神経細胞の電気的等価回路と静止膜電位

正員 張 曉 林 (東京医科歯科大)

正員 若 松 秀 俊 (東京医科歯科大)

Electrical Equivalent Circuit and Resting Membrane Potential of Neuron

Xiaolin Zhang, Member, Hidetoshi Wakamatsu, Member (Tokyo Medical and Dental University)

New equivalent circuits of neuron, different from the equivalent circuit of Hodgkin-Huxley, are proposed. In these circuits, ion-condensers are a concept to represent the equilibrium potential of ions, and power sources to represent ion-pumps. Using these equivalent circuits, we derive the equations which relate the resting membrane potential with capacity of the ion-pumps, intracellular impermeant anions concentrations, extracellular ions concentrations and permeability of ions transported by the ion-pumps. Using these equations, we evaluate the effect of presence of intracellular impermeant anions on the resting membrane potential

キーワード：細胞膜，静止膜電位，等価回路，イオンポンプ，イオンコンデンサ，不透過性陰イオン

1. ま え が き

神経細胞を正確に模擬できる等価回路は神経機能の理解に役立つのみならず，人工神経，人工知能，更に人工生命の研究の基礎となる。神経細胞の信号伝達の原理や発火のメカニズムについてはこれまで詳しく研究され，その現象もおおむね Hodgkin-Huxley の電気的等価回路によって説明されている¹⁾。しかし，この等価回路は神経細胞のいくつかの重要な機能と性質について十分に検討されていないので，一部の神経細胞の生理的特性を記述することができない。しかも，この等価回路には最近の生理学の実験事実と合致しない点があり，これを克服するためにも新しい等価回路を必要とする。

ところで神経細胞や筋細胞のような興奮性をもつ細胞のみならず一般の細胞でも一定の静止膜電位をもつことは周知の事実である。信号伝達を行うために，細胞が随時かつ瞬間的に放出できる一定のエネルギーを保持する必要がある。そのエネルギーは細胞内外液のイオン濃度勾配であると考えられる。細胞の膜電位の変化に必要とするエネルギーは極めて小さいので，神経細胞が発火しても短時間に細胞のイオン勾配の平衡状態を崩すことがない。また，細胞内外のイオンはある一定以上の勾配になっていなければ，膜電位がどのような値であれ，細胞は発火することができない。すなわち，細胞内外の透過性イオンが一定の濃度勾配を保つ平衡状態は細胞の生理的機能を正常に発揮するための最も基本的な条件である。

細胞内外イオンの濃度が一定のときは，細胞内存在する各種のイオンは膜を通過しないか，または細胞に流入する量と流出する量が等しい。ここでは，この状態を細胞のイ

オン流動の平衡状態（以下，平衡状態と略記）と呼ぶことにする。細胞の静止膜電位は発火していない平衡状態の下での膜電位と考える。

従来の研究では，神経細胞の膜電位やイオンの勾配などは実測値を用いて表現しているだけで，数理的に解析しその値を理論的に求めているわけではない。また，不透過性陰イオンの細胞膜電位への影響については，これまでに定性的検討がなされているが，厳密な計算や論証がなかった。

本論文では，発火過程の膜電位の変化については特に論じることなく，静止膜電位を平衡状態を表す最も重要な指標としてとらえ，電気的等価回路を用いて理論的に詳細に論じる。

すなわち，新しく提案する等価回路モデルを用いて，膜電位の生成に関連する要因を探り，その値に直接影響する各種パラメータ（イオン濃度，膜の透過性， $\text{Na}^+\text{-K}^+$ ポンプの特性，不透過性陰イオン，細胞の体積・面積など）を数理的に記述，解析を行う。

2. イオンコンデンサ

従来の等価回路では各イオンの濃度勾配を電源として表してきた。しかしながら，長時間にわたる連続発火を考える場合に，細胞膜の各イオンの濃度勾配が変化し，それを回復するために $\text{Na}^+\text{-K}^+$ ポンプが必要である。また，膜電位の生成や各イオンの役割分担などの理論的検討のために，神経細胞内外各イオンの濃度勾配を変数として考える必要がある。従って，各イオンの濃度勾配を定電圧源として考えるのは妥当ではない。本論文では，各イオンの濃度勾配は電荷を移動するためのポテンシャルとして考え，特

