met een constante kans is een zgn. (homogeen) Poisson-proces, een van de eenvoudigste elementaire stochastische processen.

De berekening van de kans op n botsingen in het interval $(0, t)$ levert uiteindelijk:

$$P \{N_b(0, t) = n\} = P_{nb}(0, t) = \frac{\left(\frac{t}{\tau}\right)^n e^{-t/\tau}}{n!} \quad (3.19)$$

Voor het bewijs wordt verwezen naar handboeken over stochastische processen.

Voor een kansverdeling geldt dat de totale integraal over de kansverdeling gelijk wordt aan 1. Dat geldt niet voor de tijdintegraal over de kans die een stochastisch proces beschrijft: de waarde daarvan kan blijven groeien. Het geldt wel

voor de verdeling van de kansen op een vast aantal botsingen in een interval. De integraal over alle mogelijke intervallen wordt, voor alle waarden van n , 1:

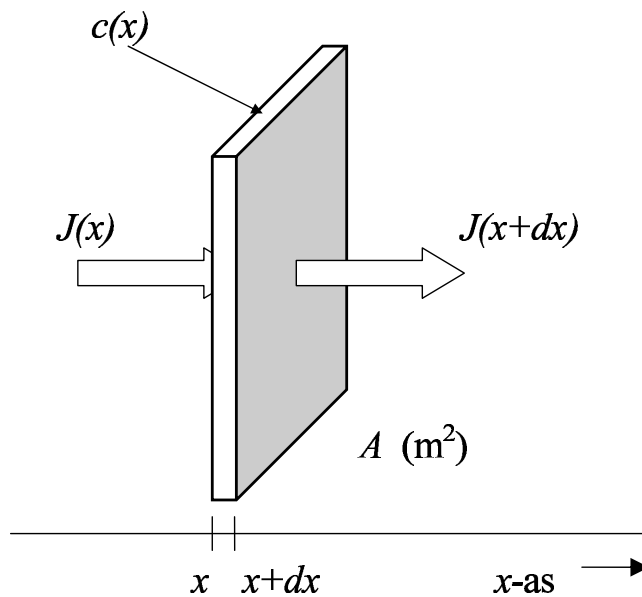
$$\int_0^{\infty} \frac{1}{\tau} \frac{\left(\frac{t}{\tau}\right)^n e^{-t/\tau}}{n!} dt = 1 \quad (3.20)$$

Behalve de integratie over de kansverdeling over de tijd moet ook de sommatie over alle mogelijkheden op een tijdstip de waarde 1 opleveren: Hier betekent dit dat voor een bepaalde waarde van t , zeg t_1 , de volgende sommatie geldt:

$$\sum_{n=0}^{\infty} \frac{\left(\frac{t_1}{\tau}\right)^n e^{-t_1/\tau}}{n!} = e^{-t_1/\tau} \sum_{n=0}^{\infty} \frac{\left(\frac{t_1}{\tau}\right)^n}{n!} = e^{-t_1/\tau} \cdot e^{t_1/\tau} = 1. \quad (3.21)$$

3.1.4 De massabalans en de diffusievergelijking

We bekijken een 1-D-diffusiestroom J door een dunne laag dx . Beschouw een



Figuur 3.2: Behoud van materie (massa) impliceert dat wanneer de diffusieflux op x en op $x + dx$ niet gelijk zijn, een concentratieverandering optreedt in de laag dx . In de limiet dat dx naar 0 gaat (klein genoeg wordt) betreft dit de concentratie op positie x : $c(x)$.

oppervlak van $A \text{ m}^2$. Per seconde stromen $J(x) \cdot A$ deeltjes in en $J(x + dx) \cdot A$

deeltjes uit. Dat betekent toename van het aantal deeltjes:

$$\frac{\partial c(x, t)}{\partial t} = \frac{J(x, t) \cdot A - J(x + dx, t) \cdot A}{A \cdot dx} = -\frac{\partial J(x, t)}{\partial x}. \quad (3.22)$$

Vullen we nu in het rechterlid het resultaat van de eerste wet van Fick in dan krijgen we belangrijke diffusievergelijking

$$\frac{\partial c(x, t)}{\partial t} = D \frac{\partial^2 c(x, t)}{\partial x^2} \quad (3.23)$$

Het nieuwe in deze differentiaalvergelijking is dat er afgeleides naar verschillende dimensies in voorkomen, namelijk zowel naar de plaats als naar de tijd. Naar de plaats in tweede-orde vorm, naar de tijd in eerste-orde vorm. Een dergelijke vergelijking zal oplossingen geven die in ieder geval zowel van de plaats als van de tijd afhangen.

De analyse van het 3-dimensionale geval verloopt op vergelijkbare wijze. Het levert voor de 3-D-oplossing bijdragen langs alle hoofdasen:

$$\frac{\partial c(\vec{x}, t)}{\partial t} = D \left(\frac{\partial^2 c(\vec{x}, t)}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 c(\vec{x}, t)}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 c(\vec{x}, t)}{\partial z^2} \right). \quad (3.24)$$

De diffusievergelijking is een van de elementaire differentiaalvergelijkingen uit de wiskunde (zie bv. C.54). De oplossing kunnen we in goede handboeken vinden. De oplossing is uiteraard afhankelijk van begin- en randvoorwaarden. Een algemene vorm van oplossing is de zogenaamde Greense functie, wat de oplossing is van de vergelijking als we op $t = 0$ een op positie $x = 0$ gelocaliseerde beginsituatie, dwz. een spatiële deltafunctie of impuls, veronderstellen, met een concentratieamplitude $c(0, 0)$. Voor het 1-D geval is die oplossing:

$$c(x, t) = \frac{c(0, 0)}{\sqrt{4\pi Dt}} e^{-\frac{x^2}{4Dt}} \quad (3.25)$$

Deze oplossing vertoont grote verwantschap met de standaard normale verdeling of de Gaussverdeling uit de statistiek:

$$p(x; \sigma) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{-\frac{x^2}{2\sigma^2}} \quad (3.26)$$

Hierin is σ de standaarddeviatie, en dit is een maat voor de breedte van de verdeling. Het zal duidelijk zijn dat wanneer $|x| = \sigma$ de kans een factor $1/\sqrt{e} = 0.60653$ in waarde is gezakt. Verder is de integraal over de kansverdeling per definitie 1:

$$\int_{-\infty}^{\infty} p(x; \sigma) dx = \int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{-\frac{x^2}{2\sigma^2}} dx = 1. \quad (3.27)$$

We zien nu dat de oplossing van de diffusievergelijking een breedte heeft die toeneemt met de tijd, immers:

$$\sigma^2 = 2Dt \quad \text{zodat} \quad \sigma = \sqrt{2Dt}. \quad (3.28)$$

De breedte van de verdeling neemt dus toe met de wortel van t . Deze formulering beschrijft precies het gedrag van figuur 3.1. Voor de 3-D-situatie geeft het de bekende formule:

$$\langle \vec{x}^2 \rangle = 3x_{\text{rms}}^2 = 6Dt. \quad (3.29)$$

Merk op dat deze formule impliceert dat de lengte van de door diffusie afgelegde weg toeneemt met de wortel van de tijd! Dit geldt voor de rms-maat van deze afstand. De gemiddelde waarde is 0. Zoals hiervoor al aangegeven is de waarde van de constante factor: 2, 4, of 6 voor respectievelijk de 1D, 2D, of 3D-situatie.

3.1.5 Moleculen in een gas; sedimentatie

Luchtmoleculen hebben een massa, en staan bloot aan de zwaartekracht. Hoe komt het dan dat ze niet alle naar beneden vallen?

De kracht die moleculen boven houdt komt door Brownse beweging van de moleculen en van de botsingen die daar het gevolg van zijn. Daarbij is ook essentieel dat de concentratie van de moleculen van de hoogte afhangt, en afneemt met toenemende hoogte.⁶ De concentratiegradiënt leidt tot diffusie omhoog, de zwaartekracht trekt naar beneden. Evenwicht wordt bereikt als beide elkaar compenseren.

Het evenwicht tussen krachten omhoog en krachten naar beneden is ook uit te drukken in de drukgradiënt (die gerelateerd is aan de concentratiegradiënt). Daartoe gerbuiken we de gaswet:

$$pV = n_m N_A \cdot k_{\text{B}}T = n_m RT = N k_{\text{B}}T. \quad (3.30)$$

Hierin is

p : de atmosferische druk in pascal, Pa (N/m^2)

V : het relevante volume in m^3

n_m : het aantal mol in V , en dus in mol

⁶Merk op dat de concentratie (aantal per m^3) evenredig is met de dichtheid of de soortelijke massa (massa per m^3). Het quotiënt is de (gemiddelde) massa per molecuul. Dat wordt een gemiddelde waarde als de stof uit verschillende moleculen bestaat. Dat is bv het geval bij lucht, dat vooral stikstof en zuurstof bevat.

N_A : het getal van Avogadro, $6.022\,141\,99 \times 10^{23} \text{ mol}^{-1}$

R : de molaire gasconstante, $8.314\,472 \text{ J} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$

k_B : de constante van Boltzmann, R/N_A , $1.380\,650\,3 \times 10^{-23} \text{ J/K}$

T : de temperatuur in kelvin, K

N : het aantal moleculen in V

c : de molecuulconcentratie, N/V , in m^{-3}

De relatie tussen druk en concentratie is dus

$$p = \frac{N}{V} \cdot k_B T = c \cdot k_B T \quad (3.31)$$

De krachtenbalans op een dunne laag dh met oppervlak A (krachten naar boven positief) is dan

$$p(h_1) \cdot A - p(h_1 + dh) \cdot A = \rho dh A g \quad (3.32)$$

of, als differentiaalvergelijking, en gebruik makend van vgl.3.31:

$$-\frac{dp}{dh} = -k_B T \frac{dc}{dh} = \rho g = c m g \quad (3.33)$$

met

ρ : de soortelijke massa of dichtheid in kg/m^3

m : de molecuulmassa, oftewel de (gemiddelde) massa per molecuul, in kg. Dit levert

$$\frac{dc}{c} = -\frac{m g dh}{k_B T} \quad (3.34)$$

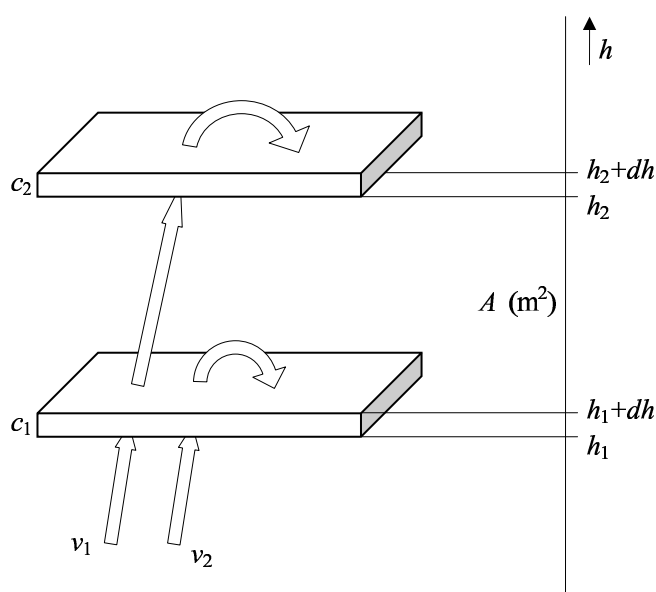
$$\log c \Big|_{c_1}^{c_2} = -\frac{m g}{k_B T} h \Big|_{h_1}^{h_2} \quad (3.35)$$

$$\begin{aligned} c_2 &= c_1 e^{-mg(h_2-h_1)/k_B T} \\ &= c_1 e^{-P.E./k_B T} \end{aligned} \quad (3.36)$$

waarin $P.E.$ de potentiële energie representeert. Dit is een van de vergelijkingen over de zogenaamde Maxwell-Boltzmann-verdeling.

We hebben hiermee de concentratieverdeling over de hoogte vastgesteld. De concentratie neemt exponentieel af met toenemende hoogte, en de factor waarmee de afname gebeurt hangt af van de temperatuur en van de molecuulmassa.⁷

Ook de snelheidsverdeling als functie van de hoogte is nu af te leiden. We doen dat aan de hand van figuur 3.3.



Figuur 3.3: Moleculen die vanaf h_1 naar h_2 opstijgen moeten op h_1 voldoende verticale snelheid, en daarmee kinetische energie, bezitten om het potentiële energieverval tussen h_2 en h_1 te kunnen overbruggen.

We definiëren de snelheidsverdeling $p(v)$ op standaardwijze als volgt:

$$p(v) dv = P(v \in (v, v + dv)). \quad (3.37)$$

Daarmee kunnen we de volgende berekening uitvoeren:

in de laag op h_1 zitten $c_1 A dh$ moleculen, waarvan $c_1 A dh p(v) dv$ met de snelheid v .

⁷De temperatuur neemt (uiteindelijk) ook af met toenemende hoogte, hetgeen de concentratieafname vergroot.

De verblijfsduur van een molecuul in de laag dh is $dt = dh/v$, dus door de laag gaan

$$\frac{c_1 A dh p(v) dv}{dt} = c_1 A v p(v) dv \quad (3.38)$$

deeltjes per seconde in verticale richting. Om door h_1 naar boven te gaan moet $v > 0$ zijn.

Dus per seconde gaan per vierkante meter

$$c_1 \int_0^{\infty} v p(v) dv \quad (3.39)$$

moleculen naar boven op hoogte h_1 . Niet alle moleculen bereiken h_2 . Dat lukt slechts die waarvoor $v > v_2 = \sqrt{2g(h_2 - h_1)}$. Het aantal dat daaraan voldoet is dus

$$c_1 \int_{v_2}^{\infty} v p(v) dv. \quad (3.40)$$

Herhaling van het voorafgaande op hoogte h_2 levert voor exact datzelfde aantal ook de vergelijking

$$c_2 \int_0^{\infty} v p(v) dv \quad (3.41)$$

zodat

$$\begin{aligned} \int_{v_2}^{\infty} v p(v) dv &= \frac{c_2}{c_1} \int_0^{\infty} v p(v) dv \\ &= \int_0^{\infty} v p(v) dv e^{-\Delta P.E./k_B T} \\ &= \int_0^{\infty} v p(v) dv e^{-\frac{mg(h_2-h_1)}{k_B T}} \\ &= \int_0^{\infty} v p(v) dv e^{-\frac{\frac{1}{2}mv_2^2}{k_B T}} \end{aligned} \quad (3.42)$$

$$(3.43)$$

Differentieer naar v_2 . Dat levert

$$-v_2 p(v_2) = C. - \frac{m}{2k_B T} \cdot 2v_2 e^{-\frac{1}{2}mv_2^2/k_B T} \quad (3.44)$$

$$p(v) = C \frac{m}{k_{\text{B}}T} e^{-\frac{mv^2}{2k_{\text{B}}T}} \quad (3.45)$$

$$= \sqrt{\frac{m}{2\pi k_{\text{B}}T}} e^{-\frac{mv^2}{2k_{\text{B}}T}} \quad (3.46)$$

De term C resulteert van de integraal $\int_0^\infty vp(v)dv = C$ en levert, na enig rekenwerk, $C = \sqrt{k_{\text{B}}T/(2\pi m)}$. Dit is in de laatste formule (3.46) gebruikt.

Sedimentatie of bezinking geeft aan dat moleculen in beginsel neerslaan. Aan de hand van vergelijking 3.36 kunnen we nu zien hoe dat van de geanalyseerde parameters afhangt [zie ook tabel 3.1]. Als de exponent van de e -macht veel kleiner is dan 1, dan is de concentratie amper afhankelijk van de hoogte, en dus vrijwel constant, en is de neerslag praktisch verwaarloosbaar. Dan zorgt diffusie voor een gelijkmatige verdeling over het volume. Als daarentegen de exponent veel groter is dan 1, dan verloopt de concentratie snel met de hoogte, en lijken de moleculen neer te vallen op de bodem. Dan is er sprake van bezinking.

waarde	c_2/c_1	resultaat
$\frac{mgh}{k_{\text{B}}T} \gg 1$	zeer klein	Moleculen slaan neer: sedimentatie. De thermische energie is onvoldoende om de deeltjes 'in de lucht' te houden.
$\frac{mgh}{k_{\text{B}}T} \approx 1$	gemiddelde grootte	Moleculen zijn exponentieel verdeeld over h .
$\frac{mgh}{k_{\text{B}}T} \ll 1$	zeer groot	Diffusie brengt deeltjes overal in de oplossing.

Tabel 3.1: De zweving of neerslag: hangt af van de verhouding van potentiële en thermische energie.

Een alledaags voorbeeld vindt men in het gedrag van water in de atmosfeer. Als de concentratie zo laag is dat bij de heersende druk en temperatuur de relatieve luchtvochtigheid onder de 100% blijft dan is sprake van vrij homogene diffusie. Watermoleculen zijn lichter dan stikstofmoleculen. Wordt de concentratie hoger, dan gaan watermoleculen clusters vormen, die zwaarder worden. Zolang de druppels klein zijn blijft het nog redelijk zweven (mist); grotere druppels leiden, via het stadium van laaghangende bewolking, tot reële neerslag.

De gegeven analyse is ook van toepassing op moleculen in een vloeistof. De belangrijkste verschillen tussen diffusie in een gas en in een vloeistof zijn van

kwantitatieve aard.

1. Op de moleculen werkt behalve de zwaartekracht ook de opwaartse kracht ten gevolge van de verplaatste vloeistof (Archimedes). Dat verlaagt de neerwaartse kracht. Daarom kunnen in vloeistof zware moleculen gelijk verdeeld zijn (over de hoogte) terwijl dezelfde moleculen in lucht neerslaan.
2. In een vloeistof is de gemiddelde afstand tussen moleculen veel korter dan in een gas. Daarom zal de gemiddelde afgelegde weg ook veel kleiner zijn. De diffusieconstante D is in het algemeen voor gassen ook veel kleiner dan voor vloeistoffen. Een aantal voorbeelden wordt gegeven in tabel 3.2.

Gas of damp	Temp ($^{\circ}\text{C}$)	D (m^2/s)
alcohol damp in lucht	40.4	13.7×10^{-6}
CO_2 in lucht	0.0	13.9×10^{-6}
zuurstof in lucht	0.0	17.8×10^{-6}
waterstof in lucht	0.0	63.4×10^{-6}
waterdamp in lucht	8.0	23.9×10^{-6}
water in water	18.0	$2. \times 10^{-9}$
H^+ in water	25.0	9.32×10^{-9}
OH^- in water	25.0	5.27×10^{-9}
HCl in water	19.2	2.56×10^{-9}
bolletjes 40 nm in water	18.0	4.65×10^{-12}

Tabel 3.2: De diffusiecoëfficiënten voor een aantal stoffen.

Tenslotte geven we in tabel 3.3 enige praktische waarden die aangeven op welke schaal diffusie biologisch belangrijk is: dat is op de schaal van biologische cellen oftewel van de orde van $10 \mu\text{m}$.

3.1.6 Diffusie door een semipermeabele wand; osmotische druk

Er is sprake van osmotische druk wanneer de moleculen van het oplosmiddel wel door gaten in een semipermeabele wand kunnen reizen, maar de veel grotere moleculen van de opgeloste stof niet (zie fig.3.4). Doordat de concentratie van het oplosmiddel nu lager is in het compartiment waar de grotere moleculen zijn toegevoegd, zal er een diffusiestroom ontstaan van het oplosmiddel naar dat compartiment. Daardoor zal een verschil in hoogte van linker en rechter vloeistofkolom ontstaan, dat opbouwt tot de diffusiekracht en de zwaartekracht in evenwicht zijn.

afstand	tijd (s)	tijd (s,d,jr)
1 nm	8.3×10^{-11}	83 ps
10 nm	8.3×10^{-9}	8.3 ns
0.1 μm	8.3×10^{-7}	0.83 μs
1 μm	8.3×10^{-5}	83 μs
10 μm	8.3×10^{-3}	8.3 ms
0.1 mm	8.3×10^{-1}	0.83 s
1 mm	8.3×10^1	1 min 23 s
10 mm	8.3×10^3	> 2 uur
0.1 m	8.3×10^5	> 9 dagen
1 m	8.3×10^7	> $2\frac{1}{2}$ jaar

Tabel 3.3: Diffusietransport (r.m.s.) als functie van de tijd voor bv. water in water (voor een diffusieconstante $D = 2. \times 10^{-9} \text{ m}^2/\text{s}$).

Het drukverschil dat samenhangt met het hoogteverschil wordt de *osmotische druk* genoemd. Als de doorsnede van de kolom $S \text{ m}^2$ is, dan geldt voor de ontstane kracht

$$\Delta F = \rho g S \Delta h \quad (3.47)$$

en voor het drukverschil

$$\pi = \Delta p = \rho g \Delta h. \quad (3.48)$$

In feite is de osmotisch druk gedefinieerd als die druk die de opgeloste stof in hetzelfde volume bij dezelfde temperatuur als gas zou hebben.

In vergelijking 3.31 is de relatie tussen druk en concentratie gegeven, waarbij de concentratie c was gegeven als het aantal moleculen per volume-eenheid. Het is praktischer om te werken met het aantal mol's, waarbij 1 mol N_A moleculen bevat. Noemen we de molconcentratie c_m dan wordt

$$p = c_m R T \quad (3.49)$$

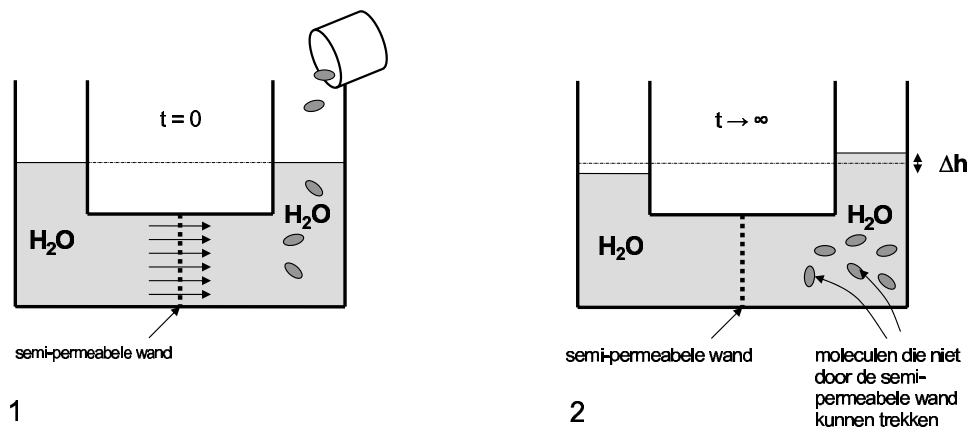
waarbij de constanten van Boltzmann is vervangen door de molaire gasconstante.

Een getalvoorbeeld: Neem als oplosmiddel water. Voegen we in een compartiment 1 mol/m^3 keukenzout (NaCl) toe dan geeft elk zoutmolecuul in de oplossing twee ionen, namelijk een Na^+ en een Cl^- . Dat geeft een zgn. osmolariteit van $2 \times 1 = 2 \text{ mol/m}^3$ [in oude eenheden: 2 mmol/liter]. De osmotische druk wordt dan:

$$\pi = 2 \times 8.3 \times 293 \approx 4.86 \text{ kPa} \quad (3.50)$$

wat leidt tot een hoogteverschil

$$\Delta h = \frac{\pi}{\rho g} \approx \frac{4.86 \times 10^3}{10^3 \times 9.8} \approx 0.5 \text{ m} \quad (3.51)$$



Figuur 3.4: Een halfdoorlatende (=semipermeabele) wand scheidt twee compartimenten. De basisvulling, water, kan gemakkelijk in beide richtingen door de poriën. In de rechterkolom wordt op $t = 0$ een kleine hoeveelheid grotere moleculen toegevoegd (1). Deze moleculen lossen normaal in water op, maar kunnen niet door de scheidingswand. Omdat de waterconcentratie daardoor links groter is geworden dan rechts ontstaat een diffusiekracht die water naar rechts drukt (2). Dit wordt tegengewerkt door de druk die ontstaat door het hoogteverschil tussen de vloeistofhoogte in de linker- en rechterkolom. Dit drukverschil wordt de osmotische druk genoemd.

Voorbeeld 2: rood bloedlichaampje: De cel bevat ca 0.15 kmol/m^3 aan moleculen die niet gemakkelijk door de celwand (de celmembraan) naar buiten gaan. Water gaat er wel gemakkelijk doorheen. Door de osmotische druk ($150 \times$ groter dan in bovenstaand voorbeeld) zal de cel als die in water wordt gedompeld, vol lopen met water en ‘ontloffen’. Maar als de cel in een fysiologische zoutoplossing wordt gelegd waarin de zoutconcentratie bv 0.2 kmol/m^3 is dan zal enige water naar buiten vertrekken en zal binnen in de cel de concentratie ook 0.2 kmol/m^3 (voor de moleculen, en weer $2 \times$ zo hoog voor de ionen) worden. Het celvolume zal dan afnemen, en wel met een factor $3/4$. Met andere woorden, de osmotische druk is er de oorzaak van dat biologische cellen in het algemeen niet overleven in water, daarin gaan ze gewoon stuk, terwijl ze in een redelijk afgestemde biologische zoutoplossing hoogstens een zekere volumeverandering ondergaan.

3.1.7 Voorbeeld: diffuse vermenging in een afgesloten vat

We analyseren de menging van twee oplossingen die zich tot $t = 0$ in twee aaneengesloten compartimenten bevinden van $10 \times 10 \times 10 \text{ mm}$. De compartimenten

liggen in de x -richting tegen elkaar. Op $t = 0$ wordt de scheiding tussen de compartimenten verwijderd en zullen de oplossingen beginnen met het diffuse mengproces.

Op de overgang ($x=10$) mm is de concentratiegradiënt groot, op $x = 0$ en $x = 20$ mm is de gradiënt voorlopig nog 0. Daarom begint het diffusieproces op de overgang, en ook hier zal het evenredig met \sqrt{t} doorzetten. Doordat het zich afspeelt binnen een afgesloten ruimte (het vat, een rechthoekige doos) kan het zich niet oneindig ver uitbreiden, en is de oplossing niet simpelweg zoiets als een geïntegreerde normale verdeling (een cumulatief normale verdeling), maar het resultaat is daaraan wel verwant: mathematisch is het een reeksontwikkeling daarvan die de oplossing voor de randvoorwaarden precies kan weergeven.

Het resultaat is weergegeven in figuur 3.5. Daarbij is uitgegaan van een concentratieverschil van $c(0)$ op $t = 0$. In de figuur is dat aangegeven met een concentratie 1 over de afstand van 0 tot 10 mm, en een concentratie van 0 op het stuk van 10 tot 20 mm. Voor de diffusiecoëfficiënt is de waarde $D = 2.0 \times 10^{-9} \text{ m}^2/\text{s}$ genomen. Het verloop van de concentratie over x en t is verder onafhankelijk van de werkelijke waarde van de beginconcentratie, het profiel blijft hetzelfde: het werkt als een vermenigvuldigingsfactor⁸.

