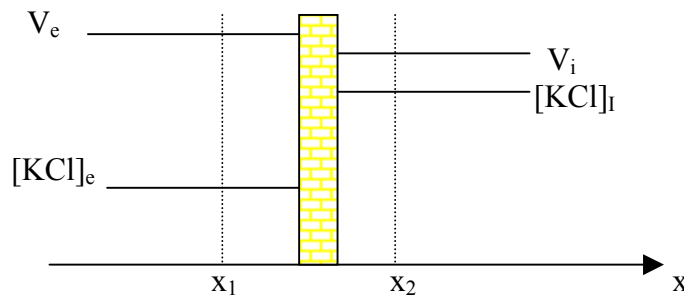


## • Δυναμικά ισορροπίας των ιόντων

- Η **παθητική μεταφορά των ιόντων** μέσω των βιολογικών μεμβρανών προσδιορίζεται αφενός μεν από την απλή διάχυση (**βαθμίδα συγκέντρωσης**), αφετέρου δε από τη διαμεμβρανική διαφορά δυναμικού (**βαθμίδα δυναμικού**) που δημιουργεί ένα "ρεύμα" ιόντων.
- Για να μελετήσουμε το **δυναμικό ισορροπίας μιας μεμβράνης**, θα θεωρήσουμε για απλούστευση ότι η μεμβράνη αυτή είναι διαπερατή μόνο σε ένα ιόν, π.χ. στο μονοσθενές ιόν του καλίου, χωρίζει δε ένα διάλυμα KCl με διαφορετικές συγκεντρώσεις στη μια και στην άλλη πλευρά.



Μεμβράνη διαπερατή μόνο στο  $K^+$ . Η διαφορά συγκέντρωσης από τη μια και την άλλη πλευρά δημιουργεί μια διαφορά ηλεκτρικού δυναμικού.

- Σε ισορροπία, η συνολική ροή των ιόντων  $K^+$  μέσω της μεμβράνης είναι μηδέν  $J_{kd} + J_{ke} = 0$  όπου  $J_{kd}$  και  $J_{ke}$  είναι αντίστοιχα οι πυκνότητες της ροής που οφείλεται στη διάχυση (θερμική κίνηση) και στο ηλεκτρικό "ρεύμα" (διαφορά δυναμικού  $V_i - V_e$ ).
- Σύμφωνα με τον πρώτο νόμο του Fick (σε μια διάσταση) η ποσότητα  $J_{kd}$  είναι:

$$J_{kd} = \frac{1}{S} \frac{dv_d}{dt} = -D_k \frac{d[K^+]}{d\chi}$$

- Η διάχυση των ιόντων  $K^+$  μέσω της μεμβράνης, εξαιτίας της αδυναμίας διάχυσης των ιόντων χλωρίου, δημιουργεί ένα διαμεμβρανικό ηλεκτρικό δυναμικό,  $V_{MK}$ . Σύμφωνα με το νόμο του Ohm:

$$J_{K^+} = \sigma_K E = -\sigma_K \frac{dV_{MK}}{d\chi}$$

όπου  $J_{K^+}$  είναι η πυκνότητα ρεύματος των ιόντων  $K^+$ ,  $\sigma_K$  η αγωγιμότητα της μεμβράνης για τα ιόντα  $K^+$ , ενώ  $E$  είναι η ένταση του διαμεμβρανικού ηλεκτρικού πεδίου.

- Επειδή η πυκνότητα ροής των ιόντων  $K^+$ , που μεταφέρονται από το ηλεκτρικό πεδίο, είναι εξ ορισμού

$$J_{ke} = \frac{dv_e}{Sdt} = \frac{1}{z_k |e| S N_A} \cdot \frac{dq_E}{dt} = \frac{J_K}{z_K N_A |e|}$$

συνεπάγεται ότι

$$J_{ke} = -\frac{\sigma_K}{z_k |e| N_A} \cdot \frac{dV_{MK}}{d\chi}$$

και θεωρώντας τη σχέση

$$n = [K^+] \cdot N_A$$

έχουμε

$$\sigma_K = z_K |e| [K^+] \mu_K \cdot N_A$$

όπου  $z_K$  το σθένος του ιόντος  $K^+$  (στη συγκεκριμένη περίπτωση  $z=+1$ ),  $|e|$  το στοιχειώδες ηλεκτρικό φορτίο και  $\mu_K$  η κινητικότητα των ιόντων  $K^+$ .

Λαμβάνοντας υπόψη την τελευταία σχέση, έχουμε:

$$J_{ke} = -\mu_K [K^+] \cdot \frac{dV_{MK}}{dt}$$

Αντικαθιστώντας τις εκφράσεις για τις πυκνότητες ροής λόγω διάχυσης και λόγω ηλεκτρικού ρεύματος,  $J_{kd}$  και  $J_{ke}$  αντίστοιχα, παίρνουμε:

$$D_K \frac{d[K^+]}{d\chi} = -\mu_K [K^+] \frac{dV_M}{d\chi}$$

Γνωρίζουμε ότι ο συντελεστής διάχυσης,  $D_K$ , ενός σωματιδίου ηλεκτρικά φορτισμένου είναι, [σύμφωνα με τη σχέση του Einstein](#)

$$D_K = \frac{kT}{z_K |e|} \mu_K$$

οπότε η έκφραση για τη [διαφορά δυναμικού στα άκρα της μεμβράνης](#) γίνεται:

$$dV_{MK} = -\frac{kT}{|e|z_K} \cdot \frac{d[K^+]}{[K^+]}$$

Ολοκληρώνοντας την παραπάνω έκφραση μεταξύ των ορίων  $x_1$  και  $x_2$  και έχοντας υπόψη ότι  $V_M(x_1)=V_e$  και  $V_M(x_2)=V_i$ , παίρνουμε τη σχέση:

$$V_{MK} = V_i - V_e = -\frac{kT}{|e|z_K} \ln \frac{[K^+]_i}{[K^+]_e}$$

Αντικαθιστώντας  $z_K=1$ ,  $k=R/N_A$  και  $N_A \cdot |e|=F$  (όπου  $F$  ο αριθμός Faraday), καταλήγουμε στη σχέση

