

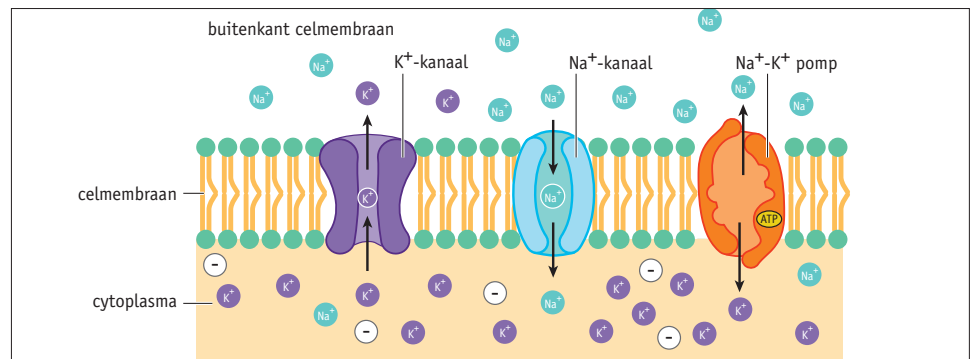
De biofysica van signaalgeleiding: actiepotentiaal

Waar biologie en natuurkunde elkaar ontmoeten, deel 2

De opbouw van een actiepotentiaal in een axon is een ingewikkeld proces van kleine ion-concentratieveranderingen in een dunne laag langs het celmembraan. Daarbij spelen verschillende ionkanalen een rol. Hoe ontstaat een actiepotentiaal en hoe wordt de rusttoestand hersteld? 'In dit artikel kijken we kritisch naar de uitleg hiervan in biologie- en biofysica schoolboeken teneinde de afstemming tussen beide te optimaliseren.'

De methode *Biologie Voor Jou* (5^e ed.) en de biofysica katernen van *SysNat* en *Newton* gebruiken bij de uitleg van de actiepotentiaal de term ionkanalen. In *Nectar* (3^e ed.) en *Binas* (Tabel 88F) wordt de term ionpoorten gebruikt. Poorten of kanalen, wat is het verschil?

De term ionkanaal wordt gebruikt voor eiwitten waarlangs ionen door het celmembraan heen kunnen diffunderen. Er zijn twee soorten ionkanalen: de onbewaakte (*ungated*) kanalen waardoor 'lekkstromen' optreden en de potentiaal-bewaakte (*voltage gated*) kanalen die reageren op de membraanpotentiaal. Als aandacht voor dit onderscheid ontbreekt, kan de uitleg over diffusie bij rustpotentiaal door 'lekkende ionkanalen' voor leerlingen interfereren met het verhaal over gesloten ionkanalen beneden de drempelpotentiaal.



Figuur 1. Diffusie door (onbewaakte) ionkanalen. Uit BVJ 5b vwo, blz. 97

In tekeningen is het lastig te zien of het over onbewaakte ionkanalen gaat (figuur 1) of potentiaal-bewaakte ionkanalen (figuur 3). De potentiaal-bewaakte kanalen zorgen voor het ontstaan en wegebben van de actiepotentiaal. Ze laten ionen door als aan twee voorwaarden is voldaan: ze staan open en ze zijn actief. Daarom worden ze vaak als 'poorten' beschreven, analoog aan poorten in logische schakelingen. Poorten hebben een waarde 0 (geen ionstroom) of 1 (ze laten ionen door). De waarde van de poort wordt bepaald aan de hand van een waarheidstabel (zie figuur 2). De gebruikelijke tekeningen van de (potentiaal-bewaakte) Na⁺-kanalen geven het verschil tussen open/gesloten en actief/inactief aan (zie figuur 3). Maar het is opmerkelijk dat in de bijbehorende teksten er nauwelijks aandacht voor is. Dat moet wel vragen oproepen bij aandachtige leerlingen.

Waarde van de Na ⁺ -poort		
Toestand Na ⁺ -kanaal	gesloten	open
Inactief	0	0
Actief	0	1

Figuur 2. Waarheidstabel voor de Na⁺-poort. 0 betekent: geen Na⁺-stroom; 1 betekent: een Na⁺-stroom is mogelijk

Wat is de 'actiepotentiaal'?