殊なコンデンサとして等価的に表した（以下、イオンコンデンサと呼称する）。

膜電位（電気ポテンシャルとも呼ぶ）と、イオンの濃度勾配より引き起こされる化学ポテンシャルがどのようにして電気等価回路に置き換えられるかを3段階にわけて図1を用いて説明する。ただし、図1では2種類のイオンのみを考えている。

まず、細胞膜を介して、膜電位と化学ポテンシャルの関係は同図(I)で表すことができる。電気ポテンシャルが化学ポテンシャルより大きいとき、陽イオンは膜の正極から負極へ、陰イオンは膜の負極から正極へ移動するので、膜両端の電位は減衰していき、イオンの濃度勾配は高くなり、やがて平衡状態になる。同様に、電気ポテンシャルが化学ポテンシャルより小さいとき、陽イオンは膜の負極から正極へ移動し、陰イオンは膜の正極から負極へ移動するので、陽イオンと陰イオンともに濃度勾配が低くなり、膜電位は高くなる。最終的に平衡状態に達する。平衡状態では膜の電気ポテンシャルとイオンの化学ポテンシャルが同じであり、膜を通過するイオン電流は0である。

図1 イオンコンデンサと膜コンデンサとの関係
Fig.1. Relationship between ion-condenser and membrane condenser.

図2 イオンコンデンサと膜の平衡電位
Fig.2. Ion-condenser and its equilibrium potential.

電気的等価回路を構成するために、図中(II)のように膜のイオン透過性を別の電気的通路で等価表現し、膜を電気が通過できない完全なコンデンサで表現する。また膜のイオンに対する抵抗を電気的抵抗として考える。このときイオンの化学ポテンシャルは電気的等価通路を經由して膜のコンデンサに作用するので、化学ポテンシャルを膜から分離することができる。これを表したものが図1(III)である。なお、同図(IV)は(III)をもとにした膜の最終的な等価回路である。

図2は細胞膜を介して流入する Cl^- のみを考えた場合の等価回路で、 C_{Cl} は Cl^- の細胞内外の濃度勾配が形成するイオンコンデンサを表す。 R_{Cl} は Cl^- が受動輸送されるとき膜の Cl^- に対する抵抗を示す。 C_m は膜の容量である。ここで、細胞内部から外部へ流れる電流は正方向と定義すれば、図2からわかるように、平衡状態になったとき、 C_m 両端の電圧 V_m は Cl^- の平衡電位 V_{Cl} と等しい。従って、Nernstの式を用いて平衡状態のイオンコンデンサの電圧を求めることができる。

$$V_X = -\frac{RT}{z_X F} \ln \frac{[X]_i}{[X]_o} \quad (1)$$

ただし、 V_X ：イオン X のイオンコンデンサの電圧である。 $[X]_i$ ：イオン X の細胞内濃度であり、 $[X]_o$ ：細胞外濃度である。 R ：気体定数、 T ：絶対温度である。 F ：Faraday定数、 z_X ：イオン価数。

イオン X の細胞内外濃度差がないときは X の平衡電位も現れないので、イオンコンデンサの電荷量は次のように定義することができる。

$$q_X = z_X v ([X]_i - [X]_o) \quad (2)$$

ただし、 v ：細胞内イオンの容積である。

(1)と(2)式から、イオンコンデンサの電圧と電荷量の関係式が得られる、

$$V_X = -\frac{RT}{z_X F} \ln \left(\frac{q_X}{z_X v [X]_o} + 1 \right) \quad (3)$$

上式を変形して次式が得られる。

$$q_X = z_X v [X]_o \left(e^{-\frac{z_X F}{RT} V_X} - 1 \right) \quad (4)$$

(4)式からわかるように、イオンコンデンサは普通のコンデンサと異なる特性をもち、コンデンサの性質は細胞外液の当該イオンの濃度、細胞内容積、イオンの電価数、温度により定まる。