3.2 Elektrodifusie

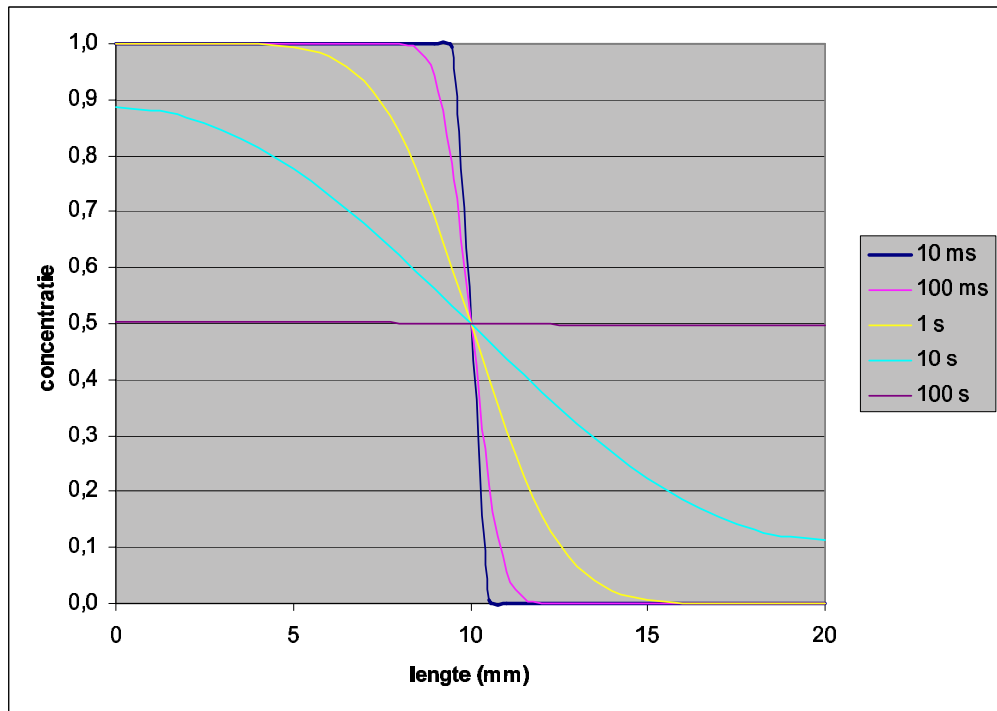
Hiervoor is al opgemerkt dat moleculen die bewegen in een oplosmiddel vaak dissociëren (uiteenvallen) in ionen die positief of negatief geladen zijn met een lading die een sterkte heeft van een aantal maal de lading van een electron ($-1.602 \times 10^{-19} \text{ C}$; of proton: $+1.602 \times 10^{-19} \text{ C}$). Dit aantal is gegeven in de valentie van het ion dat aangeeft hoeveel electronen zijn afgestoten (positief) of opgenomen (negatief).

De elektrisch geladen ionen worden beïnvloed door aanwezige elektrische velden, die ze ook zelf weer beïnvloeden/opwekken. Positieve ionen trekken negatieve ionen aan. De krachten die de elektrische velden uitoefenen op de ionen moeten in de krachtenbalans worden meegenomen. De beweging van de ionen

⁸Voor het verloop als functie van plaats en tijd kan men afleiden:

$$c(x, t) = c(0) \left[\frac{1}{2} + \frac{2}{\pi} \sum_{n=0}^{\infty} \frac{(-1)^n}{2n+1} \cdot e^{-D \left(\frac{\pi(2n+1)}{2l} \right)^2 t} \cos \left(\frac{\pi(2n+1)x}{2l} \right) \right]. \quad (3.52)$$

Hierin is $2l$ de totale lengte in de x -richting (20 mm in het voorbeeld), en l dus de lengte van de ribben per compartiment.



Figuur 3.5: Twee kleine rechthoekige compartimenten zijn tot $t = 0$ gescheiden door een impermeabele (ondoordringbare) wand. Behalve het oplosmiddel bevat het linkercompartiment een oplossing (concentratie c_0) die homogeen over het volume is verdeeld. Op $t = 0$ wordt de scheidingswand verwijderd en begint een diffuse menging. De lijnen geven een indruk van het verloop van het concentratieprofiel over de tijd: in feite worden vijf momentopnamen gegeven op $t = 10$ ms, 100 ms, 1 s, 10 s, en 100 s. Na 100 s is de concentratie vrijwel vereffend. Diffusiecoëfficiënt: $D = 2.0 \times 10^{-9}$ m²/s.

wordt tegengewerkt door dezelfde wrijvingskrachten die we bij de diffusie tegenkwamen, en die bij diffusie bv worden weergegeven in de diffusiecoëfficiënt. De wrijvingsterm die daarin (zie vgl.3.3) voorkomt wordt bepaald door de viscositeit (Stokes-Einstein) en de grootte van het bewegende deeltje. De reciproke wrijving wordt ook aangeduid met de term mobiliteit of beweeglijkheid (symbool μ). In het volgende onderscheiden we de mechanische mobiliteit en de elektrische mobiliteit, die (helaas) verschillende dimensies hebben. Om ze te onderscheiden worden ze respectievelijk met de index m en e aangeduid. Voor de mechanische vergelijking krijgen we dan

$$D = \mu_m k_{\text{B}} T = \frac{k_{\text{B}} T}{6\pi\eta r} = \frac{RT}{6\pi\eta r N_A} \quad (3.53)$$

oftewel

$$\mu_m = \frac{1}{6\pi\eta r}. \quad (3.54)$$

De mechanische mobiliteit is gelijk aldus ook gelijk aan de reciproke wrijvingscoëfficiënt:

$$\mu_m = \frac{1}{d} \quad (3.55)$$

en de wrijvingskracht wordt

$$F_w = d v = v/\mu_m. \quad (3.56)$$

De mechanische mobiliteit heeft dus de dimensie van snelheid per kracht. De elektrische mobiliteit is gedefinieerd als de snelheid per elektrische veldsterkte. Het dimensieverschil wordt veroorzaakt doordat kracht niet dezelfde dimensie heeft als elektrische veldsterkte: de kracht op een elektrisch geladen deeltje in een elektrisch veld is het product van lading en veldsterkte. De elektrische mobiliteit is daarom gelijk aan het product van de mechanische mobiliteit en de elektrische lading. Hierbij wordt de absolute waarde van de lading genomen. Voor zover het ionen betreft hoort daar de valentiewaarde van het ion bij. Deze doet mee als factor voor de electronlading:

$$\mu_e = |z_i| e \mu_m \quad (3.57)$$

wat ook volgt uit de formule

$$D = \mu_m k_B T = \mu_e \frac{k_B T}{|z_i| e} = \mu_e \frac{RT}{|z_i| F} \quad (3.58)$$

want

$$k_B = \frac{R}{N_A} = \frac{eR}{F}. \quad (3.59)$$

De gebruikte natuurconstanten hebben de volgende waarden:

getal van Avogadro	$N_A = 6.0221 \times 10^{23}$ moleculen/mol
elementaire lading	$e = 1.60218 \times 10^{-19}$ C
constante van Faraday	$F = e \cdot N_A = 9.6485 \times 10^4$ C/mol
constante van Boltzmann	$k_B = 1.3807 \times 10^{-23}$ J/K
gasconstante	$R = k_B N_A = 8.3145$ J/(mol K)

Hieruit volgt voor de grootheid RT/F bij 25° C de waarde:

$$\begin{aligned} \frac{RT}{F} &= \frac{8.3145 \cdot 298.15}{9.6485 \cdot 10^4} \\ &= 25.7 \cdot 10^{-3} \text{ V} \\ &= 25.7 \text{ mV} \end{aligned} \quad (3.60)$$

ion	A	z	μ_e $\times 10^{-9}$ m^2/Vs	atoomstraal nm	ionstraal nm	ρ $\times 10^3$ kg/m^3	$\frac{1}{2} \sqrt[3]{\frac{A}{N_{AP}}}$ nm	hydratie
H ⁺	1	+1	363.			0.09		
Li ⁺	7	+1	40.1		0.068	0.53	0.140	6
Na ⁺	23	+1	51.9	0.188	0.097	0.97	0.171	4.5
K ⁺	39	+1	76.4	0.225	0.133	0.86	0.210	2.9
Cl ⁻	35.5	-1	79.1	0.100	0.181	2.03	0.150	2.9
Br ⁻	80	-1	82.8		0.195	3.12		2.4
I ⁻	127	-1	79.6		0.216	4.95		0
OH ⁻	17	-1	205.					

Tabel 3.4: Enkele fysische gegevens van ionen. A is het atoomgewicht; z is de valentie van het ion; μ_e is de elektrische mobiliteit; merk op dat de ionstraal van de positieve ionen kleiner is dan de atoomstraal, en van de negatieve ionen groter, een verandering die bepaald wordt door het buitenste electron; ρ is de soortelijke massa of dichtheid; de formule geeft een ‘theoretisch’ verband tussen atoomgewicht, dichtheid en atoomstraal; de hydratiefactor geeft aan hoeveel watermoleculen gemiddeld aan een ion worden gekoppeld.

De elektrische driftsnelheid van een ion t.g.v. een constante elektrische kracht F is:

$$v_{\text{drift}} = \mu_m F = \frac{\mu_e}{e|z|} (ezE) = -\mu_e \frac{z}{|z|} \frac{\partial V}{\partial x} \quad (3.61)$$

en daarmee wordt de elektrische component van de ionen-flux

$$J_e = c(x, t) \cdot v_{\text{drift}} = -c(x, t) \mu_e \frac{z}{|z|} \frac{\partial V}{\partial x}. \quad (3.62)$$

Uit bovenstaande is duidelijk dat ook voor de elektrische ionenflux de (hydro-) mechanische wrijving, zoals weergegeven in de mobiliteit, een bepalende factor is: ook al wordt de term μ_e elektrische mobiliteit genoemd, vergelijking 3.57 laat zien dat deze term behalve van de elektrische lading en de chemische valentie ook van de mechanische mobiliteit afhangt.

Voor de combinatie van elektrische flux en mechanische diffusie vinden we

$$J_{\text{tot}} = J_e + J_m \quad (3.63)$$

$$= -c(x, t) \mu_e \frac{z}{|z|} \frac{\partial V(x, t)}{\partial x} - D \frac{\partial c(x, t)}{\partial x} \quad (3.64)$$

$$= -c(x, t) \frac{DF}{RT} z \frac{\partial V(x, t)}{\partial x} - D \frac{\partial c(x, t)}{\partial x} \quad (3.65)$$

$$= -c(x, t) D F z \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{1}{RT} V(x, t) + \frac{1}{Fz} \log_e c(x, t), \right) \quad (3.66)$$

de zogenaamde Nernst-Planck-vergelijking. Als de twee fluxtermen in evenwicht zijn, dwz wanneer $J_{\text{tot}} = 0$, dan volgt hieruit de vergelijking van Nernst. De evenwichtsconditie wordt het Donnan-evenwicht genoemd. In dat geval is de afgeleide naar x van de term tussen de grote haken 0, zodat

$$V(x, t) + \frac{RT}{zF} \log_e c(x, t) = \text{constant t.o.v. } x \quad (3.67)$$

en

$$V(x_1, t) - V(x_0, t) = -\frac{RT}{zF} \log_e \frac{c(x_1, t)}{c(x_0, t)} \quad (3.68)$$

de vergelijking van Nernst, die ook geschreven kan worden als:

$$V_{\text{Nernst}} = V_{\text{binnen}} - V_{\text{buiten}} = -\frac{RT}{zF} \log_e \frac{c_{\text{binnen}}(t)}{c_{\text{buiten}}(t)} = \frac{RT}{zF} \log_e \frac{c_{\text{buiten}}(t)}{c_{\text{binnen}}(t)}. \quad (3.69)$$

3.2.1 Voorbeeld: elektro-diffuse vermenging in een afgesloten vat

We bekijken nu de combinatie van diffusie en elektrodifusie over een semipermeabele wand. De NaCl-oplossing in het linkercompartiment is op $t = 0$ in elektrisch evenwicht met de NaCl+NaProt-oplossing in het rechtercompartiment. De term

<i>links</i>	<i>rechts</i>
NaCl	NaCl + NaProt
Na ⁺ 100	Na ⁺ 100
Cl ⁻ 100	Cl ⁻ 50 Prot ⁻ 50

Figuur 3.6: Twee kleine rechthoekige compartimenten zijn gescheiden door een impermeabele (ondoordringbare) wand. Behalve het oplosmiddel bevat het linkercompartiment een NaCl-oplossing (keukenzout) in de concentratie $c_0 = 100 \text{ mol/m}^3$ die homogeen over het volume is verdeeld. Het rechtercompartiment bevat naast gewoon keukenzout een natrium-eiwit-verbinding die in de oplossing ook dissocieert in Na^+ en Prot^- . Het Na^+ -ion kan wel vrij door de wand bewegen, het eiwit ion wordt geblokkeerd. De aangegeven concentraties zijn de begin concentraties (op $t = 0$).

‘Prot’ wordt hier gebruikt voor een willekeurig eiwit dat als negatief ion aan een

positief natriumion koppelt, en dat in de oplossing, net als het keukenzout, dissocieert. Het Prot^- -ion kan niet door de wand bewegen, de natrium- en chloorionen kunnen dat wel. Gevraagd: wat is de nieuwe evenwichtstoestand?

We krijgen nu de volgende acties:

1. Vanwege het Cl^- concentratieverschil zullen chloorionen van het linker naar het rechter compartiment bewegen (Fick).
2. Electroneutraliteit wil dan ook Na^+ naar rechts brengen, in beginsel even veel als Cl^- . Merk op dat de electroneutraliteit veel sterker werkt dan de concentratiegradiënt.
3. Door dit Na^+ -transport ontstaat nu een concentratiegradiënt voor Na^+ , die dit transport afremt. Het transport houdt (netto) op als de Na^+ -gradiënt en de Cl^- -gradiënt in evenwicht komen:

$$\frac{\text{Na}_r^+}{\text{Na}_l^+} = \frac{\text{Cl}_l^-}{\text{Cl}_r^-} \quad (3.70)$$

We kunnen nu de volgende vergelijkingen opstellen:
behoud van aantal:

$$\text{Na}_l^+ + \text{Na}_r^+ = 200 \quad (3.71)$$

$$\text{Cl}_l^- + \text{Cl}_r^- = 150 \quad (3.72)$$

elektrisch evenwicht:

$$\text{Na}_l^+ = \text{Cl}_l^- \quad (3.73)$$

$$\text{Na}_r^+ = \text{Cl}_r^- + 50. \quad (3.74)$$

Uit (3.71) en (3.70) volgt:

$$\text{Na}_l^+ + \text{Na}_l^+ \frac{\text{Cl}_l^-}{\text{Cl}_r^-} = 200 \quad (3.75)$$

en uit (3.72) en (3.73):

$$\text{Cl}_r^- = -\text{Cl}_l^- + 150 = -\text{Na}_l^+ + 150. \quad (3.76)$$

Tezamen levert dat:

$$\text{Na}_l^+ + \text{Na}_l^+ \frac{\text{Na}_l^+}{150 - \text{Na}_l^+} = 200 \quad (3.77)$$

zodat

$$\text{Na}_l^+ = \frac{150 \cdot 200}{150 + 200} = \frac{600}{7} \approx 86 \quad (3.78)$$

en

$$\text{Na}_r^+ \approx 114, \quad \text{Cl}_l^- \approx 86, \quad \text{Cl}_r^- \approx 64. \quad (3.79)$$

Het bijbehorende potentiaalverschil wordt:

$$\Delta V_{r \rightarrow l} \approx -\frac{RT}{F} \log_e \frac{114}{86} \approx \frac{RT}{F} \log_e \frac{64}{86} \approx -7.5 \text{ mV}. \quad (3.80)$$

3.2.2 Elektrodiffusie door een membraan, membraanweerstand

De elektrische stroomdichtheid die wordt veroorzaakt door de totale ionenflux van ionen met lading ($z.e$) is,

$$J = J_{\text{tot}} \cdot e \text{ A/m}^2. \quad (3.81)$$

Het essentiële verschil tussen de (diffusie-)flux en de elektrische stroomdichtheid is dat de laatste het aantal ladingen dat per seconde door een oppervlak gaat weergeeft, terwijl de diffusieflux het aantal deeltjes (moleculen of ionen) weergeeft.

Indien er zowel bijdragen zijn van positieve als negatieve ionen dan dragen beide bij tot de netto stroomdichtheid, en zijn de verschillen in mobiliteit van positieve en negatieve ionen aanleiding tot gecompliceerde veranderingen zolang het Donnan-evenwicht niet is bereikt. Immers, de concentratie en de flux hangen zowel van de plaats als de tijd af, en de tijdafhankelijkheid is hierboven nog niet precies geanalyseerd.

Als het Donnan-evenwicht is bereikt dan is de netto stroomdichtheid 0 geworden, maar zolang dat evenwicht nog niet is bereikt zal er een (netto) stroom lopen, en voor die situatie geeft de volledige Nernst-Planck-vergelijking (3.66) de informatie die nodig is om de membraanweerstand, of de reciproke daarvan, *de membraangeleidbaarheid*, te bepalen.

Vergelijking (3.66) levert voor een dunne laag (bv een membraan) van een dikte a , na integratie van x over de dikte a , bv van $x = 0$ tot $x = a$, het volgende

<i>links</i>	+ 7.5 mV -	<i>rechts</i>
NaCl		NaCl + NaProt
Na ⁺ 86		Na ⁺ 114
Cl ⁻ 86		Cl ⁻ 64
		Prot ⁻ 50

Figuur 3.7: Eindtoestand van voorbeeld Fig.3.6.

resultaat:

$$\frac{|z|}{\mu_m e z} \int_0^a \frac{J}{c(x, t)} dx = V(a) - V(0) - \frac{RT}{zF} \log_e \frac{c(0, t)}{c(a, t)} \quad (3.82)$$

Als de laag voldoende dun is, zodat J bijna niet verandert over de dikte, $J(a) \approx J(0)$, dan levert dit

$$\frac{J|z|}{\mu_m e z} \int_0^a \frac{dx}{c(x, t)} = V(a) - V(0) - \frac{RT}{zF} \log_e \frac{c(0, t)}{c(a, t)} \quad (3.83)$$

of

$$J = \frac{V(a) - V(0) - \frac{RT}{zF} \log_e \frac{c(0, t)}{c(a, t)}}{\frac{|z|}{\mu_m e z} \int_0^a \frac{dx}{c(x, t)}}. \quad (3.84)$$

Neem aan dat het membraan een celmembraan is met een binnenkant (intracellulair) en een buitenkant (extracellulair). Laat het punt $x = 0$ op de binnenkant gelokaliseerd zijn en $x = a$ op de buitenkant. Dan wordt de membraanspanning⁹ V_m gedefinieerd als $V_m = V(0) - V(a)$. De Nernst-potentiaal¹⁰ geeft het spanningsverschil over het membraan tgv concentratieverschil(len), en wordt weergegeven door de overblijvende term in de teller van vgl.3.84. Dan volgt uit de wet van Ohm dat de noemerterm van vgl.3.84 de membraanweerstand R_m (dimensie Ωm^2) weergeeft, of dat de membraangeleidbaarheid G_m gelijk is aan

$$G_m = \frac{1}{\frac{|z|}{\mu_m e z} \int_0^a \frac{dx}{c(x, t)}} \text{ S/m}^2. \quad (3.85)$$

De stroomdichtheid door het membraan is dan

$$J = G_m (V_m - V_n) \quad (3.86)$$

en

$$V_m - V_n = J R_m = \frac{J_m}{G_m}. \quad (3.87)$$

Als $V_m - V_n > 0$ dan is de stroomdichtheid positief, oftewel, dan stromen netto òf positieve ionen van binnen naar buiten, òf negatieve ionen van buiten naar binnen.

⁹De membraanspanning wordt ook wel membraanpotentiaal genoemd, maar is uiteraard een potentiaalverschil over het membraan.

¹⁰Ook hier gaat het om een potentiaalverschil.

Het is duidelijk uit vgl.3.85 dat de geleidbaarheid ion-afhankelijk zal zijn, immers de mobiliteit is een ion-specifieke grootte (zie tabel 3.2 kolom 4). Dat betekent dat de ionenstroomdichtheden kunnen verschillen, en dat bij een netto stroomdichtheid van 0 A/m^2 nog steeds netto specifieke ionenstromen kunnen bestaan, die samen een netto 0-stroom opleveren. Zoals in het volgende hoofdstuk zal blijken geldt dat ook zeker voor de normale celmembraanpotentialen. Bij de rustmembraanpotentialen is de nettostroom weliswaar 0, maar er bestaan wel degelijk ruststromen (lekstromen). Stroom beïnvloedt de concentratie over de tijd. De concentratieverschillen zullen op den duur verdwijnen, tenzij er een ander mechanisme is dat het verschil in stand houdt. Dat mechanisme is in de celmembraan aanwezig in de vorm van zogenaamde ionen-pompen. Dit zijn grote moleculen die actief specifieke ionen door de celwand transporteren, en daarbij de kracht van de concentratiegradiënt overschrijden.

Een volledige beschrijving van celmembraaneigenschappen is daarom aanzienlijk complexer. Met name ook dienen ook de eigenschappen van de ionenkanalen die zich in het membraan bevinden worden meegenomen. In hoofdstuk 4 wordt hier nader op in gegaan.

3.3 Vraagstukken

1. Diffusie

In een lange buis wordt op een plaats $x = 0$ en tijd $t = 0$ een hoeveelheid van 15 mmol deeltjes geïnjecteerd. Voor deze deeltjes bedraagt de diffusieconstante 2×10^{-3} . Omdat de buis zeer dun is, kan de beweging van de deeltjes slechts in 1 dimensie (langs de as van de buis) plaatsvinden.

- Laat zien dat vergelijking 3.25 (dit hoofdstuk) een oplossing is van de diffusievergelijking.
- Bepaal en schets de concentratieverdeling als functie van de plaats in de buis op $t = 20$ seconden
- Bepaal en schets de deeltjesflux J als functie van de tijd op $x = 0,01$ meter
- Op $t = 1$ s zit de helft van de deeltjes binnen afstand x_1 . Op $t = 2$ s zit de helft van de deeltjes binnen afstand x_2 . Hoe verhouden zich x_1 en x_2 ?

2. Krachtbalans

We bekijken lucht ($T = 275$ K) met alleen maar zuurstofmoleculen (O_2). Op 100 meter hoogte is de concentratie 1 mmol/m^3 . De molecuulmassa van zuurstof is $5,32 \cdot 10^{-26}$ kg.

- Wat is de concentratie zuurstofmoleculen op 200 meter hoogte?
- Stel dat het niet zuurstofatomen zijn, maar waterstofmoleculen (H_2) met molecuulmassa van $3,32 \cdot 10^{-27}$ kg. Wat is dan de concentratie op 200 meter hoogte?
- Zijn de zuurstofmoleculen geneigd neer te slaan? (hebben ze een grote concentratiedifferentiatie nodig?)

3. Osmotische druk.

In een bak met water (temperatuur is 10°C) bevindt zich een semipermeabele wand die alleen water doorlaat. Aan een van de helften voegen we 1 mol/m^3 calciumzout toe (CaCl_2). Welk hoogteverschil zal tussen beide helften gaan ontstaan als gevolg van osmose?

4. Een bloedplaatje in een oplossing.

Een bloedplaatje bevat $0,15 \text{ kmol/m}^3$ NaCl moleculen (die uiteenvallen in het oplosmiddel water) die niet gemakkelijk door het celmembraan gaan. Water gaat wel makkelijk door het membraan heen. De cel wordt in een zoutoplossing (NaCl) van $0,10 \text{ kmol/m}^3$ gelegd ($T = 20^\circ\text{C}$). Wat wordt het volume van de cel? Neem hier aan dat het celmembraan oneindig elastisch is.

5. Elektrodifuse vermenging in een afgesloten vat.

In een afgesloten vat met vloeistof bevindt zich een semipermeabele wand. In de vloeistof bevindt zich in de ene helft een NaCl oplossing en in de andere helft een

NaCl en NaProt oplossing (Prot is een willekeurig proteïne dat als negatief ion aan een positief Natrium ion koppelt en dat in vloeistof dissocieert). Het Prot^- ion kan niet door de wand bewegen, maar de andere ionen wel. In de beginsituatie zijn de twee helften in electrisch evenwicht. De beginconcentraties zijn als volgt:

Linker helft		Rechter helft	
Na^+	80 mmol/m ³	Na^+	80 mmol/m ³
Cl^-	80 mmol/m ³	Cl^-	60 mmol/m ³
		Prot^-	20 mmol/m ³

- Bereken de uiteindelijke concentraties van de Na^+ ionen en Cl^- ionen in beide helften.
- Bereken het potentiaalverschil tussen beide helften.

3.3.1 Tentamenopgaven:

1. Vraagstuk 1

- In een diffusieproces zijn de flux en de concentratie van diffunderende deeltjes gerelateerd volgens de eerste wet van Fick. Hoe luidt deze wet? Geef een duidelijke toelichting.
 - Bespreek de continuïteitsrelatie die in een diffusieproces bestaat tussen concentratie en flux.
 - Leid de tweede wet van Fick af uit de eerste wet en de continuïteitsrelatie.
 - De diffusiecoëfficiënt van water in water is $2 \cdot 10^{-9} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$. Gevraagd: reken met die waarde voor D uit hoe lang een derde deel van de watermoleculen in een grote hoeveelheid water tenminste 1 mm van haar oorspronkelijke positie zal zijn verplaatst.
2. Een afgesloten bak water is door middel van een semi-permeabele wand verdeeld in twee gelijke delen, elk met een inhoud van 1 liter (10^{-3} m^3). In het linker deel wordt aan het water 3 mol NaCl toegevoegd. In het rechter deel wordt aan het water 2 mol NaCl en 1 mol Na-Proteïne toegevoegd. De proteïne-ionen zijn te groot om door de wand heen te kunnen, de andere ionen kunnen er wel doorheen.
- Welke stoffen gaan welke kant op stromen? Waarom?
 - Nadat de stoffen een tijdje hebben gestroomd, is er een evenwichtsituatie ontstaan. Bereken hoeveel van iedere stof aan de linker en rechterkant zit.
 - Hoe groot is het potentiaalverschil over de wand in de evenwichtsituatie?
 - Vervolgens wordt er nog 1 mol NaProteïne aan de rechterkant toegevoegd. Tot welke verandering in potentiaalverschil leidt dit? Waarom?

Hoofdstuk 4

Biologische membranen

Inleiding

Alle leven op aarde is georganiseerd in cellen, en wellicht is de meest onomstreden eigenschap van cellen de aanwezigheid van een celmembraan. Het celmembraan vormt de scheiding tussen het inwendige van de cel en haar omgeving en zorgt ervoor dat essentiële verschillen in intra- en extracellulair milieu behouden blijven.

Biologische membranen zijn opgebouwd uit een dubbele laag lipide moleculen met een dikte van ca. 4 a 5 nm. Deze laag lipide moleculen is doorlatend voor kleine ongeladen moleculen zoals water, zuurstof en CO₂, maar ondoorlatend voor kleine geladen moleculen, ionen, en grote moleculen, zoals eiwitten. Doordat het membraan ondoorlatend is voor geladen moleculen heeft het een isolerende werking en kan het worden voorgesteld als een condensator. Het kan lading opslaan en er kan een potentiaalverschil over het membraan aanwezig zijn.