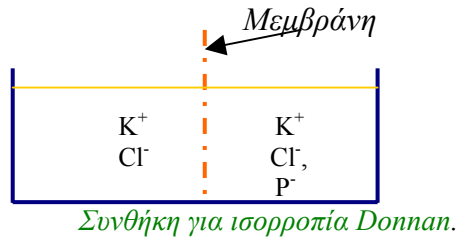
$$V_{MK} = -\frac{RT}{F} \ln \frac{[K]_i}{[K]_e}$$

η οποία ονομάζεται [εξίσωση Nernst](#). Η εξίσωση αυτή ισχύει προφανώς και για τα ιόντα νατρίου, ενώ για τα ιόντα χλωρίου, των οποίων το σθένος είναι -1, το πρόσημο της γίνεται θετικό. Ένα μειονέκτημα των εξισώσεων Nernst είναι ότι αναφέρονται σε ένα ιόν και αγνοούν τη σύζευξη του με τις βαθμίδες των ηλεκτροχημικών δυναμικών των άλλων ιόντων.

Ενδεικτικά, δίνουμε [μερικές τιμές δυναμικών ισορροπίας ιόντων της μεμβράνης μυϊκής ίνας](#):  $V_{Na^+}=+56$  mV,  $V_{K^+}=-105$  mV,  $V_{Cl^-}=-86$  mV. Επειδή η διαφορά δυναμικού στα άκρα της μεμβράνης είναι, στην περίπτωση αυτή,  $V_{MR}=-90$  mV, υποθέτουμε ότι, ενώ η κατανομή των ιόντων  $K^+$  και  $Cl^-$  προσδιορίζεται από παθητική μεταφορά, τα ιόντα  $Na^+$  θα πρέπει να κινούνται με κάποιο άλλο τρόπο, αντίθετα στη βαθμίδα ηλεκτροχημικού δυναμικού, με ενεργό μεταφορά.

## ❖ **Ισορροπία Donnan**

- Η **ισορροπία Donnan** δημιουργείται όταν μια μεμβράνη διαχωρίζει δυο διαλύματα και είναι διαπερατή σε κάποια ιόντα, π.χ. στα ιόντα  $K^+$  και  $Cl^-$ , αλλά μη περατή σε κάποια άλλα ιόντα, π.χ. στο οργανικό μακροϊόν  $P^-$  (π.χ. μακρομόριο πρωτεϊνικής φύσης).



- Σε **συνθήκες ισορροπίας**, όπου μηδενίζονται οι πυκνότητες ροής για κάθε ιόν στο οποίο η μεμβράνη είναι διαπερατή, οι **εξισώσεις Nernst** δίνουν:

$$-\frac{RT}{F} \ln \frac{[K]_i}{[K]_e} = \frac{RT}{F} \ln \frac{[Cl^-]_i}{[Cl^-]_e}$$

ή

$$[K^+]_i \cdot [Cl^-]_i = [K^+]_e \cdot [Cl^-]_e$$

η τελευταία εξίσωση περιγράφει την ισορροπία της μεμβράνης κατά τη συνθήκη Donnan. Αν θεωρήσει κανείς και το δισθενές ιόν  $Ca^{++}$  ( $z_{Ca^{++}}=+2$ ), τότε η συνθήκη Donnan οδηγεί στην παρακάτω ισότητα, όπου **το πηλίκο  $r$  λέγεται πηλίκο Donnan**:

$$\frac{[K]_i}{[K]_e} = \frac{[Cl^-]_i}{[Cl^-]_e} = \frac{[Ca^{++}]_i^{\frac{1}{2}}}{[Ca^{++}]_e^{\frac{1}{2}}} \equiv r$$

- Αν υπολογίσουμε το πηλίκο  $r$ , μπορούμε να υπολογίσουμε θεωρητικά το δυναμικό στα άκρα της μεμβράνης. Για το σκοπό αυτό χρησιμοποιούμε την κλασική συνθήκη ηλεκτρικής ουδετερότητας, που ισχύει σίγουρα για "μακροσκοπικές" περιοχές. Στη συνθήκη ηλεκτρικής ουδετερότητας λαμβάνουμε υπόψη και το μακροϊόν  $P$ , με σθένος  $z$ , που δεν διαχέεται μέσω της μεμβράνης, αλλά επηρεάζει την κατανομή των ιόντων στα οποία η μεμβράνη είναι διαπερατή.

$$\begin{aligned} [Na^+]_i &= [Cl^-]_i \equiv C_i \\ [Na^+]_e + z[P]_e &= [Cl^-]_e \end{aligned}$$

Από τις παραπάνω σχέσεις βγαίνει ότι:

$$r = -\frac{z[P]}{2C_i} + \sqrt{\left(\frac{z[P]}{2C_i}\right)^2 + 1}$$

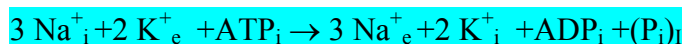
- Ανάλογα λοιπόν με το σθένος και τη συγκέντρωση του μακροϊόντος, στο οποίο η βιολογική μεμβράνη είναι μη περατή, καθορίζεται και η κατεύθυνση προς την οποία επιτυγχάνεται η ισορροπία Donnan και το πρόσημο του δυναμικού στα άκρα της μεμβράνης.