計算の便宜上、細胞内当該イオンの電荷の総量 Q_X は

$$Q_X = z_X v [X]_i \quad (5)$$

とする。これより(4)式を次のように表すことができる。

$$Q_X = z_X v [X]_o e^{-\frac{z_X F}{RT} V_X} \quad (6)$$

3. 不透過性陰イオンの静止膜電位への寄与

細胞内不透過性陰イオンが膜電位を引き起こすことは周知の事実である。しかし、不透過性陰イオンの濃度と膜電位の関係を明確に表現する方法はこれまで提案されていない。ここでは、細胞の膜電位を表す電気的等価回路を構築

し、この等価回路を用いて静止膜電位と不透過性陰イオン濃度の関係を数理的に表現する。

〈3・1〉 イオンの流動 議論を単純化するために、不透過性陰イオン A^- と透過性陽イオン K^+ のみをもつ仮想の細胞をイオン K^+ と Cl^- のみ存在する溶液に浸す場合を想定し、この場合の細胞膜を介するイオンの流動を考える。また、静止膜電位に影響のあるイオンポンプは存在しないとす。図 3(a) はイオンの移動過程を示し、同図 (b) は A^- の代わりに透過性のあるイオン B^- を用いる場合を示すものである。

図 3 に示したように、従来の考え方と異なり、本論文では細胞外液の容積は細胞内容積と比べて十分大きいとし、そのイオン濃度は変化しないとする。不透過性陰イオンは外液のイオン (K^+ , Cl^-) を引き込む作用があり、膜電位を生じさせることができる (図 3(a))。逆に、透過性陰イオン B^- が外液に存在しない場合、徐々に外液へ拡散して行き、最後は内液から完全に消失する (図 3(b))。 B^- の外液へ拡散する過程で各イオンに対する膜の透過性が異なるので一時的に膜電位を生じる場合が考えられるが、最終的に消失するはずである。

〈3・2〉 等価回路 従来の等価回路では細胞内外のイオン勾配を電源として表したが、本論文では第 2 章で述べたイオンコンデンサを用いる。従って、図 3(a) (I) のときの等価回路は図 4 (I) で表すことができる。図中、 C_{Cl} と C_K は Cl^- と K^+ のイオンコンデンサを示し、 C_m は細胞膜の電気容量を示す。 R_{Cl} と R_K はそれぞれ膜の Cl^- と K^+ に対する抵抗を表す。初期状態では細胞膜に電位が存在せず、 K^+ も内外濃度勾配がないので、イオンコンデン

図 3 細胞内外イオンの流動過程
 Fig. 3. Process of ions exchange through cell membrane.

サの電位が 0 である。また、細胞内液に Cl^- がないので、 Cl^- の外液から細胞内に流入するポテンシャルが存在する。従って、このとき、 C_m と C_K の両端に電荷がなく、 C_{Cl} の両端に電荷が存在する形で表すことができる。ただし、この「細胞」は溶液に浸す瞬間からイオンが流動し始めるので、常時ではスイッチ SW はオンであり、図 3(a) (II) の状態は図 4 (II) で表すことができる。図 4 (II) の I_{Cl} と I_K はそれぞれ Cl^- と K^+ のイオン電流である。電流 I_m は膜を通過する総電流であり、 $I_m = I_{Cl} - I_K$ である。平衡状態になると、すなわち、図 3(a) (III) のとき、イオンの流動がなくなり等価回路は図 4 (III) で表すことができる。図 4 からわかるように、不透過性陰イオンは等価回路の構造に影響を与えない。

〈3・3〉 平衡状態の膜電位 生体の中の主な透過性イオンの価数は $-1, +1, +2$ であるので、一般性を検討するため、ここでは K^+ , Cl^- のような具体的なイオンの代わりに、 B_h^-, C_j^+, D_k^{++} を用いてそれぞれ価数 $-1, +1, +2$ の透過性イオンを表し、 A_n^- を用いて不透過性陰イオンを表す。ただし、 h, j, k, n はそれぞれ $B_h^-, C_j^+, D_k^{++}, A_n^-$ のイオンの種類を表す。イオンポンプを考慮しない場合、平衡状態の各透過性イオンの平衡電位は膜電位 V_m と同じなので以下の式が成立する。

$$V_m = C_m q_m \dots \dots \dots (7)$$

$$V_m = \frac{RT}{F} \ln \frac{[B_h^-]_i}{[B_h^-]_o} \quad (h=1, 2, 3, \dots) \dots \dots \dots (8)$$