Aan, in en door het membraan zitten vele verschillende membraan-eiwitten die een veelheid aan functies vervullen. Deze eiwitten zijn betrokken bij het uitvoeren van allerlei celprocessen. Transport van stoffen over het celmembraan die niet door de lipide dubbelmembraan kunnen diffunderen is zo'n functie. Voorbeelden hiervan die van belang zijn voor de rest van dit hoofdstuk, zijn eiwitten die kanalen vormen waardoorheen ionen kunnen diffunderen (ionkanalen) of eiwitten die ervoor zorgen dat ionen tegen de concentratiegradiënt in over het membraan worden verplaatst (ionenpompen).

In levende cellen verschilt de ionensamenstelling van de intracellulaire vloeistof van die van de extracellulaire vloeistof. Verder bevinden zich in de cel moleculen met negatieve ladingen. Het totale effect van het verschil in ionensamenstelling en de intracellulair aanwezige negatief geladen moleculen zorgt ervoor

dat cellen in rust een negatieve membraanpotentiaal hebben. Dit wil zeggen dat de binnenkant van de cel negatief geladen is t.o.v. de buitenkant van de cel (de membraanpotentiaal wordt dus uitgedrukt in $V_{\text{intracellulair}} - V_{\text{extracellulair}}$).

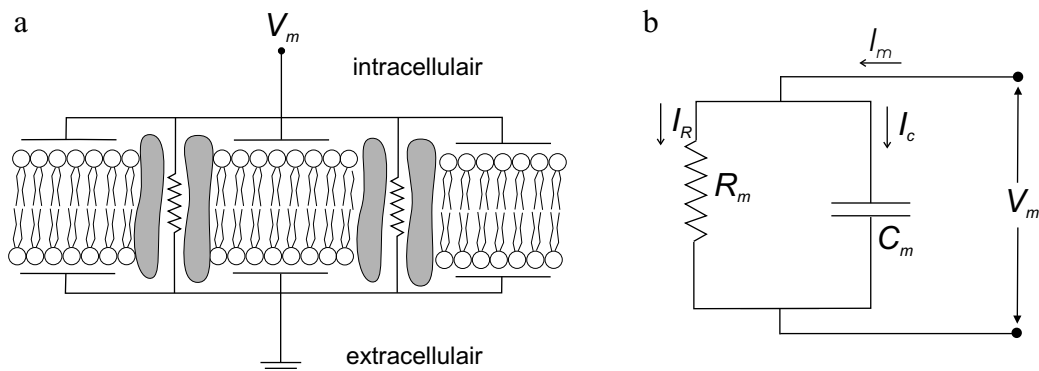
De membraanpotentiaal vormt een belangrijke signaalfunctie voor cellen. Verandering van deze potentiaal zorgt ervoor dat allerlei processen in gang kunnen worden gezet. Voor neuronen is de membraanpotentiaal speciaal van belang omdat de membraanpotentiaal wordt gebruikt om signalen over korte of langere afstand door te geven en om informatie te verwerken.

4.1 Elektrische eigenschappen van het celmembraan

Enkele belangrijke eigenschappen van het celmembraan zijn de volgende:

- het membraan is doorlatend voor kleine ongeladen moleculen, zoals H_2O , O_2 en CO_2 ;
- het membraan is ondoorlatend voor grote moleculen en voor geladen moleculen;
- het membraan kan lading opslaan; [Het werkt dus als een condensator. Alle biologische membranen hebben een *specifieke* capaciteit van ca. 10^{-2} F/m^2 (= $1 \mu\text{F/cm}^2$, = 10 mF/m^2).]
- in het membraan bevinden zich verschillende membraaneiwiitten die ionkanalen vormen, die, als ze zich in de geopende toestand bevinden, ionen doorlaten; [Vaak zijn deze ionkanalen specifiek doorlatend voor bepaalde ionen. Bovendien kan hun geleidbaarheid (= kans dat ze zich in de geopende toestand bevinden) afhankelijk zijn van de membraanpotentiaal of van binding van stoffen, zoals neurotransmitters, aan deze ionkanalen.]
- de membraanpotentiaal van een neuron in rust is negatief. [Een karakteristieke waarde is -70 mV , maar voor verschillende biologische systemen varieert deze waarde van ca. -30 tot -80 mV .]

Het celmembraan kan worden voorgesteld door een elektrisch circuit waarin een condensator, C , parallel geschakeld is met een weerstand, R (zie fig.4.1). Hierin wordt de capacatieve werking van het lipide dubbelmembraan gerepresenteerd door de condensator, C . De totale capaciteit van een cel, C (eenheid: F), is evenredig met het oppervlak van het lipide dubbelmembraan van een cel. Het totale aantal parallel geschakelde ionkanalen wordt gerepresenteerd door de weerstand, R . De reciproke van de weerstand R , de geleiding $G = 1/R$ (eenheid: $\text{S} = 1/\Omega$), is evenredig met het aantal parallel geschakelde ionkanalen dat in het celmembraan aanwezig is. (Vanwege het feit dat in biologische membranen de ionkanalen altijd parallel geschakeld zijn wordt meestal gewerkt met de geleiding, G ,



Figuur 4.1: a. Schematische voorstelling van het celmembraan. Het lipide dubbelmembraan vormt een condensator, de ionkanalen in het membraan vormen parallel geschakelde weerstanden. b. Elektrisch circuit equivalent aan dat in a. De capaciteit, C , representeert de condenserende werking van het totale lipide dubbelmembraan. De weerstand, R , representeert de weerstand van het totale aantal parallel geschakelde ionkanalen.

i.p.v. R . Immers dan kun je de totale geleiding gemakkelijk uitrekenen door een optelling te maken van de verschillende componenten.)

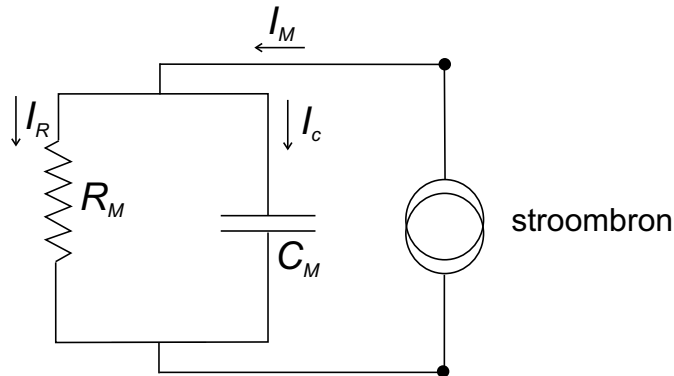
Omdat de absolute waarden van R en C afhankelijk zijn van het oppervlak van het celmembraan, wordt, om de eigenschappen van een membraan te beschrijven gebruik gemaakt van de zgn. *specifieke* weerstand (eenheid: Ωm^2) en *specifieke* capaciteit (eenheid: F/m^2) waarmee de waarden hiervan per oppervlakte eenheid worden uitgedrukt. Om onderscheid te maken tussen deze aanduidingen wordt voor de absolute waarden van de membraanweerstand en membraancapaciteit als subscript de hoofdletter M gebruikt (R_M en C_M), voor de specifieke waarden de kleine letter m (R_m en C_m).

De specifieke weerstand varieert sterk van cel tot cel door de grote verschillen in het aantal ionkanalen dat zich per oppervlakte-eenheid in een celmembraan kan bevinden en door de grote verscheidenheid aan ionkanalen met verschillende waarden voor de geleiding voor verschillende ionen. De specifieke capaciteit daarentegen heeft voor alle biologische membranen een karakteristieke waarden van ca. $10^{-2} \text{ F}/\text{m}^2$ ($1 \mu\text{F}/\text{cm}^2$).

Doordat het celmembraan kan worden voorgesteld als een parallel geschakeld RC -circuit, werkt het als een laagdoorlaatfilter met tijdsconstante, $\tau = RC$.

Voorbeeld: reactie van cel op blokvormige stroomstimulus

Stel een kleine cel wordt gestimuleerd met de stroomstimulus zoals weergegeven in fig.4.2. Voor $t < 0$ s heeft de externe stroomstimulus een waarde 0, voor $t \geq 0$ s



Figuur 4.2: Elektrisch circuit van het celmembraan met de membraanweerstand, R_M , parallel geschakeld aan de membraancapaciteit, C_M . Een stroombron is aangesloten waarmee een stapstimulus wordt aangeboden.

heeft de stroomstimulus een constante positieve waarde, I_{stim} . De netto stroom, I_M , door het membraan is derhalve 0 voor $t < 0$ en gelijk aan I_{stim} voor $t \geq 0$.

Vraag: Hoe verandert de membraanpotentiala?

R_M en C_M zijn parallel geschakeld, daarom geldt:

$$V_M = V_R = V_C = I_R R \quad (4.1)$$

De stroom I_{stim} zal zich over de condensator en weerstand verdelen, dus:

$$I_M = I_C + I_R \quad (4.2)$$

$$I_C = C_M \frac{dV_M}{dt} = R_M C_M \cdot \frac{dI_R}{dt} \quad (4.3)$$

$$I_M = R_M C_M \cdot \frac{dI_R}{dt} + I_R \quad (4.4)$$

De algemene oplossing van het homogene deel van deze differentiaalvergelijking is:

$$I_R = A \cdot e^{-t/\tau} + B \quad (4.5)$$

waarin $\tau = R_M C_M$. Bij het inschakelen van de stroomstimulus zal alle stroom worden gebruikt om de condensator op te laden, dus voor $t = 0$ geldt dat $I_R = 0$. Wanneer de stroomstimulus oneindig lang aanhoudt, dan zal de condensator geheel zijn opgeladen en alle stroom door de weerstand lopen, dus voor $t = \infty$ is $I_R = I_{stim}$. Met deze randvoorwaarden kunnen A en B worden bepaald:

$$t = \infty \text{ dan is } I_R = I_{stim} \text{ geeft: } B = I_{stim} \quad (4.6)$$

$$\text{en } t = 0 \text{ dan is } I_R = 0 \text{ geeft: } A = -I_{\text{stim}} \quad (4.7)$$

Invullen geeft:

$$I_R = I_{\text{stim}} (1 - e^{-t/RC}) \quad (4.8)$$

Voor de membraanpotentialiaal, V_M , geldt dus:

$$V_M = I_M \cdot R_M = I_{\text{stim}} \cdot R_M (1 - e^{-t/RC}) \quad (4.9)$$

Uit bovenstaand voorbeeld blijkt dat de membraanpotentialiaal zijn maximale waarde, $I_{\text{stim}} \cdot R$, bereikt met tijdsconstante $\tau = RC$ ¹. In de elektrofysiologie wordt de membraanweerstand en -capaciteit vaak gemeten d.m.v. het toedienen van een stroomstimulus zoals in bovenstaand voorbeeld. Uit schatting van de maximale waarde van de membraanpotentialiaal, V_M , en schatting van de tijdsconstante τ , kunnen de waarden voor R_M en C_M worden bepaald.

4.2 De stroom van ionen door het membraan

4.2.1 Elektrische en concentratie-verschillen over het membraan

Zoals al gezegd vormt de membraanpotentialiaal een belangrijke signaalfunctie voor cellen. Veranderingen in de membraanpotentialiaal ontstaan doordat netto ionenstroom over het membraan plaatsvindt. Een viertal ionen speelt hierbij een belangrijke rol: Na^+ , K^+ , Cl^- en Ca^{2+} .

De ionenstromen door het celmembraan zijn afhankelijk van de geleidbaarheid van het celmembraan voor de ionen en van de zgn. 'driving force' die op de ionen werkt. De geleiding van het membraan voor de verschillende ionen is niet gelijk. Er bevinden zich ionkanalen in het membraan die specifiek Na^+ , K^+ , Cl^- of Ca^{2+} ionen doorlaten. Voor de 'driving force' spelen twee verschillen een rol: het elektrische potentiaalverschil over het membraan, oftewel de membraanpotentialiaal, en de ionenconcentratieverschillen over het membraan, oftewel de concentratieverschillen tussen de intra- en extracellulaire vloeistof².

¹Merk op dat het product RC onafhankelijk is van de specificatie M of m , hoewel dat voor de afzonderlijke grootheden R en C een wezenlijk verschil betekent.

$$\tau = R_M C_M = R_m C_m \text{ s.}$$

²Het elektrische potentiaalverschil wordt ook wel 'elektrische gradiënt' genoemd, en de ionenconcentratieverschillen worden ook wel chemische gradiënt genoemd, maar strikt gesproken gaat het om de verschil'stap', de differentie, en niet over de gradiënt of afgeleide.

Voor de meeste organismen geldt dat de concentraties van Na^+ , Cl^- en Ca^{2+} extracellulair hoger zijn dan intracellulair, terwijl dat voor K^+ juist andersom is. De totale drift van ionen over het celmembraan is de som van de elektrische flux als gevolg van de elektrische spanningsverschil en de diffusie flux als gevolg van de concentratieverschillen tussen intra- en extracellulaire vloeistof. De Nernst-evenwichtspotentiaal voor ion X , E_X , geeft aan bij welke membraanpotentiaal, gegeven bepaalde intra- en extracellulaire concentraties, $X_{\text{intracellulair}}$ en $X_{\text{extracellulair}}$, de netto flux voor een bepaald ion nul is:

$$E_X = \frac{RT}{zF} \ln \frac{X_{\text{extracellulair}}}{X_{\text{intracellulair}}} \quad (4.10)$$

In onderstaande tabel zijn de intra- en extracellulaire ionenconcentraties van K^+ , Na^+ , Cl^- en Ca^{2+} weergegeven zoals deze te vinden zijn in het reuzenneuron van de pijlstaart inktvis en in een karakteristieke zoogdiercel. Zoals je ziet zijn de extracellulaire concentraties van Na^+ , Cl^- en Ca^{2+} ionen relatief hoog, terwijl intracellulair de concentratie K^+ ionen relatief hoog is. De ionensamenstelling van de extracellulaire vloeistof lijkt feitelijk veel op die van zeewater. Met name voor de in zee levende pijlstaartinktvis is de overeenkomst tussen de ionensamenstelling van zeewater en die van de extracellulaire vloeistof groot (ionensamenstelling zeewater: K^+ : 10 mM, Na^+ : 460 mM, Cl^- : 540 mM en Ca^{2+} : 10 mM).

Door de concentratieverschillen is de membraanpotentiaal waarbij geen netto flux van ionen over het membraan plaatsvindt, de Nernst-evenwichtspotentiaal, voor de verschillende ionen verschillend. De waarden van deze evenwichtspotentialen zijn weergegeven in de 3^e kolom van de tabel.

Wanneer de Nernst-evenwichtspotentiaal voor een bepaald ion, E_X , bekend is dan wordt de stroom van dat ion door het membraan, I_X , gegeven een bepaalde geleiding van het membraan voor dat specifieke ion, G_X , en gegeven een bepaalde membraanpotentiaal, V_M , gelijk aan:

$$I_M = G_X(V_M - E_X) \quad (4.11)$$

Figuur 4.3 geeft het elektrische model van een membraan, waarbij onderscheid is gemaakt tussen de verschillende ionenstromen. In het voorbeeld van deze figuur bevinden zich in het celmembraan ionkanalen die Na^+ , K^+ , Ca^{2+} en Cl^- ionen kunnen doorlaten. Bovendien zijn in dit voorbeeld de geleidingen voor de eerste drie ionen variabel (weergegeven met de schuine pijl door het weerstandssymbool). De geleidbaarheid van ionkanalen kan b.v. afhankelijk zijn van de membraanpotentiaal. In dat geval spreekt men van 'voltage-gated channels.' Voorbeelden hiervan zijn de Na^+ - en K^+ -kanalen die betrokken zijn bij de opwekking

	intracellulair (mM)	extracellulair (mM)	Nernst-evenwichts- potentiaal (mV)
reuzenneuron van inktvis ($T = 293$ K)			
K^+	400	20	-75
Na^+	50	440	+55
Cl^-	40 - 150	560	-66 tot -33
Ca^{2+}	10^{-4}	10	+145
karakteristieke zoogdiercel ($T = 310$ K)			
K^+	140	5	-90
Na^+	5 - 15	145	+91 tot +61
Cl^-	4	110	-98
Ca^{2+}	10^{-4}	2.5 - 5	+136 tot +145

Tabel 4.1: Intra- en extracellulaire ionenconcentraties met bijbehorende Nernst-evenwichtspotentialen voor het reuzenneuron van de pijlstaartinktvis en een zoogdiercel.

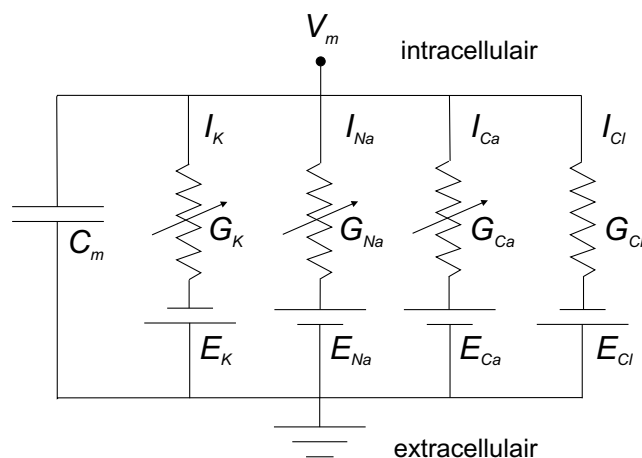
van actiepotentialen. Er bestaan andere typen ionkanalen waarvan de geleidbaarheid afhangt van binding van stoffen aan het kanaal, zo genaamde ‘ligand-gated channels’. Voorbeelden hiervan zijn kanalen in het postsynaptische deel van een synaps waaraan neurotransmitters kunnen binden. Binding van neurotransmitters kan b.v. Na^+ of Ca^{2+} -kanalen openen, waardoor de positieve ionen naar binnen zullen stromen en de cel zal depolariseren. Ook kunnen K^+ of Cl^- -kanalen worden geopend, hetgeen zal zorgen voor hyperpolarisatie van de cel. In het eerste geval spreek je van een exciterende synaps, aangezien synaptische activiteit zorgt voor depolarisatie van het postsynaptische celmembraan. In het tweede geval is sprake van een inhiberende synaps, immers activatie van de synaps zorgt voor hyperpolarisatie van het postsynaptische membraan. De totale stroom door het membraan kan nu als volgt worden beschreven:

$$I_M = C_M \cdot \frac{dV}{dt} + I_K + I_{Na} + I_{Ca} + I_{Cl} \quad (4.12)$$

waarbij

$$\begin{aligned} I_K &= G_{M,K}(V_M - E_K) \\ I_{Na} &= G_{M,Na}(V_M - E_{Na}) \\ I_{Ca} &= G_{M,Ca}(V_M - E_{Ca}) \\ I_{Cl} &= G_{M,Cl}(V_M - E_{Cl}) \end{aligned} \quad (4.13)$$

Wanneer de cel in rust is, met andere woorden, wanneer de membraanpotentiaal niet verandert en de netto stroom door het membraan nul is, geeft dit de volgende



Figuur 4.3: Parallel geleidingsmodel van een celmembraan. Voor dit celmembraan zijn G_K , G_{Na} , en G_{Ca} variabel, hetgeen is weergegeven met de pijlen door de weerstanden. G_{Cl} is in dit voorbeeld constant.

vergelijking voor de rustmembraanpotentiaal:

$$\begin{aligned}
 I_M = 0 &= 0 + I_K + I_{Na} + I_{Ca} + I_{Cl} \\
 0 &= G_{M,K}(V_M - E_K) + G_{M,Na}(V_M - E_{Na}) + \\
 &\quad + G_{M,Ca}(V_M - E_{Ca}) + G_{M,Cl}(V_M - E_{Cl}) \\
 V_M(G_{M,K} + G_{M,Na} + G_{M,Ca} + G_{M,Cl}) &= \\
 &\quad G_{M,K} \cdot E_K + G_{M,Na} \cdot E_{Na} + G_{M,Ca} \cdot E_{Ca} + G_{M,Cl} \cdot E_{Cl} \\
 V_M &= \frac{G_{M,K} \cdot E_K + G_{M,Na} \cdot E_{Na} + G_{M,Ca} \cdot E_{Ca} + G_{M,Cl} \cdot E_{Cl}}{G_{M,K} + G_{M,Na} + G_{M,Ca} + G_{M,Cl}} \quad (4.14)
 \end{aligned}$$

Voorbeeld: ionenstromen bij cel in rust

Gegeven zijn de volgende specifieke geleidbaarheden van het reuzenaxon van de pijlstaartinktvis bij de rustmembraanpotentiaal van -60 mV. De geleidbaarheid van het neuron voor Ca^{2+} ionen is verwaarloosbaar klein.

Bereken de stroomdichtheid door het membraan, J_m (A/m^2), van de verschillende ionen [we stappen hier weer over op de beschouwing per oppervlakteenheid (indices m ipv M)]:

Antwoord:

Wanneer een neuron zich in rust bevindt verandert de membraanpotentiaal niet

ion	G_m bij rustmembraanpotentiala (S/m ²)	Nernst evenwichts- potentiala (mV)
K ⁺	3.7	-72
Na ⁺	0.1	+55
Cl ⁻ (en andere ionen)	3.0	-49

($dV/dt = 0$) en is de netto ionenstroom door het membraan nul. Toch is het niet zo dat de geleidbaarheid voor de verschillende ionen tijdens rust oneindig laag is. Er zal dus wel degelijk stroom door de verschillende takken van het model in fig.4.3 stromen, echter de som van de totale ionenstromen moet nul zijn.

$$\begin{aligned}
 J_m = 0 &= C_m \cdot \frac{dV}{dt} + J_K + J_{Na} + J_{Cl} \\
 0 &= G_{m,K}(V_m - E_K) + G_{m,Na}(V_m - E_{Na}) + G_{m,Cl}(V_m - E_{Cl})
 \end{aligned}
 \tag{4.15}$$

Voor de verschillende ionenstromen geldt:

$$\begin{aligned}
 J_K &= G_{m,K}(V_m - E_K) = 3.7(-60 + 72) \cdot 10^{-3} = 44 \text{ mA/m}^2 \\
 J_{Na} &= G_{m,Na}(V_m - E_{Na}) = 0.1(-60 - 55) \cdot 10^{-3} = -11 \text{ mA/m}^2 \\
 J_{Cl} &= G_{m,Cl}(V_m - E_{Cl}) = 3.0(-60 + 49) \cdot 10^{-3} = -33 \text{ mA/m}^2
 \end{aligned}
 \tag{4.16}$$

En zoals te verwachten bij de rustpotentiala geldt voor de totale stroomdichtheid, J_m :

$$J_m = J_K + J_{Na} + J_{Cl} = 0$$

Zoals uit bovenstaand voorbeeld blijkt is de celmembraan niet ondoorlatend voor de verschillende ionen. Toch blijven de concentratieverschillen over de celmembraan intact. Hiervoor zijn twee processen verantwoordelijk: 1) actief transport en 2) passieve verdeling van ionen over het membraan.

4.2.2 Actief transport

In het celmembraan van de meeste organismen bevinden zich behalve de tot nu toe besproken ionkanalen, ook ionenpompen. I.t.t. de ionkanalen verplaatsen deze eiwitten ionen tegen de concentratiegradiënt in. Dit transport kost energie en wordt daarom actief transport genoemd. De meest bekende en waarschijnlijk meest belangrijke ionenpomp is de Na⁺-K⁺pomp. Deze pomp kan m.b.v. energie

geleverd door de hydrolyse van ATP drie Na^+ ionen uit de cel pompen en twee K^+ ionen naar binnen. Deze pompen werken continu en zorgen ervoor dat de concentratie gradiënten voor Na^+ en K^+ behouden blijven ($[\text{Na}^+]_{\text{extracellulair}} > [\text{Na}^+]_{\text{intracellulair}}$ en $[\text{K}^+]_{\text{extracellulair}} < [\text{K}^+]_{\text{intracellulair}}$) en dat de cel intracellulair meer negatief geladen is dan extracellulair.

4.2.3 Passieve verdeling van ionen over het membraan

Het celmembraan blijkt ondoorlatend te zijn voor verscheidene intracellulair aanwezige anionen (negatief geladen ionen), zoals SO_4^{2-} . Ook bevinden zich intracellulair negatief geladen eiwitten die niet door het celmembraan kunnen diffunderen. Hierdoor wordt een gedeelte van de negatieve membraanpotentiaal bewerkstelligd. De negatieve membraanpotentiaal zorgt ervoor dat positieve ionen worden aangetrokken en negatieve ionen worden afgestoten. Voor K^+ en Cl^- verklaart dit passieve mechanisme een groot gedeelte van de gevonden concentratiegradiënt. Het celmembraan is dan ook relatief doorlatend voor deze ionen en de Nernst-evenwichtspotentiaal ligt voor deze ionen niet erg ver verwijderd van de rustpotentiaal.

4.3 Vraagstukken

1. R en C

Een cel kan worden beschouwd als een stroomkring met daarin een weerstand R en een Condensator C parallel gekoppeld.

- De weerstand R wordt gevormd door verschillende ionkanalen met alle hun eigen weerstand. Ga uit van een hypothetische cel met 3 Na⁺-kanalen, 5 K⁺-kanalen en 11 Cl⁻-kanalen. Voor de geleidbaarheden van deze hypothetische ionkanalen geldt: $g_K = 0,6 \mu\text{S}$, $g_{Na} = 0,1 \mu\text{S}$, en $g_{Cl} = 0,3 \mu\text{S}$. Bereken R.
- Gedurende lange tijd wordt een stroom van 3 mA toegevoerd aan de cel. Wat wordt de maximale waarde van de membraanpotentiala?l?
- Na lange tijd wordt de stroom gestopt (neem dit als $t = 0$). Na 0,1 seconde is de membraanpotentiala gedaald tot de helft van de waarde van de membraanpotentiala op $t = 0$. Bereken hieruit C.

2. Membraanpotentiala

In een hypothetisch neuron zijn de volgende ionen-concentraties gemeten en de geleidbaarheden (g) bij rust bij een temperatuur van 20 graden Celcius.

ion	Binnen (mM/m ³)	Buiten (mM/m ³)	g_K (μS)
K ⁺	125	2,25	0,6
Na ⁺	10,4	109	0,1
Cl ⁻	1,5	77,5	0,3
Ca ²⁺	0,1	2,1	0,0001

- Wat zijn de evenwichtspotentialen voor de verschillende ionen?
- Bereken de rustmembraanpotentiala van de cel.
- Als de concentratie Ca²⁺ groter wordt, dan wordt de cel veel meer geleidbaar voor Natriumionen. Stel dat de concentratie Ca²⁺ intracellulair even groot is als de concentratie extracellulair (de concentratie extracellulair is in dit geval constant), en de geleidbaarheid voor Natrium 50 keer zo groot wordt. Bereken in dit geval de rustmembraanpotentiala van de cel.

3. Membraanpotentiala

Beschouw een hypothetisch membraan met Cl⁻, K⁺ en Na⁺ als relevante ionen. De volgende waarden zijn gegeven. De rustpotentiala is 20 mV, bij een temperatuur van 37 graden Celcius.

- Vul de ontbrekende gegevens in.

ion	Binnen (mM/m ³)	Buiten (mM/m ³)	g (S)	stroom (?)
K ⁺	50	12	0,4	?
Na ⁺	10	?	0,5	?
Cl ⁻	20	10	0,1	?

- (b) Hoeveel mol K⁺, Na⁺ en Cl⁻ moet er actief door het membraan heen getransporteerd worden opdat, bij gelijkblijvende membraanpotentiaal, de verschillende concentraties niet veranderen?