## ☛ **Ενεργός μεταφορά**

- ❖ Η ενεργός μεταφορά ορισμένων ουσιών μέσα από τις κυτταρικές μεμβράνες αποτελεί έναν τρόπο διαπερατότητας **χαρακτηριστικό των ζωντανών κυττάρων!**
- ❖ Η μεταφορά αυτή γίνεται **αντίθετα** από ότι προβλέπουν οι βαθμίδες συγκέντρωσης, οι βαθμίδες ηλεκτρικού δυναμικού ή η ωσμωτική πίεση, δηλαδή αντίθετα από την τάση που, σύμφωνα με το δεύτερο θερμοδυναμικό νόμο, οδηγεί στην αναίρεση των παραπάνω βαθμίδων.
- ❖ Η μεταφορά ουσιών αυτού του τύπου είναι δυνατή μόνον με κατάλληλη ενεργειακή σύζευξη με βιοχημικές αντιδράσεις που παρέχουν **ελεύθερη ενέργεια**, προϊόντα του μεταβολισμού του κυττάρου.
- ❖ Η ύπαρξη της ενεργού μεταφοράς ουσιών έρχεται σαν φυσικό επακόλουθο της ασύμμετρης κατανομής των ιόντων στο περιβάλλον των βιολογικών μεμβρανών.
- ❖ Η βιοφυσική έρευνα προσπάθησε για πολύ καιρό να αποσαφηνίσει τον ή τους μηχανισμούς της ενεργού μεταφοράς, έχοντας ως κύριο εργαλείο μελέτης τη χρήση ραδιοϊσοτόπων ( $^{24}\text{Na}^+$ ,  $^{42}\text{K}^+$ ). Τα κυριότερα συμπεράσματα των σχετικών ερευνών καταλήγουν στις εξής διαπιστώσεις:
  - ✓ Η **ενεργός μεταφορά εξαρτάται από τη θερμοκρασία** (ελάττωση της θερμοκρασίας οδηγεί σε μείωση της ταχύτητας εξεργονικών μεταβολικών αντιδράσεων, που παρέχουν την απαραίτητη ελεύθερη ενέργεια),
  - ✓ Η **ενεργός μεταφορά εξαρτάται από χημικούς παράγοντες** που αναστέλλουν τον κυτταρικό μεταβολισμό (π.χ. η ανοξία μειώνει την ενεργό μεταφορά),
  - ✓ Η ενεργός μεταφορά πραγματοποιείται **με κατανάλωση ATP**,
  - ✓ Η ενεργός μεταφορά σταματά όταν επέλθει ο θάνατος του κυττάρου.
  - ✓ Ο κυριότερος μηχανισμός ενεργού μεταφοράς πραγματοποιείται **μέσω "ιοντικών αντλιών"**, όπως η αντλία  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ .

## ☛ **Αντλία $\text{Na}^+/\text{K}^+$**

- ❖ Με τον όρο **"αντλία"** θεωρούμε τις διαμεμβρανικές πρωτεΐνες των κυτταρικών μεμβρανών που αλλάζουν δομή ή προσανατολισμό ή και τα δύο για να μεταφέρουν κάποια (ορισμένη!) χημική ένωση. Οι "αντλίες" διαφέρουν από τις πρωτεΐνες - φορείς της διευκολυνόμενης διάχυσης γιατί κατά τη δράση τους έχουν και ρόλο ενζύμου: υδρολύουν το μόριο της τριφωσφορικής αδενοσίνης (ATP) και έτσι εκλύεται η απαραίτητη ενέργεια.
- ❖ Η ιοντική "αντλία", η υπεύθυνη για την ενεργό μεταφορά των ιόντων  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ , είναι μια πρωτεΐνη-ένζυμο, η  **$\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATP-άση**. Αυτό το ένζυμο διαιρεί το μόριο της τριφωσφορικής αδενοσίνης (ATP) σε διφωσφορική αδενοσίνη (ADP) και μια ανόργανη φωσφορική ρίζα,  $\text{P}_i$ , απαιτώντας γιαυτό ιόντα  $\text{Na}^+$  και  $\text{K}^+$  για βέλτιστη δράση. Κάθε πρωτεϊνικό μόριο  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATP-άσης διαιρεί περίπου 100 μόρια ADP το δευτερόλεπτο, αντλώντας στο εξωτερικό  $\text{Na}^+$  και στο εσωτερικό  $\text{K}^+$ , σε αναλογία 3:2, σύμφωνα με τη γενική εξίσωση:



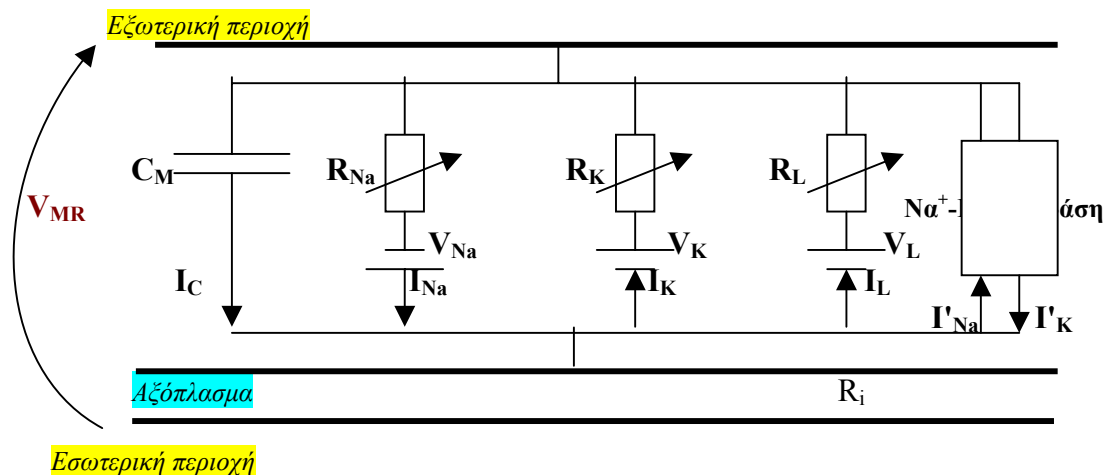
(οι δείκτες  $i$  και  $e$  αναφέρονται στο εσωτερικό και εξωτερικό περιβάλλον της μεμβράνης αντίστοιχα).

- ❖ Στις κυτταρικές μεμβράνες, καθώς και στις μεμβράνες υποκυτταρικών σχηματισμών, υπάρχουν και άλλοι τύποι ιοντικών αντλιών, όπως η **αντλία της  $\text{Ca}^{2+}$ -ATP-άσης** στα νευρομυϊκά κύτταρα, η  **$\text{H}^+/\text{K}^+$ -ATP-άση** στη μεμβράνη του γαστρικού επιθηλίου, η  **$\text{H}^+$ -ATP-άση** στη μεμβράνη ορισμένων βακτηρίων κ.ά.

- ❖ Ο μηχανισμός λειτουργίας της "αντλίας" δεν είναι εντελώς γνωστός. Η επικρατέστερη αντίληψη θεωρεί ότι η μεταφορά των ιόντων γίνεται μέσω μετασχηματισμών αντιστρεπτών και κυκλικών, **τύπου "πινγκ-πονγκ"**, των πρωτεϊνικών υπομονάδων της  $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATP-άσης}$ .
- ❖ Στην κατάσταση "πονγκ" οι θέσεις σύνδεσης για το  $\text{Na}^+$  εκτίθενται προς τον εξωκυττάριο χώρο, όπου ελευθερώνονται τα κατιόντα  $\text{Na}$ . Στην κατάσταση αυτή προσδένονται τα κατιόντα  $\text{K}$  και έπειτα η πρωτεΐνη περνά στην κατάσταση "πινγκ", όταν οι θέσεις σύνδεσης για το  $\text{K}^+$  εκτίθενται προς τον εσωκυττάριο χώρο όπου και ελευθερώνονται τα ιόντα  $\text{K}^+$ . Η πρωτεΐνη είναι πλέον έτοιμη να συνδεθεί με ιόντα  $\text{Na}^+$  και η διαδικασία επαναλαμβάνεται ξανά και ξανά (αντιστρεπτή διαδικασία).

## ➡ Αγωγιμότητα της μεμβράνης

- ❖ Η δημιουργία και η διάδοση του νευρικού παλμού είναι ένα φαινόμενο κατεξοχήν **ηλεκτροχημικό**, το οποίο συμβαίνει στο επίπεδο των διεγερσιμων βιολογικών μεμβρανών. Το φαινόμενο αυτό συνίσταται είτε στην δημιουργία και διατήρηση ηλεκτρικής πολικότητας διαμέσου της κυτταρικής μεμβράνης, είτε στην πρόσκαιρη μεταβολή αυτής της ηλεκτρικής κατάστασης, σαν αποτέλεσμα αλληλεπίδρασης της έμβιας ύλης με διεγέρσεις του εσωτερικού ή του εξωτερικού περιβάλλοντος, μεταβολή που μπορεί να μεταδοθεί σε απόσταση.
- ❖ Η μελέτη της **νευρικής ώσης** ξεκίνησε με τα πειράματα του Ιταλού φυσιολόγου Galvani το 1789, ο οποίος ανακάλυψε τον "ζωικό ηλεκτρισμό" μελετώντας τη συστολή των μυών του βατράχου σε διάφορες συνθήκες διέγερσης. Στη συνέχεια διάσημοι φυσικοί, όπως οι Faraday, Maxwell, Helmholtz, Hertz και Plank ενδιαφέρθηκαν να μελετήσουν τα βιοηλεκτρικά φαινόμενα, θεωρητικά και πειραματικά. Στα μέσα του εικοστού αιώνα, οι Hodgkin και Huxley ανέπτυξαν την ιοντική θεωρία της νευρικής αγωγιμότητας, εφαρμόζοντας την τεχνική της "παγίδευσης της τάσης" στη μεμβράνη του γιγαντιαίου άξονα του καλαμαριού και από εκεί και πέρα η έρευνα προχώρησε αλματωδώς, αποσαφηνίζοντας πολλά προβλήματα της βιοφυσικής των διεγερσιμων κυττάρων.
- ❖ Η αγωγιμότητα των βιολογικών μεμβρανών οφείλεται στην εμφάνιση διαφοράς δυναμικού λόγω των διαφορετικών συγκεντρώσεων ενός ή περισσοτέρων ιόντων στις δυο πλευρές της μεμβράνης (ιόντα  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ , οργανικά ανιόντα κύρια πρωτεϊνικής φύσης  $\text{P}^-$ ). Η **ιοντική ασυμμετρία** στην μια και την άλλη πλευρά της μεμβράνης γεννά ηλεκτρική ασυμμετρία, δηλαδή η μεμβράνη αποκτά πολικότητα. Το δυναμικό στο εσωτερικό του κυττάρου είναι αρνητικό σε σχέση με το δυναμικό στο εξωτερικό, εξαιτίας της παρουσίας των  $\text{P}^-$  στο εσωτερικό, η δε διαφορά δυναμικού σε φυσιολογικές συνθήκες "ανάπαυσης" είναι της τάξης των 70-90 mV.