$$V_m = -\frac{RT}{F} \ln \frac{[C_j^+]_i}{[C_j^+]_o} \quad (j=1, 2, 3, \dots) \dots \dots \dots (9)$$

$$V_m = -\frac{RT}{2F} \ln \frac{[D_k^{++}]_i}{[D_k^{++}]_o} \quad (k=1, 2, 3, \dots) \dots \dots \dots (10)$$

$$q_m = \sum Q_{B_h^-} + \sum Q_{C_j^+} + \sum Q_{D_k^{++}} + \sum Q_{A_n^-}$$

$$= v \{ -\sum [B_h^-]_i + \sum [C_j^+]_i + 2 \sum [D_k^{++}]_i + \sum (z_n [A_n^-]_i) \} \dots \dots \dots (11)$$

ただし、 q_m : 膜表面に集まる電荷量を表し、 $\sum Q_{B_h^-}$, $\sum Q_{C_j^+}$, $\sum Q_{D_k^{++}}$ と $\sum Q_{A_n^-}$ はそれぞれ細胞内イオン B_h^-, C_j^+, D_k^{++} と A_n^- の総電荷量を表す。 v : 細胞内イオンの容積を示す。

一般的に細胞内液のイオンの電荷量は膜表面に集まる電荷量より遥かに大きい、すなわち、

$$|q_m| \ll |Q_n^+|, |Q_n^-|, |Q_A^-|$$

なので⁽²⁾, (11) 式の q_m を無視して、次式が得られる。

図 4 図 3(a) の等価回路
 Fig. 4. Equivalent circuit for Fig. 3.

$$2\sum[D^{++}]_i + \sum[C^+]_i - \sum[B^-]_i + \sum(z_A[A^-]_i) = 0 \quad \dots\dots\dots(12)$$

更に、(8)～(10)式を(12)式に代入すると

$$2e^{-\frac{2F}{RT}V_m}\sum[D^{++}]_o + e^{-\frac{F}{RT}V_m}\sum[C^+]_o - e^{\frac{F}{RT}V_m}\sum[B^-]_o + \sum(z_A[A^-]_i) = 0 \quad \dots\dots\dots(13)$$

が得られるので、上式を整理すると

$$e^{\frac{3F}{RT}V_m}\sum[B^-]_o - e^{\frac{2F}{RT}V_m}\sum(z_A[A^-]_i) - e^{\frac{F}{RT}V_m}\sum[C^+]_o - 2\sum[D^{++}]_o = 0 \quad \dots\dots\dots(14)$$

が得られる。

(14)式からわかるように、イオンポンプが存在しない場合、静止膜電位は細胞内すべての不透過性陰イオンの電荷濃度（各濃度と価数の積の和）と細胞外液の価数でまとめた各透過性イオンの濃度により決定される。

〈3・4〉 実際の細胞静止膜電位の算出 本節では(14)式を用いて、ヤリイカの巨大軸索を実例にして、イオンポンプが稼働していない場合の静止膜電位を求める。ヤリイカの細胞内液と外液のイオン濃度を表1に示す。外液の電気的平衡を考慮するため、表1で与えたパラメータのほかに、外液の HCO_3^- の濃度を 28 mM/kgH₂O と与えることにする。

表1から、不透過性陰イオンの電荷濃度

$$\sum(z_n[A^-]_i) = -385 \text{ mM/kgH}_2\text{O}$$

外液の透過性-1価陰イオンの濃度

$$\sum[B^-]_o = [\text{Cl}^-]_o + [\text{HCO}_3^-]_o = 588 \text{ mM/kgH}_2\text{O}$$

外液の透過性+1価陽イオンの全濃度

$$\sum[C^+]_o = [\text{Na}^+]_o + [\text{K}^+]_o = 460 \text{ mM/kgH}_2\text{O}$$

外液の透過性+2価陽イオンの全濃度

$$\sum[D^{++}]_o = [\text{Ca}^{++}]_o + [\text{Mg}^{++}]_o = 64 \text{ mM/kgH}_2\text{O}$$

であるから、(14)式に代入すると

$$e^{\frac{3F}{RT}V_m} + 0.65476e^{\frac{2F}{RT}V_m} - 0.7823e^{\frac{F}{RT}V_m} - 0.2177 = 0 \quad \dots\dots\dots(15)$$