4.3.1 Tentamenopgave:

1. Vraagstuk 1

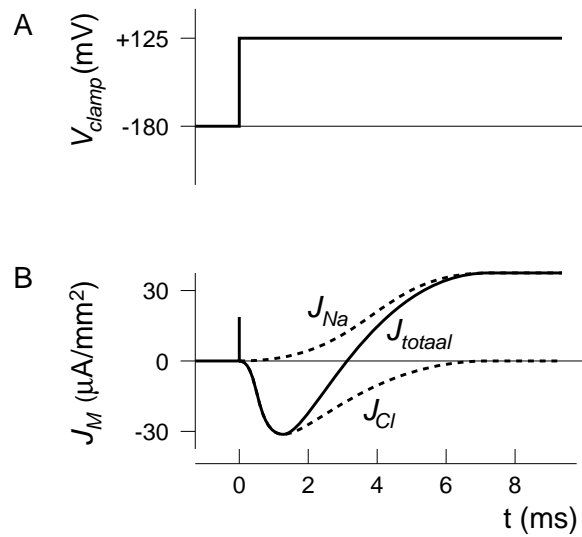
In zoet water leeft de kranswier *Chara globularis* welke bij depolarisatie van de celmembraan actie potentialen blijkt te produceren. De rustpotentiaal van de cellen van deze wier is -182 mV en de piek waarde gedurende een actie potentiaal is +198 mV.

De concentraties van de ionen Na⁺, K⁺ en Cl⁻ intracellulair en in het extracellulaire zoete water zijn hieronder gegeven:

ion	ion concentratie intracellulair (mM)	ion concentratie extracellulair (mM)
K ⁺	57	0,031
Na ⁺	65	0,046
Cl ⁻	112	0,040

- (a) Bereken de evenwichtspotentialen voor de verschillende ionen bij 20 °C.
- (b) Voor welk(e) ion(en) is de celmembraan van deze wier voornamelijk doorlatend wanneer de cellen in rust zijn? Waarom?
- (c) Voor welk(e) ion(en) is de cel voornamelijk doorlatend gedurende de piek van een actie potentiaal? Waarom?
- (d) Leg uit waarom het erg handig is om de 'voltage clamp' techniek toe te passen wanneer je wilt bestuderen hoe de geleidbaarheid van voltage gevoelige ionkanalen in de tijd varieert. Vergelijk een 'voltage clamp' stimulus met een constante inputstroom.
- (e) De membraanstroom, J_M , is opgebouwd uit een capacitaire stroom, J_C , en een ionenstroom, J_{ion} . Gedurende welk deel van de stimulus speelt de capacitaire stroom een rol? Waarom? Hoe groot is de piekwaarde van de capacitaire stroom?

- (f) Bereken de maximale ‘specifieke’ geleidbaarheid voor chloride en voor natrium voor deze stimulus.



Figuur 4.4: A: stimulus: vanuit rust (-182 mV) voltage clamp op +125 mV. B: Ionenstromen. J_{totaal} : totale membraanstroom, J_{Na} : stroom van natrium ionen, J_{Cl} : stroom van chloor ionen.

Hoofdstuk 5

Kabeltheorie

Inleiding

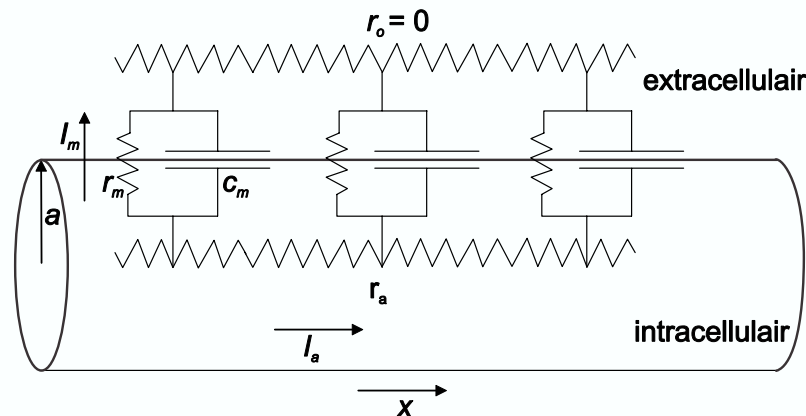
In het vorige hoofdstuk hebben we de elektrische eigenschappen van het celmembraan besproken. In dit hoofdstuk zullen we ons bezig houden met de elektrische eigenschappen van kabels om zo meer inzicht te krijgen in hoe elektrische lading zich langs het celmembraan van dendrieten, die als kabels kunnen worden voorgesteld, verspreidt.

Neuronen zijn cellen met een complexe vorm. Ze bestaan over het algemeen uit een cellichaam (soma), een aantal dendrieten, welke sterk vertakt kunnen zijn en een enkel axon. Op de dendrieten en het cellichaam bevinden zich de synaptische verbindingen met andere neuron. Hier komt dus informatie in de vorm van synaptische input het neuron binnen. Deze synaptische input zorgt voor een verandering van de membraanpotentiaal. Bij een exciterende input is dit een depolarisatie (de membraanpotentiaal wordt minder negatief), bij een inhiberende input een hyperpolarisatie (de membraanpotentiaal wordt meer negatief). Zo'n plaatselijke verstoring van de membraanpotentiaal zal zich vervolgens langs de membraan van dendriet of soma verplaatsen en uiteindelijk aankomen in het gedeelte van het neuron dat de output van signalen verzorgt, het axon. Vaak zijn deze axonen relatief lang en worden aan het begin van het axon actiepotentialen opgewekt. Actiepotentialen zijn nodig wanneer signalen over langere afstand moeten worden verplaatst. Bij korte axonen is dit niet altijd het geval en kunnen signalen in de vorm van zgn. 'graded potentials' worden doorgegeven, hetgeen vergelijkbaar is met het transport van lading in dendrieten.

In dit hoofdstuk zullen we ons bezig houden met de *passieve* verspreiding van lading langs het celmembraan van kabels. Dit houdt in dat de eigenschappen van

het celmembraan als constant worden beschouwd en niet afhangen van b.v. de membraanpotentiaal. De verspreiding van actiepotentialen langs axonen is een voorbeeld waarbij de membraanweerstand sterk verandert onder invloed van de membraanpotentiaal. Actiepotentialen komen aan de orde in het volgende hoofdstuk. Voor de verspreiding van elektrische signalen in dendrieten en korte axonen (waarin ‘graded potentials’ worden getransporteerd) kan wel met bovengenoemde aanname worden gewerkt, hoewel ook dit een vereenvoudigde weergave van de werkelijkheid is, omdat ook hier ‘voltage gated’ ionkanalen voorkomen. Inzicht in de passieve geleiding van stroom door kabels is echter belangrijk om meer te begrijpen van het zeer complexe systeem dat zorgt voor integratie van synaptische input in dendrieten.

5.1 De eendimensionale kabelvergelijking



Figuur 5.1: Elektrisch model voor dendriet, waarbij de dendriet wordt voorgesteld als een cilinder met straal a .

We willen weten hoe een lokaal opgewekte verandering van de membraanpotentiaal, b.v. als gevolg van synaptische input, zich langs het celmembraan van een dendriet verplaatst. Een dergelijke lokaal afwijkende membraanpotentiaal zal zich langs de dendriet verplaatsen (is dus een functie van de plaats, x), maar zal zich ook in de tijd ontwikkelen (is dus ook een functie van de tijd, t). Om deze functie $V_m(x, t)$ te beschrijven worden de elektrische eigenschappen van dendrieten gemodelleerd m.b.v. de lineaire kabeltheorie.

Hiertoe worden dendrieten voorgesteld als dunne buisjes met een celmem-

braan als omhulsel (zie fig. 5.1) en worden een aantal aannames gedaan, die alle vereenvoudigingen van de werkelijke fysiologische eigenschappen van dendrieten zijn. Hieronder zijn deze aannames weergegeven:

- Het celmembraan is passief. Dit houdt in dat de membraaneigenschappen niet afhangen van de membraanpotentiaal.
- De elektrische eigenschappen van de kabel zijn uniform. De membraanweerstand, membraancapaciteit en axiale weerstand zijn dus overal gelijk.
- De dendriet is cilindervormig met een constante diameter. [In werkelijkheid geldt dit bij benadering voor kleine stukjes van een dendriet. Ingewikkelde boomstructuren van dendrieten kunnen met behulp van de kabeltheorie worden benaderd door zulke kleine stukjes met verschillende diameters aan elkaar te plakken en vertakkingen in de cilinderstructuur toe te staan.]
- De extracellulaire vloeistof heeft een verwaarloosbare weerstand. Hierdoor is de extracellulaire potentiaal overal gelijk. [Deze aanname is juist wanneer er relatief veel ruimte rond neuronen aanwezig is, maar gaat niet op voor dicht opeengepakte neuronen.]
- De laatste vereenvoudiging is een keuze, geen aanname: we stellen de rustmembraanpotentiaal op 0 mV en zullen met voltages t.o.v. de rustmembraanpotentiaal werken.

Figuur 5.1 toont het elektrische model van een stuk cilindervormige kabel. Het laat de elektrische eigenschappen zien van het celmembraan met weerstand r_m , parallel geschakeld aan de capaciteit c_m , en de verbinding met de interne weerstand van de intracellulaire vloeistof, r_a , ofwel de axiale weerstand en met de weerstand van de extracellulaire vloeistof, r_o . Deze laatste weerstand wordt verwaarloosbaar klein beschouwd.

Wanneer er op locatie, x , stroom in de kabel wordt geïnjecteerd dan zal deze zich door de kabel verplaatsen via de intracellulaire vloeistof, de axiale stroom, I_a . Ook zal een gedeelte van de stroom door de membraanwand weglekken, de membraanstroom, i_m .

5.2 Eenheden en definities

Voor de beschrijving van de elektrische eigenschappen van dendrieten zijn de waarden van de membraanweerstand (R_M), membraancapaciteit (C_M) en axiale

weerstand (R_A) van belang. In het vorige hoofdstuk zijn de specifieke membraanweerstand (R_m) en specifieke membraancapaciteit (C_m) geïntroduceerd. Bij de behandeling van de kabeltheorie komt hier nog de specifieke axiale weerstand (R_a) bij. Bovendien is het handig om, wanneer de elektrische eigenschappen van cilindervormige kabels worden beschreven, de membraanweerstand en -capaciteit en de axiale weerstand per lengte-eenheid van een kabel (dendriet) uit te drukken. Deze worden weergegeven met kleine letters: r_m , c_m en r_a . Het is erg belangrijk altijd goed te weten wat de eenheden zijn van de aanduidingen van weerstand en capaciteit die worden gebruikt. Hieronder volgt een overzicht van deze verschillende aanduidingen voor een cilindervormige dendriet met straal, a , en lengte l .

Membraanweerstand, R_M (Ω)

- Weerstand van de celmembraan.

Specifieke membraanweerstand of -geleiding, R_m of G_m ($= 1/R_m$) (Ωm^2 of S/m^2)

- Membraanweerstand/geleiding van één vierkante meter celmembraan.
- De membraanweerstand, R_M , is omgekeerd evenredig met het oppervlak van een celmembraan (verdubbeling van het membraanoppervlak is equivalent aan het parallel schakelen van twee identieke weerstanden, immers het aantal parallel geschakelde ionkanalen wordt hiermee verdubbeld).
- Voor een cilinder met straal a geldt :

$$R_m = R_M 2\pi a l \quad (\Omega\text{m}^2) \quad \text{of} \quad R_M = R_m \cdot \frac{1}{2\pi a l} \quad (\Omega)$$

Membraanweerstand per lengte-eenheid cilindervormige kabel, r_m (Ωm)

- Membraanweerstand van één meter cilindervormige kabel.
- De membraanweerstand is omgekeerd evenredig met de lengte van een cilindervormige kabel.
- Voor een cilinder met straal a geldt:

$$r_m = R_M l \quad (\Omega\text{m}) \quad \text{of} \quad R_M = \frac{r_m}{l} \quad (\Omega)$$

een relatie die onafhankelijk is van de cilinderstraal a , en

$$r_m = R_m \cdot \frac{1}{2\pi a} \quad (\Omega\text{m})$$

Membraancapaciteit, C_M (F)

- Capaciteit van het celmembraan.

Specifieke membraancapaciteit, C_m (F/m²)

- Membraancapaciteit van één vierkante meter celmembraan.
- De membraancapaciteit is evenredig met het oppervlak van een celmembraan (verdubbeling van het membraanoppervlak is equivalent aan het parallel schakelen van twee identieke condensatoren).
- Voor een cilinder met straal a geldt:

$$C_m = C_M \cdot \frac{1}{2\pi a l} \quad (\text{F/m}^2) \quad \text{of} \quad C_M = C_m \cdot 2\pi a l \quad (\text{F})$$

Membraancapaciteit per lengte-eenheid cilindervormige kabel, c_m (F/m)

- Membraancapaciteit van één meter cilindervormige kabel.
- Membraancapaciteit is evenredig met lengte van kabel.
- Voor een cilinder met straal a geldt:

$$c_m = C_M \cdot \frac{1}{l} \quad (\text{F/m}) \quad \text{of} \quad C_M = c_m \cdot l \quad (\text{F})$$

$$c_m = C_m \cdot 2\pi a \quad (\text{F/m})$$

Axiale weerstand, R_A (Ω)

- Weerstand van de intracellulaire vloeistof over de totale lengte van een axon (of dendriet). Deze weerstand is niet van belang bij kleine cellen, maar wel wanneer stroom over langere afstand verplaatst.

Specifieke axiale weerstand, R_a (Ωm)

- Intracellulaire weerstand van één kubieke meter intracellulaire vloeistof.
- De axiale weerstand is evenredig met de lengte van een dendriet en de omgekeerd evenredig met het oppervlak van de doorsnede van een dendriet (verdubbeling van de lengte is equivalent aan het serieel schakelen van twee identieke weerstanden, verdubbeling van de doorsnede is equivalent aan het parallel schakelen van twee identieke weerstanden).
- Voor een cilinder met straal a geldt:

$$R_a = R_A \cdot \frac{\pi a^2}{l} \quad (\Omega\text{m}) \quad \text{of} \quad R_A = R_a \cdot \frac{l}{\pi a^2} \quad (\Omega)$$

Axiale weerstand per lengte-eenheid cilindervormige kabel, r_a (Ω/m)

- Intracellulaire weerstand van één meter cilindervormige kabel.

- Axiale weerstand is evenredig met lengte van kabel.
- Voor een kabel met straal a geldt:

$$r_a = R_A \cdot \frac{1}{l} \quad (\Omega/\text{m}) \quad \text{of} \quad R_A = r_a \cdot l \quad (\Omega)$$

$$r_a = R_a \frac{1}{\pi a^2} \quad (\Omega/\text{m})$$

Membraan-stroom, I_M (A)

- Stroom door membraan.

Membraan-stroomdichtheid, J_m (A/m²)

- Stroom door één vierkante meter celmembraan.
- Voor een kabel met straal a geldt:

$$J_m = I_M \cdot \frac{1}{2\pi a l} \quad (\text{A}/\text{m}^2) \quad \text{of} \quad I_M = J_m \cdot 2\pi a l \quad (\text{A})$$

Membraan-stroom per lengte eenheid cilindervormige kabel, i_m (A/m)

- Membraanstroom door één meter cilindervormige kabel.
- Membraanstroom is evenredig met lengte van kabel.
- Voor kabel met straal a geldt:

$$i_m = I_M \cdot \frac{1}{l} \quad (\text{A}/\text{m}) \quad \text{of} \quad I_M = i_m \cdot l \quad (\text{A})$$

$$i_m = J_m \cdot 2\pi a \quad (\text{A}/\text{m})$$

Axiale stroom, I_a (A)

- Stroom door intracellulaire vloeistof.

Axiale stroomdichtheid, J_a (A/m²)

- Axiale stroom door één vierkante meter intracellulaire vloeistof.
- Voor een kabel met straal a geldt:

$$J_a = I_a \cdot \frac{1}{\pi a^2} \quad (\text{A}/\text{m}^2) \quad \text{of} \quad I_a = J_a \cdot \pi a^2 \quad (\text{A})$$

5.3 Afleiding van de kabelvergelijking

Wanneer op een bepaalde locatie stroom in een kabel wordt geïnjecteerd zal deze zich door de kabel verplaatsen via de intracellulaire vloeistof, de axiale stroom, I_a , en door het membraan weglekken, de membraanstroom (uitgedrukt per lengte-eenheid), i_m .

Voor de axiale stroom, I_a , geldt de wet van Ohm, waarbij het potentiaalverschil in de lengterichting van de kabel wordt uitgedrukt in $\partial V/\partial x$:

$$I_a = -\frac{1}{r_a} \cdot \frac{\partial V}{\partial x} \quad (\text{A}) \quad (5.1)$$

Het minteken in deze vergelijking komt doordat de stroom van een hoge naar een lage potentiaal loopt. Dus I_a is positief als $\partial V/\partial x$ negatief is.

Wanneer de stroom door de kabel verplaatst zal een gedeelte van de axiale stroom weglekken door het membraan. De afname van de axiale stroom langs de kabel ($-\partial I_a/\partial x$) is daarom gelijk aan de membraanstroom per lengte-eenheid van de kabel:

$$\frac{\partial I_a}{\partial x} = -i_m \quad (\text{A/m}) \quad (5.2)$$

Voor de membraanstroom per lengte-eenheid geldt:

$$i_m = i_c + i_r = c_m \cdot \frac{\partial V}{\partial t} + \frac{1}{r_m} \cdot V_m \quad (\text{A/m}). \quad (5.3)$$

Combinatie van vergelijking (5.2), (5.1) en (5.3) geeft de kabelvergelijking:

$$\frac{1}{r_a} \cdot \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} = c_m \cdot \frac{\partial V}{\partial t} + \frac{1}{r_m} V_m \quad (\text{A/m}) \quad (5.4)$$

$$\frac{r_m}{r_a} \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} = r_m \cdot c_m \cdot \frac{\partial V}{\partial t} + V_m \quad (\text{A/m}) \quad (5.5)$$

Dit wordt ook wel geschreven als:

$$\lambda^2 \cdot \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} = \tau_m \cdot \frac{\partial V}{\partial t} + V_m \quad (5.6)$$

waarbij λ de ruimte- of plaatsconstante is:

$$\lambda = \sqrt{\frac{r_m}{r_a}} = \sqrt{\frac{R_M \cdot l}{R_A/l}} = l \sqrt{\frac{R_M}{R_A}} \quad (5.7)$$

en τ_m de welbekende tijdsconstante van het celmembraan:

$$\tau_m = r_m \cdot c_m = R_m \cdot C_m = R_M \cdot C_M \quad (5.8)$$

Normalisatie van de kabelvergelijking op de lengteconstante, λ , en de tijdsconstante, τ , leidt tot de genormaliseerde kabelvergelijking:

$$\frac{\partial^2 V}{\partial X^2} = \frac{\partial V}{\partial T} + V, \quad \text{met } X = x/\lambda \quad \text{en} \quad T = t/\tau_m \quad (5.9)$$

5.4 De betekenis van τ en λ

De tijdsconstante τ_m bepaalt, zoals we in hoofdstuk 4 al hebben gezien, hoe snel de membraanpotentiala kan veranderen in de tijd. Om precies te zijn: het duurt τ_m s om de membraanpotentiala een factor e in waarde te doen stijgen of dalen. Bij een grote waarde van τ_m is een cel daarom relatief traag: het duurt lang om een bepaalde verandering van de membraanpotentiala te realiseren. Dit houdt ook in dat een eenmaal bereikte verandering van de membraanpotentiala lang door zal werken. Het duurt immers lang totdat de membraanpotentiala weer naar de rustwaarde is teruggekeerd. Om deze reden wordt voor τ ook wel de term integratieconstante gebruikt. Dit om aan te geven dat wanneer verschillende inputs zich binnen een tijdspanne van enkele τ 's aandienen het effect van de vorige input nog merkbaar is en de effecten van opeenvolgende inputs zullen 'optellen' (integreren).

Verschillende waarden van τ worden in neuronen gerealiseerd door verschillende waarden van de membraanweerstand (de membraancapaciteit is immers voor verschillende cellen nagenoeg constant).

De ruimteconstante, λ , geeft aan hoe ver een potentiaalverschil langs een kabel verspreidt. Hoe groter λ , des te groter de afstand waarover een potentiaalverandering merkbaar is. Voor een oneindig lange kabel geldt dat over afstand met lengte λ de membraanpotentiala met een factor e afneemt.

De waarde van λ is evenredig met de wortel uit R_m/R_a . De term in de teller impliceert dat bij een grote membraanweerstand weinig stroom door het celmembraan zal weglekken en dat een potentiaalverandering over grotere afstand merkbaar zal zijn. De noemer geeft aan dat, naarmate de axiale weerstand lager is, de stroom in de lengteas van de kabel groter zal zijn en ook daardoor zal een potentiaalverandering over grotere afstand merkbaar zijn.

De kabelvergelijking vertoont grote overeenkomst met de eendimensionale diffusievergelijking (zie verg. 3.23, C.54). In de diffusievergelijking is de diffusieconstante, D , een maat voor hoe gemakkelijk deeltjes zich in een medium kunnen verplaatsen. In de kabelvergelijking heeft λ^2/τ een vergelijkbare betekenis: λ en τ bepalen hoe gemakkelijk elektrische lading zich door de kabel in plaats en tijd verspreidt. Bij de bespreking van de impulsrespons van de kabelvergelijking

zal duidelijk worden dat hiervoor geldt dat $\lambda^2/\tau = D$.

5.5 Oplossingen van de kabelvergelijking

We willen de kabelvergelijking graag oplossen om zodoende V_m als functie van de tijd en plaats in de kabel te kunnen beschrijven. De oplossing van deze vergelijking hangt af van de randvoorwaarden. We zullen de oplossing zoeken voor een aantal bijzondere situaties, n.l. :

1. de isopotentiaal
2. de 'steady state' situatie
3. de impulsrespons

5.5.1 De isopotentiaalcel ($\partial V/\partial x = 0$)

De eerste oplossing zullen we zoeken voor de situatie, waarbij $\partial V/\partial x = 0$. In dat geval is het feitelijk niet nodig om de kabelvergelijking te gebruiken, want deze randvoorwaarde houdt in dat de membraanpotentialaals op een bepaald moment overal in de cel identiek is en er derhalve geen axiale stroom aanwezig is. Deze situatie gaat niet op voor kabelachtige structuren, zoals dendrieten, maar wel voor relatief kleine cellen. In de elektrofysiologie noemt men een dergelijke kleine cel, waarbij de membraanpotentialaals op één bepaald moment overal in de cel gelijk is een isopotentiaalcel. De kabelvergelijking reduceert in dit geval tot een gewone differentiaalvergelijking. (Een oplossing hiervoor is al gegeven in hoofdstuk 4). Uitgaande van de kabelvergelijking geldt voor deze situatie:

$$\lambda^2 \cdot \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} = 0 = \tau \cdot \frac{\partial V}{\partial t} + V \quad (5.10)$$

Stel op tijdstip $t = 0$ wordt een constante stroom, I_{stim} , in het neuron geïnjecteerd. Omdat in deze situatie sprake is van input van stroom verandert bovengestelde vergelijking in:

$$\frac{dV(t)}{dt} + \frac{1}{\tau}V(t) = C \quad (5.11)$$

De algemene oplossing voor deze differentiaalvergelijking is:

$$V(t) = A \cdot e^{-\frac{t}{\tau}} + C \quad (5.12)$$

Verder is bekend dat de membraanpotentialaals op $t = 0$ gelijk is aan de rustmembraanpotentialaals ($V(0) = 0$). De maximale membraanpotentialaals wordt bereikt voor $t = \infty$. Het membraan is dan geheel opgeladen ($I_C = 0$) zodat alle door

de stimulus geleverde stroom door de membraanweerstand stroomt. $V_m(\infty)$ is dus gelijk aan $I_{\text{stim}}R_M$. Gegeven deze randvoorwaarden kunnen A en C worden bepaald:

$$\begin{array}{ll} \text{Op } t = 0 : & V(0) = 0 \quad \text{Hieruit volgt: } A = -C \\ \text{op } t = \infty : & V(\infty) = I_{\text{stim}} \cdot R_M \quad \text{Hieruit volgt: } C = I_{\text{stim}} \cdot R_M \end{array}$$

Invullen geeft de oplossing $V(t)$:

$$V(t) = I_{\text{stim}} \cdot R_M (1 - e^{-\frac{t}{\tau}}) \quad (5.13)$$

Als de inputstimulus vervolgens, op $t = t_1$ wegvalt, dan geldt voor $t > t_1$ uit de differentiaalvergelijking zonder bronterm:

$$\frac{dV(t)}{dt} + \frac{1}{\tau}V(t) = 0, \quad t > t_1 \quad (5.14)$$

De algemene oplossing voor deze differentiaalvergelijking is:

$$V(t) = A \cdot e^{-\frac{t}{\tau}} \quad (5.15)$$

met randvoorwaarden:

$$\begin{array}{l} \text{Op } t = t_1 : \quad V(t) = V(t_1) = I_{\text{stim}} \cdot R_M (1 - e^{-\frac{t_1}{\tau}}) \\ \text{zodat:} \quad \quad A \cdot e^{-\frac{t_1}{\tau}} = I_{\text{stim}} \cdot R_M (1 - e^{-\frac{t_1}{\tau}}) \end{array}$$

Invullen geeft de oplossing $V(t)$:

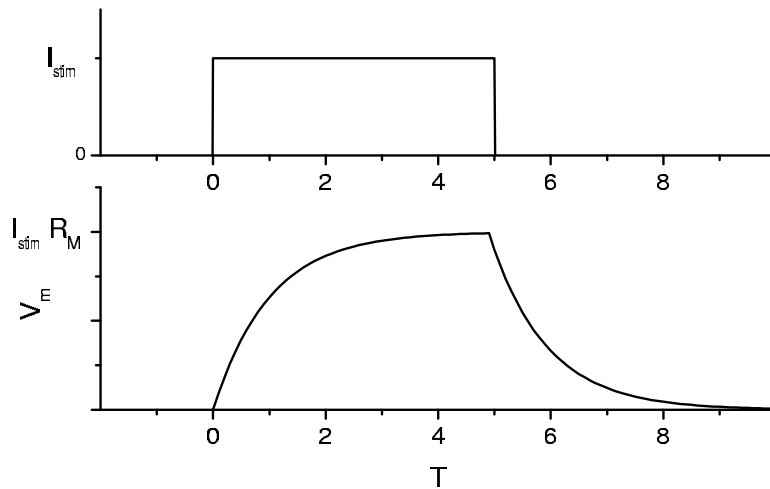
$$\begin{aligned} V(t) &= V(t_1) e^{-\frac{t-t_1}{\tau}} \\ &= I_{\text{stim}} \cdot R_M (1 - e^{-\frac{t_1}{\tau}}) \cdot e^{-\frac{t-t_1}{\tau}} \\ &= I_{\text{stim}} \cdot R_M (e^{\frac{t_1}{\tau}} - 1) \cdot e^{-\frac{t}{\tau}} \quad \forall t > t_1 \end{aligned} \quad (5.16)$$

Figuur 5.2 toont de verandering van de membraanpotentiaal als functie van de tijd, uitgedrukt in T . De membraanpotentiaal stijgt exponentieel bij de start van de inputstroom en daalt exponentieel bij het wegvallen van deze stroom. De snelheid waarmee de maximale membraanpotentiaal wordt bereikt hangt af van $\tau (= \tau_m)$.