*Ηλεκτρικό μοντέλο της κυτταρικής μεμβράνης.. Τα επιμέρους στοιχεία του κυκλώματος είναι:*  
 $C_M$  = χωρητικότητα της μονάδας της επιφάνειας της μεμβράνης. ∴  $R_{Na}$ ,  $R_K$ ,  $R_L$  = (μεταβλητές) αντιστάσεις της μεμβράνης για τα ιόντα νατρίου, καλίου και τα υπόλοιπα ιόντα. ∴  $V_{Na}$ ,  $V_K$ ,  $V_L$  = διαφορές δυναμικού ηλεκτροχημικής ισορροπίας για τα ιόντα νατρίου, καλίου και τα υπόλοιπα ιόντα. ∴  $V_{MR}$  = διαφορά δυναμικού διαμέσου της μεμβράνης. ∴  $I_{Na}$ ,  $I_K$ ,  $I_L$  = ιοντικά ρεύματα οφειλόμενα στην παθητική μεταφορά ιόντων διαμέσου της μεμβράνης. ∴  $I'_{Na}$ ,  $I'_K$  = ιοντικά ρεύματα οφειλόμενα στην ενεργό μεταφορά ιόντων διαμέσου της μεμβράνης. ∴  $I_C$  = ρεύμα στον πυκνωτή. ∴  $R_i$  = η εσωτερική αντίσταση της μεμβράνης.

## ☛ Το νευρικό κύτταρο και ο νευράξονας

- ☛ Τα νευρικά κύτταρα ή νευρώνες είναι εξαιρετικά διαφοροποιημένα κύτταρα, αλλά έχουν χάσει την δυνατότητα κυτταρικής διαίρεσης, δηλαδή δεν πολλαπλασιάζονται!
- ☛ Ο νευρώνας είναι η λειτουργική μονάδα του εγκεφάλου, ο οποίος αποτελείται από 100 δισεκατομμύρια κύτταρα (εκτός από τους νευρώνες υπάρχουν και τα νευρογλοιακά κύτταρα). Υπάρχουν πολλών ειδών νευρώνες, με πολλαπλότητα σχημάτων και μορφών, ανάλογα με το που βρίσκονται και τι λειτουργία επιτελούν.
- ☛ Το νευρικό κύτταρο των σπονδυλωτών, ο νευρώνας, αποτελείται από το σώμα, τους δενδρίτες, τον άξονα και τις συνάψεις, ενώ το σχήμα του είναι απροσδιόριστο. Στο σώμα υπάρχει ο πυρήνας που περιέχει DNA, όπως και σε κάθε άλλο κύτταρο. Υπάρχουν επίσης μιτοχόνδρια, ενδοπλασματικό δίκτυο, μεμβράνες. Από το σώμα ξεκινούν οι δενδρίτες, οι οποίοι διακλαδίζονται και συνδέονται, χωρίς επαφή, με τις συνάψεις άλλου νευρώνα, εξασφαλίζοντας τη συνδεσμολογία "σε σειρά" των επιμέρους νευρικών κυττάρων ενός νεύρου.
- ☛ Ο άξονας είναι μια ίνα με διάμετρο 30-50 μm και μήκος που ποικίλλει από μερικά μικρόμετρα (50 μm) έως μερικά μέτρα. Ο άξονας μπορεί να μεταδίδει ερεθίσματα-σήματα και μάλιστα με κάποια εξειδίκευση: ορισμένοι άξονες μεταφέρουν σήματα προς τον εγκέφαλο μόνον, ενώ άλλοι μεταφέρουν σήματα από τον εγκέφαλο προς την περιφέρεια (νευρωνικοί οδοί). Στα περισσότερα νευρικά κύτταρα, κυρίως σε αυτά των θηλαστικών, ο άξονας περιβάλλεται από μια θήκη μυελίνης (έλυτρο μυελίνης) που διακόπτεται περιοδικά στους κόμβους ή περισιφίξεις Ranvier. Κατά μήκος της μυελίνης βρίσκονται δορυφόρα κύτταρα, τα κύτταρα Schwann. Το έλυτρο "μονώνει" το νευράξονα και έτσι αποφεύγονται "βραχυκυκλώματα" με γειτονικούς νευρώνες. Το στρώμα της μυελίνης αυξάνει την ηλεκτρική αντίσταση στη διαρροή ρεύματος προς τα έξω, ελαττώνοντας την μεταβολική ενέργεια που απαιτείται για τις επανενισχύσεις του παλμού. Στον κόμβο, που ο νευράξονας είναι σε στενότερη επαφή με το εξωκυττάριο υγρό, γίνεται η ενίσχυση.
- ☛ Στους αμύελους άξονες τα σήματα ενισχύονται σε όλο το μήκος των νευραξόνων. Δεσμίδες πολλών αξόνων μαζί σχηματίζουν το νεύρο, ενώ ομάδες σωμάτων νευρικών κυττάρων συναθροίζονται στα γάγγλια. Η ανέπαφη σύνδεση των νευρώνων στις συνάψεις γίνεται με την έκκριση ειδικών βιοχημικών ουσιών, των νευροδιαβιβαστών. Ανάλογα με τον νευροδιαβιβαστή, η δραστηριότητα του κυττάρου-αποδέκτη ενός ερεθίσματος-μηνύματος μπορεί είτε να ανασταλεί, είτε να υποστηριχτεί από το μήνυμα. Υποστήριξη της δραστηριότητας αυτής σημαίνει ότι το νευρικό κύτταρο-αποδέκτης μεταδίδει περαιτέρω τον δικό του νευροδιαβιβαστή - κάτι που δεν το κάνει σε περίπτωση αναστολής.
- ☛ Μια από τις ιδιότητες των συνάψεων είναι ο καθορισμός της κατεύθυνσης αγωγής του νευρικού παλμού (ή της νευρικής ώσης), από ή προς το Κεντρικό Νευρικό Σύστημα (ΚΝΣ). Έτσι οι νευρικές ίνες διακρίνονται σε φυγόκεντρες (μεταφέρουν την εντολή από το ΚΝΣ στα εκτελεστικά όργανα, π.χ. μυς, αδένες) και κεντρομόλες (μεταφέρουν την πληροφορία από το περιβάλλον στο νευρώνα).