が得られる。温度が 18℃である場合、(15)式から不透過性陰イオンにより引き起こされる静止膜電位 V_m は -7.2 mV である。同じ手法でカエルの縫工筋線維の不透過性陰イオンにより引き起こされる静止膜電位は -5.6 mV である。ヤリイカの巨大軸索の静止膜電位は -61 mV であり、

表 1 ヤリイカ軸索の内外液のイオン組成⁽¹⁾

Table 1. Approximate concentrations of ions in the axoplasm of freshly isolated giant axons and in the external fluid⁽¹⁾.

(単位: mM/kgH ₂ O)		
イオン	細胞内液	細胞外液
K ⁺	400	20
Na ⁺	50	440
Ca ²⁺	0.4	10
Mg ²⁺	10	54
Cl ⁻	40~150	560
有機陰イオン	385	—

カエルの縫工筋線維の場合は -71 mV であるので、不透過性陰イオンは細胞の静止膜電位に対する寄与度が小さいことがわかる。この結論は、イオンポンプの機能を停止させると、膜電位が徐々に消失するという最近の研究報告に一致する⁽³⁾。

4. 神経細胞の等価回路

不透過性陰イオンは細胞の膜電位に影響するが、平衡状態になるとイオンを能動的に動かすことができない。神経細胞ではイオンポンプのみがすべてのイオンを動かすエネルギー源であると考えられる。議論を簡略化するため、本論文ではイオンポンプとして Na⁺-K⁺ ポンプのみを考え、細胞外の透過性イオンは Na⁺, K⁺, Ca⁺⁺, Mg⁺⁺, Cl⁻ とする。

イオンポンプにより運ばれるイオンの電流は小さいので、従来の等価回路ではイオンポンプが無視されてきた。しかし、膜電位を変化させるのに必要とされる電荷の量もきわめて小さいので、Na⁺-K⁺ ポンプの影響を無視することができないと著者らは考えている。

Na⁺-K⁺ ポンプのイオン輸送能力への影響する要素は多いが、主として細胞内の Na⁺ 濃度により左右される⁽³⁾。本論文では Na⁺-K⁺ ポンプを二つの電流源として考え、その Na⁺ と K⁺ を能動的輸送する電流をそれぞれ $I_{NP}([\text{Na}^+]_i)$ と $I_{KP}([\text{Na}^+]_i)$ とする。ただし、平衡状態のとき、[Na⁺] は変化しないので、このとき Na⁺-K⁺ ポンプは二つの定電流源として考えることができる。従って、Na⁺-K⁺ ポンプの性質から、平衡状態のときには

$$I_{NP}([\text{Na}^+]_i) = -1.5I_{KP}([\text{Na}^+]_i) = I_P \quad \dots\dots\dots(16)$$

ただし、 I_P は一定である

とすることができる⁽²⁾。

以上に基づいて、神経細胞の等価回路を図5のように構築することができる。Na⁺ と K⁺ の濃度勾配に相当するコンデンサ C_{Na} , C_K が電流源 I_{NP} , I_{KP} と直列に接続していると考えられる。ここで、Ca⁺⁺, Mg⁺⁺, Na⁺, K⁺, Cl⁻ のイオンコンデンサを C_{Ca} , C_{Mg} , C_{Na} , C_K , C_{Cl} を用いて表し、両端電圧を V_{Ca} , V_{Mg} , V_{Na} , V_K , V_{Cl} , 各イオ

図 5 イオンポンプを考慮した神経細胞の等価回路

Fig. 5. Equivalent circuit of neural cell including ion-pumps.