5.5.2 ‘Steady state’ voltage als functie van de afstand

$$(\partial V / \partial t = 0)$$

Stel één zijde van een kabel wordt gestimuleerd met een constante stroomstimulus. We wachten totdat alle inschakeleffecten verdwenen zijn, zodat $V(t)$ constant is, $\partial V / \partial t = 0$.



Figuur 5.2: De reactie van een isopotentialcel op een constante inputstroom, I_{stim} , met duur van $5 \times \tau_m$ s.

De genormaliseerde kabelvergelijking (verg. 5.9) reduceert nu tot een tweede orde differentiaalvergelijking waarbij de membraanpotential van x afhangt:

$$\frac{d^2V(X)}{dX^2} = V(X)$$

De algemene oplossing voor deze differentiaal vergelijking is de som van de twee mogelijke oplossingen, $A \cdot e^X$ en $B \cdot e^{-X}$:

$$V(X) = A \cdot e^X + B \cdot e^{-X} \quad (5.17)$$

Voor een drietal fysische condities zullen we nu A en B bepalen.

Conditie 1: de semi-oneindig lange kabel.

Deze situatie correspondeert met een aan één kant afgesloten oneindig lang axon of oneindig lange, niet vertakte dendriet die aan de afgesloten zijde, op $x = 0$, wordt gestimuleerd met een langdurige stroomstimulus. Door deze stroomstimulus zal op de plek van stimulatie een membraanpotential, $V(0)$, ontstaan, die zich door de kabel verspreidt. Hoe verder verwijderd van de plek van stimulatie, hoe minder groot de verstoring van de membraanpotential zal zijn (zie fig. 5.3).

Randvoorwaarden:

$$\text{Voor } X = \infty : \quad V(\infty) = 0$$

$$V(\infty) = A \cdot e^\infty + B \cdot e^{-\infty} = 0 \quad \text{Dus: } A = 0$$

$$\text{Voor } X = 0 : \quad V = V(0)$$

$$V(0) = B \cdot e^0 = V(0) \quad \text{Dus: } B = V(0)$$

$$V(X) = V(0) \cdot e^{-X} = V(0) \cdot e^{-x/\lambda}$$

De spanning valt dus exponentieel af met de afstand, waarbij voor elke afstand λ de spanning met een factor e afneemt.

Conditie 2: de afgesloten kabel.

Deze situatie correspondeert met stimulatie van een dendriet niet ver verwijderd van het uiteinde, waarbij we geïnteresseerd zijn in wat er gebeurt met de membraanpotentialaal in de richting van het afgesloten einde. De stroom kan aan het uiteinde enkel via het celmembraan weglekken. Omdat de membraanweerstand veel groter is dan de axiale weerstand verwachten we dat de spanning minder snel afneemt dan in conditie 1.

In deze situatie eisen we op de afstand $X = L$, ofwel $x = L\lambda$, geen axiale stroom loopt en is $dV/dx = 0$.

$$\text{Voor } X = 0 : \quad V = V(0)$$

$$V(0) = A \cdot e^0 + B \cdot e^0 = V(0) \quad \text{Dus: } A = V(0) - B.$$

$$\text{Voor } X = L : \quad \frac{dV(X)}{dX} = 0$$

$$A \cdot e^L - B \cdot e^{-L} = 0$$

$$(V(0) - B)e^L - Be^{-L} = 0$$

$$B(e^L + e^{-L}) = V(0)e^L \quad \text{Dus: } B = \frac{V(0)e^L}{e^L + e^{-L}}.$$

$$A = V(0) - \frac{V(0)e^L}{e^L + e^{-L}} = V(0) \left(\frac{e^L + e^{-L}}{e^L + e^{-L}} - \frac{e^L}{e^L + e^{-L}} \right) = \frac{V(0)e^{-L}}{e^L + e^{-L}}$$

$$V(X) = A \cdot e^X + B \cdot e^{-X} = \frac{V(0)}{e^L + e^{-L}} (e^{X-L} + e^{-(X-L)}) \quad (5.18)$$

In fig. 5.3 is deze functie getekend. Duidelijk is dat, zoals verwacht, deze functie minder snel afloopt met de afstand λ dan in conditie 1. Verder zie je dat de grafiek horizontaal loopt op $X = L$ ($dV/dx = 0$).

Conditie 3: de ‘voltage clamp’

In deze situatie wordt op een afstand L van de input de spanning op een bepaald constant niveau gehouden. In ons geval kiezen we als ‘voltage clamp’-niveau de rustmembraanpotentiaal. Deze situatie correspondeert met een dendriet die uitmond in een zeer groot cellichaam. Dit cellichaam heeft een groot celoppervlak met een grote membraan capaciteit, waardoor het nauwelijks mogelijk is om de spanning toe te laten nemen. Hier is de membraanspanning op afstand L dus gelijk aan de rustmembraanpotentiaal ($V(L) = 0$). Hiermee zal de membraanpotentiaal in dit geval sneller afnemen dan in conditie 1.

$$\text{Voor } X = 0 : \quad V = V(0)$$

$$V(0) = A \cdot e^0 + B \cdot e^0 = V(0) \quad \text{Dus:} \quad A = V(0) - B.$$

$$\text{Voor } X = L : \quad V(L) = 0$$

$$V(L) = A \cdot e^L + B \cdot e^{-L} = 0$$

$$(V(0) - B)e^L - Be^{-L} = 0$$

$$-B(e^L - e^{-L}) = -V(0)e^L \quad \text{Dus:} \quad B = \frac{V(0)e^L}{e^L - e^{-L}}.$$

$$A = V(0) - \frac{V(0)e^L}{e^L - e^{-L}} = V(0) \left(\frac{e^L - e^{-L}}{e^L - e^{-L}} - \frac{e^L}{e^L - e^{-L}} \right) = -\frac{V(0)e^{-L}}{e^L - e^{-L}} \quad (5.19)$$

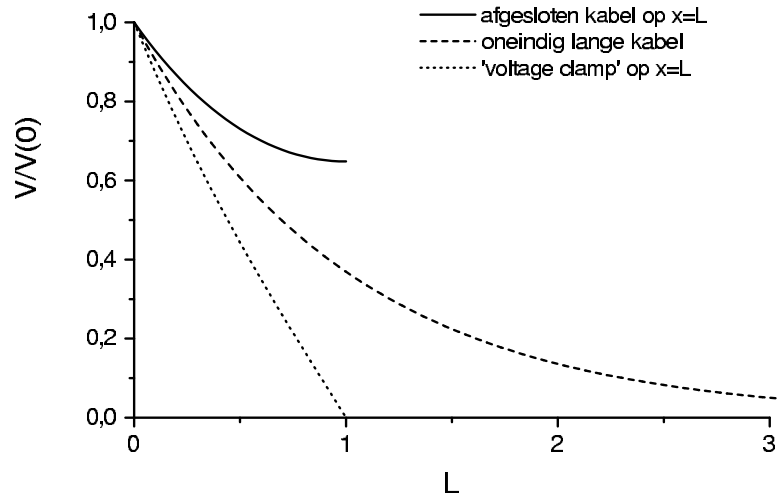
Invullen van A en B geeft de oplossing van $V(X)$:

$$V(X) = A \cdot e^X + B \cdot e^{-X} = \frac{V(0)}{e^L - e^{-L}} (e^{L-X} - e^{-(L-X)}) \quad (5.20)$$

In fig. 5.3 is ook deze functie weergegeven. Het laat zien dat de afname van de membraanpotentiaal steiler loopt dan in conditie 1 en dat op $X = L$ de membraanpotentiaal gelijk is aan 0.

5.5.3 De impulsrespons van de kabelvergelijking (oneindig lange kabel)

Tot nu toe hebben we oplossingen besproken die of plaatsafhankelijk waren (de isopotentialcel, $dV/dx = 0$) of tijdsonafhankelijk waren (steady state situatie, $dV/dt = 0$). Nu gaan we ons bezig houden met een oplossing waarbij de membraanpotentiaal zowel in plaats als in tijd varieert. Dit doen we voor de situatie waarbij als stimulus de deltafunctie of impuls, $\delta(x, t)$, wordt gebruikt (zie



Figuur 5.3: Afname van het potentiaalverschil, $V(0)$, als functie van de afstand in de lengterichting langs de kabel, L , voor drie verschillende randvoorwaarden. Gestreepte lijn: oneindig lange kabel. Doorgetrokken lijn: afgesloten kabel op $x = L$. Gestippelde lijn: 'voltage clamp' op $x = L$.

ook hoofdstuk 3.1.4 waarin de impulsrespons van de diffusievergelijking wordt besproken). Zoals in hoofdstuk 3.1.4 al is beschreven geldt voor deze stimulus dat deze overall nul is, behalve op het tijdstip $t = 0$ en de locatie $x = 0$. Verder is het oppervlak onder deze functie gelijk aan 1. Hiervoor moet deze functie dus oneindig scherp gelokaliseerd zijn in plaats en tijd en een oneindig hoge amplitude hebben. In de praktijk zal dit niet gaan, maar de respons op deze stimulus geeft wel inzicht in hoe snelle en op een kleine plaats gelokaliseerde veranderingen van de membraanpotentiaal, zoals b.v. als gevolg van synaptische input in een dendriet, zich in een kabel in plaats en tijd ontwikkelt.

De (tweedimensionale) deltafunctie, of impuls, wordt wiskundig als volgt beschreven:

$$\begin{aligned} \delta(x, t) &= 0 \quad \forall x \neq 0 \wedge \forall t \neq 0 \\ \delta(0, 0) &\rightarrow \infty \\ \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} \delta(x, t) dx dt &= 1 \end{aligned} \quad (5.21)$$

De kabelvergelijking lijkt erg veel op de 1D-diffusievergelijking (3.23).

$$\frac{\partial c(x, t)}{\partial t} = D \frac{\partial^2 c(x, t)}{\partial x^2} \quad (5.22)$$

Hiervan is de impulsresponsoplossing (verg. 3.25):

$$c(x, t) = \frac{c(0, 0)}{\sqrt{4\pi Dt}} e^{-\frac{x^2}{4Dt}} \quad (5.23)$$

Het verschil tussen de situatie van de diffusievergelijking en van de kabelvergelijking is dat bij de kabelvergelijking stroom door het membraan weg kan lekken, terwijl dit in de diffusievergelijking niet het geval is. We verwachten daarom dat de impulsrespons van de kabelvergelijking een combinatie zal zijn van ten eerste een steeds breder en platter wordende Gaussverdeling in plaats, zoals we die bij de diffusievergelijking hebben gezien, en ten tweede een exponentieel dalende functie in de tijd ten gevolge van het weglekken van lading door het membraan, zoals we bij de oplossing van de isopotentialcel hebben gezien.

We gaan uit van de genormaliseerde kabelvergelijking (5.9):

$$\frac{\partial^2 V}{\partial X^2} = \frac{\partial V}{\partial T} + V, \quad \text{met } X = x/\lambda \quad \text{en} \quad T = t/\tau_m$$

Om het exponentieel dalende weglek-effect expliciet te laten zien herschrijven we $V(X, T)$ als volgt:

$$V(X, T) = W(X, T) \cdot e^{-T} \quad (5.24)$$

Dat impliceert voor de plaatsafgeleide:

$$\frac{\partial^2 V}{\partial X^2} = \frac{\partial^2 W}{\partial X^2} \cdot e^{-T}$$

en voor de tijdsafgeleide:

$$\begin{aligned} \frac{\partial W}{\partial T} &= V \cdot e^T + \frac{\partial V}{\partial T} \cdot e^T = e^T \left(V + \frac{\partial V}{\partial T} \right) \\ \frac{\partial V}{\partial T} &= \frac{\partial W}{\partial T} \cdot e^{-T} - V \end{aligned}$$

Invullen in de kabelvergelijking geeft:

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 W}{\partial X^2} \cdot e^{-T} &= \frac{\partial W}{\partial T} \cdot e^{-T} - V + V \\ \frac{\partial^2 W}{\partial X^2} &= \frac{\partial W}{\partial T} \end{aligned}$$

Deze laatste vergelijking is geheel analoog aan de diffusievergelijking en heeft als oplossing van de impulsrespons (zie verg. 3.25):

$$W(X, T) = \frac{W(0, 0)}{\sqrt{4\pi T}} \cdot e^{-\frac{X^2}{4T}} \quad (5.25)$$

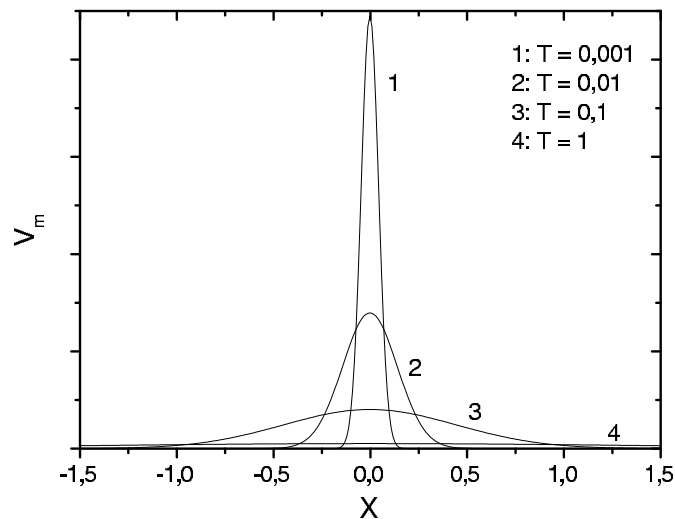
Met gebruik van vergelijking 5.24 vinden we voor $V(X, T)$:

$$V(X, T) = W(X, T) \cdot e^{-T} = \frac{V(0, 0)}{\sqrt{4\pi T}} \cdot e^{-\frac{X^2}{4T}} \cdot e^{-T} = \frac{V(0, 0)}{\sqrt{4\pi t/\tau}} \cdot e^{-\frac{x^2}{4\lambda^2 t}} \cdot e^{-t/\tau} \quad (5.26)$$

De impulsrespons van de kabelvergelijking is dus een combinatie van de impulsrespons van de diffusievergelijking en van exponentieel dalend gedrag.

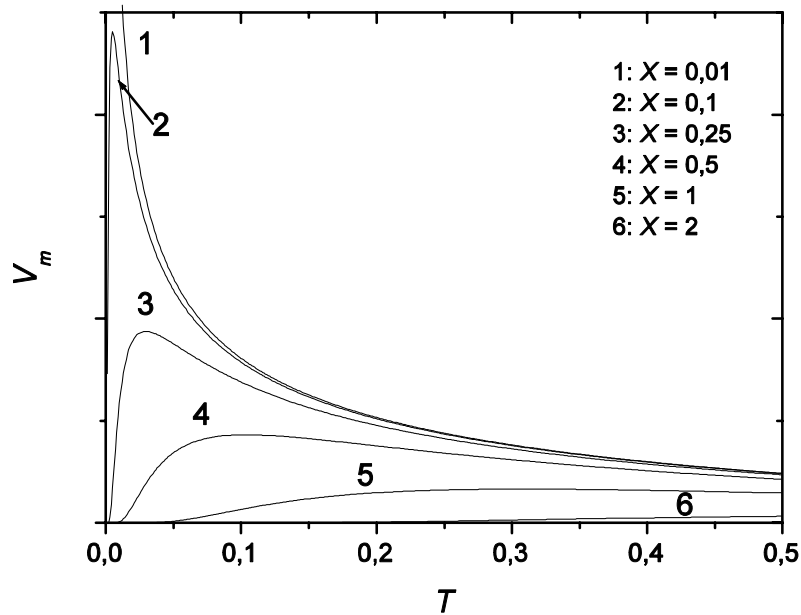
Uit vergelijkingen 5.26 en 3.25 volgt dat je λ en τ gerelateerd zijn aan de diffusieconstante D in de diffusievergelijking: $\lambda^2/\tau = D$.

In fig. 5.4 is het gedrag van $V(X, T)$ als functie van de genormaliseerde afstand, $X (= x/\lambda)$, langs de kabel weergegeven. Deze figuur laat zien dat de deltapuls zich als een Gaussverdeling door de kabel verspreidt. Wanneer de tijd verstrijkt wordt deze Gaussverdeling steeds vlakker. Bovendien is het zo (niet duidelijk in de figuur zichtbaar) dat het oppervlak onder deze Gaussverdelingen steeds kleiner wordt, doordat er lek van stroom plaatsvindt. Op het tijdstip $T = 1$ ($t = \tau$ s) is het oppervlak onder de grafiek met een factor e afgenomen, op tijdstip $T = 2$ ($t = 2\tau$ s) met e^2 etc.



Figuur 5.4: Impulsrespons van een kabel als functie van de afstand, uitgedrukt in $X (= x/\lambda)$ voor diverse $T (= t/\tau)$.

Figuur 5.5 toont het gedrag van $V(X, T)$ als functie van $T (= t/\tau)$, voor verschillende waarden van X . Vlak bij de stimulus input, op $X = 0.01$, is de spanning op $0 T$ zeer groot. Dit komt omdat de stimulus een delta-puls is, die op locatie $X = 0$ en tijdstip $T = 0$ een oneindig hoge waarde heeft.



Figuur 5.5: Impulsrespons van een kabel als functie van de tijd, uitgedrukt in $T (= t/\tau)$ voor verschillende afstanden t.o.v. de injectie van de deltapuls, uitgedrukt in $X (= x/\lambda)$.

Op grotere afstand van de stimulus input is op $T = 0$ nog geen verandering van de membraanpotentiala aanwezig (zie $X = 0.25$ tot 2). Hoe verder de locatie verwijderd is van de stimulusinput, hoe later de membraanpotentiala begint te stijgen en hoe minder sterk deze stijgt. Op $X = 2$ is slechts een zeer geringe en sterk in de tijd versmeerde stijging van de membraanpotentiala te zien.

5.6 Vraagstukken

1. Isopotentiaal cel

Gegeven is een cel waarvoor geldt: $(\partial V / \partial x = 0)$. Op tijdstip $t=0$ wordt een constante stroom I_{stim} geïnjecteerd. $I_{stim} = 7 \text{ mA}$, $R_M = 1,2 \text{ M}\Omega$ en $C_M = 10 \mu\text{F}$

- Wat wordt het maximale voltage van de cel?
- Leidt de vergelijking voor $V(t)$ af.
- Op tijdstip $t= 3 \text{ sec}$ wordt de constante invoerstroom stop gezet. Wat is het voltage van de cel op $t=3 \text{ sec}$?
- Wat is het voltage van de cel op $t = 5 \text{ sec}$?
- Schets het verloop van $V(t)$ in een grafiek.

2. Semi oneindig lange kabel

Gegeven is een semi oneindig lange kabel met de volgende eigenschappen:

$$r_m = 30 * 10^{-6} \Omega \text{ m}$$

$r_a = 4 * 10^{-3} \Omega / \text{m}$ Aan de kabel wordt op $x=0$ langdurig een spanning toegediend van 12 mV .

- Leidt de vergelijking voor $V(X)$ af.
- Wat is de steady state respons van de potentiaal van de cel op $x=0$, $x=\lambda$ en $x=10 \lambda$?
- Bereken wat de afstanden zijn voor x in opgave b).

3. Impuls respons van de kabelvergelijking (oneindig lange kabel).

Aan een oneindig lange kabel wordt op tijdstip $t=0$ op $x=0$ een voltage toegediend van 30 mV .

$$r_m = 200 \Omega \text{ m}$$

$$r_a = 3 \cdot 10^7 \Omega / \text{m}$$

$$c_m = 10 \mu\text{F}$$

- Bepaal voor $t=0,1 \text{ ms}$ wat het voltage is op $x=3 \text{ mm}$ en $x= 6 \text{ mm}$.
- Bepaal voor $t=2 \text{ ms}$ wat het voltage is op $x=3 \text{ mm}$ en $x= 6 \text{ mm}$.
- Bepaal voor $t= 10 \text{ ms}$ wat het voltage is op $x=3 \text{ mm}$ en $x= 6 \text{ mm}$.

5.6.1 Tentamenopgave:

1. Vraagstuk 1

Zie figuur 5.1: schematische voorstelling van een uniforme kabel (b.v. een stuk dendriet). Hierin is

i_m : membraanstroom per lengte-eenheid van kabel (A/mm)

r_m : weerstand van membraan per lengte-eenheid = $159 \cdot 10^6 \text{ } \Omega/\text{mm}$

c_m : capaciteit van membraan per lengte-eenheid = $1,6 \cdot 10^{-9} \text{ F/mm}$

I_a : axiale stroom (A)

r_a : axiale weerstand = $955 \cdot 10^6 \text{ } \Omega/\text{mm}$

r : straal van kabel (mm) = $0,5 \text{ } \mu\text{m}$

x : afstand langs kabel (mm)

r_0 : extracellulaire weerstand. Deze is verwaarloosbaar klein.

- (a) Leid de kabelvergelijking af voor de kabel zoals weergegeven in figuur 5.1 en leg uit hoe je tot deze vergelijking komt. Geef hierbij de volgende stappen weer:
- beschrijving van de axiale stroom.
 - beschrijving van de membraanstroom.
 - beschrijving van de relatie is tussen de axiale stroom en de membraan-stroom.
- (b) Schrijf de kabelvergelijking in een vorm waarbij gebruik gemaakt wordt van de plaatsconstante, λ , en de tijdsconstante, τ . Bereken de waarden voor λ en τ . Wat stellen de plaatsconstante en de tijdsconstante voor?
- (c) In een semi-oneindig lange kabel wordt aan het begin ($x=0$) een stroom I_0 van 0,1 nA geïnjecteerd gedurende een oneindig lange periode. De ingangswaarde voor een oneindig lange kabel is gegeven:
- $$R_i = \sqrt{(r_m \cdot r_a)} = V_m(\infty, 0) / I_0$$
- met $V_m(\infty, 0)$ = membraanpotentiaal op $t=\infty$ en $x=0$. Bereken de maximale waarde voor V_m die zal ontstaan op de plek van de injectiestroom.
- (d) Leidt m.b.v. de kabelvergelijking het verloop van de membraanpotentiaal in de tijd af voor $x=0$ ($\delta^2 V / \delta x^2 = 0$). Teken in een grafiek het verloop van V_m (op $x=0$) als functie van de tijd. Geef waarden langs de assen.
- (e) Leidt m.b.v. de kabelvergelijking het verloop van de membraanpotentiaal langs de kabel af voor $t=\infty$ ($\delta V / \delta t = 0$). Teken in een grafiek het verloop van V_m (voor $t=\infty$) als functie van de plaats. Geef waarden langs de assen.

Hoofdstuk 6

Actiepotentialen, het model van Hodgkin en Huxley

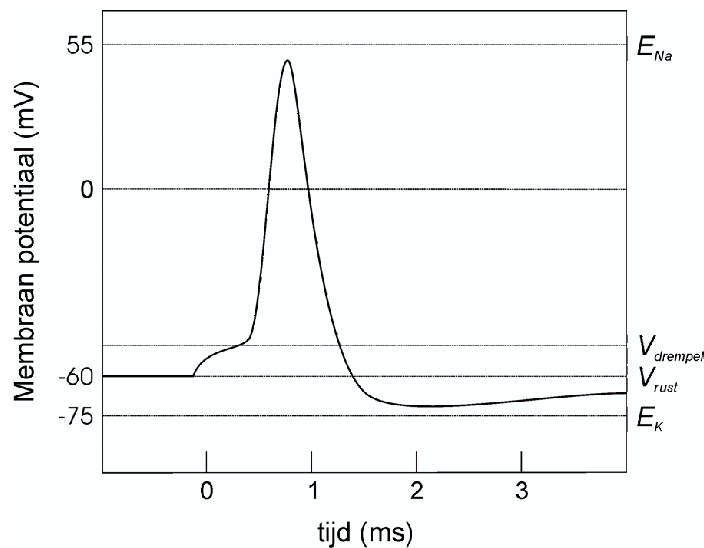
Inleiding

In het vorige hoofdstuk hebben we besproken hoe veranderingen van de membraanpotentiaal op een passieve manier langs het celmembraan verspreiden in de vorm van zgn. 'graded potentials'. Een andere manier waarop elektrische signalen langs het celmembraan kunnen verspreiden is in de vorm van actiepotentialen. Deze vorm van transport is in tegenstelling tot dat in de vorm van 'graded potentials' geschikt om signalen over grote afstanden te vervoeren.

Actiepotentialen, ook wel spikes of neurale impulsen genoemd, zijn snelle, alles of niets, veranderingen van de membraanpotentiaal. Bij de generatie van actiepotentialen spelen voltage afhankelijke natrium- en kaliumkanalen een rol. De geleidbaarheid van deze ionkanalen hangt dus af van de membraanpotentiaal en, zoals we in de rest van dit hoofdstuk zullen zien, van de tijd.

Actiepotentialen vertonen een zeer karakteristiek verloop van de membraanpotentiaal in de tijd (zie fig. 6.1). Om een actiepotentiaal te doen ontstaan moet eerst de drempelmembraanpotentiaal worden overschreden. Wanneer deze overschreden is, stijgt de membraanpotentiaal snel tot een waarde die de evenwichtspotentiaal van natrium nadert (ca. +55 mV). Vervolgens daalt de membraanpotentiaal totdat deze de evenwichtspotentiaal van kalium is genaderd (ca. -75 mV). Deze stijging en daling van de membraanpotentiaal duurt ongeveer 2 ms. Vervolgens stijgt de membraanpotentiaal relatief langzaam tot de rustmembraanpotentiaal weer is bereikt (ca. -60 mV).

In de rest van dit hoofdstuk zullen we bekijken hoe deze veranderingen van de membraanpotentiaal worden gerealiseerd. Dit zullen we doen aan de hand van het beroemde werk van Hodgkin en Huxley, waarvoor zij in 1964 de Nobelprijs hebben gekregen.



Figuur 6.1: Het tijdsverloop van de membraanpotentiaal tijdens een actiepotentiaal.

6.1 Experimenten aan het reuzenaxon van de pijlstaartinktvis

In de vorige eeuw zijn belangrijke ontdekkingen gedaan die hebben bijgedragen aan onze huidige kennis over het werkingsmechanisme van de actiepotentiaal. Deze ontdekkingen begonnen bij het werk van Young, die in 1936 aantoonde dat de in de pijlstaartinktvis aanwezige langgerekte structuren geen bloedvaten waren, zoals tot dan toe werd gedacht, maar enorm dikke zenuwvezels. De dikte van deze zenuwvezels (tot 1 mm in diameter) maakte ze bijzonder geschikt om intracellulair elektrodes in aan te brengen, waarmee de zenuw gestimuleerd kon worden en waarmee de membraanpotentiaal direct kon worden gemeten.