## ☛ Το δυναμικό δράσης

- ☛ Όταν ο νευράξονας διεγείρεται, το δυναμικό της επιφάνειας του αλλάζει και παίρνει μια χαρακτηριστική μορφή που ονομάζεται **δυναμικό δράσης**. Τα αίτια διέγερσης, τα **ερεθίσματα**, μπορεί να είναι: ηλεκτρικά ερεθίσματα, μεταβολές θερμότητας (ζεστό-κρύο), χημικές αλλοιώσεις, μηχανικές πιέσεις, οπτικά ερεθίσματα κ.ά. Στο σημείο της διέγερσης η πολικότητα της μεμβράνης αντιστρέφεται (εκφορτίζεται και μετά φορτίζεται θετικά το εσωτερικό της, επειδή εισέρχονται κατιόντα νατρίου) και επανέρχεται γρήγορα (σε χρονικό διάστημα ολίγων ms) στη φυσιολογική της κατάσταση.
- ☛ Δυο διαδοχικά δυναμικά δράσης χωρίζονται μεταξύ τους με μια μικρή χρονική περίοδο, της τάξης του 1 ms. Η μετάδοση της πληροφορίας (του ερεθίσματος) γίνεται με έναν ηλεκτρικό παλμό τάσης κατά μήκος του νευράξονα και από εκεί και πέρα μεταδίδεται μέσω των συνάψεων σε άλλες περιφερειακές νευρικές ίνες ή σε νευρομυϊκές επαφές με τη βοήθεια βιοχημικών μεταβιβαστών (ακετυλχολίνη, ακετυλχολινεστεράση). Κατά μήκος του νευράξονα, στα κύτταρα που καλύπτονται από έλυτρα μυελίνης, η αγωγή της νευρικής ώσης γίνεται με άλματα, από τον ένα κόμβο Ranvier στον επόμενο κόμβο Ranvier, αυξάνοντας έτσι την ταχύτητα μετάδοσης του παλμού. **Η ταχύτητα διάδοσης της πληροφορίας είναι ανάλογη της διαμέτρου της νευρικής ίνας**. Στην περίπτωση του μυϊκού κυττάρου το δυναμικό δράσης οδηγεί στη μυϊκή σύσπαση.
- ☛ Όλες οι παραπάνω αλλαγές είναι **αντιστρεπτές**. Δηλαδή, όταν περάσει η νευρική ώση, όλα τα τμήματα του άξονα, όπως και οι περιοχές γύρω απ' αυτόν, γυρίζουν στην αρχική τους κατάσταση.
- ☛ Μπορούμε εύκολα σχετικά να καταγράψουμε όλη τη διαδικασία δημιουργίας και διάδοσης του νευρικού παλμού, χρησιμοποιώντας κατάλληλα **μικροηλεκτρόδια** και **κυκλώματα ενίσχυσης και καταγραφής** του ηλεκτρικού σήματος διέγερσης του νευρώνα του άξονα του καλαμαριού, που λόγω μεγέθους έχει αποτελέσει για πολλά χρόνια το βασικό μοντέλο σε πειράματα Νευροβιοφυσικής.
- ☛ Το δυναμικό δράσης υπακούει στο νόμο του **"όλα ή τίποτα"**, δηλαδή εμφανίζεται μόνον όταν το ερέθισμα ξεπεράσει σε ένταση μια ορισμένη τιμή (ουδός ή κατώφλι) και από κει και πέρα είναι ανεξάρτητο του πλάτους του ερεθίσματος. Δηλαδή τα σήματα-ερεθίσματα είναι ηλεκτρικοί παλμοί των οποίων αλλάζει η συχνότητα ενώ το ύψος (ή πλάτος) παραμένει σταθερό, άρα τα σήματα κωδικοποιούνται και διαδίδονται κατά μήκος των νευρών με «διαμόρφωση συχνότητας» (frequency modulation, FM). Μπορούμε να πούμε ότι η διαδικασία πρόκλησης και διάδοσης της νευρικής ώσης λειτουργεί από πρώτη άποψη με ψηφιακό τρόπο. Οι νευρικοί παλμοί μπορούν εύκολα να εξετασθούν σαν **δίτιμοι σημειωτές**. Μόνο μερικοί συγχρονισμένοι και κατάλληλα συνδυασμένοι πρωταρχικοί παλμοί μπορούν να διαδοθούν, προκαλώντας δευτερογενείς παλμούς, όλοι οι άλλοι θα αποτύχουν. Σε συνδυασμό με όσα αναφέραμε παραπάνω για τους νευροδιαβιβαστές, η στοιχειώδης "γλώσσα" επικοινωνίας των νευρικών κυττάρων περιλαμβάνει μόνο τις έννοιες "αναστολή" ή "υποστήριξη". Οι έννοιες αυτές αναφέρονται στα νευρικά κύτταρα που έχουν διεγερθεί, διαφορετικά λέμε ότι τα κύτταρα είναι **σε ηρεμία** και το ηλεκτρικό δυναμικό της μεμβράνης τους είναι το **δυναμικό ηρεμίας**, σε αντιδιαστολή από το δυναμικό δράσης.
- ☛ Οι ερευνητές της Τεχνητής Νοημοσύνης προσπαθούν από τη διψηφιακή γλώσσα των νευρώνων να ανακαλύψουν τη "γραμματική" του εγκεφάλου, ώστε να μιμηθούν την εγκεφαλική δραστηριότητα φτιάχνοντας σκεπτόμενες μηχανές.