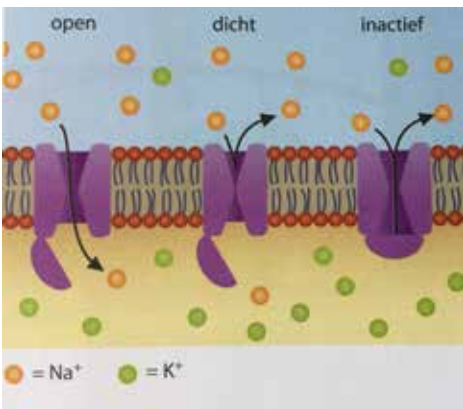
De bestudeerde methoden gebruiken de term actiepotentiaal in verschillende betekenissen door elkaar. *Nectar* bijvoorbeeld geeft enerzijds in een plaatje 'actiepotentiaal' aan als de maximale waarde van de potentiaal bij depolarisatie. Anderzijds schrijft *Nectar* "depolarisatie en repolarisatie vormen samen een actiepotentiaal". *SysNat* geeft actiepotentiaal in deze betekenis in een diagram aan (zie figuur 4). Wij gebruiken hier verder de term *actie-impuls*.



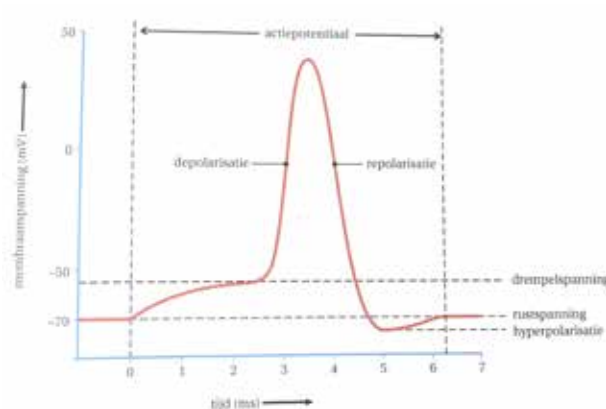
TON VAN DER VALK werkte als natuurkundedocent, lesmateriaalontwikkelaar, vakdidacticus, lerarenopleider bètavakken en curriculumcoördinator van het U-Talent programma. Nu is hij als oud-medewerker verbonden aan het Freudenthal Instituut van de Universiteit Utrecht.



AARTJAN VAN PELT werkte als biofysicus, docent natuurkunde, auteur van de NINA lesmodules over biofysica en later bij Noordhoff voor de methode Pulsar. Sinds 2013 werkt hij als pianist, organist en begeleider van zangers, solisten en koren.



Figuur 3. Werking van het (potential-bewaakte) Na⁺-kanaal. Bron: Nectar 5V, blz. 183



Figuur 4. De vorm van de actie-impuls (hier 'actiepotential') volgens SysNat (katern Biofysica, blz. 24)

Daarnaast verschillen de methoden over de precieze vorm van de actie-impuls en bijbehorende waarden. Newton neemt als waarde voor de rustpotential -90 mV (de Nernstpotential van K⁺), de andere methoden nemen de gebruikelijke -70 mV. Nectar, SysNat en *Binas* laten de depolarisatie voorafgaan door een bobbel (figuur 4), die de drempelfase benadrukt. Echter, bij het meten van de actie-impuls is zo'n bobbel niet waarneembaar. BVJ zegt dat de membraanpotential bij depolarisatie *afneemt*. Dat klopt als je de absolute waarde neemt, maar dan alleen beneden 0 volt. Bekijk je de grafiek van de actie-impuls dan is duidelijk dat de potential stijgt van een negatieve naar een positieve waarde. Het meeste verschillen de boeken van elkaar in de tijdsduur van de actie-impuls. Met als uitersten Newton met een duur van 1 ms en SysNat met 6 ms. Volgens de literatuur duurt de depolarisatie ongeveer 1 ms, de repolarisatie ook 1 ms en de hyperpolarisatie 2 ms, een totaal van 4 ms. Alle methoden geven duur van de hyperpolarisatie-dip te kort aan.