Voordat het reuzenneuron van de pijlstaartinktvis was ontdekt was al bekend dat de ionenconcentraties intracellulair en extracellulair verschillend waren, dat de concentratie voor K^+ -ionen intracellulair hoger was dan extracellulair en dat voor Na^+ het omgekeerde gold. Ook wist men dat de membraanpotentiaal in rust negatief was en dat deze gedurende korte tijd snel toenam tijdens de vorming van een actiepotentiaal. Tot dan toe was de theorie van Bernstein (1902) populair, waarin werd verondersteld dat het celmembraan in rust semi-permeabel is voor K^+ -ionen. Volgens de theorie van Nernst komt daarmee de membraanpotentiaal in rust rond de evenwichtspotentiaal van K^+ te liggen (ca. -75 mV). Tijdens de vorming van een actiepotentiaal zou volgens Bernstein een totale 'breakdown' in de membraanweerstand optreden, waardoor het celmembraan voor alle ionen doorla-

6.1. EXPERIMENTEN AAN HET REUZENAXON VAN DE PIJLSTAARTINKTVIS 135

tend zou worden, resulterend in een toename van de membraanpotential tot 0 mV.

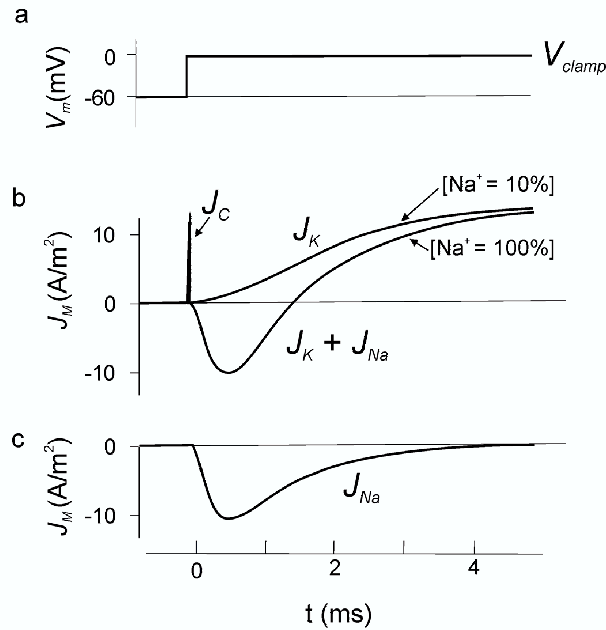
Toen Hodgkin en Huxley er in 1939 in slaagden om intracellulaire afleiding in het reuzenneuron van de pijlstaartinktvis te maken, ontdekten zij dat de membraanpotential bij de vorming van een actiepotential niet tot 0 mV steeg, maar dat deze van teken verandert en stijgt tot ruim +50 mV. Op grond hiervan veronderstelden zij dat het celmembraan tijdens een actiepotential niet voor alle ionen doorlatend zou worden, maar specifiek voor Na^+ -ionen, zodat de membraanpotential de evenwichtspotential van Na^+ zou naderen (ca. +55 mV).

Zij onderzochten dit verder door middel van experimenten waarbij ze de extracellulaire Na^+ -concentratie verlaagden. Bovendien gebruikten ze hierbij de nieuw ontwikkelde 'voltage -' en 'space clamp' techniek. Met deze techniek was het mogelijk om via een elektronisch terugkoppelingsschakeling stimuli aan te bieden waarbij de membraanpotential op een bepaalde gewenste clampschakeling werd gebracht. De benodigde intracellulaire elektrodes waren lange metaaldraden die in de lengterichting van het reuzenneuron werden aangebracht, waardoor ook over een grote afstand langs het neuron de membraanpotential op de constante, gewenste clampschakeling werd gehouden (vandaar de term 'space clamp').

6.1.1 Resultaten van de 'voltage clamp' experimenten

Figuur 6.2 toont resultaten van Hodgkin en Huxley die zij verkregen door op het reuzenaxon van de pijlstaartinktvis de 'space' en 'voltage clamp' techniek toe te passen. Door de membraanpotential vanuit rust op een gedepolariseerde waarde (in de figuur 0 mV) te brengen treden veranderingen op in de membraanstroom. Wanneer het axon in een medium wordt gehouden waarin een normale concentratie natriumionen aanwezig is worden de resultaten weergegeven door de curve $J_K + J_{\text{Na}}$. De stroom door het celmembraan is in dat geval het gevolg van kalium- en natriumstroom. Door extracellulair de concentratie natriumionen drastisch te verlagen, wordt de natriumstroom geëlimineerd en wordt de curve J_K gemeten. Ervan uitgaande dat de kalium- en natriumstroom onafhankelijk van elkaar zijn, kan hiermee de natriumstroom worden bepaald $J_{\text{Na}} = (J_K + J_{\text{Na}}) - J_K$. Deze curve is te zien in c.

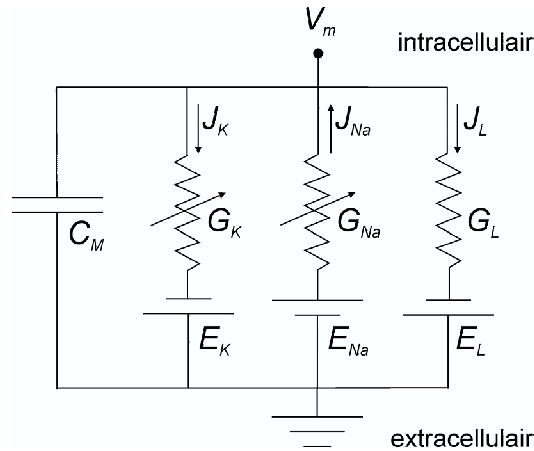
Deze resultaten tonen aan dat het celmembraan, bij verandering van de membraanpotential, een geleidingsverandering ondergaat die specifiek is voor K^+ en Na^+ . Verder gingen Hodgkin en Huxley ervan uit dat er een lekstroom door het membraan loopt, waarvan de geleiding niet afhangt van de membraanpotential. Het elektrische model van het celmembraan van het neuron van de pijlstaartinktvis, zoals voorgesteld door Hodgkin en Huxley (1952) is weergegeven in fig. 6.3. Dit model vormt de basis voor de verdere analyse van de vorming van actiepotentialen.



Figuur 6.2: Stroomdichtheidsmetingen in het reuzenaxon van de pijlstaartinktvis m.b.v. ‘voltage clamp’ en ‘space clamp’ techniek. a) Stimulus. De membraanpotentiaal wordt vanaf de rustmembraanpotentiaal (-60 mV) op 0 mV gebracht ($V_{clamp} = 0$ mV). b) Resultaten van twee metingen. $J_K + J_{Na}$ is de gemeten membraanstroomdichtheid wanneer extracellulaire vloeistof de normale concentratie natrium bevat. J_K toont de membraanstroomdichtheid gemeten wanneer de natriumstroom wordt geëlimineerd door de extracellulaire natriumconcentratie te verlagen (J_C is de capacitaire stroomdichtheid, welke alleen een rol speelt als $\frac{dV_m}{dt} \neq 0$, dus bij het inschakelen van de stimulus. c) De membraanstroomdichtheid voor natrium kan worden geëxtraheerd uit de gemeten stromen in b: $J_{Na} = (J_K + J_{Na}) - J_K$. (Hodgkin en Huxley, 1952).

6.2 Hodgkin en Huxley’s model

In het Hodgkin en Huxley model van het reuzenaxon van de pijlstaartinktvis spelen drie ionenstromen een rol: de Na^+ -stroom, de K^+ -stroom en de lekstroom. Deze laatste wordt voornamelijk door Cl^- -ionen wordt geleverd. De totale stroomdichtheid door het celmembraan, J_m , is, zoals we in hoofdstuk 4 al hebben gezien, opgebouwd uit de capacitaire stroom en de stroom door de membraanweerstand. Waarbij deze laatste is opgebouwd uit de som van de verschillende ionenstromen, elk met hun eigen effectief potentiaal verschil (het verschil tussen de membraanpotentiaal en de evenwichtspotentiaal van een specifiek



Figuur 6.3: Elektrisch circuit van het celmembraan van het reuzenaxon van de pijlstaart-inktvis. C_m : specifieke membraancapaciteit, $G_{m,K}$: specifieke geleiding voor K^+ -ionen, $G_{m,Na}$: specifieke geleiding voor Na^+ -ionen, $G_{m,L}$: specifieke geleiding voor de lekstroom, welke voornamelijk door chloor ionen wordt geleverd. De pijl door $G_{m,K}$ en $G_{m,Na}$ geeft aan dat deze geleidingen afhankelijk zijn van de membraanpotentiaal.

ion).

$$\begin{aligned} J_m &= C_m \frac{dV_m}{dt} + J_{m,Na} + J_{m,K} + J_{m,L} \\ &= G_{m,Na} (V_m - E_{Na}) + G_{m,K} (V_m - E_K) + G_{m,L} (V_m - E_L) \quad (6.1) \end{aligned}$$

In bovenstaande vergelijking zijn de geleiding voor Na^+ en K^+ afhankelijk van de membraanpotentiaal. Voor de lekstroom geldt dit niet. Om te begrijpen hoe de membraanstroom voor Na^+ , $J_{m,Na}$, en K^+ , $J_{m,K}$, afhangt van de membraanpotentiaal is het nodig om meer weten over hoe de ionkanalen zijn opgebouwd.

Ionkanalen zijn eiwitten die zich in het celmembraan bevinden en die zich, afhankelijk van de ruimtelijke configuratie van het eiwit, in de geopende of gesloten toestand kunnen bevinden. Je kunt je dit voorstellen als een kanaal waarin zich klepjes bevinden. Als deze geopend zijn kunnen ionen door het kanaal passeren; is één of zijn meerdere klepjes gesloten dan is dit niet mogelijk. Hodgkin en Huxley ontdekten dat zowel de Na^+ -kanalen als de K^+ -kanalen meerdere klepjes bevatten die alle in de geopende toestand moeten staan willen deze kanalen ionen kunnen doorlaten.

Voor de afzonderlijke klepjes geldt dat ze afhankelijk van de membraanpotentiaal een bepaalde kans hebben om zich in de geopende of gesloten toestand te bevinden. Stel we kijken naar de open-kans van een bepaald klepje, i , en definiëren de kans dat dit klepje zich in de geopende toestand bevindt als p_i . Wanneer we vervolgens niet naar een afzonderlijk klepje kijken, maar naar een grote populatie van identieke klepjes, dan kunnen we

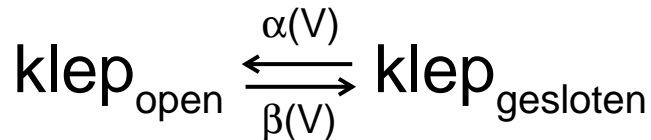
p_i interpreteren als zijnde de fractie van klepjes die zich in de geopende toestand bevindt. Uiteraard is $(1 - p_i)$ gelijk aan de fractie van klepjes in de gesloten toestand. De overgangen tussen de geopende en gesloten toestand van de klepjes worden bepaald door de zgn. reactieconstanten, $\alpha(V)$ en $\beta(V)$, waarvan de waarde afhangt van de membraanpotentiaal (zie fig. 6.4).

Wanneer een kanaal, x , uit meerdere klepjes bestaat, dan zal de kans dat het kanaal ionen door kan laten gelijk zijn aan het product van de kansen voor het geopend zijn van de afzonderlijke klepjes. Immers, alle klepjes moeten geopend zijn om het ionkanaal in de open toestand te brengen.

Als x geopend is (dus alle klepjes van het kanaal staan open), dan zorgt dit voor een klein gedeelte van de totale membraangeleiding van de ionen die door x kunnen stromen. In de gesloten toestand (dus met minstens één gesloten klepje) draagt x niet bij aan de totale geleiding. De totale geleiding van een grote populatie van kanalen is dus evenredig met de fractie kanalen dat zich in de open toestand bevindt. Omdat de open kans van de afzonderlijke kanalen gelijk is aan het product van de open kans van de afzonderlijk klepjes, i , geldt:

$$G_x = \bar{g}_x \prod_i p_i \quad (6.2)$$

waarbij G_x de totale geleiding voor kanalen van type x is, \bar{g}_x de maximale geleiding die zou ontstaan wanneer alle kanalen zich in de geopende toestand bevinden en $\prod_i p_i$ het product van de individuele open kansen van de afzonderlijke kleppen in kanaal x . Gegeven de reactievergelijking uit fig. 6.4, waarbij de overgangen tussen de geopende en



Figuur 6.4: Reactievergelijking voor de overgang tussen de geopende en gesloten toestand van een ionkanaal-klep. De overgang van gesloten naar geopend wordt bepaald door de reactieconstante $\alpha(V)$. De overgang van geopend naar gesloten door de reactieconstante $\beta(V)$.

gesloten toestand van een klep worden bepaald door de reactie constantes $\alpha(V)$ en $\beta(V)$, geldt voor de verandering van de kans dat een klep zich in de geopende toestand bevindt¹:

$$\frac{dp_i}{dt} = \alpha(V)(1 - p_i) - \beta(V)p_i \quad (6.3)$$

¹Een dergelijke vergelijking klopt als de reactievergelijking voldoet aan zgn. eerste orde kinetiek. In het model van Hodgkin en Huxley voldoen alle overgangen van kleppen in het K^+ - en Na^+ -kanaal aan deze kinetiek.

Wanneer we bovenstaande eerste orde differentiaal vergelijking herschrijven tot:

$$p_i = \frac{\alpha(V)}{\alpha(V) + \beta(V)} - \left(\frac{1}{\alpha(V) + \beta(V)} \right) \frac{dp_i}{dt} \quad (6.4)$$

dan zien we dat voor de evenwichtssituatie, waarbij geldt dat $dp_i/dt = 0$, de kans dat klep i zich in de geopende toestand bevindt is:

$$p_{i,t \rightarrow \infty}(V) = \frac{\alpha(V)}{\alpha(V) + \beta(V)} \quad (6.5)$$

We gaan het nu specifiek over het K^+ -kanaal hebben. De kleppen waaruit het K^+ -kanaal bestaat noemen we n -kleppen, en de kans dat deze zich in de geopende toestand bevinden noemen we, i.p.v. p_n , kortweg n . Deze kans is afhankelijk van de membraanpotentialiaal, omdat de reactieconstanten, $\alpha(V)$ en $\beta(V)$ van de membraanpotentialiaal afhangen.

Stel een cel bevindt zich al lange tijd in rust. De fractie van de n -kleppen, van het K^+ -kanaal dat zich in de geopende toestand bevindt verandert niet in de tijd, omdat reactievergelijking in fig.6.4 in evenwicht is. De fractie n -kleppen in de geopende toestand is dus:

$$n_{t \rightarrow \infty}(V_{\text{rust}}) = n_{\infty}(V_{\text{rust}}) = \frac{\alpha_n(V_{\text{rust}})}{\alpha_n(V_{\text{rust}}) + \beta_n(V_{\text{rust}})} \quad (6.6)$$

Op het tijdstip $t = 0$ wordt nu de membraanpotentialiaal verhoogd en voor lange tijd op een constante 'voltage clamp', V_{clamp} , waarde gehouden. Door deze verhoging van de membraanpotentialiaal veranderen de waarden van $\alpha(V)$ en $\beta(V)$ en zal het evenwicht in de reactievergelijking verschuiven. Wanneer de V_{clamp} -stimulus lang aanhoudt zal uiteindelijk, voor $t = \infty$ een nieuw evenwicht ontstaan en zal de fractie n -kleppen in de geopende toestand gelijk worden aan $n_{\infty}(V_{\text{clamp}})$.

Om te zien hoe de open kans van de n -kleppen in de tijd verloopt lossen we vergelijking 6.4 op:

$$n(t) = \frac{\alpha(V_{\text{clamp}})}{\alpha(V_{\text{clamp}}) + \beta(V_{\text{clamp}})} - \left(\frac{1}{\alpha(V_{\text{clamp}}) + \beta(V_{\text{clamp}})} \right) \frac{dn(t)}{dt} \quad (6.7)$$

De algemene oplossing van deze differentiaalvergelijking is:

$$\begin{aligned} n(t) &= Ae^{-t/\tau_n} + C \\ \frac{dn}{dt} &= -\frac{A}{\tau_n} e^{-t/\tau_n} \end{aligned} \quad (6.8)$$

Met de hieronder gegeven randvoorwaarden vinden we voor A en C :

$$\text{op } t = 0 : \quad n = n_{\infty}(V_{\text{rust}}) \quad A + C = n_{\infty}(V_{\text{rust}})$$

$$\text{op } t = \infty : \quad n = n_{\infty}(V_{\text{clamp}}) \quad C = n_{\infty}(V_{\text{clamp}})$$

$$\text{en dus: } \quad A = n_{\infty}(V_{\text{rust}}) - n_{\infty}(V_{\text{clamp}})$$

Na invullen van de gevonden oplossing voor $n(t)$ en dn/dt in verg.6.7 wordt voor τ_n gevonden:

$$\tau_n(V_{\text{clamp}}) = \frac{1}{\alpha(V_{\text{clamp}}) + \beta(V_{\text{clamp}})} \quad (6.9)$$

Dus:

$$n(t) = n_{\infty}(V_{\text{clamp}}) + \left(n_{\infty}(V_{\text{rust}}) - n_{\infty}(V_{\text{clamp}}) \right) e^{-t/\tau_n} \quad (6.10)$$

of

$$n(t) = n_{\infty}(V_{\text{rust}}) - \left[\left(n_{\infty}(V_{\text{rust}}) - n_{\infty}(V_{\text{clamp}}) \right) \left(1 - e^{-t/\tau_n} \right) \right] \quad (6.11)$$

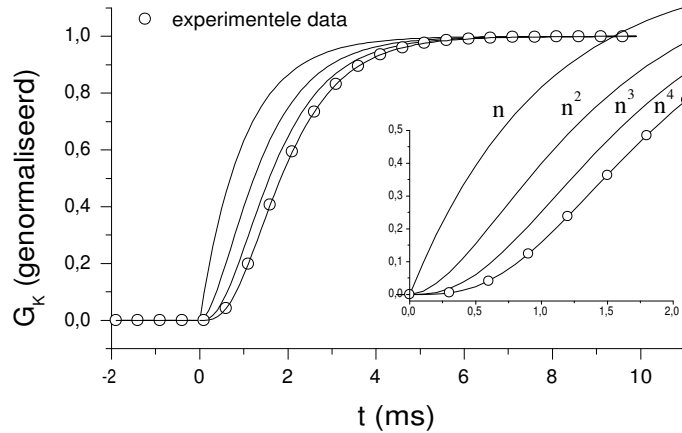
De open kans van de n -klepjes, $n(t)$, zal dus, bij een stapvormige verandering van de membraanpotentialiaal, exponentieel in de tijd veranderen met tijdsconstante τ_n . De experimentele gegevens voor de geleiding van K^+ na het aanbrengen van een V_{clamp} -stimulusstap toonden aan dat de verandering in K^+ -geleiding niet volgens een dergelijke e -macht verloopt (zie fig. 6.5). Hieruit concludeerden Hodgkin en Huxley dat de kans dat het K^+ kanaal open staat niet evenredig is met de kans dat een enkele n -klep open staat, maar dat kennelijk meerdere kleppen betrokken zijn bij de opening van dit kanaal. In figuur 6.5 is de K^+ geleiding (open rondjes) weergegeven voor een V_{clamp} stap vanaf de rustmembraanpotentialiaal van ca. 100 mV. De doorgetrokken lijnen geven de theoretische voorspelling voor $n(t)$, $n^2(t)$, $n^3(t)$ en $n^4(t)$. Een goede overeenkomst tussen theoretische voorspelling en gevonden data wordt verkregen bij een waarden van $n^4(t)$. Het K^+ -kanaal bestaat dus uit 4 kleppen die alle geopend moeten zijn om ionen te kunnen doorlaten.

Voor de geleiding van het celmembraan voor K^+ , $G_{m,K}$, geldt daarom (zie verg. 6.2):

$$\begin{aligned} G_{m,K}(t) &= \bar{g}_K n^4(t) \\ &= \left\{ n_{\infty}(V_{\text{rust}}) - \left[\left(n_{\infty}(V_{\text{rust}}) - n_{\infty}(V_{\text{clamp}}) \right) \left(1 - e^{-t/\tau_n} \right) \right] \right\}^4 \end{aligned} \quad (6.12)$$

In figuur 6.6a zijn de experimentele data (open rondjes) en theoretische voorspellingen (doorgetrokken lijnen) van de verandering van de K^+ -geleiding in de tijd weergegeven voor een aantal depolariserende V_{clamp} -stimulus stappen. Duidelijk is dat wanneer de membraanpotentialiaal wordt verhoogd dit een vergrootte K^+ -conductantie tot gevolg heeft. Bij een verhoogde membraanpotentialiaal neemt de open kans van de n -kleppen dus toe. Verder is te zien dat de toename van de K^+ -geleiding sterker en sneller wordt bij een grotere V_{clamp} -stap. De sterkere toename houdt in dat $n_{\infty}(V_{\text{clamp}})$ toeneemt bij toename van V_{clamp} (zie verg. 6.7), de snellere toename houdt in dat $\tau_n(V_{\text{clamp}})$ kleiner wordt bij toename van V_{clamp} (zie verg. 6.9). Hodgkin en Huxley bepaalden de waarden van $n_{\infty}(V_{\text{clamp}})$ en $\tau_n(V_{\text{clamp}})$ voor een groot aantal V_{clamp} waarden (zie fig. 6.8a). Hieruit bepaalden zij, m.b.v. verg. 6.5 en 6.9, hoe de waarden van $\alpha(V)$ en $\beta(V)$ veranderen als functie van de membraanweerstand. Deze waarden zijn weergegeven in fig. 6.9.

De geleiding van het Na^+ -kanaal vertoont, zoals te zien is in fig. 6.6b een transiënte toename wanneer er een depolariserende V_{clamp} stimulus wordt aangeboden. Hieruit kun



Figuur 6.5: De verandering van de geleiding van K^+ als functie van de tijd. Op tijdstip $t = 0$ wordt de membraanpotentiaal vanuit rust verhoogd met 100 mV ($V_{\text{clamp}} = 40 \text{ mV}$). De open rondjes geven de experimentele gegevens weer. De doorgetrokken lijnen zijn voorspellingen, ervan uitgaande dat de open kans van het ionkanaal wordt bepaald door $n(t)$ (het ionkanaal bevat 1 klep), $n^2(t)$ (het ionkanaal bevat 2 kleppen), $n^3(t)$ (het ionkanaal bevat 3 kleppen) en $n^4(t)$ (het ionkanaal bevat 4 kleppen). De experimentele gegevens worden goed beschreven door een K^+ -kanaal bestaande uit 4 kleppen.

je concluderen dat het Na^+ -kanaal uit verschillende kleppen moet bestaan. Enerzijds een of meerdere kleppen die zorgen dat de Na^+ -geleiding toeneemt bij toename van de membraanpotentiaal, anderzijds een of meerdere kleppen die ervoor zorgen dat de Na^+ -geleiding afneemt bij toename van de membraanpotentiaal. De doorgetrokken lijnen in fig. 6.6b geven de theoretische voorspelling waarbij het ionkanaal bestaat uit 3 m -kleppen en 1 h -klep. De m -kleppen hebben bij depolarisatie, evenals de n -klep van het K^+ -kanaal, een verhoogde kans om in de open toestand te komen, de h -klep daarentegen heeft een grotere kans om in de gesloten toestand terecht te komen bij verhoging van de membraanpotentiaal (zie 6.7). Dus:

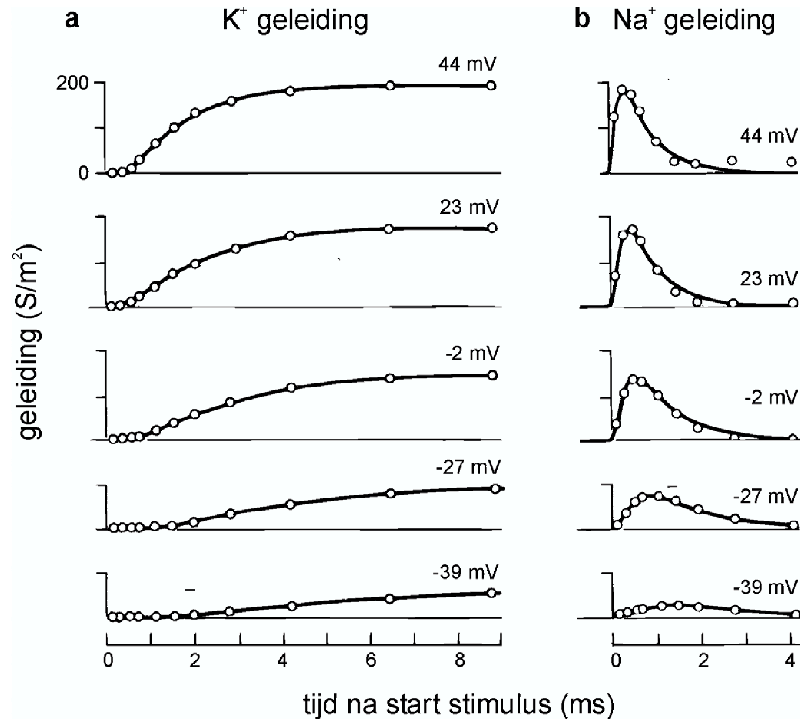
$$G_{m, Na}(t) = \bar{g}_{Na} m(t)^3 h(t) \quad (6.13)$$

waarbij voor $m(t)$ en $h(t)$ geldt:

$$m(t) = m_{\infty}(V_{\text{rust}}) - \left[\left(m_{\infty}(V_{\text{rust}}) - m_{\infty}(V_{\text{clamp}}) \right) \left(1 - e^{-t/\tau_m} \right) \right] \quad (6.14)$$

$$h(t) = h_{\infty}(V_{\text{rust}}) - \left[\left(h_{\infty}(V_{\text{rust}}) - h_{\infty}(V_{\text{clamp}}) \right) \left(1 - e^{-t/\tau_h} \right) \right] \quad (6.15)$$

Omdat $h(t)$ afneemt bij toename van de membraanpotentiaal, is het inzichtelijker dit te



Figuur 6.6: Experimentele 'voltage clamp' data (open symbolen) en theoretisch voorspellingen (doorgetrokken lijnen). Op het tijdstip $t = 0$ is de membraanpotentiaal vanaf de rustmembraanpotentiaal (-60 mV) verhoogd naar de 'voltage clamp' waarde, V_{clamp} , welke boven de curves is weergegeven. a) K^+ -geleidbaarheid als functie van de tijd. b) Na^+ -geleidbaarheid als functie van de tijd (Hodgkin en Huxley, 1952).