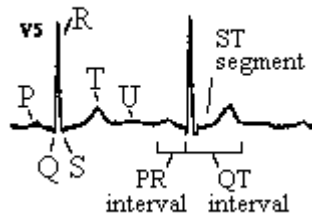


Παράλληλα, ορισμένοι ερευνητές χρησιμοποιούν για το νευρώνα τον όρο **"νευρόνιο"** και σχηματίζουν **"ηλεκτρονικά κυκλώματα"** με όλους τους δυνατούς - γνωστούς - τρόπους σύνδεσης των νευρώνων ή τον όρο **"νευρίστορ"** (κατά το τρανζίστορ και το θυρίστορ) και αναπτύσσουν αντίστοιχα **"κυβερνητικά"** μοντέλα. Στις πρώτες προσεγγίσεις των παραπάνω και των Νευρωνικών Δικτύων ο νευρώνας αντιμετωπίζεται σαν "μαύρο κουτί", το οποίο λαμβάνει ορισμένα σήματα εισόδου και παράγει ορισμένα σήματα εξόδου. Με αυτόν τον τρόπο οι επιστήμονες ξεπέρασαν τους πολύπλοκους βιοφυσικούς μηχανισμούς που διέπουν τη λειτουργία του νευρώνα και επικεντρώθηκαν στη μελέτη της μη-γραμμικής δυναμικής μιας ομάδας νευρώνων.