ンが受動輸送される時の膜の抵抗を R_{Ca} , R_{Mg} , R_{Na} , R_K , R_{Cl} とする。また、膜の電気容量を C_m とする。このとき、(6)式と図5から次の連立方程式が得られる。

$$Q_{Ca} + Q_{Mg} + Q_{Na} + Q_K + Q_{Cl} + Q_A = q_m \quad (17)$$

$$q_m = C_m V_m \quad (18)$$

$$Q_{Ca} = 2v[Ca^{++}]e^{-\frac{2F}{RT}V_{Ca}} \quad (19)$$

$$Q_{Mg} = 2v[Mg^{++}]e^{-\frac{2F}{RT}V_{Mg}} \quad (20)$$

$$Q_{Na} = v[Na^+]e^{-\frac{F}{RT}V_{Na}} \quad (21)$$

$$Q_K = v[K^+]e^{-\frac{F}{RT}V_K} \quad (22)$$

$$Q_{Cl} = -v[Cl^-]e^{\frac{F}{RT}V_{Cl}} \quad (23)$$

$$Q_A = v\sum(z_n[A_n^-]) \quad (24)$$

$$V_m = R_{Ca}I_{Ca} + V_{Ca} = R_{Mg}I_{Mg} + V_{Mg} \quad (25)$$

$$V_m = R_{Na}I_{Na} + V_{Na} = R_KI_K + V_K \quad (26)$$

$$V_m = R_{Cl}I_{Cl} + V_{Cl} \quad (27)$$

$$I_{Na} + I_P = \frac{dQ_{Na}}{dt}, I_K - \frac{2}{3}I_P = \frac{dQ_K}{dt} \quad (28)$$

$$I_{Ca} = \frac{dQ_{Ca}}{dt}, I_{Mg} = \frac{dQ_{Mg}}{dt} \quad (29)$$

$$I_{Cl} = \frac{dQ_{Cl}}{dt}, I_m = \frac{dq_m}{dt} \quad (30)$$

5. 静止膜電位

静止状態のとき、イオンコンデンサの電荷量、すなわち細胞内イオン濃度が変動しないので、(28)～(30)式から

$$I_{Ca} = 0, I_{Mg} = 0, I_{Na} = -I_P, I_K = 2/3I_P, I_{Cl} = 0, I_m = 0. \quad (31)$$

を得る。更に、上式を(25)～(27)式に代入すると、

$$V_{Na} = V_m + R_{Na}I_P \quad (32)$$

$$V_K = V_m - \frac{2}{3}R_KI_P \quad (33)$$

$$V_{Ca} = V_{Mg} = V_{Cl} = V_m \quad (34)$$

が得られる。第3章と同様に(17)式の q_m を無視し、更に(19)～(24)式を(17)式に代入すると、

$$2[Ca^{++}]_oe^{-\frac{2F}{RT}V_{Ca}} + 2[Mg^{++}]_oe^{-\frac{2F}{RT}V_{Mg}} + [Na^+]_oe^{-\frac{F}{RT}V_{Na}} + [K^+]_oe^{-\frac{F}{RT}V_K} - [Cl^-]_oe^{\frac{F}{RT}V_{Cl}} + \sum z_n[A_n^-] = 0 \quad (35)$$

が得られる。(32)～(34)式を上式に代入すると、

$$[Cl^-]_oe^{\frac{F}{RT}V_m} - \sum z_n[A_n^-]e^{\frac{2F}{RT}V_m} - \left([Na^+]_oe^{-\frac{FR_{Na}}{RT}I_P} + [K^+]_oe^{\frac{2FR_K}{RT}I_P}\right)e^{\frac{F}{RT}V_m} - 2[Ca^{++}]_o - 2[Mg^{++}]_o = 0 \quad (36)$$

が得られる。上式から神経細胞の静止膜電位は次の要素のみに影響されることがわかる。

- (1) 細胞外液の透過性イオンの濃度
- (2) 細胞内不透過性陰イオンの濃度
- (3) イオンポンプのイオン輸送能力
- (4) 膜のポンプをもつ当該イオンに対する抵抗
- (5) 環境温度

(36)式から、各イオンの平衡電位、膜電位、不透過性陰イオンの濃度から平衡状態のイオンポンプの能動輸送能力(輸送電流)を求めることができる。

6. GHK 方程式の問題点

細胞膜が静止状態であるとき、各イオンによって運ばれる電流の総和が0となるので、GHK (Goldman-Hodgkin-Katz) 式が得られる。しかし、GHK 方程式ではイオンポンプの働きを無視し、「動的平衡」という条件を仮定している。すなわち、細胞膜を通過する受動輸送されたイオン電流の総和が0である。