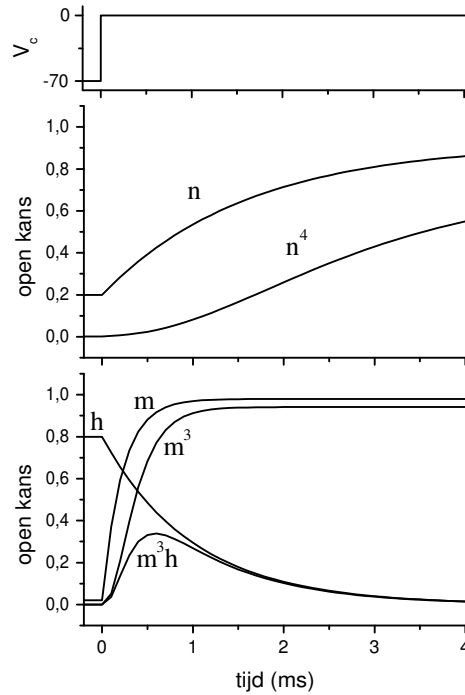
schrijven als:

$$h(t) = h_{\infty}(V_{\text{clamp}}) + \left(h_{\infty}(V_{\text{rust}}) - h_{\infty}(V_{\text{clamp}}) \right) e^{-t/\tau_h} \quad (6.16)$$

Dus voor de geleiding van Natrium geldt:

$$G_{m, \text{Na}}(t) = \bar{g}_{\text{Na}} m^3 h = \bar{g}_{\text{Na}} \left\{ m_{\infty}(V_{\text{rust}}) - \left[\left(m_{\infty}(V_{\text{rust}}) - m_{\infty}(V_{\text{clamp}}) \right) \left(1 - e^{-t/\tau_m} \right) \right] \right\}^3 \times \left\{ h_{\infty}(V_{\text{clamp}}) + \left(h_{\infty}(V_{\text{rust}}) - h_{\infty}(V_{\text{clamp}}) \right) e^{-t/\tau_h} \right\} \quad (6.17)$$

Op vergelijkbare wijze als voor de n -klep van het K^+ -kanaal werden door Hodgkin en Huxley de waarden van m_{∞} en τ , α en β als functie van de membraanpotentiaal voor



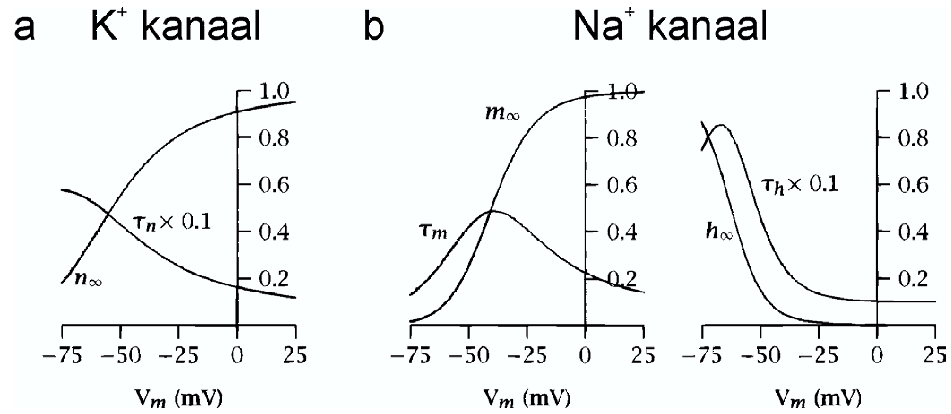
Figuur 6.7: Tijdsverloop van de open kans voor n , n^4 , h , m , m^3 en m^3h bij het aanbieden van een depolariserende V_{clamp} stap van -70 mV naar 0 mV. De toename in geleiding voor K^+ -ionen is evenredig met n^4 . De toename en afname van de Na^+ -geleiding is evenredig met m^3h . De open kans van de n -kleppen en m -kleppen neemt toe met $(1 - e^{-t/\tau})$. De open kans van de h -kleppen neemt exponentieel af met $e^{-t/\tau}$.

de m -klep en h -klep van het Na^+ kanaal bepaald. De resultaten hiervan zijn weergegeven in fig. 6.8b en 6.9b.

Dankzij de ‘voltage’ en ‘space clamp’-techniek is hiermee bepaald hoe de open kans van de Na^+ - en van de K^+ -kanalen afhangt van de membraanpotentiala. De totale membraanstroombichtheid, J_m , wordt gegeven door de som van de capacitaire stroom en de ionenstromen door het membraan (zie verg. 6.1, 6.13, 6.17):

$$\begin{aligned}
 J_m &= C_m \frac{dV}{dt} + J_{m,\text{Na}} + J_{m,\text{K}} + J_{m,\text{L}} \\
 &= C_m \frac{dV}{dt} + \bar{g}_{\text{Na}} m^3 h (V_m - E_{\text{Na}}) + \bar{g}_{\text{K}} n^4 (V_m - E_{\text{K}}) + g_{\text{L}} (V_m - E_{\text{L}})
 \end{aligned}
 \tag{6.18}$$

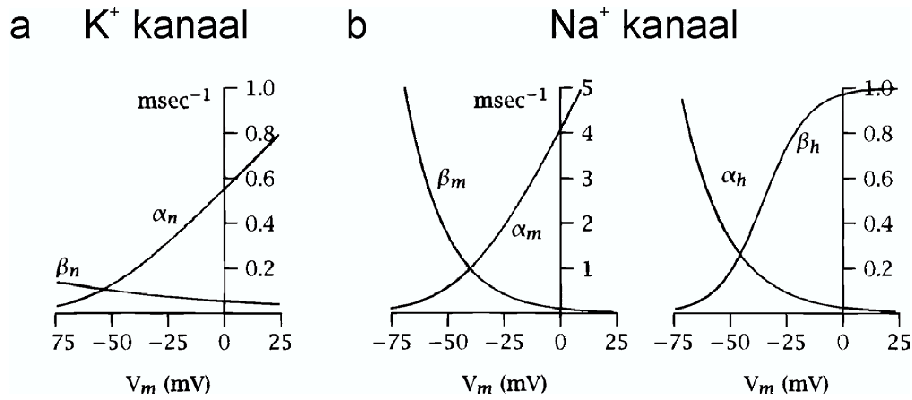
Onder ‘voltage clamp’ condities speelt de capacitaire stroom geen rol ($dV/dt = 0$) en heeft de geleiding voor Na^+ en K^+ een constante waarde. Onder fysiologische omstandig-



Figuur 6.8: Steady state waarden, m_{∞} , h_{∞} en n_{∞} en tijdsconstanten τ_m , τ_h en τ_n als functie van de membraanpotentiaal.

heden is natuurlijk geen sprake van een 'voltage clamp' conditie. Bij een actiepotentiaal bijvoorbeeld verandert de membraanpotentiaal sterk in de tijd. Hierdoor speelt enerzijds de capacitaire stroom een rol. Anderzijds verandert de membraanleiding voor Na^+ en K^+ in de tijd. Dit zorgt uiteraard voor verandering van de Na^+ - en K^+ -ionenstroom door het celmembraan, hetgeen de membraanpotentiaal weer beïnvloedt, etcetera.

Voor het berekenen van de membraanstroombichtheid onder fysiologische omstandigheden zijn daarom numerieke methoden nodig die hier verder niet zullen worden behandeld. Hodgkin en Huxley hebben dergelijke methoden toegepast en hebben hiermee het verloop van de membraanpotentiaal in de tijd, zoals deze wordt gemeten gedurende een actiepotentiaal zeer goed kunnen beschrijven.



Figuur 6.9: Waarden voor de reactieconstanten, α en β als functie van de membraanpotentiaal.

De voortgeleiding van actiepotentialen langs het celmembraan²

Actiepotentialen vertonen niet alleen een karakteristiek verloop van de membraanpotentiaal in de tijd, maar verplaatsen zich ook langs het celmembraan van axonen. Om deze verplaatsing van actiepotentialen in axonen te begrijpen maken we gebruik van de in hoofdstuk 5 behandelde kabeltheorie.

Voor de stroom door het membraan per lengte-eenheid van de kabel, i_m , geldt (zie verg. 5.1 en 5.2):

$$i_m = \frac{1}{r_a} \frac{\partial^2 V_m}{\partial x^2} \quad (6.19)$$

met: $i_m = J_m \cdot 2\pi a$ en $r_a = R_a/\pi a^2$ kan voor de membraanstroombichtheid geschreven worden:

$$J_m = \frac{a}{2R_a} \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} \quad (6.20)$$

Dit geeft gecombineerd met verg. 6.18:

$$J_m = \frac{a}{2R_a} \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} = C_m \frac{dV}{dt} + J_{m,Na} + J_{m,K} + J_{m,L} \quad (6.21)$$

Voor de verplaatsing van actiepotentialen langs het celmembraan van axonen geldt dat de snelheid van deze verplaatsing constant is voor axonen met constante diameter. Daarom is de golfvergelijking van toepassing:

$$\frac{\partial^2 V}{\partial x^2} = \frac{1}{\Theta^2} \frac{\partial^2 V}{\partial t^2} \quad (6.22)$$

Hierin is Θ de voortplantingssnelheid van de actiepotentiaal. Vergelijking 6.21 wordt nu:

$$J_m = \frac{1}{\Theta^2} \frac{a}{2R_a} \frac{d^2 V}{dt^2} = C_m \frac{dV}{dt} + J_{m,Na} + J_{m,K} + J_{m,L} \quad (6.23)$$

Voor Θ geldt:

$$\Theta = \sqrt{\frac{Ka}{2R_a C_m}} \propto \sqrt{a} \quad (6.24)$$

De voortplantingssnelheid, Θ , is dus evenredig is met de wortel uit de diameter van het axon. K is een constante die experimenteel is geschat op 10.47 ms^{-1} . Hodgkin en Huxley berekenden voor het reuzenaxon van de pijlstaartinktvis een voortplantingssnelheid $\Theta = 18.8 \text{ m/s}$. Deze waarde ligt zeer dicht in de buurt van de experimenteel gevonden waarde van 21.2 m/s .

6.3 Vraagstukken

1. Afleiden $n(t)$

Los de differentiaalvergelijking 6.7 uit het diktaat op. Vergelijk je uitkomst met de uitkomst in het diktaat.

2. Voortplantingssnelheid van actiepotentialen.

Een mens heeft axonen van verschillende diameter. De grootste axonen hebben een diameter van rond de $20 \mu\text{m}$, de kleinste axonen hebben een diameter van rond de $0,4 \mu\text{m}$.

$$C_m = 1 \mu\text{F}/\text{cm}^2$$

$$R_a = 1,6 \cdot 10^{-2} \Omega\text{cm}$$

- Bepaal de maximale en minimale voortplantingssnelheid van actiepotentialen voor ongemyeleiniseerde menselijke axonen.
- Vliegen hebben naast axonen van deze diameter nog een ander type axonen. Deze axonen zijn ongemyeleiniseerd en hebben een diameter van $100 \mu\text{m}$. Bereken de voortplantingssnelheid van een actiepotentiaal in deze axonen.

3. Kaliumpompen

Beschouw een neuron met 'voltage gated' (dus de geleidbaarheid is afhankelijk van de potentiaal) kaliumkanalen. Neem aan dat de Kalium kanalen zich gedragen zoals de kalium kanalen in het reuzenneuron van de pijlstaartinktvis. De open kans van een afzonderlijke 'n-klep' binnen het K^+ kanaal wordt beschreven door een exponentiele functie $n(t)$, met tijdsconstante τ .

Op $t=0$ wordt de potentiaal van het neuron vanuit de rustpotentiaal (-60 mV) verhoogd naar een potentiaal van 0 mV (Clamppotentiaal).

- Gebruik figuur 6.9a om τ (clamp) te berekenen.
- Gebruik figuur 6.8 om $n(t)$ te bepalen.
- Schets $n(t)$

6.3.1 Tentamenopgave:

1. Vraagstuk 1

Een bepaald ionkanaal kan zich in twee toestanden bevinden, geopend of gesloten. De reactievergelijking voor de overgang tussen deze twee toestanden voldoet aan de z.g. eerste orde kinetiek. De overgang van de gesloten naar de open toestand wordt bepaald door de reactieconstante $\alpha(V)$. De overgang van de open naar de gesloten toestand door de reactieconstante $\beta(V)$. De waarden van de reactieconstanten, $\alpha(V)$ en $\beta(V)$, zijn afhankelijk van de membraanpotentiaal.

- (a) Bepaal de open kans, P_{open} van het beschreven kanaal, wanneer de cel vanuit de rustmembraanpotentiaal, V_{rust} , op een 'voltage clamp' waarde, V_{clamp} , wordt gebracht (los hiervoor de differentiaalvergelijking die bij bovenbeschreven 1e orde kinetiek hoort op).

Gegeven zijn de volgende waarden voor $\alpha(V)$ en $\beta(V)$ bij de membraanpotentiaalwaarden van -75, -60 en 0 mV:

	-75 mV	-60 mV	0 mV
α	0,05 ms ⁻¹	0,1 ms ⁻¹	0,5 ms ⁻¹
β	0,15 ms ⁻¹	0,1 ms ⁻¹	0,1 ms ⁻¹

- (b) Geef de waarden voor de open kans in evenwichtssituatie, $P_{\infty}(V)$ (dat is de open kans die ontstaat wanneer een cel oneindig lang op eenzelfde membraanpotentiaal wordt gehouden) voor de membraanpotentiaalwaarden -75 mV, -60 mV en 0 mV.
- (c) Geef de waarden van de tijdsconstante, $\tau(V)$ (de tijdsconstante waarmee de open kans van het ionkanaal de evenwichtssituatie nadert) voor de membraanpotentiaalwaarden -75, -60 en 0 mV.
- (d) Schets het verloop van $P_{open}(t)$ als functie van de tijd voor de volgende twee situaties:
- i. Een cel wordt op $t=0$ vanuit de rustmembraanpotentiaal van -60 mV op een 'voltage clamp' waarde van 0 mV gebracht. Geef waarden langs de assen.
 - ii. Een cel wordt vanuit de rustmembraanpotentiaal van -60 mV op een 'voltage clamp' waarde van -75 mV gebracht. Geef waarden langs de assen.

Deel III
Appendices

Bijlage A

Fysische grootheden, eenheden en dimensies¹

Grootheid		SI-eenheid		dimensie
naam	symb.	naam	symb.	in M, L, T, I, Θ , J
lengte	l, s	meter	m	[L]
massa	m	kilogram	kg	[M]
tijd	t	seconde	s	[T]
electrische stroom	I	ampère	A	[I]
thermodynamische temperatuur	T	kelvin	K	[Θ]
hoeveelheid stof	n	mol	mol	$[-]^3$
lichtsterkte	I, I_v	candela	cd	[J]

Tabel A.1: De basiseenheden het SI^{2,3}

¹Zie voor verdere informatie bv. het hoofdstuk *Grootheden en Meeteenheden* in de gids van de Nederlandse Natuurkundige Vereniging (NNV). Het American Institute of Physics publiceert jaarlijks een lijst met waarden voor de fundamentele fysische constanten; de meest recente lijst is de 1998 CODATA-lijst.

²Het SI is in 1960 als uitbreiding en vervolmaking van het metrieke stelsel vastgesteld door de 11de Conférence Générale des Poids et Mesures.

³Een aantal, zoals het aantal atomen in 1 mol, is formeel dimensieloos.

Grootheid		SI-eenheid		dimensie
naam	symb.	naam	symb.	in M, L, T, I, Θ , J
oppervlakte	A	vierkante meter	m ²	[L ²]
volume	V	kubieke meter	m ³	[L ³]
vlakke hoek	α, β	radiaal	rad	[-]
ruimtehoek	Ω, ω	steradiaal	sr	[-]
kracht	F	Newton	N	[MLT ⁻²]
gewicht	G, W			
moment(um), impuls	p	kilogrammeter per seconde	kgm/s	[MLT ⁻¹]
arbeid	A, W	newtonmeter	Nm	[ML ² T ⁻²]
energie	E	joule	J	[ML ² T ⁻²]
vermogen	P	watt	W	[ML ² T ⁻³]
(massa-) traag- heidsmoment	I, J	kilogrammeter kwadraat	kgm ²	[ML ²]
impulsmoment	L	kilogrammeter kwadraat per seconde	kgm ² /s	[ML ² T ⁻¹]
snelheid	u, v	meter per se- conde	m/s	[LT ⁻¹]
versnelling	a	meter per se- conde kwadraat	m/s ²	[LT ⁻²]
frequentie	ν, f	hertz	Hz	[T ⁻¹]
hoeksnelheid, hoekfrequentie	ω	radiaal per seconde	rad/s	[T ⁻¹]
dichtheid, sortelijke massa	ρ	kilogram per ku- bieke meter	kg/m ³	[ML ³]
druk, spanning	p	pascal	Pa	[ML ⁻¹ T ⁻²]
wrijving (frictie), demping, mechanische weerstand	d, f	Newtonseconde per meter	Ns/m	[MT ⁻¹]
stijfheid, veerconstante	s, k	Newton per meter	N/m	[MT ⁻²]

Tabel A.2: Enkele afgeleide mechanische SI-eenheden

Grootheid		SI-eenheid		dimensie
naam	symb.	naam	symb.	in M, L, T, I, Θ , J
elektrische lading	q	coulomb	C	[TI]
ladingsdichtheid	ρ	coulomb per kubieke meter	C/m ³	[L ⁻³ TI]
stroomdichtheid	J, j	ampère per vierkante meter	A/m ²	[L ⁻² I]
elektrische spanning, elektr. potentiaalverschil	V	volt	V	[L ² MT ⁻³ I ⁻¹]
capaciteit	C	fahrad	F	[L ⁻² M ⁻¹ T ⁴ I ²]
weerstand	R	ohm	Ω	[L ² MT ⁻³ I ⁻²]
impedantie	Z			
geleiding, conductantie	G	siemens	S	[L ⁻² M ⁻¹ T ³ I ²]
geleidbaarheid	σ	siemens per meter	S/m	[L ⁻³ M ⁻¹ T ³ I ²]
inductantie	L	henry	H	[L ² MT ⁻² I ⁻²]

Tabel A.3: Enkele afgeleide elektrische SI-eenheden

Grootheid		SI-eenheid		dimensie
naam	syb.	naam	syb.	in M, L, T, I, Θ , J
dichtheid (soortelijke massa)	ρ	kilogram per ku- bieke meter	kg/m ³	[ML ⁻³]
concentratie (numerieke dichtheid)	n	aantal per ku- bieke meter	m ⁻³	[L ⁻³]
molaire concentratie	n, c	mol per kubieke meter	mol/m ³	[L ⁻³]
mobilitet, mechanische- (beweeglijkheid)	μ, μ_m	meter per new- tonseconde	m/Ns	[M ⁻¹ T]
mobilitet, elektrische- (beweeglijkheid)	μ, μ_e	vierkante meter per voltseconde	m ² /Vs	[M ⁻¹ T ² I]
dynamische viscositeit	η, μ	Pascal seconde	Pa s	[ML ⁻¹ T ⁻¹]
moleculaire flux	J, J_m	mol per vier- kante meter per seconde	mol/m ² s	[L ⁻² T ⁻¹]
electrische stroomdichtheid	J, J_e	ampere per vier- kante meter	A/m ²	[L ⁻² I]

Tabel A.4: Enkele afgeleide diffusie- en elektrodifusie-SI-eenheden

Grootheid		Waarde		Rel.nwk.
naam	symb.	waarde	eenheid	fractie
lichtsnelheid in vacuüm	c, c_0	299 792 458	m/s	exact
elementaire lading	e	$1.602\,176\,462 \times 10^{-19}$	C	3.9×10^{-8}
getal van Avogadro	N_A	$6.022\,141\,99 \times 10^{23}$	mol^{-1}	7.9×10^{-8}
Faraday-constante	F	96 485.341 5	C/mol	4.0×10^{-8}
molaire gasconstante	R	8.314 472	J/(mol K)	1.7×10^{-6}
constante van Boltzmann	k, k_B	$1.380\,650\,3 \times 10^{-23}$	J/K	1.7×10^{-6}
atomaire massa constante $m_u = \frac{1}{12}m(^{12}\text{C}) = 10^{-3}(\text{kg/mol})/N_A$	m_u	$1.660\,538\,73 \times 10^{-27}$	kg	7.9×10^{-8}
molair volume van ideaal gas RT/p $T = 273.15\text{ K}$, $p = 101.325\text{ kPa}$	V_m	22.413×10^{-3}	m^3/mol	1.7×10^{-6}

Tabel A.5: Waarden van enkele belangrijke fysische constanten. De rechter kolom geeft de relatieve nauwkeurigheid van de gegeven waarde als geschatte relatieve standaarddeviatie.

Bijlage B

Snelheden van bio-informatie-transport

Transport van informatie vindt plaats door verplaatsing van ionen en moleculen, al dan niet in grotere samenstellingen, en in samenhang met eventueel bijbehorende elektromagnetische velden. Er zijn drie hoofdgroepen aan te geven, die op verschillende afstands bereiken effectief zijn:

1. Diffusie, behandeld in Hoofdstuk 3

Belangrijk op korte afstand: in vloeistof tot op ca. $10\ \mu\text{m}$, in lucht tot op ca. 1 mm.
Zie tabel B.1

2. Stroming, niet behandeld.

Van belang zijn luchtstroming (ademhaling), vloeistofstroming (bloedsomloop, voorbeeld: zie tabel B.2), en stoftransport (spijsvertering).

3. Neuraal transport, behandeld in Deel II: Neurofysica.

Belangrijke verschillen tussen neurale actiepotentialen (spikes) en passief kabeltransport (graded potentials), en tussen transport door neuronen met of zonder myelineschede (zie tabel B.3).

afstand	tijd (s)	tijd (s,d,jr)
1 nm	8.3×10^{-11}	83 ps
10 nm	8.3×10^{-9}	8.3 ns
0.1 μm	8.3×10^{-7}	0.83 μs
1 μm	8.3×10^{-5}	83 μs
10 μm	8.3×10^{-3}	8.3 ms
0.1 mm	8.3×10^{-1}	0.83 s
1 mm	$8.3 \times 10^{+1}$	1 min 23 s
10 mm	$8.3 \times 10^{+3}$	> 2 uur
0.1 m	$8.3 \times 10^{+5}$	> 9 dagen
1 m	$8.3 \times 10^{+7}$	> $2\frac{1}{2}$ jaar

Tabel B.1: Diffusietransport (r.m.s.) als functie van de tijd in vloeistof voor een diffusieconstante $D = 2. \times 10^{-9} \text{ m}^2/\text{s}$.

karakteristiek	snelheid
5 mm vat	0.1 m/s
haarvat	0.1 – 1 mm/s

Tabel B.2: Transportsnelheid via bloed, enkele extreme waarden.

type	diameter	snelheid
gemyeliniseerd	1–20 μm	5–100 m/s
ongemyeliniseerd	0.3–1.3 μm	0.7–2.3 m/s

Tabel B.3: Transportsnelheid van neurale actiepotentialen langs verschillende typen zenuwvezels.

Bijlage C

Overzicht van enkele differentieer- en integreerregels

We gebruiken variabelen u , v en/of w , die van x , y , en z kunnen afhangen. De keuze van deze symbolen is hier voor wiskundig gemak, fysisch hebben ze geen betekenis. De gepresenteerde resultaten gelden algemeen voor vergelijkingen van dezelfde vorm. Als functies van meer dan 1 variabele afhankelijk zijn, dan wordt de variatie in de afhankelijkheid van een variabele weergegeven met de zogenaamde partiële afgeleide, geschreven met gebogen 'd', de ∂ .

Voor afgeleiden van functies en van variabelen worden in de praktijk ook nog de volgende notatie gebruikt:

Gegeven de functie $u = f(x)$, dan wordt de afgeleide naar x met een accent geschreven:

$$\frac{d}{dx}(u) = u' = f'(x) \quad (\text{C.1})$$

en voor de hogere afgeleiden, voor de tweede:

$$\frac{d^2}{dx^2}(u) = u'' = f''(x), \quad (\text{C.2})$$

voor de derde:

$$\frac{d^3}{dx^3}(u) = u''' = f'''(x), \quad (\text{C.3})$$

en voor de n -de:

$$\frac{d^n}{dx^n}(u) = u^{(n)} = f^{(n)}(x). \quad (\text{C.4})$$

Exclusief voor afgeleiden naar de tijd wordt ook de punt-notatie gebruikt, maar die wordt uitsluitend op variabelen gebruikt, niet voor functies:

$$\frac{du}{dt} = \dot{u} \quad (\text{C.5})$$

en

$$\frac{d^2u}{dt^2} = \ddot{u}. \quad (\text{C.6})$$

De natuurlijke logaritme wordt op wiskundige wijze geschreven als \log (soms als $e \log$), en dus niet op de alternatieve wijze als \ln . Voor de technisch veel gebruikte logaritme op basis 10 zal steeds expliciet worden genoteerd als $^{10}\log$. Merk op dat algemeen geldt:

$${}^a \log b = \frac{\log b}{\log a}. \quad (\text{C.7})$$

C.1 Enkele elementaire afgeleiden

$$\frac{d}{dx}(cu) = c \frac{du}{dx}, \quad c \text{ een constante} \quad (\text{C.8})$$

$$\frac{d}{dx}(u+v) = \frac{du}{dx} + \frac{dv}{dx} \quad (\text{C.9})$$

$$\frac{d}{dx}(uv) = v \frac{du}{dx} + u \frac{dv}{dx} \quad (\text{C.10})$$

$$\frac{d}{dx}(u/v) = \frac{v \frac{du}{dx} - u \frac{dv}{dx}}{v^2} \quad (\text{C.11})$$

$$\frac{d}{dx}u(v) = \frac{du}{dv} \frac{dv}{dx} \quad (\text{C.12})$$

$$\frac{d}{dx}(u^p) = pu^{p-1} \frac{du}{dx}, \quad p \text{ een constante} \quad (\text{C.13})$$

$$\frac{d}{dx}x^n = nx^{(n-1)} \quad (\text{C.14})$$

$$\frac{d}{dx}(u^v) = u^v \left(\frac{v}{u} \frac{du}{dx} + \log u \frac{dv}{dx} \right). \quad (\text{C.15})$$

De afgeleide van een integraal is in het algemeen (theorema van Leibniz):

$$\frac{d}{du} \int_{a(u)}^{b(u)} f(x, u) dx = \int_{a(u)}^{b(u)} \left(\frac{\partial}{\partial u} f(x, u) \right) dx + f(b, u) \frac{db}{du} - f(a, u) \frac{da}{du} \quad (\text{C.16})$$

C.2 Afgeleiden van enkele elementaire functies

$$\frac{d}{dx} \log(\alpha x) = \frac{1}{x} \quad (\text{C.17})$$

$$\frac{d}{dx} e^{(\alpha x)} = \alpha e^{(\alpha x)} \quad (\text{C.18})$$

$$\frac{d}{dx} e^{f(x)} = f'(x) e^{f(x)} \quad (\text{C.19})$$

$$\frac{d}{dx} \sin(\alpha x) = \alpha \cos(\alpha x) \quad (\text{C.20})$$

$$\frac{d}{dx} \cos(\alpha x) = -\alpha \sin(\alpha x) \quad (\text{C.21})$$

$$\frac{d}{dx} \tan(\alpha x) = \alpha \frac{1}{\cos^2(\alpha x)} \quad (\text{C.22})$$

$$\frac{d}{dx} \cot(\alpha x) = -\alpha \frac{1}{\sin^2(\alpha x)} \quad (\text{C.23})$$

$$\frac{d}{dx} \arcsin(\alpha x) = \alpha \frac{1}{\sqrt{1 - (\alpha x)^2}} \quad (\text{C.24})$$

$$\frac{d}{dx} \arctan(\alpha x) = \alpha \frac{1}{1 + (\alpha x)^2} \quad (\text{C.25})$$

$$\frac{d}{dx} \sinh(\alpha x) = \alpha \cosh(\alpha x) \quad (\text{C.26})$$

$$\frac{d}{dx} \cosh(\alpha x) = \alpha \sinh(\alpha x) \quad (\text{C.27})$$

$$\frac{d}{dx} \tanh(\alpha x) = \alpha \frac{1}{\cosh^2(\alpha x)} \quad (\text{C.28})$$