#### ➡ **Βιοηλεκτρικά φαινόμενα στους ιστούς και τα όργανα - βασικές έννοιες**

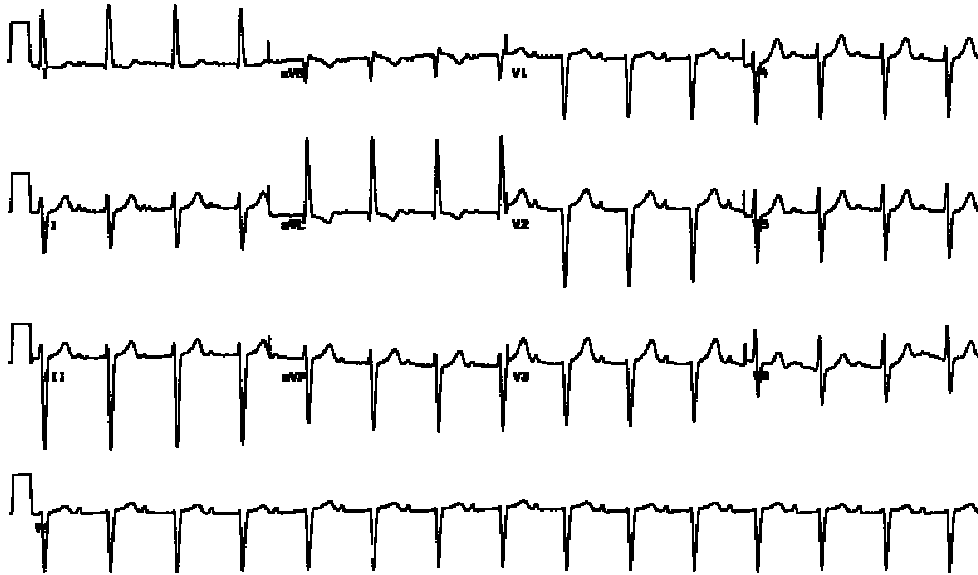
- ❖ Η βιοηλεκτρική δραστηριότητα ενός ιστού ή ενός οργάνου είναι η συνισταμένη των βιοηλεκτρικών φαινομένων κάθε διεγέρσιμου κυττάρου χωριστά και ανάλογα με τον τρόπο που αθροίζονται τα επιμέρους βιορεύματα παίρνουμε δυναμικά σε αξιόλογες τιμές για ορισμένα είδη (π.χ. ορισμένα ψάρια) ή ασθενή δυναμικά που χρειάζονται παραπέρα ενίσχυση για να καταγραφούν.
- ❖ Η καταγραφή της ηλεκτρικής δραστηριότητας της καρδιάς δίνει το **ηλεκτροκαρδιογράφημα (ΗΚΓ)**, από το οποίο με κατάλληλη ανάλυση της κυματομορφής του παίρνουμε σημαντικές πληροφορίες για τη λειτουργία της καρδιάς. Το σύστημα αγωγιμότητας της καρδιακής ώσης γεννάει πολύ μικρά ηλεκτρικά ρεύματα, τα οποία διαχέονται μέσω των ιστών και φθάνουν στην επιφάνεια του σώματος απ' όπου συλλέγονται στο ΗΚΓ. Μεταβολές του ΗΚΓ, από αυτό που αντιστοιχεί σε φυσιολογική λειτουργία του οργάνου, δείχνουν παθολογικές καταστάσεις όπως αρρυθμία, βραδυκαρδία, ταχυκαρδία, έμφραγμα κ.α.
- ❖ Η ηλεκτρική δραστηριότητα του εγκεφάλου, κύρια του εγκεφαλικού φλοιού, μπορεί να συλλεγεί με κατάλληλα ηλεκτρόδια που τοποθετούνται στην επιφάνεια του κρανίου ή και ενδοκρανιακά σε κάποιες παθήσεις και να αποτυπωθεί στο **ηλεκτροεγκεφαλογράφημα (ΗΕΓ)**. Το ΗΕΓ αποτελείται από κύματα διαφορετικά σε πλάτος και συχνότητα, τους ρυθμούς. Διακρίνονται 4 κύριοι ρυθμοί: α, β, θ και δ, χαρακτηριστικοί για ενήλικες, παιδιά, καταστάσεις ύπνου κ.λ.π. Το ΗΕΓ αποτελεί διαγνωστική μέθοδο για μια σειρά παθήσεων που έχουν σχέση με τη λειτουργία του εγκεφάλου, π.χ. επιληψία, διάσειση, λήψη ορισμένων φαρμάκων.
- ❖ Η καταγραφή της ηλεκτρικής δραστηριότητας των μυών κατά την περίοδο της μυϊκής συστολής μας δίνει το γενικό **ηλεκτρομυογράφημα (ΗΜΓ)**, χρήσιμο στη μελέτη του μυϊκού κάματος ή στη διάγνωση παθήσεων του μυϊκού συστήματος (μυασθένεια, τετανία, νευρομυϊκά σύνδρομα). Επίσης μπορεί να καταγραφεί το βιοηλεκτρικό δυναμικό των μυών έπειτα από κατάλληλη ηλεκτρική διέγερση με επιφανειακά ηλεκτρόδια ή ηλεκτρόδια-βελόνες.
- ➡ Με τη βοήθεια κατάλληλων φακών επαφής - ηλεκτροδίων καταγράφεται η ηλεκτρική δραστηριότητα του αμφιβληστροειδή στο **ηλεκτροαμφιβληστροειδογράφημα (ΗΑΓ)**.

Παρακάτω δίνονται η κλασική κυματομορφή ηλεκτροκαρδιογραφήματος, καθώς και μερικά ηλεκτροκαρδιογραφήματα από το διαδίκτυο (η κακή ποιότητα οφείλεται στη σάρωση των γραφημάτων).



**An 84 year old lady with**

**hypertension**

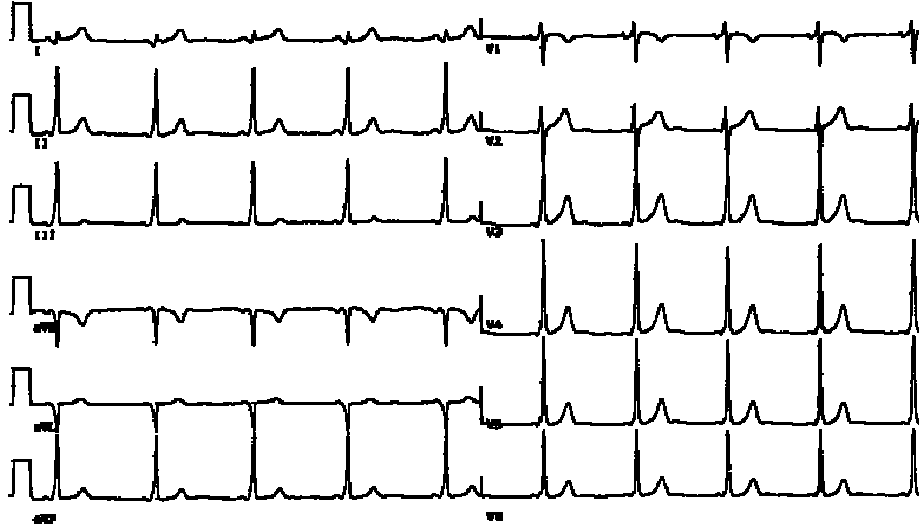


**A 34 year old lady with asthma.**



**Sinus tachycardia, P wave rate greater than 100 bpm**

BERNHART MICHEL ID: 000004250 00-200-07 17:40  
 Name: Michael  
 Sex: M 178cm 72kg  
 Date: 01  
 Age: 30 Jahre  
 Abg: - 0 - 2  
 Frequenz 88 bpm  
 PC-Zeit 106 ms  
 QRS-Dauer 122 ms  
 QT-Zeit 422/432 ms  
 QTc-Dauer 38 37 43  
 Schenckstrasse 1  
 Gruppe 076  
 ERKENNTNIS: SINUSBRADYKARDIE  
 WOLFF-PARKINSON-WHITE SYNDROM  
 ABNORMALER QRS



**Wolf-Parkinson-White syndrome**