しかしながら、(31)式からわかるように Na^+-K^+ ポンプにより能動的に輸送される Na^+ 電流 I_P は膜を受動的に輸送される Na^+ 電流 I_{Na} とその向きが反対で大きさが同じであり I_P の影響を無視できない。従って、GHK 式の基礎であるイオン電流に関する次式(透過性イオンは Ca^{++} , Mg^{++} , Na^+ , K^+ , Cl^- のみの場合)

$$I_{Ca} + I_{Mg} + I_{Na} + I_K + I_{Cl} = 0 \quad (37)$$

は適当ではない^(注1)。すなわち、厳密に言えば Na^+-K^+ ポンプの影響を考える場合、静止状態のとき次式が成立するはずである。

$$I_{Ca} + I_{Mg} + I_{Na} + I_K + I_{Cl} - (1/3)I_P = 0 \quad (38)$$

上式は(31)式の条件をみたしている。

7. あとがき

本論文ではイオンコンデンサという概念を用いることによって、従来と異なる神経細胞の等価回路を構成する方法を提案した。そして、この等価回路を基に、不透過性陰イオンの細胞の静止膜電位に対する影響を理論的に検討し、明確な数式で表すことができた。また、イオンポンプ、不透過性陰イオン両方を考慮した神経細胞の電気的等価回路を用いて細胞の静止膜電位を数理的に求めることができた。

また、不透過性陰イオンが細胞の静止膜電位に対する影響は(1)細胞内すべての不透過性陰イオンの電荷濃度(各濃度と価数の積の和)と(2)細胞外液の価数でまとめた各透過性イオンの濃度により定まることを示した。同時に、不透過性陰イオンは細胞の静止膜電位への寄与が小さいことを理論的に主張した。

なお、数理解析の結果から細胞の静止膜電位は環境温度が一定の条件のもとでは、

(注1) 一般的には Na^+ , K^+ , Cl^- のみを考えているので、

$I_{Na} + I_K + I_{Cl} = 0$ とした。

(注2) 外液は電気的に平衡しているため、陰イオンの電荷量は陽イオンと同じである。外液に不透過性陰イオン(ここでは、 A^- で表し、-1 価のみと考える)が存在する場合

$$[Cl^-] + [A^-] = 2[Ca^{++}] + 2[Mg^{++}] + [Na^+] + [K^+]$$

なので、透過性イオンの濃度から不透過性陰イオンの濃度が反応される。

- (1) 細胞外液の透過性イオンの濃度^(注2)
- (2) 細胞内不透過性陰イオンの濃度
- (3) イオンポンプのイオン輸送能力およびイオンポンプをもつ当該イオンに対する受動輸送時の膜の抵抗のみによって決定される

ことがわかった。

本研究は文部省科学研究費奨励研究補助金と三菱財団自然科学研究助成によるものである。

(平成 10 年 6 月 16 日受付)

文 献

- (1) A. L. Hodgkin: "Ionic movements and electrical activity in giant nerve fibres, The Croonian Lecture", *Proc. Roy. Soc. B*, **148**, (1962)
- (2) Z. W. Hall: *Molecular neurobiology* (脳の分子生物学, 吉本智信, 石崎泰樹 訳), MEDSI, Tokyo (1996)
- (3) B. Alberts, et al.: *Molecular biology of the cell*, 3rd Edition (細胞の分子生物学, 中村桂子・藤山秋佐夫・松原謙一 監修), Newton Press, Tokyo (1995)

張 曉 林 (正員) 1985 年中国東北電力大学卒業。同年上海電力建設局勤務, 横浜国立大学研究生を経て, 同大学院修士課程修了。89 年同大学工学部助手, 95 年同大学院博士課程修了。現在, 東京医科歯科大学医学部助手。工学博士。

若 松 秀 俊 (正員) 1972 年, 横浜国立大学大学院修士課程修了。同年東京医科歯科大学助手。足利工業大学助教授, 福井大学工学部教授を経て, 現在, 東京医科歯科大学医学部教授。73~75 年, ドイツ連邦共和国学術交流会 (DAAD) 給費により留学。Erlangen-Nürnberg 大学医学部客員研究員。94 年オレゴン州立大学, 95 年釜山国立大学, 96 年天津大学など客員教授。工学博士。