C.3 Enkele elementaire integralen

$$\int f'(x) dx = f(x) + c, \quad c \text{ een constante} \quad (\text{C.29})$$

$$\int u dv = uv - \int v du \quad (\text{C.30})$$

$$\int_{x=a}^{x=b} f'(x) dx = f(b) - f(a) \quad (\text{C.31})$$

$$\int (ax + b)^n dx = \frac{(ax + b)^{n+1}}{a(n+1)} + c, \quad (n \neq -1) \quad (\text{C.32})$$

$$\int \frac{dx}{ax + b} = \frac{1}{a} \log |ax + b| + c \quad (\text{C.33})$$

$$\int e^{ax} dx = \frac{1}{a} e^{ax} + c \quad (\text{C.34})$$

$$\int a^x dx = \frac{1}{\log a} a^x + c \quad (\text{C.35})$$

$$\int \sin(\alpha x) dx = -\frac{1}{\alpha} \cos(\alpha x) + c \quad (\text{C.36})$$

$$\int \cos(\alpha x) dx = \frac{1}{\alpha} \sin(\alpha x) + c \quad (\text{C.37})$$

$$\int \tan(\alpha x) dx = -\frac{1}{\alpha} \log \cos(\alpha x) + c \quad (\text{C.38})$$

$$\int \frac{dx}{a^2 + x^2} = \frac{1}{a} \arctan \frac{x}{a} + c \quad (\text{C.39})$$

$$\int \frac{dx}{a^2 - x^2} = \frac{1}{2a} \log \left(\frac{a+x}{a-x} \right) + c \quad (\text{C.40})$$

$$\int \frac{dx}{\sqrt{x^2 \pm a^2}} = \log \left(x + \sqrt{x^2 \pm a^2} \right) + c \quad (\text{C.41})$$

$$\int \frac{dx}{\sqrt{a^2 - x^2}} = \arcsin \left(\frac{x}{a} \right) + c \quad (\text{C.42})$$

C.4 Enkele bepaalde integralen

$$\int_0^\infty e^{-ax^2} dx = \frac{1}{2} \sqrt{\frac{\pi}{a}} \quad (a > 0) \quad (\text{C.43})$$

$$\int_0^\infty x e^{-ax^2} dx = \frac{1}{2a} \quad (a > 0) \quad (\text{C.44})$$

$$\int_0^\infty x^n e^{-ax} dx = \frac{n!}{a^{n+1}} \quad (a > 0; n = 0, 1, 2, \dots) \quad (\text{C.45})$$

$$\int_0^1 x^p (1-x)^q dx = \frac{p!q!}{(p+q+1)!} \quad (p, q \text{ integers } > 0) \quad (\text{C.46})$$

$$\int_0^\infty \cos(ax^2) dx = \int_0^\infty \sin(ax^2) dx = \frac{1}{2} \sqrt{\frac{\pi}{2a}} \quad (a > 0) \quad (\text{C.47})$$

$$\int_0^\infty \frac{\sin x}{x} dx = \int_0^\infty \frac{\sin^2 x}{x^2} dx = \frac{\pi}{2} \quad (\text{C.48})$$

$$\int_0^\infty \frac{1}{(1+x)x^a} dx = \frac{\pi}{\sin a\pi} \quad (0 < a < 1) \quad (\text{C.49})$$

C.5 Bekende differentiaalvergelijkingen

De hier gegeven voorbeelden hebben betrekking op ruimtelijke verschijnselen. Daarop zijn ruimtelijke afgeleiden van toepassing. In het x, y, z -assenstelsel zijn de veranderingen in alle richtingen van belang. Dat is bijvoorbeeld het geval bij stroming van gassen en vloeistoffen. In 3-dimensionale coördinaten treedt verandering op in alle richtingen en die is opgebouwd te denken uit componenten langs de gekozen hoofdasen. Voor de tweede afgeleide naar de plaats van de functie f krijgt men aldus die

$$\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} = \frac{\partial^2 f}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 f}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 f}{\partial z^2} \quad (\text{C.50})$$

waarvoor vaak de notatie

$$\nabla^2 f \quad (\text{C.51})$$

of

$$\Delta f \quad (\text{C.52})$$

wordt gebuikt. De operator ∇ wordt de Nabla-operator genoemd, en houdt het bepalen van de eerste afgeleide in. De 'kwadratische' vorm staat dan voor de tweede afgeleide. De Δ , of Laplace-operator, geeft direct de tweede afgeleide aan.

Vergelijking van Laplace

$$\Delta f = 0. \quad (\text{C.53})$$

Diffusievergelijking

$$\frac{\partial f}{\partial t} = D \Delta f. \quad (\text{C.54})$$

Hierin is D de diffusiecoëfficiënt, in m^2/s of $[\text{L}^2\text{T}^{-1}]$.

Helmholtzvergelijking

$$\Delta f + \alpha^2 f = 0 \quad (\text{C.55})$$

waarin α een constante is met dimensie $[\alpha]=[\text{L}^{-2}]$.

Golfvergelijking

$$\Delta f = \frac{1}{c^2} \frac{\partial^2 f}{\partial t^2} \quad (\text{C.56})$$

waarin c de voortplantingssnelheid van de golf is.

C.6 Bekende integraaldefinities

error-functie (error function)

$$\text{erf}(x) = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^x e^{-t^2} dt \quad (\text{C.57})$$

gammafunctie: integraal van Euler

$$\Gamma(x) = \int_0^\infty t^{x-1} e^{-t} dt \quad (\Re x > 0) \quad (\text{C.58})$$

Bijlage D

Complexe getallen, recapitulatie

Complexe getallen zijn soms nodig om algebraïsche vergelijkingen te kunnen oplossen. Meer algemeen spelen ze een basisrol in de zogenaamde wiskundige analyse. Een direct voorbeeld van het eerste is de kwadratische vergelijking

$$x^2 = -1 \quad \text{met als oplossingen} \quad \begin{cases} x = i \\ x = -i \end{cases} \quad (\text{D.1})$$

Hierin is i de *imaginaire eenheid*¹, gedefinieerd als $i = \sqrt{-1}$. Een willekeurig getal (z) bestaat nu uit een reëel deel (a) en een imaginair deel (b), of

$$z = a + i b. \quad (\text{D.2})$$

Voorbeelden van complexe getallen zijn $2 + i4$ en $2.34 + i\pi$. Elk complex getal kan worden afgebeeld op een tweedimensionaal vlak. Bij afspraak wordt de horizontale as gebruikt om de reële component langs af te beelden, terwijl de verticale as gebruikt wordt om de imaginaire component weer te geven.

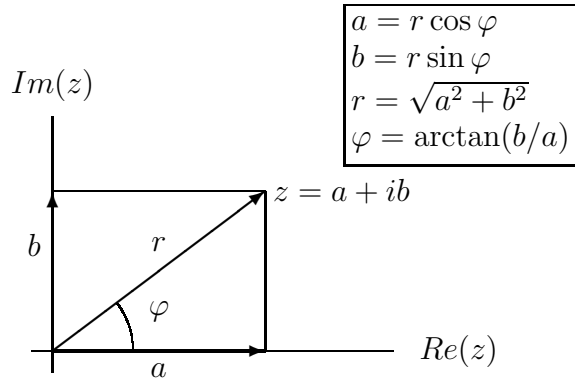
Hierbij geeft $Re(z)$ het reële deel van z aan, en $Im(z)$ het imaginaire. De modulus, of norm (lengte, grootte) van z is gedefinieerd als:

$$|z| = r = \sqrt{a^2 + b^2} \quad (\text{D.3})$$

en het argument van z als

$$\arg(z) = \varphi = \arctan\left(\frac{b}{a}\right). \quad (\text{D.4})$$

¹In de techniek wordt ook vaak j gebruikt in plaats van i .



Figuur D.1: Een complex getal weergegeven in het complexe vlak.

We zien dus dat een complex getal kan worden weergegeven òf door de weergave van het reële deel + het imaginaire deel (x, y -coördinaten), òf door weergave van de modulus en de fase (poolcoördinaten). De ene weergave kan altijd naar de andere worden omgerekend.

In berekeningen met complexe getallen blijkt dat de x, y -coördinaten-weergave het handigst werk bij optellingen, en de poolcoördinaten-weergave het handigst voor vermenigvuldigingen. Dat is te zien in de volgende formules die vaak gebruikt worden voor het rekenen met complexe getallen.

In x, y -coördinaten: met

$$z_1 = x_1 + iy_1 \quad \text{en} \quad z_2 = x_2 + iy_2 \quad (\text{D.5})$$

wordt de som:

$$z_1 + z_2 = (x_1 + x_2) + i(y_1 + y_2) \quad (\text{D.6})$$

het product:

$$\begin{aligned} z_1 z_2 &= x_1 x_2 + ix_1 y_2 + ix_2 y_1 + i^2 y_1 y_2 \\ &= (x_1 x_2 - y_1 y_2) + i(x_1 y_2 + x_2 y_1) \end{aligned} \quad (\text{D.7})$$

en het quotiënt:

$$\begin{aligned} \frac{z_1}{z_2} &= \frac{x_1 + iy_1}{x_2 + iy_2} = \left(\frac{x_1 + iy_1}{x_2 + iy_2} \right) \left(\frac{x_2 - iy_2}{x_2 - iy_2} \right) \\ &= \left(\frac{x_1 x_2 + y_1 y_2}{x_2^2 + y_2^2} \right) + i \left(\frac{y_1 x_2 - x_1 y_2}{x_2^2 + y_2^2} \right) \end{aligned} \quad (\text{D.8})$$

In poolcoördinaten: hiervoor gebruiken we de formule van Euler:

$$e^{ix} = \cos x + i \sin x \quad (\text{D.9})$$

waaruit de volgende formules worden afgeleid:

$$\begin{aligned} e^{-ix} &= \cos x - i \sin x \\ \cos x &= \frac{e^{ix} + e^{-ix}}{2} \\ \sin x &= \frac{e^{ix} - e^{-ix}}{2}. \end{aligned} \tag{D.10}$$

Met

$$z = a + ib = |z|e^{i \arg(z)} = re^{i\varphi} \tag{D.11}$$

wordt het product van z_1 en z_2 :

$$z_1 z_2 = r_1 r_2 e^{i(\varphi_1 + \varphi_2)} \tag{D.12}$$

en het quotiënt:

$$\frac{z_1}{z_2} = \frac{r_1}{r_2} e^{i(\varphi_1 - \varphi_2)}, \tag{D.13}$$

oftewel:

$$\begin{aligned} |z_1 z_2| &= |z_1| |z_2| \\ \left| \frac{z_1}{z_2} \right| &= \frac{|z_1|}{|z_2|} \\ \text{en} & \\ \arg(z_1 z_2) &= \arg(z_1) + \arg(z_2) \\ \arg(z_1/z_2) &= \arg(z_1) - \arg(z_2). \end{aligned} \tag{D.14}$$

Differentiëren van complexe grootheden gaat op vergelijkbare wijze als dat van reële. Zo geldt naar analogie van:

$$\frac{d}{dx} (e^{ax}) = ae^{ax} \tag{D.15}$$

ook dat:

$$\frac{d}{dx} (e^{iax}) = ia e^{iax}. \tag{D.16}$$

Bijlage E

Antwoorden

NB: nog niet alle antwoorden zijn dubbel gecontroleerd

E.1 Hoofdstuk 1

E.1.1 Opgaven

- dimensie: MT^{-1}
 -
 - 0,8 m/s
 - 2,3 m
- T^{-1}
 -
 - 11,85 m
- -
 - 0,71 m/s
 - vanuit de evenwichtsstand, 1,4 m lager
- 24 graden
-

6. (a)
 (b) $mg - kv$
 (c) $a(t) = g \cdot e^{-t}$, $v(t) = g - g \cdot e^{-t}$, $x(t) = g \cdot t + g \cdot e^{-t} - 20,1$
 (d) dimensie: ML^2T^{-2} eenheid: $kg \cdot m^2s^{-2}$
 (e) 8,7 J
7. 22 graden
8. (a) $U_{veer} = \frac{1}{2} \cdot k \cdot x^2$
 (b) 50 J
 (c) 0
 (d) 0
 (e) 5,5 m/s
9. (a) $-i$
 (b) -2
 (c) 1
 (d) 1
10. (a) $\sqrt{13} \cdot x \cdot e^{i \arctan(3/2)}$
 (b) $\sqrt{\frac{13}{10}} \cdot e^{i \arctan(11/3)}$
11. $x_1 = \sqrt{11} \cdot e^{i \arctan(\sqrt{2}/3)}$
 $x_2 = \sqrt{11} \cdot e^{-i \arctan(\sqrt{2}/3)}$
12. (a) $\omega_0 = \sqrt{\frac{k}{m}}$
 (b) $x = x_1 \cdot e^{i\omega_1 t} + x_2 \cdot e^{i\omega_2 t}$
 met
 $\omega_{1,2} = i \cdot \frac{f}{2m} \pm \sqrt{-\frac{f^2}{(2m)^2} + \frac{k}{m}}$
 (c) $-\frac{f^2}{(2m)^2} + \frac{k}{m} < 0$
 (d) $x(t) = e^{-\frac{f}{2m} t} \cdot \{x_1 \cdot e^{t \sqrt{\frac{f^2}{(2m)^2} - \frac{k}{m}}} + x_2 \cdot e^{-t \sqrt{\frac{f^2}{(2m)^2} - \frac{k}{m}}}\}$
13. (a) $F_{totaal} = k \cdot x - m \cdot g - f \cdot v$
 (b) $x(t) = A \cdot e^{i\omega_1 t} + B \cdot e^{i\omega_2 t} + \frac{mg}{k}$
 met
 $\omega_{1,2} = \frac{if}{2m} \pm \sqrt{\frac{k}{m} - (\frac{f}{2m})^2}$
 (c) $f = \sqrt{320} \text{ N}\cdot\text{s/m}$

14. (a) $m \cdot \frac{d^2x}{dt^2} = F_{motor}$
 (b) 6,3 m/s
 (c) Ns/m
 (d) $m \cdot \frac{d^2x}{dt^2} = -f \cdot v$
 (e) In principe komt de auto nooit stil te staan.
15. (a) N/m, $M \cdot T^{-2}$
 (b) 12,5 m
 (c)
 (d) $x(t) = \cos \sqrt{\frac{k}{m}} \cdot t$
 (e) -0,9 m/s
16. (a)
 (b) ja, $v \approx V_{max}$
 (c) 74 m/s
 (d) 70 s
17. (a) $\sqrt{\frac{f^2}{4m^2} - \frac{s}{m}} < 0$, dus overgedempt

E.1.2 Tentamenopgaven

1. (a) $t_1 = 0,3$ s, $v_{m2} = 3$ m/s
 (b) $v_2 = 0,6$ m/s
 (c) 0,1 m onder oorspronkelijke rustpunt
 (d) 0,72 Hz (4,5 rad/s)
 (e) 0,22 rad
2. (a)
 (b) $f = 0,4$ Ns/m, $\tau = 5$ ms
 (c) $x(\tau) = 91,97 \cdot 10^{-6}$ m
 (d)
3. (a) $E_{kin} = 0,03$ J
 (b) traagheidsmoment van de bal en bol zijn niet gelijk
 (c)
 (d) $v_{bal1na} = 0, v_{bal2na} = v_{bal1voor}$
 (e) $v_{bal1na} = -\frac{3}{2} \cdot v_{bal3na}$

E.2 Hoofdstuk 2

E.2.1 Opgaven

- $I = -RC \cdot \frac{dI}{dt}$
 - $I(t) = \frac{V_0}{R} \cdot e^{-\frac{t}{RC}}$
 - Massaloze veer met wrijving (niet erg realistisch)
 - R: wrijving of demping (mechanische weerstand), C: stijfheid
 - $\tau = RC = 20\mu s$
- $I(t) = \frac{\omega V_0 C}{1 - \omega^2 LC} \cos(\omega t)$. Voor $\omega < \omega_0$, is i_0 positief, en voor $\omega > \omega_0$ wordt i_0 negatief, of is de fase 180° gedraaid. Op de resonantiefrequentie is de stroom onbepaald.
 - $\omega = \sqrt{\frac{k}{m}}$, waarin k de stijfheid weergeeft en m de massa van het equivalente massa-veer-systeem.
 - 205,5 Hz
- $-\omega V_0 \sin(\omega t) = R \cdot \frac{dI}{dt} + \frac{1}{C} I$
 -
 - $I = \frac{V_0 \omega C}{\sqrt{R^2 \omega^2 C^2 + 1}} \cdot \cos(\omega t + \arctan(\frac{1}{R\omega C}))$
 - Massaloze veer met wrijving en aandrijving.
- $\frac{-iR^2 \omega C}{\omega^2 C^2 R^2 + 1} + \frac{R}{\omega^2 C^2 R^2 + 1}$
 - $V = V_0 \cdot e^{i\omega t}$
 - $i(t) = \frac{V_0 \cos(\omega t + \arctan(R\omega C))}{|Z_{tot}|}$
met
 $|Z_{tot}| = \frac{R}{\omega^2 C^2 R^2 + 1} \sqrt{1 + \omega^2 C^2 R^2}$
- $Z_{totaal} = \frac{1}{i\omega C} + \frac{1}{\omega^2 C^2 R^2 + 1} (R - iR^2 \omega C)$
 - $V(t) = 7,5 e^{i\omega t}$
 - $V_C // R = V_0 (1 - \frac{e^{i\omega t}}{|Z_{tot}| \cdot e^{i\varphi_z} \cdot i\omega C})$ met $|Z_{tot}| = \sqrt{a^2 + b^2}$, $\varphi_z = \arctan(\frac{b}{a})$ en
 $a = \frac{R}{\omega^2 C^2 R^2 + 1}$ en $b = \frac{-1}{\omega C} - \frac{R^2 \omega C}{\omega^2 C^2 R^2 + 1}$
- $Z_{totaal} = i(\omega L - \frac{1}{\omega C}) + R$
 - $|i| = \frac{V_0}{\sqrt{R^2 + \omega^2 L^2 - \frac{2L}{C} + \frac{1}{\omega^2 C^2}}}$
 -
 - $\varphi_i = \arctan(\frac{\omega^2 LC - 1}{R\omega C})$

7. (a) 0
 (b) $\frac{d^2 I}{dt^2} + \frac{R}{L} \cdot \frac{dI}{dt} + \frac{1}{CL} \cdot I = 0$
 (c) $\sqrt{\frac{R^2}{4L^2} + \frac{1}{LC}} = 0$

E.2.2 Tentamenopgaven

1. (a) i. $\frac{i\omega \cdot 0,01}{1+i\omega \cdot 0,01}$ ($\omega_1 = 100$ rad/s)
 ii. $\frac{1-\omega^2 \cdot 10^{-10}}{1-\omega^2 \cdot 11 \cdot 10^{-10}}$ ($\omega_1 = 100 \cdot 10^3$ rad/s, $\omega_2 = 30 \cdot 10^3$ rad/s)
 iii. $\frac{1-\omega^2 \cdot 2 \cdot 10^{-9}}{1-\omega^2 \cdot 4 \cdot 10^{-9}}$ ($\omega_1 = \sqrt{5} \cdot 10^4$, $\omega_2 = \sqrt{2,5} \cdot 10^5$)
 iv. $\frac{1}{1+2-\omega^2 \cdot 2 \cdot 10^{-9}}$ ($\omega_1 = \sqrt{15} \cdot 10^4$ rad/s)
 (b)

E.3 Hoofdstuk 3

E.3.1 Opgaven

1. (a)
 (b) $c(x, t) = \frac{15 \cdot 10^{-3}}{\sqrt{4\pi \cdot 2 \cdot 10^{-3} \cdot t}} \cdot e^{\frac{-x^2}{4 \cdot 2 \cdot 10^{-3} \cdot t}}$
 (c)
 (d) $\frac{x_1}{x_2} = \frac{1}{\sqrt{2}}$
2. (a) 0,99 mmol/m³
 (b) 1,00 mmol/m³
 (c) nee
3. (a) 0,72 m
4. (a) $V_{nieuw} = \frac{3}{2} V_{oud}$
5. (a) $Na_L^+ = 75$ mmol/m³, $Cl_L^- = 75$ mmol/m³, $Na_R^+ = 85$ mmol/m³, $Cl_R^- = 65$ mmol/m³
 (b) 3,2 mV (links pos. t.o.v. rechts)

E.3.2 Tentamenopgaven

1. (a)
(b)
(c)
(d) 83 s
2. (a) De concentratie Cl^- is links groter dan rechts. Cl^- ionen stromen daarom van links naar rechts. De neutraliteit moet links en rechts behouden blijven, daarom stromen even veel Na^+ ionen van links naar rechts.
(b) $\text{Na}_L^+ = 2,73 \text{ mol}$, $\text{Cl}_L^- = 2,73 \text{ mol}$, $\text{Na}_R^+ = 3,27 \text{ mol}$, $\text{Cl}_R^- = 2,27 \text{ mol}$
(c) 4,6 mV (links positief t.o.v. rechts)
(d) 8,5 mV (links positief t.o.v. rechts)

E.4 Hoofdstuk 4

E.4.1 Opgaven

1. (a) $R = 1,51 \cdot 10^5 \Omega$
(b) $V_{Mmax} = 456 \text{ V}$
(c) $C = 9,5 \cdot 10^{-7} \text{ F}$
2. (a) $E_{K^+} = -102 \text{ mV}$, $E_{Na^+} = 59 \text{ mV}$, $E_{Cl^-} = -100 \text{ mV}$, $E_{Ca^{2+}} = 39 \text{ mV}$
(b) $V_m = -85 \text{ mV}$
(c) $V_m = 35 \text{ mV}$
3. (a) $N_{a_{buiten}}^+ = 122 \text{ mM/l}$, $J_{K^+} = 23,2 \text{ mA}$, $J_{Cl^-} = 0,2 \text{ mA}$, $J_{Na^+} = -23,4 \text{ mA}$
(b) $2,4 \cdot 10^{-4} \text{ mmol K}^+/\text{s}$, $1,6 \cdot 10^{-6} \text{ mmol Cl}^-/\text{s}$, $-2,4 \cdot 10^{-4} \text{ mmol Na}^+/\text{s}$

E.4.2 Tentamenopgave

1. (a) $E_{Na} = -189 \text{ mV}$, $E_K = -183 \text{ mV}$, $E_{Cl} = 200 \text{ mV}$
(b) celwand doorlatend voor Na^+ en K^+
(c) celwand doorlatend voor Cl^-
(d)
(e) piekwaarden van capacitaire stroom: $15 \mu\text{A}/\text{mm}^2$
(f) $G_{Na_{max}} = 0,1 \cdot 10^{-3} \text{ S}/\text{mm}^2$, $G_{Cl_{max}} = 4 \cdot 10^{-4} \text{ S}/\text{mm}^2$

E.5 Hoofdstuk 5

E.5.1 Opgaven

1. (a) $V_{max} = 8,4 \cdot 10^3 \text{ V}$
 (b) $V(t) = V_{max}(1 - e^{-\frac{t}{\tau}})$
 (c) $8,4 \cdot 10^3 \text{ V}$
 (d) $7,1 \cdot 10^3 \text{ V}$
2. (a)
 (b) $V(0) = 12 \cdot 10^{-3} \text{ V}$, $V(\lambda) = 4,41 \cdot 10^{-3} \text{ V}$, $V(10\lambda) = 5,48 \cdot 10^{-7} \text{ V}$
 (c) $\lambda = 8,66 \cdot 10^{-2} \text{ m}$
3. (a) $V(3\text{mm}, 1 \cdot 10^{-4} \text{ s}) = 4,18 \cdot 10^{-5} \text{ V}$, $V(6 \text{ mm}, 1 \cdot 10^{-4} \text{ s}) = 6,49 \cdot 10^{-14} \text{ V}$
 (b) $V(3 \text{ mm}, 2 \cdot 10^{-3} \text{ s}) = 2,22 \cdot 10^{-3} \text{ V}$, $V(6\text{mm}, 2 \cdot 10^{-3} \text{ s}) = 0,81 \cdot 10^{-3} \text{ V}$
 (c) $V(3\text{mm}, 10 \cdot 10^{-3} \text{ s}) = 3,39 \cdot 10^{-5} \text{ V}$, $V(6\text{mm}, 10 \cdot 10^{-3} \text{ s}) = 1,95 \cdot 10^{-5} \text{ V}$

E.5.2 Tentamenopgave

1. (a)
 (b) $\lambda = 0,4 \text{ mm}$, $\tau = 0,25 \text{ s}$
 (c) 39 mV
 (d)
 (e)

E.6 Hoofdstuk 6

E.6.1 Opgaven

1. (a)
2. (a) $\theta_{max} = 0,08 \text{ m/s}$, $\theta_{min} = 0,01 \text{ m/s}$
 (b) $\theta = 0,18 \text{ m/s}$
3. (a) $\tau_{clamp} = 5 \text{ ms}$
 (b) $n(t = \infty) = 0,4$
 (c)

E.6.2 Tentamenopgave

1. (a) $(P_{\infty}(V_{rust}) - P_{\infty}(V_{clamp})) \cdot e^{\frac{-t}{\tau}} + P_{\infty}(V_{clamp})$ met $\tau = \frac{1}{\alpha(V) + \beta(V)}$
- (b) $P_{\infty}(-75 \text{ mV}) = 0,25, P_{\infty}(-60 \text{ mV}) = 0,50, P_{\infty}(0 \text{ mV}) = 0,83$
- (c) $\tau(-75 \text{ mV}) = 5 \text{ ms}, \tau(-60 \text{ mV}) = 5 \text{ ms}, \tau(0 \text{ mV}) = 1,7 \text{ ms}$
- (d)

Deel IV

Index

Index

- Ampère, A, 39
- beweging
 - harmonische, 15
- bron
 - spannings-, 40
 - stroom-, 39
- complexe rekenwijze, 8
- Coulomb, C, 39
- damping, 26, 29
- differentiaalvergelijking, 11, 13, 15, 17
 - 1e orde, 39
 - 2e orde, 28, 39
 - homogene, 29
- dimensie, 8
- eenheid, 8
- elektriciteitsleer, 39
- frequentie
 - resonantie, 24
 - oscillatie-, 15
 - resonantie-, 26
 - trillings-, 15
- fysische methode, 7
- gedempt
 - kritisch, 28
 - onder-, 27
 - over-, 28
- grootheid, 8
- Hodgkin-Huxley-vergelijkingen, 7
- impedantie
 - mechanische, 31
- impuls, 12
- kracht, 12
- kunstmatige intelligentie, 7
- lading
 - electrische, 39
- massa-veer-systeem, 14, 28
 - akoestisch, 24
- mechanica, 11
- moment
 - mechanisch, 12
- natuurkunde, 7
- Newton, 11
 - 1e wet van, 12
 - 2e wet van, 12
 - 3e wet van, 12
- Ohm, Ω , 41
- oplossing DV
 - homogene, 29
 - particuliere, 29
- oscillatie, 15
 - gedempte, 27
- oscillator
 - aangedreven, 29
 - harmonische, 29
- overdrachtsfunctie, 30, 31
- resonantie, 24
- resonator
 - Helmholtz-, 24
- spanning
 - gelijk-, 39
 - wissel, 39

stroom

elektrische, 39

gelijk-, 39

wissel-, 39

stroomsterkte, 39

trilling

gedempte, 27

voorwaarden

begin-, 15

rand-, 11, 15

weerstand, 41

wrijving, 26

zenuwimpuls, 7