De refractaire periode

Het begrip 'refractaire periode' maakt deel uit van de biologiesyllabus vwo. BVJ geeft als lengte van deze periode 1 ms; Nectar zegt: 5 à 10 ms. Waar komt dat verschil vandaan? In de literatuur wordt onderscheid gemaakt tussen de absolute en de relatieve refractaire periode. De absolute refractaire periode is de periode van circa 1 ms waarin de natriumpoorten inactief zijn. Die valt samen met de repolarisatiefase. De relatieve refractaire periode valt samen met de hyperpolarisatiefase van circa 2 ms. Daarin kan weliswaar een nieuwe actie-impuls ontstaan, maar alleen bij een extra grote prikkel. Die is nodig om de

extra negatieve membraanpotential tot de drempelpotential te verhogen. De 1 ms van BVJ is correct als de absolute refractaire periode bedoeld wordt. Maar de omschrijving door BVJ duidt op de combinatie van absoluut en relatief: het membraan is "niet of minder goed in staat nieuwe impulsen voort te geleiden" (BVJ p. 98). Nectar geeft als omschrijving: "na het sluiten van de Na⁺-poorten is het neuron ter plekke korte tijd ongevoelig voor nieuwe prikkels" (Nectar, p. 183). Dat duidt op de absolute refractaire periode, maar het klopt niet met de duur die Nectar noemt: 5 tot 10 ms. De refractaire periode wordt wel gebruikt om het maximale aantal actie-impulsen per seconde te berekenen. Afgezien van de vraag of je alleen de absolute refractaire periode moet nemen of de absolute en relatieve samen, moet ook nog de tijd van de depolarisatie (1 ms) meegenomen worden. Immers, een nieuwe prikkel tijdens de depolarisatie leidt niet tot een nieuwe actie-impuls. Zo komen we in het 'absolute' geval tot maximaal 500 en in het 'relatieve' geval tot 250 actiepotentialen per seconde.

Hyperpolarisatie

Na de repolarisatiefase blijven de K⁺-kanalen nog even open staan, waardoor de potential beneden de rustpotential daalt: hyperpolarisatie. Tijdens de rest van de hyperpolarisatiefase moet het overschot aan Na⁺-ionen uit de depolarisatiefase en het tekort aan K⁺-ionen uit de repolarisatiefase weggewerkt worden om de rusttoestand te herstellen. De biologiemethoden en *Binas* vermelden dat de Na/K-pompen de concentraties weer op het rustpotential-niveau brengen. Maar dat kan niet het hele verhaal zijn. Een leerling die de

pompwerking goed begrijpt, zal dat doorhebben. Immers, een Na/K-pomp brengt op de 3 Na⁺-ionen die naar buiten gaan, slechts 2 K⁺ ionen terug. Door de werking van de pomp zou de potential in het axon nog verder dalen. Maar die stijgt naar de rustpotential. Dat komt enerzijds door het zijwaarts verspreiden van de lokale verstoring, anderzijds door de lekstromen door de onbewaakte ionkanalen. Bij de hyperpolarisatie is de membraanpotential zo ver gedaald,

dat de K⁺-lekstroom naar buiten, tegen het elektrische veld in, stopt. De instroom van Na⁺, met het veld mee, neemt juist toe, waardoor de potential minder negatief wordt. De extra instroom aan Na⁺-ionen komt goed uit. Immers, de Na/K-pompen gooien meer Na⁺ naar buiten dan ze K⁺ naar binnen brengen. De pompen en de lekstromen samen zorgen ervoor dat de potential naar de rustpotential toe kruipt. Tegelijk worden de rustconcentraties hersteld.

Aanbevelingen: verbeter de afstemming tussen biologie en (bio)fysica bij signaalgeleiding door aandacht te besteden aan:

- het onderscheiden van onbewaakte en potential-bewaakte ionkanalen
- het onderscheid open/gesloten en actief/inactief bij ionpoorten
- de grafiek van de actie-impuls in een potential-tijddiagram
- de rol van lekstromen bij de terugkeer naar de rustpotential.

Met dank aan uitgeverij Noordhoff, uitgeverij Malmberg en uitgeverij ThiemeMeulenhoff voor het gebruik van de afbeeldingen uit hun methodes. ●

BRONNEN

- Valk, T. van der, & A.J. van Pelt (2019). De biofysica van impulsgeleiding: rustpotential. Waar natuurkunde en biologie elkaar ontmoeten, deel 1. *NVOX* 44 (2), blz. 72-73.
- Valk, T. van der, & A.J. van Pelt (2018). Biofysica/Menselijk lichaam. <https://natuurkundedidactiek.nl/4-leerstofdomeinen/4-2-10-biofysica/> Aanvulling op K. Kortland, A. Mooldijk & H. Poorthuis. *Handboek Natuurkunde Didactiek*. Amsterdam: Epsilon uitgaven.